

Impacts de la sécheresse sur le fonctionnement des systèmes herbagers

Marco Meisser¹, Amarante Vitra², Luc Stévenin¹, Eric Mosimann³, Pierre Mariotte² et Alexandre Buttler²

¹Agroscope, 1260 Nyon, Suisse

²Laboratoire des systèmes écologiques (ECOS), EPFL, 1015 Lausanne, Suisse

³Parc Jura vaudois, 1188 Saint-George, Suisse



Les parcelles d'essai du dispositif Grass'Alt (site de St-George).
(Photo: M. Meisser)

Introduction

Le changement climatique, et particulièrement les événements extraordinaires (sécheresse sévère, très fortes pluies), menacent le potentiel de production des herbages. La culture de l'herbe est en effet particulièrement sensible au manque d'eau. Sur le plan agronomique, la première conséquence de la sécheresse est une baisse de production. L'importance des pertes de rendement dépend du type de sol, des conditions climatiques (intervalle entre les pluies, intensité du stress), des pratiques d'exploitation et du type de végétation. De nombreux travaux ont été conduits pour préciser l'effet de ces différents facteurs (Fay *et al.* 2000; Gilgen et Buchmann 2009; Vogel *et al.* 2012; Meisser *et al.* 2013). L'impact du moment où survient le stress reste mal connu: on ne sait pas si une sécheresse précoce a plus d'effet qu'une sécheresse tardive. Au printemps, les taux de croissance

et l'évapotranspiration sont très élevés, mais la réserve en eau dans les sols est généralement suffisante pour pallier les épisodes sans pluie. A l'inverse, en été, la production est plus faible mais les contraintes hydriques et les températures sont bien plus élevées qu'au printemps. La sécheresse exerce aussi des effets – difficiles à prévoir – sur la valeur nutritive du fourrage. Les teneurs en azote (N) des plantes en état de stress sont souvent plus élevées que celles des plantes bien approvisionnées en eau (Grant *et al.* 2014; Dumont *et al.* 2015). Cette situation est généralement liée à un ralentissement du développement des plantes. Au cours de la croissance des végétaux, les constituants cytoplasmiques (riches en N, donc très digestibles) diminuent au profit des constituants pariétaux (moins digestibles). Or, en situation de sécheresse, la croissance est ralentie et les individus sont plus petits; le ratio entre le contenu cytoplasmique et les parois est plus favorable. D'autres processus peuvent également intervenir. La sécheresse réduit la disponibilité et le transport des minéraux, si bien que le prélèvement par les plantes est plus faible. A biomasse égale, on peut observer des teneurs en N inférieures. Cette situation peut être causée par une diminution de la disponibilité de l'azote du sol (Lemaire et Denoix 1987), mais généralement il s'agit plutôt d'une réduction de la demande en N des plantes (Gonzalez-Dugo *et al.* 2010). Récemment, Errecart *et al.* (2014) ont montré que les concentrations de N dans les plantes qui permettent d'atteindre le maximum de biomasse (sans que la nutrition azotée ne soit limitante pour la croissance) étaient plus basses en situation de déficit hydrique.

Le manque d'eau influence par ailleurs l'équilibre entre la synthèse des assimilats et leur utilisation par la plante. La croissance des plantes (demande) est plus vite ralentie que la photosynthèse (offre). Ces changements au niveau du métabolisme énergétique provoquent fréquemment une accumulation de sucres solubles dans les tissus. La sécheresse influence en outre le cycle du phosphore (P). La biodisponibilité du P dépend notamment de la température et de l'humidité du sol (Sun *et al.* 2017;

Dijkstra *et al.* 2015). La vitesse des réactions géochimiques (désorption) et de la diffusion est également influencée par l'humidité du sol (Belnap 2011), tout comme les processus microbiens (minéralisation et immobilisation). L'activité des microorganismes et le prélèvement de nutriments par les plantes sont étroitement liés l'un à l'autre par des relations de symbiose et/ou de compétition, si bien que l'impact de la sécheresse au niveau de N et P doit être considéré plus largement, au niveau du système sol-plantes.

La sécheresse peut également affecter la composition botanique, avec des répercussions indirectes sur la qualité du fourrage. La disparition et/ou l'apparition de nouvelles espèces survient sur des périodes assez longues (Stampfli et Zeiter 2004). A court terme, l'abondance de quelques espèces comme le pâturin commun (*Poa trivialis*) ou encore le trèfle blanc (*Trifolium repens*) peut varier. Ces fluctuations, observées surtout entre le printemps et l'été, peuvent être amplifiées ou modérées par les conditions climatiques.

L'essai Grass'Alt, dont nous présentons ici quelques résultats, s'est déroulé au cours de deux ans sur deux prairies permanentes du Jura vaudois. Ce projet multidisciplinaire visait à simuler et à étudier les effets de deux sécheresses (précoce et tardive) à l'aide de tunnels maraîchers. L'essai a permis d'associer plusieurs champs de connaissance comme l'écologie fonctionnelle, l'éco-physiologie végétale, la bioclimatologie et l'agronomie. Cet article présente le volet agronomique, avec trois objectifs principaux:

- Clarifier les réponses agronomiques de prairies permanentes soumises à un traitement de sécheresse. Une attention particulière a été portée sur l'effet d'interaction entre le traitement de sécheresse et l'intensité d'utilisation.
- Evaluer l'importance de la période où survient le stress: sécheresse précoce *versus* sécheresse tardive.
- Préciser les effets du manque d'eau sur les relations sol-plantes (N et P).

Matériel et méthodes

Sites et dispositif expérimental

L'expérience a été réalisée en 2015 et 2016 sur deux prairies permanentes composées essentiellement de *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis* et *Trifolium repens*, l'une à Chésereux (CH; CN 501 945 / 139 555; altitude 540 m) et l'autre à St-George (SG; CN 509 085 / 151 200; altitude 948 m). Le dispositif expérimental comprenait deux facteurs combinés entre eux: le régime hydrique

Résumé ■ Un essai a été conduit pendant deux ans sur deux sites du pied du Jura, afin de préciser les effets de la sécheresse sur la production de fourrage (matière sèche et valeur nutritive) et sur les relations sol-plantes. Les simulations de stress hydrique ont été réalisées à l'aide de tunnels maraîchers. Parmi les paramètres de la valeur nutritive, les teneurs en lignocellulose (ADF) et en sucres solubles ont montré les plus grandes variations en situation de sécheresse. Les variations de l'ADF étaient fortement liées aux baisses de rendement (les plantes plus petites étant moins riches en fibres). Les teneurs en matière azotée n'ont en revanche que peu varié sous l'effet de la sécheresse, du fait de processus antagonistes: les effets négatifs dans le domaine de la nutrition azotée étaient compensés par le ralentissement de la croissance (effet de dilution). Le cycle du phosphore (P) a été influencé par les restrictions d'eau, avec des réponses assez différentes selon la richesse du sol en P. Un stress tardif (après le pic de croissance) a des effets plus marqués qu'un stress précoce (pendant le pic). Cet essai permet de replacer le phénomène de sécheresse dans un contexte plus large, en montrant que les variations de rendement et de qualité qui en découlent sont du même ordre de grandeur que les variations naturelles que l'on peut observer entre années.

(témoin *versus* sécheresse précoce ou tardive) et l'intensité d'utilisation (intensif *versus* extensif). Les placettes correspondant aux variantes d'essai (= unité expérimentale) ont été installées dans un dispositif en blocs complets aléatoires, chaque bloc occupant un tunnel maraîcher. Cinq tunnels (blocs) ont été disposés au sein de la parcelle agricole. La surface des placettes, sans la bordure-tampon, était de 2,6 m² (4,0 × 0,65 m), tandis que la surface des tunnels était de 77 m² (6,4 × 12,0 m). Les tunnels ont été recouverts d'un film plastique, pour intercepter les pluies de mi-mars à octobre. Le dispositif était exactement le même dans chacun des deux sites. Le traitement de sécheresse précoce a reçu 30 % de la norme pluviométrique au cours des huit premières semaines de végétation (1^{re} période d'essai, P1) et 100 % de la norme le reste du temps. Les placettes soumises à

Tableau 1 | Données climatiques et d'humidité du sol pour les deux périodes (P1 et P2) et les deux sites au cours des deux saisons d'essai (2015 et 2016).

Chésereux (CH)	P1 ¹	P2 ¹	P1	P2
	2015		2016	
Temp. moyennes (°C)	14,0	21,3	10,6	18,2
Temp. min/max (°C) ²	1/31	7/37	-1/26	8/35
Humidité du sol (%) ³	34/18/27	12/10/5	25/11/23	12/12/8
P – ETP ⁴	nd ⁵	-151/-245	14/-94	-67/-168

Saint-George (SG)	P1 ¹	P2 ¹	P1	P2
	2015		2016	
Temp. moyennes (°C)	13,1	19,2	9,9	16,7
Temp. min/max (°C) ²	2/28	7/34	-3/22	6/30
Humidité du sol (%) ³	46/21/46	19/19/11	30/15/25	26/25/11
P – ETP ⁴	43/-114	-44/-197	88/-68	3/-153

¹P1 correspond aux huit premières semaines de végétation (printemps); P2 correspond aux semaines 9 à 16 (été).

²Températures extrêmes pendant la période.

³Humidité du sol (%): témoin / traitements de sécheresse respectifs.

⁴Précipitations – évapotranspiration; témoin/traitement de sécheresse respectif.

⁵nd: non défini (inondation temporaire).

la sécheresse tardive ont été arrosées avec 30 % de la norme pendant la 2^e période d'essai (semaines 9 à 16, P2) et avec 100 % de la norme avant et après cet intervalle. Enfin, les placettes témoin ont reçu 100% de la norme tout au long de la saison. La norme a été calculée sur la période de référence 1981–2010; les quantités mensuelles moyennes de pluie étaient de respectivement 80 et 120mm pour les sites de CH et SG. Les arrosages ont été réalisés avec une rampe à buse équipée d'un débitmètre. Leur fréquence a été réduite dans des proportions semblables: huit à dix arrosages par mois pour le traitement témoin, contre trois à quatre arrosages par mois pour les traitements de sécheresse. Le régime d'utilisation intensif correspondait à une coupe toutes les quatre semaines (soit deux utilisations par période d'essai), alors que le régime extensif ne comptait qu'une coupe par période.

Un monitoring des conditions climatiques et de l'humidité du sol a été réalisé tout au long de la période (tabl. 1). La fertilisation a été apportée sous forme d'engrais organique du commerce, en splittant la dose (50 % en fin d'automne 2015 et 50 % peu avant la reprise de la végétation en 2016).

Observations et mesures

En régime intensif, les rendements des deux coupes de chaque période (P1 et P2) ont été cumulés, afin de pou-

voir comparer la production pour les deux intensités d'utilisation. De même, les teneurs moyennes en nutriments pour chaque période ont été obtenues en pondérant les teneurs des deux récoltes par leur rendement. Les relevés botaniques (80 points par placette) ont été effectués à la fin des deux périodes. Les espèces observées sur chaque point ont été comptées une seule fois. Les contributions spécifiques (Daget et Poissonet 1969) pour chaque groupe fonctionnel ont été calculées séparément pour chaque placette.

Analyses chimiques et indices de nutrition azotée

Lors de chaque récolte, deux échantillons de fourrage ont été prélevés sur chaque placette: le premier pour mesurer sa teneur en matière sèche (MS) et le second pour déterminer sa composition chimique. Les teneurs en matière azotée (MA), en constituants pariétaux (ADF) et en cendres (CE) ont été estimées à l'aide d'un spectrophotomètre (NIRS; Ampuero et Wyss 2014). Les sucres solubles (WSC) ont aussi été analysés avec un spectrophotomètre, mais après une réaction colorimétrique. Les teneurs en minéraux ont été déterminées après calcination (550 °C) par spectrométrie d'émission optique (ICP-EOS). Les prélèvements pour les analyses de sol (en 2016 uniquement) ont été effectués sur l'horizon 0–10 cm, à raison d'une vingtaine de «piqûres» par placette. Les analyses de P (sol et fraction microbienne) ont été réalisées sur 3 g de sol frais, par extraction avec 40 ml

Tableau 2 | Effets des facteurs sur la production de matière sèche (MS; t·ha⁻¹) et les teneurs en nutriments (g·kg MS⁻¹) des fourrages récoltés au cours de la première période¹ (P1), sur les sites de Chésereux (CH) et de Saint-George (SG). Les valeurs de significativité de l'analyse de variance sont indiquées.

	Intensité d'utilisation		Régime hydrique		Année		Valeurs de p					
	Int.	Ext.	Tém.	Sec	2015	2016	IU	RH	A	IU × RH	IU × A	RH × A
CH												
MS	4,65	6,53	5,69	5,48	4,83	6,35	<0,001	0,356	<0,001	0,236	0,741	0,848
MA ²	174	106	138	142	122	158	<0,001	0,246	<0,001	0,219	0,887	0,968
ADF ³	258	325	297	286	305	278	<0,001	0,018	<0,001	0,603	<0,001	0,313
WSC ⁴	135	148	136	148	157	126	0,037	0,058	<0,001	0,284	<0,001	0,935
SG												
MS	5,45	6,80	6,57	5,68	5,72	6,53	<0,001	0,003	<0,001	0,682	0,019	0,093
MA	165	102	137	130	119	148	<0,001	0,050	<0,001	0,649	0,712	0,779
ADF	259	327	299	287	302	284	<0,001	0,013	0,001	0,051	0,080	0,614
WSC	139	147	132	154	167	119	0,011	<0,001	<0,001	0,154	0,031	0,262

¹P1 correspond aux huit premières semaines de végétation (printemps). Les teneurs en nutriments pour le mode d'exploitation intensif ont été obtenues en pondérant les teneurs des deux utilisations par leur rendement. ²MA = matière azotée. ³ADF = lignocellulose. ⁴WSC = sucres solubles.

Tableau 3 | Effets des facteurs sur le rendement en matière sèche (MS; t·ha⁻¹) et les teneurs en nutriments (g·kg MS⁻¹) des fourrages récoltés au cours de la deuxième période¹ (P2), sur les sites de Chésereux (CH) et de Saint-George (SG). Les valeurs de significativité de l'analyse de variance sont indiquées.

	Intensité d'utilisation		Régime hydrique		Année		Valeurs de p					
	Int.	Ext.	Tém.	Sec	2015	2016	IU	RH	A	IU × RH	IU × A	RH × A
CH												
MS	1,91	1,75	2,18	1,48	0,97	2,68	0,334	0,001	<0,001	0,660	0,107	0,126
MA ²	177	134	156	155	143	169	<0,001	0,906	<0,001	0,786	<0,001	0,909
ADF ³	244	269	261	251	247	265	<0,001	0,003	<0,001	0,871	<0,001	0,966
WSC ⁴	114	139	115	128	150	94	0,008	0,025	0,001	0,638	0,009	0,511
SG												
MS	1,87	2,06	2,41	1,51	1,38	2,55	0,018	<0,001	<0,001	0,235	0,101	<0,001
MA	189	154	171	172	180	163	<0,001	0,564	<0,001	<0,001	<0,001	0,756
ADF	248	268	272	244	255	261	<0,001	<0,001	0,045	<0,001	<0,001	0,250
WSC	92	96	84	104	92	96	0,225	<0,001	0,045	0,451	0,045	0,146

¹P2 correspond aux semaines de végétation 9 à 16 (été). Les teneurs en nutriments pour le mode d'exploitation intensif ont été obtenues en pondérant les teneurs des deux utilisations par leur rendement. ²MA = matière azotée. ³ADF = lignocellulose. ⁴WSC = sucres solubles.

NaHCO₃ 0,5 M. Les concentrations de P microbien ont été estimées par différence entre les fractions obtenues avec et sans fumigation au CHCl₃, en utilisant un facteur d'extractibilité de 0,4 (Brookes *et al.* 1982).

Les indices de nutrition azotée (INN) ont été calculés selon les formules suivantes:

$$INN = N_{\text{mesuré}} / N_{\text{critique}} \quad (\text{Lemaire et Gastal 1997})$$

$$N_{\text{critique}} = 4,8 \cdot MS^{-0,32} \quad (\text{Lemaire et Salette 1984})$$

où N_{mesuré} correspond à la teneur (%) mesurée dans le fourrage; N_{critique} désigne le minimum de teneur en

azote requis pour que la plante puisse atteindre le maximum de croissance; MS représente la biomasse (pour MS > 1 t/ha). Les INN ont été corrigés selon l'abondance en légumineuses (Cruz *et al.* 2006).

Analyses statistiques

Les effets des facteurs «intensité d'utilisation», «régime hydrique» et «année» sur la production de biomasse, les paramètres de la valeur nutritive et la composition botanique ont été analysés à l'aide d'un dispositif de type

Tableau 4 | Effets des facteurs d'essai sur la composition botanique (groupes fonctionnels) au cours de la première période¹ (P1), sur les sites de Chéserex (CH) et de Saint-George (SG). Les valeurs de significativité de l'analyse de variance sont indiquées.

	Intensité d'utilisation		Régime hydrique		Année		Valeurs de p					
	Int.	Ext.	Tém.	Sec	2015	2016	IU	RH	A	IU × RH	IU × A	RH × A
CH												
GRA	0,65	0,76	0,72	0,69	0,71	0,70	0,003	0,341	0,539	0,868	0,051	0,884
LEG	0,16	0,11	0,11	0,16	0,13	0,14	0,050	0,051	0,345	0,389	0,148	0,496
AUT	0,18	0,13	0,17	0,14	0,16	0,16	0,003	0,194	0,954	0,122	0,074	0,661
SG												
GRA	0,62	0,70	0,66	0,66	0,71	0,61	0,003	0,808	<0,001	0,268	0,013	0,733
LEG	0,30	0,21	0,24	0,26	0,23	0,28	0,002	0,448	0,002	0,626	0,236	0,993
AUT	0,09	0,09	0,10	0,08	0,07	0,11	0,714	0,422	<0,001	0,033	0,006	0,547

¹P1 correspond aux huit premières semaines de végétation (printemps).
 GRA = graminées; LEG = légumineuses; AUT = dicotylédones autres que des légumineuses.

Tableau 5 | Effets des facteurs d'essai sur la composition botanique (groupes fonctionnels) au cours de la deuxième période¹ (P2), sur les sites de Chéserex (CH) et de Saint-George (SG). Les valeurs de significativité de l'analyse de variance sont indiquées.

	Intensité d'utilisation		Régime hydrique		Année		Valeurs de p					
	Int.	Ext.	Tém.	Sec	2015	2016	IU	RH	A	IU × RH	IU × A	RH × A
CH												
GRA	0,56	0,64	0,59	0,61	0,60	0,59	0,009	0,439	0,489	0,549	0,230	0,909
LEG	0,19	0,15	0,15	0,19	0,14	0,20	0,090	0,132	<0,001	0,969	0,320	0,159
AUT	0,25	0,22	0,26	0,21	0,26	0,21	0,052	0,004	0,011	0,330	0,330	0,184
SG												
GRA	0,61	0,64	0,59	0,66	0,65	0,61	0,195	0,034	0,060	0,912	0,464	0,047
LEG	0,28	0,26	0,29	0,25	0,27	0,27	0,335	0,313	0,667	0,386	0,620	0,006
AUT	0,11	0,10	0,12	0,09	0,08	0,13	0,296	<0,001	<0,001	0,042	0,022	0,427

¹P2 correspond aux semaines de végétation 9 à 16 (été).
 GRA = graminées; LEG = légumineuses; AUT = dicotylédones autres que des légumineuses.

split-plot. Les deux premiers facteurs étaient testés dans les «grandes parcelles» (*whole plots*), alors que le facteur année était associé aux «petites parcelles» (*subplots*). Les ANOVA ont été conduites séparément pour chaque période (P1 et P2) et chaque site (CH et SG).

L'analyse statistique des concentrations de P (sol et plantes) a été réalisée à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs en blocs complets (données uniquement en 2016, pour le régime d'utilisation extensif).

Pour décrire l'évolution des teneurs en MA et en lignocellulose, une analyse de covariance (ANCOVA) a été réalisée, afin de séparer l'effet du traitement de sécheresse (variable indépendante catégorielle) de l'effet du rendement (covariable continue). Les équations décrivant le lien entre la MA (respectivement la lignocellulose) et la quantité de biomasse ont été transformées à l'aide

d'une fonction logarithmique, afin de satisfaire aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité des résidus, et de permettre la comparaison de deux fonctions.

Résultats et discussion

Production de matière sèche (MS)

L'intensité d'utilisation (IU) et l'année (A) ont très fortement influencé les rendements lors de P1 (tabl. 2); au cours de P2 (tabl. 3), les différences étaient moins marquées, en raison du caractère exclusivement végétatif des cycles de croissance. L'effet de l'année est par contre resté très marqué. S'agissant du régime hydrique (RH), la sécheresse s'est surtout manifestée au cours de la seconde période (P2). En termes relatifs, la baisse moyenne de rendement sur les deux sites était de 35 %,

contre seulement 9 % pour P1. En termes absolus, les pertes de rendement observées au cours des deux périodes étaient assez voisines, de l'ordre de 0,6 à 0,8 t·ha⁻¹. Deux raisons expliquent les baisses de rendement plutôt faibles observées au cours de P1: les réserves en eau dans les sols sont généralement importantes au printemps (et tempèrent donc les effets d'une sécheresse) et le traitement de sécheresse appliqué au printemps 2015 sur le site de CH a partiellement échoué (inondation de courte durée sous deux des cinq tunnels en raison de très fortes pluies). Comme le montre le tableau 2, les valeurs sur ce site n'étaient pas significativement différentes ($p = 0,356$). De façon surprenante, les effets de la sécheresse n'étaient pas plus marqués en régime d'utilisation intensif (pas d'interaction IU × RH).

Valeur nutritive

Les teneurs en matière azotée (MA) ont fortement varié selon l'intensité d'utilisation et l'année, mais pas selon le régime hydrique (exception faite de SG en première période, valeur de p marginalement significative). Les teneurs en lignocellulose (ADF) ont varié avec les trois facteurs. De façon attendue, elles étaient plus élevées en régime d'utilisation extensif (fourrage plus vieux). La sécheresse a systématiquement entraîné une diminution des teneurs en ADF. L'effet de l'année s'est manifesté différemment selon la saison: au cours de P1, les valeurs 2016 étaient plus basses que les valeurs 2015, alors que l'inverse a été observé pendant P2.

Les teneurs en sucres solubles (WSC) étaient plus élevées en régime d'utilisation intensif. La sécheresse a entraîné une augmentation des sucres, en raison du déséquilibre entre l'assimilation et la croissance. L'importante différence observée entre les deux années d'essai pourrait s'expliquer par les conditions particulières de 2015: les températures très élevées ont ralenti la croissance, même sur les placettes témoin.

Composition botanique

L'effet à court terme des facteurs d'essais sur la composition botanique est présenté aux tableaux 4 et 5. Les proportions des trois groupes fonctionnels ont peu varié, avec seuls quelques changements significatifs. L'utilisation intensive a favorisé le trèfle aux dépens des graminées. Le régime hydrique n'a eu que peu d'impact sur la composition botanique, à l'exception de la sécheresse au cours de P2 qui a provoqué dans les deux lieux un recul des dicotylédones non-légumineuses. A SG, le traitement de sécheresse a provoqué une augmentation des graminées de 59 à 66 % (tabl. 5). L'effet de l'année s'est manifesté à SG par des changements dans l'équilibre

entre les graminées et les dicotylédones: en 2016, la part de ces dernières était plus élevée qu'en 2015. Cet effet a été constaté au cours des deux périodes (tabl. 4 et 5). Les interactions sont plus difficiles à interpréter. Elles se manifestent surtout sur le site de SG. L'intensité d'utilisation a plus fortement influencé la composition botanique au cours de la première année (interaction IU × A, tabl. 4). Enfin, l'augmentation des graminées causée par la sécheresse estivale était plus marquée en 2015 qu'en 2016 (interaction RH × A, tabl. 5). Les conditions particulières de 2015 ont probablement amplifié l'effet des facteurs d'essais (IU et RH).

Tableau 6 | Concentrations en phosphore (P) dans le sol (Olsen; mg·kg⁻¹), dans le fourrage (g·kg⁻¹ MS) et P microbien (mg·kg⁻¹ sol) sur les sites de Chésereux (CH) et de Saint-George (SG): valeurs moyennes ± erreur standard.

Site	Période ¹	Régime hydrique	P sol (P-Olsen)	P plantes	P microbien
CH	P1	Témoin	10,0 ± 1,0	2,6 ± 0,2	39,9 ± 2,1
		Sec	8,3 ± 0,9	2,5 ± 0,1	26,1 ± 2,1
	P2	Témoin	10,6 ± 1,3	2,4 ± 0,2	22,3 ± 1,3
		Sec	7,3 ± 1,2	2,0 ± 0,2	13,6 ± 1,9
SG	P1	Témoin	64,1 ± 3,5	3,1 ± 0,1	55,2 ± 7,3
		Sec	56,7 ± 2,9	2,9 ± 0,0	53,1 ± 9,6
	P2	Témoin	40,2 ± 2,6	3,5 ± 0,2	31,6 ± 5,7
		Sec	32,5 ± 2,1	2,7 ± 0,1	19,7 ± 5,7

¹La première période correspond aux 8 premières semaines de végétation (printemps); la seconde aux 8 semaines suivantes (été).

Tableau 7 | Effets des facteurs d'essai sur les concentrations en phosphore (dans le sol, dans les plantes et P microbien) sur les sites de Chésereux (CH) et de Saint-George (SG). Les valeurs p de l'ANOVA sont indiquées.

Site	Facteurs	P sol (P-Olsen)	P plantes	P microbien
CH	Période (P) ¹	0,860	0,021	<0,001
	Régime hydrique (RH)	0,063	0,101	0,002
	P × RH	0,502	0,320	0,273
SG	Période (P) ¹	<0,001	0,534	0,009
	Régime hydrique (RH)	0,017	0,013	0,388
	P × RH	0,946	0,098	0,536

¹Correspond aux deux périodes d'essai (P1 et P2).

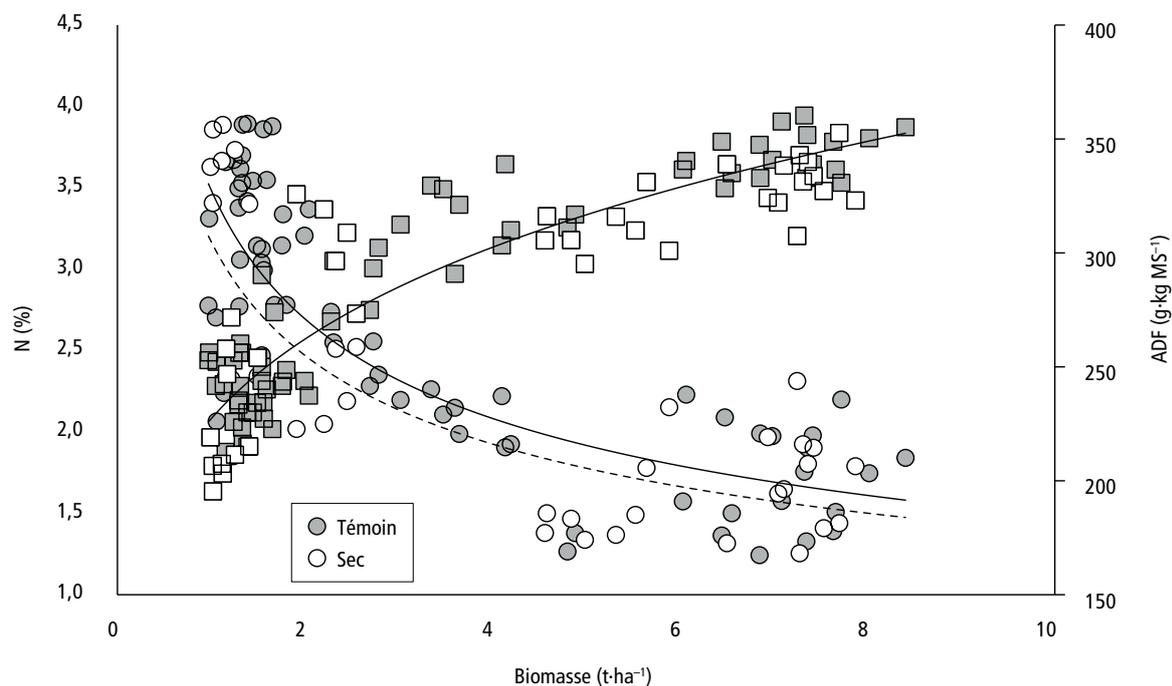


Figure 1 | Relation entre l'accumulation de biomasse et les teneurs en azote (axe de gauche) et en ADF (axe de droite). Les deux courbes du bas représentent la relation entre la biomasse et les teneurs N pour chacun des deux traitements de sécheresse (Témoin en trait plein; Sec en traitillé). La courbe du haut représente cette même relation pour l'ADF. Seules les valeurs de biomasse d'au moins 1 t·ha⁻¹ ont été considérées; n=102.

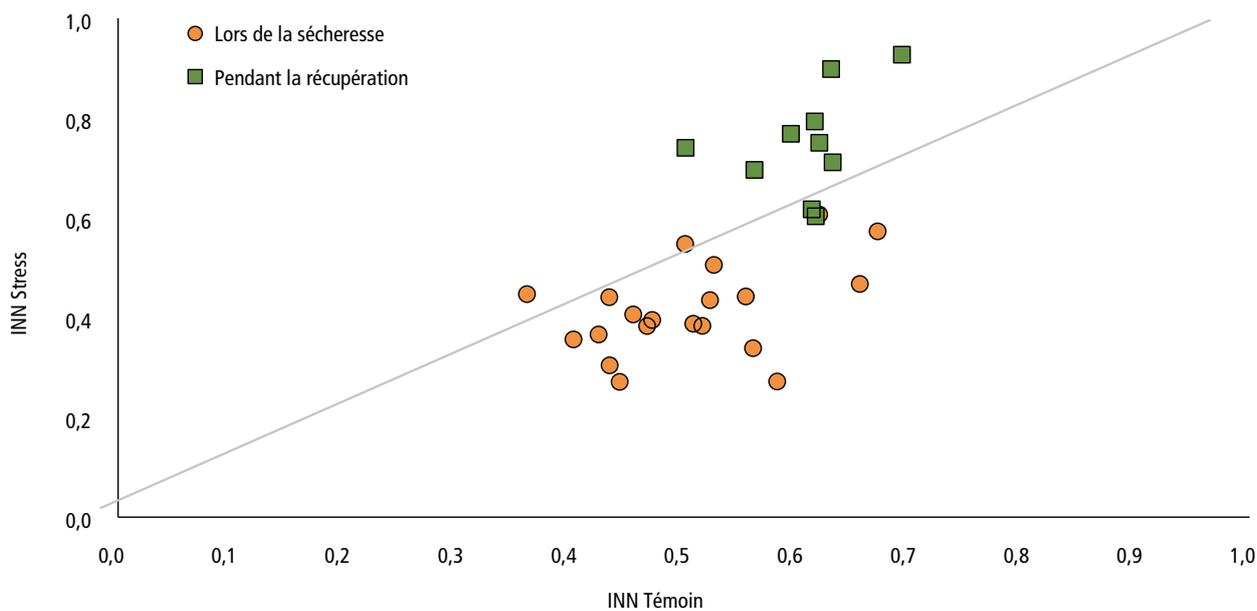


Figure 2 | Comparaison des indices de nutrition azotée INN (INN Témoin versus INN Stress) à la fin des périodes de sécheresse (P1 et P2) et lors de la phase de récupération. La ligne représente INN Témoin = INN Stress; n=30. Site de SG.

Relations entre la biomasse et la valeur nutritive

Dans l'ensemble, et sur le court terme, les traitements de sécheresse ont peu influé sur l'abondance des espèces. Les variations de la qualité du fourrage ne peuvent donc pas vraiment s'expliquer par des modifications de composition botanique. Elles doivent plutôt être analysées à la lumière des baisses de rendement: en freinant la croissance, la sécheresse modifie potentiellement le développement morphologique (ontogénique) des plantes et donc l'accumulation de la MA et de l'ADF. Les plantes soumises au stress sont plus petites et présentent les caractéristiques de plantes plus «jeunes», elles contiennent de ce fait moins de fibres; dans la même logique (principe de dilution; Lemaire et Salette 1984), les teneurs en MA devraient être plus élevées, ce qui n'a pas été le cas. Si cette augmentation de la MA n'a pas été observée, c'est qu'elle est concomitante à d'autres phénomènes liés à la nutrition des plantes.

La figure 1 montre l'évolution des teneurs en N et en ADF en fonction du rendement. On s'aperçoit que les teneurs en N suivent une fonction qui se rapproche de celle décrite par Lemaire et Salette (1984)¹. Pour l'analyse statistique, les deux courbes ont été transformées avec une fonction logarithmique: l'effet de la sécheresse est significatif ($F(1; 99) = 4,06; p = 0,047$). A biomasse égale, cet écart représente environ 11 g de MA par kg de MS en faveur du témoin. Contrairement à N, la sécheresse n'a pas entraîné pour ADF de différences entre les deux régimes hydriques. Les baisses de teneurs en ADF constatées aux tableaux 2 et 3 s'expliquent donc uniquement du fait de rendements plus faibles. Quant à la MA, l'apparente stabilité des teneurs (tabl. 2 et 3) cache en fait des phénomènes antagonistes: des effets liés au développement (ontogénie) mais aussi des modifications de l'état de nutrition azotée.

Indices de nutrition azotée

La figure 2 met en relation les indices de nutrition azotée (INN) des placettes témoin avec les INN des placettes ayant subi un traitement de sécheresse sur le site de SG où les effets étaient les plus marqués. Elle montre (clairement) que le manque d'eau a modifié le statut de nutrition azotée, avec des INN inférieurs à ceux des témoins. Après la sécheresse, au cours de la période de récupération (automne), c'est l'inverse qui a été observé: les INN des placettes exposées à la sécheresse étaient plus élevés. Ce phénomène de compensation, observé dans d'autres essais (notamment par Hofer *et al.* 2016),

conduit parfois à des rendements post-stress supérieurs à ceux des placettes témoin. Les phénomènes liés aux cycles de sécheresse et de remouillage des sols ont été décrits par Borcken et Matzner (2008). Le retour des pluies entraîne la reprise de la minéralisation. La dégradation de la biomasse morte, la lyse des cellules microbiennes et la libération de substrats non microbiens (notamment dans les micro-agrégats) participent à la minéralisation du carbone et de l'azote, avec des flux souvent plus élevés que chez les témoins respectifs.

Teneurs en P du sol et des plantes

Les effets de la sécheresse sur le cycle du phosphore (P) se sont manifestés à divers niveaux. Dans le sol, les concentrations en P facilement utilisable (P Olsen) étaient à peu près six fois plus élevées à SG qu'à CH (tabl. 6). A CH, les concentrations en P n'ont pas varié au cours de la saison, mais l'effet du manque d'eau était marginalement significatif ($p = 0,063$; tabl. 7). A SG, les deux facteurs (saison et traitement de sécheresse) ont eu un fort impact sur les teneurs en P. Ces différences se sont retrouvées dans les teneurs en P du fourrage: elles étaient logiquement plus élevées à SG qu'à CH (en moyenne, respectivement 3,0 et 2,4 g·kg⁻¹ MS; tabl. 6). A SG, la sécheresse a entraîné une baisse des teneurs en P dans le fourrage; cette dernière était plus prononcée au cours de la seconde période (interaction marginale période × sécheresse; tabl. 7). Le P microbien a été fortement influencé par la période. Entre les deux saisons, le P microbien a diminué en moyenne de 50%. La sécheresse a aussi influencé le P microbien à CH. Contrairement aux effets sur le fourrage, nous n'avons pas observé d'interaction période × sécheresse.

A CH, le sol est mal pourvu en P et les plantes sont «habituées» à le prélever dans des conditions plus limitantes. L'accès au P est peut-être facilité par la présence de mycorhizes. Cette hypothèse pourrait expliquer que, dans les conditions d'un stress hydrique, la sécheresse n'ait pas vraiment influencé les teneurs dans les plantes. A SG, la situation est assez différente. Les plantes disposent d'un accès facile au P, du moins en conditions normales. En situation de sécheresse, la disponibilité de cet élément diminue. Cela se reflète plus directement dans les analyses de sol et de végétaux.

Conclusions

De manière générale, les traitements de sécheresse appliqués dans cet essai ont exercé des effets significatifs sur la production de biomasse et les paramètres de la valeur nutritive. Le stress d'été (seconde période) s'est

¹ Les exposants des deux courbes (-0,36 et -0,37) sont voisins de celui de la fonction de dilution ($y = 4,8 \cdot x^{-0,32}$).

fait plus fortement ressentir que le stress de printemps (première période). Les températures estivales élevées et l'état hydrique du sol (déplétion de la réserve en eau) expliquent probablement ces observations. Contrairement à l'hypothèse de départ, les effets du manque d'eau n'ont pas été plus marqués lorsque le couvert végétal était plus jeune (absence d'interaction entre l'intensité d'utilisation et le traitement de sécheresse). En ce qui concerne le P, les réponses à la sécheresse sont très variables selon les sols: ceux qui en sont mal pourvus semblent moins réagir au stress hydrique que ceux qui en contiennent beaucoup. La composition botanique n'a montré que peu de changements.

Les améliorations de valeur nutritive provoquées par la sécheresse s'expliquent avant tout par la diminution des teneurs en ADF, laquelle est liée à des rendements plus faibles. Dans un contexte plus large, les variations causées par la sécheresse sont comparables à celles que l'on observe entre années. ■

Remerciements

Nous tenons à exprimer nos vifs remerciements à MM. Ansermet et Berseth pour la mise à disposition de leur parcelle ainsi que la bonne collaboration. Ce projet a été partiellement financé par le Fonds national suisse pour la recherche scientifique (FNS).

Bibliographie

- Ampuero S. & Wyss U., 2014. Les fourrages à la lumière du proche infrarouge (NIRS). *Recherche Agronomique Suisse* 5, 204–211.
- Belnap J., 2011. Biological phosphorus cycling in dryland regions. In: Phosphorus in Action (Eds. E.K. Bünenmann, A. Oberson & E. Frossard). Springer, Berlin, Germany, 371–406.
- Borken W. & Matzner E., 2008. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology* 14, 1–17.
- Brookes P. C., Powlson D. S. & Jenkinson D. S., 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 319–329.
- Cruz P., Jouany C., Theau J.-P., Petibon P., Lecloux E. & Duru M., 2006. L'utilisation de l'indice de nutrition azotée en prairies naturelles avec présence de légumineuses. *Fourrages* 187, 369–376.
- Daget P. & Poissonet J., 1969. Analyse phytologique des prairies, applications agronomiques. Document 48, CNRS-CEPE, Montpellier, 67 p.
- Dijkstra F. A., He M., Johansen M. P., Harrison J. J. & Keitel C., 2015. Plant and microbial uptake of nitrogen and phosphorus affected by drought using ¹⁵N and ³²P tracers. *Soil Biology & Biochemistry* 82, 135–142.
- Dumont B., Andueza D., Niderkorn V., Lüscher A., Porqueddu C. & Picon-Cochard C., 2015. A meta-analysis of climate change effects on forage quality in grasslands: specificities of mountain and Mediterranean areas. *Grass and Forage Science* 70, 239–254.
- Errecart P., Agnusdei M. G., Lattanzi F., Marino M. A. & Berone G. D., 2014. Critical Nitrogen Concentration Declines with Soil Water Availability in Tall Fescue. *Crop Science* 54, 318–330.
- Fay P. A., Carlisle J. D., Knapp A. K. & Blair J. M., 2000. Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: Design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems* 3, 308–319.
- Gilgen A. K. & Buchmann N., 2009. Response of temperate grasslands at different altitudes to simulated summer drought differed but scaled with annual precipitation. *Biogeosciences* 6, 2525–2539.
- Gonzalez-Dugo V., Durand J.-L. & Gastal F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 529–544.
- Grant K., Kreyling J., Dienstbach L. F. H., Beierkuhnlein C. & Jentsch A., 2014. Water stress due to increased intra-annual precipitation variability reduced forage yield but raised forage quality of a temperate grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 186, 11–22.
- Hofer D., Suter M., Buchmann N. & Lüscher A., 2017. Nitrogen status of functionally different forage species explains resistance to severe drought and post-drought overcompensation. *Agriculture Ecosystems & Environment* 236, 312–322.
- Lemaire G. & Denoix A., 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie* 7, 381–390.
- Lemaire G. & Gastal F., 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Diagnosis on the nitrogen status in crops (Ed. G. Lemaire). Springer, Heidelberg, Germany, 3–43.
- Lemaire G. & Salette J., 1984. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4, 423–430.
- Meisser M., Deléglise C., Mosimann E., Signarbieux C., Mills R., Schlegel P., Buttler A. & Jeangros B., 2013. Effets d'une sécheresse estivale sévère sur une prairie permanente de montagne du Jura. *Recherche Agronomique Suisse* 4, 476–483.
- Mosimann E., Meisser M., Deléglise C. & Jeangros B., 2012. Potentiel fourrager des pâturages du Jura. *Recherche Agronomique Suisse* 3, 516–523.
- Stampfli A. & Zeiter M., 2004. Plant regeneration directs changes in grassland composition after extreme drought: a 13-year study in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 92, 568–576.
- Sun D., Bi Q., Li K., Da P., Yu Y., Zhou W., Lv T., Liu X., Zhu J., Zhang Q., Jin C., Lu L. & Lin X., 2017. Significance of temperature and water availability for soil phosphorus transformation and microbial community composition as affected by fertilizer sources. *Biology and Fertility of Soils*. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1252-7>.
- Vogel A., Scherer-Lorenzen M. & Weigelt A., 2012. Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. *PLoS ONE* (doi:36910.31371/journal.pone.0036992).

Riassunto**Effetti della siccità sul funzionamento di sistemi prato-pascolivi**

Per accertare con precisione gli effetti della siccità sulla produzione di foraggio (sostanza secca e valore nutritivo) e sui rapporti suolo-vegetazione è stato condotto un esperimento di manipolazione delle precipitazioni per due anni in due siti prato-pascolivi. Le situazioni di stress idrico sono state simulate per mezzo di tunnel di esclusione delle precipitazioni. Per quanto riguarda il valore nutritivo, i parametri che in situazioni di siccità hanno registrato le variazioni più significative sono stati il tenore di lignocellulosa (ADF) e il tenore di zuccheri solubili. Le oscillazioni dell'ADF hanno evidenziato una stretta correlazione con le perdite di produzione (piante più piccole meno ricche di fibre). Al contrario, il tenore di proteina grezza è rimasto relativamente costante in situazioni di siccità a causa di processi antagonisti: gli effetti negativi sulla nutrizione azotata sono stati compensati dal rallentamento della crescita (maggiore concentrazione di azoto nella pianta a causa della ridotta biomassa). Sul ciclo del fosforo (P) la carenza idrica ha avuto ripercussioni diverse in funzione della quantità di fosforo presente nel suolo. Uno stress idrico tardivo (dopo il picco di crescita) ha avuto effetti più marcati rispetto a uno stress precoce (durante il picco). Questo esperimento permette di contestualizzare il fenomeno della siccità in un contesto più ampio, in quanto mostra che le variazioni di produzione e qualità causate dalla siccità sono dello stesso ordine di grandezza delle oscillazioni naturali che si possono osservare da un anno all'altro.

Summary**Impact of drought on the functioning of grassland systems**

A rainfall manipulation experiment was conducted over a two-year period on two semi-natural grassland sites, in order to determine the effects of drought on both forage production (dry matter and nutritive value) and plant-soil relationships. Water stress simulations were performed with the aid of rainout shelters. Among the nutritional parameters, lignocellulose content (ADF) and water-soluble carbohydrates (WSC) showed the greatest variation in drought conditions. Variations in ADF content were strongly linked to the drought-induced yield losses (less fibre in the small plants). By contrast, crude protein (CP) content remained fairly constant under drought conditions due to antagonistic processes: the detrimental effects on nitrogen nutrition were offset by slower plant growth (i.e. higher plant N concentration due to reduced shoot biomass). The phosphorus cycle (P cycle) was adversely affected by the water restrictions, with quite different responses depending on soil P content. A late stress (i.e. one occurring after the grass growth peak) had more pronounced effects than an early one (occurring during the peak). This experiment allows the effects of water shortage to be placed in a broader context by showing that the variations in yield and quality caused by drought are of same order of magnitude as the natural variations that can be observed between different years.

Key words: drought, forage, nutritive value, phosphorus, nitrogen, dilution effect, permanent grassland.