



HAL
open science

Caractérisation des réponses adaptatives à la contrainte hydrique dans le Sud-Est de l'Amazonie chez trois espèces fourragères cultivées en monoculture et en association : brachiaria brizantha, Leucaena leucocephala et Arachis pintoï

Georges Bertrand

► **To cite this version:**

Georges Bertrand. Caractérisation des réponses adaptatives à la contrainte hydrique dans le Sud-Est de l'Amazonie chez trois espèces fourragères cultivées en monoculture et en association : brachiaria brizantha, Leucaena leucocephala et Arachis pintoï. Sciences de la Terre. Université Paris-Est, 2009. Français. NNT : 2009PEST0066 . tel-00504177

HAL Id: tel-00504177

<https://theses.hal.science/tel-00504177>

Submitted on 20 Jul 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIE

THÈSE

Présentée par

Georges BERTRAND

Pour obtenir le grade de docteur de l'Université Paris-Est

Spécialité : Sciences de l'Univers et de l'Environnement

**Caractérisation des réponses adaptatives à la
contrainte hydrique dans le Sud-Est de l'Amazonie
chez trois espèces fourragères cultivées en
monoculture et en association :**

Brachiaria brizantha,
Leucaena leucocephala et
Arachis pintoï

Soutenue le 15 décembre 2009

Direction de thèse

Pr Daniel LAFFRAY, Professeur à l'Université Paris-Est Créteil
Dr Michel GRIMALDI, Directeur de Recherche à l'IRD

Jury

Rapporteurs

Pr Alain COUDRET, Professeur Émérite à l'Université d'Avignon et Pays de Vaucluse
Dr Bernard RIÉRA, Chargé de Recherche au CNRS

Examineur

Dr Michel GRIMALDI, Directeur de Recherche à l'IRD
Dr Thierry BARIAC, Directeur de Recherche à l'INRA

FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIE

THÈSE

Présentée par

Georges BERTRAND

Pour obtenir le grade de docteur de l'Université Paris-Est

Spécialité : Sciences de l'Univers et de l'Environnement

**Caractérisation des réponses adaptatives à la
contrainte hydrique dans le Sud-Est de l'Amazonie
chez trois espèces fourragères cultivées en
monoculture et en association :**

***Brachiaria brizantha,*
Leucaena leucocephala et
*Arachis pintoï***

Soutenue le 15 décembre 2009

Unité Mixte de Recherche 7618 (Bioemco) :
UPNC – CNRS – INRA – IRD – ENS – AgroParisTech – Université Paris-Est

Équipe de recherche IBIOS :
Interactions biologiques dans les sols

Thèse préparée à :

Université Paris-Est
Faculté des Sciences et Technologie
Laboratoire d'Écophysiologie Moléculaire
61, avenue du Général de Gaulle
94000 Créteil – France

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé au Laboratoire d'Écophysiologie Moléculaire de l'Université Paris-Est. Il s'intègre dans le projet conjoint de recherche franco-brésilien intitulé « Biodiversité et fonctionnement du sol dans le contexte de l'agriculture familiale en Amazonie » établi entre le *Conselho Nacional do desenvolvimento* (CNPq) et l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) à travers l'UMR 137 : Biodiversité et fonctionnement du Sol (IRD-Universités Paris VI-VII-XII) réuni dans l'Unité de Recherche BIOEMCO depuis 2009 avec l'UMR 7618 (Biogéochimie des milieux continentaux) et l'UR IRD 176 (Sols, usages des terres, dégradation, réhabilitation). J'adresse mes sincères remerciements aux nombreux collègues de Bioemco que j'ai rencontrés pour leurs conseils et suggestions.

Ce sujet de recherche a pu être mené à bien grâce au Volontariat Civil International financé par le Ministère des Affaires Étrangères. J'ai partagé mon temps entre l'Université Fédérale Rurale d'Amazonie (UFRA) à Belém, le Laboratoire Socio-Agronomique du Tocantins-Araguaia (LASAT) de l'Université Fédérale du Pará (UFPA) à Marabá et la localité de Benfca (État du Pará) pour les travaux de terrain. Je remercie tous les membres des ces institutions pour leur efficacité et pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette étude.

J'adresse toute ma reconnaissance au Pr Daniel LAFFRAY (Professeur à l'Université Paris-Est) de m'avoir formé à la Physiologie Végétale puis d'avoir accepté la charge de diriger cette thèse. Il a toujours été présent pour orienter ce travail, résoudre les problèmes rencontrés et discuter des résultats. Je le remercie pour son regard avisé, son expérience, son aide scientifique précieuse et son soutien permanent pendant la durée de cette thèse.

J'exprime ma gratitude au Dr Michel GRIMALDI (Directeur de Recherche à l'IRD) qui a proposé puis codirigé ce travail. Je le remercie de m'avoir transmis ses connaissances et sa rigueur scientifique, son sens de l'observation et sa grande expérience du terrain. Je tiens à lui exprimer mon grand respect et à le remercier pour la qualité de son encadrement, sa grande hospitalité et pour tous les moyens qu'il a su mettre à ma disposition pendant les manips et au cours de la rédaction du mémoire.

Je remercie le Pr Alain COUDRET (Professeur Émérite à l'Université d'Avignon et Pays de Vaucluse) et le Dr Bernard RIÉRA (Chargé de Recherche au CNRS, spécialiste des écosystèmes tropicaux), de m'avoir fait l'honneur d'expertiser ce travail et de participer au jury de cette thèse. Je remercie aussi le Dr Thierry Bariac d'avoir accepté d'être examinateur dans le jury de cette thèse. Leurs remarques me seront précieuses et profitables.

J'exprime toute ma reconnaissance au Pr Yasmine ZUILY-FODIL (professeur à l'Université Paris-Est) pour la confiance qu'elle m'a toujours témoignée en acceptant de m'accueillir au sein du laboratoire LEPM qu'elle dirige et pour les nombreux conseils prodigués tout au long de ce travail.

Je remercie le Pr Patrick LAVELLE (Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie et ancien Directeur de l'UMR 137) qui a toujours soutenu le projet. J'exprime ma gratitude au Dr Thierry DESJARDINS (Chargé de Recherche à l'IRD) ainsi qu'à Max SARRAZIN pour leurs nombreux conseils et leur accueil lors de mes séjours à Belém et sur le terrain. J'ai profité de nombreuses remarques et conseil auprès des professeurs de l'UFRA, je remercie les docteurs Paulo Fernando DA SILVA MARTINS (coordinateur brésilien du projet), Francisco DE ASSIS OLIVEIRA et Izildinha DE SOUZA MIRANDA, des ingénieurs et des étudiants que j'ai eu le plaisir de rencontrer à l'UFRA : Jessivaldo, Rita, Rosa et Júlio.

J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler auprès des membres du LASAT à Marabá et particulièrement le Dr Livia NAVEGANTES ALVES et Fernando MICHELOTTI qui étaient à la direction de ce laboratoire et qui m'ont guidé à Marabá. J'ai profité des connaissances des étudiants en agronomie de l'UFPA concernant le contexte économique, social, politique et agricole de la région de Marabá et particulièrement Fábio DOS REIS RIBEIRO DE ARAÚJO et Marianna NASCIMENTO DELGADO. Je teins aussi à remercier Marcilene SILVA DA COSTA pour ses leçons de portugais et la patience dont elle a fait preuve.

J'exprime ma très grande reconnaissance aux agriculteurs de Benfica qui m'ont toujours accueilli avec courtoisie, pour leur curiosité, leur attention et leur patience. Je pense à Piauí, Francesca, Leonino, Cicero, Antonio José, Eliete, Ozano, Carmelo et à leur famille respective. Je remercie l'ancien président de l'association des agriculteurs de Benfica, Meleta ainsi que son épouse Maria pour m'avoir fourni toutes les informations dont j'avais besoin. Je suis toujours heureux de les rencontrer dans les rues de Marabá. Je remercie les chercheurs et les étudiants que j'ai croisés sur le terrain avec qui j'ai obtenu de l'aide et échangé de nombreuses informations : le Pr Anne-Elisabeth LAQUES, le Dr Danièle MITJA ainsi que les étudiants Guillaume, Roberto, Alesio, Sophie et Aurélie.

Je remercie les membres du laboratoire d'écophysiologie moléculaire pour leurs encouragements : les docteurs Judicaëlle BRUNET, Chantal PASSAQUET, Dominique CONTOUR-ANSEL, Anh PHAM-THI, Agnès LAMETA D'ARCY, Mathieu BAGARD, Manuel BLOUIN, Maria Helena CRUZ DE CARVALHO, les anciennes étudiantes en thèse, les docteurs Khady Nani DRAMÉ et Maria Lucia TORRES-FRANKLIN ainsi que Agnès GIGON, Fryni GREKIS et Gilberte. Je remercie aussi les étudiants actuels en doctorat : Biet, Ulrike, Kim et Rafiq. Vous avez tous contribué grâce à votre aide et vos conseils à la réalisation de ce travail.

Enfin, je ne peux pas oublier **Deurival CARVALHO** qui m'a transmis ses connaissances sur l'Amazonie, qui m'a appris tant de choses et accompagné sur tous les terrains pendant ces deux années en Amazonie : *obrigado Velho*. Je remercie aussi son épouse et toute sa famille pour leur accueil chaleureux.

Je remercie ma grand-mère maternelle pour m'avoir accueilli chez elle, en région parisienne au moment de la rédaction de ce travail ainsi que ma mère, ma sœur Mathilde, mon frère Alexandre et l'ensemble de ma famille qui m'ont toujours soutenu pour mener à bien cette thèse.

Enfin, j'ai une pensée affectueuse pour mon épouse, Helen, qui m'a toujours fait confiance. Elle m'a toujours soutenu et encouragé au cours des longs mois de l'hiver européen afin de mener à terme mes travaux. Je remercie aussi ma belle famille et particulièrement ma belle sœur, Eloide, qui m'a souvent accueilli chez elle à Marabá.

Merci à tous

RÉSUMÉ

En Amazonie orientale, l'agriculture familiale contribue significativement à la transformation des écosystèmes forestiers en pâturages. La mise en valeur pastorale se fait généralement de manière monospécifique avec une Poacée pérenne d'origine africaine (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) qui constitue la principale offre fourragère. Mais les pratiques pastorales mises en œuvre sur une exploitation conduisent souvent à une dégradation des pâturages, qui se manifeste par une prolifération des plantes adventices. Le pâturage a été modifié par l'introduction de deux Fabacées pérennes fourragères originaires d'Amérique Latine, l'une herbacée (*Arachis pintoï* cv. Amarelo) et l'autre ligneuse (*Leucaena leucocephala*). Pendant la saison sèche, nous avons étudié les interactions entre *B. brizantha* et des Fabacées fourragères implantées. Cette étude est la première approche intégrée (écophysio-logie) qui étudie les caractéristiques adaptatives et les effets des Fabacées sur la capacité de résistance à la contrainte hydrique des pâturages à partir des évolutions des échanges gazeux foliaires, du potentiel hydrique et de l'état hydrique du sol. Le dispositif expérimental était composé de cinq parcelles de 100 m² isolées du bétail correspondant à cinq traitements différents. Les trois espèces étudiées ont été cultivées seules et en association. Trois répétitions ont été réalisées pour chaque traitement afin de valider statistiquement les résultats et prendre en compte la variabilité spatiale du sol.

En monoculture, les valeurs de conductances stomatiques de *B. brizantha* sont relativement élevées au regard des conditions climatiques par rapport à des valeurs habituelles de plantes C₄ au champ alors que les valeurs d'assimilations nettes sont celles mesurées couramment. *A. pintoï* et *L. leucocephala* possèdent des valeurs de conductances stomatiques et d'assimilations mesurées habituellement sur les plantes C₃ au champ. En situation de sécheresse, les trois espèces étudiées en monoculture adoptent un mouvement de fermeture stomatique 30 jours après l'arrêt des pluies et ajustent ainsi leur conductance sur l'épuisement de la réserve utile du sol. Cette stratégie permet le maintien de l'activité photosynthétique indispensable à la survie cellulaire et de maintenir une transpiration suffisante pour réguler leur température. Les trois espèces survivent par évitement de la sécheresse, en réduisant leur surface foliaire active et en fermant leurs stomates dès l'abaissement du potentiel hydrique. *B. brizantha* a le même comportement lorsqu'il est cultivé seul ou associé à *A. pintoï* que ce soit au niveau de la conductance stomatique, de l'assimilation de CO₂ ou de l'efficacité instantanée de l'eau. Cependant, son potentiel hydrique est affecté plus précocement au cours d'un stress hydrique lorsqu'il est en concurrence avec *A. pintoï*. Dans le cas de cette association, notre étude montre que la présence de *B. brizantha* a un effet négatif sur les activités photosynthétiques et donc sur la production de biomasse d'*A. pintoï*, espèce considérée pourtant comme sciaphile. Enfin, les fonctions métaboliques de *B. brizantha* sont réduites lorsqu'il est associé à *L. leucocephala* du fait de l'ombrage. *L. leucocephala* évite la sécheresse en réduisant sa surface foliaire. L'augmentation d'insolation en fin de saison sèche affaiblit cependant les plantes associées aux strates inférieures et réduit la quantité de fourrage disponible sur pied.

Nous proposons aux agriculteurs de mettre en place une gestion durable de leurs pâturages par la création d'associations végétales fourragères adaptées aux contraintes biotiques et abiotiques. Les résultats de notre étude nous permettent de proposer plusieurs possibilités de gestion des ressources fourragères. Chacune des espèces fourragères montre des aptitudes face aux contraintes environnementales et leur association peut-être profitable si l'implantation et la pression pastorale sont raisonnées selon leurs caractéristiques culturelles.

Une plus grande diversité de l'offre fourragère permettra de stabiliser ces éleveurs sur leurs terres, de ralentir la déforestation et ainsi conserver la biodiversité existante.

Mots clés – échange gazeux, stress abiotique, *Brachiaria brizantha*, *Arachis pintoï*, *Leucaena leucocephala*, associations végétales, pâturages, agriculture familiale, Amazonie, développement durable

ABSTRACT

Characterization of adaptive responses to drought stress in South-eastern Amazon of three forage species grown in mixed crops

In the Eastern Amazon region (Pará, Brazil), smallholder farming significantly contributes to the transformation of the Amazonian rain forest ecosystem into pasture land that typically includes a single species, generally a perennial fodder grass (*Poaceae*) originating from Africa (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu). Such pastures rapidly lose their sustainability and get invaded by weeds. To prevent these effects, two imported perennial fodder species of the *Fabaceae* family (*Arachis pintoï* cv. Amarelo and *Leucaena leucocephala* Lam.) have been mixed with the African grass *Brachiaria* and the interrelations between *B. brizantha* and the *Fabaceae* species have been studied. In this unique ecophysiological study, plant parameters, such as gas exchange and plant water potential have been correlated with soil parameters, such as soil water content. The final goal was to assess the impact of the *Fabaceae* plants on pasture tolerance to water deficit. The experimental setting included five treatments applied to 100 m² fenced plots to keep cattle away. Treatments corresponded to various combinations between the grass and the two *Fabaceae* species. Three biological repeats were set up for each treatment for statistical significance and in order to account for soil structure variability.

In monospecific plots, *B. brizantha* exhibited stomatal conductance values higher than those expected from typical C₄ species whereas net CO₂ assimilation rates were normal. *A. pintoï* and *L. leucocephala* had usual stomatal conductance values for field-cultivated C₃ plants. In response to drought, a general adjustment in stomatal conductance was observed 30 days into the dry season (*i.e.* without rain), suggesting that the plants limited transpiration rates according to the progressive decrease in soil water content. This strategy allowed them to maintain photosynthetic activities and to supply photosynthates to their tissues while limiting rises in temperatures. Upon exhaustion of soil water content, decreases in leaf water potentials were observed and plants escaped drought by reducing their leaf area and by abruptly closing their stomata. *Brachiaria*'s responses to drought were similar in mixed and monospecific plots regarding stomatal conductance, net CO₂ assimilation rate or real-time water efficiency. However, when grown in mixed plots with *A. pintoï*, *Brachiaria*'s leaf water potential decreased rapidly after the onset of drought, due to the competition for water. In a *A. pintoï* × *Brachiaria* plot, *Brachiaria* had a negative impact on *A. pintoï* photosynthetic activities and biomass production, even though the latter was considered as a shade plant species. On the other hand, *Brachiaria* metabolic activities were reduced in *L. leucocephala* × *Brachiaria* combinations, due to the interception of light supply by *L. leucocephala*. *L. leucocephala* avoided water deficit by reducing leaf area. The resulting increase in light intensity reaching the lower strata, toward the end of the dry season weakened the shortest plants and limited fodder production.

In conclusion, we propose that farmers implement pasture sustainability by developing crop mixing, using fodder species adapted to abiotic stresses. Furthermore, our results show that

several crop combinations represent viable solutions to the perpetuation of new pastures. Each fodder species presents specific drought adaptation features. Combining them could be beneficial if pastoral pressure was allowed to develop according to the plants tolerance level. Improvements in fodder production and diversity could extend the life-span of smallholder settlements and as a result slow down deforestation.

Keys words – gas exchange, abiotic stress, *Brachiaria brizantha*, *Arachis pintoï*, *Leucaena leucocephala*, mixed crops, pastures, smallholder farming, Amazonia, sustainable development

RESUMO

Caracterização das respostas adaptativas ao estresse hídrico no Sudeste da Amazônia para três espécies forrageiras cultivadas em monocultura e em associação: *Brachiaria brizantha*, *Leucaena leucocephala* et *Arachis pintoï*

Na Amazônia oriental, a agricultura familiar contribui significativamente para a transformação do ecossistema florestal em pastagem. Geralmente a valorização pastoral faz-se de maneira mono-específica com uma Poacea perene de origem africana (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) que constitui a principal oferta forrageira. Mas as práticas pastorais utilizadas em uma propriedade conduzem frequentemente a uma degradação dos pastos, que se manifesta por uma proliferação das plantas invasoras. O pasto foi alterado com a introdução de duas Fabaceas perenes forrageiras originárias da América Latina, uma herbácea (*Arachis pintoï* cv. Amarelo) e uma outra lenhosa (*Leucaena leucocephala* Lam.). Durante a estação seca, nós estudamos as interações entre *B. brizantha* e as Fabaceas forrageiras implantadas. Este trabalho é o primeiro estudo integrado em exofisiologia que estuda as características adaptáveis e os efeitos das Fabaceas na capacidade de resistência no constrangimento hídrico a partir das evoluções das trocas gasosas foliar, do potencial hídrico e do estado hídrico do solo. O dispositivo experimental era composto de cinco parcelas de 100 m² isoladas do gado, correspondendo a cinco tratamentos diferentes. As três espécies estudadas foram cultivadas de maneira mono-específica e em associação. Três repetições foram realizadas para cada tratamento para validar estatisticamente os resultados e levar em conta a variabilidade espacial do solo.

Em monocultura, os valores de condutâncias estomáticas de *B. brizantha* são elevadas para as condições climáticas com respeito os valores habituais de plantas C₄ no campo enquanto os valores de assimilações são habituais. *A. pintoï* e *L. leucocephala* possuem valores de condutâncias estomáticas e de assimilações habituais as plantas C₃ no campo. Em situação de seca, os três espécies estudados em monocultura adotam um movimento de fechamento estomático 30 dias depois a parada da pluviometria para ajustar as condutâncias no esgotamento da reserva útil do solo. Esta estratégia permite manter uma atividade fotossintética indispensável para a sobrevivência celular e a preservação de uma transpiração suficiente para regular as temperaturas. As três espécies sobrevivem através da evasão de seca, reduzindo a sua área foliar ativa e fechando os estômatos quando o potencial hídrico ser reduzido. *B. brizantha* usa a mesma estratégia quando ele é cultivado só ou associado com *A. pintoï* ao nível da condutância estomática, da assimilação de CO₂ ou da eficiência imediata da água. Porém, o seu potencial hídrico é afetado mais prematuramente durante um estresse hídrico quando estiver em competição com *A. pintoï*. No caso desta associação, nosso estudo mostra que a presença de *B. brizantha* tem um efeito negativo nas atividades fotossintéticas e

assim na produção de biomassa de *A. pintoï*, espécie considerada normalmente umbrofila. Finalmente, as funções metabólicas de *B. brizantha* estão reduzidas quando ele é associado com *L. leucocephala* por causa da sombra. Mas *B. brizantha* possui capacidades de adaptação a estas condições que fazem ele uma espécie pouco vulnerável aos períodos secos longos. *L. Leucocephala* usa também a estratégia de adaptação morfológica com a redução de superfície foliar. Porém, o aumento de insolação ao fim da estação seca debilita as plantas associadas dos estratos subordinados e reduz a quantidade de alimento a pé disponível pelo gado.

Nós sugerimos aos agricultores de montar uma gestão sustentável dos pastos com a criação de associações vegetais forrageiras adaptadas aos constrangimentos bióticos e abióticos. Os resultados de nosso estudo nos permitem propor várias possibilidades de gestão dos recursos de forragem. Cada espécie forrageira mostra capacidades em frente as exigências ambientais e as suas associações podem ser interessantes se a colocação e a pressão pastoral sejam debatidas de acordo com as características culturais delas. *L. Leucocephala* e *A. pintoï* melhora a qualidade do solo e a qualidade da provisão do gado. O implantando forte de *L. leucocephala* permitirá a criação de linhas paralelas às curvas de níveis contra a erosão e sua madeira pode ser avaliadas pelos agricultores. *A. pintoï*, em alimento alternado, pode trazer uma complementação de proteína importante se estiver isolado de *B. brizantha*. Afinal, a associação *B. brizantha* – *L. leucocephala* é a que pode responder melhor aos objetivos dos agricultores: controle dos adventícios, variedade e melhoria da oferta forrageira, a melhoria da qualidade do solo e a proteção contra a erosão. Assim, uma variedade melhor da oferta de forragem permitirá estabilizar estes criadores nas suas terras e reduzir a velocidade do desmatamento e manter a biodiversidade inicial.

Palavras chaves – Desenvolvimento Sustentável, Amazônia, agricultura familiar, pastagens, estresse abiótico, associação vegetal, *Brachiaria brizantha*, *A. pintoï*, *Leucaen leucocephala*, trocas gasosas

LISTE DES FIGURES

Figure 1 – Facteurs de modification de l'écosystème et dynamique du front pionnier	26
Figure 2 – Mise en place d'associations culturales de plantes fourragères pour une gestion durable des pâturages.....	28
Figure 1.1 – Conquête agricole et déforestation en Amazonie brésilienne	32
Figure 1.2 – Dynamique spatiale des fronts pionniers agricoles en Amazonie brésilienne	32
Figure 1.3 – Assentamento de Benfica	36
Figure 1.4 – Profil topographique de deux versant dans l'ensemble I de Benfica.....	38
Figure 1.5 – Profil topographique d'un versant dans l'ensemble II de Benfica	38
Figure 1.6 – Extrait de la carte géologique Araguaia Folha SB.....	39
Figure 1.7 – Diagramme ombrothermique de Benfica	41
Figure 1.8 – Schéma récapitulatif des réponses des plantes aux contraintes.....	44
Figure 1.9 – Les points de blocages de la photosynthèse lors d'un stress hydrique	50
Figure 1.10 – Stress environnementaux et photoinhibition	50
Figure 1.11 – Réponses des plantes au stress hydrique à court et à long terme.....	51
Figure 1.12 – Glycinebetine : une protection efficace contre le stress abiotique.....	52
Figure 1.13 – Organigramme des calculs pour évaluer la croissance de la végétation.....	52
Figure 1.14 – Effets de la fermeture stomatique sur l'assimilation de la feuille	54
Figure 1.15 – Physiologie du stress	54
Figure 1.16 – Parcelle expérimentale avec <i>B. brizantha</i>	56
Figure 1.17 – Morphologie de <i>B. brizantha</i>	56
Figure 1.18 – Les épillets et fleurs insérés sur l'axe principal selon une disposition alternée.....	56
Figure 1.19 – Pâturage de <i>B. brizantha</i> en pleine saison sèche	56
Figure 1.20 – Parcelle expérimentale composé d' <i>A. pintoï</i> en début de saison sèche (a) et au cours de la saison humide (b)	62
Figure 1.21 – Feuille d' <i>A. pintoï</i> (a) en début de saison sèche et ses graines (b)	62
Figure 1.22 – <i>L. leucocephala</i> sur la parcelle n°2 du bloc B associé à <i>Brachiaria brizantha</i> (a), la feuille (b), la fleur (c), la gousse et ses fèves (d).....	67
Figure 2.1 – Organigramme de la démarche expérimentale	74
Figure 2.2 – Ensemble des parcelles expérimentales d'un bloc : (a) vue d'ensemble du bloc C, (b) agrandissement d'une partie du bloc C.....	76
Figure 2.3 – Organisation des parcelles expérimentales du dispositif IFB	77
Figure 2.4 – Parcelles en cultures monospécifiques : (a) <i>B. brizantha</i> , (b) <i>L. leucocephala</i> , (c) <i>A. pintoï</i>	78
Figure 2.5 – Parcelles en cultures associées : (a) <i>L. leucocephala</i> / <i>A. pintoï</i> , (b) <i>B. brizantha</i> / <i>L. leucocephala</i> , (c) <i>B. brizantha</i> / <i>A. pintoï</i>	78
Figure 2.6 – Description du système ADC LCA ₂	80
Figure 2.7 – Chambre de mesure.....	81
Figure 2.8 – Évolution moyenne du PAR à différentes heures de la journée au soleil, à l'ombre de <i>B. brizantha</i> , à l'ombre de <i>L. leucocephala</i> et évolution moyenne dans une journée de la température, du VPD et de l'HR au cours des saisons humides et sèche ...	86
Figure 2.9 – Représentation schématique de la répartition spatiale des mesures d'humidité du sol sur une parcelle expérimentale.....	89
Figure 2.10 – Description de la mesure d'humidité du sol par TDR	89
Figure 2.11 – Organisation d'une mission à Benfica	91
Figure 3.1 – Répartition des précipitations et évapotranspiration à Benfica entre avril 2005 et février 2007	94

Figure 3.2 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol des parcelles n°13 au cours des missions MB-C et MB-D	96
Figure 3.3 – Évolution de l’humidité massique moyenne des parcelles n°13 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation.....	96
Figure 3.4 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°13	96
Figure 3.5 – Évolution du potentiel hydrique moyen et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies	98
Figure 3.6 – Évolution du potentiel hydrique au cours de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche	98
Figure 3.7 – Évolution du potentiel hydrique foliaire moyen chez <i>B. brizantha</i> en fonction de l’humidité volumique moyenne du sol au cours de la saison sèche	98
Figure 3.8 – Évolution de la conductance stomatique et de l’assimilation chez <i>B. brizantha</i> en monoculture.....	100
Figure 3.9 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>B. brizantha</i> à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche.....	100
Figure 3.10 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>B. brizantha</i> et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison sèche	100
Figure 3.11 – Évolution de l’assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen chez <i>B. brizantha</i> au cours de la saison sèche.....	102
Figure 3.12 – Conductance stomatique et assimilation nette de <i>B. brizantha</i> en fonction de l’évolution de son potentiel hydrique	102
Figure 3.13 – WUE (A/Gs) en fonction de l’évolution du potentiel hydrique chez <i>B. brizantha</i>	104
Figure 3.14 – Évolution morphologique de <i>B. brizantha</i> entre le début (a) et la fin de la saison sèche (b).....	104
Figure 3.15 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol des parcelles n°15 au cours de la saison sèche et de la réhydratation.....	106
Figure 3.16 – Évolution de l’humidité massique moyenne des parcelles n°15 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation	106
Figure 3.17 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur la parcelle en culture monospécifique composée par <i>A. pintoï</i>	108
Figure 3.18 – Évolution du potentiel hydrique foliaire moyen chez <i>A. pintoï</i> et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies	108
Figure 3.19 – Évolution du potentiel hydrique foliaire chez <i>A. pintoï</i> cultivé seul à différentes heures de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche	109
Figure 3.20 – Évolution du potentiel hydrique foliaire chez <i>A. pintoï</i> cultivé seul en fonction de l’humidité volumique moyenne du sol.....	109
Figure 3.21 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (Gs et A) sur les parcelles n°15	110
Figure 3.22 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de l’évolution du potentiel hydrique chez <i>A. pintoï</i>	111
Figure 3.23 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>A. pintoï</i> et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison humide	112
Figure 3.24 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>A. pintoï</i> à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche	112
Figure 3.25 – Évolution de l’assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen chez <i>A. pintoï</i> au cours de la saison sèche.....	112
Figure 3.26 – WUE (A/Gs) en fonction de l’évolution du potentiel hydrique chez <i>A. pintoï</i>	114

Figure 3.27 – Conductance stomatique et assimilation nette d' <i>A. pintoï</i> en fonction de l'évolution de son potentiel hydrique	114
Figure 3.28 – Évolution de la morphologie d' <i>A. pintoï</i> entre le début (a) et le milieu de la saison sèche (b).....	114
Figure 3.29 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol des parcelles n°14 au cours des missions MB-C et MB-D	116
Figure 3.30 – Évolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°14 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation	116
Figure 3.31 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°14	118
Figure 3.32 – Évolution du potentiel hydrique foliaire moyen chez <i>L. leucocephala</i> et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies.....	118
Figure 3.33 – Évolution du potentiel hydrique foliaire chez <i>L. leucocephala</i> cultivé seul à différentes heures de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche	118
Figure 3.34 – Évolution du potentiel hydrique foliaire chez <i>L. leucocephala</i> cultivé seul en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol au cours de la saison sèche.....	119
Figure 3.35 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (conductance stomatique) sur les parcelles n°14	120
Figure 3.36 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>L. leucocephala</i> à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche.....	120
Figure 3.37 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez <i>L. leucocephala</i>	120
Figure 3.38 – Évolution de la conductance stomatique chez <i>L. leucocephala</i> et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison humide. <i>Des lettres différentes indiquent des variations significatives</i>	122
Figure 3.39 – Évolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen chez <i>L. leucocephala</i> au cours de la saison sèche	122
Figure 3.40 – Évolution du WUE (A/Gs) en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez <i>L. leucocephala</i>	123
Figure 3.41 – Conductance stomatique et assimilation nette chez <i>L. leucocephala</i> en fonction de l'évolution de son potentiel hydrique.....	123
Figure 3.42 – Évolution de la morphologie de <i>L. leucocephala</i> entre le début (a) et le milieu de la saison sèche (b) et réduction de sa surface foliaire (c, d, e et f)	124
Figure 3.43 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol des parcelles n°4 au cours des missions MB-C et MB-D	126
Figure 3.44 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur la parcelle n°4	128
Figure 3.45 – Évolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°4 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation	128
Figure 3.46 – Évolution du potentiel hydrique foliaire de <i>B. brizantha</i> et d' <i>A. pintoï</i> cultivé en association en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol	128
Figure 3.47 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (Gs) sur les parcelles n°4.....	130
Figure 3.48 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et d' <i>A. pintoï</i>	130
Figure 3.49 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (assimilation nette) sur les parcelles n° 4	132
Figure 3.50 – Évolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen de <i>B. brizantha</i> et d' <i>A. pintoï</i> au cours de la saison sèche.....	132

Figure 3.51 – Évolution de l’assimilation nette en fonction de l’évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et d’ <i>A. pintoï</i>	132
Figure 3.52 – Évolution du WUE (A/Gs) en fonction de l’évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et d’ <i>A. pintoï</i>	133
Figure 3.53 – Parcelles n°4 composées de <i>B. brizantha</i> et d’ <i>A. pintoï</i> en association.....	134
Figure 3.54 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol des parcelles n°2 au cours des missions MB-C et MB-D.....	137
Figure 3.55 – Évolution de l’humidité massique moyenne des parcelles n°2 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation.....	138
Figure 3.56 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°2.....	139
Figure 3.57 – Évolution du potentiel hydrique foliaire de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> cultivé en association en fonction de l’humidité volumique moyenne du sol.....	140
Figure 3.58 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (Gs) de <i>B. brizantha</i> et de pour <i>L. leucocephala</i>) sur les parcelles n°2.....	141
Figure 3.59 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de l’évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i>	142
Figure 3.60 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (assimilation nette) de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> sur les parcelles n°2.....	142
Figure 3.61 – Évolution de l’assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> au cours de la saison sèche.....	143
Figure 3.62 – Évolution de l’assimilation nette en fonction de l’évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. Leucocephala</i>	143
Figure 3.63. – Évolution du WUE (A/Gs) en fonction de l’évolution du potentiel hydrique de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i>	144
Figure 4.63 – Diagramme ombrothermique de Benfica.....	149
Figure 4.64 – Culture (a) et récolte (b) du riz la première année après la défriche à Benfica.....	150

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 – Quelques noms communs pour désigner <i>B. brizantha</i> dans différentes régions et dans différentes langues	58
Tableau 1.2 – Quelques noms communs pour désigner <i>A. pintoï</i> dans différents pays et dans différentes langues	63
Tableau 1.3 – Les noms communs rencontrés selon les pays, les régions ou les langues	68
Tableau 1.4 – Production de matière sèche chez <i>L. leucocephala</i> dans différents lieux	70
Tableau 2.1 – Organisation des missions à Benfica.....	75
Tableau 2.2 – Composition floristique dans les seize parcelles expérimentales d'un bloc.....	79
Tableau 2.3 – Composition floristique des parcelles expérimentales IFB utilisées dans un bloc.....	80
Tableau 2.4 – Différence de potentiel hydrique selon le type de feuillage en période de réhydratation.....	84
Tableau 2.5 – Traitement, espèce et situation du prélèvement	85
Tableau 2.6 – Matériel utilisé pour les mesures de densité apparente	90
Tableau 3.1 – Précipitations mensuelles, ETP et réserve utile entre 2005 et 2007.....	94
Tableau 3.2 – Teneur en eau volumique du sol des parcelles n°13 à différentes périodes de la saison sèche	97
Tableau 3.3 – Valeurs moyennes de conductance stomatique et d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de <i>B. brizantha</i> à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. <i>Des lettres différentes indiquent des variations significatives</i>	105
Tableau 3.4 – Teneur en eau volumique du sol des parcelles n°15 à différentes périodes de la saison sèche	106
Tableau 3.5 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau d' <i>A. pintoï</i> à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique	115
Tableau 3.6 – Teneur en eau volumique du sol des parcelles n°14 à différentes périodes de la saison sèche	116
Tableau 3.7 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de <i>L. leucocephala</i> à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique	125
Tableau 3.8 – Teneur en eau volumique du sol des parcelles n°4 à différentes périodes de la saison sèche	126
Tableau 3.9 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de <i>B. brizantha</i> et d' <i>A. pintoï</i> associés à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique	136
Tableau 3.10 – Teneur en eau volumique du sol des parcelles n°2 à différentes périodes de la saison sèche	137
Tableau 3.11 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> associés à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique	144
Tableau 4.1 – Répartition des racines de <i>B. brizantha</i> dans un profil de sol.....	152
Tableau 4.2 – Valeurs moyennes de la conductance stomatique (a), de l'assimilation nette (b), de l'efficacité de l'eau (c) chez <i>B. brizantha</i> , <i>A. pintoï</i> et <i>L. leucocephala</i> en monoculture et en association à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique	157

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1a – <i>Thypha domingensis</i> : plante typique des zones humides.....	181
ANNEXE 1b – Vue d’un bas fond de l’ensemble I à Benfica	181
ANNEXE 2 – Les paramètres utilisés pour les calculs de physiologie	182
ANNEXE 3a – Distribution de <i>Brachiaria brizantha</i> sur le continent Africain (a), Asiatique (b) et Américain (c).....	185
ANNEXE 3b – Distribution d’ <i>A. pintoï</i> sur le continent américain (a), sur le continent africain (b), en Asie du Sud Est et en Océanie (c).....	186
ANNEXE 3c – Distribution de <i>L. leucocephala</i> sur le continent Américain (a), sur le continent Africain (b), en Océanie et Asie (c).....	187
ANNEXE 4a – Évolution du PAR à différentes heures de la journée (ensoleillée) entre la saison humide et la saison sèche.....	188
ANNEXE 4b – Évolution du PAR à différentes heures de la journée au soleil et à l’ombre de <i>B. brizantha</i> au cours de la saison humide et de la saison sèche.....	189
ANNEXE 4c – Évolution de la PAR à différentes heures de la journée au soleil et à l’ombre de <i>L. leucocephala</i> au cours de la saison humide et de la saison sèche.....	189
ANNEXE 5a – Calendrier de l’ensemble des missions à Benfica	190
ANNEXE 5b – Organisation d’une journée de mesures lors d’une mission à Benfica.....	191
ANNEXE 6a – Évolution de l’humidité volumique moyenne du sol des parcelles n°13 et du potentiel hydrique foliaire chez <i>B. brizantha</i> au cours de la saison sèche.....	192
ANNEXE 6b – Évolution de l’humidité volumique moyenne du sol des parcelles n 15 et du potentiel hydrique foliaire chez <i>A. pintoï</i> cultivé seul au cours de la saison sèche	193
ANNEXE 6c – Évolution de l’humidité volumique moyenne du sol des parcelles n°14 et du potentiel hydrique foliaire chez <i>L. leucocephala</i> cultivé seul au cours de la saison sèche.....	194
ANNEXE 6d – Évolution de l’humidité volumique moyenne du sol des parcelles n°4 et du potentiel hydrique foliaire de <i>B. brizantha</i> et d’ <i>A. pintoï</i> cultivé en association au cours de la saison sèche.....	195
ANNEXE 6e – Évolution de l’humidité volumique moyenne du sol des parcelles n°2 et du potentiel hydrique foliaire de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> cultivé en association au cours de la saison sèche	196
ANNEXE 7 – Évolution de la morphologie d’ <i>A. pintoï</i> cultivé seul.....	197
ANNEXE 8 – Évolution de la morphologie des feuilles et des folioles d’ <i>A. pintoï</i> au cours de la sécheresse et de la réhydratation et germination des graines d’ <i>A. pintoï</i>	198
ANNEXE 9 – Parcelles n°2 composées de <i>B. brizantha</i> et de <i>L. leucocephala</i> en association	199

TABLE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

A ou An	Assimilation nette
ABA	Acide abscissique
<i>Ap</i>	<i>Arachis pintoï</i>
APRA	<i>Associação Pro-Reforma Agrária</i>
ATP	Adénosine triphosphate
<i>Bb</i>	<i>Brachiaria brizantha</i>
BR	<i>Rodovia Federal</i>
Ci	Concentration en CO ₂ dans la chambre sous-stomatique
CIAT	<i>International Center for Tropical Agriculture</i>
CNPq	<i>Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico</i>
COOPSERVIÇOS	<i>Cooperativa de Prestação de Serviços</i>
CPRM	<i>Serviço geológico do Brasil</i>
E	Transpiration
EMBRAPA	<i>Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária</i>
ETP	Évapotranspiration potentiel
ETR	Évapotranspiration réelle
FAO	<i>Food and Agriculture Organization</i>
FETAGRI	<i>Federação dos Trabalhadores na Agricultura do Estado do Pará</i>
Gs	Conductance stomatique
HR	Humidité relative
IBAMA	<i>Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis</i>
IBGE	<i>Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística</i>
IFB	Institut Français de la Biodiversité
INCRA	<i>Instituto Nacional da Colonização e Reforma Agrária</i>
INPE	<i>Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais</i>
IPEAN	<i>Instituto de Pesquisa Agropecuária do Norte</i>
IR	Rayonnement Infrarouge
IRD	Institut de Recherche pour le Développement
KC	Coefficient cultural
LAI	Indice foliaire
LASAT	<i>Laboratorio Socio-Agro do Tocantins</i>
<i>Ll</i>	<i>Leucaena leucocephala</i>
MB	Mission de terrain à Benfica
Mha	Million d'hectares
Mt	Million de tonnes
MPEG	<i>Museu Paraense Emílio Goeldi</i>
NADPH	Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate
NEAF	<i>Núcleo de ciências agrária e desenvolvimento rural</i>
P ou Pmm	Précipitation
PA	<i>Projeto de Assentamento</i>
PAR	<i>Photosynthetically active radiation</i>
pF	Point de flétrissement
PIB	Produit intérieur brut
PSI	Photosystème I
PSII	Photosystème II

TABLE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS (suite)

RFU	Réserve facilement utile
RU	Réserve utile
RWC	Teneur relative en eau
<i>Sr</i>	<i>Solanum rugosum</i>
STR	<i>Sindicato dos Trabalhadores Rurais</i>
T°C	Température en degré Celsius
TDR	<i>Time domain reflectometry</i>
Tmax	Température maximale
UFPA	<i>Universidade Federal do Pará</i>
UFRA	<i>Universidade Federal Rural da Amazônia</i>
VPD	Pression de vapeur saturante
θ	Température moyenne mensuelle
Ψ_H	Potentiel hydrique

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	5
RÉSUMÉ	7
ABSTRACT	8
RESUMO	9
LISTE DES FIGURES	11
LISTE DES TABLEAUX.....	15
LISTE DES ANNEXES	16
TABLE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS	17
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	27
CHAPITRE 1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE.....	33
1.1. Dynamique de l’agriculture familiale dans le sud-est amazonien	33
1.1.1. Agriculture familiale et contexte agricole national.....	33
1.1.2. Fronts pionniers agricoles d’Amazonie	33
1.1.3. Communauté d’agriculteur de Benfica : bref historique de la création du <i>Projeto de Assentamento</i>.....	35
1.2. Influence des facteurs biophysiques dans la mise en valeur agricole du milieu	39
1.2.1. Contexte géomorphologique différencié de la région.....	39
1.2.2. Vestiges de la forêt climacique de Benfica.....	40
1.2.3. Climat de transition de la région de Marabá	40
1.2.4. Présentation de la couverture pédologique	41
1.3. Rappels des effets de la sécheresse sur les plantes	43
1.3.1. Aspects généraux des stress abiotiques.....	45
1.3.2. Réactions globales de la plante à la sécheresse.....	45
1.3.2.1. Eau et sécheresse	45
1.3.2.2. Potentiel hydrique et circulation de l’eau dans la plante	49
1.3.2.3. Réaction au plan morphologique.....	49
1.3.3. Réactions sur le plan biochimique et moléculaire	51
1.4. Description du matériel végétal.....	57
1.4.1. <i>Brachiaria brizantha</i> (Hochst. ex A. Rich.) Stapf. cv. Marandu	57
1.4.1.1. Description botanique.....	57
1.4.1.2. Distribution spatiale (annexe 3a).....	58
1.4.1.3. Qualité agronomique	59
1.4.1.4. Conclusion	61

Table des matières

1.4.2. <i>Arachis pintoï Krapov. & W.C. Greg cv. Amarillo</i>	63
1.4.2.1. Description botanique.....	63
1.4.2.2. Distribution spatiale (annexe 3b)	63
1.4.2.3. Écologie	64
1.4.2.4. Utilisation agronomique	64
1.4.2.5. Conclusion	66
1.4.3. <i>Leucaena leucocephala (Lam.) De Witt</i>	67
1.4.3.1. Description botanique.....	67
1.4.3.2. Distribution	68
1.4.3.3. Caractéristiques agronomiques	69
1.4.3.4. Conclusion	72
CHAPITRE 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES	75
2.1. Organigramme de la démarche méthodologique	75
2.2. Dispositif expérimental de Benfica	77
2.2.1. Composition floristique des parcelles expérimentales	79
2.2.2. Mise en place de la méthodologie sur le dispositif IFB	79
2.3. Mesures des échanges gazeux	80
2.3.1. Description de l'appareil ADC LCA ₂	80
2.3.1.2. Chambre de mesure PLC	81
2.3.1.3. Analyseur de CO ₂ (LCA ₂)	81
2.3.2. Calculs des échanges gazeux	82
2.3.3. Paramètres utilisés pour les calculs	82
2.4. État hydrique et caractéristiques du matériel végétal	83
2.4.1. Suivi de l'état hydrique de la végétation	83
2.4.2. Localisation, orientation et âge du feuillage.....	83
2.4.2.1. Feuilles de lumière et feuilles d'ombre	83
2.4.2.2. Âge du feuillage	84
2.4.2.3. Conclusion	85
2.5. Étude des conditions climatiques	87
2.5.1. Mesures du PAR.....	87
2.5.1.1. Mesures du PAR sous rayonnement solaire direct.....	87
2.5.1.2. Mesures du PAR sous <i>B. brizantha</i> et <i>L. leucocephala</i>	87
2.5.2. Température, humidité relative et déficit de pression de vapeur.....	88
2.5.3. Détermination de la tranche horaire favorable aux mesures d'échanges gazeux	88

2.6. Mesures effectuées au niveau du sol	88
2.6.1. Suivi de l'état hydrique du sol	88
2.6.1.1. Mesures d'humidité du sol par TDR.....	89
2.6.1.2. Profils hydriques	90
2.6.2. Profils de densité apparente	90
2.7. Organisation des missions à Benfica	90
2.7.1. Organisation des missions et périodes climatiques	90
2.7.2. Organisation des journées de mesures	91
CHAPITRE 3. RÉSULTATS	95
3.1. Comportement physiologique de la Poacée de référence des pâturages : <i>Brachiaria brizantha</i>	95
3.1.1. Paramètres climatiques et édaphiques	95
3.1.1.1. Répartition des précipitations.....	95
3.1.1.2. Évolution du stock d'eau dans le sol.....	95
3.1.2. Analyse du comportement physiologique au cours des saisons	99
3.1.2.1. Évolution du potentiel hydrique de base	99
3.1.2.2. Évolution de la conductance stomatique	101
3.1.2.3. Évolution de l'assimilation nette.....	103
3.1.2.4. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau	105
3.1.2.5. Évolution de la morphologie et conclusion	105
3.2. Approche physiologique des espèces introduites en association au cours des saisons humides et sèches	107
3.2.1. <i>Arachis pintoï</i> cultivé seul : parcelles n°15	107
3.2.1.1. Évolution du stock d'eau dans le sol.....	107
3.2.1.2. Évolution du potentiel hydrique de base	108
3.2.1.3. Évolution de la conductance stomatique	110
3.2.1.4. Évolution de l'assimilation nette.....	113
3.2.1.5. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau	115
3.2.1.6. Évolution de la morphologie et conclusion	115
3.2.2. <i>Leucaena leucocephala</i> cultivé seul : parcelle n°14	117
3.2.2.1. Évolution du stock d'eau dans le sol.....	117
3.2.2.4. Évolution du potentiel hydrique de base	119
3.2.2.5. Évolution de la conductance stomatique	121
3.2.2.6. Évolution de l'assimilation nette.....	121
3.2.2.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau	123
3.2.2.8. Évolution de la morphologie et conclusion	125

Table des matières

3.3.1. <i>Brachiaria brizantha</i> et <i>Arachis pintoï</i> associés: parcelles n°4.....	127
3.3.1.1. Évolution des températures.....	127
3.3.1.2. Évolution du PAR	127
3.3.1.3. Évolution du stock d'eau dans le sol.....	127
3.3.1.4. Évolution du potentiel hydrique de base	129
3.3.1.5. Évolution de la conductance stomatique	131
3.3.1.6. Évolution de l'assimilation	133
3.3.1.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau.....	133
3.3.1.8. Évolution de la morphologie et conclusion	135
3.3.2. <i>Brachiaria brizantha</i> et <i>Leucaena leucocephala</i> associés: parcelles n°2.....	137
3.3.2.1. Évolution du PAR	137
3.3.2.3. Évolution du stock d'eau dans le sol.....	137
3.3.2.4. Évolution du potentiel hydrique de base	139
3.3.2.5. Évolution de la conductance stomatique	141
3.3.2.6. Évolution de l'assimilation	142
3.3.2.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau.....	144
3.3.2.8. Évolution de la morphologie et conclusion	145
CHAPITRE 4. DISCUSSION	149
4.1. Problématique du front pionnier et de l'élevage en Amazonie	149
4.1.1. Conditions climatiques.....	149
4.1.2. Agro-écosystèmes pastorales et agriculture familiale sur front pionnier.....	149
4.1.3. Avantages des cultures associées	150
4.2. Stock d'eau dans le sol et exploitation de la réserve utile.....	151
4.2.1. <i>Brachiaria brizantha</i>	151
4.2.2. <i>Arachis pintoï</i>	152
4.2.3. <i>Leucaena leucocephala</i>	152
4.2.4. <i>B. brizantha</i> en culture associée avec <i>A. pintoï</i>	152
4.2.5. <i>B. brizantha</i> associé à <i>L. leucocephala</i>	153
4.3. Mécanismes morphologiques.....	153
4.4. Approche physiologique	153
4.4.1. <i>Brachiaria brizantha</i>	153
4.4.2. <i>Arachis pintoï</i>	154
4.4.3. <i>Leucaena leucocephala</i>	155
4.4.4. Association <i>B. brizantha</i> / <i>A. pintoï</i>	155
4.4.5. Association <i>B. brizantha</i> / <i>L. leucocephala</i>	156
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	161
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	167
ANNEXES	181

INTRODUCTION GÉNÉRALE

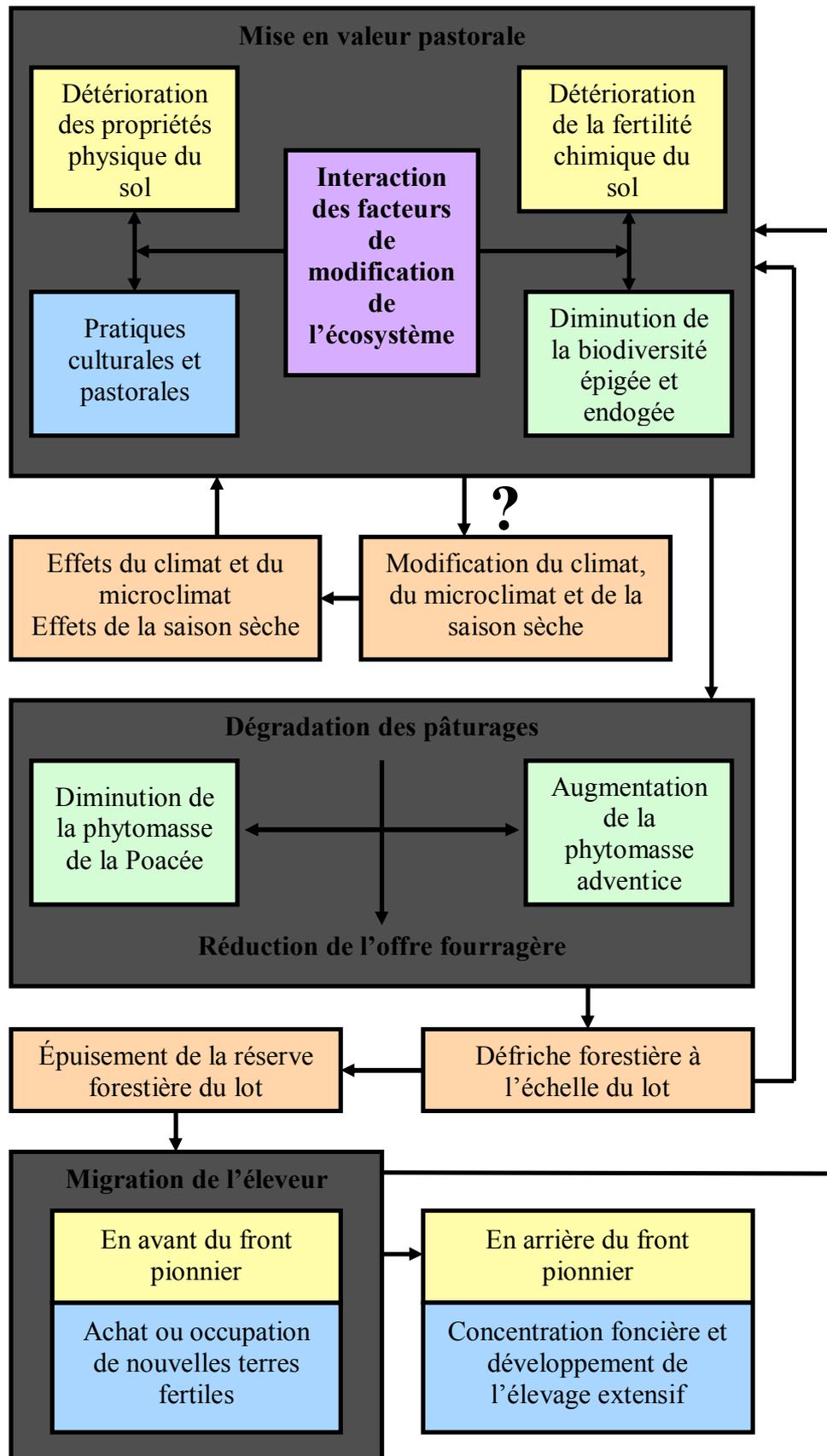


Figure 1 – Facteurs de modification de l'écosystème et dynamique du front pionnier

INTRODUCTION GÉNÉRALE

En Amazonie orientale, l'agriculture familiale contribue significativement à la transformation des écosystèmes forestiers en pâturages. L'élevage bovin de type extensif est le principal mode d'exploitation agricole des régions d'Amazonie les plus touchées par la déforestation. Dans la région étudiée, la mise en valeur pastorale se fait généralement de manière monospécifique avec une Poacée pérenne d'origine africaine (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) qui constitue la principale offre fourragère.

Le développement de l'élevage n'est pas freiné par des difficultés d'ordre zootechnique, mais la dégradation des couverts au cours du temps oblige l'agriculteur à s'agrandir en défrichant les zones forestières de son lot. Lorsque les réserves forestières sont épuisées, l'offre fourragère diminue et l'agriculteur est obligé de migrer. Ainsi, il achète ou occupe de nouvelles terres fertiles pour effectuer une nouvelle défriche brûlis. L'éleveur contribue donc à la dynamique de l'ensemble du front pionnier : ouverture de nouvelles terres fertiles sur le front et concentration foncière en arrière du front accompagné par l'élevage extensif (figure 1). Actuellement, l'utilisation agricole de la forêt n'est pas durable dans les modes de pratique de l'élevage en Amazonie orientale.

Les pratiques culturales et pastorales mises en œuvre sur une exploitation conduisent souvent à une dégradation des pâturages, c'est-à-dire une perte de production fourragère utile à une charge de bétail déterminée. Il ne répond donc plus aux objectifs d'élevage de l'agriculteur. Cette dégradation se caractérise par une diminution de la phytomasse chez la Poacée introduite et par l'augmentation de celle des adventices (figure 1). Si ces dernières participent à la biodiversité, elles sont aussi la principale cause d'abandon des pâturages en raison de la baisse de qualité de la production végétale. De nombreux pâturages même récents se trouvent dans un état de dégradation avancée, la Poacée implantée est rapidement remplacée par des espèces natives plus compétitives.

L'étendue et la nature des modifications de l'écosystème liées à cette dégradation sont difficiles à évaluer et les causes en restent largement inexplicées. Les facteurs de dégradation liés aux modes de gestion des pratiques culturales et pastorales sont nombreux (éléments minéraux et propriétés physiques du sol, modifications du fonctionnement biologique du sol en relation avec l'appauvrissement de la biodiversité épigée et endogée) et leurs interactions sont complexes. Les espèces fourragères peuvent être plus ou moins sensibles à l'invasion de certains ravageurs comme les insectes *Deois flavopicta* et *Zulia entreriana* (*Cigarrinha-das-pastagens*). Enfin, en Amazonie orientale et particulièrement dans la région de Marabá, les dégradations observées peuvent être liées aux aléas du climat en raison de la sensibilité des espèces fourragères au stress hydrique (saison sèche de 3 à 4 mois).

Pour éviter ces situations, on peut utiliser différentes méthodes, actives ou passives. Les pratiques culturales actives consistent essentiellement à aménager le site concerné de façon à pouvoir par exemple irriguer les cultures sensibles lors d'une contrainte hydrique. Mais les réalités économiques et la mise en œuvre sur pâturages de tels procédés rencontrent de nombreuses difficultés. Les pratiques culturales passives relèvent du choix du site et du choix des espèces ou des variétés cultivées (réputées pour leur tolérance à la sécheresse par exemple).

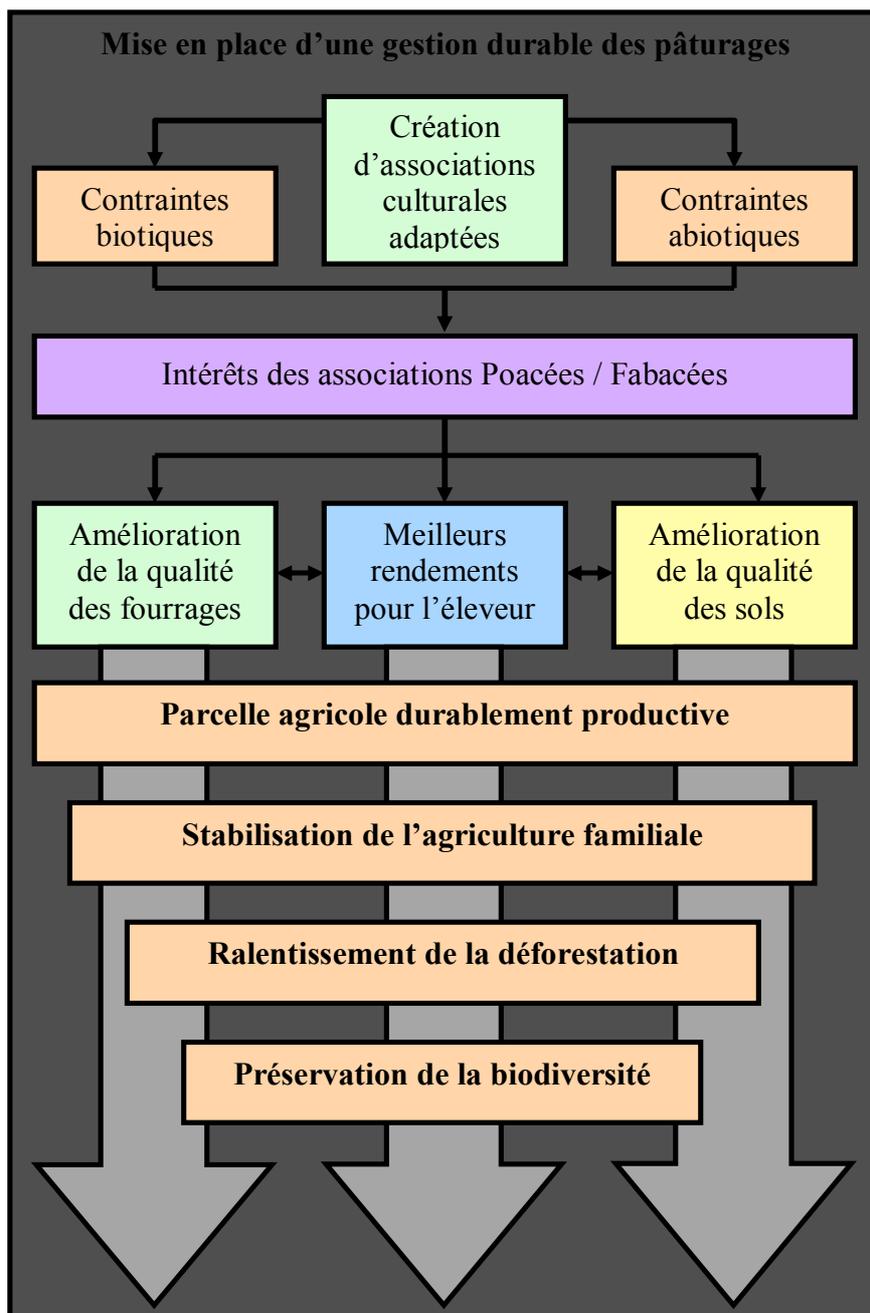


Figure 2 – Mise en place d'associations culturales de plantes fourragères pour une gestion durable des pâturages

Introduction générale

Depuis 2002, des études ont été menées par des agronomes, écologues et pédologues sur des parcelles expérimentales. Le dispositif de recherche, établi par l'IFB (Institut Français de la Biodiversité), correspond à des parcelles expérimentales. L'association d'espèces constituant le pâturage (composé de la graminée *Brachiaria brizantha* cv. Marandu) a été modifiée par l'introduction de deux fabacées pérennes, l'une herbacée (*Arachis pintoï* cv. Amarelo) et l'autre ligneuse (*Leucaena leucocephala*) ainsi qu'une espèce indigène ligneuse (*Solanum rugosum*).

L'étude a été réalisée en Amazonie brésilienne au sein de la localité (*Projeto de Assentamento*) de Benfica (5°16'S ; 49°50'W), une communauté d'agriculteur familiaux du *município* d'Itupiranga, à 115 km de la ville de Marabá et à 70 km de la Transamazonienne. La région de Marabá se trouve à 500 km au Sud de Belém, capitale de l'État du Pará (figure 1.1).

Le premier objectif est de déterminer les caractéristiques adaptatives de *B. brizantha* et des espèces implantées (*A. pintoï*, *L. leucocephala*), cultivées seules et en association, en relation avec les contraintes abiotiques (sécheresse de 3 à 4 mois) et biotiques à partir des critères physiologiques représentatifs (conductance stomatique, assimilation nette et relations hydriques). Nous déterminerons également l'effet des fabacées sur la capacité de résistance à la contrainte hydrique des pâturages au cours de la période de déficit pluviométrique. L'utilisation d'appareils portables a permis de suivre pendant les périodes critiques l'évolution du potentiel hydrique des plantes et des échanges gazeux foliaires. Dans cette perspective, les données physiologiques apporteront des données essentielles pour mettre en place des pratiques culturales efficaces afin d'améliorer de façon quantitative et qualitative la production fourragère. D'autres mesures ont été effectuées en même temps sur les parcelles au niveau du sol : mesures de suivi de l'état hydrique et mesures de profils de densité apparente. Enfin, nous avons effectué des mesures de biomasses sèches qui nous permettront d'analyser la répartition quantitative et la production de chacune des espèces implantées dans les parcelles. L'intégration de ces données à celles des pédologues et écologues permettra aussi de mieux comprendre les interrelations qui existent entre la biodiversité exogée (végétation), la biodiversité endogée (faune et microflore du sol) et le fonctionnement du sol.

Le deuxième objectif de l'expérimentation est de mettre en place une gestion durable des pâturages grâce à la création d'associations végétales pastorales adaptées aux contraintes biotiques et abiotiques (figure 2). Si la parcelle agricole devient durablement productive, elle permettra une certaine stabilisation de l'agriculture familiale en Amazonie. Ainsi, le ralentissement de la déforestation lié à l'expansion agricole permettra la conservation de la biodiversité (figure 2). Nous classerons les associations qui présentent le plus d'intérêt, c'est-à-dire un meilleur compromis entre tolérance à la sécheresse et rendement satisfaisant pour l'agriculteur. Il est possible de réhabiliter des pâturages dégradés par l'introduction de nouvelles graminées très compétitives, mais une plus grande diversité du couvert fourrager par l'introduction de Fabacées en association permettra d'améliorer l'alimentation du bétail, la qualité du sol et de contrôler, par leur capacité de couverture, l'envahissement par les adventices.

CHAPITRE 1

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE



Figure 1.1 – Conquête agricole et déforestation en Amazonie brésilienne

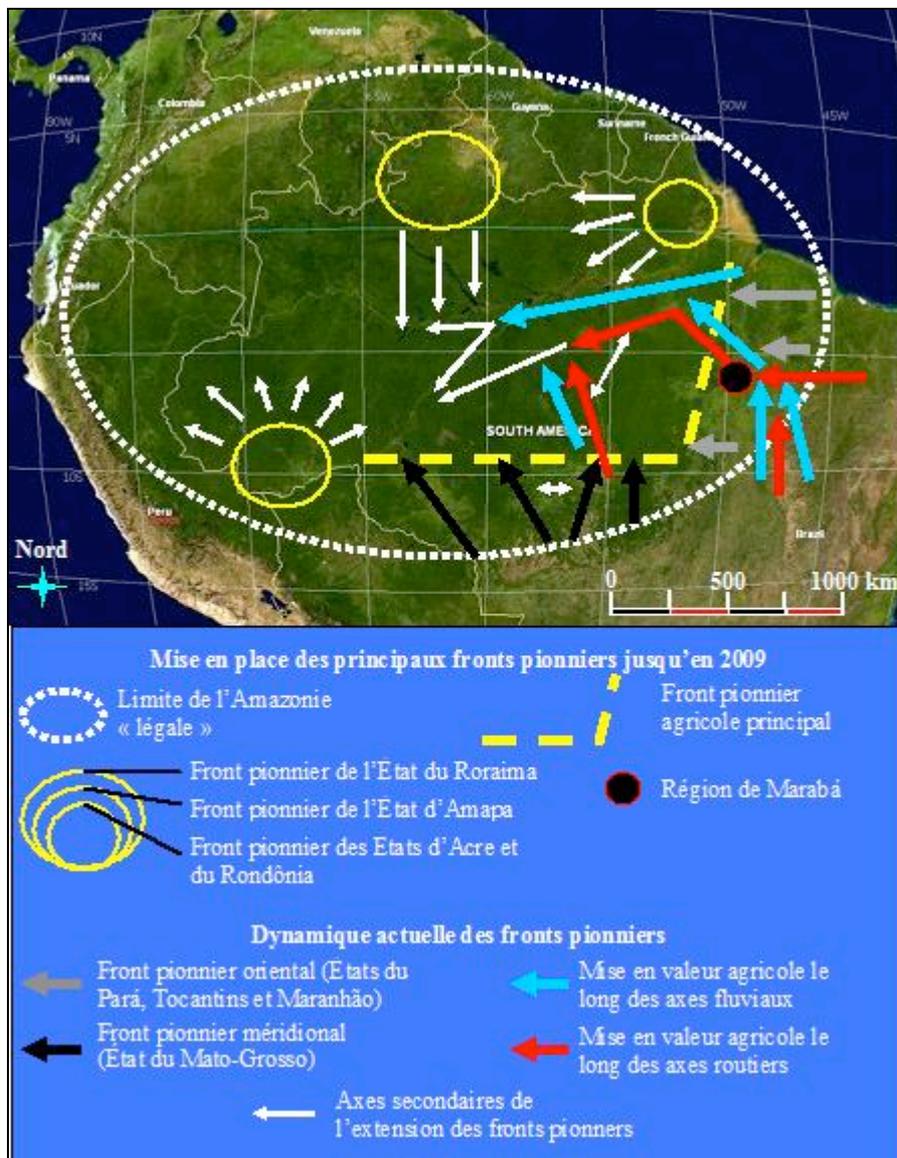


Figure 1.2 – Dynamique spatiale des fronts pionniers agricoles en Amazonie brésilienne

CHAPITRE 1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1. Dynamique de l'agriculture familiale dans le sud-est amazonien

1.1.1. Agriculture familiale et contexte agricole national

Depuis plusieurs décennies, le Brésil a fait le choix de fonder la modernisation de son agriculture sur de grandes exploitations intégrées aux filières agro-industrielles. Mais dans les années 1980, apparaît le terme d'agriculture familiale (*agricultura familiar*) accompagnant certaines orientations politiques qui favorisent l'accès aux crédits et aux aides techniques pour la « petite » agriculture. L'agriculture familiale est un objet social complexe et sa caractérisation passe par l'analyse de l'interdépendance entre l'activité économique et la structure familiale. L'exploitation repose sur le travail de la terre et sur une organisation familiale du processus de production (choix des activités, organisation du travail et gestion du patrimoine). L'exploitation fournit le revenu principal de la famille et représente un patrimoine dont la transmission est un objectif important. En 1996, l'INCRA et la FAO donne une définition commune de l'agriculture familiale basée sur quatre critères :

- la direction des opérations est faite par le producteur
- aucune dépense n'a été réalisée avec une entreprise
- une moyenne d'employés temporaires inférieure à cinq ou un employé permanent et moins de trois employés temporaires
- une surface d'exploitation inférieure ou égale à 1000 ha (pour la région Nord).

Malgré tout, en 2009, sur environ 4,75 millions d'exploitations agricoles, 10% appartiennent au secteur de l'agrobusiness et sont tournées vers l'exportation. Cette agriculture d'entreprise occupe 80% des terres exploitées. L'agriculture d'entreprise est à l'origine d'un tiers du PIB et de 40% des exportations du Brésil (IBGE, 2009b). Elle fait partie d'un secteur dynamique de l'économie brésilienne malgré le niveau élevé des taux d'intérêt et une monnaie forte par rapport à l'euro et au dollar. Si le Brésil peut compter sur d'énormes réserves de terre pour poursuivre son expansion, la réussite de cette agriculture tient aussi aux gains de productivités grâce à l'introduction de technologies de pointe. Entre 1992 et 2006, la superficie des terres cultivées a augmenté de 27% tandis que la productivité a progressé de 73%. Depuis 1990, les exportations brésiliennes s'accroissent à un rythme de plus de 6% par an soit trois fois plus vite que ses deux principaux concurrents, les États-Unis et l'Union Européenne (IBGE, 2009a). On voit bien que l'agriculture d'entreprise est stimulée par les investissements en technologie et en fertilisants, mais la concentration de ce modèle ne satisfait ni l'emploi ni l'environnement. L'agrobusiness se dispute les terres avec une agriculture familiale de plus de 4 millions d'exploitations et fournissant 80% de l'emploi rural. Elle contribue pour 33% du PIB agricole, assure l'essentiel de la production de base et approvisionne les marchés locaux.

1.1.2. Fronts pionniers agricoles d'Amazonie

En 2009, on estime que 20% de la forêt amazonienne a disparu (figure 1.1) (INPE, 2009). La progression de l'agriculture sur la forêt est marquée par l'avancée de deux fronts pionniers principaux et quelques fronts pionniers « secondaires » (figure 1.2). On parle de front pionnier agricole lorsque se forme un nouveau territoire dont la mise en valeur agricole est sa principale caractéristique. Ce territoire correspond à l'interface entre un espace utilisé et un espace à coloniser. L'ensemble des fronts pionniers amazoniens (figure 1.2) constitue un

« Arc de déforestation » (TOURRAND et al., 2004) mais cet ensemble peut être divisé en plusieurs sous ensembles.

Un des fronts pionniers principaux a une progression Sud Nord et concerne l'État du Mato Grosso (figure 1.2). Depuis les années 1920, les grands domaines (pouvant atteindre 150 000 ha) de cette région développent une agriculture pionnière basée essentiellement sur l'élevage extensif mais aussi sur les cultures du riz, du maïs, du coton et surtout du soja (le Mato Grosso est le premier producteur de grains du Brésil) (BERTRAND, 2004). La culture du soja occupe de plus en plus d'espace dans cette région. La pénétration de la culture du soja se fait principalement le long de la route BR163 qui mène au port de Santarem (3^{ème} ville d'Amazonie) d'où partent tout les mois, 100 000 tonnes de soja à l'exportation. Cette fabacée a connu une expansion rapide : en 1985, le Mato Grosso produisait 1,7 Mt de soja sur 0,8 Mha et en 2004, il produisait 13 Mt sur 4,5 Mha (BERTRAND et PASQUIS, 2004). Le Brésil a doublé sa production en 10 ans et a produit 59,9 Mt de grains de soja en 2008 (IBGE, 2009), soit presque 30% de la production mondiale. Cette expansion s'est faite au prix de la transformation des milieux, de la réduction de la biodiversité et d'une pollution croissante par les pesticides. Le projet d'amélioration de la route BR163 pour évacuer les récoltes vers le port de Santarem est un nouveau stimulant à la progression du front pionnier et particulièrement de la culture du soja. Par ailleurs le soja se développe par la concentration foncière qui fait disparaître de nombreux petits producteurs obligés de migrer plus en avant sur le front ou de quitter le monde rural. L'agriculture d'entreprise compte peu d'acteurs, elle est mécanisée et tenue par de grands groupes nationaux ou multinationaux. Cette agriculture utilise de moyennes (entre 500 et 3000 ha) et grandes propriétés (supérieures à 10 000 ha) et bouleverse de nombreux paramètres (valeur de la terre, pression foncière) avec lesquels l'agriculture familiale ne peut rivaliser. Sans crédit et sans assistance technique, les terres sont abandonnées au profit de l'agriculture d'entreprise (BERTRAND et al., 2005). Cette concurrence entraîne de nombreux conflits fonciers entre les grands propriétaires et petits producteurs. La première raison de l'expansion du soja découle des politiques européennes en faveur de l'importation de tourteaux de soja pour l'alimentation bovine. Ainsi, l'Embrapa a développé des semences adaptées aux climats locaux pour répondre à une demande croissante d'exportation. L'État encourage cette culture car elle est source de devises : le Brésil est désormais le premier exportateur mondial des « produits soja » (grains, son et huile) devant les Etats-Unis et il répond aux besoins de la Chine, en passe de devenir le premier importateur de soja devant l'Europe.

L'autre front pionnier est issu de deux lignes de pénétration des flux migratoires (figure 1.2). La première pénétration se produit dès les années 1960 et accompagne l'implantation de l'infrastructure routière Transamazonienne (axe Est Ouest). La seconde pénétration a lieu plus tard, dans les années 1980 et accompagne l'axe routier Belém Brasília et les axes fluviaux Tocantins et Araguaia (axe Nord Sud). Depuis les années 1960, l'Amazonie accueille des projets de colonisation agraire et des voies d'accès qui ont intensifié les migrations de familles. Celles-ci, en quête de nouvelles terres, les colonisent à proximité des voies de communication ; ces familles viennent principalement du Nordeste mais aussi d'autres régions du Brésil. Ainsi, la région de Marabá, sur le front pionnier, offre de nouveaux espaces pour les activités agricoles et elle est de plus en plus marquée par ce dynamisme. Même si entre 2003 et 2007, environ 150 000 ha de terres ont été emblavés avec du soja, cette région est essentiellement consacrée à l'élevage extensif. À partir des années 1980, la création des *Projetos de Assentamento* a donné à l'agriculture familiale et à l'agriculture de subsistance un rôle important dans la transformation et la mise en valeur du milieu marquant les territoires des fronts pionniers. En 20 ans, la région de Marabá a subi de rapides et profondes mutations.

Les activités agricoles sont passées de l'exploration forestière, comme l'extraction de la *castanha-do-pará* (*Bertholletia excelsa*) et l'extraction du bois, aux activités pastorales liées à l'élevage bovin. Mais les bouleversements ne sont pas seulement agraires. Les grands chantiers comme le barrage hydroélectrique de Tucuruí, la mine et le chemin de fer de Carajás et l'implantation d'entreprises de la sidérurgie ont permis à la région d'être une terre d'immigration continue depuis les années 1960. Le futur barrage hydroélectrique, le futur port fluvial et la duplication de la route Transamazonienne à Marabá montrent les besoins en infrastructures de la région liée à son dynamisme actuel.

Enfin les fronts pionniers secondaires concernent les États de l'Amapá au Nord Est, du Roraima au nord, de l'Acre et du Rondônia au Sud Ouest (figure 1.2). Une nouvelle fois les pâturages occupent la majorité des terres cultivées mais l'expansion agraire est aujourd'hui moins rapide que sur les autres fronts pionniers.

1.1.3. Communauté d'agriculteur de Benfica : bref historique de la création du *Projeto de Assentamento*

Dans la localité de Benfica, on est loin de l'image d'un Brésil compétitif à l'offensive des marchés internationaux et d'une agriculture à haut rendement avec machines, intrants et nouvelles technologies. Le *Projeto de Assentamento* (PA) Benfica a été fondé le 16 juillet 1998 par l'INCRA et appartient administrativement à la commune d'Itupiranga. Le PA Benfica se situe à environ 15 km de la route du Rio da Esquerda menant à Santa Fé (40 km) puis à Marabá (115 km) et à environ 60 km de la route BR 230 plus connue comme la route Transamazonienne.

A la création du PA Benfica, 183 lots ont été distribués représentant une superficie d'environ 12 400 ha. Mais la répartition des lots au niveau de leur taille connaît une forte hétérogénéité au sein de la communauté. Effectivement, le PA Benfica se divise en deux parties distinctes car chacune d'elle a connu une histoire différente lors de son occupation. On appellera la première partie l'ensemble I ou ensemble des colons et la seconde partie l'ensemble II ou ensemble des « petits *fazendeiros* » (MAITRE D'HOTEL et BIRI KASSOUM, 2002; BRAND et SICARD, 2003) (figure 1.3).

Historiquement, l'ensemble I était divisé en deux, la zone des 900 de l'ancienne *fazenda* Santa Isabel et la zone des 300 (figure 1.3). Cette dernière, peu de temps avant la création du PA Benfica, avait été incorporée à la *fazenda* Santa Isabel. Au début des années 1990, l'ensemble était encore très boisé malgré quelques ouvertures à de fins maraîchères pratiquées par les ouvriers de la *fazenda*. L'ensemble correspondait à une ancienne zone d'exploitation de la noix du Brésil (*castanha do Pará*) et du bois d'œuvre. Lors de la création du PA Benfica, la zone des 900 comptait 86 lots et la zone des 300 comptait 40 lots.

Les premières occupations de l'ensemble I ont débuté en 1994, trente familles s'installent sur des lots d'une cinquantaine d'hectares. Ces agriculteurs qui viennent de Marabá font partie de l'association APRA (*Associação Pro-Reforma Agrária*). Dans l'ancienne *fazenda* la petite communauté de travailleurs présente faisait partie du syndicat STR (*Sindicato dos Trabalhadores Rurais*) d'Itupiranga. Rapidement, l'occupation reçoit le soutien de ce syndicat, du conseil municipal d'Itupiranga et de la FETAGRI (*Federação dos Trabalhadores na Agricultura do Estado do Pará*). Les premières ouvertures forestières ont permis la mise en culture de plantes annuelles comme le riz, le manioc et le maïs. Dès la deuxième année d'installation, des pâturages apparaissent, ils sont composés principalement de *Brachiaria*

brizantha et *Panicum maximum*, plus rarement de *Brachiaria humidicola*. En même temps, d'autres familles se joignent à l'occupation entraînant des conflits souvent violents avec le *fazendeiro*. Finalement en 1996, l'INCRA reconnaît l'occupation de la *fazenda* et commence la division en lots d'une taille moyenne de 50 ha. En juillet 1998, le PA Benfica est officiellement créé.

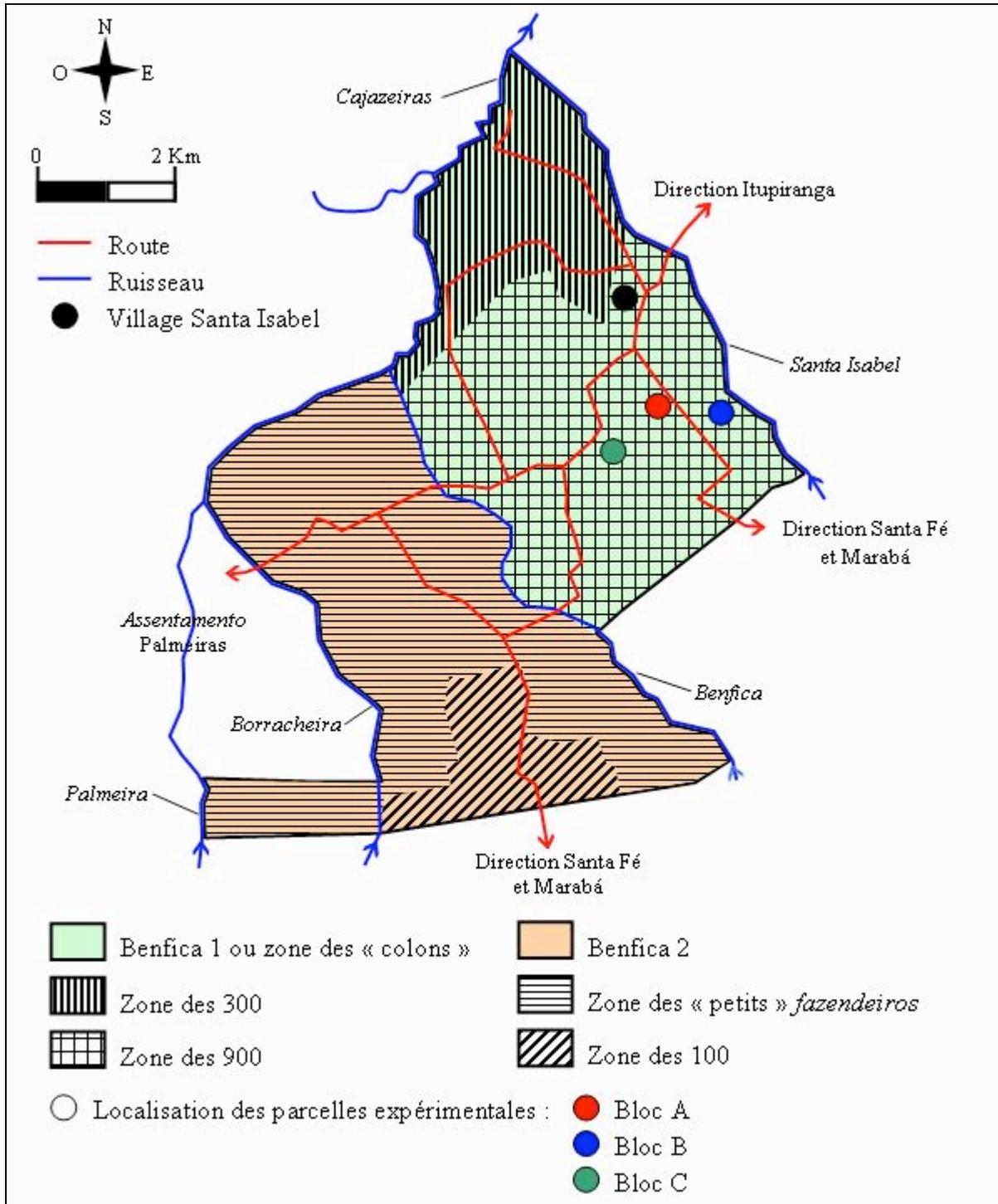


Figure 1.3 – Assentamento de Benfica

Après 1998, les premiers crédits dont bénéficie le *Projeto de Assentamento* permettent la mise en place des cultures annuelles et des pâturages grâce à l'achat d'outils et des premières têtes de bétail. Dès les premiers mois, quelques familles vendent leur lot avant même sa mise en valeur malgré l'interdiction de l'INCRA. Sur les trente familles arrivées en 1994, seules 12 sont encore présentes en 2003 (BENTES TAVARES, 2003). Au début des années 2000, un nouveau projet de financement, de nouveaux crédits et une assistance technique à travers la COPSERVIÇOS (*Cooperativa de Prestação de Serviços*) vont dynamiser et accélérer les ouvertures sur la forêt. Après la coupe et le brûlis, les agriculteurs mettent en place les cultures annuelles comme le riz (*Oriza sativa*), le maïs (*Zea mays*) et le manioc (*Manihot esculenta*), quelques cultures pérennes comme le café (principalement *Coffea arabica*), le fruit de la passion (*Passiflora edulis*), le cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*), l'orange et la noix de coco (*Cocos nucifera*). Les cultures pérennes restent très marginales, les vergers ne dépassant jamais 1 ha. Ensuite, les agriculteurs installent les pâturages qui forment la principale mise en valeur de leur lot. Pour la plupart des agriculteurs, les financements ont permis de composer une basse-cour et surtout d'augmenter leur cheptel. Enfin, la commune d'Itupiranga a amélioré la qualité des voies d'accès (anciennes routes des exploitants forestiers), ce qui réduit les temps de trajet entre la communauté et les marchés. Dans un premier temps les financements ont profité à la diversification de l'agriculture mais l'implantation des pâturages s'est rapidement généralisée.

Souvent, les familles possèdent plusieurs lots. Chacun de ses membres peut prêter son nom et être propriétaire d'un lot pour l'INCRA. Cette stratégie permet de contourner la législation imposée par l'INCRA qui associe un lot à un nom. Ainsi, les agriculteurs augmentent la surface de leur domaine et le départ de nombreuses familles depuis la création du PA Benfica accentue encore la concentration foncière.

En ce qui concerne l'autre partie de Benfica, l'ensemble II ou ensemble des « petits » *fazendeiros*, l'occupation est plus ancienne (figure 1.3). Deux phases historiques ont marqué l'occupation de cet ensemble. Jusqu'en 1996, cet ensemble fait partie d'une *fazenda*, mais l'âge avancé du propriétaire et quelques soucis financiers permettent à des familles d'acheter des terres. En 1989, une première famille originaire du Tocantins achète 50 ha de terres. L'année suivante, une autre famille, également originaire du Tocantins, achète près de 1000 ha de terre dans l'objectif d'installer leurs enfants. Enfin, en 1992, une troisième famille, toujours originaire du Tocantins achète près de 3000 ha de terres. Entre 1992 et 1996, ces familles qui possèdent une bonne expérience de l'élevage, complètent l'implantation des pâturages de l'ancienne *fazenda* basée sur un système d'élevage extensif. Ces deux dernières familles occupent aussi la zone des 100 (500 ha), ancienne réserve naturelle de l'IBAMA (*Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis*) (figure 1.3).

Après 1996, les familles négocient avec l'INCRA leur intégration future au PA Benfica afin d'obtenir des titres de propriétés définitifs, avoir accès aux crédits liés à la réforme agraire et avoir la possibilité de faire partie de l'association locale. Lors de la création du PA Benfica, l'INCRA tient compte de l'histoire de l'occupation de cet ensemble en effectuant des divisions plus vastes et en intégrant l'ancienne réserve naturelle de l'IBAMA. Ainsi, l'ensemble est divisé en 57 lots, une partie avec 34 lots d'environ 150 ha et la zone des 100 en 23 lots d'environ 50 ha. Malgré la taille des lots plus importante de cet ensemble, ils ne dépassent pas 200 ha et la main d'œuvre utilisée est principalement familiale. Les activités agricoles de cet ensemble entrent dans le cadre de l'agriculture familiale définie par l'INCRA et la FAO.

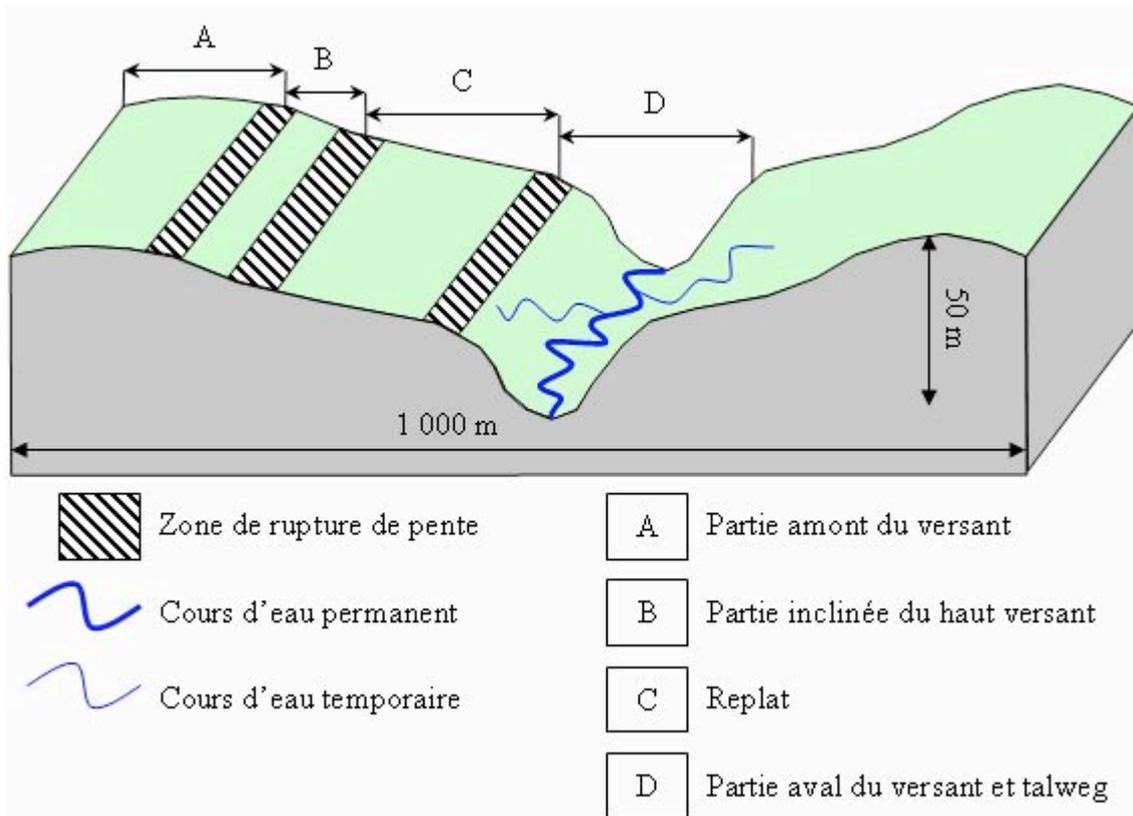


Figure 1.4 – Profil topographique de deux versant dans l'ensemble I de Benfica. Modifié de Maître d'Hôtel et Biri Kassoum (2002), et de Brand et Sicard (2003)

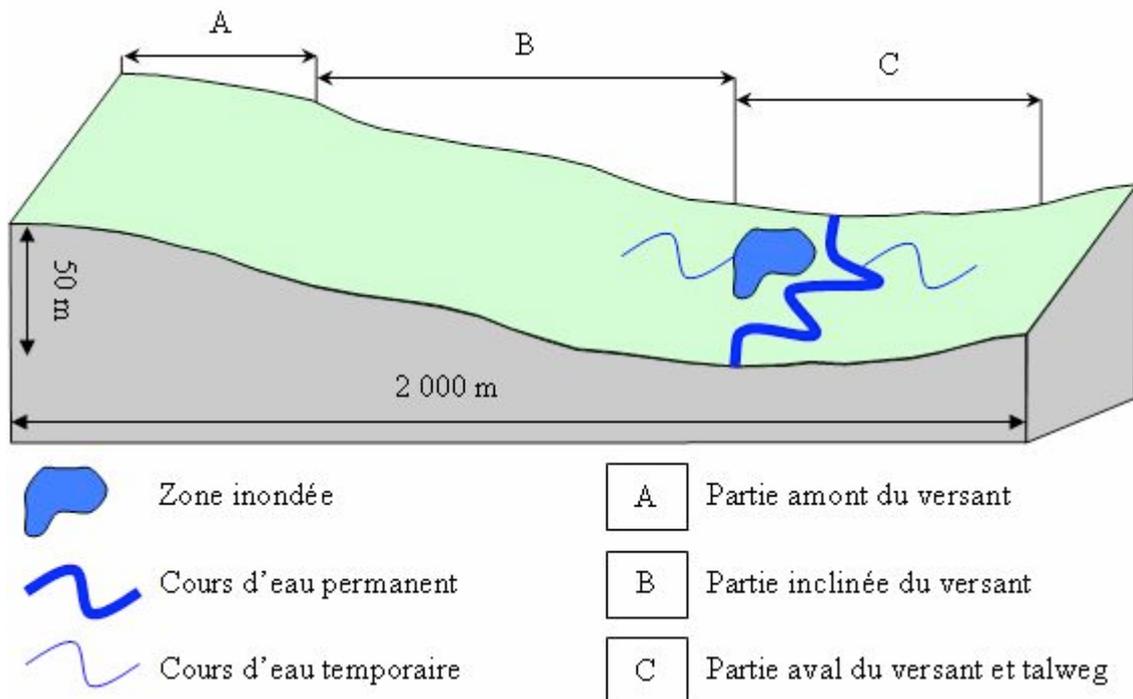


Figure 1.5 – Profil topographique d'un versant dans l'ensemble II de Benfica. Modifié de Maître d'Hôtel et Biri Kassoum (2002), et de Brand et Sicard (2003)

1.2. Influence des facteurs biophysiques dans la mise en valeur agricole du milieu

Du point de vue de l'histoire de l'occupation, on rappelle que PA Benfica se divise en deux ensembles. Mais ces deux grandes entités se différencient aussi au niveau de la roche mère, du sol, de la végétation et de la topographie. Les facteurs biophysiques du milieu ont influencé l'occupation et les stratégies de mise en valeur de l'espace agricole.

1.2.1. Contexte géomorphologique différencié de la région

La communauté de Benfica se divise en deux contextes géologiques différents. L'ensemble I de Benfica repose sur une roche mère de granulite alors que l'ensemble II repose sur du granite qui affleure parfois en superficie (BENTES TAVARES, 2003) (figure 1.6).

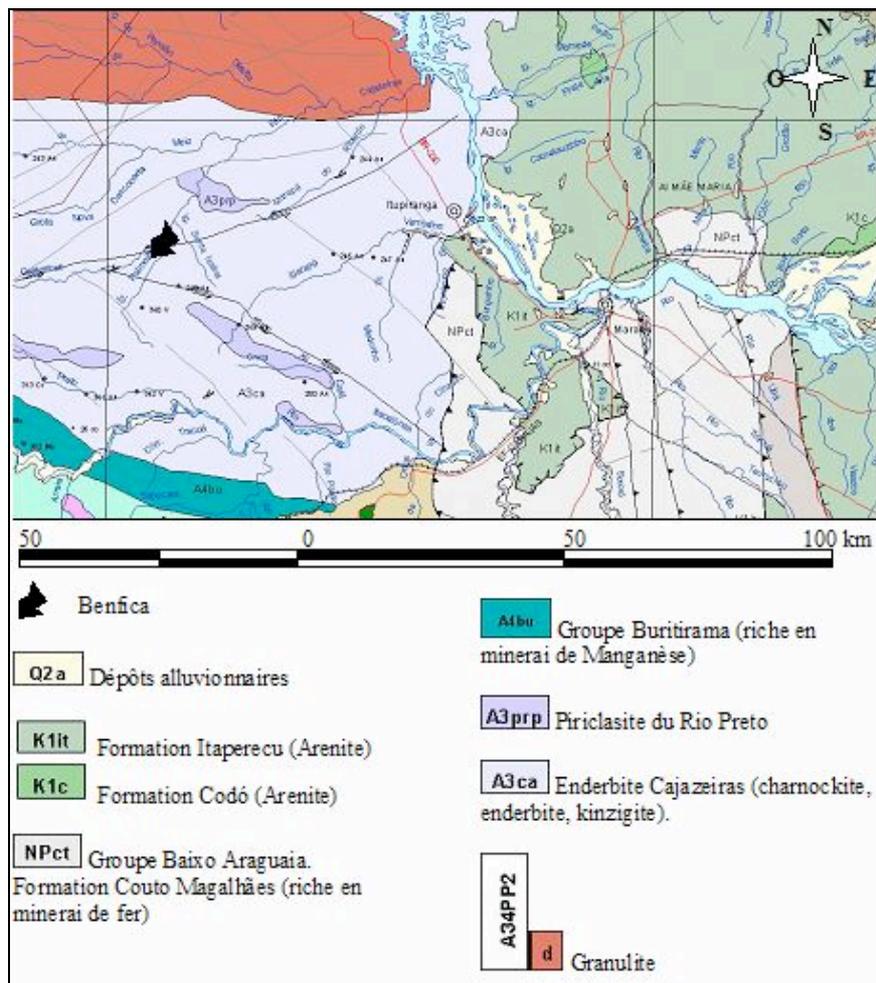


Figure 1.6 – Extrait de la carte géologique Araguaia Folha SB.22 (CPRM, 2007)

En ce qui concerne la topographie, Benfica I est généralement composée de collines arrondies au sommet, d'environ un kilomètre entre deux talwegs et de 50 mètres de dénivellation (figure 1.4). De l'amont vers l'aval, les collines sont souvent marquées par un replat en milieu de pente suivie d'une inclinaison plus accentuée qui se termine par un bas fond étroit de quelques dizaines de mètres. Cette zone de replat a été choisie pour l'implantation des parcelles expérimentales. La topographie de Benfica II est beaucoup moins accidentée, le dénivelé est progressif et les collines sont espacées de plusieurs kilomètres avec des bas fonds larges de plusieurs centaines de mètres (figure 1.5).

A Benfca, les agriculteurs considèrent les parties les plus hautes de leur lot comme les plus favorables à la culture du riz pluvial. Ainsi, les premières mises en valeur, c'est-à-dire la succession coupe forestière – culture du riz se fait de l'amont vers l'aval. Les parties basses, plus humides, sont considérées par les agriculteurs, meilleures pour la culture du maïs. Les zones plus sableuses pas trop pentues sont propices à l'installation des pâturages. Enfin, la proximité d'un point d'eau permanent pour le bétail est déterminante lors du choix d'installation du pâturage.

Dans l'ensemble I de Benfca, le réseau hydrographique est dense mais les cours d'eau sont de taille modeste, et ne dépassent pas un mètre de largeur. Dans l'ensemble II, le réseau est moins dense mais les cours d'eau sont de plus grande dimension (jusqu'à plusieurs mètres de largeur). Les parties basses sont souvent inondées et la présence de petits lacs n'est pas rare. La végétation de *Taboa* composée principalement par *Typha domingensis* est une caractéristique remarquable de ces zones inondées (annexe 1a). C'est le ruisseau Benfca qui sépare la communauté composée des ensembles I et II (figure 1.3). En général, l'*assentamento* est délimité par un cours d'eau, à l'Ouest par les cours d'eau Palmeiras et Borracheira, à l'Est par le cours d'eau Santa Isabel et au Nord-Ouest par la rivière Cajazeiras qui draine ce bassin versant orienté Nord-Est jusqu'au fleuve Tocantins (figures 1.3 et 1.6). La confluence Cajazeiras – Tocantins s'effectue à une trentaine de kilomètres en aval d'Itupiranga. A Benfca, la majorité des lots possède un cours d'eau permanent ou non.

1.2.2. Vestiges de la forêt climacique de Benfca

L'écosystème climacique à Benfca était composé d'une forêt dense dont la canopée se situait entre 25 et 30 m même si quelques arbres dépassaient 50 m comme *Bertholletia excelsa*. On rencontre encore quelques vestiges de cette forêt notamment les palmiers *Euterpe oleracea* qui peuplent densément les bas fonds

1.2.3. Climat de transition de la région de Marabá

Le climat de la région de Marabá est de type tropical humide, de type Aw selon la classification de Köppen-Geiger (KOTTEK et al., 2006) ou de type thermoxérochiménique atténué (GAUSSEN et BAGNOULS, 1957). La température moyenne est de 26°C, l'amplitude thermique diurne est supérieure à 10°C mais son amplitude annuelle est presque nulle (figure 1.7). Les précipitations annuelles moyennes sont de 1700 mm et se répartissent inégalement sur l'année. On distingue deux saisons qui se calquent sur les déplacements de la zone de convergence intertropicale : une saison des pluies de 8 mois entre octobre et mai et une saison sèche de 4 mois entre juin et septembre (figure 1.7). Par exemple, pour l'année 2006, il est tombé 1646 mm de pluie à Benfca dont 80% entre janvier et mai (figure 1.7). Ainsi, la saison des pluies est favorable aux cultures annuelles comme le riz pluvial et le maïs. A l'opposé, la saison sèche est propice aux coupes forestières et aux brûlis, qui précèdent les cultures annuelles de la première année.

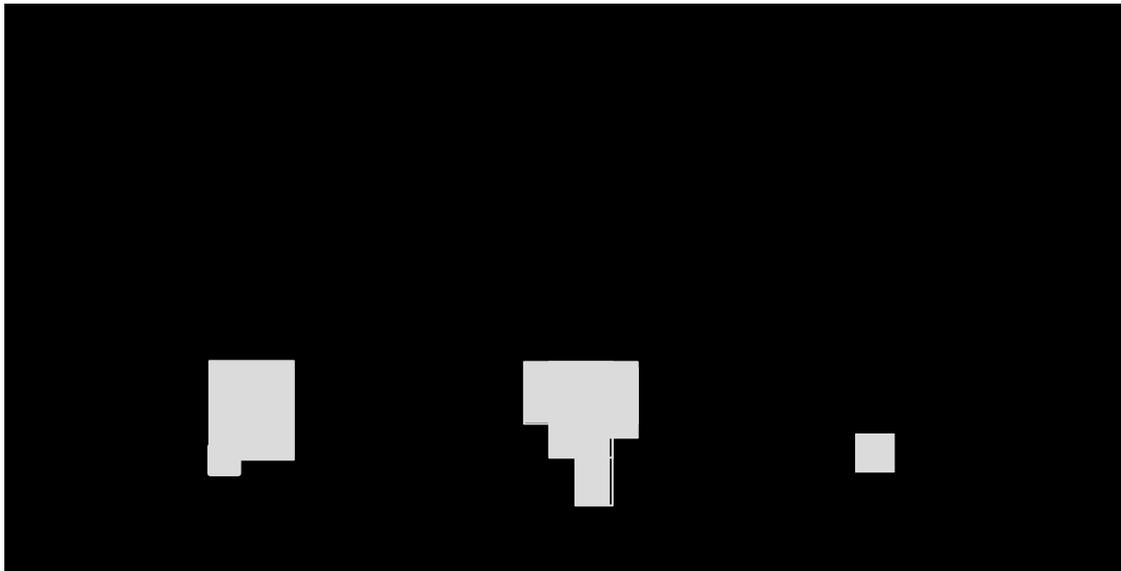


Figure 1.7 – Diagramme ombrothermique de Benfica (année 2006)

1.2.4. Présentation de la couverture pédologique

Les ferralsols argileux (ou *latossolo vermelho amarelo* selon la classification brésilienne des sols, Prado, 1996) occupent les deux tiers amont des versants. Ils se caractérisent par une fraction argileuse de kaolinite, d'oxydes de fer et d'oxydes d'aluminium (hématite, goéthite, gibbsite). Les profils granulométriques (RENAUDIN, 2002; THOMAS, 2006) montrent une forte variabilité des teneurs en argile et en sables grossiers en fonction de la profondeur. La texture est plus ou moins argileuse avec un horizon plus sableux en surface. La fraction argileuse augmente en profondeur jusqu'à 200 cm et la fraction sableuse diminue. Enfin, les limons fins augmentent à partir de 150 cm de profondeur et peuvent représenter jusqu'à 20% à 200 cm sous certains pâturages (THOMAS, 2006).

L'épaisseur des ferralsols varie de 3 m en sommet de versant à 1 m avant le tiers inférieur le plus pentu du versant (RENAUDIN, 2002). Les couleurs sont hétérogènes à cause de la distribution de tâches de matière organique et de la présence d'hydromorphie. Elles passent de brun vif à brun jaunâtre traduisant un changement de régime hydrique et un drainage moins efficace. Ils se transforment alors en cambissol. La porosité augmente avec la profondeur en relation avec le passage d'une structure microagrégée à une structure polyédrique sub-angulaire grossière (2-3 cm). Parfois, un lit de nodules rouges apparaît dans un horizon de transition vers l'altérite à structure microagrégée de couleur brun vif (RENAUDIN, 2002).

Les ferralsols possèdent un bon drainage qui peut être fortement modifié par une diminution de la porosité du sol liée à un tassement de surface après l'implantation de pâturages. Les ferralsols sont vulnérables car leurs propriétés hydrodynamiques sont sensibles aux changements de structure : une faible augmentation de la densité peut entraîner une forte diminution de la conductivité hydraulique. Les différences de densité apparente à 10 cm de profondeur (RENAUDIN, 2002) et dans les 30 premiers cm (THOMAS, 2006) mettent en évidence une compaction superficielle du sol plus importante sous pâturage que sous forêt. Malgré la forte dispersion des mesures liée à l'hétérogénéité de surface, les densités maximales ont été enregistrées entre 2 et 5 cm de profondeur sous pâturage. Effectivement, l'horizon superficiel présente une structure lamellaire entre les touffes de *B. brizantha* (RENAUDIN, 2002). Cette compaction peut avoir des répercussions au niveau de la conductivité hydraulique et par conséquent, augmenter le risque d'érosion. Jusqu'à 80 cm de profondeur, la conductivité hydraulique des sols est toujours supérieure sous forêt que sous

Chapitre 1. Synthèse bibliographique

pâturage et lors d'une averse, les flux d'eau dans la couche superficielle sont ralentis sous pâturage (RENAUDIN, 2002).

Enfin, les ferralsols présentent une acidité élevée et une fertilité considérée comme basse. L'état des ferralsols sous pâturages de quelques années est caractérisé par une faible quantité de matière organique par rapport aux sols sous forêt (GRIMALDI, communication personnelle). Cependant, les ferralsols sont considérés comme les sols les plus adaptés au système de production local.

Les cambissols et les gleyssols hydromorphiques se rencontrent dans les parties basses des versants. Ces sols sont considérés par les agriculteurs comme ayant un potentiel agronomique réduit. Ainsi, les cambissols et les gleyssols sont mis en valeur après les ferralsols sur les lots agricoles. Malgré la présence constante d'eau, les bas de versant sont rarement utilisés par les agriculteurs et on y rencontre parfois les vestiges de la forêt ombrophile.

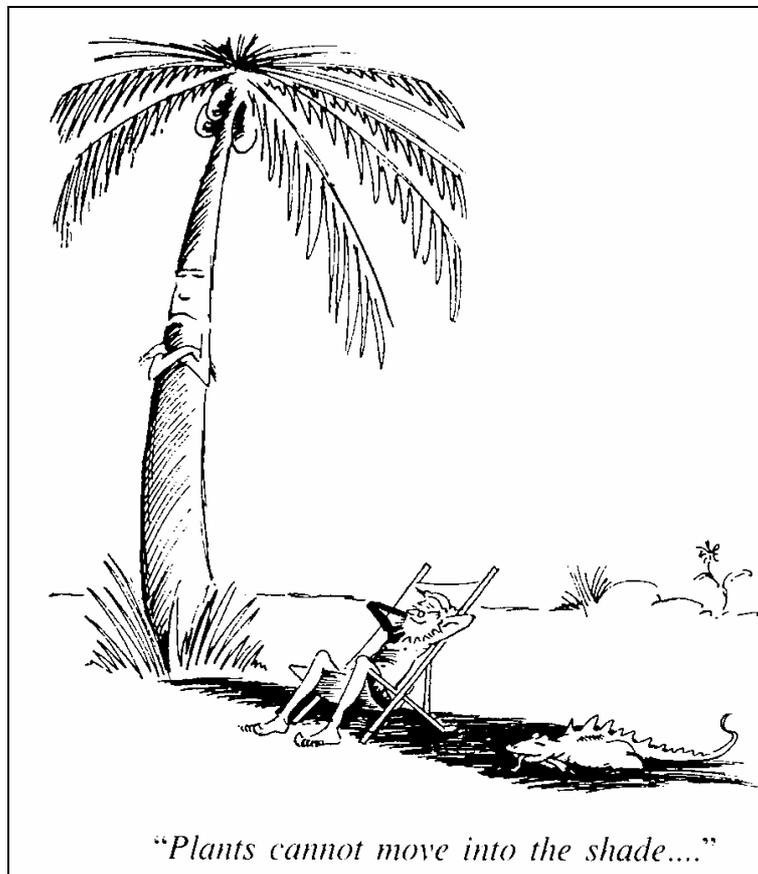
Dans l'ensemble II, les sols des haut de versant sont rouges (présence de fer) et comparables aux latossols de l'ensemble I. Plus bas, les sols sont plus argileux, ils deviennent rouge clair par lixivation. Les sols des bas de versant ont à nouveau une texture plus sableuse et enrichie en matière organique grâce aux transferts d'éléments. Les parties basses sont inondées pendant la saison des pluies mais présentent l'intérêt d'alimenter le bétail en eau tout au long de l'année.

Le long des versants, les zones de transitions sont marquées par des sous-systèmes pédologiques (BENTES TAVARES, 2003). On rencontre des latossols-cambissols et cambissols-gleyssols dans l'ensemble I ou des latossols-gleyssols dans l'ensemble II.

La transformation de la forêt en pâturage provoque de rapides changements des propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols. Selon Grimaldi (communication personnelle), même si la fertilité chimique des ferralsols est améliorée les premières années grâce aux brûlis (augmentation du pH et concentrations en cations échangeables), la compaction les rend vulnérables face à l'érosion physique.

1.3. Rappels des effets de la sécheresse sur les plantes

L'évolution a privilégié l'autotrophie, l'hétérothermie et le mode de vie fixée pour la plupart des végétaux terrestres, ce qui permet au plan écologique une productivité largement supérieure à l'ensemble des autres populations d'organismes non bactériens. Ceci implique également la capacité à supporter de nombreuses contraintes abiotiques et biotiques et une certaine réactivité pour la mise en place de mécanismes particuliers destinés à assurer la survie et permettre de terminer leur cycle. Parmi les facteurs abiotiques, on peut citer l'excès de lumière, le manque d'eau transitoire, les températures variables, une alimentation non optimale (carences), les polluants atmosphériques et édaphiques. Concernant les facteurs biotiques, les plantes ont dû s'adapter à l'herbivorie des feuilles et des racines et au parasitisme. De ce fait, les plantes ont développé des mécanismes de perception qui se caractérisent par des voies de signalisation faisant intervenir différents récepteurs mais le plus souvent une chaîne de signalisation membranaire et cellulaire avec des intermédiaires communs.



Sans entrer dans les détails, ces mécanismes reposent d'une façon générale sur le système Récepteur-Protéines G-DAG-Calcium-Calmoduline-Kinases-MAPKinases, depuis les stomates, cellules largement étudiées comme modèles pour leur grande sensibilité aux facteurs de l'environnement, jusqu'à l'éthylène, hormone gazeuse de stress. Cette singularité traduit une économie en termes énergétiques et une capacité de réponse rapide. Une voie signalisation spécifique d'un effecteur n'aurait pas permis la rapidité ni l'adaptation rapide nécessaires.

Le système présenté dans ce travail repose sur des parcelles couvertes de pâturages monospécifiques (Poacée *Brachiaria brizantha*) dont la physiologie sera comparée avec des parcelles associant des fabacées pérennes (*Arachis pintoï* et *Leucaena leucocephala*). Les interactions entre populations et environnement reposent sur une approche écophysio-logique qui va porter sur la prise en compte des paramètres physiques de l'environnement et sur les fonctions d'échange (CO₂, transpiration). Le site de l'étude est localisé dans une région climatique caractérisée par une période sèche de plusieurs semaines qui oblige les plantes à posséder des mécanismes de survie permettant de supporter la sécheresse et les fortes températures associées.

Le rendement du couvert végétal, naturel ou agroécosystème va résulter de la somme des interactions à effets positifs et négatifs (FÜRHER, 2003). Dans le cas des systèmes cultivés l'agriculteur va privilégier une espèce ou un groupe d'espèces et dépenser beaucoup d'énergie pour assurer le développement optimal et au final le meilleur rendement de sa culture en intervenant sur un nombre limité de facteurs abiotiques (alimentation minérale) et biotique (limitation de la concurrence, état sanitaire) (figure 1.8). Dans certaines régions, les cultures sont associées (*intercropping*), mode de culture qui peut être considéré comme un système mettant en concurrence plusieurs espèces mais aussi comme un système permettant une garantie de récolte sur le long terme (SINOQUET et CRUZ, 1995b; FÜRHER, 2003).

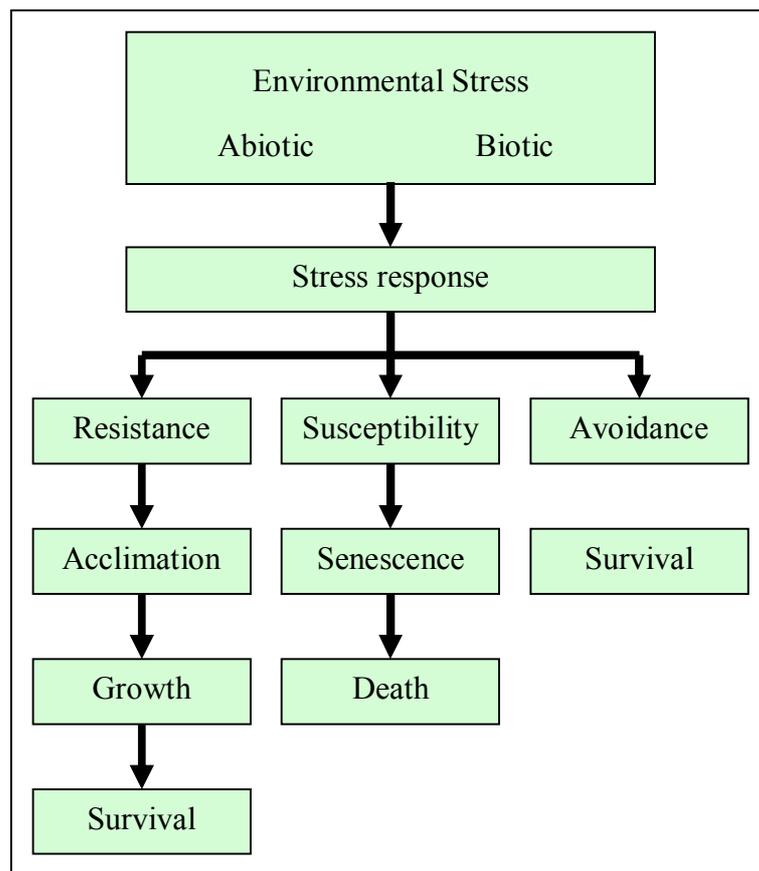


Figure 1.8 – Schéma récapitulatif des réponses des plantes aux contraintes

1.3.1. Aspects généraux des stress abiotiques

Les stress abiotiques sont la principale cause de limitation de la production agricole dans le monde, réduisant les rendements de la plupart des grandes cultures et des pâturages de plus de 50% (BOYER, 1982; BRAY et BAILEY-SERRES, 2000). La sécheresse et la salinité des eaux deviennent particulièrement préoccupantes dans de nombreuses régions et pourront conduire à une stérilisation de plus de 50% des sols cultivés dans les 50 prochaines années. Les stress abiotiques se traduisent par des modifications au plan morphologique, physiologique, biochimique et moléculaire qui réduisent la croissance et la productivité. Le plus souvent ces facteurs agissent simultanément ; ainsi la sécheresse et/ou la salinité, les stress thermique et oxydatif vont entraîner des dommages cellulaires similaires. Par exemple la sécheresse et la salinité se manifestent par un abaissement du potentiel hydrique de base lié à la déshydratation partielle des tissus, qui entraîne un stress osmotique, une modification de l'homéostasie et de la répartition des ions dans la cellule (SERRANO et al., 1999; ZHU, 2002). Par ailleurs, la fermeture stomatique associée à ces deux stress abiotiques s'accompagne d'une limitation des flux de vapeur d'eau et de CO₂, d'une modification du bilan radiatif des feuilles entraînant une élévation de température foliaire de plusieurs degrés au-dessus de l'ambiance, ce qui permet de dissiper une large part de l'excès d'énergie solaire sous forme d'IR (loi de STEFAN-BOLTZMANN) émission = GT^4). La déshydratation cellulaire (baisse de la teneur relative en eau, RWC) entraîne une perte de turgescence qui se traduit par des modifications morphologiques. L'enroulement foliaire (*leaf-rolling*), le changement d'orientation et la modification des cuticules (augmentation de l'albedo) ont pour effet de réduire l'interception du flux lumineux. À l'échelle de la parcelle, le rapport de Bowen, calculé à partir des gradients de pression de vapeur et de température au-dessus du couvert permet de mesurer l'état hydrique de la culture et éventuellement de déterminer les apports hydriques par irrigation (BOWEN, 1926; LEWIS, 1995).

1.3.2. Réactions globales de la plante à la sécheresse

1.3.2.1. Eau et sécheresse

Le déficit hydrique édaphique apparaît lorsque les pertes en eau de la plante excèdent les capacités d'absorption racinaires. Cet état fait suite à une période sans pluie pendant laquelle la plante épuise la réserve utile. Cette situation peut survenir en raison d'une saison sèche caractéristique de la zone climatique. Dans ce cas, on peut caractériser la station par un diagramme ombrothermique sur lequel la période sèche est celle pendant laquelle la courbe de pluviométrie moyenne mensuelle passe sous la courbe de température moyenne. C'est le cas des stations de la région de Marabá. Le déficit pluviométrique peut être aussi aléatoire car lié à une variabilité interannuelle des pluies. Cette variabilité est caractéristique des régions intertropicales. On peut aussi définir cette situation lorsque, pour une culture adulte avec un indice foliaire (LAI) suffisant, la valeur de l'évapotranspiration réelle (ETR) n'est plus maximale.

L'eau est le constituant majeur de la cellule végétale, elle est localisée essentiellement dans la vacuole (entre 80 et 90% du volume de la cellule adulte). Elle est responsable de la turgescence tissulaire qui est impliquée dans plusieurs processus tels que le port de la plante, la croissance, le fonctionnement des stomates et la circulation des éléments minéraux. L'eau est également essentielle aux réactions chimiques du métabolisme (NOBEL, 2005; TAIZ et ZEIGER, 2006). Tous les processus physiologiques vont être modifiés par le stress hydrique et ces changements vont se faire graduellement en conditions de terrain.

La plante qui vit dans un milieu physique variable est un élément du continuum sol-plante-atmosphère déterminant pour le transport de l'eau et son évaporation. Au cours de la journée le bilan radiatif est positif et la plante reçoit à la fois de l'énergie solaire et de l'énergie sous forme de chaleur sensible provenant de la masse d'air. Une faible fraction de l'énergie incidente est utilisée par la photosynthèse et une grosse partie est dissipée, soit sous forme de chaleur (radiative) soit sous forme de chaleur latente (transpiration), d'où l'expression de « *transpirational cooling* ». L'eau joue donc un rôle très important dans la régulation de la température foliaire : dans le bilan d'énergie de la feuille, en moyenne, plus de 50% de l'énergie solaire reçue absorbée sert à la vaporisation de l'eau dans les espaces intercellulaires de la feuille. Ce processus de vaporisation qui nécessite environ 2400 kJ.kg^{-1} permet de maintenir la température de la feuille en dessous de la température ambiante en absence de contrainte hydrique, c'est-à-dire en situation de potentiel hydrique élevé. L'ouverture stomatique et la photosynthèse atteignent alors leur valeurs maximales et ne dépendent que du PAR (*Photosynthetic Active Radiation*), du VPD (déficit de pression de vapeur saturante), de la température et de la pression partielle de CO_2 . Ainsi, au niveau de couvert, certains auteurs ont proposé un modèle de fonctionnement stomatique ne reposant que sur un nombre limité de paramètres aisément accessibles (modèle multiplicatif de Jarvis : $G_s = G_{s \text{ max}} * G_s \text{VPD} * G_s \text{T} * G_s \text{CO}_2$ (JARVIS, 1976). De même, la mesure de la température de surface du couvert peut permettre de mesurer sans contact la conductance stomatique (GUILIONI et JONES, 2008). Par ailleurs, l'ouverture des stomates et la transpiration créent des gradients de potentiel hydrique dans le continuum racine-tige-feuille permettant de transporter 99% de l'eau absorbée par la plante.

Le manque d'eau caractérise la sécheresse pour la plante, mais nous devons distinguer deux types de sécheresse :

- **la sécheresse atmosphérique** (déficit de pression de vapeur, VPD) qui est liée à l'augmentation de la température de l'air en milieu de journée alors que le contenu en eau de l'atmosphère ne varie pas significativement
- **la sécheresse édaphique** qui se caractérise par un déficit d'eau dans le sol.

Dans le deux cas, on enregistre le plus souvent une fermeture stomatique appelée « dépression de midi » (*midday closure*) qui se traduit par la mise en place d'un équilibre entre le potentiel d'absorption de l'eau du sol par les racines et le potentiel de transpiration stomatique. Cependant, les mécanismes de régulation sous-jacents sont différents. On ne parlera pas ici de sécheresse liée à la présence de sel dans les eaux d'irrigation ou dans les sols qui ajoute une composante osmotique à la sécheresse climatique.

L'effet de la sécheresse atmosphérique se manifeste en milieu de journée ensoleillée. Le contenu en vapeur d'eau de la masse d'air varie peu alors que sa température augmente au cours de la journée pour atteindre son maximum entre 14 et 15 heures. Globalement, le déficit de pression de vapeur de l'atmosphère (pouvoir évaporant) conditionne l'intensité de la transpiration et constitue le moteur de la circulation de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère selon le formalisme ohmique de Van Honert (VAN HONERT, 1948). Lorsque la plante a épuisé le « réservoir » constitué par l'eau emmagasinée au cours de la réhydratation nocturne dans les tissus foliaires et les tiges, elle absorbe par ses racines l'eau de la réserve utile du sol. Dans le cas des arbres, le « réservoir plante » peut atteindre des valeurs importantes (jusqu'à 600 litres pour un arbre de 20 cm de diamètre). Ainsi, quelques articles décrivent un décalage temporel entre le maximum de transpiration foliaire et celui de

l'absorption racinaire. De nombreuses espèces en situation hydrique non déficitaire possèdent des stomates sensibles aux variations du VPD et son augmentation au-delà de 1,5 à 2 kPa entraîne une fermeture partielle en milieu de journée, c'est-à-dire aux heures les plus chaudes. Cette réaction réduit les pertes de vapeur d'eau mais ne diminue pas dans les mêmes proportions les échanges de CO₂ photosynthétique en raison des caractéristiques diffusives de ces deux espèces gazeuses à travers les stomates (avec pour conséquence une augmentation de l'efficacité de l'eau (WUE)).

La sécheresse édaphique caractérise le déficit en eau du sol. Le déficit hydrique de la plante se met en place lorsque la demande excède la fourniture. Cette dernière dépend de la quantité d'eau retenue dans le sol et de la profondeur d'enracinement. La demande en eau est fonction de l'intensité de la transpiration de la plante ou de l'évapotranspiration qui inclut :

- **la transpiration du couvert végétal**
- **l'évaporation du sol.**

L'eau disponible pour une espèce donnée est la réserve utile (RU) qui dépend essentiellement de l'eau retenue par la fraction de particules fines (argiles et limons) et de la profondeur d'enracinement de la plante. Elle peut s'exprimer en humidité volumique (m³.m³) ou en masse/masse de sol sec (kg.kg⁻¹ ou en %). En agronomie, on utilise toujours le pF qui correspond à un système d'unités obsolète. La quantité d'eau dans le sol se détermine soit par prélèvements et pesées de sol soit par des techniques électriques (sondes TDR). Pour une profondeur d'enracinement donnée, la quantité d'eau disponible pour la plante varie entre deux limites, la capacité au champ ($\Psi_H = -0,01$ MPa ou pF 2), et le point de flétrissement permanent ($\Psi_H = -1,6$ MPa ou pF 4,2) mais cette valeur peut varier en fonction des espèces et de leur capacité d'adaptation lors de la mise en place d'un stress hydrique progressif.

Obéissant aux lois de la thermodynamique, l'eau se déplace toujours en descendant le gradient de potentiel hydrique : $\Psi_H \text{ sol} > \Psi_H \text{ racine} > \Psi_H \text{ tige} > \Psi_H \text{ feuille} > \Psi_H \text{ air}$. Ce mécanisme permet la circulation passive de l'eau dans la racine jusqu'à la feuille et vers l'atmosphère. Le déficit hydrique édaphique a pour conséquence un déséquilibre entre les pertes en eau potentielles par les parties aériennes de la plante et ses capacités d'absorption racinaire. Cet état de fait suite à une période sans pluies pendant laquelle la plante a épuisé la réserve facilement utile (RFU). Cette situation peut survenir lors d'une saison sèche climatique caractéristique de la région. Dans ce cas, on peut caractériser d'un point de vue statistique la station par son diagramme ombrothermique sur lequel la période sèche correspond aux mois pendant lesquels la courbe de pluviométrie moyenne mensuelle (P) passe sous la courbe de température moyenne mensuelle (θ) (échelle P=20) (figure 1.7). Pour affronter cette période sans pluies suffisantes, les plantes ont développé plusieurs mécanismes qui leur permettent de passer la saison défavorable soit en mourant après émission des semences (cas des espèces annuelles ou thérophytes) soit en développant des organes végétatifs de stockage (organes souterrains, tiges). Ces structures assurent la reprise de la végétation après la période de carence.

Le déficit pluviométrique peut également être aléatoire car lié à une variabilité interannuelle des pluies. Cette sécheresse imprévisible est la plus redoutée des agriculteurs car elle peut entraîner la mort des cultures si elle survient au stade juvénile de la culture, ou entraîner une absence totale ou partielle de formation de graines si elle survient en fin de cycle, après la floraison, lors du remplissage du grain (échouage des céréales).

On peut aussi considérer à l'échelle du champ qu'une culture adulte, c'est-à-dire avec un indice foliaire suffisant ($LAI > 4$) est en état de contrainte hydrique lorsque la valeur de l'ETR n'est plus maximale (EVANS et VON CAEMMERER, 1996).

La sécheresse correspond à un état le plus souvent transitoire auquel la plante répond par deux comportements physiologiques opposés qui se caractérisent par la capacité à fermer précocement ou tardivement les stomates. Levitt a résumé sous forme de dilemme dans une vision anthropomorphique la situation de la plante en contrainte hydrique : « mourir de soif ou mourir de faim » (LEVITT, 1980). Ainsi, on peut en fonction de ce comportement stomatique définir deux types d'espèces :

- **les isohydriques** (*dessication postponement*)
- **les anisohydriques** (*dessication tolerance*).

Ces termes définissent leur aptitude à contrôler leur contenu en eau (DORÉ et ROGER-ESTRADE, 2006). La fermeture stomatique est contrôlée à la fois par la quantité d'eau disponible dans le sol (signal hormonal ABA, travaux de Davis en Angleterre), mais également par les interactions complexes de facteurs internes ou externes de la plante (MEDRANO et al., 1997; FLEXAS et MEDRANO, 2002).

Les plantes isohydriques comme le maïs maintiennent une teneur relative en eau (RWC) et un potentiel hydrique aussi proches que possible du maximum. Ainsi, les plantes isohydriques se caractérisent par une **fermeture précoce des stomates** favorisant la préservation de l'eau tissulaire (évitement) (TARDIEU et DREYER, 1997; CRUZ DE CARVALHO et al., 1998; PIMENTEL et al., 1999; COSTA FRANÇA et al., 2000). La plante doit avant tout gérer son bilan d'énergie : il y a échauffement foliaire et augmentation de la dissipation radiative (grandes longueurs d'ondes IR) de l'énergie solaire reçue (courtes longueurs d'onde). C'est précisément cet échauffement qui se traduit par des dénaturations des membranes, des enzymes et de l'appareil photosynthétique pour des températures de l'ordre de 35 à 40°C (pour les C₃ des régions tempérées). Ces dénaturations peuvent être caractérisées par des mesures de fluorescence foliaire. Cette fermeture rapide réduit aussi les carboxylations photosynthétiques et donc la fabrication des oses et des métabolites nécessaires pour supporter le manque d'eau. Aussi, la plante doit survivre sur ses réserves. D'abord, elle augmente sa photorespiration qui permet de maintenir le métabolisme carboné et d'éliminer l'excès de pouvoir réducteur (CORNIC, 2000). Ensuite, elle active le catabolisme (autolyse cellulaire adaptative) qui permet à la plante de recycler les nutriments des parties âgées (azote des chloroplastes des feuilles âgées) et favoriser la survie des parties les plus jeunes qui assureront la reprise (CRUZ DE CARVALHO et al., 2003; DIOP et al., 2004; DRAMÉ et al., 2007).

Les plantes anisohydriques comme le tournesol au contraire se différencient par une **fermeture tardive des stomates**, qui a pour conséquence une déshydratation partielle de ses tissus, un abaissement de la RWC et du potentiel hydrique foliaire. Cette réduction plus lente de l'ouverture stomatique permet à la plante de conserver une activité photosynthétique assurant la production de métabolites nécessaires à la tolérance (BOHNERT et al., 1995; SCHULTZ, 2003), tout en limitant l'échauffement des tissus. Un stress hydrique peut conduire à une baisse de la teneur relative en eau significative qui ne peut dépasser certaines limites (15 à 20%) au-delà desquelles certaines plantes peuvent subir un stress par déshydratation irréversible (PERRIER, 1988).

Les plantes dissipent aussi une partie de l'énergie reçue par suractivation de voies métaboliques présentes. Les premiers effets de la sécheresse sont une augmentation de la fonction oxygénase de la Rubisco qui représente sur les témoins environ 1/3 de l'activité totale de cette enzyme (métabolisme de la photorespiration). Cette fonction permet de maintenir la synthèse de l'ATP par la photochimie et le cycle de Calvin et de limiter la formation de ROS à partir de la ferrédoxine (LAWLOR, 2002). Cette fonction, qui représente 1/3 de l'activité de la Rubisco chez les plantes C₃ irriguées explique en partie leur moindre efficacité comparativement aux C₄.

1.3.2.2. Potentiel hydrique et circulation de l'eau dans la plante

La sécheresse et la salinité se manifestent par un abaissement du potentiel hydrique de base lié à la déshydratation partielle des tissus, qui entraîne un stress osmotique, une modification de l'homéostasie et de la répartition des ions dans la cellule (SERRANO et al., 1999; ZHU, 2002). La déshydratation des tissus peut être évaluée de manière destructive par la masse de l'eau dans les tissus foliaires (teneur en eau, teneur relative en eau ou RWC). A ce sujet, la plante ne dispose que d'une faible amplitude de variation de sa teneur relative en eau et son abaissement au-delà de certaines limites entraîne la mort de la plante (par exemple de nombreuses espèces appartenant au genre *Phaseolus* ne supporte pas un RWC < 70%).

1.3.2.3. Réaction au plan morphologique

En fin de nuit, le potentiel hydrique mesuré est le potentiel de base qui correspond à un équilibre thermodynamique de l'eau à l'état liquide dans le continuum sol/plante et donc à l'absence de gradients de potentiel hydrique entre le sol et la feuille (*predawn waterpotential*). Le jour, l'augmentation de la température de la masse d'air augmente le VPD atmosphérique et l'évapotranspiration qui globalise les pertes d'eau de la plante et du sol nu vers l'atmosphère. En situation de contrainte hydrique, l'eau disponible du sol (RU) diminue et son potentiel hydrique s'abaisse. Cet abaissement de potentiel traduit les forces de rétention de l'eau par les structures du sol (particules, colloïdes). L'abaissement du potentiel hydrique conduit d'une façon générale à des processus de cavitation plus ou moins sévères qui traduisent la tension de l'eau dans le xylème jusqu'au point de rupture de la colonne d'eau. Ce potentiel hydrique de rupture est variable selon les espèces, les xériques « embolisant » moins précocement que les espèces cultivées tempérées. Ce processus « normal » va limiter les flux de sève xylémienne, accentuer le dessèchement des organes foliaires et au final entraîner une réduction de surface transpirante (TYREE et SPERRY, 1988; ALDER et al., 1995; EWERS et al., 1997; SPERRY, 2000; SPERRY et al., 2002). Le stress entraîne également des modifications de conductivité hydraulique du xylème racinaire aussi bien sur les ligneux (NARDINI et SALLES, 2000; NARDINI et al., 2000) que sur les herbacées (ROSSI CAVALCANTI et al., 2006). La résorption de la cavitation se fait en générale la nuit.

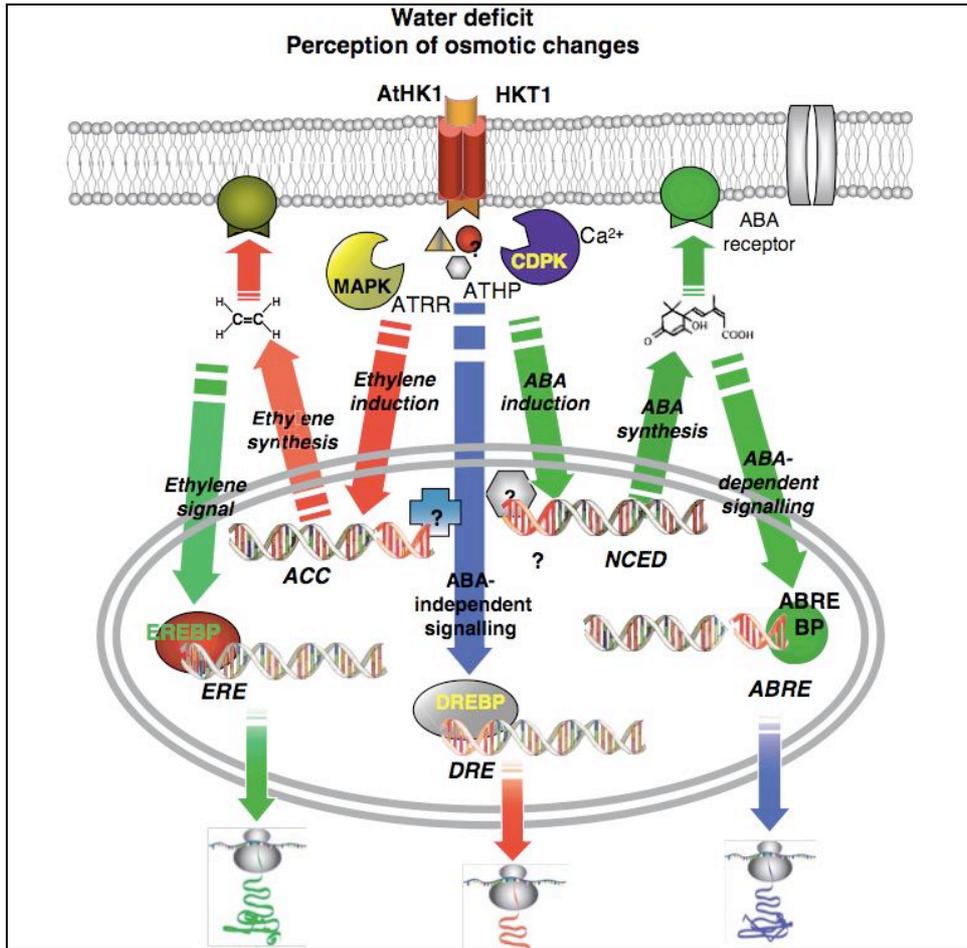


Figure 1.9 – Les points de blocages de la photosynthèse lors d'un stress hydrique (CHAVES et al., 2003)

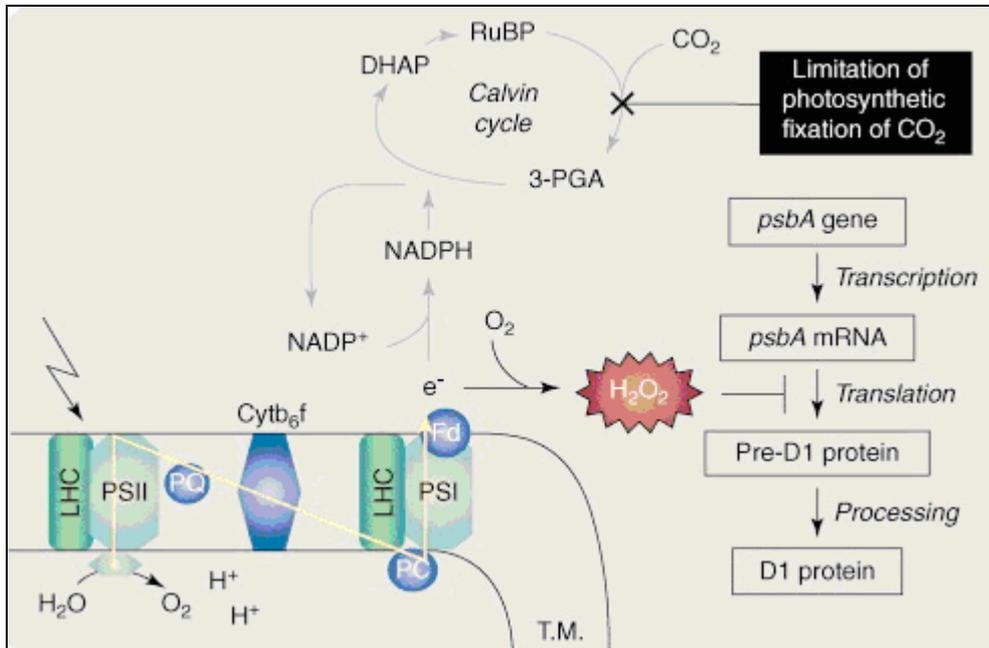


Figure 1.10 – Stress environnementaux et photoinhibition (TAKAHASHI et MURATA, 2008)

1.3.3. Réactions sur le plan biochimique et moléculaire

La plante va s'adapter à ces nouvelles conditions en développant des mécanismes physiologiques (CORNIC, 2000; BLUM, 2005; CLAVEL et al., 2005), biochimiques et moléculaires. La fermeture stomatique limite l'entrée de CO₂ et donc les processus d'assimilation du carbone au niveau chloroplastique. La plante devra alors développer des mécanismes biochimiques et moléculaires originaux pour survivre (figure 1.9). Le système chloroplaste possède plusieurs modalités permettant de dissiper le flux d'énergie incidente (IR thermique, proche IR fluorescence) et d'éliminer le pouvoir réducteur non utilisé afin d'éviter la génération de radicaux libres à partir de l'oxygène (figure 1.10). L'élévation de température va agir sur certaines enzymes cibles dont la Rubisco activase, enzyme très sensible au stress thermique (ORT, 2001; CHAVES et al., 2003). Certaines enzymes du cycle de Calvin et la Rubisco activase dont dépend l'activité Rubisco sont très sensibles à la température (figure 1.11).

Cependant ces ROS (formes actives de l'oxygène) ne sont pas toujours complètement éliminées car en excès par rapport aux potentialités de détoxication. Ces effets conduisent à la dénaturation des protéines de structure, des enzymes (SMIRNOFF, 1998) et des lipides membranaires. Ainsi les protéines D1-D2 du PSII sont en cas de stress sévère dénaturées, bloquant de ce fait la photochimie de la photosynthèse (figure 1.12).

Certaines enzymes impliquées dans le cycle de Calvin sont également atteintes. Au niveau du cytosol, l'oxygène est également la molécule précurseur de ROS qui seront éliminées par des voies différentes de celles du chloroplaste (TIPS Mittler). On peut résumer ces effets sur le au schéma de Chaves (2003) (figure 1.12).

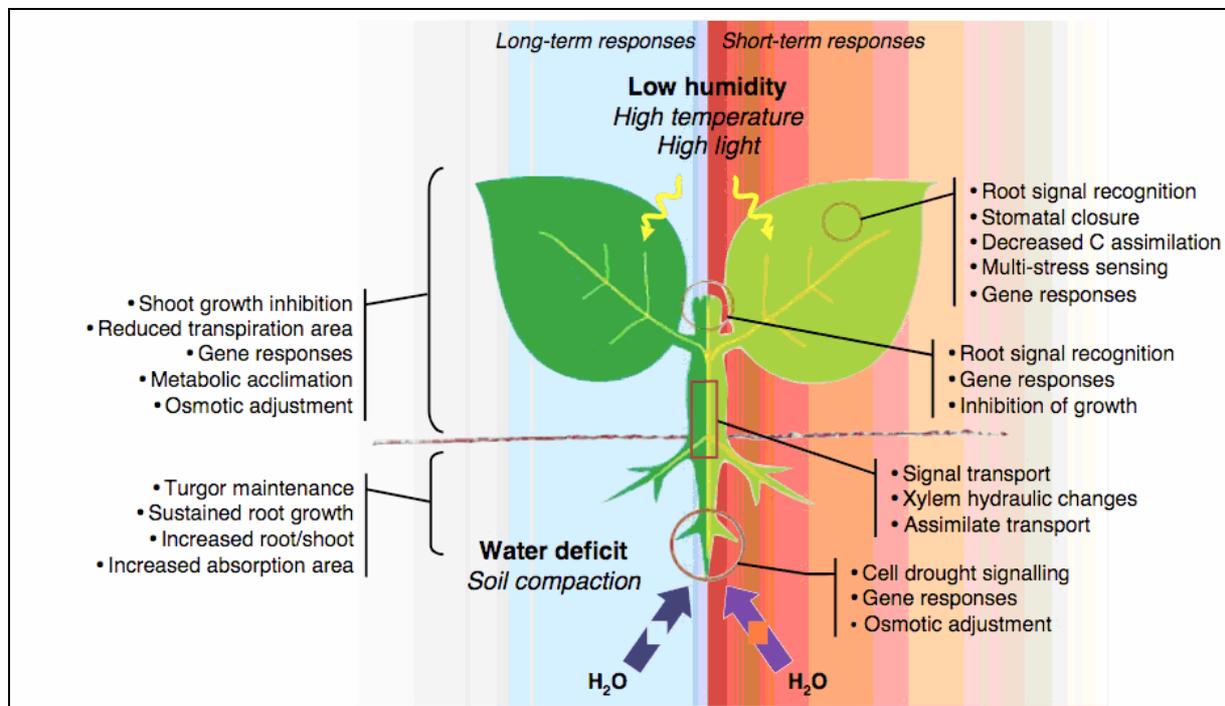


Figure 1.11 – Réponses des plantes au stress hydrique à court terme (à droite) et à long terme (à gauche) (CHAVES et al., 2003)

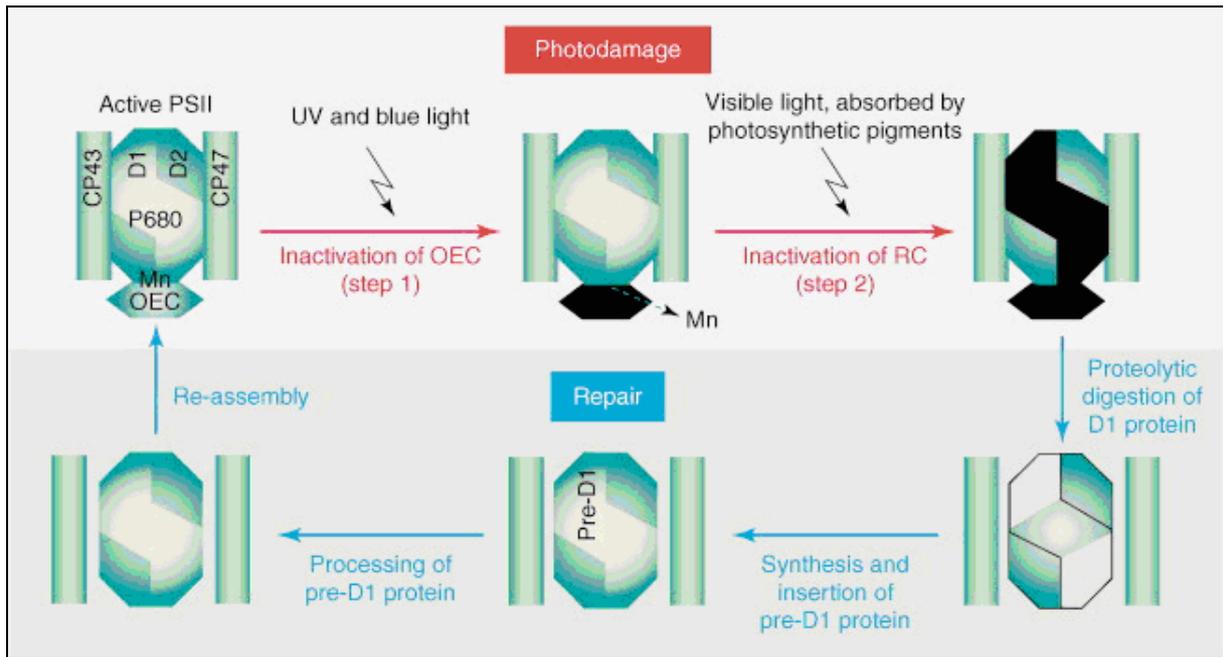


Figure 1.12 – Glycinebetine : une protection efficace contre le stress abiotique (CHEN et MURATA, 2008)

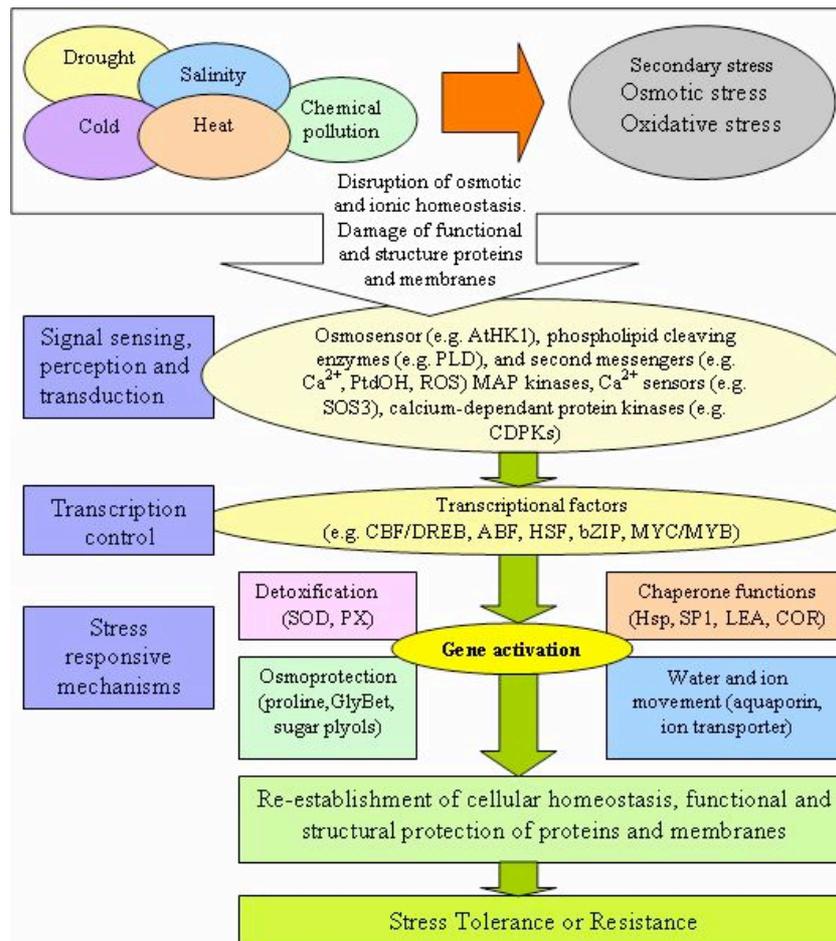


Figure 1.13 – Organigramme des calculs pour évaluer la croissance de la végétation (WANG et al., 2003)

Ces modifications de l'environnement vont simultanément activer plusieurs voies de signalisation (SHINOZAKI et YAMAGUSHI-SHINOZAKI, 2000; KNIGHT et KNIGHT, 2001; ZHU et al., 2001; ZHU, 2002) avec des cinétiques variables selon les espèces qui traduisent des modalités d'adaptation différentes. Ces signaux entraînent des modifications cellulaires qui concernent en particulier la production de protéines de stress et d'antiprotéases, la régulation des processus de détoxification (anti-oxydants) et l'accumulation de solutés soit osmotiquement actifs (vacuolaires) soit compatibles (cytosoliques, proline) (figure 1.12 et 1.13) (VIERLING et KIMPEL, 1992; BOHNERT et CUSHMAN, 2000; CUSHMAN et BOHNERT, 2000; WANG et al., 2003; CHEN et MURATA, 2008). Ces modifications biochimiques dépendent de l'activation de gènes qui peuvent se classer en trois catégories :

- impliqués dans les cascades de signalisation et le contrôle de la transcription (MyC, MAP Kinases, SOS Kinases phospholipases (FRANK et al., 2000), les facteurs de transcription comme HSF et les familles CBF/DREB et ABF/ABAE (figure 1.13) (STOKINGER et al., 1997; SHINOZAKI et YAMAGUSHI-SHINOZAKI, 2000; WANG et al., 2003)

- impliqués dans la protection des membranes et des protéines tels que les *heat-shock proteins* (Hsp), les chaperonnes et les protéines LEA (*late embryogenesis abundant proteins*) (CHEN et VIERLING, 1991; IGRAM et BARTELS, 1996; INGRAM et BARTELS, 1996), la synthèse des osmoprotectants (figure 1.13) (WANG et al., 2003) et des piègeurs de radicaux libres (*free-radical scavengers*) (BOHNERT et SHEVELEVA, 1998).

- impliqués dans la facilitation de l'absorption de l'eau et de son transport (aquaporines, transporteurs d'ions) (figure 1.13) (SERRANO et al., 1999; BLUMWALD, 2000; TYERMAN et al., 2002; WANG et al., 2003; MAUREL et al., 2009). On trouve aussi plusieurs revues publiées sur ce thème par plusieurs auteurs (VIERLING et KIMPEL, 1992; INGRAM et BARTELS, 1996; BOHNERT et SHEVELEVA, 1998; SMIRNOFF, 1998; BRAY et BAILEY-SERRES, 2000; CUSHMAN et BOHNERT, 2000; SHINOZAKI et YAMAGUSHI-SHINOZAKI, 2000; SERRANO et RODRIGUEZ-NAVARRO, 2001). Pour maintenir la croissance et la productivité, les plantes doivent s'adapter aux conditions de stress de manière à supporter cette phase. La figure 1.13 (WANG et al., 2003) récapitule les différents points de contrôle dans la capacité de résistance des plantes.

La résistance au stress hydrique n'est donc pas monogénique mais implique l'intervention de multiples gènes, assurant une réponse graduelle et coordonnée. Des tentatives d'amélioration de la résistance à la sécheresse ont été tentées en surexprimant quelques gènes ABA dépendants ou impliqués dans la synthèse de sucres d'osmolytes, de LEA et Hsp, de molécules de détoxification mais leur intérêt reste limité en raison des effets secondaires liés à la surexpression de ces gènes.

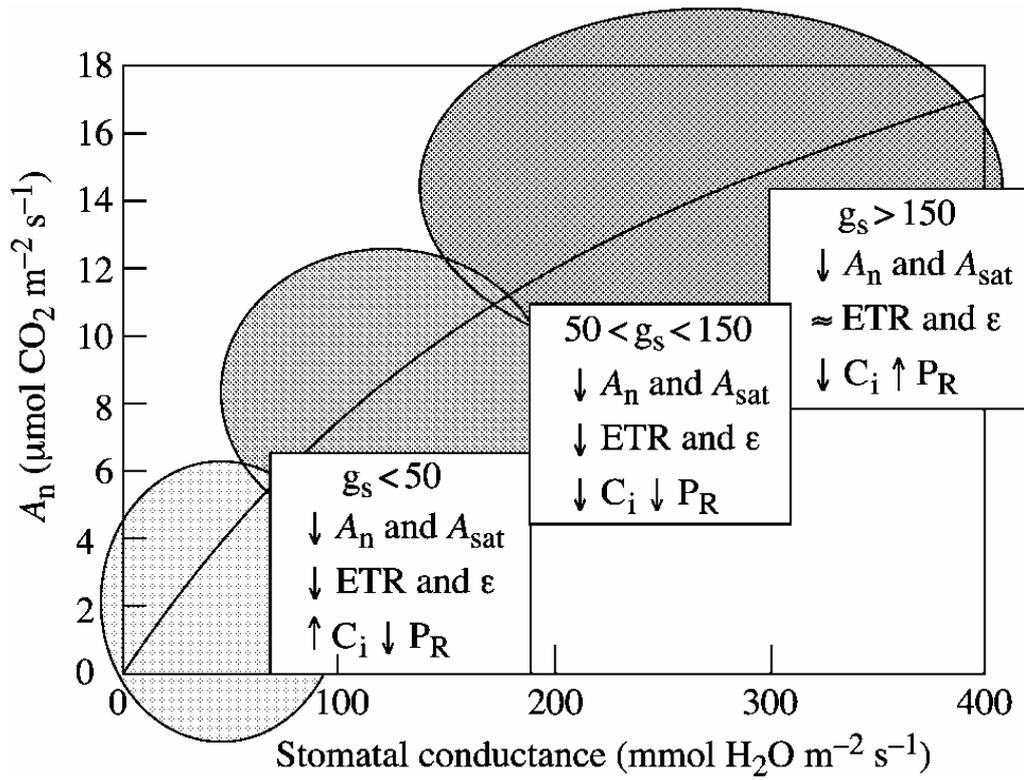


Figure 1.14 – Effets de la fermeture stomatique sur l’assimilation de la feuille (MEDRANO et al., 2002)

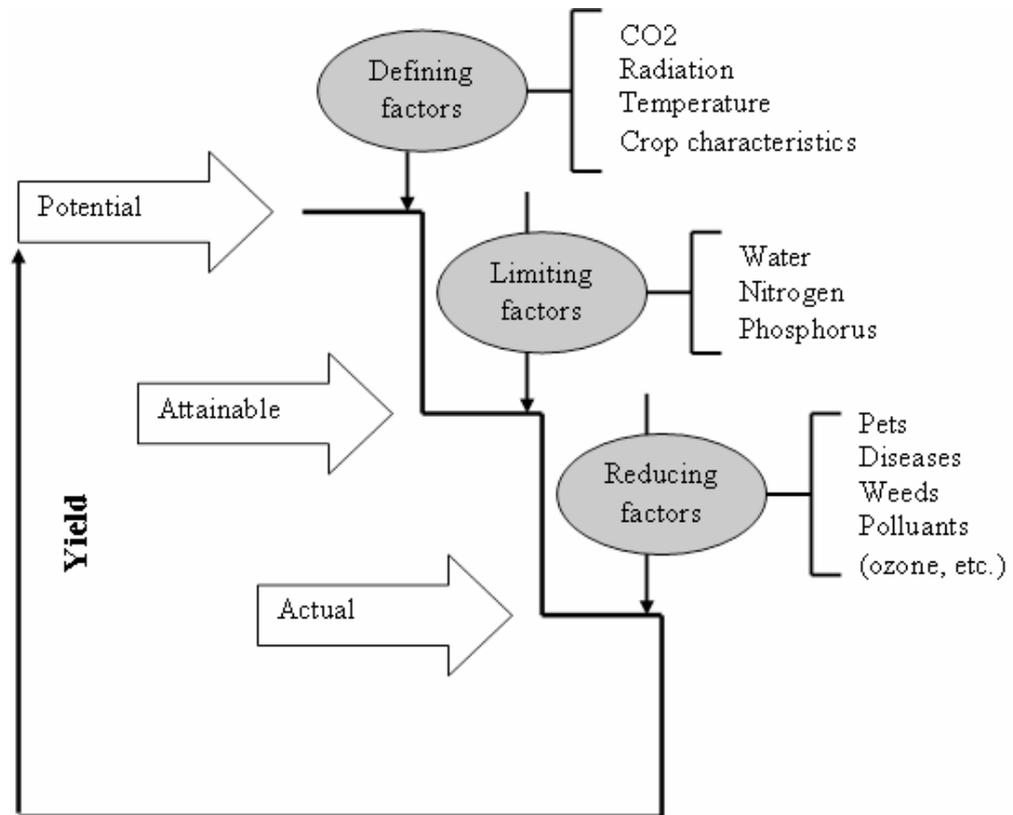


Figure 1.15 – Physiologie du stress (FUHRER, 2003)

1.3.4. Spécificités des pâturages

La plupart des études des échanges de CO₂ dans les écosystèmes terrestres portent essentiellement sur les forêts en raison de leur capacité à séquestrer le CO₂ atmosphérique (PACALA et al., 2001). Les écosystèmes herbacés (pâturages) ont été moins étudiés alors qu'ils représentent une superficie globale du même ordre que les forêts et que leur bilan de carbone est considéré comme équilibré (DERNER et al., 2006). Cependant, il a été récemment montré aux États-Unis que les formations pastorales peuvent constituer soit des sources soit des puits de CO₂ en fonction de leur gestion, de leur impact sur les animaux et du régime des pluies (DERNER et al., 2006). Ainsi, Derner (2006) montre dans une synthèse que le bilan de carbone varie selon les pays à un gain net de 112 g C.m⁻² à 800 g C.m⁻². Ces valeurs sont réduites par le pâturage du bétail. Dans les zones tropicales, la longueur de la période de sécheresse qui varie avec la latitude réduit les potentialités de production. Ces données représentent des valeurs moyennes de l'ordre de 10 à 50% de la productivité des écosystèmes forestiers d'où leur rôle considéré comme faible pour le bilan de carbone.

Dans notre approche, le système de cultures en association entraîne un ombrage de certaines espèces par d'autres à fort développement vertical comme l'espèce *L. leucocephala*. Cet ombrage se traduit par une modification de la lumière en intensité et en qualité. De plus, sur *L. leucocephala*, la position du feuillage va déterminer généralement deux types de feuilles qui diffèrent au niveau de leurs propriétés physiques. Les feuilles de lumière sont généralement plus épaisses avec une surface massique plus élevée que celle des feuilles d'ombre. Elles possèdent aussi une quantité de chlorophylles par unité de surface plus réduite et une teneur en azote plus élevée liée à leurs fortes potentialités de photosynthèse. Enfin, les potentialités de photosynthèse sont liées aux conductances stomatiques qui dépendent en grande partie des conditions d'éclairement (figure 1.14) (MEDRANO et al., 2002; ARAUJO et al., 2008).

La production globale des écosystèmes va dépendre d'une part des potentialités intrinsèques de la plante, des facteurs biotiques et abiotiques et de sa capacité de résistance aux contraintes (figure 1.15). On estime que la plante n'exprime qu'une faible partie de son potentiel de production en raison des facteurs limitants (FUHRER, 2003). Aussi, il est important de pouvoir modéliser la production potentielle et éventuellement intervenir sur des points de contrôle tels que l'alimentation minérale et la disponibilité de l'eau pour la plante : notre travail s'inscrit dans ces perspectives.



Figure 1.16 – Parcelle expérimentale avec *B. brizantha*

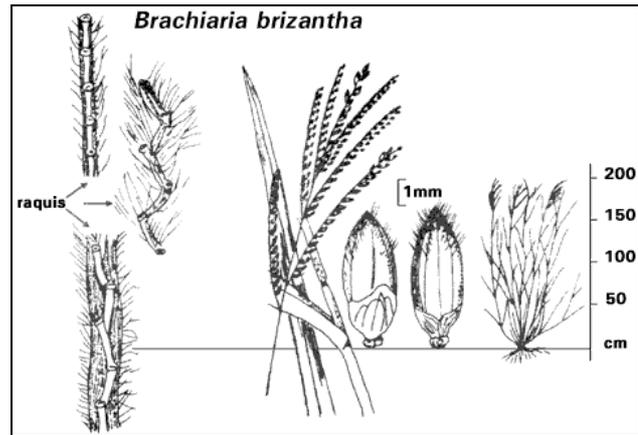


Figure 1.17 – Morphologie de *B. brizantha* (CIAT, 1994)



Figure 1.18 – Les épillets et fleurs insérés sur l'axe principal selon une disposition alternée



Figure 1.19 – Pâturage de *B. brizantha* en pleine saison sèche

1.4. Description du matériel végétal

1.4.1. *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf. cv. Marandu

1.4.1.1. Description botanique

B. brizantha cv. Marandu est une Poacée originaire d'Afrique qui appartient au genre *Brachiaria* qui comprend environ 100 espèces (KELLER-GREIN et al., 1996; RENVOIZE et al., 1996). *B. brizantha* est une herbacée C₄ apomictique pérenne d'une hauteur comprise entre 0,8 et 1,5 m (parfois jusqu'à 2 m) (figure 1.16) à tiges cylindriques creuses portant des nœuds (SEIFFERT, 1980). Le chaume est non ramifié sauf au niveau du sol où se produit le phénomène du tallage, qui conduit à la formation de touffes caractéristiques (figure 1.17) (BORGET, 1962). Les racines forment un chevelu important, notamment grâce à la formation de nombreuses racines adventives naissant à la base des tiges (GRANIER et THEODOSIADIS, 1965).

Les feuilles sont larges (20 mm), étalées avec les bords épaissis et partiellement ondulés, à nervures parallèles. Les feuilles se rattachent sur les tiges par une gaine fendue, montrant une ligule à la jonction avec le limbe (JACQUES-FÉLIX, 1962).

Les inflorescences sont de type monopodiale, et sont formées d'épis d'épillets caractéristiques de la famille des Poacées (SCHULTZE-KRAFT, 1992). Les épillets, sessiles, s'insèrent sur l'axe principal selon une disposition alternée (figures 1.18). Ils se composent d'un axe, le rachillet, qui s'insère dans l'inflorescence principale sans pédoncule. Les épillets, légèrement incurvés vers le bas comptent entre 25 et 30 fleurs. A la base de l'épillet se trouvent les « glumes », au nombre de deux. Il s'agit de deux pièces foliacées sessiles et alternes, allongées et pliées en deux, ils recouvrent et protègent la base de l'épillet. La glume inférieure est de moitié moins longue que la glume supérieure.

A la base des axes floraux, également sessiles, se trouvent les glumelles, également au nombre de deux en disposition alterne. La glumelle inférieure, appelée aussi lemme, car elle a la valeur de bractée axillante d'un pédicelle floral rudimentaire, est insérée directement sur l'axe de l'épillet. C'est une bractée constitutive de la partie fertile de l'épillet de *B. brizantha*. Les glumelles inférieures sont munies de poils et d'une arête (glumelle aristée) qui s'insère sur toute leur longueur. La glumelle supérieure est appelée « paléole ». Les glumelles ont pour fonction de protéger la fleur, et ultérieurement le grain (caryopse) (figure 1.17). Enfin, les glumelles sont dites adhérentes car elles restent solidaires au grain à maturité (FALCÃO et al., 2003).

L'axe floral, équivalent du pédoncule floral, se termine par une seule fleur, représenté ici par les seules pièces fertiles, à savoir trois étamines, et un ovaire, formé par la soudure de trois carpelles, portant deux stigmates plumeux (FALCÃO et al., 2003). A la base de la fleur on peut observer deux pièces stériles réduites à la taille d'une écaille, les « glumellules », elles sont interprétées comme les vestiges du périanthe. Au moment de la floraison, les anthères des étamines, très mobiles, fixées au filet par leur milieu, apparaissent à l'extérieur de l'épillet, permettant la pollinisation par le vent.

1.4.1.2. Distribution spatiale (annexe 3a)

Selon l'IBGE, les pâturages cultivés représentaient 11 millions d'hectares en 1970, 29 millions d'hectares en 1980 et 180 millions d'hectares en 2003. En 2004, les pâturages cultivés couvraient 195 millions d'hectares, dont 140 millions d'hectares formés par le genre *Brachiaria*. Enfin *B. brizantha* couvre entre 70 et 80 millions d'hectares de pâturage (FAO, 2008a).

B. brizantha est originaire d'Afrique Sub-saharienne entre 25°S et 12°N (THOMAS et GROF, 1986; KELLER-GREIN et al., 1996). Aujourd'hui, la distribution du *B. brizantha* couvre toutes les régions dont les précipitations annuelles sont supérieures à 800 mm, du niveau de la mer à 1800 m d'altitude (DO VALLE et al., 1989) et jusqu'à 3000 m d'altitude au Burundi (JACQUES-FÉLIX, 1962) (annexe 3a). *B. brizantha* supporte différents types de sols, de sableux à argileux et de basse fertilité (CARRÉ, 1962). Il préfère les sols bien drainés, résiste aux sécheresses prolongées (FISHER et KERRIDGE, 1996; MILES et al., 1996) et supporte le faible ensoleillement (DIAS FILHO, 2002). *B. brizantha* représente une espèce fourragère importante en Amérique tropicale, où elle couvrirait environ 50 millions d'hectares en 2001, et 98 millions d'hectares avec *Brachiaria decumbens* en 2004 (FAO, 2008a).

C'est l'IPEAN (*Instituto de Pesquisa Agropecuária do Norte*), localisé à Belém qui introduit en 1952, *Brachiaria decumbens*, la première espèce du genre au Brésil, sous le nom de *Brachiaria brizantha* (SERRÃO et SIMÃO-NETO, 1971). En 1965, le même matériel végétal est réintroduit au Suriname, cette fois sous le nom de *B. decumbens* alors que le véritable *B. brizantha* est introduit au Brésil (à Belém) la même année (PIZARRO et al., 1996). Enfin le cultivar Marandu est arrivé du Zimbabwe au Brésil en 1984 par l'EMBRAPA, dans l'Etat de São Paulo (MAASS et DO VALLE, 1996). On rencontre, selon les régions, divers noms communs pour nommer *B. brizantha* (tableau 1.1).

Tableau 1.1 – Quelques noms communs pour désigner *B. brizantha* dans différentes régions et dans différentes langues

Pays ou région	Nom commun
Afrique du Sud	Bread grass
Zimbabwe	Upright brachiaria
Malaysie, Samoa	Beard grass, palisade grass, palisade signal grass, Mauritius grass
Queensland	St-Lucia grass
Sri Lanka	Ceylon sheep grass
Afrique de l'Est	Signal grass
Langue	Nom commun
Allemand	Palisadengras
Espagnol	Estrella de Africa, Pasto alambre, Pasto señal, Zacate señal, Zacate signal
Portugais	Brizantha, Braquiarão, Brizantão, Capim braquiária, Capim marandú, Marandú, Capim ocinde

1.4.1.3. Qualité agronomique

Caractéristiques principales

B. Brizantha se distingue des autres espèces fourragères par sa rusticité et des caractéristiques qui tendent à faire de cette Poacée une plante adaptée aux sols moyennement riches, aux climats peu pluvieux et utile pour des agriculteurs familiaux (BOUDET et RIVIÈRE, 1968; PIOT et RIPPSTEIN, 1976; CORRÊA, 1996).

L'utilisation importante de *B. brizantha* dans l'implantation de pâturages artificiels au Brésil est principalement liée au fait que cette espèce est résistante à *Deois flavopicta*, *D. schach* et *D. notozulia*, et *D. incompleta* : les « cigarrinhas-das-pastagens » (LENNE et TRUTMANN, 1994; KELLER-GREIN et al., 1996; KELEMU et al., 2001; DUARTE et al., 2007). Ces dernières années, les agriculteurs sont préoccupés car des attaques de l'insecte *Mahanarva fimbriolata* et de nouvelles maladies comme *Pythium perillum* ou *Rhizoctonia solani* (DUARTE et al., 2007) ont été observées sur *B. brizantha* cv. Marandu dans les États du Mato Grosso, Goiás, Tocantins et Pará.

B. brizantha est résistant à la sécheresse : il peut supporter 7 mois de sécheresse soit 80 jours de pluies par an pour 1200 mm annuels (CARRÉ, 1962) et garde une bonne appétence en fin de saison sèche (PIOT et RIPPSTEIN, 1976) (figure 1.19).

Carré (1962) avait comparé les appareils racinaires de 2 parcelles, l'une avec *B. brizantha* et l'autre avec *Brachiaria ruziziensis*. Les deux parcelles ont le même âge et subit le même traitement alternant fauchage et pâturage. L'appareil racinaire a été coupé au niveau du sol (collet), il pesait en moyenne 180 g pour *B. brizantha* contre 18 g pour *B. ruziziensis*. Ainsi, pour *B. brizantha*, le développement des racines et leur grand nombre permettent à la plante d'explorer un grand volume de sol et d'améliorer son approvisionnement en eau durant la saison sèche. L'importance de l'appareil racinaire permet à la touffe d'être solidement implantée et résistante à l'arrachement. Ainsi, le bétail sectionne le chaume mais n'arrache pas la souche (CHIPPINDAL, 1955; PIOT et RIPPSTEIN, 1976).

Les qualités de rusticité, d'adaptation à la sécheresse et les facultés de propagation font de *B. brizantha* une des espèces fourragères qui présente le plus d'intérêt dans la mise en place d'un pâturage artificiel ou pour l'amélioration de pâturages dégradés. Il permet aussi une mise en valeur associée à des fabacées : *Centrosema pubences*, *Pueraria phaseoloides*, *Phaseolus atropurpureus*, *Centrosema spp.*, *Glycine javanica*, *Arachis spp.*, *Alysicarpus vaginalis*, *Leucaena leucocephala*, *Desmodium intortum*, *Calopogonunium mucunoides* ou avec d'autres Poacées : *Brachiaria humidicola*, *Brachiaria dictyoneura* (FAO, 2008b).

Agressivité (tendance à s'étendre dans le milieu naturel)

Le tallage est une propriété de nombreuses espèces de poacées qui leur permet de produire de multiples tiges à partir de la plantule initiale assurant ainsi la formation de touffes denses, cespiteuses et robustes (PIOT et RIPPSTEIN, 1976). Le tallage se traduit par la formation au niveau du sol d'un « plateau de tallage » qui résulte de la condensation d'une série d'entrenœuds très courts, qui émettent chacun une tige secondaire et des racines adventives. Les tiges secondaires sont appelées « talles », chaque talle porte une inflorescence (GRANIER et LAHORE, 1966). Un pâturage fréquent et le piétinement peuvent avoir des effets similaires au roulage et ainsi favoriser le tallage.

La touffe de *B. brizantha* est résistante à l'arrachement. Les rejets de souche régénèrent la touffe à partir du plateau de tallage et améliorent la surface de couverture empêchant le développement d'autres espèces. Granier et al. (1966) avait montré que l'agressivité de *B. brizantha* était aussi liée au bon pouvoir germinatif de ses graines. Mais, en 1976, Piot et al. préconisaient une implantation de *B. brizantha* par éclat de souche du fait d'un très faible taux de germination de ses graines. Enfin, le CIAT (1992) et Alvim et al. (2002) ont montré que *B. brizantha* produit de nombreuses graines fertiles dont le pouvoir germinatif permet à la plante de coloniser seul le milieu naturel (CIAT, 1992a; ALVIM et al., 2002).

Bien que la germination des graines soit bonne chez *B. brizantha*, son port en touffe (comme beaucoup de plantes tropicales de savane) laisse la première année une assez forte proportion de sol non couvert. En culture pure, il faut donc laisser une partie des graines tomber sur le sol en saison sèche. Aux premières pluies, la couverture du sol est satisfaisante. Il semble donc tout indiqué de pallier cet inconvénient en associant *B. brizantha* à une fabacée.

Mise en culture

L'implantation artificielle de *B. brizantha* se fait facilement par graine ou par éclats de souche (PIOT et RIPPSTEIN, 1976; ABREU, 1993). Ses graines possèdent un excellent pouvoir germinatif et ses boutures ou éclats de souche ont une reprise immédiate (PETERS et al., 2003). Le pouvoir germinatif des graines étant bon, la mise en culture peut se faire en semis direct : 65 kg.ha⁻¹ sans préparation particulière du sol ou 25 kg.ha⁻¹ après labour.

A Madagascar, Carré (1962) observait déjà de bons résultats quant à l'installation de *B. brizantha* sur des sols ferrallitiques, sur des sols sableux gris pauvres en matières organiques ou sur colluvions. Un bon comportement fut aussi observé pendant des saisons sèches de 7 mois toujours à Madagascar. En revanche, selon Granier et al., (1966), *B. brizantha* ne pousse pas sur sols tourbeux et sur sols hydromorphes à pH voisin de 4,5.

Production

Selon Luz Martins (2006), *B. brizantha* cv. Marandu peut produire en culture pure 4,5 t.ha⁻¹ en 40 jours et 12,92 t.ha⁻¹ après 12 semaines (LUZ MARTINS et al., 2006). Au Costa Rica, Vallejos (1988) donne des résultats équivalents avec une production de 4,32 t.ha⁻¹ de matière sèche toutes les 6 semaines (VALLEJOS, 1988). Do Valle et al. (2001) donne aussi des résultats similaires avec 8,6 t.ha⁻¹ après 84 jours (DO VALLE et al., 2001). Selon Alvim et al. (2002), *B. brizantha* cv. Marandu produit dans le Minas Gerais jusqu'à 23 t.ha.an⁻¹ de matière sèche avec une teneur en protéine de 10% environ (ALVIM et al., 2002). Mari (2003) donne les résultats les plus élevés avec une production pour le cultivar Marandu de 28,2 t.ha.an⁻¹ (MARI, 2003). En association avec une fabacée en zone humide du Costa Rica, *B. brizantha* produit 22,5 t.ha.an⁻¹ avec un taux de protéines de 11 à 13 % (Vallejos, 1988). Pour Carré (1962), *B. brizantha* produit 80 t.ha.an⁻¹ de MF additionné à *Centrosema pubescens* et 82 t.ha.an⁻¹ de MF avec *Stylosanthes gracilis*.

Enfin, dans le Cerrado de l'Amapá, De Lima Meirelles et al. (1999) donnent les résultats de production suivant : 8,5 t.ha⁻¹ de matière sèche dont 6,3 t.ha⁻¹ pendant la saison des pluies (DE LIMA MEIRELLES et MOCHIUTTI, 1999). La production atteint 3,2 t.ha⁻¹ de matière sèche en 8 semaines pendant la saison des pluies avec 11% de protéine et une couverture de 95%. L'exploitation recommandée est d'une tête de bétail par ha pendant la saison sèche et de 3 têtes de bétail par hectare pendant la saison des pluies (DE LIMA MEIRELLES et

MOCHIUTTI, 1999). Les résultats obtenus montrent des différences importantes selon les régions. Ces différences sont liées aux conditions climatiques, à la fertilité chimique et aux propriétés physiques des sols ainsi qu'à leur préparation (SOARES FILHO, 1994; MONTEIRO, 1995; COSTA, 1999).

Le respect du temps de repos et les sarclages permettent d'obtenir des rendements de 48 t.ha⁻¹ de matière fraîche la première année (DO VALLE, 1990). C'est peu par rapport à *Brachiaria ruziziensis* par exemple qui produit pendant la seule saison des pluies 40 t.ha⁻¹. Mais *B. Brizantha* augmente de façon plus importante le poids de sa souche (tallage important) et le poids de ses racines (approvisionnement futur en eau) les premières années. L'installation est plus lente chez *B. brizantha* mais elle améliore sa production les années suivantes (PIOT et RIPPSTEIN, 1976) alors que la production diminue chez *B. ruziziensis*. Ces résultats ont été obtenus après fauchage et non après pâturage. Les résultats peuvent donc être différents après pâturage puisque le bétail a tendance à ne pâturer que les touffes les plus basses.

B. brizantha est pâturable en pleine saison sèche, il se présente en septembre avec des chaumes desséchés et des feuilles enroulées (figure 1.19). *B. brizantha* donne un foin excellent sur pied avec l'avantage de contenir des protéines et des carotènes en fin de saison sèche, à une époque où le bétail en a le plus besoin. Au cours de cette période, le rendement est inférieur à celui de la saison des pluies mais il s'agit d'une herbe contenant environ 30 % d'eau, alors qu'une herbe en saison des pluies en contient 85 %. Le rendement en matière sèche peut donc être comparé avec celui de la saison des pluies. Il en est de même pour la matière azotée totale (MAT). En septembre la plante a grainé et s'est en partie lignifiée. Elle ne contient plus que 3 % de MAT au lieu de 8 % en mars (MILES et al., 2004). Une vache qui consommerait 10 kg de foin sur pied a absorbé 186 g de MAT en septembre contre 120 g de MAT en mars (il s'agit d'azote minéralisé par la méthode de Kjeldahl ignorant le % de protéine brute ainsi que le coefficient de digestibilité). Il est certain que l'herbe de mars est beaucoup plus digeste que le foin sur pied de septembre et qu'une vache en consommera davantage dans une journée. Enfin, Vallejos (1988) indique pour *B. brizantha* une valeur nutritive modéré à bonne : un taux de protéines entre 7 et 15 % et un taux de digestibilité entre 65 et 72%.

L'utilisation de *B. brizantha* cv. Marandu a donc permis d'augmenter la production animale de 20 kg.ha.an⁻¹ à 240 kg.ha.an⁻¹ jusqu'à 300 kg.ha.an⁻¹ (HERNÁNDEZ et al., 1995; PIZARRO et al., 1996; DO VALLE et al., 2001). Un veaux gagne entre 390 g par jour et 650 g par jour sur *B. brizantha* contre moins de 350 g par jour sur *B. decumbens* (PEREZ et al., 1993; POSTIGLIONI, 1995; DE MOURA ZENINE et al., 2006). Les gains de poids vifs varient selon la charge animale par hectare. En Colombie, selon Lascano et al., (1996) les gains de poids varient de 426 g par animal et par jour avec une charge de 1,4 UA.ha⁻¹ à 348 g avec une charge de 2,8 UA.ha⁻¹ (LASCANO et EUCLIDES, 1996).

1.4.1.4. Conclusion

L'espèce fourragère *B. brizantha* a été propagée en raison de sa rusticité qui lui permet de supporter les insectes ravageurs et à la surexploitation. De plus, *B. brizantha* se réensemence naturellement, possède une productivité élevée, peut supporter l'ombrage et présente une bonne résistance à la sécheresse. Ainsi, *B. brizantha* supporte la concurrence de la végétation spontanée et le piétinement. Enfin, *B. brizantha*, qui peut être associé à d'autres espèces fourragères, présente un intérêt dans une perspective de production fourragère améliorée ou pour les restaurations pastorales dans les zones dégradées.

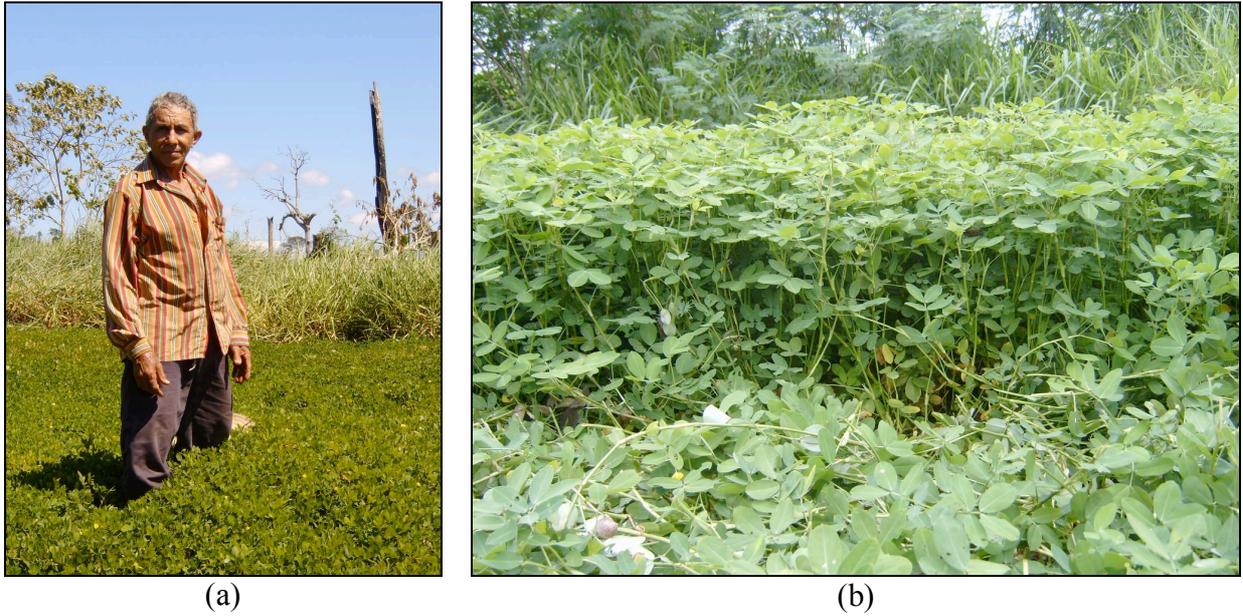


Figure 1.20 – Parcelle expérimentale composé d'*A. pintoï* en début de saison sèche (a) et au cours de la saison humide (b)



Figure 1.21 – Feuille d'*A. pintoï* (a) en début de saison sèche et ses graines (b) (CIAT, 1992a)

1.4.2. *Arachis pintoï* Krapov. & W.C. Greg cv. Amarillo

1.4.2.1. Description botanique

A. pintoï cv. Amarillo est une plante herbacée pérenne, plus ou moins ramifiée formant un tapis dense de stolons et qui atteint 50 cm de hauteur (figure 1.20) qui appartient à la famille des Fabacées. Un stolon peut grandir jusqu'à 2 mètres en longueur par année avec des conditions favorables (MAASS et DO VALLE, 1996). Les feuilles d'*A. pintoï* possèdent 4 folioles mesurant jusqu'à 4,5 cm de longueur (figure 1.21a). Les fleurs, jaunes, mesurent entre 12 et 17 mm de largeur. Le feuillage est tendre et ses fleurs jaunes sont typiques des fleurs de la famille des Fabacées. Les fleurs présentent un long tube calicinal à aspect de pédoncule floral terminé par cinq lobes dont quatre soudés, les pétales et les étamines sont insérés au sommet du tube calicinal (PAGANELLA et VALLS, 2002). Les dix étamines (alternance de longues et de courtes) sont réunies sur une partie de leur longueur pour former un tube. L'ovaire est adhérent, contient une à six loges filiformes et est terminé par un petit stigmate. La corolle jaune émerge du calice dont les sépales soudés à la base forment l'hypanthium (PAGANELLA et VALLS, 2002). En leur sommet, ces sépales s'individualisent plus ou moins. Ils forment deux éléments ; l'un à l'arrière de l'étendard présente quatre dents et l'autre, l'éperon, à l'avant de la fleur, est entier et pointu. C'est dans l'enceinte de la corolle que les anthères libèrent leur pollen et que l'autofécondation a lieu (cléistogamie) (PAGANELLA et VALLS, 2002). Les quatre anthères oblongues, les quatre anthères rondes et les deux staminodes (étamines stériles) entourent le sommet du style. Après fécondation, la fructification est enterrée par élongation de la base de l'ovaire. Les gousses contiennent une graine, parfois deux. Chaque graine mesure entre 1 et 2 cm (figure 1.21b) pour 7000 à 9000 graines par kg (CIAT, 1992a).

1.4.2.2. Distribution spatiale (annexe 3b)

A. pintoï est native du Brésil (États de Bahia, Goiás et du Minas Gerais) où on le rencontre sous forêts claires (entre 13°S et 17°S) (KRAPOVICKAS et GREGORY, 1994). Mais cette Fabacée est utilisée depuis de nombreuses années comme plante de couverture dans divers pays de la zone intertropicale et subtropicale, notamment en Amérique centrale (KERRIDGE et HARDY, 1994; RIVAS et HOLMANN, 1996b), en Afrique, en Asie du Sud Est et en Océanie (HA DINH et al., 2002). On rencontre, selon les régions, divers noms communs pour nommer *A. pintoï* (tableau 1.2).

Tableau 1.2 – Quelques noms communs pour désigner *A. pintoï* dans différents pays et dans différentes langues

Pays	Nom commun
Australie	Pinto peanut
Indonésie	Kacang pinto
Thaïlande	Thua lisong tao
Langue	Nom commun
Espagnol	Maní forrajero perenne, maní perenne
Portugais	Amendoim forrageiro

1.4.2.3. Écologie

A. pintoï ne montre pas de préférences quant à la texture du sol et peut se développer sur différents type de sols : rouges, sableux, oxisols (JONES, 1997). Il supporte les sols pauvres en nutriments et pouvant avoir une teneur élevée en manganèse ou en aluminium. *A. pintoï* peut se développer sur un sol acide, il préfère les sols au pH entre 4,5 et 7,2, mais sa production est réduite si le pH est inférieur à 5,4 (JONES, 1997). Enfin, *A. pintoï* est sensible à la salinité (FISHER et CRUZ, 1995).

La distribution d'*A. pintoï* couvre toutes les régions dont les précipitations annuelles se situent entre 1000 et 2000 mm. Il peut tolérer des précipitations inférieures à 1000 mm mais s'exprime le mieux avec 1500 mm.an⁻¹. *A. pintoï* tolère l'inondation si elle n'est pas permanente et tolère une saison sèche de 4 mois (RIVAS et HOLMANN, 1996b).

On rencontre généralement *A. pintoï* entre 300 et 600 m d'altitude avec une température moyenne annuelle entre 21 et 23°C. C'est entre 22 et 28°C qu'*A. pintoï* se développe le mieux. Au niveau des besoins d'*A. pintoï* en lumière, il peut se développer à l'ombre mais sa production est supérieure en plein soleil (RINCÓN et al., 1992).

A. pintoï peut être planté en association avec d'autres Fabacées ou Poacées. Cependant *A. pintoï* peut montrer une certaine sensibilité à la concurrence et un contrôle est indispensable auprès des plantes fourragères les plus agressives afin de maintenir les proportions souhaitées. *A. pintoï* apprécie particulièrement l'association à des Fabacées arbustives ou arborées comme *L. leucocephala* et *Calliandra calothyrsus* (RINCÓN, 2001) qui lui évitent de se trouver en plein soleil en cas de sécheresse. *A. pintoï* a donné de bons résultats en association avec quelques Poacées : *Panicum Maximum*, *Brachiaria decumbens*, *B. humidicola*, *Paspalum maritimum*, *P. notatum*, *Axonopus fissifolius*, *Digitaria eriantha*, *Cynodon dactylon* et *C. nlemfuensis* (RAMÍREZ et SERÉ, 1990). En générale *A. pintoï* n'est pas associé à d'autre Fabacées herbacées avec lesquelles il montre des difficultés à s'imposer même si de bons résultats ont été observés avec *Paspalum atratum* (RAMÍREZ et SERÉ, 1990; RINCÓN, 2001).

1.4.2.4. Utilisation agronomique

Caractéristiques principales

A. pintoï possède de nombreux atouts qui lui permettent de répondre à différents objectifs agronomiques.

A. pintoï est généralement utilisée comme plante de couverture sous verger pour lutter contre l'érosion des sols (BOWMAN et al., 1998; QUÉNÉHERVÉ et al., 2002). *A. pintoï* produit de nombreux stolons rampants qui limitent la compétition pour la lumière avec les arbres et favorisent une couverture rapide du sol. De plus, sa tolérance à l'ombre permet d'expliquer sa capacité à supporter la plupart des associations même s'il montre une certaine sensibilité à la concurrence avec les graminées les plus agressives (PIZARRO et al., 1997). En revanche, après son implantation, *A. pintoï* est difficile à éradiquer (PIZARRO et al., 1996).

A. pintoï est aussi utilisé comme pâturage permanent pour l'alimentation animale (ALVARO RINCÓN, 1999). *A. pintoï* est un fourrage de qualité (60-76% de la matière sèche digestible selon l'âge du matériel), il concentre entre 0,18 et 0,37 % d'azote, il est riche en protéines

(teneur en protéine dans la MS : 13-22%) (LASCANO, 1995). Mais, selon les auteurs, *A. pintoï* tolère plus ou moins bien le fort pâturage et les coupes fréquentes. Les adventices sont contrôlées grâce à un système racinaire puissant et compétitif par rapport aux autres herbes. Enfin, *A. pintoï* est une fabacée qui fixe l'azote atmosphérique (entre 60 et 150 kgN.ha.an⁻¹) et facilite le recyclage de Ca, Mg, K et d'oligo-éléments (KERRIDGE et HARDY, 1994). *A. pintoï* peut améliorer l'alimentation du bétail, améliorer la structure du sol et sa qualité (augmentation de l'activité biologique). Toutes ces qualités font d'*A. pintoï* une alternative fourragère potentielle dans la création d'associations végétales dans les pâturages artificiels (BURTNIK et MROGINSKI, 1985).

A. pintoï présente un intérêt face aux ravageurs. La possible résistance du cv. Amarillo vis-à-vis de *Meloidogyne* spp. est mentionnée en Australie (COOK, 1992). Au Mexique une réduction sensible des attaques de *Meloidogyne* sur tomates a été observée dans un essai de cultures associées (ALVARO RINCÓN, 1999). Au Costa Rica, une expérimentation au champ a montré qu'*A.s pintoï* serait un bon hôte de *Radopholus similis* avec une infestation concomitante moyenne d'environ 30 individus par g de racine. Au Costa Rica encore, des essais conduits en culture de bananiers et de bananiers plantains auraient montré une incidence positive d'*A. pintoï* utilisée comme plante de couverture en réduisant la densité de *Radopholus similis* dans les bananiers adjacents (QUÉNÉHERVÉ et al., 2002). Enfin en 1999, Jonathan et al. ont montré après un essai d'inoculation artificielle que la Fabacée *A. pintoï* n'était pas hôte de différentes espèces de *Meloidogyne* (*M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica*) ni de *Rotylenchulus reniformis*. (JONATHAN et al., 1999)

Des nombreuses maladies ont déjà été identifiées niveau du feuillage (*Cercospora* sp., *Phomopsis* sp., *Periconia* sp., *Cylindrocladium* sp., *Colletotrichum gloeosporioides*, *Sphaceloma arachidis* et *Rhizoctonia solani*) mais aucune ne provoque des dommages à long terme chez *A. pintoï* (VERA et SERÉ, 1985; BADEJO et al., 2002). Le cv. Amarillo est résistant aux maladies pouvant atteindre la cacahuète chez d'autres *Arachis* comme *Puccinia arachidis*, *Cercospora arachidicola*, *Mycosphaerella arachidis*, *Phaeoisariopsis personata*, *Cercosporidium personatum*, *Mycosphaerella berkeleyi* (THOMAS et ASAKAWA, 1993). Mais les rats et les souris attirés par les graines peuvent empêcher leur germination et ainsi réduire la densité du couvert végétal. Enfin, la production d'*A. pintoï* peut être fortement réduite par un nématode (*Pratylenchus brachyurus*) qui provoque des lésions au niveau des racines.

Certain auteurs ont montré une sensibilité forte à la salinité et à l'acidité (pH inférieur à 5) (RINCÓN, 2001). L'acidité inhibe le développement des bactéries fixatrices d'azote. Même si *A. pintoï* n'est pas sensible à la photopériode, les températures peuvent réduire, voire bloquer la croissance d'*A. pintoï* lorsqu'elles sont inférieures à 15 °C ou supérieures à 45 °C. De plus, *A. pintoï* montre différents stades de sensibilité vis-à-vis de la sécheresse, avec des besoins en eau important au moment de l'imbibition de la graine, et des excès d'eau préjudiciables un fois la germination amorcée. La période de floraison-formation de gousses (30 à 70 jours après semis) correspond à une phase de sensibilité à la sécheresse, alors que la phase finale de maturation sera favorisée par une sécheresse relative.

Mise en culture

L'implantation artificielle d'*A. pintoï* peut s'effectuer par semis. Selon la qualité des graines et la situation économique de l'agriculteur, on peut utiliser entre 10 et 30 kg.ha⁻¹ pour une implantation rapide et de bonne qualité (RINCÓN, 1994). Si *A. pintoï* peut-être multiplié par

semis, son coût de revient reste élevé ; il est alors recommandé de le multiplier par bouturage avec un espacement de 40 par 40 cm. Généralement les boutures sont trempées dans une solution d'argile (1/3), de bouse de vache (1/3) et d'eau (1/3) pour faciliter la reprise (RINCÓN, 2001). *A. pintoï* fournit chaque année entre 8 à 12 kg.ha⁻¹ de semences avec un taux de germination d'environ 70 % qui permet un bon réensemencement.

Production

La disponibilité en fourrage chez *A. pintoï* dépend de la fertilité naturelle du sol, de la répartition annuelle des précipitations, des fertilisations éventuelles et du mode d'exploitation du fourrage (RIVAS et HOLMANN, 1996a). Dans des conditions favorables, une production en monoculture peut fournir entre 500 et 700 kg.ha⁻¹ de MS en 6 mois (RINCÓN et al., 1992). Sur un sol sableux sans fertilisation, les rendements sont d'environ 200 kg.ha⁻¹ de MS pour cette même période (DANE, 1996).

En association avec une Poacée, la disponibilité fourragère dépendra du type de Poacée associée (selon son type de développement), et du rythme de l'exploitation pastorale. De bons résultats ont été observés chez *A. pintoï* associé à *B. decumbens* et à *B. humidicola* lorsqu'un contrôle rigoureux du pâturage est respecté afin que la domination des Poacées n'empêche pas l'implantation de la Fabacée. Avec *B. decumbens*, a obtenu en 6 mois de production, entre 700 et 900 kg.ha⁻¹ de MS et avec *B. humidicola*, entre 600 et 700 kg.ha⁻¹. En Colombie, *A. pintoï* en association avec *B. ruziziensis* peuvent produire 11 t.ha.an⁻¹ de MF (CURTIS et DUKE, 1982), et *A. pintoï* avec *B. humidicola* peuvent produire 20 t.ha.an⁻¹ (FERGUSON et LOCH, 1999). En Australie sub-tropicale, *A. pintoï* a produit 6,5 t.ha.an⁻¹ de MF en monoculture avec une coupe toutes les 4 semaines (FERGUSON et LOCH, 1999). Des travaux plus récents, indiquent des productions d'*A. pintoï* au Brésil de l'ordre de 24 t.ha.an⁻¹ de MF en deux ans (PAGANELLA et VALLS, 2002) et entre 5 et 8 t.ha.an⁻¹ de MS (CIAT, 1992a).

En ce qui concerne la production animale, *A. pintoï* pâturé permet un gain de poids vif entre de 200 à 900 kg.ha.an⁻¹ dépendant de son association et de la dureté de la saison sèche (RIVAS et SERÉ, 1985; ICA, 1992; PÉREZ et ACOSTA, 1998). La valeur la plus optimiste a été rencontrée au Costa Rica avec 1 t.ha.an⁻¹ grâce à l'association *A. pintoï* et *B. brizantha* (HERNÁNDEZ et al., 1995). Enfin, cette association a aussi permis une augmentation de la production laitière de plus de 17% (SERÉ et VACCARO, 1985; SERÉ, 1986; MICHELSEN, 1990; GONZÁLEZ et al., 1996).

1.4.2.5. Conclusion

Même si *A. pintoï* est généralement utilisé comme plante de couverture sous verger afin de lutter contre l'érosion pluviale, *A. pintoï* est un fourrage de qualité pouvant entrer dans le régime alimentaire du bétail. Il peut établir une symbiose avec une bactérie du genre *Rhizobium* pour fixer l'azote de l'air. Par cette symbiose, *A. pintoï* s'affranchit de la teneur en azote dans le sol. Ainsi, il peut s'implanter sur de nombreux types de sols et peut en améliorer la qualité en lui fournissant de l'azote par décomposition de la litière et des nodosités. *A. pintoï* est aussi capable de résister à une certaine sécheresse et est résistant à de nombreux ravageurs. Ainsi, *A. pintoï* peut s'associer à de nombreuses autres espèces, en verger ou en pâturage. Mais un contrôle rigoureux de la plante dominante est nécessaire afin de préserver l'implantation et la survie cette Fabacée herbacée. Enfin, une fois sa mise en place, *A. pintoï* peut présenter quelques difficultés à être éradiquée.

1.4.3. *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Witt

1.4.3.1. Description botanique

L. leucocephala ($2n = 104$) comprend une centaine de variétés et de cultivars. *L. leucocephala* est une Fabacée pérenne sempervirente, arbustive à arborée de 4 à 20 mètres de port et pouvant atteindre 25 cm de diamètre selon la variété ou le cultivar (GODEFROY, 1987). Son écorce est lisse, de couleur grise avec des bandes jaunâtres et beiges ; ses rameaux sont gris (figure 1.22a). Son système racinaire est bien développé et son enracinement est profond (entre 2 et 10 m) (GODEFROY, 1987).

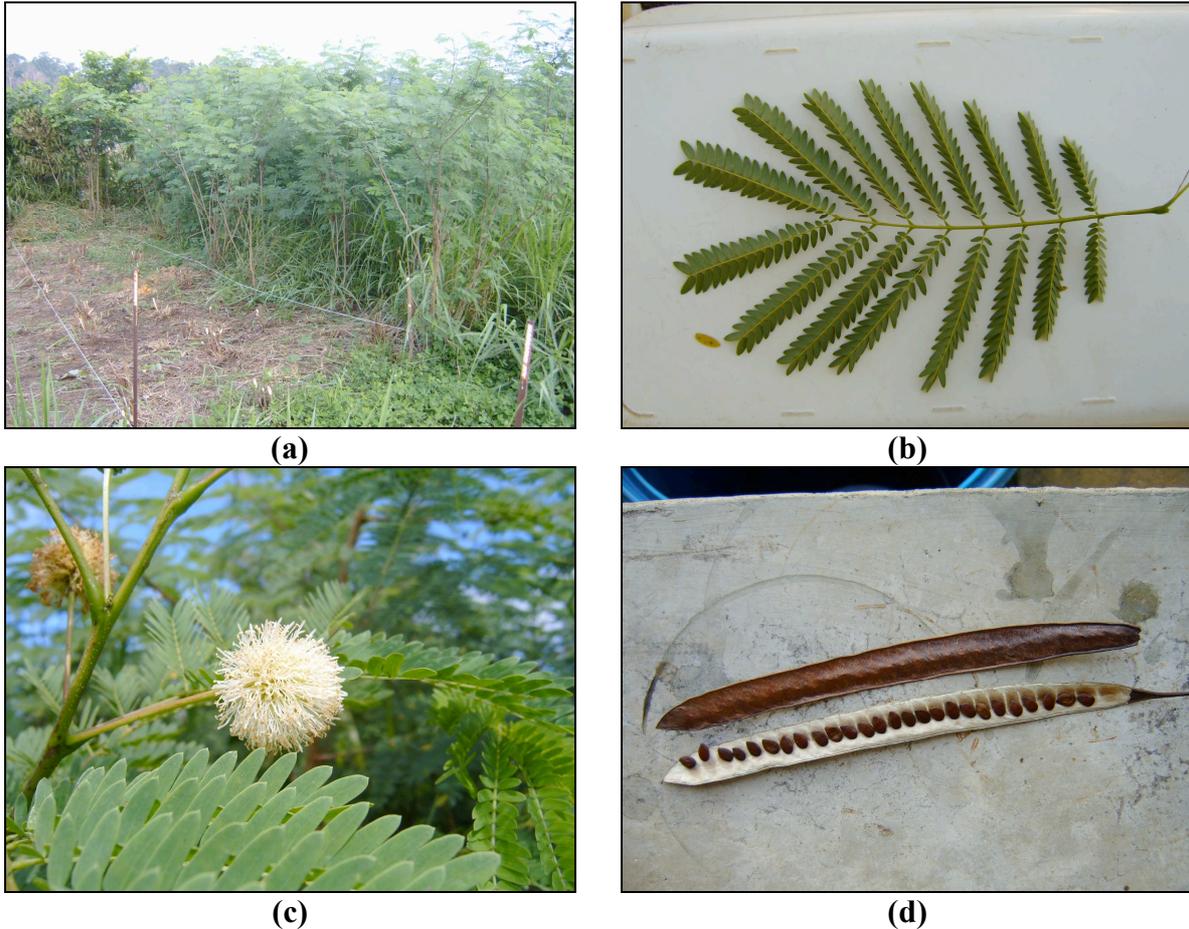


Figure 22 – *L. leucocephala* sur la parcelle n°2 du bloc B associé à *Brachiaria brizantha* (a), la feuille (b), la fleur (c), la gousse et ses fèves (d)

Les feuilles de *L. leucocephala* sont vertes bleutées, recomposées, alternes et bipennées, elles mesurent entre 15 et 25 cm de longueur et sont composée de 4 à 12 paires de folioles opposés et lancéolés mesurant entre 7 et 10 cm de longueur (figure 1.22b). Chaque foliole est composé de 10 à 15 paires de foliolules opposés, oblongues à sommet acuminé et aigu, à base asymétrique pubescente. Un foliolule mesure entre 7 et 15 mm de longueur et entre 3 et 4 mm de largeur (GODEFROY, 1987).

A la base de la première paire de folioles, le pétiole est pubescent, canaliculé dessus et muni de glandes cratériformes. Il porte des petites bractées au sommet et après la dernière paire de folioles ainsi qu'au bout de chaque folioles et après chaque dernières paires de foliolules (GODEFROY, 1987).

L. leucocephala est autogame, sa floraison a lieu presque toute l'année, selon les endroits de plantation et selon l'époque de la taille ou de la pâture. Les fleurs (entre 1,2 et 2,5 cm de diamètre) sont blanches ou jaunâtres devenant brunâtres, axillaires et regroupées en un globe solitaire au bout d'un long pédicelle de 10 à 15 cm de longueur et situé à la base des feuilles (figure 22.d).

Les gousses sont brunes à maturité, lisses et aplaties, et mesurent entre 12 et 26 cm de longueur et entre 1,5 et 2 cm de largeur (figure 1.22d). Chacune des gousses contient entre 12 et 30 fèves (graines) en forme d'ellipse allongée de couleur marron brillant. Une fève mesure entre 6 et 10 mm de longueur et de 3 à 4 mm de largeur (figure 22.d).

1.4.3.2. Distribution

L. leucocephala est une espèce pantropicale originaire d'Amérique centrale, des États du Chapas, du Yucatan et d'Oaxaca au Mexique, du Honduras, du Guatemala, d'El Salvador et des îles des Caraïbes).

Tableau 1.3 – Les noms communs rencontrés selon les pays, les régions ou les langues

Pays, région	Nom commun
Amérique	
Bahamas	Jumbie bean
Belize	Wild tamarind, Corozal
Bermudes	Wild mimosa
Cuba	Aroma blanca
Floride	Hawai, False koa, Ekoa, Lead tree
Hawaï	Koa haole
Mexique (Campeche, Mexico)	Guaslim
Mexique (Yucatan)	Guaxin, Huaxin
Mexique (Totonaco, Veracruz)	Leucaena, Liliak
Porto Rico	Acacia palida, Zarcilla
République dominicaine	Lino criollo
Océanie	
Îles Cook	Nito
Ile Kiribati	Te kaitetua, Tanta talantayan
Samoa	Fua pepe, Loa haole, Lopa samoa, Lusina
Tonga	Siale mohemohe
Vanuatu	Cassis, Niuean, Yapese, Ganitnityuwan Tangantan
Fiji	Balori, Vaivai, Vaivai dina, Vaivai ni vavalangi
Asie	
Cambodge	Kanthum thect, Kratin
Inde	Subabul
Laos	Kan thin
Philippines	Ipil-ipil, Palauan
Thaïlande	kra thin
Vietnam	Bo chet, Kay keo dâu, Schemu
Indonésie, Malaisie et Papouasie-Nouvelle Guinée	Lamtoro, Tangantangan
Langue	
Nom commun	
Anglais	Cow tamarind, Hediondilla horse, Wild tamarind, Shackshack
Espagnol	Guaje, Guage, Huaxin, Tamarindo silvestre Uaxim
Français	Faux mimosa, Faux-acacia, graines de lin, Popinac blanc, Tamarinier sauvage
Portugais	Esponjeira, Leucena

L. leucocephala est maintenant largement cultivé dans toute la zone intertropicale comme plante fourragère. Après son introduction en Afrique, *L. leucocephala* est devenue spontanée. Aujourd'hui, des variétés améliorées sont développées sur presque tous les continents notamment en Océanie et particulièrement en Australie. On rencontre, selon les régions, divers noms communs pour nommer *L. leucocephala* (tableau 1.3).

1.4.3.3. Caractéristiques agronomiques

La première référence concernant *L. leucocephala* vient de Martius en 1876 (ALCÂNTARA et BUFARAH, 1999). Mais c'est en 1900 qu'il publie des travaux effectués sur l'île de Java décrivant les qualités de cette plante d'ombrage pour maintenir la fertilité des sols dans les plantations de café. Enfin c'est à partir de 1915, que *L. leucocephala* commence à être utilisé comme plante fourragère (ALCÂNTARA et BUFARAH, 1999) car il produit de nombreuses semences toute l'année, présente une bonne appétence et une bonne digestibilité.

Exigences pédologiques

L. leucocephala peut-être cultivé sur différents type de sols et de terrains. Il se développe bien sur les sols bien drainés et avec un pH entre 7 et 8,5. Il ne tolère pas les sols au pH trop bas, trop alcalins et une salinité trop forte (TIKI FILHO et al., 2004). *L. leucocephala* se développe sur sol de basse fertilité et sur la plupart des sols forestiers amazoniens (DIAS FILHO, 1987; NASCIMENTO, 1992).

Exigences climatiques

L. leucocephala pousse sous des climats à pluviosité très contrastées. Cependant, il préfère une pluviométrie comprise entre 600 et 1700 mm. *L. leucocephala* résiste à l'inondation (inférieure à 3 semaines) et supporte une sécheresse de 6 à 8 mois (SILVA et BLANCO, 1996). On rencontre *L. leucocephala* jusqu'à 1500 m d'altitude (Indonésie) mais montre une certaine sensibilité au froid (températures inférieures à 15°C), il préfère se développer à une altitude inférieure à 500 m avec des températures comprises entre 25 à 30°C. Dias Filho (1987) nous indique que *L. leucocephala* est bien adapté aux conditions climatiques rencontrées en Amazonie. Enfin, même si *L. leucocephala* se développe mieux en plein soleil, on observe un bon comportement avec 50% du PAR sous *Coco nucifera* au Vanuatu et en Indonésie (SHELTON et al., 1998).

Propagation

La propagation de *L. leucocephala* se fait généralement par semences préalablement scarifiées. Veiga et al. (1992) proposent pour préparer les semences de les tremper dans de l'eau à température ambiante entre 12 et 24 heures puis de les sécher à l'ombre avant de les mettre au champ, sans autre traitement particulier. Pour obtenir une banque de protéine, Veiga et al. (1992) recommandent de cultiver *L. leucocephala* en monoculture avec un espacement de 2 mètres entre les lignes et de 50 cm entre les plants (6 kg de semences à l'ha) (VEIGA et SIMÃO NETO, 1992). Nascimento Júnior (1992), propose un traitement différent des semences, avec un trempage à 80°C durant 4 minutes. En monoculture, il recommande entre 16 et 34 kg de semence à l'hectare, avec un espacement de 1,2 m entre rangs et 0,75 m entre plants (NASCIMENTO, 1992). Enfin Alcântara et al. (1999) proposent différentes méthodes de mise en culture et de préparation des semences permettant jusqu'à 96 % de germination (ALCÂNTARA et BUFARAH, 1999).

Rendement et valeur nutritive

L. leucocephala possède un feuillage à haute valeur nutritive, il contient principalement les vitamines A et D, et entre 18 et 27% de protéines brutes (CARVALHO MACHADO, 2003). *L. leucocephala* est digestible entre 55 et 70% pour les ruminants. Selon les auteurs et les associations de culture, *L. leucocephala* produit entre 35 et 96 t.ha⁻¹ de MF (CURTIS et DUKE, 1982; ALCÂNTARA et BUFARAH, 1999), entre 2 et 35 t.ha⁻¹ de MS (tableau 1.4) (DUKE, 1981) contenant entre 18 et 20% de protéines brutes. Un arbuste de *L. leucocephala* de deux ans produit entre 5 et 7 kg de graines (DUKE, 1981).

Tableau 1.4 – Production de matière sèche chez *L. leucocephala* dans différents lieux (DUKE, 1981)

Lieu	Production de matière sèche (t.ha.an ⁻¹)
Australie	2 – 13
Brésil	14 – 16
Cuba	15 – 20
Ile Maurice	35
Nouvelle Guinée	13
Taiïwan	15 – 19
Iles Vierges	3 – 21

Duke (1981) a obtenu de bons résultats concernant la production animale grâce à *L. leucocephala* avec un gain de 1,26 kg par tête et par jour au Queensland en Australie, et entre 250 et 300 kg par tête sur une année. Toujours en Australie, sur pâturages irrigués, Duke (1981) mesure un gain de poids de 1700 kg.ha.an⁻¹ avec 6 têtes à l’hectare.

Dès la fin de la première année de croissance, les arbres de *L. leucocephala* produisent un bois dense qui sert de bois de chauffage. Selon la variété, la production peut augmenter chaque année et peut atteindre 60 m³.ha⁻¹ en 3 ans et 100 m³.ha⁻¹ en 8 ans (BREWBAKER, 1980). Le charbon de bois de cet arbre est de bonne qualité.

Invasions et maladies (JONES et al., 1992).

Heteropsylla cubana est un insecte qui réduit la production *L. leucocephala* au début et en fin de saison des pluies dans la zone tropicale humide d’Amérique, mais aucune attaque n’a été répertoriée en Amazonie. Des attaques occasionnelles des graines ont été signalées par deux espèces d’*Acanthoscelide*, par les espèces de *Stator*, *Pythium spp.*, *Rhizoctonia spp.* et par *Pirex subvinosus*. Dans le Nord de l’Australie, les feuilles de *L. leucocephala* ont été attaquées par *Cocus longulus* pendant la saison des pluies. Enfin, la larve de *Ithome lassula* consomme la fleur de *L. leucocephala* et réduit ainsi la production de graines. En Afrique du Sud, *Austracris guttulosa* (Spur) provoque une défoliation et une réduction de la production de graines chez *L. leucocephala* adulte. *Acanthoscelides macrophthalmus* (bruchid beetle) provoque des défoliations chez *L. leucocephala* mais sans risques importants pour le peuplement. Ce prédateur a été introduit en Afrique du Sud comme agent de contrôle biologique (lutte contre des parasites) et accidentellement introduit en Australie (JONES et al., 1992).

En région amazonienne, aucun agent pathogène ni symptôme malade n'ont été encore observés chez *L. leucocephala* ce qui lui donne un certain crédit auprès des agriculteurs.

Utilisations agro-sylvo-pastorale

Un peuplement multi-strate cultivé avec *L. leucocephala* protège le milieu de différentes façons. *L. leucocephala* capte le rayonnement solaire de façon temporaire et possède une longue durée de vie (BANFUL et al., 2000). *L. leucocephala* nécessite un contrôle rigoureux car il émet beaucoup de branches le long du fût et rejette au niveau du pied. Avec une densité de plantation contrôlée et grâce au déplacement apparent du soleil, l'ombrage de *L. leucocephala* modéré améliore le fonctionnement photosynthétique d'espèces sciaphiles comme le caféier (BALDY, 2000). Il peut aussi servir de support aux poivriers et aux fruits de la passion. Il reste à savoir si l'ombrage de *L. leucocephala* est préjudiciable au fonctionnement photosynthétique des espèces fourragères comme *B. brizantha* et *A. pintoï*. L'utilité des arbres d'ombrage est souvent discutée car ils peuvent occuper une surface importante de la plantation.

L. leucocephala possède un port droit qui peut servir de barrière ou composer une haie vive, si les arbres sont plantés de façon serrée (15 à 20 cm). Avec un espacement entre 2 et 4 mètres entre les arbres, *L. leucocephala* peut jouer le rôle de brise-vent et créer un microclimat plus stable dans le pâturage. Il fournit une litière (jusqu'à 5 t.ha.an⁻¹), assure le recyclage des nutriments et crée un mulch qui réduit la température au niveau du sol. Enfin, son système racinaire pourrait permettre une rétention d'eau du sol plus importante et éviter l'érosion par les pluies.

En Indonésie et au Mexique, les gousses sont utilisées dans l'alimentation humaine ; dans le Sud-Ouest asiatique et dans le Pacifique, on utilise les graines pour la confection de colliers et les fèves, les cosses et les écorces comme base de colorants jaune, rouge, marron ou noir.

Enfin, *L. leucocephala* est une plante fourragère appétente qui constitue un bon complément alimentaire pour le bétail de ruminant mais aussi pour les non-ruminants (porcs, poissons, poulets, chèvres). Les feuilles sont généralement consommées sur pied mais peuvent être consommées après séchage. *L. leucocephala* est une excellente source de protéines et pourrait améliorer la qualité des pâturages dégradés. Dans un système de cultures pluri-étagées, *L. leucocephala* a prouvé son efficacité pour conserver les sols. Par exemple, son *Rhizobium* est capable de fixer plus de 500 kg.ha.an⁻¹ d'Azote atmosphérique. Cette Fabacée ligneuse peut fournir une partie de l'azote minéral par décomposition des litières et renouvellement des racines, ce qui libère l'azote organique produit par les nodosités. *L. leucocephala* peut être associé à une ou plusieurs autres Fabacées ou à une ou plusieurs Poacées fourragères. Par exemple, en Australie, *L. leucocephala* a été cultivé en association avec *Cenchrus ciliaris*, *Panicum maximum* var. *trichoglume*, *Chloris gayana*, *Panicum coloratum*. En Papouasie-Nouvelle Guinée, *L. leucocephala* a été cultivé en association avec *Digitaria eriantha*, *D. decumbens*, *Brachiaria humidicola*, *B. decumbens*, *Urochloa mosambicensis*. Enfin, en Australie et en Afrique du Sud, on emploie les gousses et les graines dans les aliments concentrés pour le bétail (BREWBAKER, 1980; CURTIS et DUKE, 1982).

Toxicité

Les graines et les jeunes folioles de *L. leucocephala* contiennent environ 4% de mimosine, 3,4-dihydroxypyridine (DHP). Cet alcaloïde provoque la chute des poils et un excès de salivation chez les animaux monogastriques (chevaux, ânes, lapins et porcs) (HAMMOND, 1995; HUGHES, 1998). Les effets néfastes de la mimosine sont variables et avec moins de 30% de la ration, il n'y a aucun risque d'intoxication. Pourtant, en Australie, on a rencontré quelques problèmes liés à ce glucoside toxique chez le jeune bovin. Ainsi, on recommande un traitement pour éviter la toxicité de la mimosine pour les bovins comme l'adjonction de sels de fer dans une ration. La teneur en peut également être diminuée par trempage dans l'eau et séchage. Il existe aussi un hybride avec une teneur inférieure en mimosine. Les ovins doivent être habitués progressivement à cet aliment pour qu'il soit sans risques.

1.4.3.4. Conclusion

Aujourd'hui la principale utilisation de *L. leucocephala* est son exploitation fourragère, car il possède d'excellentes qualités nutritives donnant de bons résultats au niveau de l'engraissement. *L. leucocephala* présente une bonne productivité et une bonne résistance à plusieurs mois de sécheresse mais présente aussi quelques inconvénients : il ne s'adapte pas aux sols trop acides ou trop pauvres et il est sensible aux températures inférieures à 15°C. Enfin, sa mise en valeur pastorale peut être concurrencée par rapport à d'autres Fabacées ou à certaines Poacées car son implantation est relativement lente.

Si *L. leucocephala* sert de fourrage pour les ruminants, il peut aussi être utilisé comme complément alimentaire des animaux monogastriques. Malheureusement, il présente pour ces derniers un risque de toxicité ce qui implique un contrôle rigoureux du régime alimentaire de chacune des bêtes. Une attention particulière doit être portée sur ce problème, il est donc préférable de l'associer à d'autres plantes fourragères. Il faut étudier et pondérer les avantages et les inconvénients dans chacune des situations quant à l'implantation de *L. leucocephala* dans un pâturage.

L. leucocephala à l'avantage de ne présenter aucun problème phytosanitaire, du moins en Amazonie, lui donnant de la crédibilité auprès des agriculteurs. On a vu que des agents pathogènes pouvaient réduire la production végétale chez *L. leucocephala* dans certaine région du monde mais ne présentant pas de risques majeurs pour le peuplement.

L'usage de *L. leucocephala* comme plante fourragère peut aussi être compatible avec d'autres utilisations comme son exploitation sylvicole (bois de chauffage, charbon) ou pour son ombrage afin de l'associer à des espèces sciaphiles. Nous avons vu qu'il pouvait être utilisé comme brise vent ou haie vive, comme support pour les plantes grimpantes et comme plante de couverture afin de préserver l'humidité du sol et de contrôler les érosions pluviales ou éoliennes. Enfin, dans certaine région, *L. leucocephala* est consommé par la population et utilisé pour l'artisanat.

CHAPITRE 2

MATÉRIELS ET MÉTHODES

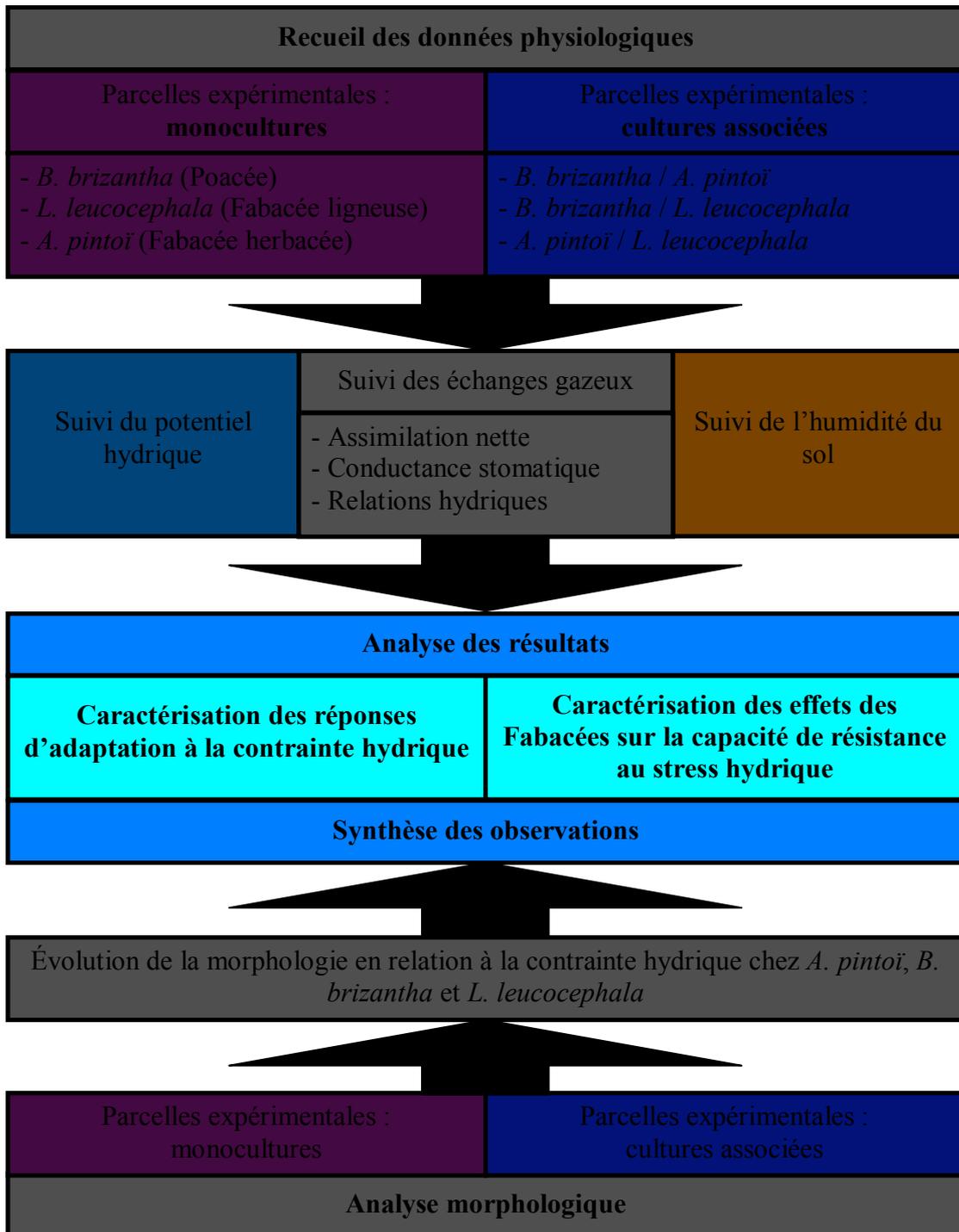


Figure 2.1 – Organigramme de la démarche expérimentale

CHAPITRE 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'organigramme de la démarche scientifique qui permet de suivre l'ensemble de la méthodologie, du recueil des données aux objectifs de l'étude est présenté en figure 2.1. Seront ensuite décrits l'organisation du dispositif expérimental et son utilisation, les aspects techniques (méthode des mesures des échanges gazeux et mesures d'humidité du sol). Enfin un calendrier montrera l'ensemble des actions réalisées.

2.1. Organigramme de la démarche méthodologique

Le recueil des données a été divisé en 4 temps correspondant à 4 périodes climatiques (tableau 2.1).

Tableau 2.1 – Organisation des missions à Benfica

Mission à Benfica (MB)	MB-A	MB-B	MB-C	MB-D
Dates	Août – Octobre 2005	Janvier – Mai 2006	Juin – Août 2006	Décembre 2006 – Février 2007
Période climatique	Début de la saison humide	Saison des pluies	Saison sèche	« Petite » saison Sèche
Mesures effectuées	- Physiologie - Potentiel hydrique	- Physiologie - Potentiel hydrique - TDR	- Physiologie - Potentiel hydrique - TDR	- Physiologie - Potentiel hydrique - TDR - Profils hydriques - Densité apparente

La Mission Benfica (MB-A) correspond à la première série de mesures. Elle a été effectuée entre août et octobre 2005 (période climatique de réhydratation, début de la saison humide). MB-B est une série effectuée entre janvier et mai 2006 (saison des pluies). Les missions MB-C correspondent à la saison sèche 2006 (entre juin et août). Enfin MB-D sont les dernières missions réalisées entre décembre 2006 et février 2007 pendant la « petite » saison sèche).

Les missions MB-A ont permis d'effectuer de nombreux tests afin de valider une démarche qui a été adoptée pour les missions MB-B et MB-C mettant en relation les observations morphologiques des parcelles et le suivi écophysio-logique des espèces implantées (figure). Ce suivi a été complété au cours des missions MB-D par le suivi du profil hydrique (0-1 m) de chaque parcelle et par des mesures de densité apparente (0-30 cm).



Figure 2.2 – Ensemble des parcelles expérimentales d'un bloc : (a) vue d'ensemble du bloc C, (b) agrandissement d'une partie du bloc C

2.2. Dispositif expérimental de Benfica

Le dispositif de recherche, soutenu par l'IFB, est composé de trois blocs de parcelles expérimentales. Il a été mis en place sur le terrain en décembre 2002 sous la direction de Michel Grimaldi (Directeur de Recherche à l'IRD). Les peuplements végétaux constituant le pâturage, composé principalement par la Poacée *B. brizantha* ont été modifiés par l'introduction de deux Fabacées pérennes, l'une herbacée (*A. pintoï*) et l'autre ligneuse (*L. leucocephala*). Les autres espèces ont été supprimées à l'exception d'une espèce native (*S. rugosum*) qui a été maintenue ou implantée selon les besoins.

Toutes les combinaisons possibles ont été implantées avec une, deux, trois ou quatre espèces et un témoin. Ce dernier correspond à un pâturage à *B. brizantha* sans retrait des adventices. Les seize traitements différents ont alors été mis en place sur seize parcelles de 100 m² chacune. Cet ensemble constitue un bloc (figure 2.2). Afin de pouvoir réaliser des analyses statistiques sur cette expérience et prendre en compte notamment la variabilité spatiale des sols, trois répétitions ont été réalisées pour chaque traitement. Ainsi, le dispositif se compose de trois blocs de seize parcelles chacun (figure 2.3).

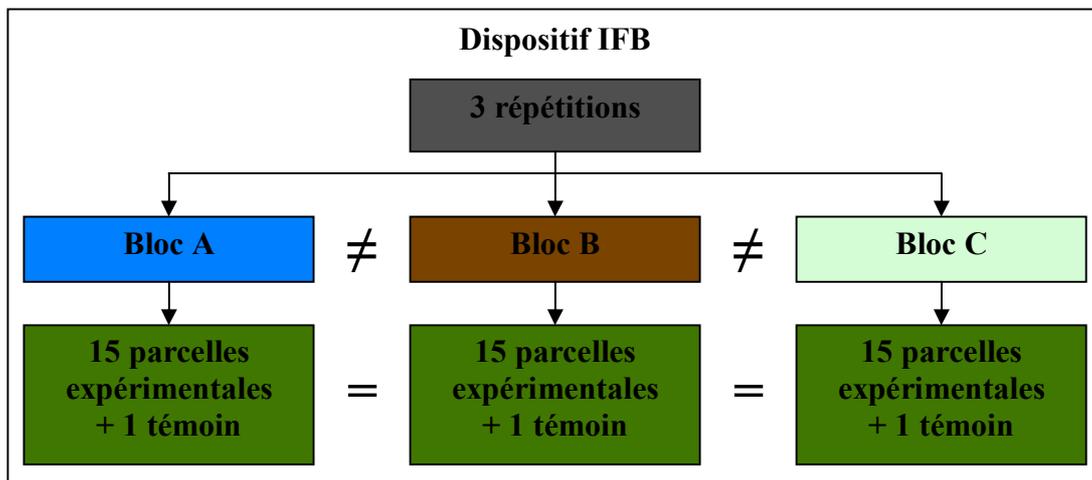


Figure 2.3 – Organisation des parcelles expérimentales du dispositif IFB

Le dispositif a nécessité une implantation de blocs répétitifs sur trois pâturages différents qui n'ont pas une histoire culturale parfaitement identique. Mais les participants au projet ont veillé à ce qu'ils soient comparables par l'ancienneté (six ans en 2002), par la situation topographique et par le type de sol (les trois pâturages sont établis sur des ferralsols argileux profonds). Dans chacun des trois blocs, les parcelles sont séparées les unes des autres par des « couloirs » de deux mètres de large au moins : la végétation de ces couloirs est coupée régulièrement. Pour diminuer le nombre de facteurs incontrôlés, l'emplacement de chaque parcelle a été choisi de manière à éviter des sources potentielles d'hétérogénéité, telles que les troncs et souches partiellement brûlés, hérités de la forêt initiale, les palmiers et les termitières.

Le dispositif expérimental a été mis en place en décembre 2002, en début de saison des pluies, période favorable aux semis. Au préalable, des données sur le sol et la biodiversité en conditions réelles ont été acquises, et un dialogue a été engagé avec les agriculteurs. Le choix des pâturages pour l'expérimentation a donc été déterminé à partir de la compréhension de la distribution des sols dans le paysage, et de la connaissance de l'histoire de la transformation du milieu.



(a)



(a)



(b)



(b)



(c)



(c)

Figure 2.4 – Parcelles en cultures monospécifiques : (a) *B. brizantha*, (b) *L. leucocephala*, (c) *A. pintoï*

Figure 2.5 – Parcelles en cultures associées : (a) *L. leucocephala* / *A. pintoï*, (b) *B. brizantha* / *L. leucocephala*, (c) *B. brizantha* / *A. pintoï*

2.2.1. Composition floristique des parcelles expérimentales

Le choix de la Poacée fourragère *B. brizantha* s'est imposé du fait de son expansion dans la région d'étude, et de sa résistance aux insectes (*Cercopidae*) déprédateurs de prairies amazoniennes.

D'abord, les espèces adventices ont été retirées manuellement au début de l'expérimentation. Ensuite, les touffes de *B. brizantha* ont été retirées dans les proportions 1/2, 2/3 et 3/4 dans les parcelles où la Poacée est associée avec une, deux ou trois autres plantes respectivement (tableau 2.2). Les deux Fabacées et *S. rugosum* ont alors été semées. Des coupes de *B. brizantha* sont effectuées (fréquence bimestrielle en saison des pluies), pour simuler une consommation par un troupeau et favoriser le développement des autres plantes, notamment *A. pintoï*, qui risquent d'être étouffées par *B. brizantha*.

Tableau 2.2 – Composition floristique dans les seize parcelles expérimentales d'un bloc

N° de parcelle	Traitement	N° de parcelle	Traitement
01	A-L	09	A-B-S
02	B-L	10	A-B-L
03	A-S	11	S
04	A-B	12	A-B-L-S
05	A-L-S	13	B
06	Témoin*	14	L
07	L-S	15	A
08	B-L-S	16	B-S

Sigle utilisé dans le tableau	Nom scientifique	Description
A	<i>Arachis pintoï</i>	Fabacée herbacée fourragère
B	<i>Brachiaria brizantha</i>	Poacée fourragère
L	<i>Leucaena leucocephala</i>	Fabacée ligneuse fourragère
S	<i>Solanum rugosum</i>	Ligneuse native

(*) *B. brizantha* et plantes adventices

En grisé : les parcelles expérimentales utilisées

2.2.2. Mise en place de la méthodologie sur le dispositif IFB

Après une série de trois missions en août et septembre 2005 (MB-A) pendant lesquelles nous avons étudié l'ensemble des 48 parcelles expérimentales, nous avons défini une méthodologie pour les deux séries de missions suivantes. L'une a été utilisée pendant la saison des pluies 2006 (MB-B) et pendant la saison sèche 2006 (MB-C). L'autre méthodologie a été mise en place pour la dernière série de missions entre décembre 2006 et février 2007 (MB-D).

Faute de temps et afin de rendre les analyses statistiques pertinentes, nous avons utilisé 5 parcelles expérimentales pour chacun des 3 blocs :

- **trois parcelles cultivées en monoculture par bloc** (soit 9 parcelles au total)
- **deux parcelles cultivées en association par bloc** (soit 6 parcelles au total)

Ainsi, nous avons effectué toutes les mesures nécessaires dans des conditions comparables sur l'ensemble du dispositif. Les parcelles n°13, 14 et 15 sont les parcelles en monoculture et les parcelles n°2 et 4 associent *B. brizantha* avec l'une et l'autre des Fabacées (tableau 2.3).

Tableau 2.3 – Composition floristique des parcelles expérimentales IFB utilisées dans un bloc

Parcelles expérimentales en monoculture		Parcelles expérimentales en cultures associées	
N° de la parcelle	Traitement	N° de parcelle	Traitement
13	<i>B. brizantha</i>	2	<i>B. brizantha</i> <i>L. leucocephala</i>
14	<i>L. leucocephala</i>	4	<i>B. brizantha</i> <i>A. pintoï</i>
15	<i>A. pintoï</i>		

2.3. Mesures des échanges gazeux

2.3.1. Description de l'appareil ADC LCA₂

Les paramètres relatifs à l'activité photosynthétique nette sont mesurés au moyen d'un système en circuit ouvert portable (ADC LCA₂) de type pseudo-différentiel, composé de plusieurs sous-unités reliées entre elles par des tuyaux inertes au CO₂ et absorbant très peu la vapeur d'eau (REPELLIN, 1994). La figure 2.6 récapitule des différents éléments.

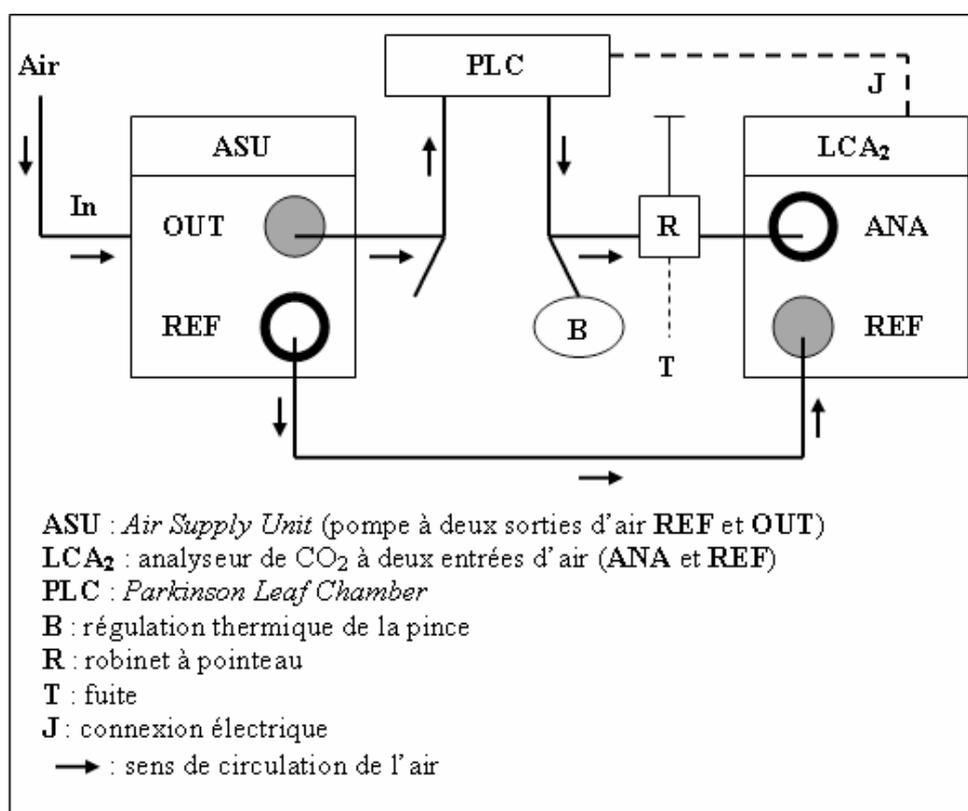


Figure 2.6 – Description du système ADC LCA₂ (modifié de REPELLIN, 1994)

2.3.1.1. Contrôle du débit d'air en entrée

Le contrôle du débit d'air à l'entrée (ASU (*Air Supply Unit Mass Flowmeter*)) se fait par un ensemble pompe-débitmètre massique contrôlant le flux d'air ($\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}$ à $20\text{ }^\circ\text{C}$, pression atmosphérique de 1013 hPa). Le débit d'air envoyé dans la chambre de mesure (PLC) est fixé entre 300 et $500\text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$, en fonction de la surface foliaire introduite ou de la capacité photosynthétique de la plante. Cette valeur assure un flux d'air suffisant à l'entrée de l'analyseur de CO_2 tout en évitant les erreurs de mesure liées à l'étanchéité de la chambre. La pompe alimente aussi directement l'entrée : air de référence (REF) de l'analyseur (LCA_2).

2.3.1.2. Chambre de mesure PLC (*Parkinson Leaf Chamber*) (figure 2.7)

La surface foliaire maximale de mesure dans la PLC est de $6,25\text{ cm}^2$. La chambre est munie de capteurs mesurant l'humidité relative et la température de l'air ainsi que le rayonnement visible (PAR : 400-700 nm). L'homogénéisation de l'air de la chambre est assurée par une turbine. Lors des mesures, la partie de foliole utilisée est de $2,5\text{ cm}^2$ chez *A. pintoï*, $3,5\text{ cm}^2$ chez *L. leucocephala* et $4,5\text{ cm}^2$ chez *B. brizantha*. Pour des raisons pratiques, les surfaces foliaires utilisées ont parfois été modifiées. Évidemment, nous avons toujours pris en compte ces modifications ponctuelles pour l'ensemble calculs.



Figure 2.7 – Chambre de mesure

2.3.1.3. Analyseur de CO_2 (LCA_2)

La teneur en CO_2 est déterminée après le passage du gaz dans la cellule d'analyse, elle-même alimentée par une pompe interne qui ne prélève qu'une fraction de l'air revenant de la chambre d'assimilation. L'appareil mesure de façon séquentielle la teneur en CO_2 à l'entrée (REF) et à la sortie de la chambre (ANA) (figure 2.6). La différence de teneur en CO_2 entre les deux s'affiche sur l'écran de l'enregistreur (*Data Logger*) lorsque l'appareil est en mode « DIFF. » pour le CO_2 . Il permet de mesurer des concentrations de CO_2 entre 0 et 1000 vpm et effectue automatiquement le zéro en faisant circuler l'air dans une cartouche de chaux sodée. L'air d'entrée REF est pompé par LCA_2 , l'air d'entrée ANA est envoyé par la pompe de l'appareil ASU vers la chambre (figure 2.6). Le réglage entre les débits ANA et REF est obtenu par réglage du robinet (R) et la suppression dans le circuit est éliminée par une fuite en butyle (T) (figure 2.6).

La lecture des paramètres (température, PAR et teneur en CO₂) mesurés dans la PLC se fait sur le cadran de l'analyseur, par la jonction (J).

Les valeurs initiales (humidité relative « in », température « in ») sont respectivement les valeurs de la chambre « vide ». Elles sont mesurées avant le début des mesures de manière à ajuster les débits ou les humidités d'entrée afin d'éviter les problèmes de point de rosée. Les valeurs (humidité relative « out », température « out ») sont mesurées à la sortie de la PLC (figure 2.6).

Les paramètres sont utilisés pour les calculs de l'assimilation, de la respiration, de la conductance stomatique et de la transpiration selon les équations de Von Caemmerer et Farquhar (FARQUHAR et al., 1980) (annexe 2). Les calculs effectués par le datalogger permettent de déterminer les valeurs de conductance stomatique, de CO₂ interne (concentration en CO₂ dans la feuille) et de déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) (annexe 2).

2.3.2. Calculs des échanges gazeux

La surface des feuilles comporte des pores à ouverture variable : les stomates. C'est par l'ostiole du stomate que le CO₂ pénètre dans les feuilles, où il est fixé (cycle de Calvin) pour la synthèse de sucres par la plante. Le CO₂ pénètre, et concomitamment la vapeur d'eau s'échappe aussi par les stomates. Le rapport molécules d'eau transpirée (E) sur molécules de CO₂ fixé (A) est appelé efficacité de l'eau (WUE : *water use efficiency*). Certains auteurs utilisent le rapport A/Gs pour exprimer l'efficacité dans la mesure où Gs est calculé à partir de la transpiration ($E = G_s \cdot VPD$). Ce terme atteint des valeurs très élevées chez certaines espèces en C₃ et il est plus faible chez les plantes en C₄. La fermeture stomatique limite plus la transpiration que l'assimilation et en début de sécheresse, il est classique que le WUE augmente. Quand la plante n'est pas bien alimentée en eau, pour éviter qu'elle ne se dessèche, les stomates se ferment. Le CO₂ pénètre alors plus lentement dans les feuilles et la photosynthèse ralentit.

2.3.3. Paramètres utilisés pour les calculs

Les calculs s'appuient sur les équations de Von Caemmerer et Farquhar (FARQUHAR et al., 1980) (annexe 2). L'appareil et le tableur permettent de calculer la transpiration (E, moles. 10⁻³. m⁻².s⁻¹), la conductance stomatique (Gs, moles. m⁻².s⁻¹), la photosynthèse nette (A, moles. 10⁻⁶. m⁻².s⁻¹) et le CO₂ interne (Ci, moles. 10⁻⁶. Mole⁻¹).

2.4. État hydrique et caractéristiques du matériel végétal

L'évolution du potentiel hydrique a été suivie au niveau des feuilles. Effectivement, la l'adaptation à la contrainte hydrique est gérée principalement par le mécanisme d'ouverture-fermeture des stomates. Mais les trois plantes étudiées sont composées par des centaines de feuilles qui se différencient par leur âge, leur orientation et leur localisation sur la plante. Ainsi, le prélèvement doit être effectué de façon rigoureuse afin de suivre correctement le potentiel hydrique de la végétation au cours des journées et des différentes saisons.

2.4.1. Suivi de l'état hydrique de la végétation

Le potentiel hydrique (Ψ_H) est la mesure des différentes forces de liaisons existant entre les molécules d'eau et les constituants de la plante. Il peut être défini de façon schématique comme le travail qu'il faudrait fournir à une unité de masse d'eau située dans la feuille pour la faire passer à l'état d'eau « libre ». Le potentiel est négatif car il faut fournir de l'énergie au système pour extraire l'eau. Si l'on accepte la valeur zéro pour l'état de référence, tous les autres potentiels caractérisant l'eau liée seront négatifs. Le travail qu'il faut fournir s'exprime en Pascals (multiple utilisé : MPa).

Le Ψ_H est mesuré sur des feuilles de l'année bien développées. Les mesures de Ψ_H foliaire ont été effectuées par une presse à membrane Campbell (USA). Un échantillon de feuille est prélevé et placé sur la membrane. Un papier absorbant recouvrement complètement l'échantillon végétal et la presse est fermée hermétiquement. Le potentiel hydrique (pression d'équilibre $-\Psi_H$ feuille) est lu au moment de l'apparition de la première goutte de sève xylémienne sur le papier qui résulte de l'augmentation de pression exercée progressivement par la membrane sur les cellules de la feuille ($\Psi_H = -P$).

2.4.2. Localisation, orientation et âge du feuillage

2.4.2.1. Feuilles de lumière et feuilles d'ombre

La localisation et l'orientation des feuilles sont d'autres sources de variabilité. Pour *L. leucocephala*, les feuilles dites de lumières (héliophiles) se situent sur la périphérie de la couronne et les feuilles d'ombres (sciaphiles) se situent à l'intérieur de la couronne. Pour *A. pintoï*, toutes les feuilles sont à l'ombre lorsqu'il est cultivé en association. En revanche, en monoculture les feuilles peuvent se trouver dans toutes les configurations d'ensoleillement selon leur situation dans le couvert végétal. Enfin, lorsque *B. brizantha* est cultivé seul ou associé à *A. pintoï*, ses feuilles se trouvent généralement dans une situation différente du fait de l'architecture de la plante : une partie de la feuille se trouve au soleil et une autre à l'ombre. Par contre, sous *L. leucocephala*, *B. brizantha* se trouve entièrement à l'ombre.

La localisation influence la composition chimique et le rendement photosynthétique des feuilles. De plus les feuilles exposées à la lumière sont aussi exposé au vent qui a pour effet de réduire la couche limite et d'augmenter la transpiration.

En septembre 2005, après réhydratation, des prélèvements d'une centaine de feuilles pour chacune des situations ont été effectués afin de comparer les potentiels hydriques des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre.

Les mesures se sont déroulées entre 11h et 13h sur plusieurs journées consécutives. Les séries de données ont été comparées par TTEST et le tableau 2.4 récapitule les résultats.

Tableau 2.4 – Différence de potentiel hydrique selon le type de feuillage en période de réhydratation

Espèce traitée	Situation culturale	Ψ_H des feuilles « au soleil » (MPa)	Ψ_H des feuilles « à l'ombre » (MPa)
<i>B. brizantha</i>	En monoculture ou dominant	-0,93 ($\pm 0,12$)	*
	Dominé par <i>L. leucocephala</i>	*	-0,73 ($\pm 0,08$)
<i>A. pintoï</i>	En monoculture	-0,68 ($\pm 0,08$)	-0,61 ($\pm 0,07$)
	Dominé par <i>B. brizantha</i>	*	-0,65 ($\pm 0,06$)
	Dominé par <i>L. leucocephala</i>	*	-0,58 ($\pm 0,05$)
<i>L. leucocephala</i>	En monoculture ou dominant	-0,77 ($\pm 0,1$)	-0,69 ($\pm 0,08$)

*Pas de données

Pour *A. pintoï*, cultivé en monoculture, les feuilles au soleil ont un potentiel significativement plus faible (-0,68 MPa) que les feuilles à l'ombre (-0,61 MPa). Entre les deux situations, la variabilité est faible et sensiblement la même. En association, *A. pintoï* présente un potentiel significativement plus bas sous *B. brizantha* (-0,65 MPa) que sous *L. leucocephala* (-0,58 MPa).

Le potentiel hydrique des deux types de feuillages de *L. leucocephala* présente un écart-type équivalent. En revanche, la différence d'état hydrique est significative avec un potentiel hydrique plus faible pour les feuilles de lumière. On verra que l'état hydrique de ces feuilles varie fortement en période de déficit hydrique et de manière plus marquée que celui des feuilles d'ombre plus protégées.

2.4.2.2. Âge du feuillage

L'âge des feuilles peut jouer un rôle sur l'hétérogénéité du prélèvement. Mais les parcelles ont été coupées deux fois par an, donc les prélèvements ont été effectués sur des feuilles de l'année réduisant ainsi le risque d'hétérogénéité lié à l'âge du feuillage.

2.4.2.3. Conclusion

Il existe des feuilles de lumière qui interceptent directement le rayonnement solaire. En conditions de culture monospécifique, ces feuilles se situent sur la périphérie de la couronne du *L. leucocephala*, de la touffe de *B. brizantha* et en surface d'une couverture d'*Arachis pintoï*. Les prélèvements ont été effectués sur des feuilles de lumière pour les traitements en monoculture.

Dans le cas des cultures associées, les prélèvements ont été effectués sur des feuilles de lumière chez *L. leucocephala* et sur des feuilles d'ombre chez *A. pintoï*. Chez *B. brizantha*, les prélèvements ont été effectués sur des feuilles de lumière lorsque celui-ci était associé à *A. pintoï* et sur des feuilles d'ombre lorsqu'il était associé à *L. leucocephala*. Le tableau 2.5 récapitule l'ensemble des situations de prélèvements.

Tableau 2.5 – Traitement, espèce et situation du prélèvement

Traitement	Espèce	Situation du prélèvement
Monoculture	<i>B. brizantha</i>	Lumière
Monoculture	<i>A. pintoï</i>	Lumière
Monoculture	<i>L. leucocephala</i>	Lumière
Culture associée <i>Bb/Ap</i>	<i>B. brizantha</i>	Lumière
Culture associée <i>Bb/Ap</i>	<i>A. pintoï</i>	Ombre
Culture associée <i>Bb/Ll</i>	<i>B. brizantha</i>	Ombre
Culture associée <i>Bb/Ll</i>	<i>L. leucocephala</i>	Lumière
Culture associée <i>Ap/Ll</i>	<i>A. pintoï</i>	Ombre
Culture associée <i>Ap/Ll</i>	<i>L. leucocephala</i>	Lumière

Enfin, les prélèvements ont toujours été effectués aux mêmes heures (dans un intervalle de 30 minutes) et à proximité des mesures d'échanges gazeux : c'est à dire deux mètres environ à l'intérieur de la parcelle expérimentale.

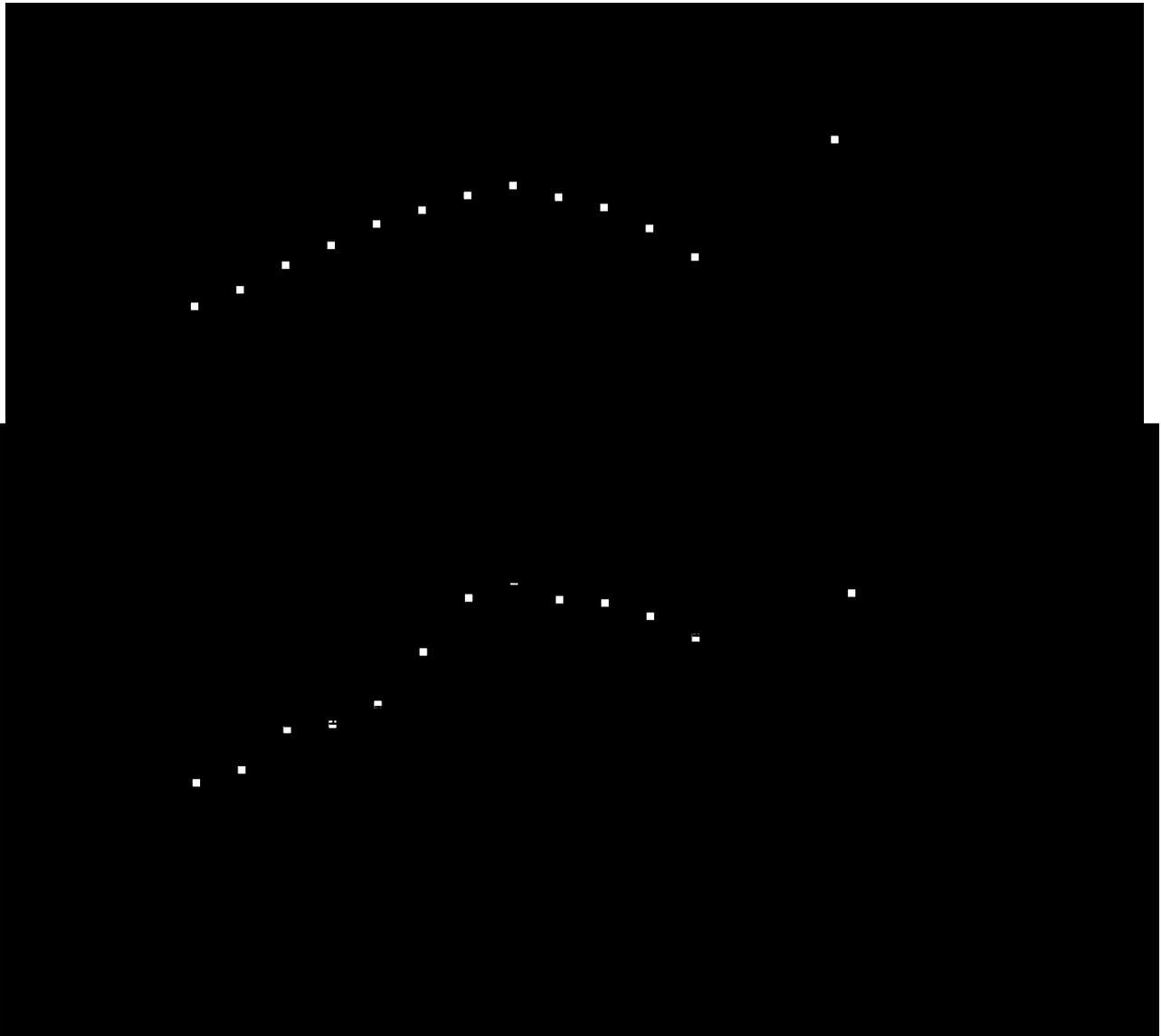


Figure 2.8 – Évolution moyenne du PAR à différentes heures de la journée au soleil, à l'ombre de *B. brizantha*, à l'ombre de *L. leucocephala* et évolution moyenne dans une journée de la température, du VPD et de l'HR au cours des saisons humides et sèche

2.5. Étude des conditions climatiques

Nous avons vu qu'il existe deux types de sécheresse, la sécheresse atmosphérique liée au déficit de pression de vapeur et la sécheresse édaphique liée au déficit d'eau dans le sol. Nos propres instruments nous ont permis de mesurer sur les parcelles une partie des données climatiques. Dans ce sous chapitre, nous étudierons la sécheresse atmosphérique afin de déterminer la période de stabilité climatique au cours d'une journée pour mesurer, étudier et comparer les résultats d'écophysiologie. Dans le sous chapitre 2.6, nous expliquerons la mise en place de la méthode de mesure TDR afin d'étudier la sécheresse édaphique.

En situation hydrique non déficitaire, l'ouverture stomatique et la photosynthèse atteignent leur valeurs maximales et ne dépendent que du PAR, du VPD, de la température et de la pression partielle de CO₂.

2.5.1. Mesures du PAR

Le PAR (*Photosynthetically Active Radiation* ou Radiation Photosynthétique Active) mesure la densité de flux de photon en mol.m⁻².s⁻¹ dans les radiations comprises entre 400 et 700 nm, ce qui inclut les radiations bleues et rouges. Dans la littérature, on rencontre parfois l'abréviation PPFD (*Photosynthetic Photon Flux Density*) pour remplacer PAR.

2.5.1.1. Mesures du PAR sous rayonnement solaire direct

La figure 2.8 et les annexes 4a et 4b présentent les variations du PAR au cours de la journée en saison humide et en saison sèche. Le PAR moyen entre 9:00 et 9:30 est de 940 μmol.m⁻².s⁻¹ et de 1170 μmol.m⁻².s⁻¹ entre 10:00 et 10:30. Il augmente significativement entre 11:30 et 12:00 à 1475 μmol.m⁻².s⁻¹ en saison humide, 1650 μmol.m⁻².s⁻¹ en saison sèche et reste relativement stable jusqu'à 13:30. A partir de 14:30, le PAR moyen diminue (1210 μmol.m⁻².s⁻¹), ce qui n'est pas significativement différent du PAR moyen de la tranche horaire 10:00-10:30.

Par ailleurs, nous avons mesuré le PAR moyen au cours de la période d'étude sur les parcelles dans la tranche horaire correspondant au maximum d'ensoleillement (figure 2.8). Comme pour la station de Marabá, les PAR les plus élevés sont mesurés pendant la saison sèche. Le PAR le plus élevé a été enregistré pendant la saison sèche (le 28 août 2006) entre 12:30 et 13:00 (1830 μmol.m⁻².s⁻¹). Enfin les écart-types sont plus importants au cours de la saison des pluies en raison des variations de nébulosité.

2.5.1.2. Mesures du PAR sous *B. brizantha* et *L. leucocephala*

Le PAR moyen à l'ombre de *B. brizantha* est de 250 μmol.m⁻².s⁻¹ entre 10:30 et 11:00 et il augmente de façon non significative à 290 μmol.m⁻².s⁻¹ entre 13:30 et 14:00. Le PAR maximal moyen sous *B. brizantha* (10:30-11:00) a été enregistré à 460 μmol.m⁻².s⁻¹ et le PAR minimal moyen a été mesuré à 80 μmol.m⁻².s⁻¹. Le PAR moyen à l'ombre de *L. leucocephala* est de 300 μmol.m⁻².s⁻¹ entre 11:30 et 12:00 et il diminue de façon significative à 240 μmol.m⁻².s⁻¹ entre 14:30 et 15:00. Le PAR maximal moyen sous *L. leucocephala* (11:30-12:00) a été enregistré à 620 μmol.m⁻².s⁻¹ et le PAR minimal moyen a été mesuré à 120 μmol.m⁻².s⁻¹. Le PAR le plus élevé a été enregistré pendant la saison sèche entre 11:00 et 11:30. Le PAR le plus faible a été enregistré à l'ombre et au cours de la saison des pluies (le 5 mai 2006) entre 11:30 et 12:00.

2.5.2. Température, humidité relative et déficit de pression de vapeur

La température moyenne de la station est de l'ordre de 28°C, avec des maxima de 38°C en juillet en saison sèche et des minima entre 20 et 22°C. L'amplitude thermique diurne entre 8 et 10°C est supérieure à l'amplitude thermique annuelle qui est presque nulle : ces conditions sont typiques des climats intertropicaux. L'humidité atmosphérique est élevée pendant la saison humide, variant de 86 à 95% avec des températures de 30 à 34°C et chute à environ 60% (40% certaines journées) pendant la saison sèche avec des Tmax de l'ordre de 36-38°C. Les températures augmentent au cours de la journée et se stabilisent après 12:00 avec des écarts de températures non significatifs entre 12:00 et 14:00. La température la plus élevée (39,4°C) a été enregistrée le 1^{er} mai 2006 entre 13:30 et 14:00 et la moins élevée (26,5°C), le 24 juin 2006 entre 9:00 et 9:30. Ces valeurs conditionnent le déficit de transpiration (VPD), moteur de la perte d'eau par le sol et le couvert végétal qui varie de 0,5 kPa à 2,5 kPa. Ces conditions vont déterminer directement nos capacités de mesures, les appareils ne pouvant opérer qu'avec des VPD d'au moins 0,5 kPa. Ceci explique pourquoi toutes nos mesures ont été réalisées en milieu de journée, quand l'équilibre thermique et hydrique de la feuille est atteint et quand le VPD est suffisant (figure 2.8).

Le VPD conditionne la transpiration et la circulation de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère. Au cours d'une journée, le contenu en eau de l'atmosphère ne varie pas significativement mais l'augmentation de température (maximum entre 14:00 et 15:00) abaisse l'humidité relative et augmente le VPD (figure 2.8). Ainsi, l'effet de la sécheresse atmosphérique se manifeste en milieu de journée ensoleillée.

2.5.3. Détermination de la tranche horaire favorable aux mesures d'échanges gazeux

La durée d'ensoleillement direct dépend des nuages. Au cours de la saison des pluies, on enregistre corrélativement une réduction de l'ensoleillement direct liée aux pluies et aux orages, une baisse des températures et une augmentation de l'HR moyenne, avec au final un VPD réduit (figure 2.8). Nous avons effectué les mesures d'écophysologie de façon continue entre 9:00 et 15:00. Mais, la tranche horaire 11:00-14:00 offre une stabilité des conditions climatiques favorable à la comparaison les résultats d'échanges gazeux dans les différentes situations de culture (figure 2.8).

2.6. Mesures effectuées au niveau du sol

Après avoir étudié les caractéristiques climatiques nous décrivons dans cette partie la méthode par TDR afin de suivre l'état hydrique du sol des parcelles expérimentales au cours des saisons.

2.6.1. Suivi de l'état hydrique du sol

Au niveau du sol, nous avons suivi l'évolution de l'humidité en surface (0-10 cm) par la méthode TDR au cours des saisons humide et sèche. Ces informations sont complétées par des profils hydriques (0-1 m) réalisés pendant la réhydratation. Ils détermineront les profondeurs d'exploitation racinaire des espèces étudiées. Enfin, les mesures de densité apparente (0-30 cm) nous permettront d'obtenir une information approximative sur la capacité de rétention en eau du sol afin de déterminer la RU.

2.6.1.1. Mesures d'humidité du sol par TDR (*Time-Domain Reflectometry*)

Les mesures TDR permettent de suivre l'humidité du sol (%) en surface (0-10 cm) tout au long des différentes périodes climatiques. Les résultats seront mis en relation avec les mesures de potentiel hydrique et d'échanges gazeux. Le premier jour de chaque mission nous avons effectué les mesures du bloc A sur les 3 parcelles en monocultures et le deuxième jour sur les 3 parcelles en cultures associées. Les troisième et quatrième jours sur le bloc B et enfin les cinquième et sixième jours sur le bloc C. Toutes les mesures ont été effectuées avant 9 heures. Ce rythme de travail nous a permis d'obtenir 16 mesures répétitives par parcelle dont 9 mesures proche des mesures d'échanges gazeux (figure 2.9).

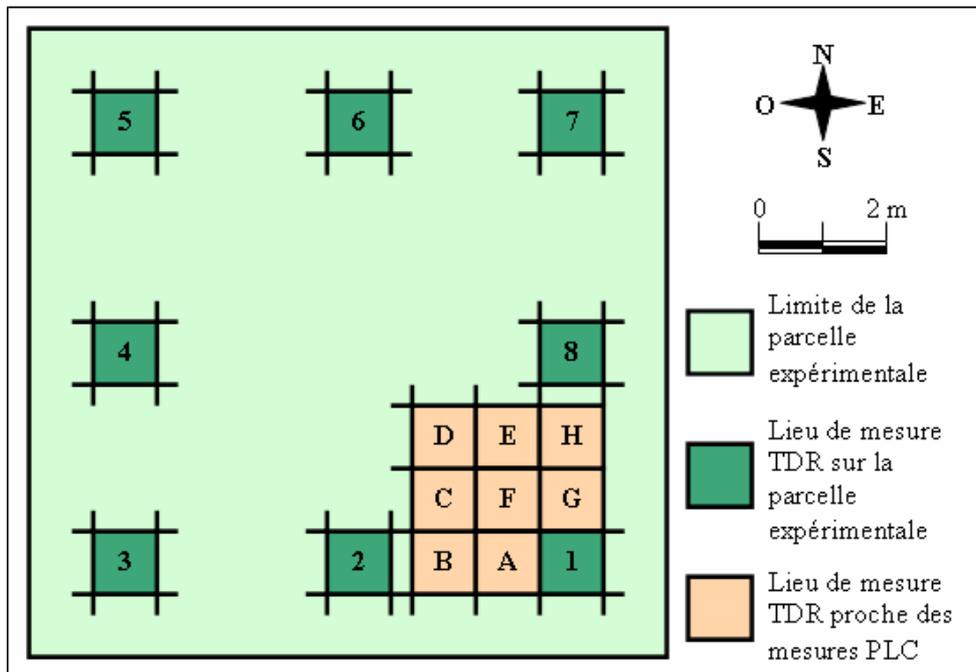


Figure 2.9 – Représentation schématique de la répartition spatiale des mesures d'humidité du sol sur une parcelle expérimentale

Après avoir choisi le lieu de la prochaine mesure TDR selon le protocole décrit précédemment, un tuteur nous permet d'obtenir deux trous facilitant l'introduction des électrodes de la sonde. Les mesures sont enregistrées instantanément par l'appareil et notées sur papier par sécurité. L'opération est répétée 16 par parcelles comme nous l'avons vu (figure 2.10).



Figure 2.10 – Description de la mesure d'humidité du sol par TDR

2.6.1.2. Profils hydriques

Les profils hydriques ont été réalisés à l'aide d'une tarière, les prélèvements ont été effectués tous les 10 cm jusqu'à 1 m de profondeur. Les échantillons ont été séchés à 105°C.

2.6.2. Profils de densité apparente

On a prélevé à l'aide de différents cylindres des échantillons de terre à différentes profondeurs (tableau 2.6) afin de réaliser un profil de densité apparente jusqu'à 30 cm. En raison des propriétés de gonflement et de retrait des matériaux pédologiques, la densité apparente est déterminée à un état standard qui est l'état sec (séchée à 105°C).

Tableau 2.6 – Matériel utilisé pour les mesures de densité apparente

Volume du cylindre	Profondeur du prélèvement
84 cm ²	0 – 2 cm
126 cm ²	2 – 5 cm
210 cm ²	5 – 10 cm
250 cm ²	10 – 20 cm et 20 – 30 cm

2.7. Organisation des missions à Benfica

2.7.1. Organisation des missions et périodes climatiques

La mission Benfica (MB-A) est la première série de mesures. Elle a été effectuée entre août et septembre 2005 (période climatique de réhydratation, début de la saison humide). MB-B est une série effectuée entre janvier et mai 2006 (saison des pluies). Les missions MB-C correspondent à la saison sèche 2006 (entre juin et août). MB-D sont les dernières missions réalisées entre décembre 2006 et février 2007 au cours de la « petite » saison sèche. Le recueil des données a été divisé en 4 temps correspondant à 4 périodes climatiques.

Une démarche a été adoptée pour l'ensemble des missions mettant en relation les observations morphologiques des parcelles et le suivi écophysiological des espèces implantées. Cependant, les missions MB-B et MB-C ont été complétées par des mesures d'humidité du sol par TDR. En raison d'un sol devenu trop sec lors de la mission MB-C7, nous avons décidé de ne pas effectuer les mesures TDR pour ne pas endommager les électrodes au moment de leur introduction dans le sol. Enfin, la mission MB-D a été complétée par d'autres mesures qui s'intègrent dans la démarche :

- profil hydrique (0 à 1 m)
- densité apparente (0 à 30 cm)

Le calendrier de chacune des missions est décrit de façon détaillé dans l'annexe 5a.

2.7.2. Organisation des journées de mesures (annexe 5b)

Une mission se divise en 6 journées de travail consécutives ou non selon les conditions météorologiques. Nous avons consacré deux jours de mesures par bloc : le premier jour sur les parcelles expérimentales en monocultures et le second jour sur les parcelles expérimentales en cultures associées (figure 2.11).

Après les expériences de MB-A, nous avons décidé d'effectuer le suivi écophysio logique et de potentiel hydrique par tranche de 30 minutes entre 9:00 et 15:00 pour les missions MB-B et MB-C (annexe 5b). Chaque demi-heure était consacrée à une espèce et nous laissait du temps pour permettre la répétition des mesures d'écophysio logie et de potentiel hydrique. Ces mesures ont été effectuées le matin seulement lors des missions MB-D, l'après-midi était consacré aux mesures de densité apparente et à la réalisation des profils hydriques.

MISSION	Jour 1	Parcelles expérimentales en monocultures	BLOCC A
	Jour 2	Parcelles expérimentales en cultures associées	
	Jour 3	Parcelles expérimentales en monocultures	BLOCC B
	Jour 4	Parcelles expérimentales en cultures associées	
	Jour 5	Parcelles expérimentales en monocultures	BLOCC C
	Jour 6	Parcelles expérimentales en cultures associées	

Figure 2.11 – Organisation d'une mission à Benfica

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

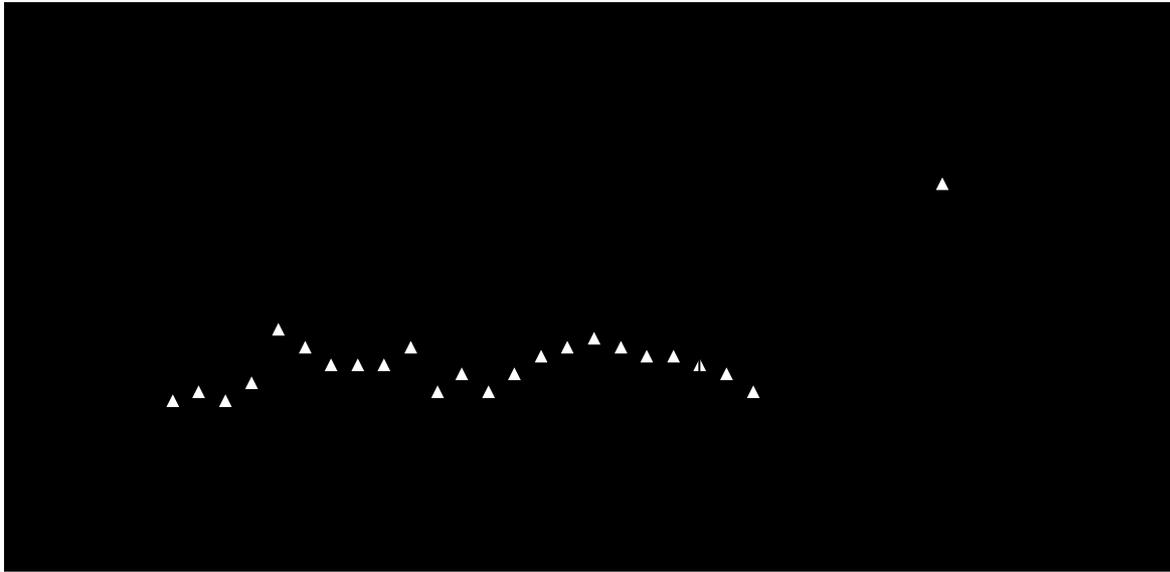


Figure 3.1 – Répartition des précipitations et évapotranspiration à Benfica entre avril 2005 et février 2007. *ETP : station agro-météorologique de Marabá*

Tableau 3.1 – Précipitations mensuelles, ETP et réserve utile entre 2005 et 2007

	Année 2005			Année 2006			Année 2007		
	Pluie (mm)	ETP (mm)	RU	Pluie (mm)	ETP (mm)	RU	Pluie (mm)	ETP (mm)	RU
Janvier	-	-		223,5	180 (+43)	106	80	150 (-70)	0
Février	-	-		277	130 (+147)	200	152	130 (+22)	22
Mars	-	-		453,5	150 (+303)	200	-	-	
Avril	235	120 (+115)		219	130 (+ 89)	200	-	-	
Mai	184,5	130 (+54,5)	200	168	150 (+ 18)	200	-	-	
Juin	11	120 (-109)	91	30	170 (-140)	60	-	-	
Juillet	17	140 (-123)	0	18	180 (-162)	0	-	-	
Août	16	200 (-184)	0	0	190 (-190)	0	-	-	
Septembre	53	180 (-127)	0	25,5	180 (-155)	0	-	-	
Octobre	110	160 (-50)	0	64	170 (-106)	0	-	-	
Novembre	54	160 (-106)	0	104	170 (- 66)	0	-	-	
Décembre	223	160 (+63)	63	63	160 (- 97)	0	-	-	

(grisé : mois secs)

CHAPITRE 3. RÉSULTATS

3.1. Comportement physiologique de la Poacée de référence des pâturages : *Brachiaria brizantha*

3.1.1. Paramètres climatiques et édaphiques

3.1.1.1. Répartition des précipitations

Dans cette région amazonienne, l'année se divise en deux périodes climatiques, avec une saison des pluies d'octobre à mai (qui représente 95% des précipitations annuelles) et une saison sèche de juin à septembre (figure 3.1).

Au cours de l'année 2006, la sécheresse a été sévère, seulement 73 mm de pluie sont tombés entre le 1^{er} juin et le 24 septembre et aucune précipitation n'a été enregistrée entre le 14 juillet et le 8 septembre. Le bilan annuel pluviométrique est de 1700 mm de pluie à Benfica en 2005 et 1645 mm de pluie en 2006. La réserve utile du sol se reconstitue entre janvier et mai. Les mois de juin 2006 à janvier 2007 sont en déficit hydrique et le bilan mensuel Pluie – ETP est négatif (tableau 3.1). Ces conditions imposent donc aux espèces pérennes présentes dans ces écosystèmes naturels ou cultivés de pouvoir supporter une longue période sans pluies et une capacité de reprise rapide lors du retour des pluies. Ainsi, sur la base d'une réserve utile (RU) entre 140 et 180 mm (profondeur = 1 m), on peut estimer que celle-ci est vide à partir de juillet (en 2005 et 2006) et ne sera à nouveau pleine qu'aux mois de janvier en 2006 et février en 2007 (tableau 3.1). La RU sera disponible que de janvier à juillet, mais cette estimation est à moduler en raison de l'absence de détermination du coefficient cultural (KC) entre la fin de la saison sèche et le mois de février.

Certain mois, la moyenne mensuelle des pluies semble satisfaisante alors que la répartition ne l'est pas forcément. Ainsi, 63 mm de pluie sont reçus en décembre 2006 en 1 heure de temps le 1^{er} jour du mois sous la forme d'un orage (figure 3.1 et tableau 3.1). De même, au cours de la saison des pluies, on observe selon les années une période de plusieurs semaines sans précipitations. C'est pour cette raison qu'il a été décidé d'organiser plusieurs missions (MB-D) entre le 19 décembre 2006 et le 2 février 2007.

3.1.1.2. Évolution du stock d'eau dans le sol

Ces mesures ont été réalisées avec la sonde TDR qui pour des techniques ne permet de mesurer que l'humidité superficielle du sol (horizons de surface 0-10 cm). Cet appareillage nécessite la mise en place d'aiguilles de mesure, ce qui limite son utilisation en saison sèche en raison de l'induration des couches superficielles du sol. Il fournit des données en humidité volumique, après correction selon la nature du sol. Ces données conditionnent le potentiel hydrique du sol qui intervient sur la physiologie de la plante. Ces mesures ne concernent que des valeurs de surface alors que les plantes explorent probablement un profil supérieur à 1 m même si une grande majorité du système racinaire se trouve dans les premières dizaines de cm (GUENNI et al., 2002; LAOSSI et al., 2008; CIRAD, 2009).

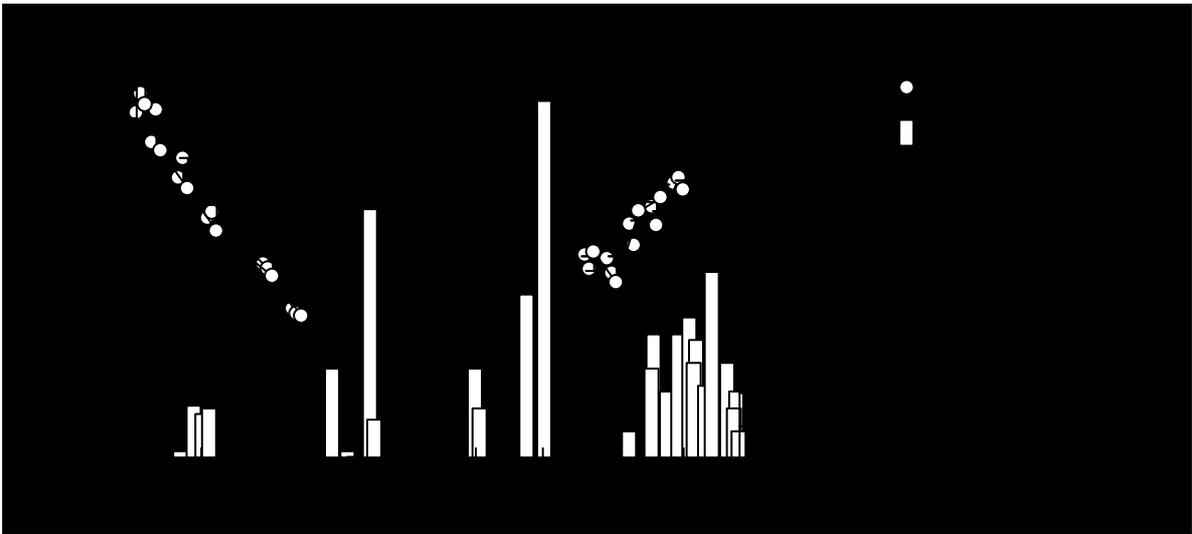


Figure 3.2 – Evolution de la teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°13 au cours des missions MB-C et MB-D ($n=16$)

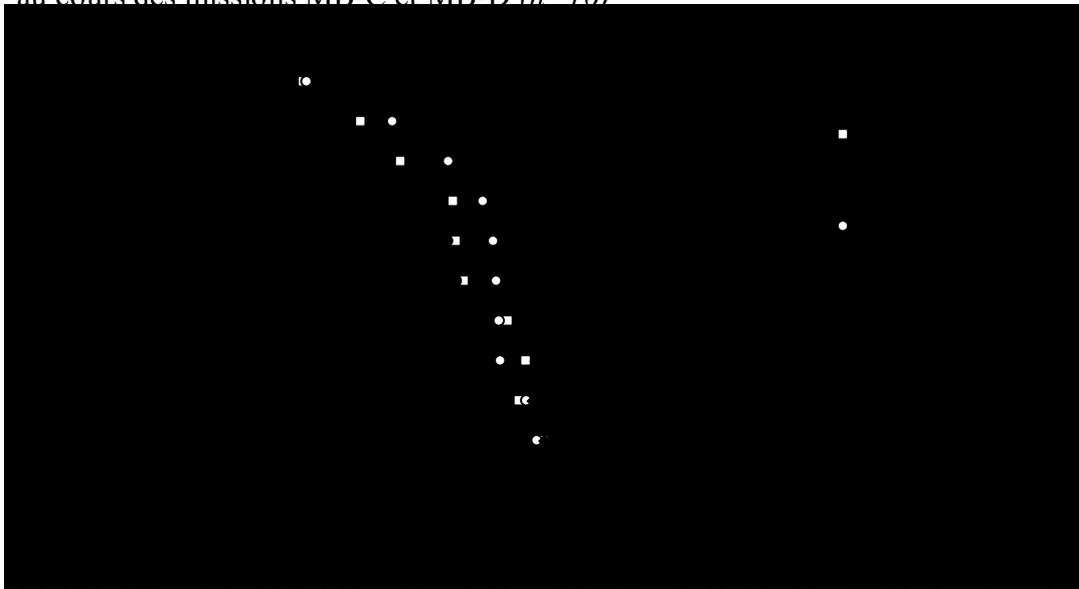


Figure 3.3 – Evolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°13 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation

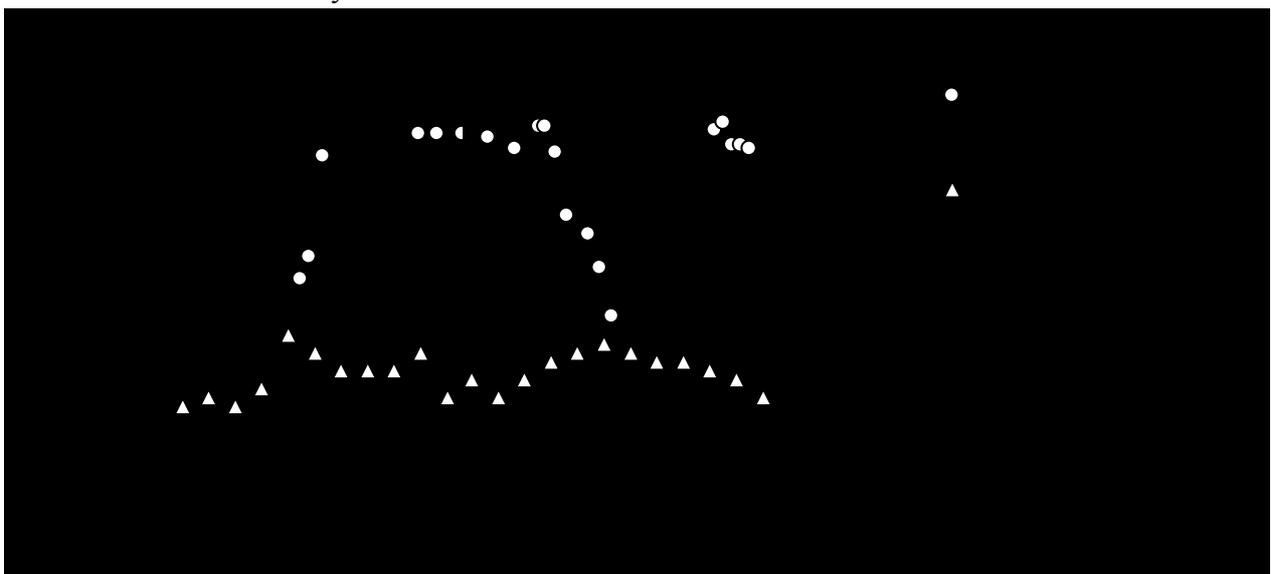


Figure 3.4 – Evolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°13. Données ETP : station agro-météorologique de Marabá, potentiel hydrique ($n=18$)

Évolution du stock d'eau dans le sol au cours de la saison sèche

Nous avons vérifié la variabilité entre blocs pour une parcelle. Tout au long de la saison sèche, pour les parcelles n°13, il n'y a pas de différences significatives des teneurs en eau volumique du sol (0-10 cm) entre les blocs (figure 3.2 et tableau 3.2).

Tableau 3.2 – Teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°13 à différentes périodes de la saison sèche

Bloc \ Mois	Juin	Juillet	Août	Δ%
Bloc A	26,7 ± 1,6	17,2 ± 2	10,8 ± 0,9	15,9
Bloc B	27,5 ± 0,9	18,6 ± 3	10,8 ± 0,9	16,7
Bloc C	26,7 ± 1,6	17,2 ± 2	11 ± 0,9	15,7

Date de mesure du bloc A : 1 juin, 3 juillet et 10 août

Date de mesure du bloc B : 3 juin, 5 juillet et 12 août

Date de mesure du bloc C : 5 juin, 7 juillet et 14 août

On constate que la réserve en eau du sol des parcelles *B. brachiararia* s'épuise progressivement au cours de la saison sèche (de façon significative) entre le 1^{er} juin (plus de 25 % de teneur en eau) et le 14 août (environ 11 %) : réserve vide (tableau 3.2).

Évolution du stock d'eau dans le sol (0-10 cm) au début de la saison humide (réhydratation)

La saison humide permet une recharge progressive du sol. Le caractère aléatoire des premières pluies (63 mm de pluie le 1^{er} décembre, puis aucune précipitation jusqu'au 8 janvier) a permis une légère recharge qui a été consommée en décembre. Cependant, l'ETP est réduite du fait de l'augmentation de la couverture nuageuse qui caractérise la période humide. Entre le 21 et le 31 décembre la partie superficielle (0-10 cm) du sol s'est d'abord asséchée (de 15,3% à 13,8%), puis humidifiée entre le 31 décembre et le 10 janvier (H=14,8%). Enfin, à partir du 20 janvier, l'humidité atteint plus de 17% et à la fin du mois, elle est supérieure à 20% (figure 3.2).

Aussi, entre le 30 décembre et le 30 janvier, malgré un déficit pluviométrique à 40 mm (80 mm de précipitation pour 120 mm d'ETP et 150 heures d'insolation), la surface du sol s'est humidifiée d'environ 14% à 20% (augmentation de 40%), ce qui ne peut s'expliquer que par l'infiltration d'une partie des pluies et par une surface végétale active réduite susceptible d'évapotranspirer l'eau reçue (figure 3.2).

Évolution des profils hydriques (0-1 m) au début de la saison humide

Lorsque la saison humide est installée, le profil hydrique du sol peut être établi jusqu'à la profondeur 1 m, ce qui correspond à la majeure partie de l'appareil racinaire des plantes. Les racines profondes sont probablement celles qui permettent aux plantes de supporter une aussi longue période de sécheresse puisqu'environ 50% de la biomasse racinaire chez *B. brizantha* se trouve en surface entre 0 et 10 cm et que plus de 80% colonise l'horizon 0-30 cm. L'infiltration des pluies de début décembre (figure 3.2) permet de restaurer le profil en eau mais la reprise de *B. brizantha* assèche l'horizon superficiel (0-30 cm) par prélèvement racinaire (figure 3.3).

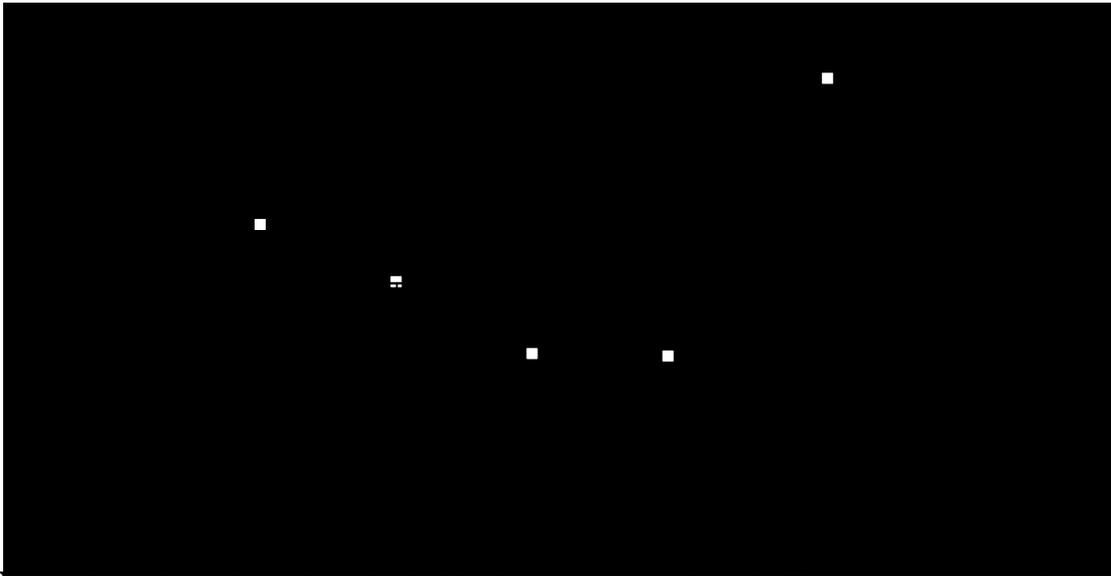


Figure 3.5 – Evolution du potentiel hydrique moyen et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies. Des lettres différentes indiquent des variations significatives ($n=90$)

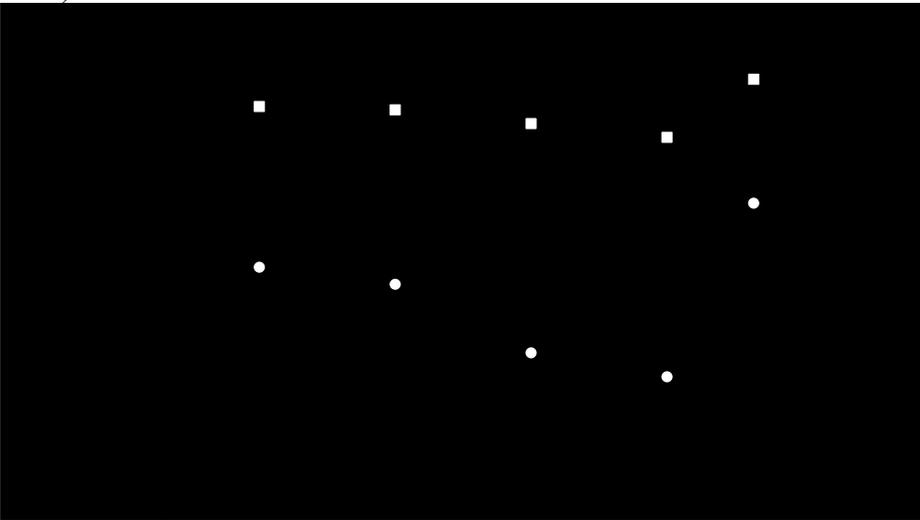


Figure 3.6 – Évolution du potentiel hydrique au cours de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche ($n=18$)

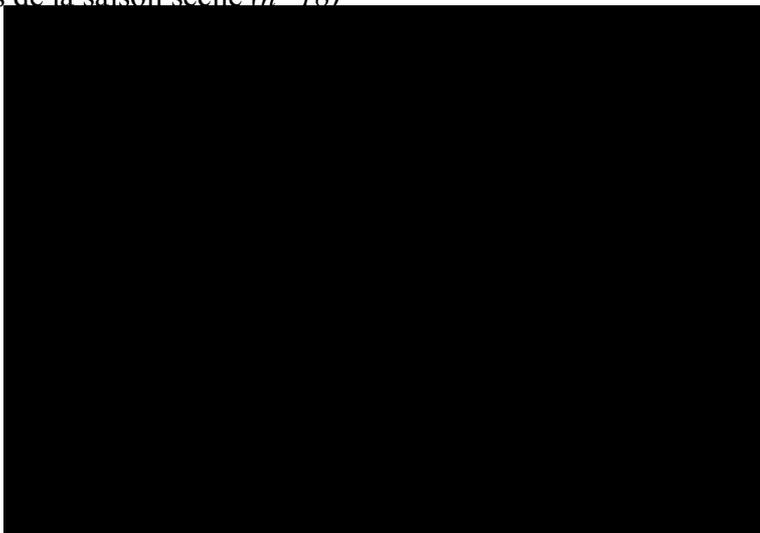


Figure 3.7 – Evolution du potentiel hydrique foliaire moyen (mesuré entre 11H30 et 12H00) chez *B. brizantha* en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) au cours de la saison sèche ($n=16$)

3.1.2. Analyse du comportement physiologique au cours des saisons

3.1.2.1. Évolution du potentiel hydrique de base

Évolution du potentiel hydrique au cours des saisons

Le potentiel hydrique foliaire moyen (mesuré en milieu de journée entre 11:30 et 12:00) est toujours supérieur à -1 MPa au cours de la saison des pluies (figure 3.4) puis diminue au cours de la saison sèche pour atteindre $-2,5$ MPa (août 2006) en réponse à l'épuisement de la RU. À partir du mois d'octobre et malgré le déficit hydrique continu entre les mois de juin 2006 et janvier 2007, les petites pluies et la faible surface foliaire composée de jeunes feuilles permet le retour à un potentiel hydrique foliaire supérieur à -1 MPa. La plante parvient donc à retrouver un bilan hydrique comparable à celui de la saison humide mais avec une surface foliaire réduite ($KC < 1$). Ceci montre la grande capacité de *B. brizantha* à exploiter l'eau disponible dans le profil.

Au cours de la saison des pluies et entre 10:00 et 11:30, le potentiel hydrique foliaire moyen s'abaisse de façon significative de 0,16 MPa (figure 3.5) pour atteindre à 13:00 $-0,84$ MPa et se stabilise jusqu'à la fin de la période de mesures. Ces données nous ont permis de déterminer la période d'étude du comportement physiologique de *B. brizantha* au niveau des échanges gazeux dans le créneau du milieu de journée. Cette période correspond également à celle du maximum d'ensoleillement et de la stabilité du VPD qui conditionnent l'ouverture des stomates et les échanges gazeux de la plante. On notera que le VPD ne dépasse pas 1,5 kPa.

Au début de la saison sèche le potentiel hydrique chez *B. brizantha* se maintient toujours au-dessus de -1 MPa au cours de la journée jusqu'au début du mois de juillet (figure 3.6). Ensuite, le potentiel hydrique s'abaisse progressivement passant de -1,5 MPa en milieu de journée à -3 MPa à la fin du mois d'août (figure 3.6). Le potentiel hydrique atteint sa valeur minimale ($-3,4$ MPa) le 24 août 2006, juste avant la reprise des pluies, ceci traduit un assèchement lent de la RU.

Évolution du potentiel hydrique en fonction du stock d'eau (0-10 cm)

L'abaissement du potentiel hydrique foliaire suit l'assèchement des horizons superficiels du sol (figure 3.7). L'évolution est linéaire, avec une relative stabilité du potentiel hydrique foliaire chez *B. brizantha* (au dessus de -1 MPa) pour des humidités volumiques supérieures à 20%. Lorsque l'humidité du sol s'abaisse entre 20 et 10%, le potentiel hydrique diminue linéairement de -1,3 MPa à -1,9 MPa (figure 3.7). Par exemple (tableau 3.1), nous avons enregistré une humidité volumique de 17,2% sur la parcelle 13 du bloc C associée à un potentiel hydrique foliaire de -1,3 MPa (le 7 juillet 2006). Nous avons enregistré une humidité volumique de 11% sur la parcelle 13 du bloc B associée à un potentiel hydrique foliaire de -1,9 MPa (le 12 août 2006). Ces valeurs traduisent l'importance de la fraction argileuse dans ces sols.

Nous avons enregistré une période de sécheresse en début de saison humide (figure 3.2), sans pluies entre le 1^{er} décembre 2006 (63 mm) et le 8 janvier 2007 (5 mm), soit 37 jours sans pluie. Malgré une humidité de surface (0-10 cm) qui s'abaisse de 17 à 13%, le potentiel hydrique foliaire ne descend jamais au-dessous de -1 MPa. Le sol est relativement sec en surface, mais reste humide (entre 20 et 30 %) au-dessous de 30 cm de profondeur (figure 3.3). Cet horizon qui est exploré par 20% de la biomasse racinaire suffit donc à alimenter les plantes en eau. Ces variations rapides au niveau du sol de surface n'ont pas d'effet significatif sur l'évolution du potentiel hydrique foliaire entre 11:30 et 12:00.

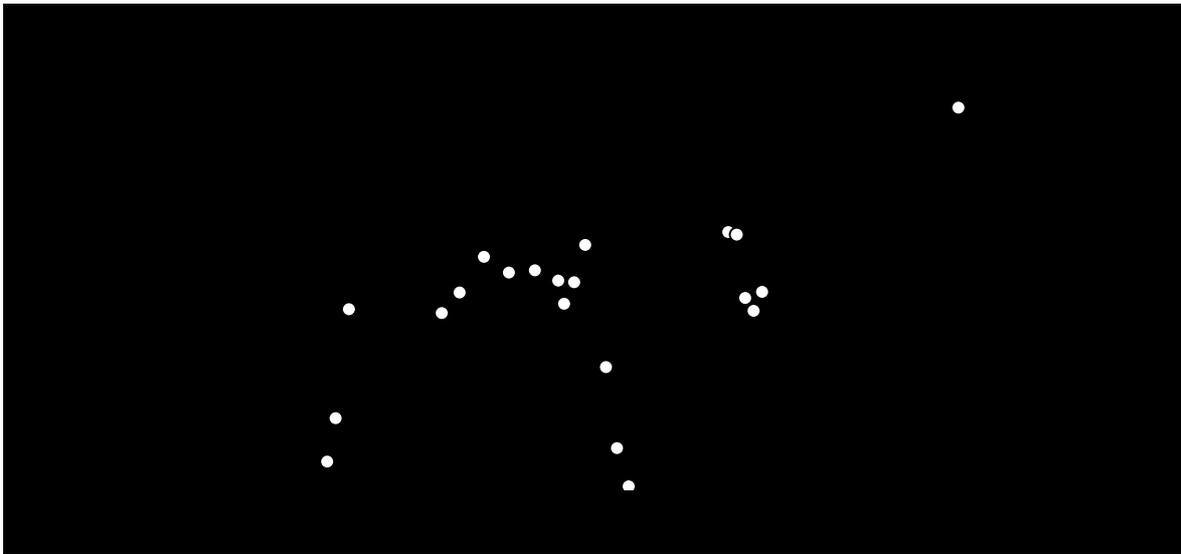


Figure 3.8 – Évolution de la conductance stomatique et de l'assimilation chez *B. brizantha* en monoculture. L'histogramme représente les pluies (mm) de la station ($n=6$)

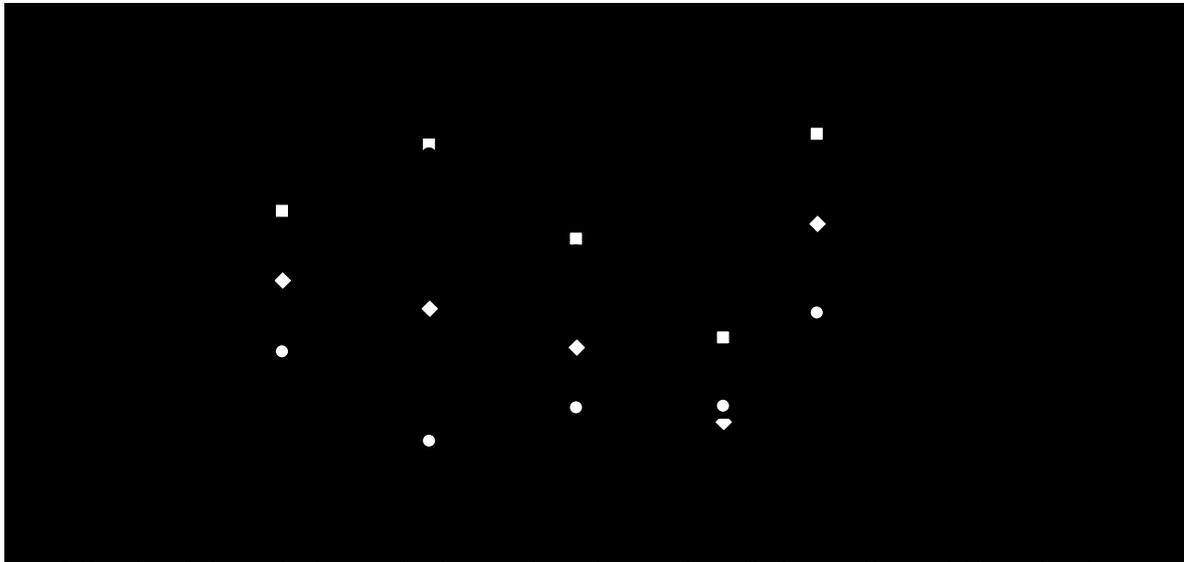


Figure 3.9 – Evolution de la conductance stomatique chez *B. brizantha* à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche ($n=18$)

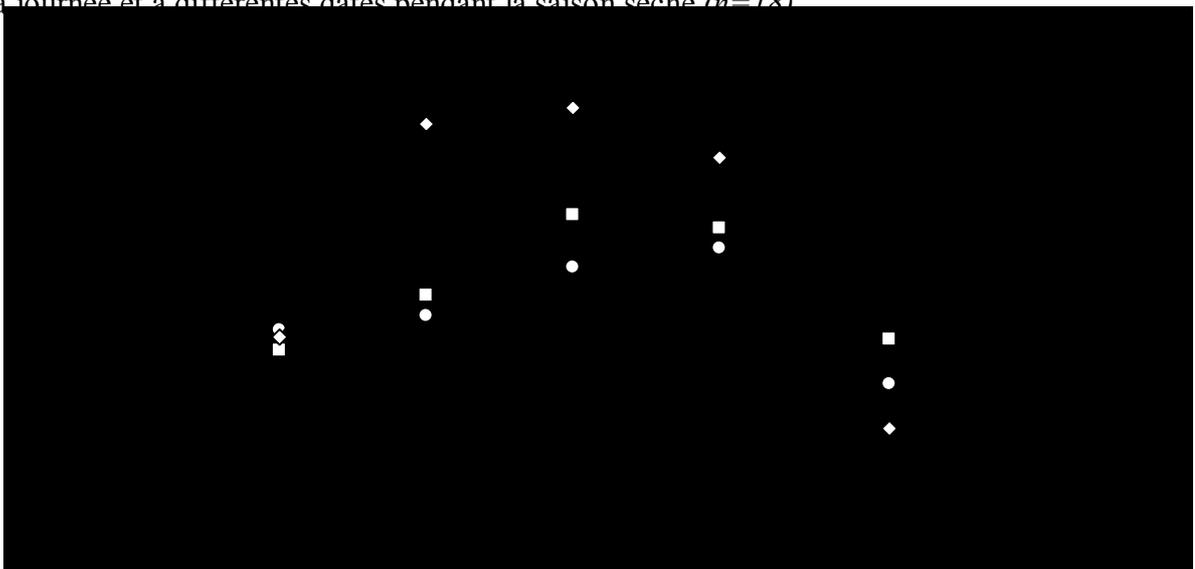


Figure 3.10 – Evolution de la conductance stomatique chez *B. brizantha* et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison sèche ($n=18$)

3.1.2.2. Évolution de la conductance stomatique

Conductance stomatique en fonction de la saison

Tout au long de la saison humide, la conductance stomatique chez *B. brizantha* varie entre 300 et 700 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.8) Ces variations traduisent la difficulté d'obtenir des conditions de mesures stables en raison des variations climatiques brutales d'un jour à l'autre (vent, couverture nuageuse) qui entraînent des variations rapides de conductance. Au cours de la saison sèche (à partir du mois de juin), les plantes soumises à la contrainte hydrique réduisent leur conductance stomatique, ce qui traduit la fermeture des stomates afin de préserver l'eau dans les tissus et éviter leur déshydratation (figure 3.9). On notera que le mouvement de fermeture n'est pas synchrone avec l'arrêt de la pluviométrie, et survient plus tardivement (à partir de juillet) lorsque la réserve du sol s'épuise. Enfin, le retour des précipitations (à partir du mois d'octobre) permettent à *B. brizantha* de retrouver une forte conductance sur les jeunes feuilles, alors que le profil n'est pas encore saturé (figure 3.8).

Evolution de la Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique

La conductance stomatique moyenne des feuilles à pleine turgescence (potentiel hydrique supérieur à -1 MPa) chez *B. brizantha* est de 332 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (tableau 3.3). La sécheresse provoque une diminution progressive de la conductance stomatique qui évite les effets négatifs du déficit hydrique cellulaire. La G_s se maintient vers 300 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique foliaire chute entre -1 et -1,5 MPa puis se réduit à environ 130-140 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre -1,5 et -2 MPa (tableau 3.3). Ces valeurs relativement faibles eu égard aux conditions climatiques correspondent à des valeurs habituelles chez des Poacées C_4 . La G_s est minimale ($G_s < 100 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) lorsque le potentiel hydrique est inférieur à -2 MPa. Ainsi, *B. brizantha* ajuste la conductance stomatique précocement lors de l'épuisement de la réserve édaphique sans fermer complètement ses stomates. Cette stratégie permet certainement le maintien d'une certaine assimilation, indispensable à la survie cellulaire et le maintien d'une transpiration suffisante pour réguler sa température.

Conductance stomatique et VPD au cours d'une journée en saisons humide et sèche

Entre 12 et 14 heures, le rayonnement et la température de l'air sont à leur maximum. À partir des mesures de température de feuille, de température de l'air et de l'HR, il est possible de calculer le VPD feuille-air, en supposant que la feuille est toujours proche de la saturation dans les espaces intercellulaires. Pendant la saison des pluies, l'humidité relative est toujours élevée et de ce fait les VPD sont faible, entre 1 à 1,5 kPa (figure 3.10). L'augmentation du VPD aux heures les plus chaudes peut influencer l'ouverture des stomates sensibles à la sécheresse de l'air. Ce déficit s'accroît au cours de la saison sèche et atteint 3 kPa en milieu de journée.

Les courbes de la figure 3.10 montrent l'évolution de la G_s et du VPD au cours d'une journée du début à la fin de la saison sèche. Les stomates se ferment au cours de la journée sous le double effet i) de l'augmentation de VPD pour les témoins et les stressés ii) de l'abaissement du potentiel hydrique du sol. Cette réponse est habituelle : le matin le faible VPD permet à la plante d'ouvrir ses stomates sans un coût de transpiration qui déséquilibrerait le bilan hydrique de la plante. Au cours de la journée la fermeture traduit la mise en place d'équilibres hydriques, absorption racinaire/transpiration foliaire, dans un sol de plus en plus sec.

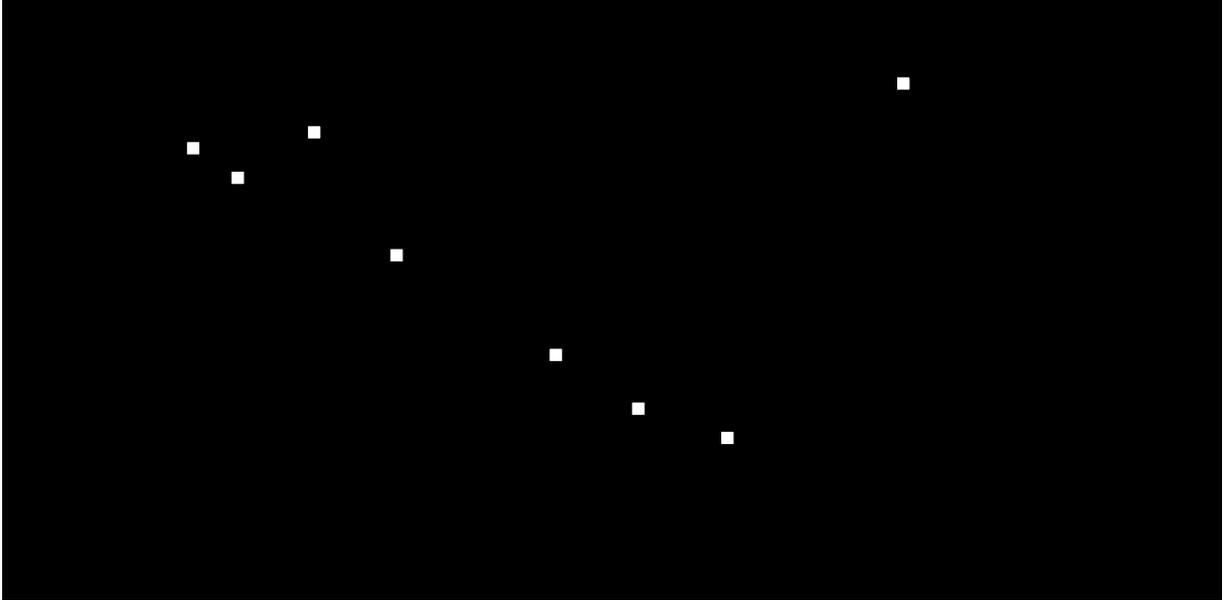


Figure 3.11 – Évolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen chez *B. brizantha* au cours de la saison sèche ($n=18$)

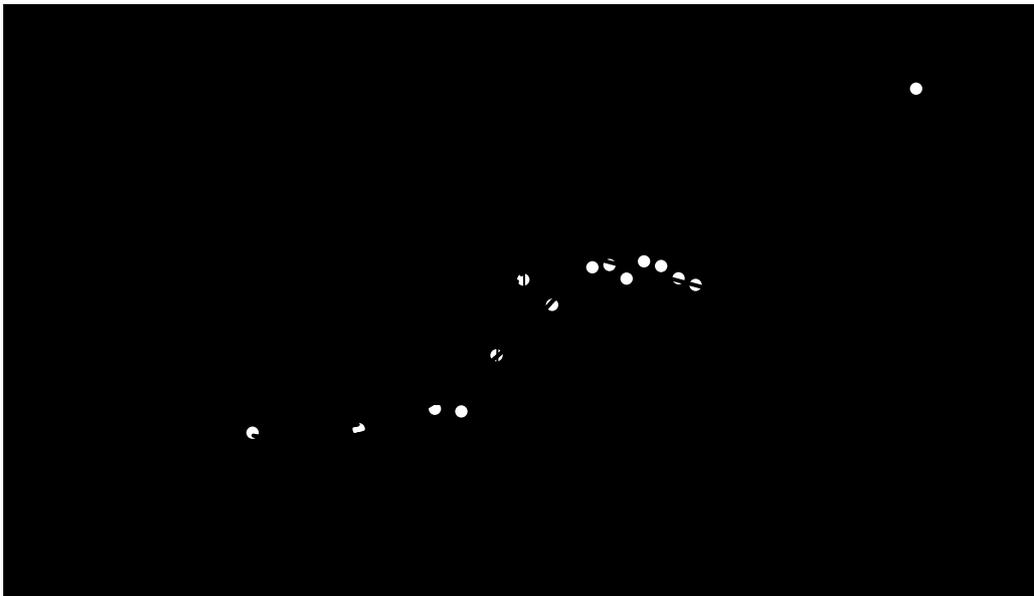


Figure 3.12 – Conductance stomatique et assimilation nette de *B. brizantha* en fonction de l'évolution de son potentiel hydrique

3.1.2.3. Évolution de l'assimilation nette

L'assimilation évolue de manière similaire à la conductance stomatique au cours de l'année (figure 3.8). Elle est maximale lors de la saison des pluies lorsque les conductances stomatiques sont également les plus élevées. Les valeurs mesurées correspondent à celles de plantes C_4 au champ. Au cours de la saison sèche, la fermeture progressive des stomates limite l'assimilation et les feuilles entrent en respiration, c'est à dire en survie sur les réserves accumulées. Les feuilles utilisent probablement l'autophagie cellulaire en fin de saison sèche.

Comme pour le suivi de l'ouverture stomatique au cours de la journée, l'abaissement de potentiel hydrique foliaire (de -0,5 MPa à -0,7 MPa) a peu d'incidence sur la photosynthèse qui ne dépend au final que de l'insolation. L'assimilation nette augmente entre 10:00 et 13:00 pour atteindre en moyenne pendant la saison humide $28 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de CO_2 (figure 3.8). L'évolution de l'assimilation nette au cours de la journée ne suit pas l'évolution du potentiel hydrique. Même si la courbe de potentiel hydrique décroît entre 10:00 et 13:00, il ne descend jamais en dessous de -1 MPa. *B. brizantha* ne montre aucun signe de stress hydrique (par rapport à l'assimilation) au cours d'une journée. Ce comportement est habituel sur les plantes bien irriguées et la courbe correspond aux variations d'ouverture des stomates.

Au contraire, lors de l'assèchement du sol, on enregistre une réduction d'assimilation dès -1 MPa de potentiel hydrique qui reflète la diminution rapide de conductance stomatique (figure 3.8 et 3.12). La fermeture stomatique entraîne une baisse de la transpiration et dans une moindre mesure, une baisse de fixation du CO_2 (tableau 3.3). Mais l'assimilation est divisée par 5 alors que la fermeture des stomates est divisé par seulement 3 (tableau 3.3). La figure 3.12 qui récapitule l'ensemble des valeurs mesurées montre qu'en dessous de -2 MPa l'assimilation est nulle et que les feuilles sont sur leurs réserves (en survie).

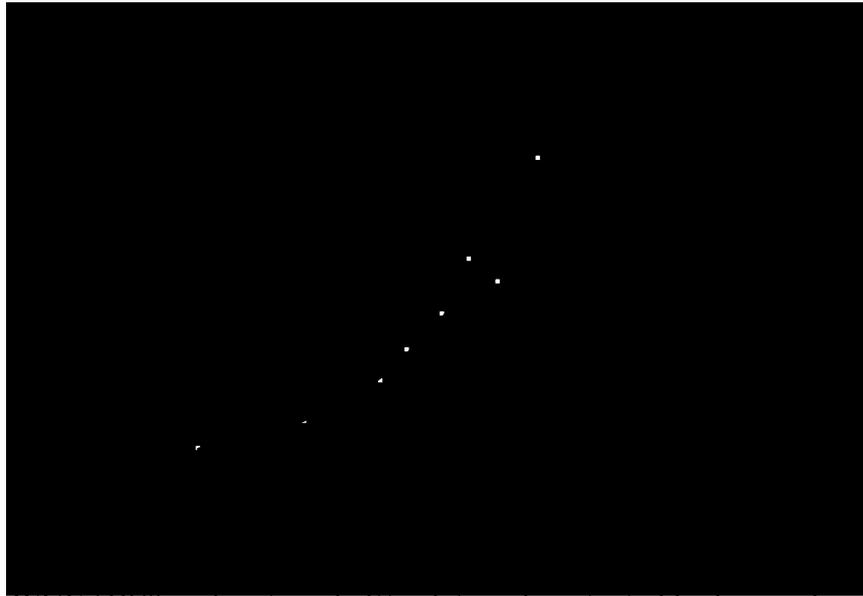


Figure 3.13 – WUE (10^{-6}) en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez *B. brizantha*



(a)



(b)

Figure 3.14 – Évolution morphologique de *B. brizantha* entre le début (a) et la fin de la saison sèche (b)

3.1.2.4. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau (WUE.10⁻⁶)

Nous avons pu établir la relation A/Gs (WUE) qui donne l'efficacité instantanée de l'eau (micromoles de CO₂ fixé / moles d'eau perdue) au cours de l'année et au cours de la mise en place de la sécheresse. Dans un premier temps, l'efficacité augmente légèrement entre -0,5 MPa et -0,8 MPa (figure 3.13), ensuite, elle baisse régulièrement tout au long de la saison sèche accompagnant les baisses de potentiel hydrique, de conductance stomatique et d'assimilation (figure 3.12 et 3.13). Les valeurs moyennes de l'efficacité instantanée de l'eau, ainsi que les valeurs de conductance stomatique et d'assimilation nette ont été regroupées par valeurs de potentiel hydrique dans le tableau 3.3. La fermeture stomatique permet la réduction des pertes de vapeur d'eau. Elle diminue aussi les échanges de CO₂ mais de façon moins importante en raison des caractéristiques diffusives différentes de ces deux gaz à travers les stomates. C'est pour cette raison que nous observons une augmentation du WUE au début d'une fermeture stomatique.

3.1.2.5. Évolution de la morphologie et conclusion

Au cours de la saison sèche, la biomasse de *B. brizantha* diminue par rapport à la saison des pluies (tableau 3.3), à partir du mois de juillet, les feuilles commencent à se plier (figure 3.14a), au mois d'août, elles s'enroulent et les chaumes se dessèchent (figure 3.14b). Malgré tout, *B. brizantha* reste pâturable car il donne un foin sur pied de bonne qualité.

Avec un potentiel hydrique élevé, la conductance stomatique moyenne est d'environ 330 mmol.⁻¹.s⁻¹ et l'assimilation nette moyenne de 22,3 μmol.m⁻².s⁻¹ (tableau 3.3) qui peut atteindre 28 μmol.m⁻².s⁻¹ en milieu de journée. L'abaissement du potentiel hydrique foliaire au cours de la journée a peu d'incidence sur la photosynthèse qui ne dépend alors que de l'insolation. Ce comportement est habituel pour une plante bien irriguée. Par contre, au cours de la saison sèche, on mesure une baisse de la conductance stomatique et de l'assimilation à partir du potentiel hydrique -1,5 MPa et l'assimilation devient nulle en dessous de -2 MPa (tableau 3.3). Le mouvement de fermeture stomatique est lié à la sécheresse de l'air et à la baisse de l'humidité de surface du sol. Le mouvement de fermeture stomatique a été enregistré environ 30 jours après l'arrêt des pluies. Ce mouvement de fermeture stomatique n'est donc pas synchrone avec l'arrêt de la pluviométrie. *B. brizantha* ajuste la conductance stomatique lors de l'épuisement de la réserve édaphique sans fermer complètement ses stomates.

Tableau 3.3 – Valeurs moyennes de conductance stomatique et d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de *B. brizantha* à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. Des lettres différentes indiquent des variations significatives

Saison	Potentiel hydrique	Conductance stomatique (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Assimilation nette (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	WUE (10 ⁻⁶)
Humide	Ψ _H > -1,0	332 _a	22,3 _a	67
	-1,0 ≥ Ψ _H > -1,5	291 _a	18,7 _b	64
Sèche	-1,5 ≥ Ψ _H > -2	133 _b	4,3 _c	32
	-2 ≥ Ψ _H > -2,5	72 _{bc}	0,4 _{cd}	6
	-2,5 ≥ Ψ _H	46 _c	0,4 _d	9

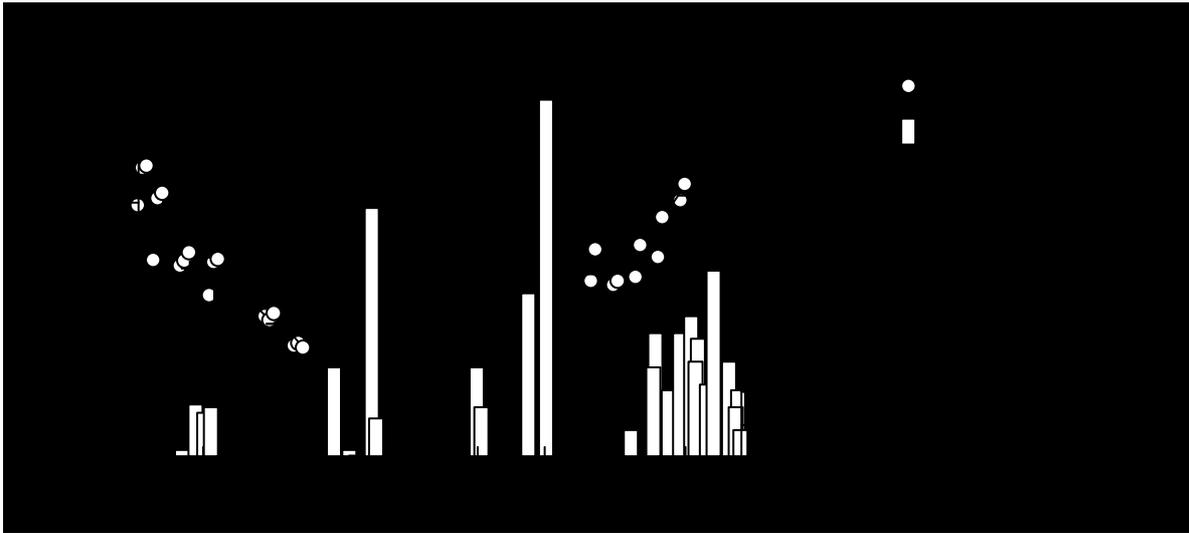


Figure 3.15 – Évolution de la teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°15 au cours de la saison sèche et de la réhydratation ($n=16$)

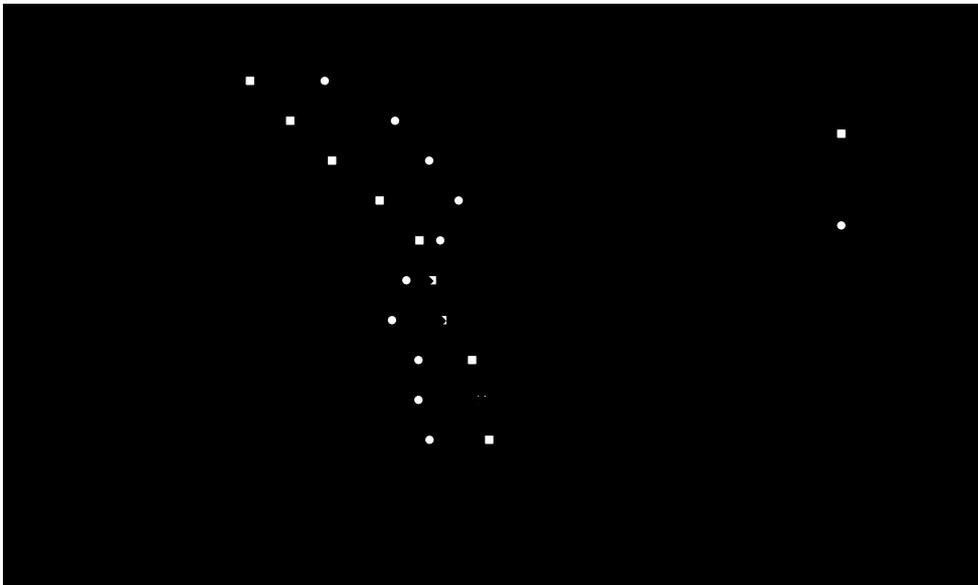


Figure 3.16 – Evolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°15 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation

Tableau 3.4 – Teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°15 à différentes périodes de la saison sèche

Bloc \ Mois	Juin	Juillet	Août	$\Delta\%$
Bloc A	$18,7 \pm 2$	$12 \pm 2,3$	$8,3 \pm 2,8$	10,4
Bloc B	$21,5 \pm 2,2$	$14,5 \pm 3,2$	$8,5 \pm 1,5$	13
Bloc C	$21,6 \pm 1,3$	$14,7 \pm 1$	$8,2 \pm 1,6$	13,4

Date de mesure du bloc A : 1 juin, 3 juillet et 10 août

Date de mesure du bloc B : 3 juin, 5 juillet et 12 août

Date de mesure du bloc C : 5 juin, 7 juillet et 14 août

3.2. Approche physiologique des espèces introduites en association au cours des saisons humides et sèches

3.2.1. *Arachis pintoï* cultivé seul : parcelles n°15

3.2.1.1. Évolution du stock d'eau dans le sol

Évolution du stock d'eau dans le sol au cours de la saison sèche

Tout au long de la saison sèche, pour les parcelles n°15, il n'y a pas de différences significatives des teneurs en eau volumique du sol (0-10 cm) entre les blocs à partir de la mission MB-C3 (annexe 6b). En revanche la surface du sol de la parcelle du bloc A est significativement plus sèche pour les missions MB-C1 et MB-C2 (en début de saison sèche). Le sol s'assèche en surface sous *A. pintoï* entre le 3 juin (teneur en eau de plus de 21%) et le 14 août (teneur en eau d'environ 8%) (figure 3.15 et tableau 3.4).

Évolution du stock d'eau dans le sol (0-10 cm et 0-1m) au début de la saison humide (réhydratation)

On mesure sur la dernière décade de décembre un assèchement superficiel (0-10 cm) du sol significatif. Les faibles précipitations du 8 janvier au soir (5 mm) on suffit à humidifier la surface du sol (14,6% le 10 janvier). Cette remontée de l'humidité se poursuit lors des deux dernières décades de janvier pour atteindre 20% le 20 janvier (figure 3.15).

Entre le 30 décembre et le 30 janvier, en dépit du déficit pluviométrique (80 mm de précipitation pour 120 mm d'ETP et 150 heures d'insolation), la surface du sol a pu absorber une partie des pluies et réajuster l'humidité volumique (augmentation de 53% entre le 30 décembre et le 30 janvier).

En ce qui concerne le profil hydrique (figure 3.16), l'humidité massique du sol reste supérieure à 20% au-dessous de 10 cm de profondeur à partir du 10 janvier.

3.2.1.2. Évolution du potentiel hydrique de base

Évolution du potentiel hydrique en fonction de la saison

L'évolution du potentiel hydrique foliaire d'*A. pintoï* (mesuré entre 10:30 et 11:00) est toujours supérieur -0,6 MPa (*B. brizantha* : -1 MPa) entre janvier et mai 2006 (figure 3.17). Ensuite, le potentiel hydrique descend à -4 MPa à la fin du mois d'août 2006 (figure 3.17). Mais à partir du mois d'octobre, les rejets et les nouvelles pousses permettent le retour à un

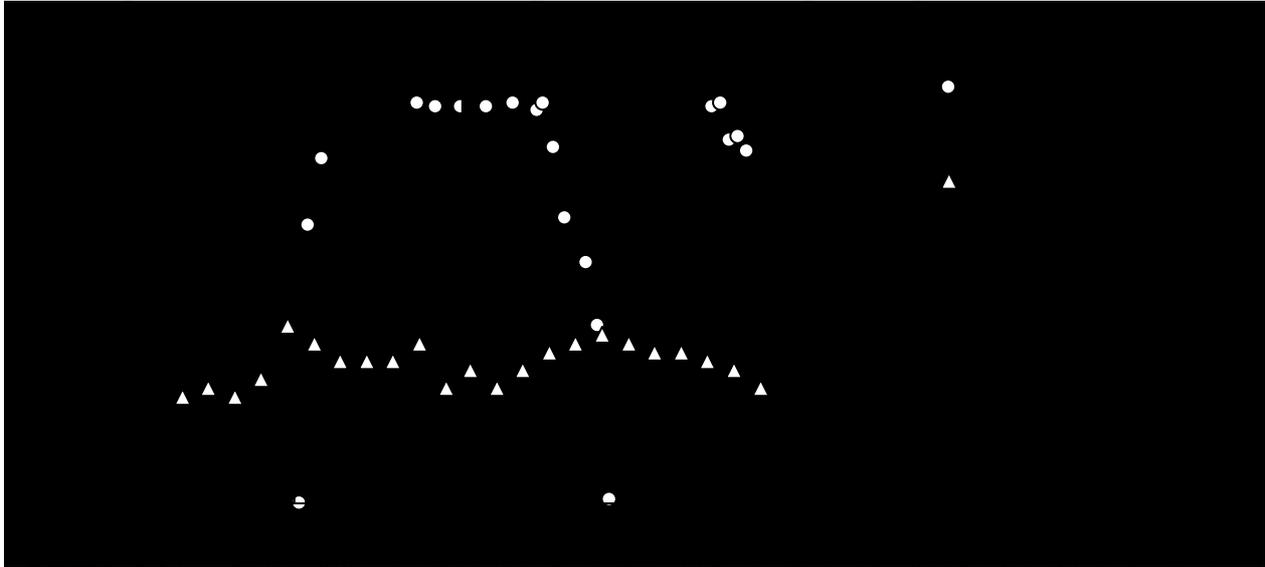


Figure 3.17 – Evolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur la parcelle en culture monospécifique composée par *A. pintoï*. Données ETP : station agro-météorologique de Marabá, potentiel hydrique ($n=18$)

Évolution du potentiel hydrique au cours de la journée au cours de la saison des pluies 2006

Le potentiel hydrique foliaire chez *A. pintoï* s'abaisse de façon significative de -0,4 MPa à 9:00 jusqu'à -0,6 MPa à 12:30 (figure 3.18)

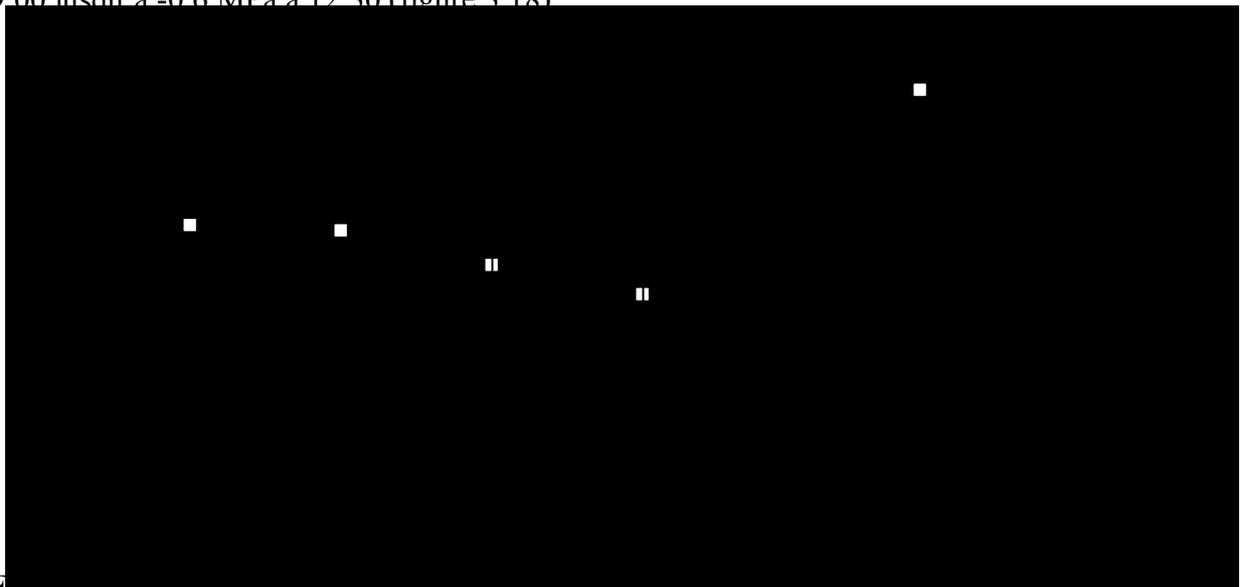


Figure 3.18 – Evolution du potentiel hydrique foliaire moyen chez *A. pintoï* et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies. Des lettres différentes indiquent des variations significative ($n=90$)

Évolution du potentiel hydrique au cours de la journée pendant la saison sèche

Au début de la saison sèche le potentiel hydrique d'*A. pintoï* se maintient toujours entre -0,4 MPa et -0,6 MPa au cours de la journée, comme le témoin (figure 3.19). Un mois après le début de la saison sèche, le potentiel hydrique s'abaisse à environ -1,6 MPa au cours de la journée, pour atteindre, à la mi-août, un potentiel hydrique de -2,2 MPa à 9:00 et de -3,1 MPa dans l'après midi. Enfin, à la fin du mois d'août, on a mesuré un potentiel hydrique de -4 MPa (24-26-28 août 2006) (figure 3.19).

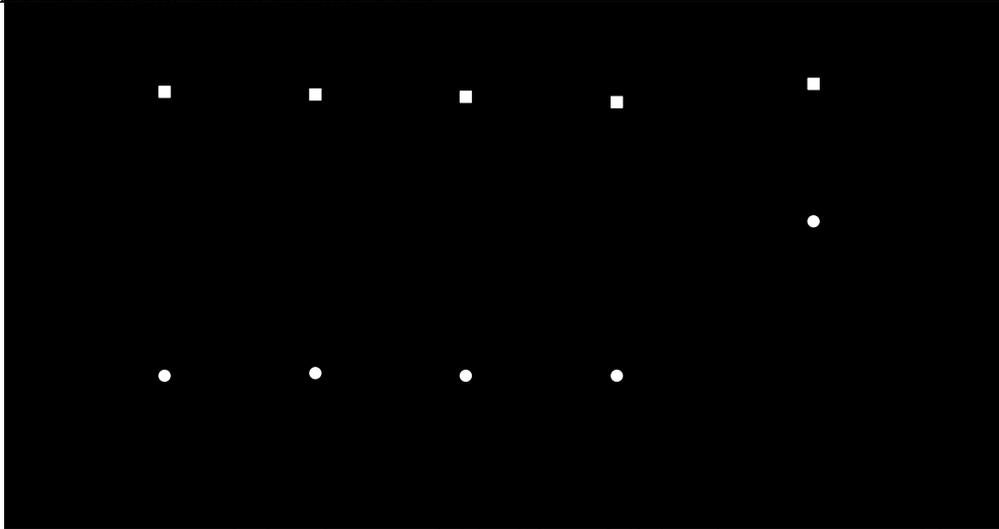


Figure 3.19 – Evolution du potentiel hydrique foliaire chez *A. pintoï* cultivé seul à différentes heures de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche ($n=18$)

Évolution du potentiel hydrique en fonction du stock d'eau (0-10 cm)

Le potentiel hydrique foliaire décroît avec l'assèchement du sol en surface. Tant que l'humidité volumique superficielle du sol reste supérieure à 15%, le potentiel hydrique foliaire d'*A. pintoï* se maintient au dessus de -1 MPa (figure 3.20). Lorsque l'humidité du sol se trouve entre 10 et 15%, le potentiel hydrique varie de -1 MPa à -2 MPa (figure 3.20). Ainsi, une humidité volumique de 11% sur la parcelle n°15 du bloc 2 correspond à un potentiel hydrique foliaire de -1,9 MPa (le 12 août 2006).

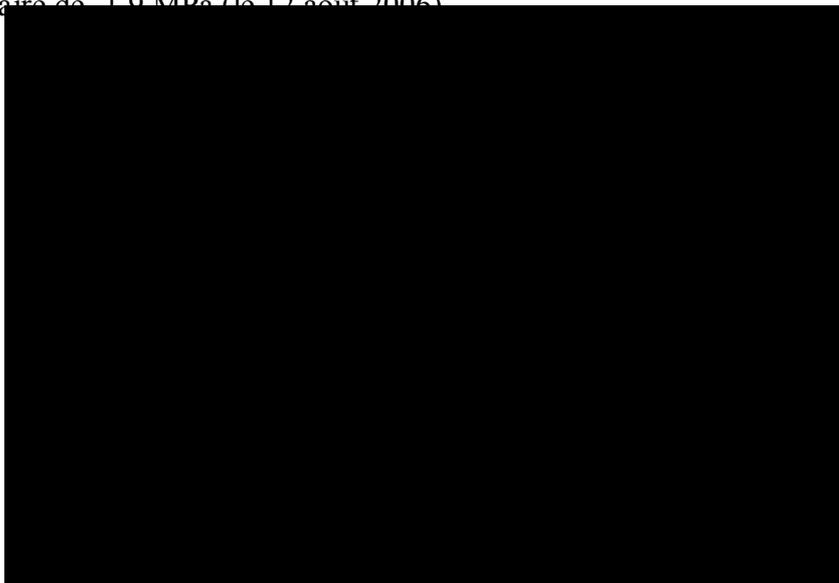


Figure 3.20 – Evolution du potentiel hydrique foliaire (mesure entre 10:30 et 11:00) chez *A. pintoï* cultivé seul en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) ($n=16$)

Au cours de la « petite sécheresse » de décembre 2006 et en dépit d'une humidité volumique du sol en surface de 13,3 % à la fin du mois de ce mois, le potentiel hydrique foliaire est resté élevé (-0,4 MPa). Si le sol en est relativement sec en surface lié à la reprise d'*A. pintoï*, il reste assez humide (entre 20 et 30 %) au-dessous de 30 cm de profondeur (figure 3.16). Or, des différences significatives avaient été observées au niveau de la surface du sol (0-10 cm) au cours de ces 40 jours (entre le 20 décembre et le 30 janvier) liées à la répartition des précipitations. Le potentiel hydrique foliaire se maintient au dessus de -1 MPa et n'est pas affecté par cette sécheresse superficielle. Ceci montre que *A. pintoï* est capable de survivre avec l'eau extraite des horizons profonds.

3.2.1.3. Évolution de la conductance stomatique

Conductance stomatique en fonction de la saison

Tout au long de la saison humide, la conductance stomatique chez *A. pintoï* est comprise entre 255 et 524 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.21) de fait des variations climatiques brutales d'un jour à l'autre (vent, couverture nuageuse) qui modifient la conductance. Au cours de la saison sèche (à partir du mois de juin), la plante soumise à la contrainte hydrique tente de préserver l'eau dans ses tissus le plus longtemps possible. Une des stratégies pour y parvenir est de réduire la surface transpirante.

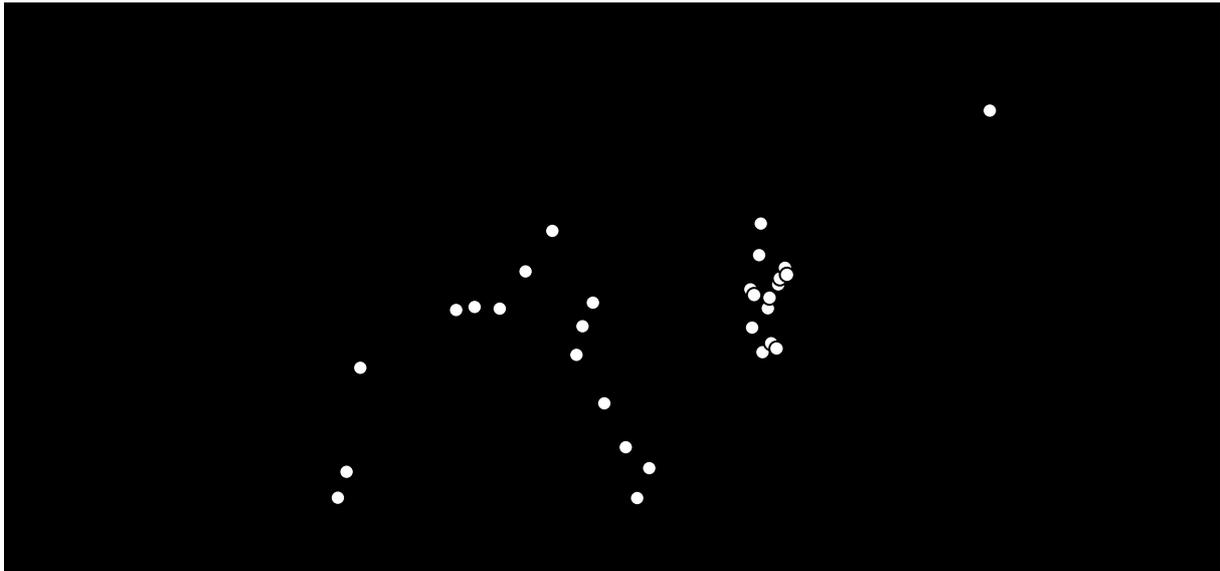


Figure 3.21 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (Gs et A) sur les parcelles n°15 ($n=18$)

Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique

La conductance stomatique des folioles d'*A. pintoï* est d'environ 340 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique est supérieur ou égal à -0,5 MPa (figure 3.22 et tableau 3.5). La sécheresse provoque une diminution progressive de la conductance stomatique (figure 3.22). La Gs moyenne est de 310 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique foliaire se situe entre -0,5 et -1 MPa. Ensuite, la Gs moyenne baisse avec le Ψ_H , entre -1 et -1,5 MPa à 260 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et à 245 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre -1,5 et -2 MPa. *A. pintoï* baisse de façon importante sa Gs (170 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) lorsque son potentiel hydrique se situe entre -2 et -2,5 MPa. Enfin, la Gs moyenne passe en dessous de 100 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique foliaire est inférieur à -2,5 MPa (tableau 3.5). Cette stratégie permet le maintien d'une certaine assimilation, indispensable à la survie cellulaire, au maintien d'une transpiration suffisante pour réguler sa température et souligne la résistance au stress de cette espèce.

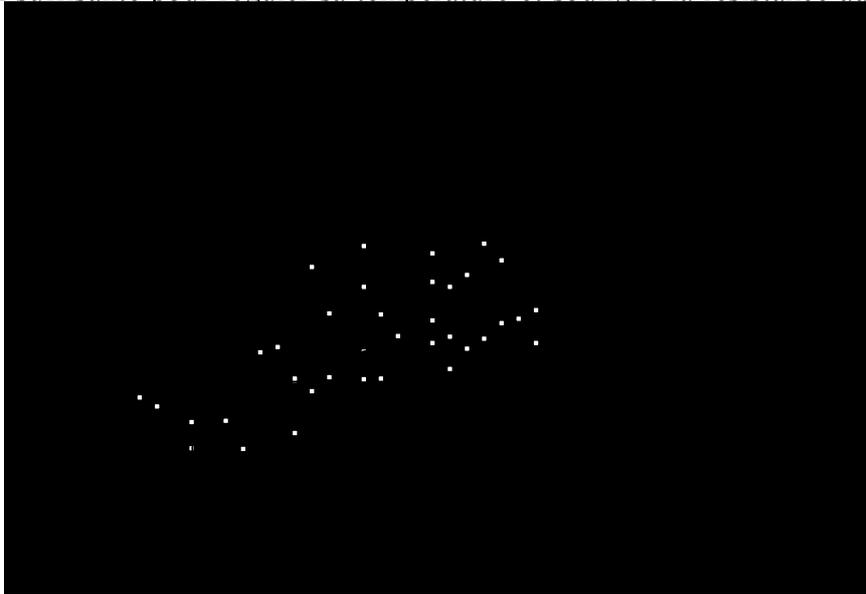


Figure 3.22 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez *A. pintoï* ($n=6$)

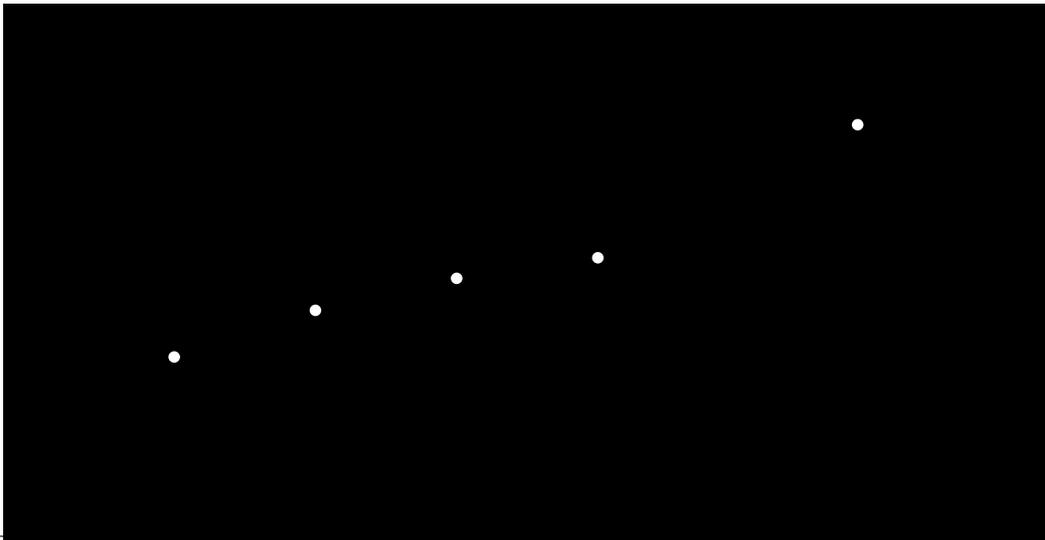


Figure 3.23 – Evolution de la conductance stomatique chez *A. pintoï* et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison humide. Des lettres différentes indiquent des variations significatives ($n=90$)

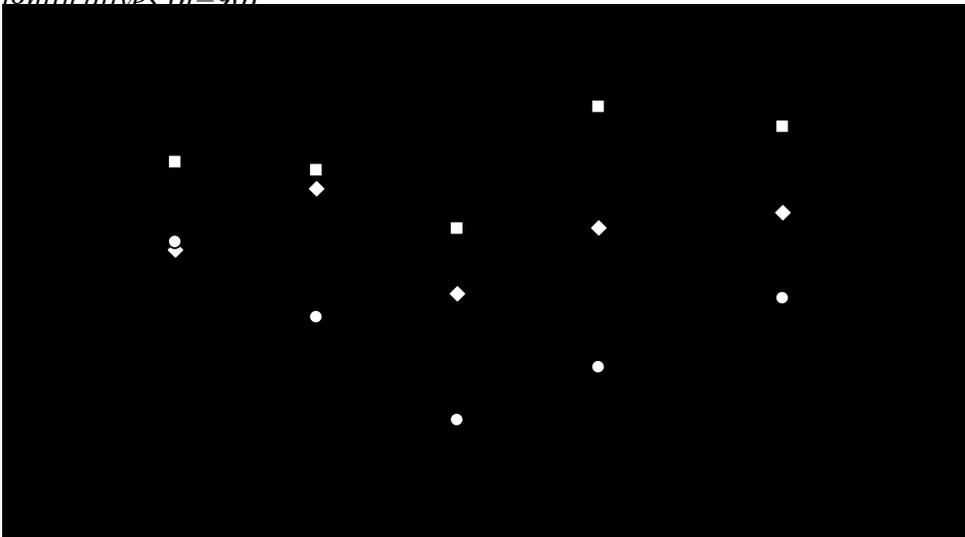


Figure 3.24 – Evolution de la conductance stomatique chez *A. pintoï* à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche ($n=18$)

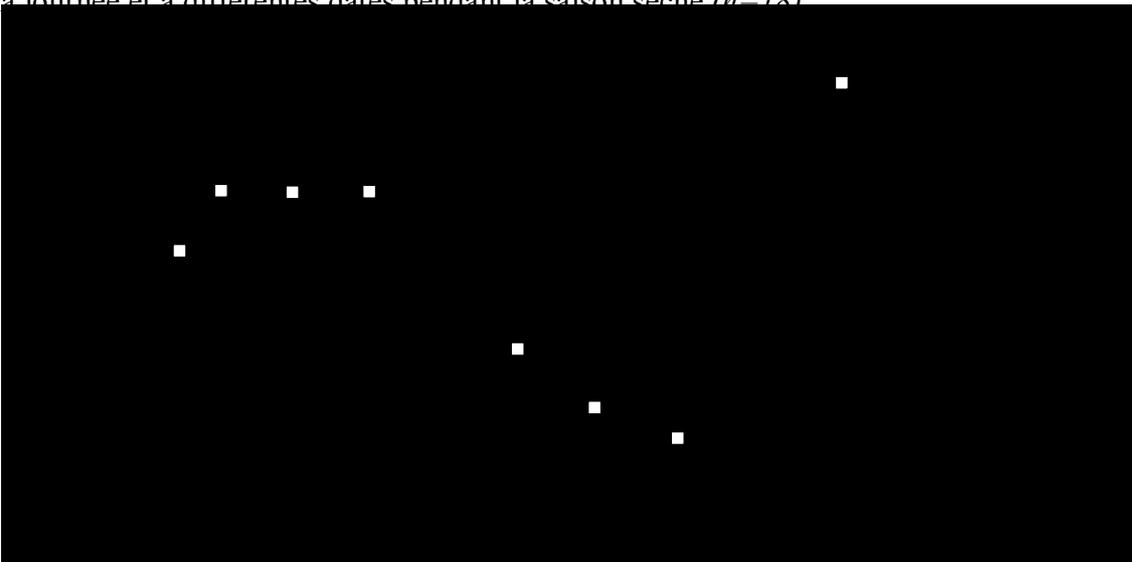


Figure 3.25 – Evolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen entre 10:30 et 11:00 chez *A. pintoï* au cours de la saison sèche ($n=18$)

Conductance stomatique en fonction du VPD au cours d'une journée

Entre 12 et 14 heures, le rayonnement et la température de l'air atteignent leurs valeurs maximales. À partir des mesures de température de feuille et de l'air et de l'HR de l'air il est possible de calculer le VPD feuille-air, en supposant que la feuille est toujours proche de la saturation dans les espaces intercellulaires. Pendant la saison des pluies, l'humidité relative est toujours élevée et de ce fait les VPD sont de l'ordre de 1 à 1,5 kPa (figure 3.23). L'augmentation du VPD aux heures les plus chaudes peut influencer l'ouverture des stomates sensibles à la sécheresse de l'air. Ce déficit s'accroît au cours de la saison sèche et atteint 3 kPa en milieu de journée.

La figure 3.24 montre l'évolution de la fermeture stomatique au cours de différentes journées de la saison sèche. Les stomates se ferment au cours de la journée et le phénomène s'accroît lorsqu'on avance dans la saison sèche sous le double effet :

- de l'augmentation du VPD (figure 3.23) au cours de la journée
- de l'abaissement du potentiel hydrique du sol au cours de la saison

Cette réponse est habituelle : le matin le faible VPD permet à la plante d'ouvrir ses stomates sans un coût de transpiration qui déséquilibrerait le bilan hydrique de la plante. Au cours de la journée la fermeture traduit la mise en place d'équilibres hydriques, absorption racinaire et transpiration foliaire, dans un sol de plus en plus sec.

3.2.1.4. Évolution de l'assimilation nette

Assimilation en fonction du potentiel hydrique au cours des saisons

Au cours de la saison humide, l'assimilation nette de CO₂ augmente significativement de 16,8 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (entre 9:00 et 9:30) à 22,6 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (entre 10:30 et 11:00) (figure 3.21). Ensuite, l'assimilation nette n'augmente plus de façon significative, elle atteint une moyenne maximale de 23,8 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre 12:00 et 12:30. Les variations de potentiel hydrique ne sont pas significatives. D'ailleurs, ces variations n'affectent pas l'évolution de l'assimilation nette au cours d'une journée pendant la saison humide. *A. pintoï* ne montre pas de signe de stress hydrique au cours d'une journée, ni par rapport au potentiel hydrique, ni par rapport à l'assimilation de CO₂.

Au cours de la saison sèche, on remarque un décalage dans le temps entre la baisse du potentiel hydrique et la baisse de l'assimilation nette (figure 3.25). L'assimilation commence à s'abaisser un mois environ après l'arrêt des pluies lorsque le potentiel hydrique atteint -1,5 MPa (figure 3.25). Deux mois après le début de la saison sèche, le potentiel hydrique d'*A. pintoï* passe en-dessous de -2 MPa et l'assimilation devient pratiquement nulle.

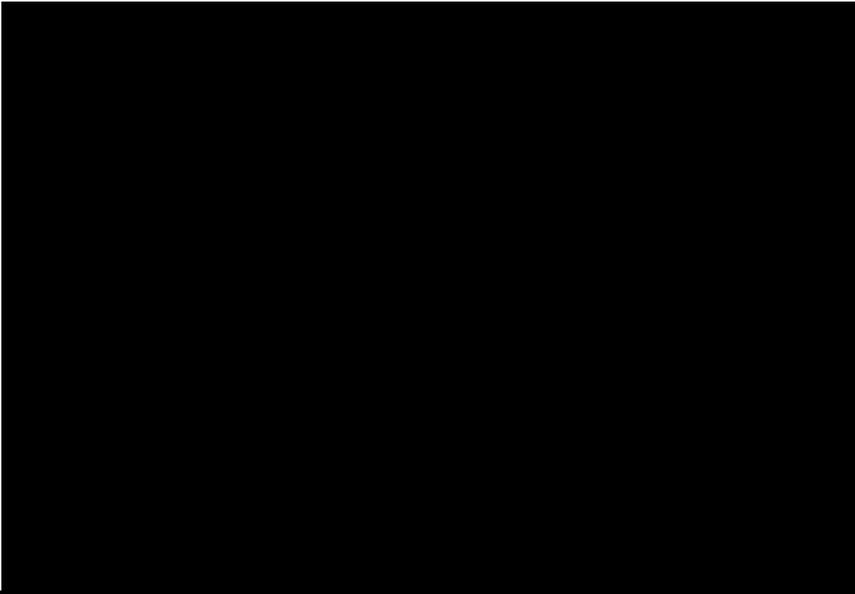


Figure 3.26 = $wOL (10^{-6})$ en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez *A. pintoï*

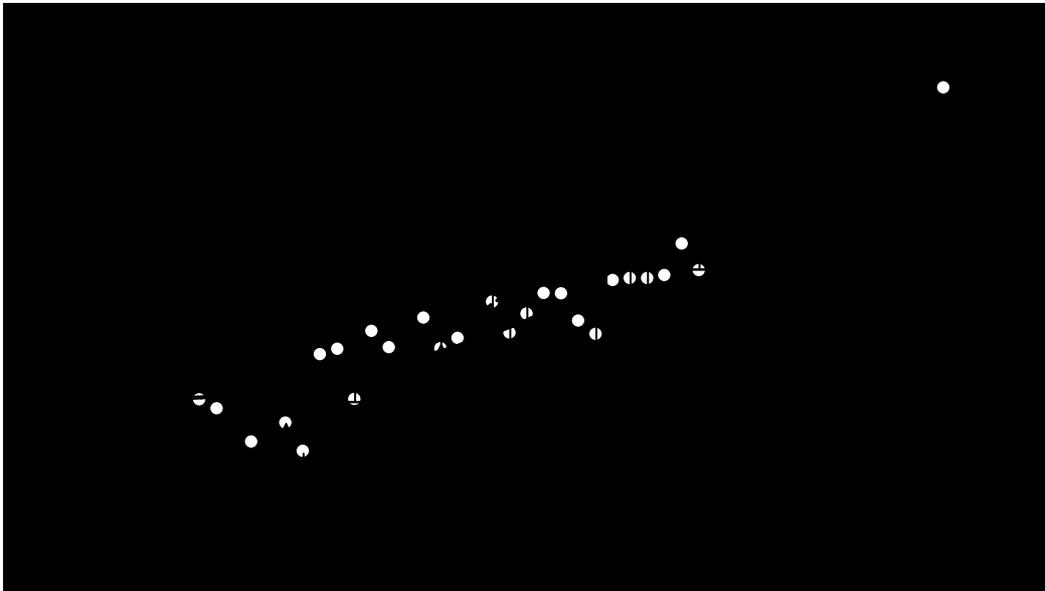


Figure 3.27 – Conductance stomatique et assimilation nette d'*A. pintoï* en fonction de l'évolution de son potentiel hydrique



(a)



(b)

Figure 3.28 – Évolution de la morphologie d'*A. pintoï* entre le début (a) et le milieu de la saison sèche (b)

3.2.1.5. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau (WUE.10⁻⁶)

Dans un premier temps, l'efficacité stagne ou augmente légèrement entre -0,5 MPa et -0,8 MPa (figure 3.26), ensuite, elle baisse régulièrement tout au long de la saison sèche accompagnant les baisses de potentiel hydrique (figure 3.26), de conductance stomatique et d'assimilation (figure 3.27). Les valeurs moyennes de l'efficacité instantanée de l'eau, ainsi que les valeurs de conductance stomatique et d'assimilation nette ont été regroupées par valeurs de potentiel hydrique dans le tableau 3.5. On mesure, comme habituellement, un WUE élevé en début sécheresse qui montre que la conductance et l'assimilation ne sont pas affectées de la même façon lors du stress hydrique.

Tableau 3.5 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau d'*A. pintoï* à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. Des lettres différentes indiquent des variations significatives

Saison	Potentiel hydrique	Conductance stomatique (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Assimilation nette (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	WUE (10 ⁻⁶)
Humide	$\Psi_H > -1,0$	339 _a	18,5 _a	55
	$-1,0 \geq \Psi_H > -1,5$	259 _{bcd}	12,4 _{bc}	48
Sèche	$-1,5 \geq \Psi_H > -2$	246 _{cd}	10,7 _c	43
	$-2 \geq \Psi_H > -2,5$	169 _d	2,3 _{de}	14
	$-2,5 \geq \Psi_H$	97 _e	-1,4 _e	-20,8

3.2.1.6. Évolution de la morphologie et conclusion

Les signes de déshydratation apparaissent dès le mois de juillet ($\Psi_H < -1,5$ MPa). Les folioles se ferment par paire, l'un contre l'autre de plus en plus tôt dans la journée (annexe 8.a), ils se ramollissent et des tâches de nécrose apparaissent (annexe 8b). Les feuilles les plus âgées sont les plus vulnérables et les premières touchées. A la fin du mois de juillet ($\Psi_H < -2$ MPa), les feuilles âgées et les feuilles d'âge moyen brunissent, se flétrissent, deviennent cassantes et tombantes (annexe 8c et 8d). Les feuilles plus jeunes, moins touchées par la sécheresse ont un aspect marbré allant du vert clair au blanc en passant par le jaune, elles sont alors molles et tombantes. La parcelle est alors composée d'une grande variété de couleurs liées aux stades de déshydratation différents entre les feuilles (figure 3.28). En fin de saison sèche *A. pintoï* conserve une certaine appétence malgré les feuilles desséchées par un stade de déshydratation sévère ($\Psi_H < -3$ MPa). D'ailleurs le bétail, qui est entré accidentellement sur la parcelle n°15 du bloc A, a laissé une parcelle nue (annexe 7d). Dès les premières pluies, les plants les plus vigoureux reprennent en quelques jours un aspect normal et des graines commencent à germer (annexes 7e et 7f, annexes 8e et 8f).

En situation hydrique favorable, on mesure sur *A. pintoï* une conductance stomatique moyenne d'environ 350 mmol.l⁻¹.s⁻¹ et une assimilation nette moyenne d'environ 24 μmol.m⁻².s⁻¹ en milieu de journée. L'abaissement du potentiel hydrique foliaire au cours de la journée a peu d'incidence sur la photosynthèse qui ne dépend alors que de l'insolation. C'est un comportement habituel pour une plante bien irriguée. Par contre, au cours de la saison sèche, on observe une baisse de la conductance stomatique et de l'assimilation à partir du potentiel hydrique -1 MPa et l'assimilation devient nulle en dessous de -2 MPa. Ce mouvement de fermeture stomatique est dépendant de la sécheresse de l'air et de la baisse de l'humidité de surface du sol.

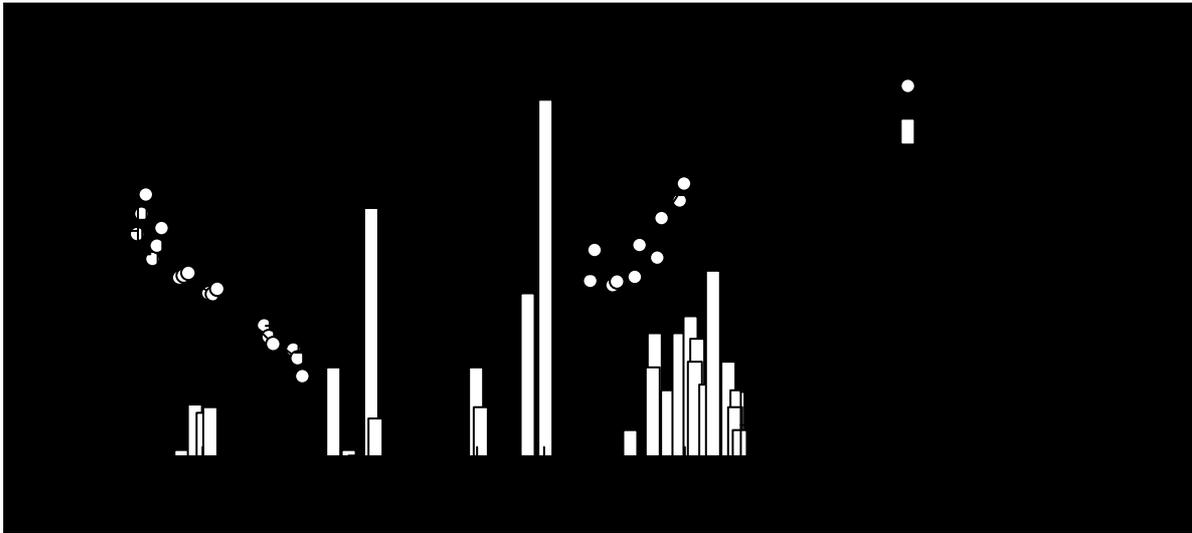


Figure 3.29 – Évolution de la teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°14 au cours des missions MB-C et MB-D ($n=16$)

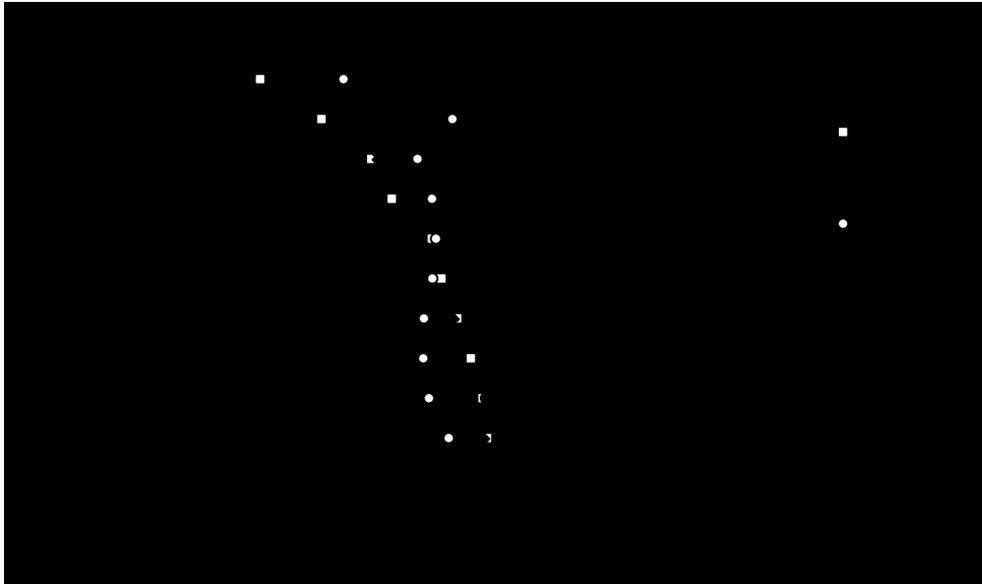


Figure 3.30 – Évolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°14 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation

Tableau 3.6 – Teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°14 à différentes périodes de la saison sèche

Bloc \ Mois	Juin	Juillet	Août	$\Delta\%$
Bloc A	16,8 ± 3,6	12,4 ± 1,4	8,1 ± 1	8,7
Bloc B	18,4 ± 3	12,3 ± 1,8	7,5 ± 1,8	10,9
Bloc C	19,8 ± 1,9	12,7 ± 2,5	6,1 ± 1,8	13,7

Date de mesure du bloc A : 1 juin, 3 juillet et 10 août

Date de mesure du bloc B : 3 juin, 5 juillet et 12 août

Date de mesure du bloc C : 5 juin, 7 juillet et 14 août

3.2.2. *Leucaena leucocephala* cultivé seul : parcelle n°14

3.2.2.1. Évolution du stock d'eau dans le sol

Évolution du stock d'eau dans le sol au cours de la saison sèche

Tout au long de la saison sèche, pour les parcelles n°14, il n'y a pas de différences significatives des teneurs en eau volumique du sol (0-10 cm) entre les blocs tout au long de la saison sèche (figure 3.29 et annexe 6c). Mais la surface du sol s'assèche de façon significative entre les missions C1 et C3, et entre les missions C4 et C6. En revanche, aucune différence significative a été constatée entre les missions C3 et C4.

Le sol s'assèche en surface sous *L. leucocephala* entre le 3 juin avec une teneur en eau moyenne de 18,4% et le 14 août avec une teneur en eau moyenne de 7,2% (tableau 3.6).

Évolution du stock d'eau dans le sol (0-10 cm et 0-1 m) au début de la saison humide (réhydratation)

Entre le 21 et le 31 décembre la partie superficielle (0-10 cm) du sol s'est asséché significativement (-11%), de 14,5% d'humidité volumique à 12,9%. Entre le 31 décembre et le 10 janvier le sol en surface ne s'est pas humidifié significativement. Les faibles précipitations du 8 janvier au soir (5 mm) n'ont pas été suffisantes pour humidifier la surface du sol (figure 3.29) en raison de l'interception de la pluie par *L. leucocephala*.

Entre le 30 décembre et le 30 janvier, malgré un déficit pluviométrique (80 mm de précipitation pour 120 mm d'ETP et 150 heures d'insolation), l'humidité superficielle de sol a augmenté de 12,9 à 16,1%, proche de la capacité au champ (figure 3.30).



Figure 3.31 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°14. *ETP* : station agro-météorologique de Marabá, Potentiel

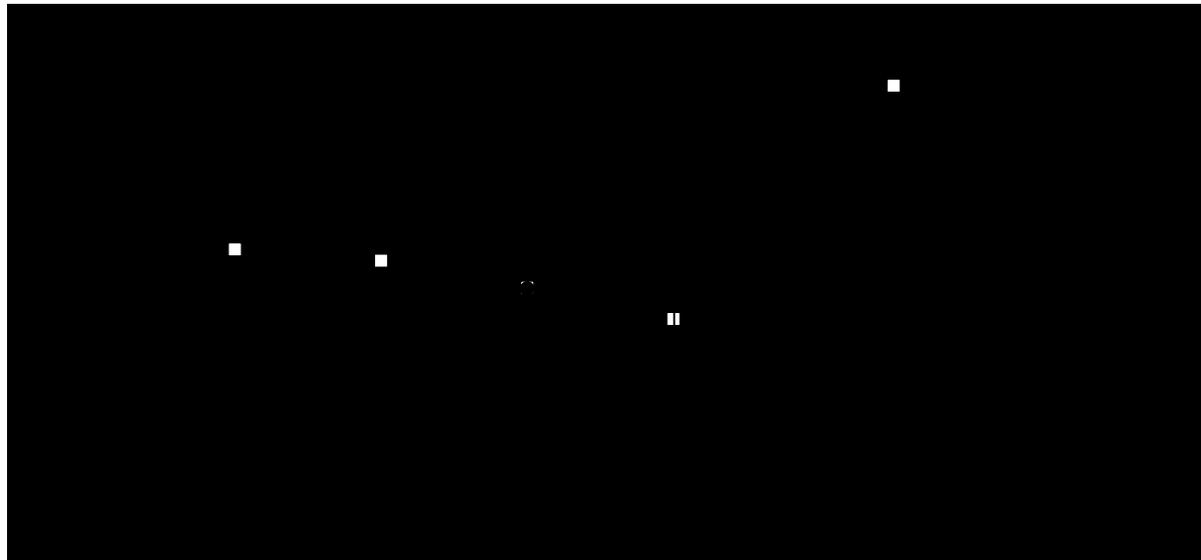


Figure 3.32 – Évolution du potentiel hydrique foliaire moyen chez *L. leucocephala* et du VPD moyen au cours de la journée pendant la saison des pluies. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.

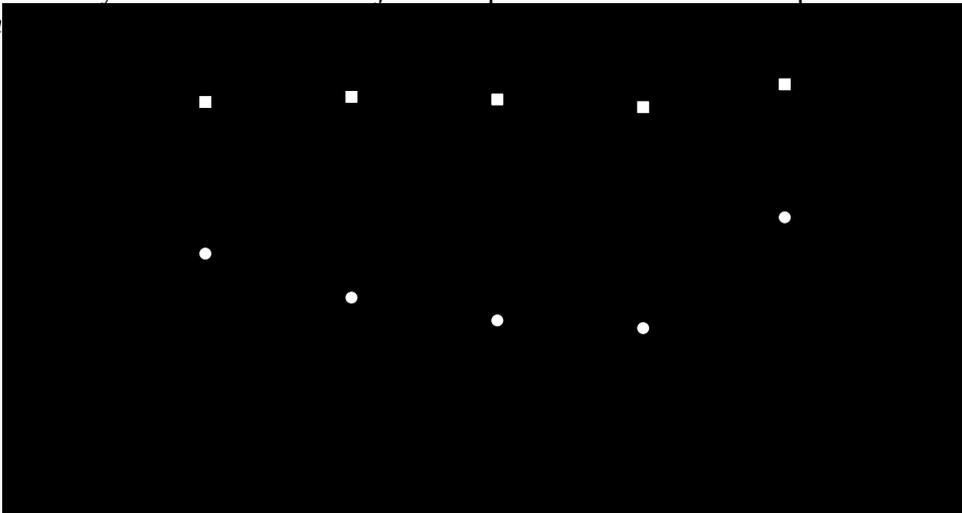


Figure 3.33 – Évolution du potentiel hydrique foliaire chez *L. leucocephala* cultivé seul à différentes heures de la journée et à différentes dates au cours de la saison sèche ($n=18$)

3.2.2.4. Évolution du potentiel hydrique de base

Évolution du potentiel hydrique au cours des saisons

Au cours de la saison des pluies (figure 3.31), le potentiel hydrique foliaire chez *L. leucocephala* n'est pas significativement différent entre 9:30-10:10 et 11:00-11:30 (figure 3.32), il se maintient toujours au-dessus de -0,6 MPa. Ensuite, entre 12:30 et 14:00, le potentiel hydrique foliaire s'abaisse significativement à -0,67 MPa.

Au début de la saison sèche le potentiel hydrique chez *L. leucocephala* se maintient toujours entre -0,5 MPa et -0,7 MPa, puis, s'abaisse, après un mois, à -1,6 MPa au cours de la journée (figure 3.33). À la mi-août, le potentiel hydrique atteint -1,5 à -1,7 MPa le matin et -2,2 à -2,6 MPa dans l'après midi. Enfin, à la fin du mois d'août, le potentiel hydrique varie de -2,5 MPa (9:30-10:00) à -3,8 MPa (14:00-14:30). Mais à partir du mois d'octobre et malgré le déficit hydrique continu, la faible surface foliaire des rejets de souche permet le retour à un potentiel hydrique foliaire supérieur à -1 MPa.

Évolution du potentiel hydrique en fonction du stock d'eau (0-10 cm)

Le potentiel hydrique foliaire décroît avec l'assèchement superficiel du sol (figure 3.34). Tant que l'humidité volumique superficielle du sol reste supérieure à 15%, le potentiel hydrique foliaire chez *L. leucocephala* se maintient au dessus de -1 MPa. Lorsque l'humidité du sol s'abaisse entre 15 et 10%, le potentiel hydrique varie de -0,5 MPa (9:30-10:00) à -1,6 MPa (14:00-14:30). Nous avons enregistré une humidité volumique moyenne maximale de 19,8% sur la parcelle n°14 du bloc C et un potentiel hydrique foliaire de -0,5 MPa. L'humidité volumique moyenne minimale est de 6,1% sur la parcelle n°14 du bloc C et le potentiel hydrique foliaire de -2 MPa. L'humidité volumique du sol en surface (0-10 cm) n'est que de 12,9% à la fin du mois de décembre alors que le potentiel hydrique foliaire reste élevé (-0,77 MPa). Cela montre que le sol est relativement sec en surface, qu'il reste humide (supérieur à 20%) au-dessous de 30 cm (figure 3.30) et que les racines exploitent le profil au-delà de 10 cm.

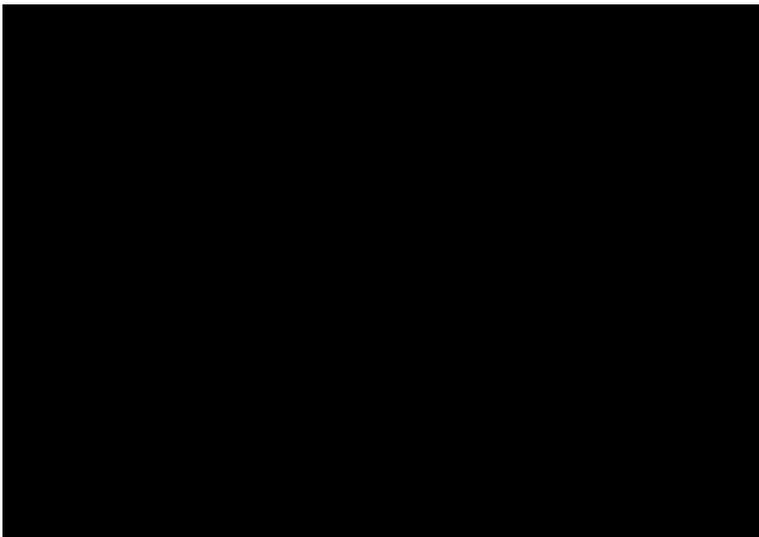


Figure 3.34 – Evolution du potentiel hydrique foliaire chez *L. leucocephala* cultivé seul en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) au cours de la saison sèche ($n=16$)

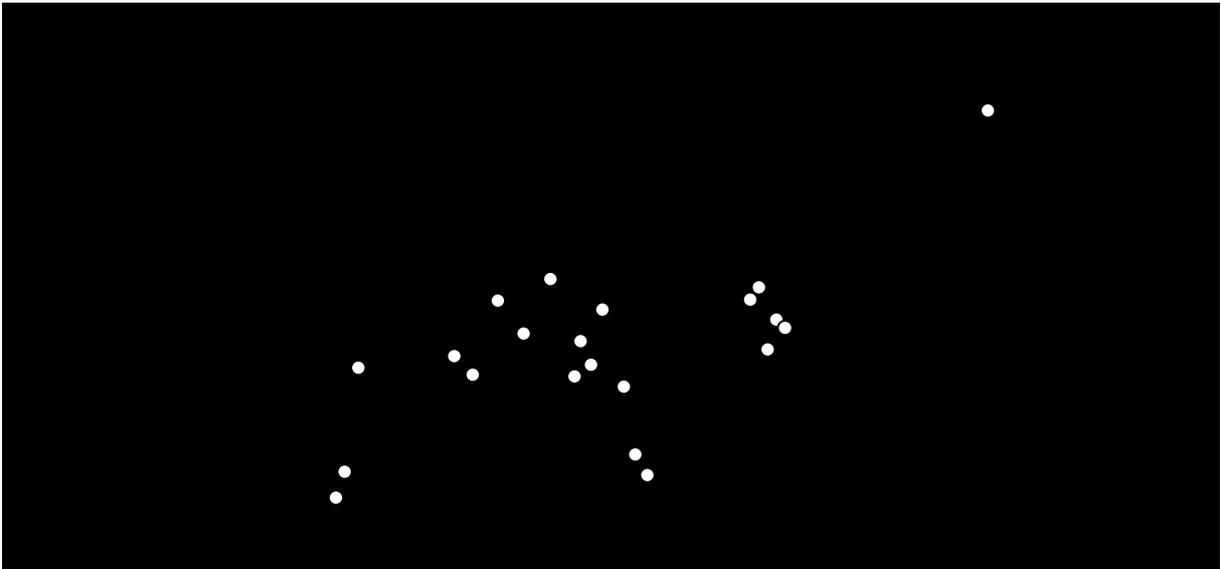


Figure 3.35 – Evolution des paramètres climatiques et physiologiques (conductance stomatique entre 11:00 et 11:30) sur les parcelles n°14. ($n=18$)

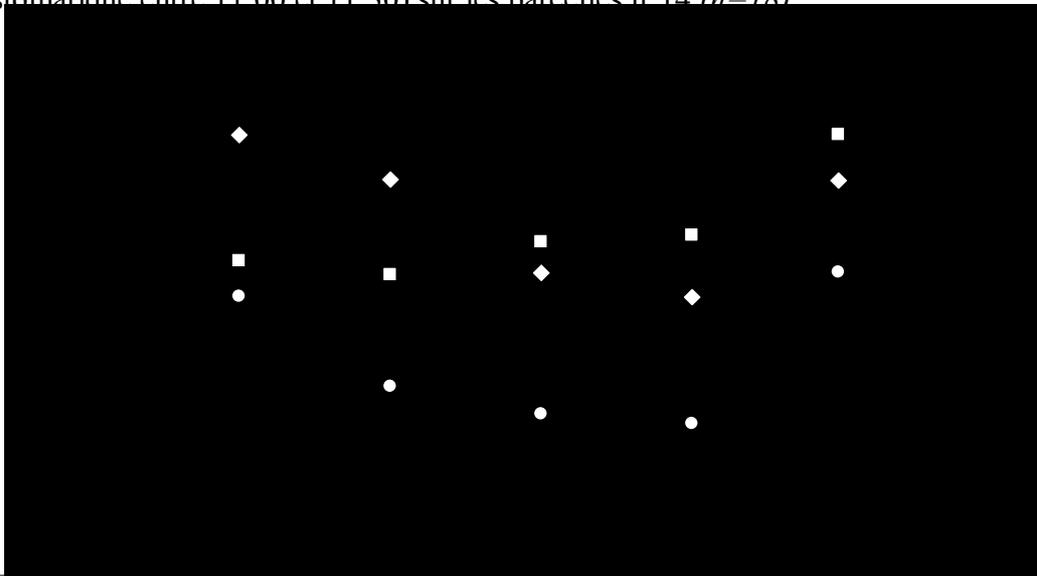


Figure 3.36 – Evolution de la conductance stomatique chez *L. leucocephala* à différentes heures de la journée et à différentes dates pendant la saison sèche ($n=18$)



Figure 3.37 – Evolution du potentiel hydrique chez *L. leucocephala* ($n=6$)

3.2.2.5. Évolution de la conductance stomatique

Conductance stomatique en fonction de la saison

Tout au long de la saison humide, la conductance stomatique chez *L. leucocephala* varie entre 250 et 400 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figures 3.35) Au cours de la saison sèche, *L. leucocephala* préserve l'eau dans ses tissus le plus longtemps possible par la fermeture stomatique, c'est à dire une diminution de la conductance qu'on peut observer sur les figures 3.35, 3.36 et 3.37). Enfin, le retour des précipitations permettent à *L. leucocephala* de retrouver la conductance moyenne mesurée en saison des pluies (figure 3.35).

Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique

La conductance stomatique des folioles chez *L. leucocephala* est d'environ 290 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique est supérieur ou égal à -0,5 MPa (tableau 3.7). La Gs moyenne varie de 290 à 240 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique foliaire s'abaisse respectivement entre -0,5 et -1 MPa et entre -1 et -1,5 MPa. La sécheresse provoque ensuite une diminution progressive de la conductance stomatique (170 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pour un Ψ_H , entre -1,5 et -2 MPa. *L. leucocephala* subit une baisse importante de sa Gs (70 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre -2 et -2,5 MPa. Enfin, la Gs est réduite à 43 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique foliaire est inférieur à -2,5 MPa, ce qui correspond à des stomates fermés. Ainsi, cette stratégie permet le maintien d'une certaine assimilation en début de saison sèche, indispensable à la survie cellulaire et le maintien d'une transpiration suffisante pour réguler sa température.

Conductance stomatique en fonction du VPD au cours d'une journée

Les VPD varient entre 1 et 1,5 kPa (figure 3.38) au cours de la saison des pluies du fait d'une humidité relative toujours élevée. L'augmentation du VPD aux heures les plus chaudes peut influencer l'ouverture des stomates sensibles à la sécheresse de l'air. Cette influence est peu visible pendant la saison humide (figure 3.38) mais le déficit s'accroît au cours de la saison sèche et atteint 3 kPa en milieu de journée. Au cours de la saison sèche on obtient les courbes de la figure 3.36. Les stomates se ferment au cours de la journée de façon de plus en plus marquée au cours de la saison sèche sous le double effet de l'augmentation du VPD et de l'abaissement du Ψ_H du sol.

3.2.2.6. Évolution de l'assimilation nette

Assimilation en fonction du potentiel hydrique au cours des saisons

Au cours de la saison des pluies, l'assimilation nette de CO_2 de *L. leucocephala* augmente significativement de 16 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (entre 9:30 et 10:00) à 20 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (entre 11:00 et 11:30) (figure 3.35). Ensuite, l'assimilation nette n'augmente plus de façon significative, elle atteint une moyenne maximale de 21,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre 12:30 et 13:00. Les variations de potentiel hydrique ne sont pas significatives. D'ailleurs, ces variations n'affectent pas l'évolution de l'assimilation nette au cours d'une journée pendant la saison humide. *L. leucocephala* ne montre pas de signe de stress hydrique au cours d'une journée, son potentiel hydrique et son assimilation en CO_2 restent élevés.

Au cours de la saison sèche, on remarque un décalage dans le temps entre une baisse anticipée du potentiel hydrique foliaire par rapport à la baisse de l'assimilation nette. En milieu de journée, le potentiel hydrique commence à baisser dès l'arrêt des pluies (début du mois de juin) alors que l'assimilation nette commence à diminuer 30 jours après l'arrêt des pluies

(début juillet) (figure 3.39). En dessous de -2 MPa (première moitié du mois d'août), l'assimilation de *L. leucocephala* est réduite et la plante entre en respiration (figure 3.39 et 3.41).

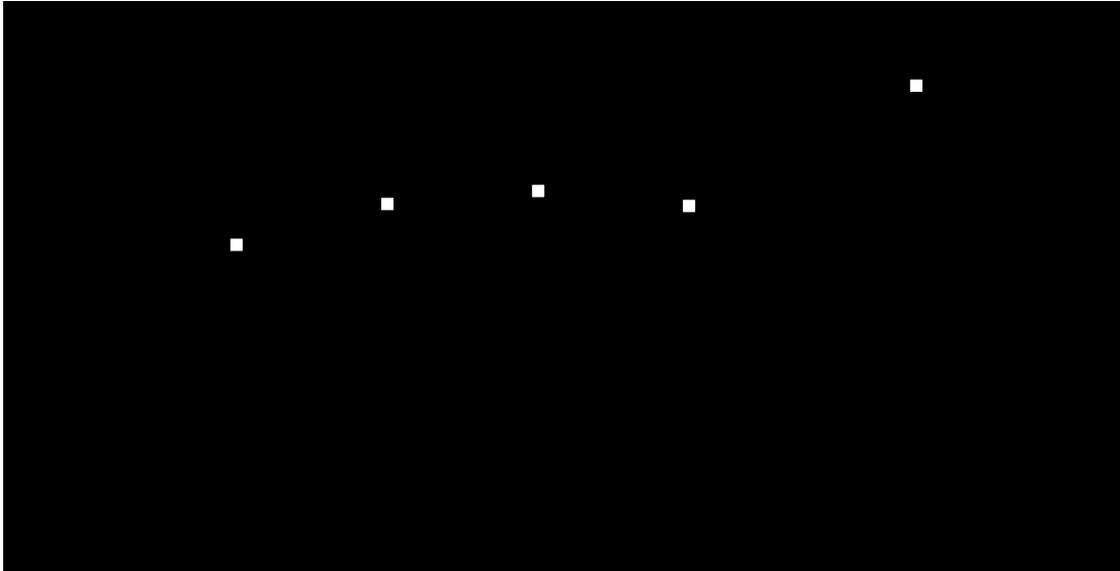


Figure 3.38 – Evolution de la conductance stomatique chez *L. leucocephala* et du VPD à différentes heures de la journée pendant la saison humide. Des lettres différentes indiquent des variations significatives ($n=90$)

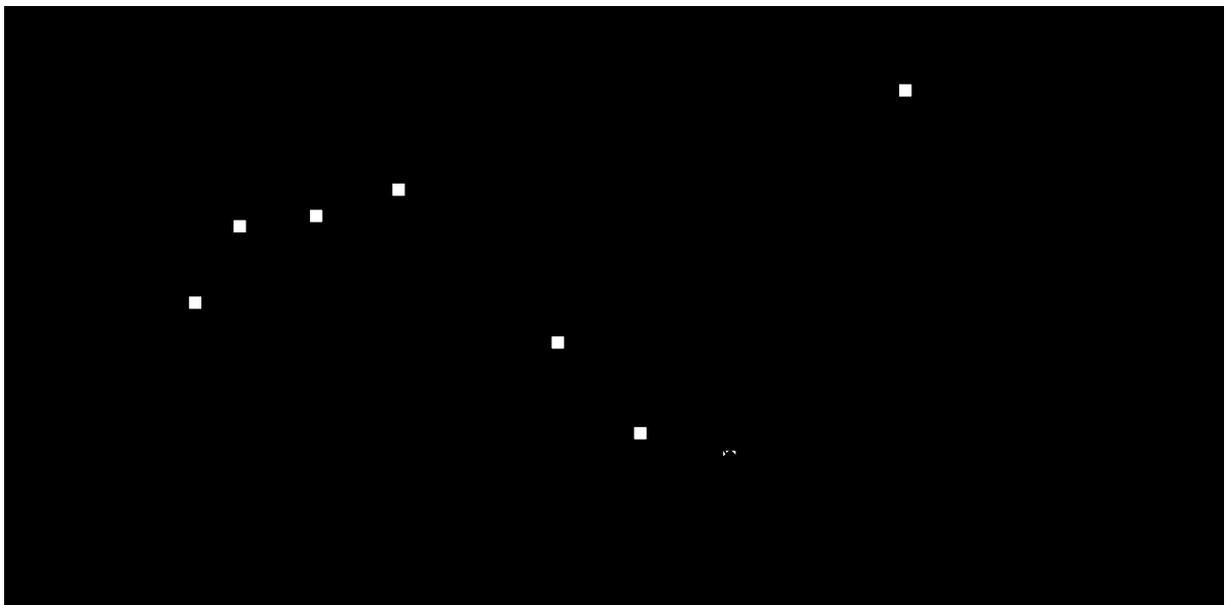


Figure 3.39 – Évolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen chez *L. leucocephala* entre 11:00 et 11:30 au cours de la saison sèche ($n=18$)

3.2.2.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau (WUE. 10^{-6})

Dans un premier temps, l'efficacité de l'eau chez *L. leucocephala* augmente entre -0,5 MPa et -0,8 MPa (figure 3.40), ensuite, elle baisse régulièrement tout au long de la saison sèche accompagnant les baisses de potentiel hydrique, de conductance stomatique et d'assimilation (figure 3.41). Les valeurs moyennes de l'efficacité instantanée de l'eau, ainsi que les valeurs de conductance stomatique et d'assimilation nette ont été regroupées par valeurs de potentiel hydrique dans le tableau 3.7.

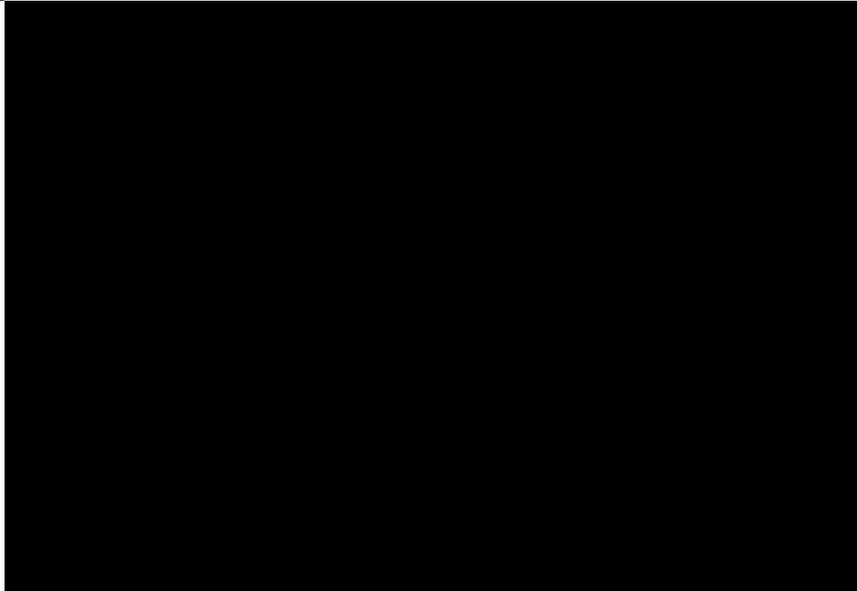


Figure 3.40 – Evolution du WUE (10^{-6}) en fonction de l'évolution du potentiel hydrique chez *L. leucocephala*

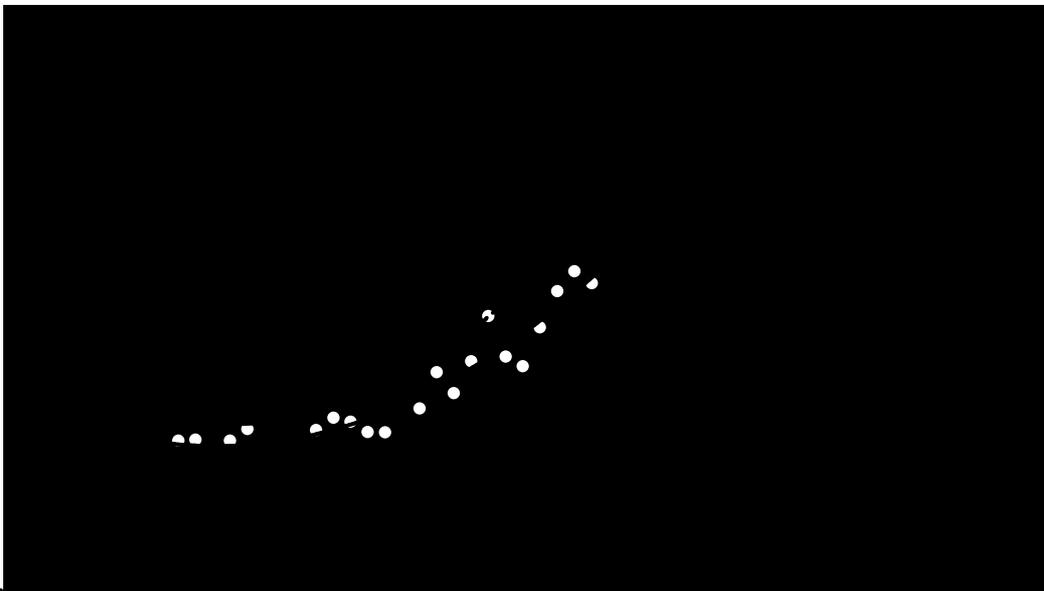


Figure 3.41 – Conductance stomatique et assimilation nette chez *L. leucocephala* en fonction de l'évolution de son potentiel hydrique



Figure 3.42 – Évolution de la morphologie de *L. leucocephala* entre le début (a) et le milieu de la saison sèche (b) et réduction de sa surface foliaire (c, d, e et f)

3.2.2.8. Évolution de la morphologie et conclusion

Pour maintenir un potentiel hydrique élevé, *L. leucocephala* réduit sa surface transpirante en changeant l'orientation de ses feuilles par une fermeture des folioles l'un contre l'autre (figure 3.42e et f) et par la perte de ses feuilles les plus âgées et les moins actives (figure 3.42b, c et d). Les premiers signes de déshydratation apparaissent vers un potentiel hydrique inférieur à $-1,5$ MPa, les folioles jaunissent et se ramollissent avant de sécher et finalement tomber. Les feuilles des strates inférieures et les feuilles les plus âgées sont les premières touchées (figure 3.42b et f). Mais les folioles semblent affectés dans un ordre aléatoire (figure 3.42d). Contrairement à *B. brizantha* et à *A. pintoï*, *L. leucocephala* réduit rapidement sa surface foliaire si bien qu'en fin de saison sèche, la biomasse sur pied disponible pour le bétail est réduite. Dès les premières pluies, les rejets de souche sont nombreux et permettent une reprise rapide de *L. leucocephala*.

Au cours de la saison humide et à pleine turgescence (potentiel hydrique > -1 MPa), *L. leucocephala* présente une conductance stomatique élevée tout au long de la journée qui varie de 250 à 500 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsqu'il est cultivé seul (tableau 3.7). Toujours en monoculture, l'assimilation nette moyenne de *L. leucocephala* est d'environ 17 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et son efficacité instantanée de l'eau moyenne est de 54 (tableau 3.7). Les valeurs de conductances stomatiques et d'assimilations nettes sont conformes à des plantes C_3 au champ. Le VPD a peu d'influence sur les échanges gazeux et leurs variations sont liées aux variations d'insolations.

Au cours de la saison sèche, le potentiel hydrique baisse régulièrement dès l'arrêt des pluies, mais après 30 jours, sa baisse devient brutale. Lorsque le potentiel hydrique atteint entre -2 et $-2,5$ MPa, *L. leucocephala* respire et sa conductance stomatique est réduite à 67 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (tableau 3.7).

Tableau 3.7 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de *L. leucocephala* à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. Des lettres différentes indiquent des variations significatives

Saison	Potentiel hydrique	Conductance stomatique ($\text{mmol}^{-1}.\text{s}^{-1}$)	Assimilation nette ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	WUE (10^{-6})
Humide	$\Psi_H > -1,0$	286 _a	16,8 _a	54
	$-1,0 \geq \Psi_H > -1,5$	243 _b	11,3 _{bc}	54
Sèche	$-1,5 \geq \Psi_H > -2$	167 _c	6,1 _{cd}	41
	$-2 \geq \Psi_H > -2,5$	67 _d	-0,2 _{de}	-
	$-2,5 \geq \Psi_H$	43 _d	-0,6 _e	-

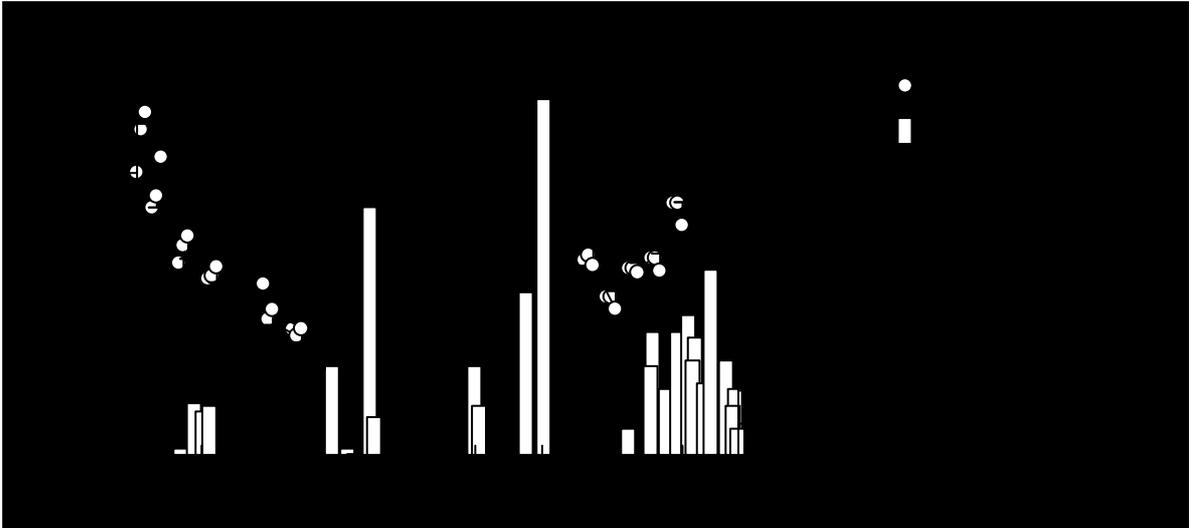


Figure 3.43 – Évolution de la teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°4 au cours des missions MB-C et MB-D ($n=16$)

Tableau 3.8 – Teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°4 à différentes périodes de la saison sèche

Bloc \ Mois	Juin	Juillet	Août	$\Delta\%$
Bloc A	21,5 \pm 2,2	13,4 \pm 1,7	9,6 \pm 1,1	11,9
Bloc B	24,7 \pm 1,4	13,6 \pm 2	9,1 \pm 1,1	15,6
Bloc C	26 \pm 0,8	14,3 \pm 1,2	9,7 \pm 1	16,3

Date de mesure du bloc A : 2 juin, 4 juillet et 11 août

Date de mesure du bloc B : 4 juin, 6 juillet et 13 août

Date de mesure du bloc C : 6 juin, 9 juillet et 15 août

3.3. Approche physiologique des espèces associées au cours des saisons humides et sèches

3.3.1. *Brachiaria brizantha* et *Arachis pintoï* associés: parcelles n°4

3.3.1.1. Évolution des températures

Les températures ont été enregistrées pendant les mesures d'échanges gazeux sur la parcelle composée de *B. brizantha* et *A. pintoï* en culture associée. Au cours des saisons humide et sèche, les températures moyennes augmentent de façon significative de 10:00 à 13:30 (mesures toutes les 30 min). Ensuite, les températures se stabilisent à partir de 13:00 avec des écarts non significatifs entre 13:00 et 14:00. Toutefois, au cours d'une journée ensoleillée, les températures moyennes sont significativement plus élevées (entre 2 et 4%) au cours de la saison humide pour chacune des tranches horaires.

3.3.1.2. Évolution du PAR

Au-dessus du couvert végétal, le PAR varie de la manière que sur les parcelles en monoculture, avec un maximum entre 13:00 et 15:00. Sous *B. brizantha*, les valeurs du PAR correspondent à une forte interception du rayonnement incident (80% environ) (annexe 4b) mais les variations au cours de la journée sont corrélées à celle du PAR au-dessus du couvert. Les variations saisonnières du PAR sous couvert sont élevées (de 80 à 460 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) car liées au dessèchement de *B. brizantha* au cours des périodes de sécheresse et de la réduction de la surface foliaire.

3.3.1.3. Évolution du stock d'eau dans le sol

Évolution du stock d'eau dans le sol au cours de la saison sèche

Entre les blocs A, B et C des parcelles n°4, des différences significative des teneurs en eau volumique du sol (0-10 cm) s'observent en début de saison sèche lorsque les variabilités structurales et texturales du sol jouent un rôle important (figure 3.43 et annexe 6d). Ensuite, aucune différence significative n'est enregistrée entre les blocs avec l'assèchement général de la surface du sol au milieu et en fin de saison sèche (figure 3.43). Le sol s'assèche en surface sous *B. brizantha* et *A. pintoï* entre le début du mois de juin avec une teneur en eau d'environ 24 et le milieu du mois d'août avec une teneur en eau de 9,5% (tableau 3.8).

Évolution du stock d'eau dans le sol (0-10 cm et 0-1 m) au début de la saison humide (réhydratation)

Après la pluie de 63 mm le 1^{er} décembre, aucune précipitation n'a été enregistré jusqu'au 8 janvier. Aucune différence significative entre les 3 blocs n'est mise en évidence. Entre le 21 et le 31 décembre la partie superficielle (0-10 cm) du sol s'est asséchée significativement de 14,8% d'humidité volumique à 11,7% (figure 3.43). Les pluies du 8 janvier ont permis au sol de s'humidifier en surface (14%). Entre le 10 janvier et le 20 janvier, les pluies n'ont pas permis au sol de s'humidifier d'avantage, mais entre le 20 et le 30 janvier, l'humidité volumique du sol en surface augmente à nouveau de façon significative pour atteindre 17,5%. Entre le 30 décembre et le 30 janvier, le déficit pluviométrique est de 40 mm, cependant l'humidité de la surface du sol est remontée de 11,1% à 17,5% (augmentation = 57,7%) (figure 3.43).

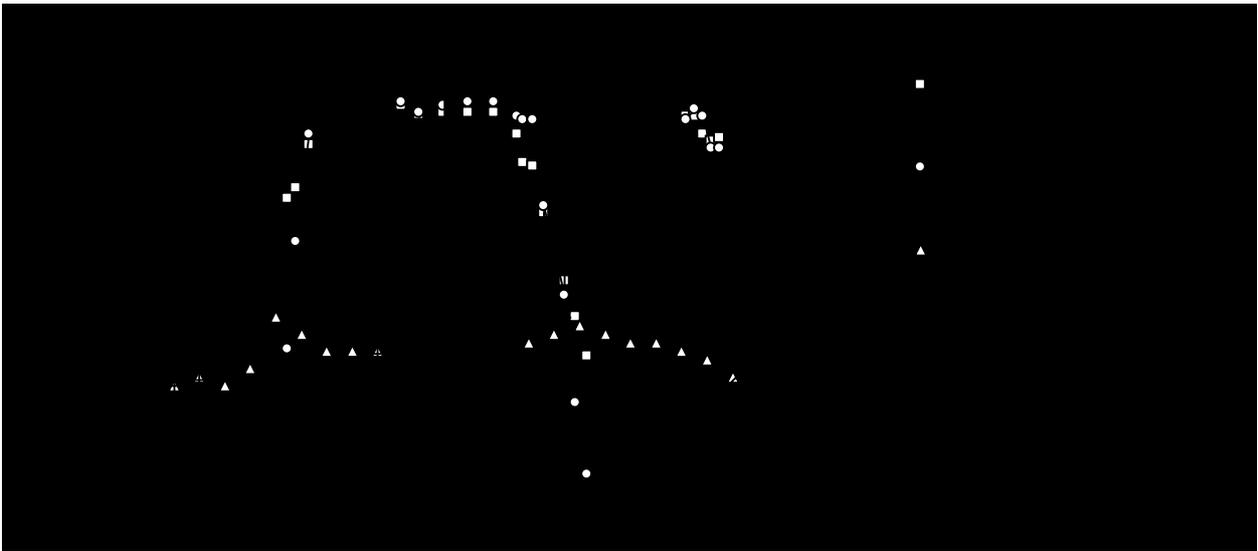


Figure 3.44 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur la parcelle n°4. ETP : station agro-météorologique de Marabá, potentiel hydrique

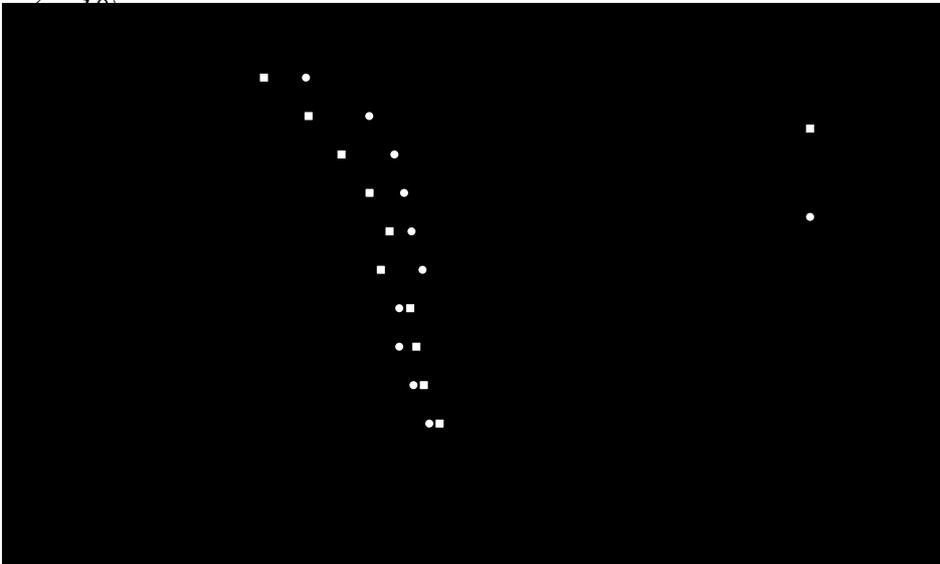


Figure 3.45 – Evolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°4 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation.



Figure 3.46 – Evolution du potentiel hydrique foliaire de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* cultivé en association en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) ($n=18$)

3.3.1.4. Évolution du potentiel hydrique de base

Évolution du potentiel hydrique en fonction de la saison

Comme en monoculture, le potentiel hydrique foliaire chez *B. brizantha* (mesuré entre 10:00 et 10:30) est toujours supérieur ou égal -0,7 MPa entre janvier et mai, puis atteint -1,9 MPa à la fin de la saison sèche (figure 3.44).

Chez *A. pintoï*, le potentiel hydrique foliaire (mesuré entre 10:30 et 11:00) est toujours supérieur ou égal -0,5 MPa au cours de la saison humide (figure 3.44). Ensuite, le potentiel hydrique descend à -2,9 MPa à la fin du mois d'août (figure 3.44). Les pluies du mois d'octobre permettent à *B. brizantha* et à *A. pintoï* de retrouver un potentiel hydrique foliaire supérieur à -1 MPa, et ce, grâce à une surface foliaire réduite et constituée de nouvelles feuilles (figure 3.44).

Évolution du potentiel hydrique à différentes heures de la journée au cours de la saison des pluies et de la saison sèche

En saison humide, le potentiel hydrique foliaire moyen chez *B. brizantha* est de -0,49 MPa entre 10:00 et 10:30 et s'abaisse significativement à -0,75 MPa entre 13:00 et 13:30. Chez *A. pintoï*, le potentiel hydrique foliaire moyen entre 10:30 et 11:00 est de -0,43 MPa et atteint -0,55 MPa entre 13:30 et 14:00 (différence significative).

En Saison sèche, Entre 10:00 et 10:30, le potentiel hydrique de *B. brizantha* descend de -0,5 MPa à -1,9 MPa (entre début juin et fin août). Entre 13:00 et 13:30, l'amplitude est plus importante puisque le potentiel hydrique varie de -0,7 MPa au début du mois de juin à -2,8 MPa à la fin du mois d'août (figure 3.50). Les amplitudes journalières (entre 10:00 et 13:30) sont d'environ 0,2 MPa au début du mois de juin et de 1,2 MPa à la fin du mois d'août.

Entre 10:30 et 11:00, le potentiel hydrique mesuré sur *A. pintoï* varie de -0,5 MPa à -3 MPa du début à la fin de la saison sèche. Entre 13:30 et 14:00, ces valeurs atteignent -0,5 MPa au début du mois de juin et -4 MPa à la fin du mois d'août (figure 3.50). L'amplitude journalière (entre 10:30 et 14:00) est quasiment nulle au début du mois de juin et elle atteint 1,2 MPa à la fin du mois d'août.

Évolution du potentiel hydrique foliaire en fonction du stock d'eau (0-10 cm)

Le potentiel hydrique foliaire décroît avec l'assèchement superficiel du sol. Tant que l'humidité volumique superficielle du sol reste supérieure à 15%, le potentiel hydrique foliaire de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* se maintient au dessus de -1 MPa (figure 3.46).

Lorsque l'humidité du sol s'abaisse de 15 à 10%, le potentiel hydrique foliaire de *B. brizantha* baisse de -0,7 à -1,5 MPa (figure 3.46). Pour *A. pintoï* lorsque l'humidité du sol s'abaisse de 15 à 10%, son potentiel hydrique foliaire passe de -0,9 à -2 MPa.

L'humidité volumique moyenne maximale mesurée est de 26% sur la parcelle n°4 du bloc C (le 6 juin 2006) pour un potentiel hydrique foliaire entre -0,5 MPa et -0,7 MPa pour *B. brizantha* et entre -0,5 MPa et -0,6 MPa pour *A. pintoï*. À l'opposé, l'humidité volumique moyenne minimale de 9,1% sur la parcelle n°4 du bloc B (le 13 Août 2006) correspond à un potentiel hydrique foliaire de -2,4 MPa pour *B. brizantha* et de -3 MPa pour *A. pintoï*.

La période de sécheresse enregistrée entre le 1^{er} décembre 2006 et le 8 janvier 2007 a eu peu d'effet sur le potentiel hydrique foliaire qui est resté élevé (-0,53 MPa pour *B. brizantha* et -0,47 MPa pour *A. pintoï*) (figure 3.44). Si le sol est relativement sec en surface, il reste humide (supérieur à 20%) au dessous de 30 cm (figure 3.45).

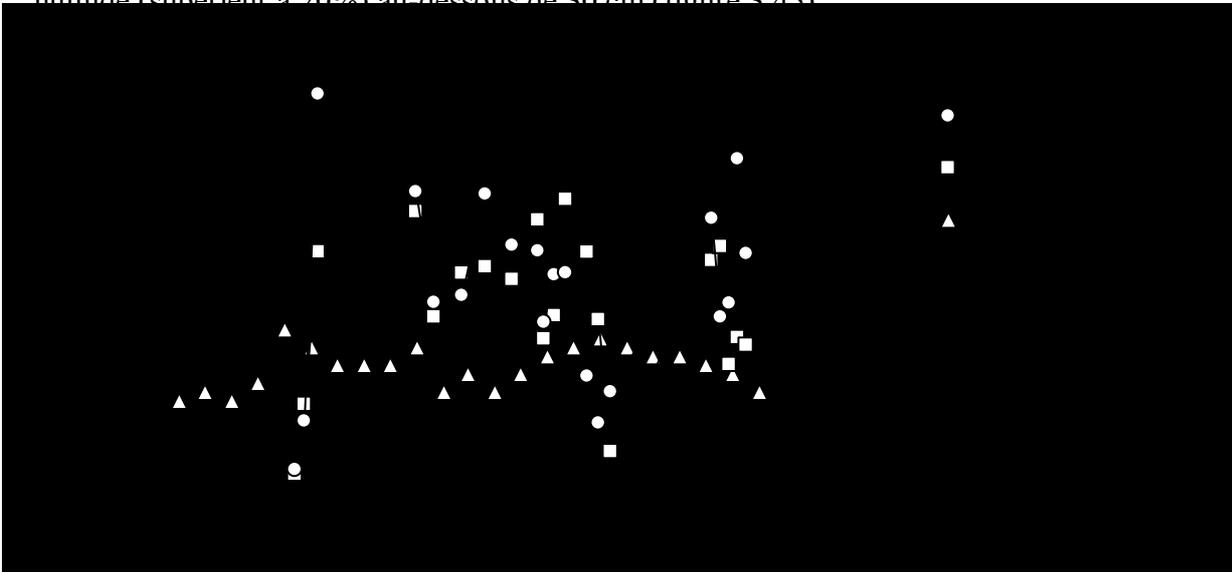


Figure 3.47 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (Gs entre 13:00 et 14:00) sur les parcelles n°4. ETP : station agro-météorologique de Marabá, Gs : n=18

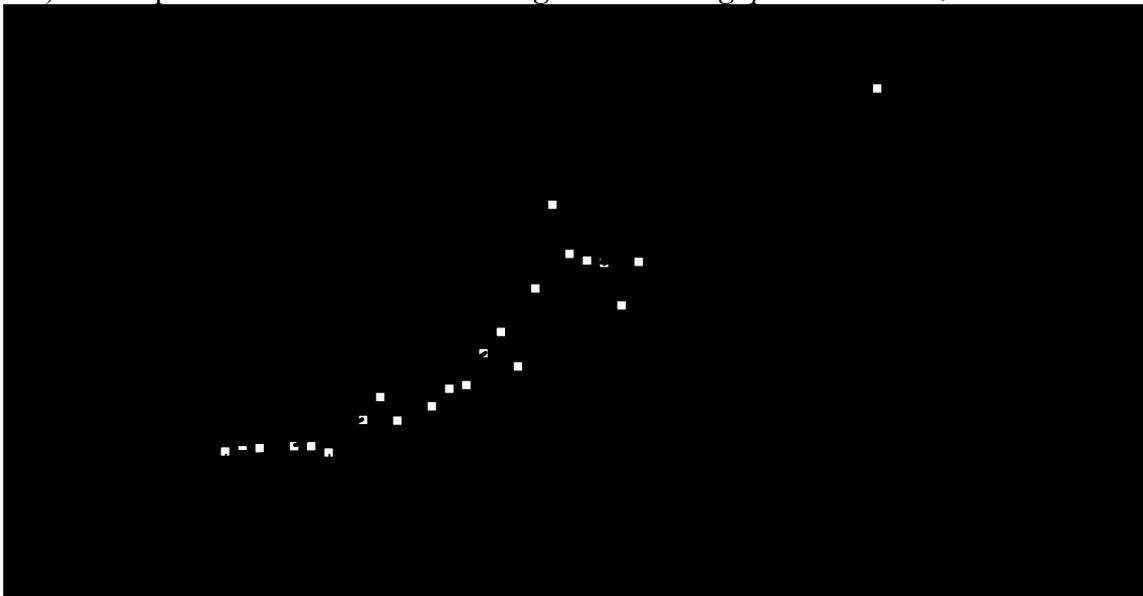


Figure 3.48 – Evolution de la conductance stomatique en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de *B. brizantha* et d'*A. pintoï*

3.3.1.5. Évolution de la conductance stomatique

Conductance stomatique en fonction de la saison

Tout au long de la saison humide, la conductance stomatique moyenne (mesurée entre 13:00 et 13:30) de *B. brizantha* se situe entre 230 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et 450 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en raison des variations climatiques brutales d'un jour à l'autre (vent, couverture nuageuse) qui induisent des variations de conductance (figure 3.47). Pour *A. pintoï*, la conductance stomatique moyenne (mesurée entre 13:30 et 14:00) varie de 210 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 330 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.47).

Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique

La conductance stomatique des feuilles (potentiel hydrique supérieur ou égal à -0,5 MPa) de *B. brizantha* est d'environ 350 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (tableau 3.10). Il n'y a pas de différences significatives avec la Gs moyenne mesurée entre -0,5 et -1 MPa (330 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Ensuite, la sécheresse provoque une diminution progressive de la conductance stomatique. La Gs moyenne baisse de façon significative à 210 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avec un Ψ_H , entre -1 et -1,5 MPa et à 100 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avec un Ψ_H , entre -1,5 et -2 MPa. Enfin, *B. brizantha* subit une baisse importante de sa Gs en dessous de -2 MPa avec 30 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour un Ψ_H entre -2 et -2,5 MPa et 20 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour un Ψ_H inférieur à -2,5 MPa (figure 3.48 et tableau 3.10).

Pour *A. pintoï*, la conductance stomatique foliaire (potentiel hydrique supérieur ou égal à -1 MPa) est de 290 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (tableau 3.10). Il n'y a pas de différences significative tant que le potentiel hydrique reste supérieur à -1,5 MPa. Ensuite, la sécheresse provoque une diminution progressive de la conductance stomatique à 180 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avec un Ψ_H entre -1,5 et -2 MPa. Enfin, la conductance stomatique subit une forte baisse avec 70 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour un Ψ_H entre -2 et -2,5 MPa et 60 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour un Ψ_H inférieur à -2,5 MPa (figure 3.48 et tableau 3.10).

Ensuite, le retour des précipitations (à partir du mois d'octobre) permettent à *B. brizantha* et à *A. pintoï* de retrouver une conductance comparable à celles de la période humide (figure 3.47).

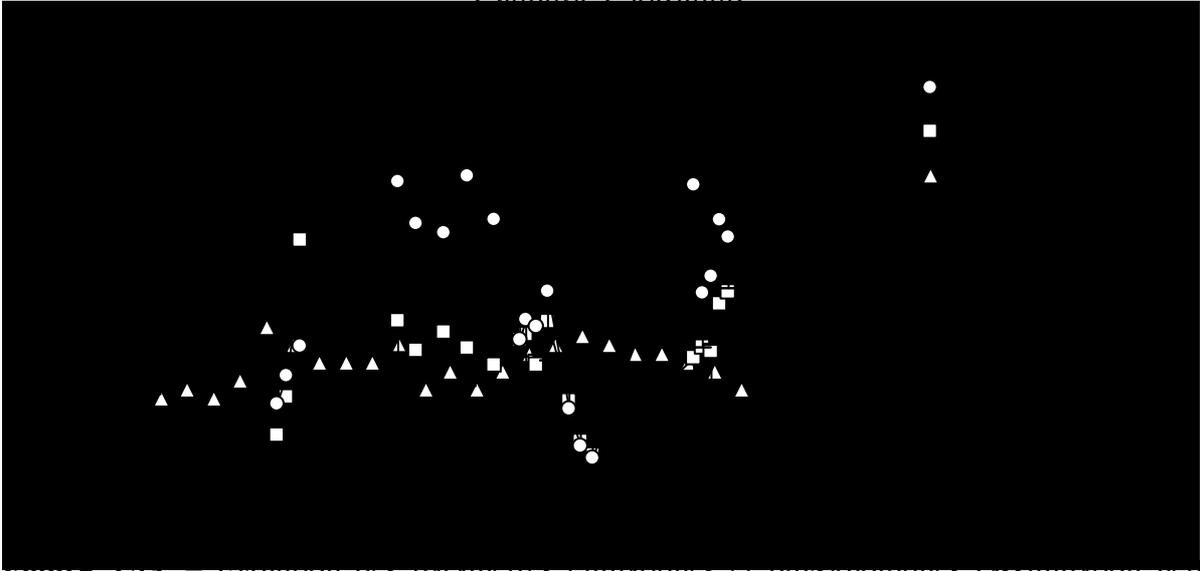


Figure 3.49. – Evolution des paramètres climatiques et physiologiques (assimilation nette entre 13:00 et 14:00) sur les parcelles n° 4. ETP : station agro-météorologique de Marabá

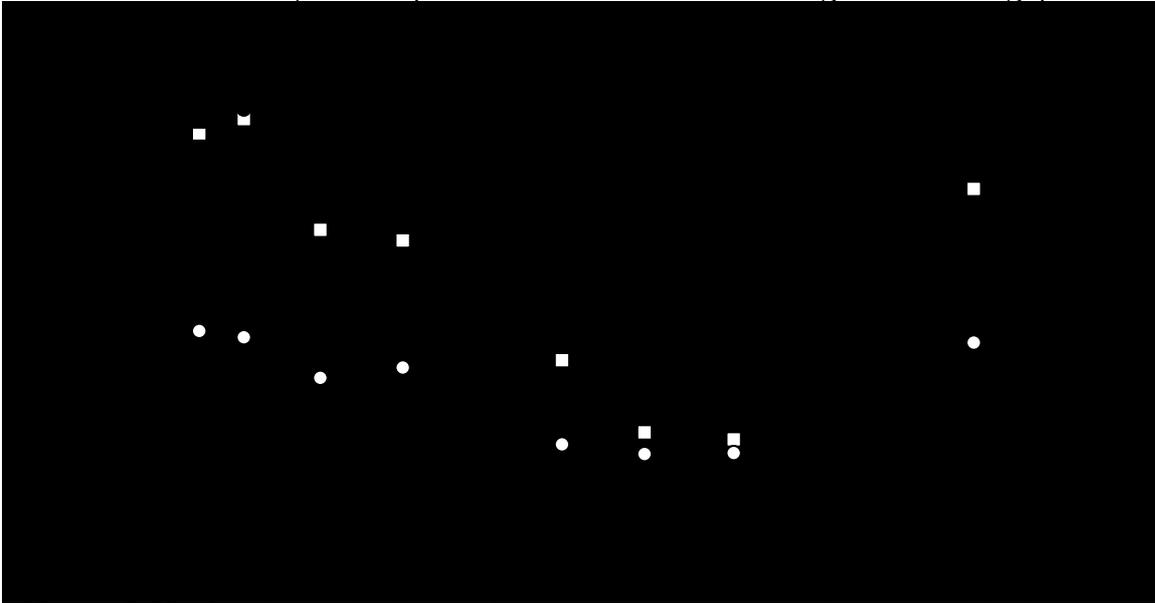


Figure 3.50– Evolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen de *B. brizantha* (13:00-13:30) et d'*A. pintoi* (13:30-14:00) au cours de la saison sèche ($n=18$)

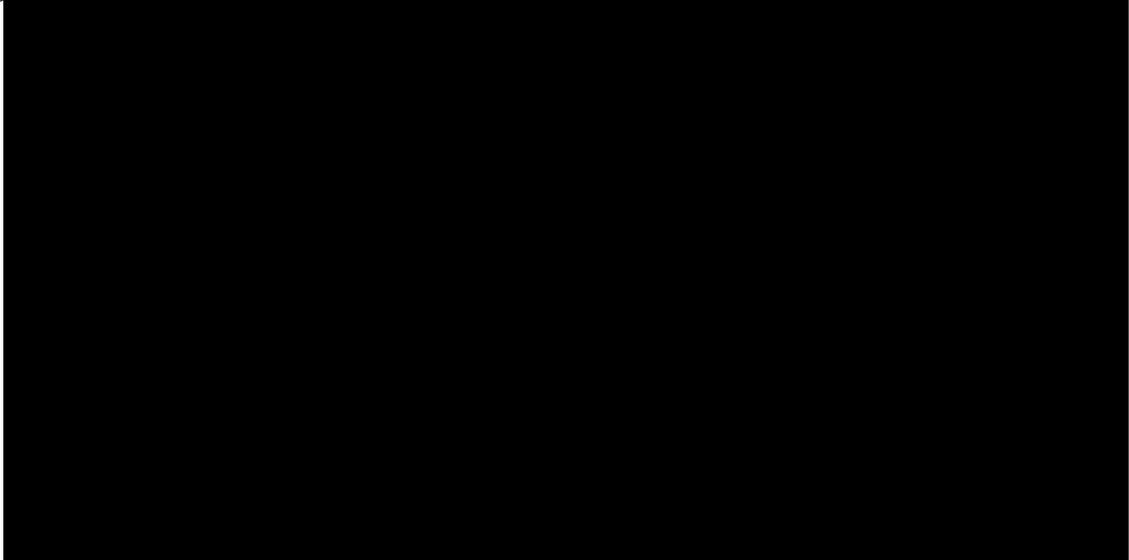


Figure 3.51 – Evolution de l'assimilation nette en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de *B. brizantha* et d'*A. pintoi*

3.3.1.6. Évolution de l'assimilation

Concernant *B. brizantha*, l'assimilation nette de CO₂ augmente significativement de 22 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 27 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre 10:00 et 13:30. Pour *A. pintoï*, l'assimilation augmente significativement de 9,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 12 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre 10:30 et 14:00. Les variations de potentiel hydrique ne sont pas significatives pour les deux espèces en association. *B. brizantha* et *A. pintoï* ne montrent pas de signe de stress hydrique au cours d'une journée, ni par rapport au potentiel hydrique, ni par rapport à l'assimilation de CO₂. Au cours de la saison humide, l'assimilation se maintient entre 20 et 25 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ chez *B. brizantha* et entre 6 et 12 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ chez *A. pintoï* (figure 3.49).

Au moment de la saison sèche, un décalage dans le temps se distingue entre une baisse anticipée de l'assimilation par rapport au potentiel hydrique foliaire chez les deux espèces (figure 3.50). En milieu de journée, l'assimilation baisse dès la mi-juin alors que le potentiel hydrique commence à baisser 30 jours après l'arrêt des pluies (début juillet) (figure 3.50 et 3.51). En-dessous de -2 MPa (première moitié du mois d'août), l'assimilation de *B. brizantha* a baissée d'environ 80% (5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (figure 3.51).

Chez *A. pintoï*, l'assimilation est d'environ 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en début de saison sèche, mais elle baisse de moitié (environ 5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en) trois semaines seulement après l'arrêt des pluies (figure 3.50). En même temps, le potentiel hydrique se maintient à une valeur élevée (supérieur à -1 MPa), ensuite il baisse régulièrement jusqu'à -3,5 MPa à la mi-août. L'assimilation d'*A. pintoï* s'arrête lorsque le potentiel hydrique atteint environ -2 MPa (vers le 20 juillet) (figure 3.50 et 3.51).

3.3.1.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau (WUE.10⁻⁶)

Chez *B. brizantha*, le WUE se maintient au alentour de 65 lorsque le potentiel hydrique est supérieur à -1 MPa, il baisse ensuite régulièrement à 55, 40 puis 30 pour des Ψ_H de -1,5, -2 et -2,5 MPa (figure 3.52). Chez *A. pintoï*, le WUE est inférieur à *B. brizantha* mais il augmente de 35 à 45 quand le Ψ_H baisse de -0,4 MPa à -1 MPa. Ensuite le WUE baisse régulièrement à 20 pour un Ψ_H de -2 MPa et proche de zéro pour un Ψ_H de -2,5 MPa (figure 3.52).

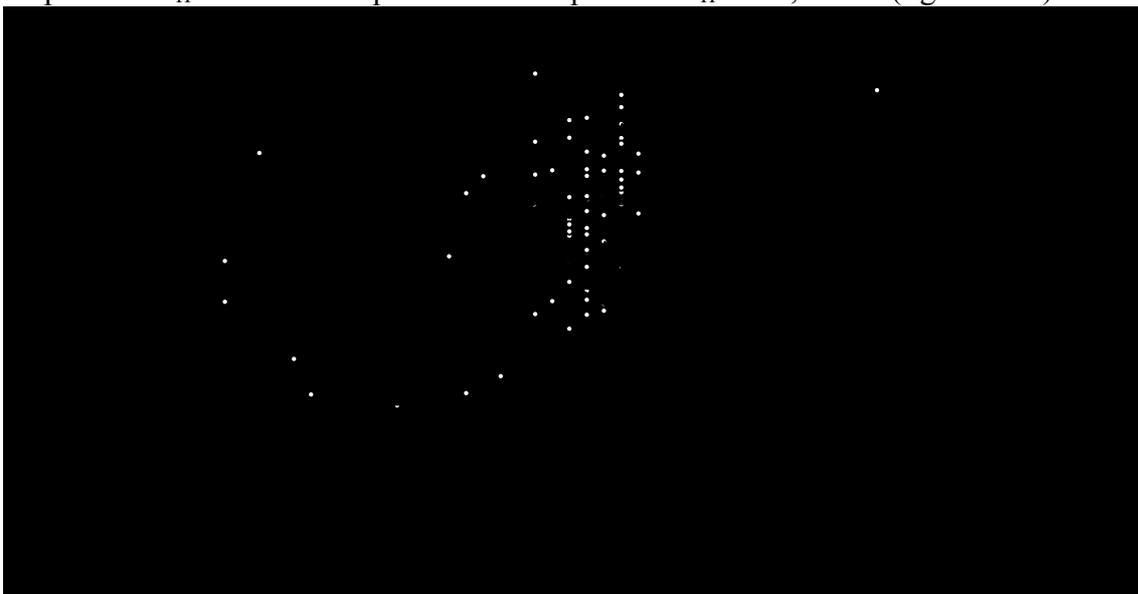


Figure 3.52 – Evolution du WUE (10^{-6}) en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* ($n=6$)

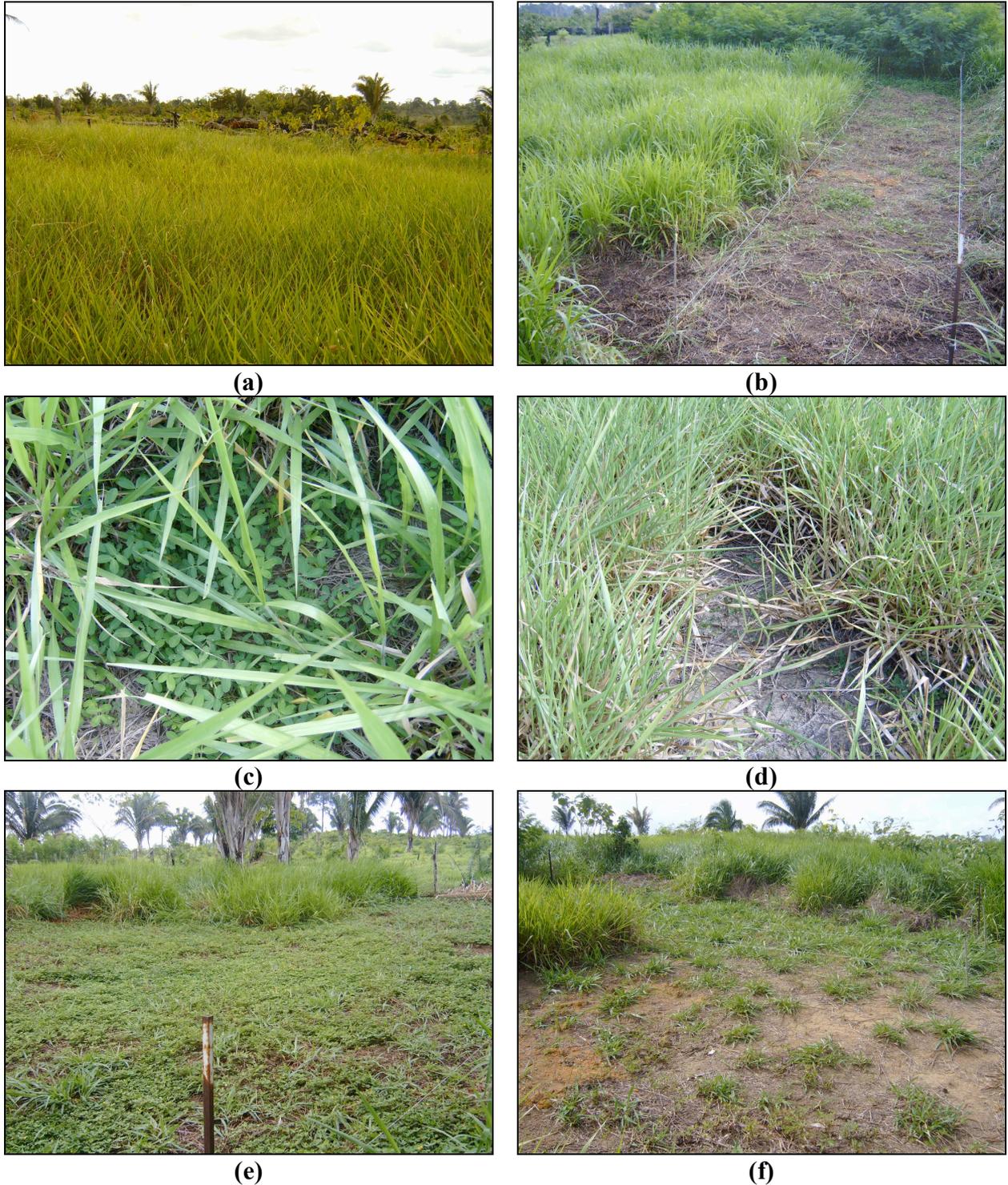


Figure 3.53 – Parcelles n°4 composées de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* en association

- (a) : Parcelle n°4 du bloc B en début de saison sèche
- (b) : Parcelle n°4 du bloc A en début de saison des pluies
- (c) : *A. pintoï* sous *B. brizantha*, parcelle n°4 du bloc B
- (d) : Sol nu sous *B. brizantha*, parcelle n°4 du bloc A
- (e) : Reprise après une coupe de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* sur la parcelle n°4 du bloc C
- (f) : Reprise après une coupe de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* sur la parcelle n°4 du bloc A

3.3.1.8. Évolution de la morphologie et conclusion

Évolution morphologique de *B. brizantha*

Au cours de la saison sèche, *B. brizantha* évolue de la même manière que lorsqu'il est cultivé seul, il diminue sa biomasse par rapport à la saison des pluies, ses feuilles se plient début juillet, s'enroulent début août et les chaumes se dessèchent.

Évolution morphologique d'*A. pintoï*

La biomasse d'*A. pintoï* est fortement affectée par la présence de *B. brizantha* (figure 3.53a, b, d, f), c'est le cas des parcelles n°4 des bloc A et B. Parfois *A. pintoï* est mieux représenté, comme sur la parcelle n°4 du bloc C (figure 3.53e), mais il éprouve généralement quelques difficultés à s'imposer sous *B. brizantha*. Enfin, *A. pintoï* montre les mêmes signes de déshydratation au cours de la saison sèche que lorsqu'il est cultivé seul.

Évolution physiologique de *B. brizantha*

La conductance stomatique et l'assimilation nette ne présentent pas des résultats avec des différences significatives entre *B. brizantha* cultivé seul et *B. brizantha* associé à *A. pintoï*. En association avec *A. pintoï*, le potentiel hydrique de -2 MPa de *B. brizantha* est atteint plus précocement (environ 2 semaines) que lorsqu'il est cultivé seul. Il subit donc une concurrence forte pour l'approvisionnement en eau. L'abaissement du potentiel hydrique suit l'assèchement de l'horizon superficiel. De fait, du début à la fin de la saison sèche, la partie superficielle (0-10) du sol est significativement plus sèche sur les parcelles n°4 par rapport aux parcelles n°13. L'évolution est biphasique avec une stabilité du potentiel hydrique pour des humidités volumiques supérieures à 20%. Ensuite, lorsque l'humidité s'abaisse de 20 à 10%, le potentiel hydrique diminue linéairement de -1,3 à -1,9 MPa. *B. brizantha* montre une baisse absolue de l'activité photosynthétique plus précoce que lorsqu'il est cultivé seul, puisqu'entre -1 et -1,5 MPa, on enregistre déjà une conductance stomatique de 213 mmol.m⁻².s⁻¹ et une assimilation nette de 14,7 μmol.m⁻².s⁻¹ (tableau 3.9). Par contre son efficacité n'est pas affecté (WUE=65). Comme en monoculture, quand *B. brizantha* est associé à *A. pintoï* il n'assimile plus lorsque son potentiel hydrique est inférieur à -2 MPa (figure 3.51). Les feuilles entrent alors en phase de respiration et survie sur les réserves accumulées. En fin de saison sèche, *B. brizantha* atteint -2,8 MPa lorsqu'il est associé à *A. pintoï*. L'aptitude de *B. brizantha* à supporter la sécheresse n'est pas affectée par la présence d'*A. pintoï*.

Évolution morphologique d'*A. pintoï*

Au cours de la saison humide ($\Psi_H > -1$ MPa), *A. pintoï* présente une conductance stomatique de 340 mmol.m⁻².s⁻¹, une assimilation de 10,2 μmol.m⁻².s⁻¹ et une efficacité instantanée de l'eau d'environ 40 (tableau 3.9). Au cours de la saison sèche, lorsque le potentiel hydrique se situe entre -2 et -2,5 MPa, la conductance stomatique tombe à 72 mmol.m⁻².s⁻¹, son assimilation et son efficacité sont nulles. *A. pintoï* atteint un potentiel hydrique de -2 MPa à la même période de la saison sèche que lorsqu'il est cultivé seul, malgré la concurrence pour l'approvisionnement en eau. L'abaissement du potentiel hydrique suit l'assèchement de l'horizon superficiel de façon biphasique avec une stabilité du potentiel hydrique pour des humidités volumiques supérieures à 15%. Ensuite, lorsque l'humidité s'abaisse au-dessous de 15%, le potentiel hydrique diminue brutalement de façon linéaire de -0,5 à -2,5 MPa. *A. pintoï*

montre une baisse régulière de la photosynthèse en relation avec l'abaissement du potentiel hydrique qui se maintient jusqu'à -2 MPa (figure 3.51 et tableau 3.9). Tout comme *B. brizantha*, *A. pintoï* désynchronise le mouvement de fermeture stomatique avec l'arrêt de la pluviométrie. En fin de saison sèche et dans les deux situations culturales, *A. pintoï* atteint -4 MPa.

Tableau 3.9 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* associés à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. Des lettres différentes indiquent des variations significatives

Potentiel hydrique (MPa)	Gs (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)		A (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)		WUE (10 ⁻⁶)	
Saison humide	<i>B. b.</i>	<i>A. p.</i>	<i>B. b.</i>	<i>A. p.</i>	<i>B. b.</i>	<i>A. p.</i>
Ψ _H ≥ -1	330 _a	337 _a	20,4 _a	10,2 _a	63,9	38,9
-1 > Ψ _H ≥ -1,5	213 _b	286 _a	14,7 _b	5,9 _{bc}	76,2	30,2
Saison sèche						
-1,5 > Ψ _H ≥ -2	102 _c	185 _b	2,2 _c	4,5 _c	39,7	27,7
-2 > Ψ _H ≥ -2,5	33 _d	72 _c	2,6 _c	-0,1 _d	10,7	4,1
-2,5 > Ψ _H	19 _d	61 _c	0,5 _d	-0,7 _d	18,3	-

3.3.2. *Brachiaria brizantha* et *Leucaena leucocephala* associés: parcelles n°2

3.3.1.1. Évolution du PAR (annexe 4c)

Au-dessus du couvert végétal, le PAR varie de la manière que sur les parcelles en monoculture, avec un maximum entre 13:00 et 15:00. Sous *L. leucocephala*, les valeurs du PAR correspondent à une forte interception du rayonnement incident (entre 70 et 80%) mais les variations au cours de la journée sont corrélées à celle du PAR au-dessus du couvert. Les variations saisonnières du PAR sous couvert sont élevées (de 120 à 620 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) car liées à la réduction de surface foliaire de *L. leucocephala* au cours des périodes de sécheresse.

3.3.2.3. Évolution du stock d'eau dans le sol

Évolution du stock d'eau dans le sol au cours de la saison sèche

Entre les blocs A, B et C des parcelles n°2, des différences significative des teneurs en eau volumique du sol (0-10 cm) s'observent en début de saison sèche lorsque les variabilités structurales et texturales du sol jouent un rôle important (annexe 6 e et figure 3.54). C'est la même situation que nous rencontré pour les parcelles n°4. Ensuite, aucune différence significative n'est enregistrée entre les blocs avec l'assèchement général de la surface du sol au milieu et en fin de saison sèche. Le sol s'assèche en surface sous *B. brizantha* et *L. leucocephala* entre le début du mois de juin avec une teneur en eau moyenne d'environ 20% et le milieu du mois d'août avec une teneur en eau moyenne d'environ 8% (

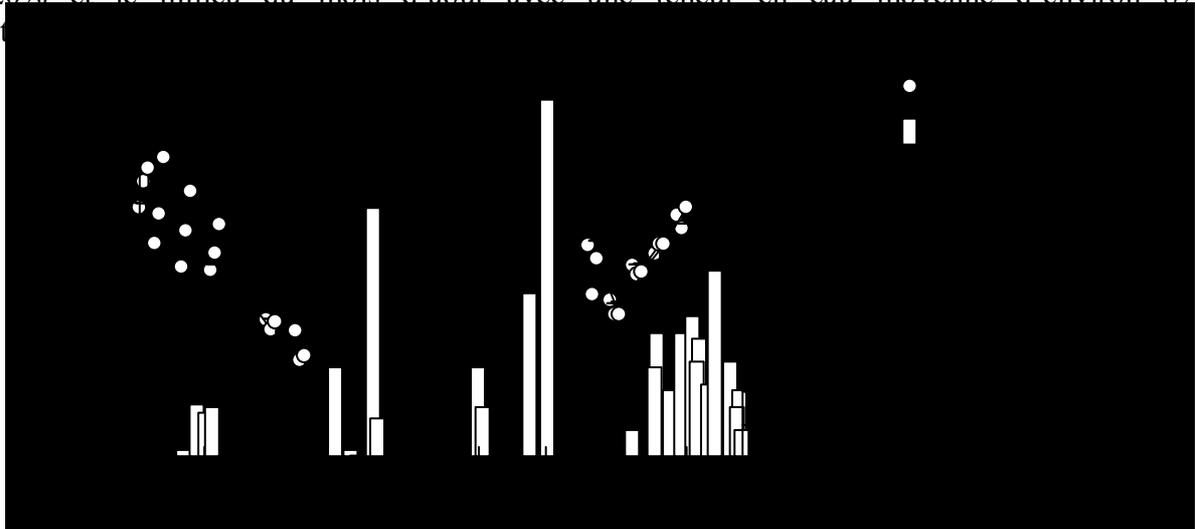


Figure 3.54 – Evolution de la teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°2 au cours des missions MB-C et MB-D ($n=16$)

Tableau 3.10 – Teneur en eau volumique (%) du sol (0-10 cm) des parcelles n°2 à différentes périodes de la saison sèche

Bloc	Mois	Juin	Juillet	Août	$\Delta\%$
Bloc A		18,9 \pm 1,8	14,1 \pm 1,5	9,6 \pm 1,1	9,3
Bloc B		20,8 \pm 1,6	15,4 \pm 0,8	7,4 \pm 1,7	13,4
Bloc C		21,8 \pm 2,4	17,6 \pm 1,3	7,7 \pm 1,1	14,1

Date de mesure du bloc A : 2 juin, 4 juillet et 11 août

Date de mesure du bloc B : 4 juin, 6 juillet et 13 août

Date de mesure du bloc C : 6 juin, 9 juillet et 15 août

Évolution du stock d'eau dans le sol (0-10 cm et 0-1 m) au début de la saison humide (réhydratation).

Comme sur les autres parcelles, il n'y a eu qu'une pluie de 63 mm le 1^{er} décembre et aucune précipitation jusqu'au 8 janvier (figure 3.54).

Seul le bloc B lors des mesures MB-D1 est significativement différent des autres blocs. Nous n'avons enregistré aucune différence significative entre les résultats des 3 blocs pour les autres périodes de mesures (figure 3.54).

Entre le 21 et le 31 décembre la partie superficielle (0-10 cm) du sol s'est asséché significativement de 13,9% d'humidité volumique à 11,3% (figure 3.54). La reprise des pluies entre le 31 décembre et le 10 janvier a humidifié significativement le sol de 11,3% à 14,2% (figure 3.54). Entre la mi-janvier et la fin janvier, l'humidité du sol passe de 14% à 18,4% (figure 3.54). Le sol est alors proche du maximum de sa RU (figure 3.55). Malgré le déficit pluviométrique de 40 mm en janvier, l'humidité volumique superficielle du sol a augmenté de plus de 60%.

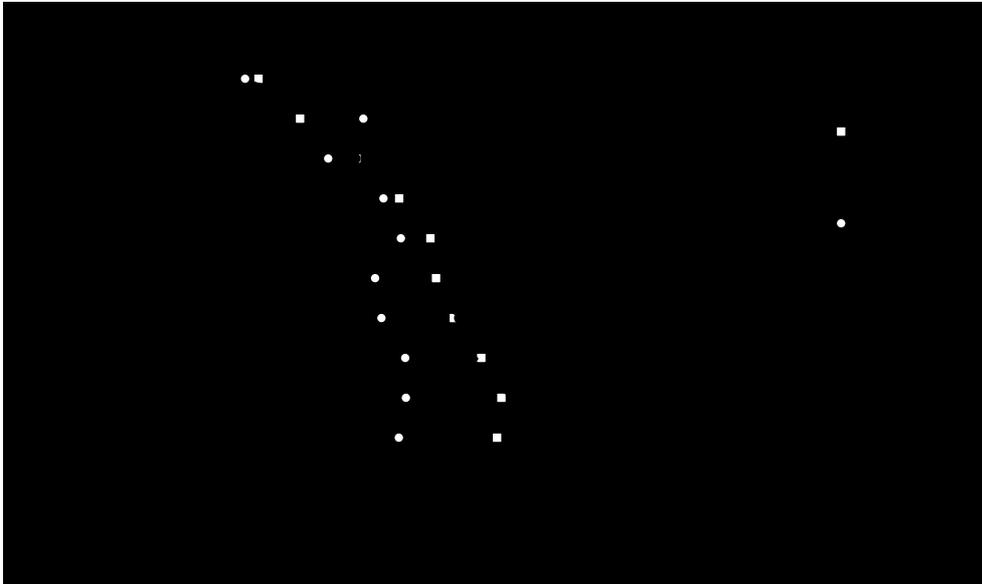


Figure 3.55 – Evolution de l'humidité massique moyenne des parcelles n°2 dans un profil 0-1 m au cours de la réhydratation

3.3.2.4. Évolution du potentiel hydrique de base

Évolution du potentiel hydrique en fonction de la saison

La mesure des potentiels hydriques permet de déceler des effets de compétition pour l'absorption de l'eau dans les horizons du sol. Pendant la saison humide, le potentiel hydrique foliaire moyen de *B. brizantha* est de -0,47 MPa en fin de matinée puis diminue significativement à -0,63 MPa à 14:30. Le potentiel hydrique atteint -2,3 MPa en fin de saison sèche (figure 3.56). À partir du mois d'octobre et malgré le déficit pluviométrique continu entre les mois de juin 2006 et janvier 2007, la faible surface foliaire constituée de nouveaux folioles permet le retour à un potentiel hydrique foliaire supérieur à -1 MPa (figure 3.56).

Au cours la saison des pluies, le potentiel hydrique foliaire de *L. leucocephala* en fin de matinée est toujours supérieur ou égal -0,6 MPa (figure 3.56). Le potentiel hydrique foliaire moyen à 11:00 est de -0,5 MPa, il diminue significativement à -0,75 MPa en début d'après-midi. En fin de saison sèche, le potentiel hydrique atteint -3,2 MPa (figure 3.56). À partir du mois d'octobre et malgré le déficit pluviométrique continu entre les mois de juin 2006 et janvier 2007, la faible surface foliaire composée de nouveaux folioles permet le retour à un potentiel hydrique foliaire supérieur à -1,1 MPa, de la même manière que pour *B. brizantha* (figure 3,56).

En saison des pluies, les différences entre les espèces cultivées ne sont pas significatives

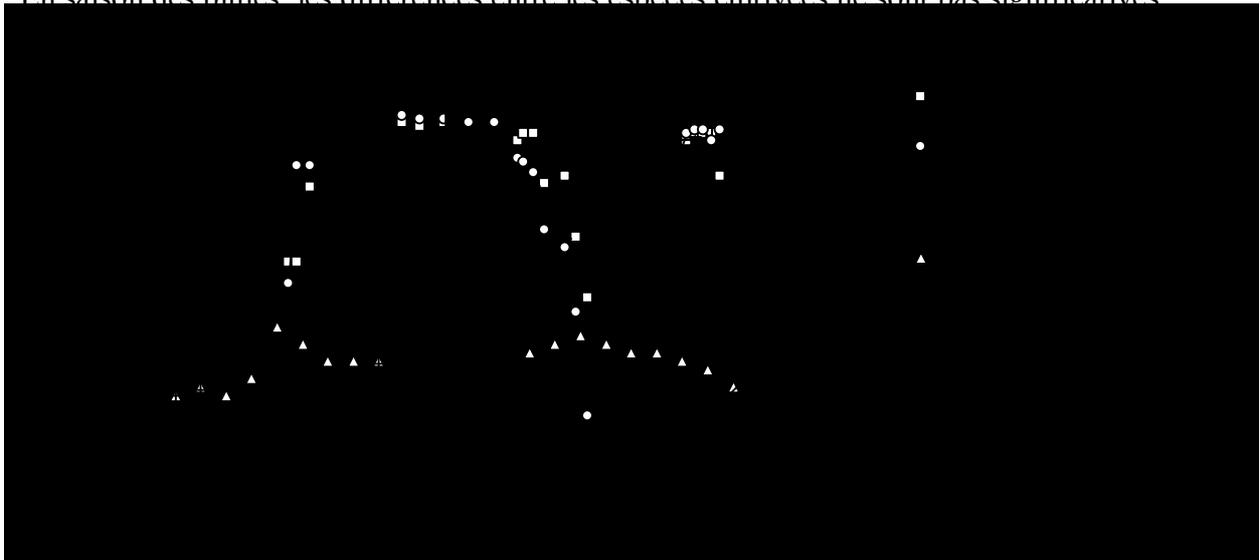


Figure 3.56 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (potentiel hydrique foliaire) sur les parcelles n°2. ETP : station agro-météorologique de Marabá (n=18)

Évolution du potentiel hydrique foliaire en fonction du stock d'eau (0-10 cm)

Le potentiel hydrique foliaire décroît avec l'assèchement du sol en surface. Lorsque l'humidité volumique superficielle du sol est supérieure à 15%, le potentiel hydrique foliaire moyen de *B. brizantha* est de -0,82 MPa et celui de *L. leucocephala* est de -0,83 MPa (figure 3.57).

Lorsque l'humidité du sol se trouve entre 10 et 15%, le potentiel hydrique foliaire moyen de *B. brizantha* est de -0,7 MPa et celui de *L. leucocephala* est de -0,96 MPa. Cette différence

peut traduire une variabilité entre espèces sur leur capacité d'extraction de l'eau des zones profondes.

Une seule mesure (8 répétitions) de l'humidité volumique du sol a été réalisée sur chaque parcelle alors que le potentiel hydrique varie fortement au cours de la journée.

En fin de saison des pluies, l'humidité volumique moyenne maximale est de 22,6% sur la parcelle 2 du bloc C et les potentiels hydriques foliaires varient entre -0,8 MPa et -1 MPa pour *B. brizantha* et entre -0,6 MPa et -0,9 MPa pour *L. leucocephala*.

En fin de saison sèche, l'humidité volumique moyenne minimale est de 7,4% sur la parcelle 2 du bloc C et les potentiels hydriques foliaires varient entre -1,9 MPa et -2,1 MPa pour *B. brizantha* et entre -1,5 MPa et -2,1 MPa pour *L. leucocephala*.

Au cours de la petite période sans pluie entre le 2 décembre et le 8 janvier, l'humidité volumique du sol en surface (0-10 cm) est de 11,4% à la fin du mois de décembre alors que le potentiel hydrique foliaire reste élevé (-0,57 MPa pour *B. brizantha* et -0,6 MPa pour *L. leucocephala*). Si la réserve hydrique du sol est épuisée en surface, il reste suffisamment d'eau dans les couches profondes au-dessous de 30 cm, qui est exporté par 20% de la biomasse racinaire (figure 3.55). Nous avons vu que des différences significatives avaient été observées au niveau de la surface du sol (0-10 cm) au cours de ces 40 jours (entre le 20 décembre et le 30 janvier) lié à la répartition des précipitations.



Figure 3.57 – Evolution du potentiel hydrique foliaire de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* cultivé en association en fonction de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) ($n=16$)

3.3.2.5. Évolution de la conductance stomatique

Conductance stomatique en fonction de la saison

Tout au long de la saison humide, la conductance stomatique moyenne en milieu de journée varie de 135 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 400 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ chez *B. brizantha* en raison des variations climatiques d'un jour à l'autre (vent, couverture nuageuse) qui se répercutent sur la conductance (figure 3.58).

Pour *L. leucocephala*, la conductance stomatique moyenne en milieu de journée varie de 140 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 500 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.58)

La fermeture stomatique induit une diminution progressive de la conductance à cause d'une diminution de la RU (figure 3.57). Enfin, le retour des précipitations (à partir du mois d'octobre) permettent à *B. brizantha* et à *L. leucocephala* de retrouver une conductance élevée (figure 3.58)

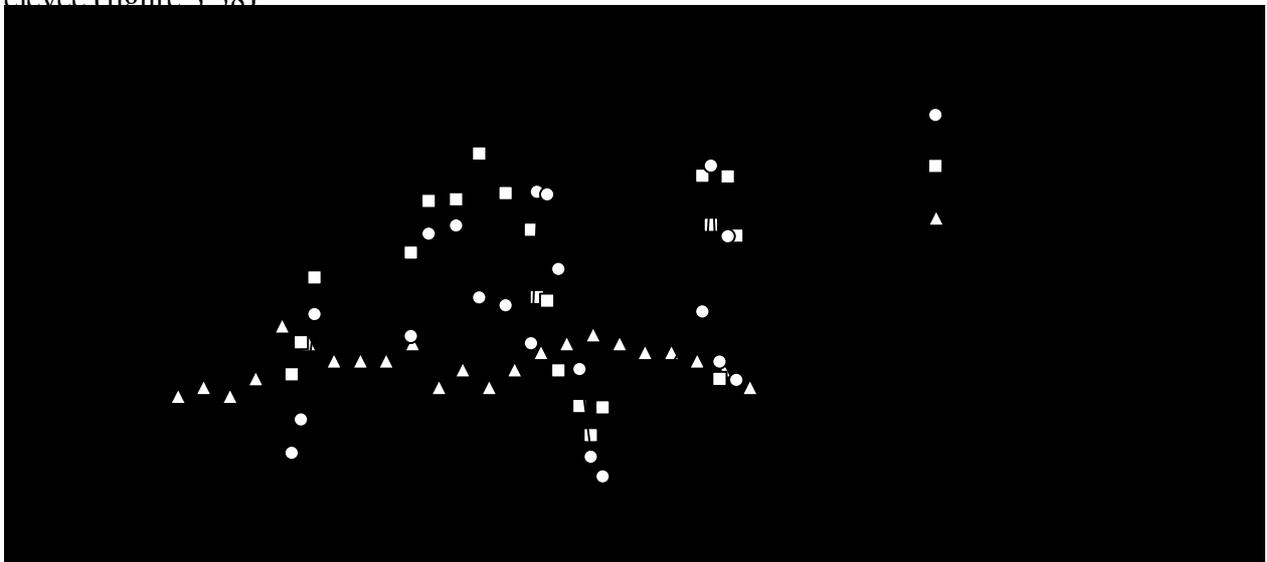


Figure 3.58 – Évolution des paramètres climatiques et physiologiques (G_s entre 11:30 et 12:00 pour *B. brizantha* ; 11:00 et 11:30 pour *L. leucocephala*) sur les parcelles n°2. ETP : station agro-météorologique de Marabá ($n=18$)

Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique

La valeur moyenne de la conductance stomatique des folioles de plantes hydratées (potentiel hydrique supérieur ou égal à -0,5 MPa) de *B. brizantha* est d'environ 300 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.59). Il n'y a pas de différences significatives avec la conductance moyenne mesurée entre -0,5 et -1 MPa (340 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Ensuite, la conductance s'abaisse à 150 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ lorsque le potentiel hydrique descend entre -1 et -1,5 MPa (figure 3.59). Ensuite, la sécheresse provoque une baisse importante de la conductance à 70 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avec un potentiel hydrique entre -1,5 et -2 MPa et 50 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en dessous de -2 MPa (figure 3.59 et tableau 3.11).

La valeur moyenne de la conductance stomatique foliaire en saison humide (potentiel hydrique supérieur ou égal à -0,5 MPa) de *L. leucocephala* est d'environ de 340 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure 3.59). Il y a une augmentation significative de la conductance mesurée entre -0,5 et -1 MPa (environ 380 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Ensuite, la sécheresse provoque une diminution

progressive de la conductance stomatique qui s'abaisse à $190 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avec un potentiel hydrique entre -1 et -1,5 MPa et atteint $65 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour un potentiel hydrique compris entre -1,5 et -2 MPa. Enfin, dessous de -2,5 MPa, la conductance est d'environ $21 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ce qui correspond essentiellement à la transpiration cuticulaire (figure 3.59 et tabl

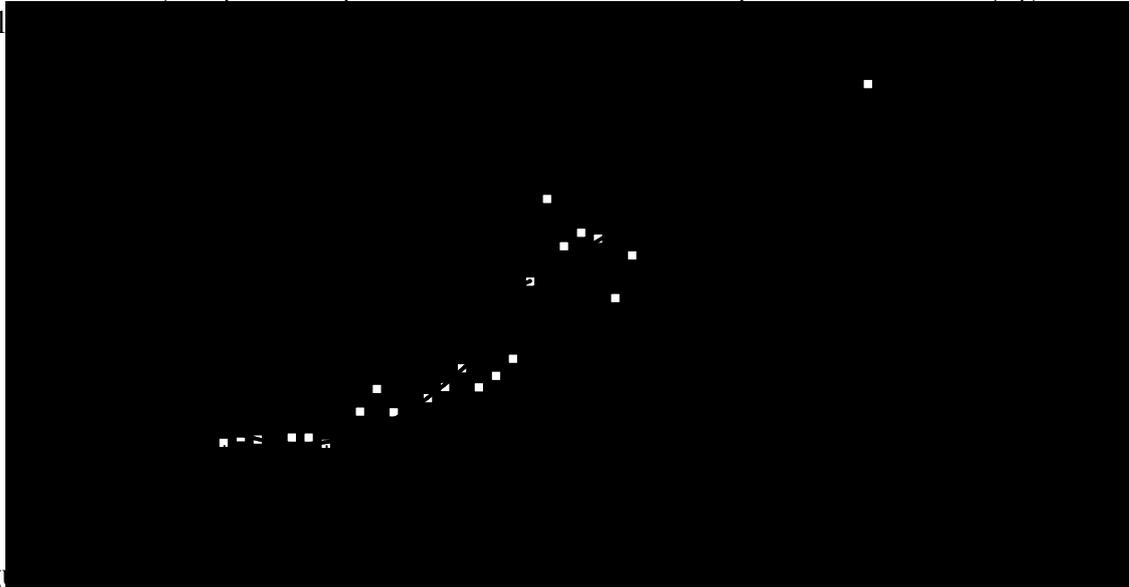


Fig. 3.59 – Evolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* ($n=6$)

3.3.2.6. Évolution de l'assimilation

Au cours de la saison humide

Pour *B. brizantha*, l'assimilation nette de CO_2 augmente significativement de $11 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en fin de matinée à $13,5 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en milieu de journée. Pour *L. leucocephala*, l'assimilation d'environ $18 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ne varie pas de façon significative entre 11:00 et

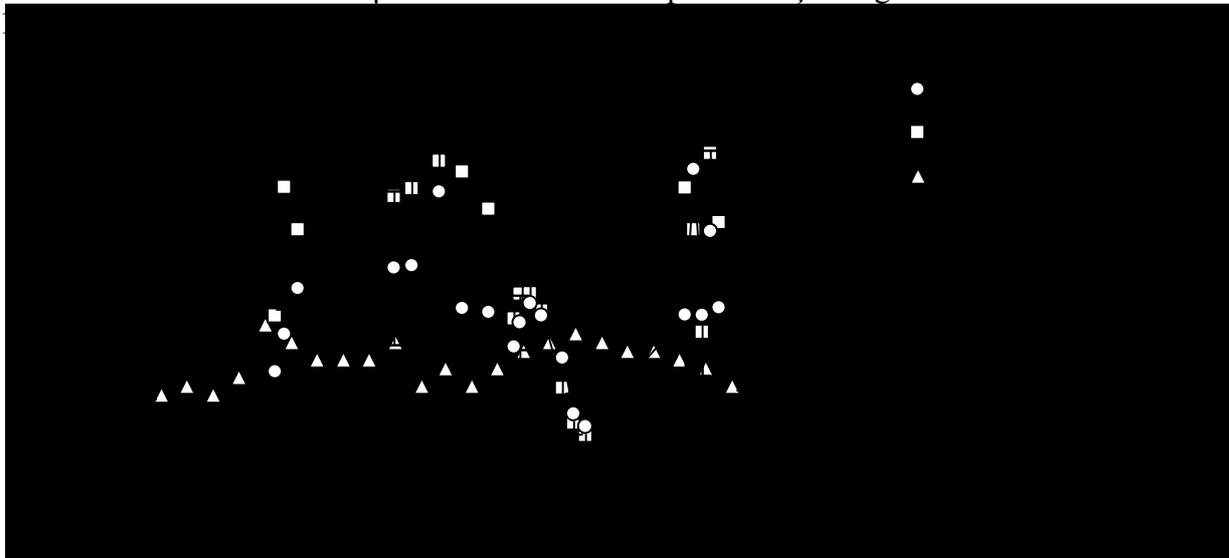


Figure 3.60 – Evolution des paramètres climatiques et physiologiques (assimilation nette 11:30-12:00 pour *B. brizantha* et 11:00-11:30 pour *L. leucocephala*) sur les parcelles n°2. ETP : station agro-météorologique de Marabá ($n=18$)

Au cours de la saison humide, *B. brizantha* et *L. leucocephala* ne présentent pas de signe de stress hydrique. La variation d'assimilation de *B. brizantha* traduit la sensibilité à l'intensité

lumineuse de cette espèce C_4 alors que *L. leucocephala* (espèce C_3) est en éclairage saturant. L'ombrage de *L. leucocephala* réduit les capacités d'assimilation de la plante C_4 qui assimile alors moins que la C_3 (figure 3.60). La compétition pour la lumière modifie donc les potentialités de production de *B. brizantha*.

Au cours de la saison sèche

La figure 3.61 montre des différences d'assimilation entre les deux espèces C_3 et C_4 . On notera que l'assimilation se réduit au cours de la saison sèche. La baisse d'assimilation chez *B. brizantha* commence un mois après l'arrêt des pluies au moment où le potentiel hydrique est de -1,5 MPa (figures 3.61 et 3.62). *L. leucocephala* réagit différemment puisque son assimilation baisse dès l'arrêt des pluies et à partir d'un potentiel hydrique de -1 MPa. Les plantes sont sur leurs réserves à la fin de la saison sèche lorsque le potentiel hydrique est inférieur à -2 MPa. L'évolution des potentiels hydriques montre que *B. brizantha* et *L. leucocephala* exploitent de la même façon le profil hydrique que lorsqu'ils sont cultivés. *B. brizantha* atteint entre -2 et -2,5 MPa et *L. leucocephala* atteint -3 MPa en fin de saison sèche.

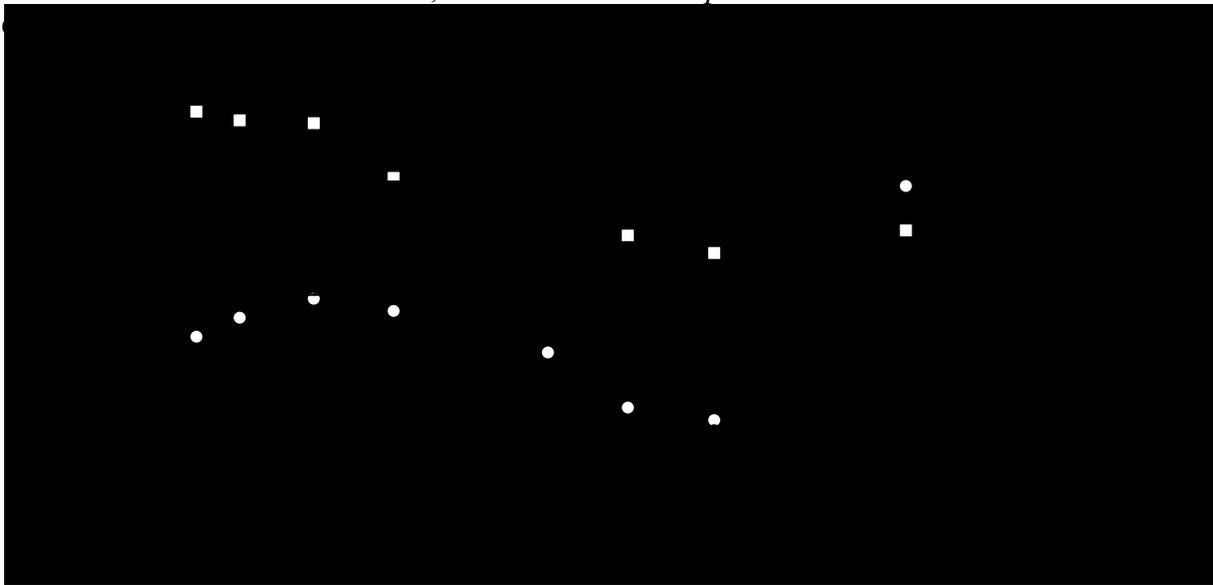


Figure 3.61 – Évolution de l'assimilation nette moyenne et du potentiel hydrique moyen de *B. brizantha* (11:30-12:00) et de *L. leucocephala* (11:00-11:30) au cours de la saison sèche ($n=18$)

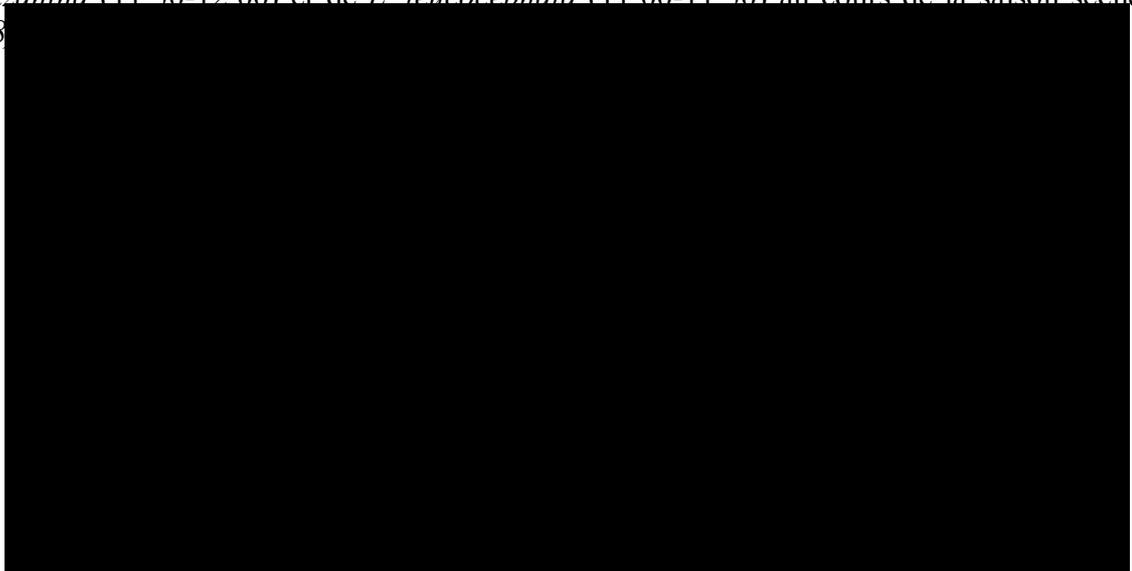


Figure 3.62 – Evolution de l'assimilation nette en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de *B. brizantha* et de *L. Leucocephala* ($n=6$)

3.3.2.7. Évolution de l'efficacité instantanée de l'eau (10^{-6})

Au cours de la saison humide, l'efficacité de l'eau ne montre pas de différences entre les deux espèces en association. En raison de son métabolisme, la plante C_4 possède normalement un WUE supérieur à une plante C_3 comme nous l'avons montré précédemment (tableaux 3.3, 3.5 et 3.7). Le WUE (environ 55) de *L. leucocephala* n'est pas affecté par l'association avec *B. brizantha*. Mais *L. leucocephala* affecte le WUE de *B. brizantha*, qui se comporte comme une C_3 en raison de la limitation du PAR. Le WUE de *B. brizantha* est d'environ 45 lorsqu'il est associé à *L. leucocephala* alors qu'il atteint entre 65 et 75 lorsqu'il est cultivé seul ou associé à *A. pintoï*.

Au cours de la saison sèche, l'efficacité de *L. leucocephala* devient nulle lorsque le potentiel

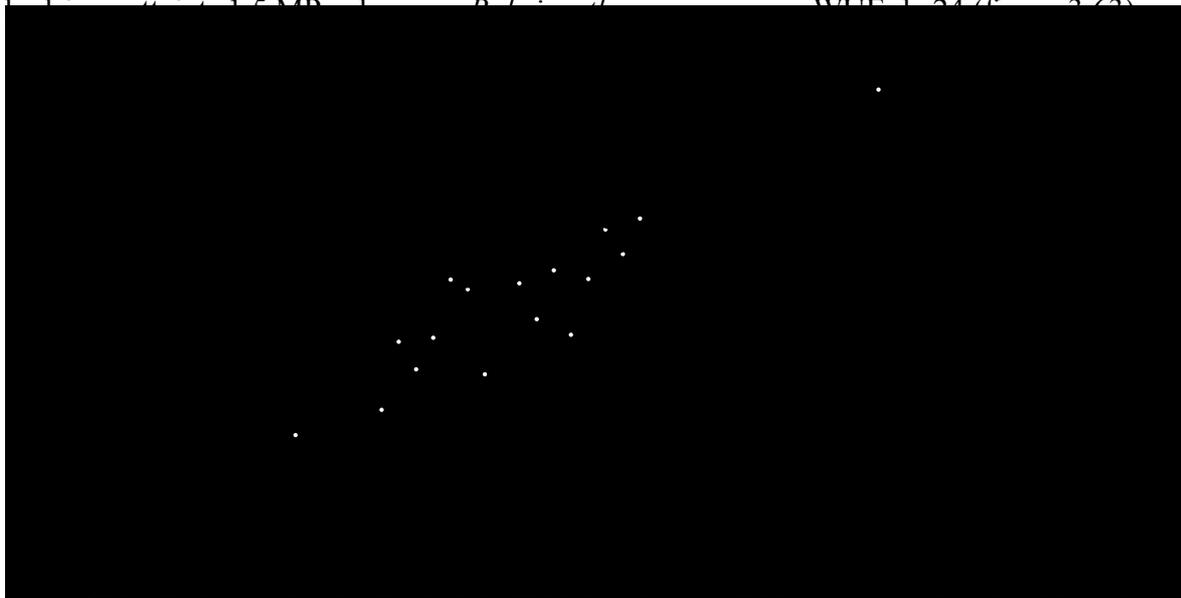


Figure 3.05. — Evolution du WUE (10^{-6}) en fonction de l'évolution du potentiel hydrique de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* ($n=6$)

Tableau 3.11 – Valeurs moyennes de conductance stomatique, d'assimilation nette et d'efficacité instantanée de l'eau de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* associés à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique. Des lettres différentes indiquent des variations significatives

Potentiel hydrique (MPa)	Gs ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)		A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)		WUE (10^{-6})	
Saison humide	<i>Bb</i>	<i>Ll</i>	<i>Bb</i>	<i>Ll</i>	<i>Bb</i>	<i>Ll</i>
$\Psi_H \geq -1$	345 _a	382 _a	11,4 _a	15,4 _a	47	57
$-1 > \Psi_H \geq -1,5$	144 _b	188 _b	7,6 _b	9,7 _b	39	53
Saison sèche						
$-1,5 > \Psi_H \geq -2$	65 _c	64 _c	4,9 _c	4,8 _c	24	0,1
$-2 > \Psi_H \geq -2,5$	72 _c	62 _c	-0,6 _d	2,2 _d	-	-
$-2,5 > \Psi_H$	51 _d	19 _d	-1,1 _d	0,8 _d	-	-

3.3.2.8. Évolution de la morphologie et conclusion

Évolution morphologique de *B. brizantha*

B. brizantha n'a pas rencontré de difficultés à s'imposer au sein de la parcelle n°2 des blocs B et C (figure annexe9d et e) mais il n'est pas ou peu représenté sur la parcelle n°2 du bloc A (annexe 9a, b et c). Au cours de la saison sèche, *B. brizantha* évolue de la même manière que lorsqu'il est cultivé seul ou avec *A. pintoï*, il diminue sa biomasse par rapport à la saison des pluies, ses feuilles se plient début juillet, s'enroulent début août et les chaumes se dessèchent.

Évolution morphologique de *L. leucocephala*

La biomasse de *L. leucocephala* ne semble pas affectée par la présence de *B. brizantha* (annexe 9) et montre les mêmes signes de déshydratation au cours de la saison sèche que lorsqu'il est cultivé seul. Au début de la saison des pluies, *L. leucocephala* semble repartir plus vite que *B. brizantha* 30 jours après la coupe (figure 9f).

Évolution physiologique de *B. brizantha*

Lorsque *B. brizantha* est associé et dominé par *L. leucocephala*, sa conductance stomatique ($245 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), son assimilation nette ($11 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et son efficacité (47) sont significativement inférieures aux autres situations culturales. Ces résultats sont principalement liés à l'ombre créée par *L. Leucocephala* qui abaisse le PAR moyen en milieu de journée de $1475 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $247 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (-80%). Comme en monoculture ou associé à *A. pintoï*, quand *B. brizantha* est associé à *L. leucocephala*, l'assimilation photosynthétique est nulle lorsque son potentiel hydrique est inférieur à -2 MPa. Malgré une augmentation de l'insolation liée à une surface foliaire réduite de *L. leucocephala*, la situation de *B. brizantha* reste plus favorable sous cette Fabacée avec un potentiel hydrique de -2,1 MPa. *B. brizantha* montre une grande aptitude à supporter la sécheresse dans toutes les situations culturales. L'association avec de *L. leucocephala* a un effet négatif sur ses activités métaboliques et donc sur sa production de biomasse aérienne, mais *B. brizantha* possède des capacités d'adaptation aux conditions sciaphiles qui le rendent peu vulnérable à de longues périodes sèches. En plus, la concurrence pour l'accès à l'eau est limitée du fait que *B. brizantha* est l'espèce étudiée qui produit le plus de biomasse racinaire entre 0 et 10 cm alors que *L. leucocephala* est celle qui en produit le moins.

Évolution physiologique de *L. leucocephala*

Lorsque *L. leucocephala* est en association avec *B. brizantha*, la conductance stomatique (environ $280 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et l'assimilation nette ($15 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) ne présentent pas des résultats significativement différents que lorsqu'il est en situation monospécifique. Ces résultats sont principalement liés au fait qu'il n'y a pas pénurie d'eau et que dans les deux situations culturales, *L. Leucocephala* est en position dominante (sans variation du PAR). Au cours de la saison sèche et en association avec *B. brizantha*, *L. leucocephala* réduit sa conductance stomatique de façon plus précoce avec $65 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre -1,5 et -2 MPa et donc son assimilation ($5 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Pourtant *L. leucocephala* atteint un potentiel hydrique de -2 MPa plus tardivement lorsqu'il est associé à *B. brizantha* que lorsqu'il est seul. *L. leucocephala* réduit sa surface foliaire lors d'un stress hydrique ce qui lui permet de maintenir un potentiel hydrique élevé. La partie superficielle du sol des parcelles composées par l'association *L. leucocephala* et *B. brizantha* sont significativement plus humide.

Chapitre 3. Résultats

L'abaissement du potentiel hydrique suit l'assèchement de l'horizon superficiel de façon triphasique avec une stabilité du potentiel hydrique pour des humidités volumiques supérieures à 15%, une baisse progressive entre 15 et 10% et enfin une baisse brutale en-dessous de 10%. En monoculture ou associé à *B. brizantha*, *L. leucocephala* n'assimile plus en dessous d'environ -2 MPa et en fin de saison sèche, il atteint environ -3,3 MPa. *L. Leucocephala* est l'espèce étudiée qui produit le moins de biomasse foliaire et *B. brizantha* a un effet négatif sur sa production.

CHAPITRE 4

DISCUSSION

CHAPITRE 4. DISCUSSION

4.1. Problématique du front pionnier et de l'élevage en Amazonie

4.1.1. Conditions climatiques

Le diagramme ombrothermique (figure 4.1) souligne la présence d'une période sèche ($P < 2T$) de 3 à 4 mois. Ceci suppose donc que les plantes doivent posséder des mécanismes physiologiques leur permettant de résister à ces conditions hydriques déficitaires. C'est le cas de la plupart de pâturages tropicaux qui doivent posséder pour supporter le stress hydrique les mécanismes tels que la tolérance ou l'évitement (LUDLOW, 1980; GUENNI et al., 2004).

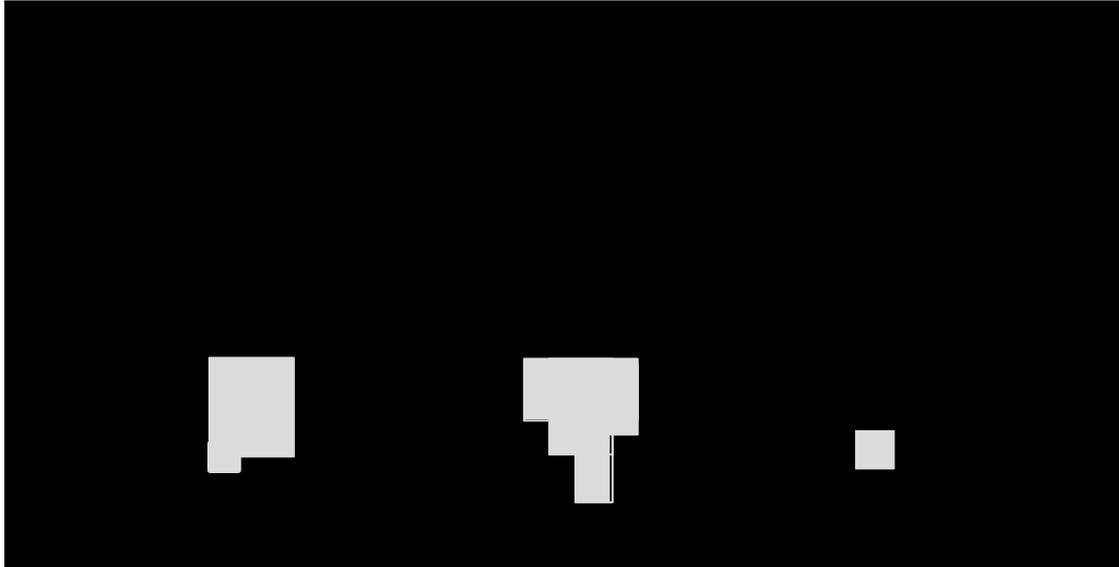


Figure 4.99 – Diagramme ombrothermique de Benfica (année 2006)

4.1.2. Agro-écosystèmes pastorales et agriculture familiale sur front pionnier

La région de Marabá est marquée par une politique d'extension des surfaces productives afin de répondre aux besoins alimentaires. Cette mise en valeur agricole est d'ailleurs la principale cause de déforestation dans cette région d'Amazonie. Dans la région de Marabá, le principe de la mise en valeur agricole sur front pionnier consiste à défricher, brûler, cultiver généralement du riz (figure 4.2a) la première année et enfin implanter un pâturage. Lorsque les rendements baissent et que les pâturages se dégradent, l'agriculteur vend sa terre et reproduit le même schéma plus en avant sur le front. Il y a donc déforestation progressive par surexploitation des pâturages. En arrière du front, de grandes exploitations de type élevage extensif se développent à la place. Le type d'élevage pratiqué détermine la durabilité des pâturages.

L'activité de défriche est réalisée en début de saison sèche. Le sous-bois est coupé manuellement à l'aide d'outils rudimentaires (machettes) et les arbres sont abattus mais rarement dessouchés. D'ailleurs, les rejets de souche participent au rapide envahissement des pâturages. Le sol n'est pas travaillé après le brûlis des résidus de défriche, ce qui limite le compactage du sol en comparaison à une défriche-brûlis mécanisée (GRIMALDI et al., 1993). Dès les premières pluies, les parcelles défrichées sontensemencées en riz et quelques sarclages sont nécessaires pour dégager les plantes adventices qui s'installent. Ce type d'agriculture demande une main-d'œuvre importante pour le travail de préparation, d'entretien et de récolte

(figure 4b). Après l'implantation des pâturages, le coût de la main d'œuvre reste élevé à cause du désherbage manuel par sarclage qui a parfois pour conséquence, l'abandon des terres en jachère.

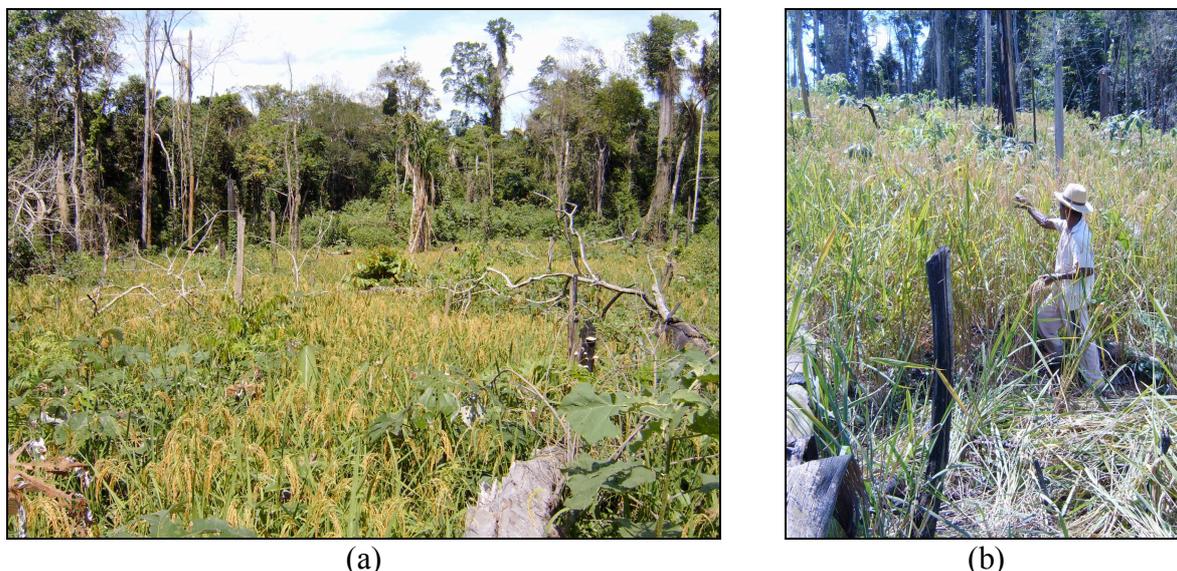


Figure 4.100 – Culture (a) et récolte (b) du riz la première année après la défriche à Benfica

4.1.3. Avantages des cultures associées

Notre travail est intégré dans un projet plus large qui fait intervenir plusieurs spécialistes : écologie des sols, pédologie, écologie. Sur ces mêmes parcelles, Laossi (2008) a analysé les biomasses aériennes et souterraines des parcelles avec une espèce seule ou en association (LAOSSI et al., 2008). La hiérarchie de production en monoculture est $Bb > Ap > Ll$ ($750 > 1500 > 2300 \text{ g.m}^{-2}$). Cette classification s'explique par le caractère ligneux de *Ll* qui produit une biomasse aérienne importante. En association, *Ap* et *Ll* utilisent la fixation symbiotique pour couvrir leur besoin en azote. Le pâturage mixte *Bb-Ap* produit moins que *Bb* seul alors que la production de l'association *Bb-Ll* n'est pas modifiée. Notre travail apporte des explications sur ces données en particulier sur le pâturage *Bb-Ll* où la Poacée se développe à l'ombre et ne peut exploiter complètement ses potentialités. Dans ce travail, les auteurs ont mesuré la biomasse racinaire sur 10 cm et *Bb* possède une biomasse 2,5 fois supérieure à *Ap* seul (380 g.m^{-2} contre 150 g.m^{-2}) et 3 fois supérieure à *Ll* seul. Cette densité de racine sera corrélée à l'exploration de l'eau par les espèces lors de la saison sèche.

Le défrichement et le feu sont des facteurs de dégradation des propriétés physiques du sol (porosité, densité, perméabilité), des facteurs indirects de l'érosion à cause de la disparition de la couverture végétale. Enfin, le défrichement rompt le cycle de minéralisation-humification et bouleverse les relations biotope-microbiocénose : diminution de l'abondance et de la diversité de la faune (ROSSI et al., 2006). Mais cette agriculture n'est pas nécessairement facteur de dégradation du milieu. Les associations de plantes fourragères permettent d'accroître la productivité des surfaces en cours d'exploitation (LAOSSI et al., 2008) et de rendre le milieu écologiquement équilibré (PUIG, 2001). Effectivement, les associations ont un rôle d'interférence sur les écosystèmes : microflore, microfaune et sur les caractéristiques physiques, biologiques et chimiques des sols. Une couverture végétale continue dans l'espace et dans le temps permet de contrôler l'agressivité des précipitations qui provoquent l'encroûtement de la surface des sols lorsqu'ils sont nus. Ainsi, les sols conservent une bonne capacité de drainage qui évite les pertes en eau et en terre lié au

ruissellement. Un couvert permanent de plantes associées permet aussi de limiter l'installation de plantes adventices qui bénéficient souvent d'une dissémination anémochorie ou zoochorie très efficace. Les plantes adventices, qui sont souvent héliophile et ou pyrophile (plantes colonisatrices des chablis), profitent du microclimat créé par la défriche.

Nous avons vu qu'un couvert fourrager permanent permet de protéger le sol et de contrôler l'implantation des adventices, mais le pâturage doit continuer à être exploité. Il faut donc trouver un compromis entre le repos et la mise en pâture des parcelles. Ainsi, ce système de défriche-brûlis ne doit pas être remis en cause systématiquement, mais nous devons améliorer sa productivité. Lors de l'implantation des pâturages Poacées / Fabacées en association, il faut prendre en compte :

- la qualité fourragère (valeurs protéiques des Fabacées)
- l'amélioration potentielle des sols (apports en azote des Fabacées)
- la résistance au piétinement
- la toxicité du fourrage et le contrôle du bol alimentaire (alcaloïde mimosine de *LI*)
- la prédation des insectes comme les *cigarinhas das pastagens*.
- l'implantation spatiale des plantes fourragères et organisation des parcours

Le développement d'agroécosystèmes aboutissant à la création de parcelles durablement productive selon le principe de la permaculture d'Hopkins par exemple (KING, 1911; MOLLISON, 1997; HUXLEY, 1999) ne pourra être entrepris sans la motivation des acteurs locaux, agriculteurs, coopératives et politiques. Les habitudes agricoles sont difficiles à changer et la mise en place de pâturages en cultures associées nécessite un appui technique important.

4.2. Stock d'eau dans le sol et exploitation de la réserve utile

La nature des Cley Ferralsols (pH d'environ 5, la teneur en carbone de 2,7% et rapport C/N de 15) (BRIDGES, 1998; BALBINO et al., 2004) ont été déterminés sur les mêmes parcelles par Thomas (2006). Dans le cas des sols du Cerrado (Brésil), les microstructures du sol sous végétation est modifiée de même que ses propriétés de rétention (BALBINO et al., 2002; BRUAND et al., 2004). Cependant, les quantités d'eau retenues sont de l'ordre de 0,2 g.g⁻¹ de sol soit 20% à la capacité au champ. Les valeurs sont en accord avec nos mesures en fin de saison des pluies, période à laquelle la réserve utile est supposée remplie.

4.2.1. *Brachiaria brizantha*

La RU est considérée comme épuisée lorsque le Ψ_H est inférieur à -2 MPa ce qui correspond à une humidité volumique de l'ordre de 10%. Cette limite est atteinte en août, c'est-à-dire après deux mois sans pluies. Ceci indique que la plante est capable d'extraire l'eau du sol avec un déficit pluviométrique de plus de 200 mm et qu'au début du mois de juin, la plante transpire pratiquement à l'ETP. La profondeur où l'humidité ne varie pas au cours de l'année est située vers 50-60 cm. La plante possède des racines profondes pour l'exploration du profil au-delà de 10 cm de profondeur qui lui permettent de maintenir une activité minimale et de reprendre rapidement après la saison sèche.

Cet investissement en profondeur est typique des plantes pérennes devant supporter la « mauvaise » saison et peut expliquer pourquoi le Ψ_H ne descend pas en-dessous de -3 MPa. Les données sont en accord avec Guenni et al. (2002) dans un travail conduit sur pâturages

vénézuéliens comportant cinq espèces de *Brachiaria*. Les auteurs ont cultivés les *Brachiaria* dans des pots d'un mètre de hauteur. Ainsi, l'enracinement de 14 semaines de *Bb* sur Mollisol se répartit de la façon suivante (tableau 4.1)

Tableau 4.1 – Répartition des racines de *B. brizantha* dans un profil de sol, d'après Guenni et al. (2002)

Profondeur des racines (cm)	Quantité de racines (%)	
0-10	45	81
10-30	36	
30-50	12	19
50-80	7	

Par ailleurs, la sécheresse a souvent pour conséquence la mise en place d'une rhizogénèse de sécheresse qui se traduit par un investissement des couches profondes afin d'extraire l'eau du sol. En laboratoire, sur d'autres espèces, la sécheresse entraîne un doublement de la biomasse racinaire (communication personnelle de Laffray (2009) concernant *Phaseolus*, *Vigna* et *Brassica*) et la formation de racines de sécheresse (VARTANIAN et al., 1994). À l'opposé, Guenni (2002), dans une expérience de simulation de la sécheresse, montre que *Bb* cultivé en pot diminue de 27% sa biomasse racinaire dans l'horizon 10-30. Cependant, la mise en place des pâturages depuis plusieurs années (8 ans) montre que la biomasse racinaire permet à la fois le suivie et la reprise rapide après les premières pluies.

4.2.2. *Arachis pintoï*

En fin de saison des pluies, le stock d'eau est maximal et *Ap* exploite de la même façon que *Bb* le stock d'eau entre 0 et 10 cm. Cet horizon est complètement asséché (7%) en fin de saison sèche, cependant le profil présente une stabilité de l'humidité à partir de 50 cm qui traduit une faible exploitation des horizons profonds. De ce fait les Ψ_H mesurés sont plus faibles à date égale que sur *Bb*. Le genre *Arachis* possède des potentialités de résistance à la sécheresse avérées et les Ψ_H de -4 MPa ne sont pas létaux (CLAVEL et al., 2005; DRAMÉ et al., 2007). Cette plante a la possibilité de se régénérer après le stress par ses rhizomes et par la formation des gousses. Ainsi, Ayarza et al. (1995) mesurent une biomasse racinaire de $3404 \pm 352 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ pour une biomasse aérienne de $2240 \pm 604 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ et un rapport *root/shoot* de 1,52. *Ap* est compatible avec *Bb* et reste plus longtemps que les autres Fabacées en association (AYARZA et al., 1993; FISHER et CRUZ, 1995).

4.2.3. *Leucaena leucocephala*

Cette espèce ligneuse exploite l'eau de l'horizon 0-10 cm comme les deux autres espèces étudiées. Cependant, l'analyse du profil souligne que les racines sont capables d'exploiter l'eau du sol jusqu'à 80 cm de profondeur, ce qui n'est pas surprenant pour des ligneuses pérennes dont les racines atteignent fréquemment 2 m. Ainsi, comme *Bb*, en fin de saison sèche, le Ψ_H de *Ll* ne descend pas sous -3 MPa à -3,5 MPa. Les données bibliographiques sur cette mimosée concernent essentiellement ses capacités à des fins azoté et sa relative toxicité qui entraîne des carences en iode sur le bétail (goitre).

4.2.4. *B. brizantha* en culture associée avec *A. pintoï*

Lorsque les deux espèces sont cultivées ensemble, les Ψ_H sont plus élevé en fin de saison sèche pour *Bb* (-3 MPa contre -2,5 MPa) et pour *Ap* (-4 MPa contre -3 MPa). Nous n'avons

pas de données relatives au profil de l'eau dans le sol. Cependant, Laossi et al. (2008) mesurent des productions aériennes plus faibles que lorsque ces plantes sont cultivées seules (500 g.m⁻² contre 700 pour *Bb* et 600 g.m⁻² contre 1500 pour *Ap*) et une biomasse racinaire plus importante dans l'horizon 0-10 cm (+20%). Ce double effet, réaction de biomasse et augmentation des racines peut expliquer le maintien des Ψ_H plus élevées qu'en culture seule.

4.2.5. *B. brizantha* associé à *L. leucocephala*

Bb dans cette association se trouve en position ombragée (70-80% du rayonnement intercepté). Comme dans l'association précédente, les Ψ_H mesurés sont légèrement plus élevés qu'en monoculture surtout pour *Ll* (-3,5 MPa contre -2,5 MPa). Nous n'avons pas de données sur le profil en culture associée mais Laossi et al. (2008) sur le même site ont montré que la biomasse aérienne et la biomasse racinaire (0-10 cm) étaient légèrement supérieures. Ces résultats peuvent s'expliquer par la compétition entre les espèces plutôt que leurs coopérations pour l'eau, la lumière et les nutriments du sol. Dans cette association, *Bb* est limité dans ses potentialités et épuise donc moins vite le profil qu'une monoculture.

4.3. Mécanismes morphologiques

Les mécanismes morphologiques peuvent impliquer une diminution de l'expansion cellulaire, un changement de l'orientation des feuilles accompagné ou non par un enroulement voire une accélération de la sénescence et de la chute des feuilles les plus âgées (les moins actives). La réduction de l'expansion foliaire est due en particulier à une diminution de la turgescence. En effet, la croissance cellulaire est dépendante de la turgescence cellulaire et du relâchement de la paroi pectocellulosique, l'influx d'eau induit est donc nécessaire à une augmentation du volume cellulaire. Cependant, la diminution de la turgescence ne semble pas être la seule responsable du ralentissement de la croissance foliaire car celle-ci intervient avant qu'une baisse du potentiel hydrique foliaire ne puisse être détectée, sous l'influence de l'hormone ABA qui intervient également dans la diminution du taux d'expansion cellulaire. Un autre mécanisme adaptatif passe par la limitation de la transpiration, possible par la fermeture des stomates. Cette fermeture stomatique induit une diminution de la conductance stomatique que nous avons observée. Enfin, le retour des précipitations permettent aux espèces étudiées de retrouver une conductance forte.

4.4. Approche physiologique (tableau 4.2)

4.4.1. *Brachiaria brizantha*

Les données physiologiques sur *Bb* sont limitées dans la littérature. Nos données physiologiques montrent que cette espèce C₄ présente des Gs relativement élevées pour une Poacée (350 à 400 mmol.m⁻².s⁻¹) et qu'elle maintient ses stomates ouverts jusqu'à -2 MPa (tableau 4.2a). Ceci conforte l'hypothèse d'une bonne exploitation du profil du sol qui lui permet de maintenir ses stomates ouverts jusqu'en milieu de période sèche. Cette aptitude a pour conséquence une assimilation maintenue sur les parties aériennes leur assurant la capacité à produire de la MS et éventuellement des métabolites de survie (figure 3.11 et 3.12). Dans une synthèse, Fisher et Kerridge (1996) donnaient une production annuelle aérienne de *Bb* cv Marandu d'environ 16 t.ha⁻¹ (de 11,8 à 21 t.ha⁻¹).

Les données de physiologie corroborent les observations de flétrissement observé lorsque le Ψ_H de base descend entre -1,5 et -2 MPa (BOHNERT et al., 1995; GUENNI et al., 2002;

GUENNI et al., 2004) et une G_s minimale ($25-50 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre -2 et $-2,5$ MPa. L'augmentation du VPD pendant la saison sèche peut aussi entraîner la fermeture stomatique et abaisser les G_s . Cependant, Guenni et al. (2004) décrivent un ajustement stomatique chez *Bb* cultivé en pot. La plante régule donc son contenu en eau par la fermeture stomatique mais pour des raisons techniques, nous n'avons pas de données sur les teneurs en eau des feuilles au cours de la période sèche.

Les valeurs d'assimilation mesurées sont typiques de plantes C_4 , et atteignent $28 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en saison humide. Ces mesures ne permettent pas de prendre en compte les éventuelles carences en éléments qui sont fréquents dans ces agro-écosystèmes. En conditions semi-contrôlées, dans des pots de 32 litres et 1 m de hauteur, Guenni et al. (2004) mesurent des valeurs similaires pour des G_s légèrement plus faibles.

La courbe d'assimilation photosynthétique nette (A) ne commence à décroître qu'à partir de mi-juin lorsque le Ψ_H baisse en dessous de -1 MPa parallèlement à la courbe A/Ψ_H (tableau 4.2b). De ce fait, la relation A/G_s est pratiquement linéaire entre -1 MPa et $-2,5$ MPa (tableau 4.2c). La réduction d'assimilation est donc due à la limitation stomatique. Cette décroissance est compatible à d'autres auteurs dont Guenni et al. (2004) en conditions contrôlées.

Selon la littérature, dans le genre *Brachiaria*, *Bb* ne serait pas la plus tolérante à la sécheresse et présente typiquement un comportement d'espèce qui évite, avec un système racinaire très efficace pour extraire l'eau du sol et une fermeture stomatique rapide. Des réponses similaires ont été décrites par des auteurs australiens (WILSON et al., 1980; LUDLOW et al., 1985; TURNER, 1986).

4.4.2. *Arachis pintoi*

Cette espèce C_3 est souvent associée aux C_4 afin d'améliorer le des pâturages (VAN SCHAİK, 1992). Elle est décrite comme tolérante à l'ombre et relativement tolérante à la sécheresse. Cette espèce a été testée également en Colombie en semis mixte (3 kg de *B. decumbens* et 6 kg d'*Ap* à l'hectare afin d'améliorer la production laitière (KERRIDGE et HARDY, 1994; FISHER et CRUZ, 1995). La bibliographie porte essentiellement sur ces aspects.

Concernant la physiologie, la plante abaisse son Ψ_H jusqu'à -4 MPa en fin de saison sèche, ces valeurs très basses se traduisent par une baisse linéaire de la G_s . Les stomates sont fermés à partir de $-2,5$ MPa en milieu de journée mais la plante peut ouvrir ses stomates en début de matinée à des valeurs proches du témoin lorsque le VPD est bas, ce qui n'est pas le cas de *Bb* (tableau 4.2a). Ceci montre que même à des Ψ_H très bas la plante est capable d'assurer des échanges gazeux efficaces avec une fermeture rapide et un contrôle sévère des échanges. Ce comportement permet de maintenir une assimilation lorsque le VPD est proche de zéro : perte en eau presque nulle (SCHLZE et al., 1987; TENHUNEN et al., 1987).

L'assimilation est très performante en saison humide puisqu'elle atteint presque $20 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ alors que les G_s sont celles mesurées habituellement sur les C_3 (tableau 4.2a et 4.2b). Ceci permet donc à la plante d'avoir une bonne production de biomasse. Aussi, en Colombie, Kerridge et Hardy (1994) mesurent des productions aériennes de l'ordre de 7 t.ha^{-1} et des graines de $1,5$ à 2 t.ha^{-1} . En situation de sécheresse, l'assimilation diminue parallèlement à la G_s et s'annule vers $-2,5$ MPa de Ψ_H (PIZARRO et RINCÓN, 1994).

Ces derniers auteurs ont montré que les racines peuvent atteindre 2 m de profondeur mais compte tenu de nos données, ces racines ne peuvent assurer qu'une fonction de survie de la plante. L'efficacité de l'eau est pratiquement linéaire entre -1 et -2,5 MPa ce qui souligne ce contrôle stomatique. Nos résultats indiquent une fermeture rapide traduisant une stratégie d'évitement de la sécheresse (comme *Bb*). Néanmoins, cette stratégie est associée à d'autres caractères de tolérance :

- le repli des folioles qui limitent la perception de la lumière et réduisent la surface transpirante
- un fort investissement racinaire de 150 g.m⁻² entre 0 et 10 cm (LAOSSI et al., 2008) et 1,7 kg.m⁻² par profil dont 60% entre 0 et 30 cm (PIZARRO et RINCÓN, 1994).

4.4.3. *Leucaena leucocephala*

Comme pour les deux espèces précédentes, la bibliographie dans les revues internationales est pratiquement absente. En revanche la littérature est abondante concernant son usage en tant que complément fourrager et fixateur d'azote en zone tropicale. Son usage en culture en ligne permet par l'effet d'ombrage de limiter la concurrence entre la plante cultivée et les adventices (BASHIR et al., 1991). Cette espèce ligneuse n'atteint qu'un potentiel hydrique de -3 MPa en fin de saison sèche. La fermeture stomatique est régulière à mesure que le Ψ_H s'abaisse (tableau 4.2a). Les feuilles, comme pour *Ap*, sont capables de s'ouvrir le matin lorsque le VPD est faible sans un coût de transpiration qui déséquilibre le bilan hydrique de la plante. Mais au cours de la journée, les plantes mettent en place un équilibre hydrique (absorption racinaire / transpiration foliaire) grâce à la fermeture stomatique dans un sol de plus en plus sec avec l'avancée de la saison. L'abaissement lent se fait aussi par une réduction importante de la surface transpirante. Concernant le système racinaire, cette espèce est celle qui explore le plus profondément le profil.

Ll maintient une assimilation jusqu'à mi-juillet, c'est-à-dire en milieu de saison sèche et jusqu'à -1,5 MPa. Dans les conditions « humides » les assimilations mesurées sont de l'ordre de 20 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en milieu de journée (tableau 4.2b). Ces valeurs élevées pour une C_3 expliquent les performances en production aérienne de MS de 220 g.m⁻² (LAOSSI et al., 2008). Le faible investissement dans la biomasse racinaire entre 0 et 10 cm montre que l'enracinement plus profond est privilégié. La relation A/Ψ_H est biphasique comme pour les autres espèces, avec un plateau entre 0 et -1 MPa puis une réduction régulière liée à l'abaissement du Ψ_H . On retrouve des caractéristiques d'évitement par le contrôle stomatique, les pertes de feuilles et l'enracinement profond.

4.4.4. Association *B. brizantha* / *A. pintoï*

L'association mise en place est un semis mixte *Bb* / *Ap*. Il a été noté une hétérogénéité entre parcelles lors de la saison des pluies qui est probablement liée à des facteurs pédologiques, ce qui n'est pas surprenant vu la dimension du plan d'expérimentation. On notera que les Ψ_H en fin de saison sèche sont similaires à ceux des parcelles en culture pure. À la fin du mois d'août, la réserve utile est légèrement supérieure en association par rapport à *Ap* seul et la baisse plus rapide du Ψ_H chez *Bb* traduit la compétition pour l'eau dans le profil. Les relations G_s et Ψ_H sont similaires à celles établies sur monoculture (figure 3.12 et 3.48). Enfin, les mesures d'assimilation en fonction de Ψ_H sont similaires pour les deux plantes sauf en fin de saison sèche ce qui traduit l'exploration plus profonde des horizons du sol par *Bb* (tableau 4.2b).

Le fait le plus marquant de cette association est la réduction de l'assimilation d'*Ap* qui se trouve en position ombragée. Sa photosynthèse nette est réduite d'environ 50% en saison humide (tableau 4.2b). Il y a donc une compétition sévère pour la lumière qui peut entraîner une réduction de la biomasse produite. Sur ces mêmes parcelles, Laossi et al. (2008) enregistre une biomasse aérienne totale réduite de plus de 50% par rapport à *Ap* seul (600 g.m^{-2} contre 1500 g.m^{-2}). Cet effet ombrage au contraire améliore la biomasse racinaire présente entre 0 et 10 cm qui ne représente cependant qu'une partie des appareils souterrains.

Dans la littérature, cet effet n'est pas toujours décrit car les pâturages sont exploités par le bétail. Dans ce cas, les auteurs décrivent une amélioration de la production végétale par l'augmentation de l'emprise d'*Ap* sur *Bb* (CIAT, 1992b; VAN SCHAIK, 1992). La plante est décrite comme supportant l'ombre dans le cas des cultures en bandes (sous verger par exemple). Corrélativement à ces données, l'efficacité de l'eau (A/Gs) est différente du fait de la faible assimilation d'*Ap* en saison des pluies (tableau 4.2b et 4.2c).

4.4.5. Association *B. brizantha* / *L. leucocephala*

Cette association se caractérise par une hiérarchie dans les hauteurs de végétation, avec un effet d'ombrage important par *Ll*. Or, *Bb* est une C_4 qui normalement a besoin de fortes intensités lumineuses. L'ombre nuit alors au développement des plantes fourragères dominées qui peuvent devenir rapidement surcimées. C'est le cas de *Bb* sous *Ll* et d'*Ap* sous *Bb*.

En saison des pluies, les Gs mesurées sur *Ll* sont similaires à celles de la monoculture (tableau 4.2a). En revanche, celles les mesures sur *Bb* passent de $350\text{-}400 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $250\text{-}300 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ qui traduisent l'effet d'ombrage.

Les conséquences portent sur l'assimilation qui diminue d'environ 50% (tableau 4.2b). On peut donc envisager que la production aérienne de ce pâturage sera essentiellement assuré par *Ll* comme le montrent les mesures de Laossi et al. (2008). La production de l'association est essentiellement assurée par la Fabacée mais les résultats sont différents au niveau racinaire car la production dans l'horizon 0-10 cm est pratiquement la somme de *Bb* seul et de *Ll* seul. Cependant, cet horizon n'est pas représentatif de l'ensemble de l'appareil racinaire.

Concernant les Ψ_H en saison sèche, ils s'abaissent parallèlement mais de manière plus lente et atteignent des valeurs plus élevées, ce qui souligne une gestion plus économe de la RU. Les surfaces foliaires réduites de *Bb* et la perte des folioles de *Ll* peuvent expliquer cette gestion économe la RU.

Au niveau de l'assimilation, les valeurs mesurées sont plus faibles sur les deux espèces, de $15\text{-}20 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $10\text{-}12 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ sur *Ll* et de $20\text{-}25 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $10\text{-}12 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ sur *Bb* en début de saison sèche. Il y a donc une réduction des potentialités de production.

Ces données montrent que sur ces parcelles non soumises à pâturage par les bovins, la compétition ligneux C_3 / herbacée C_4 n'est pas la plus favorable. Un autre mode de disposition des espèces serait à envisager. Dans une synthèse sur les cultures associées (SINOQUET et CRUZ, 1995a) ont travaillé sur des cultures en bandes alternées plutôt qu'en association intra-parcelle stricte. Cette disposition alternée pourrait permettre de mieux gérer la ressource ligneuse et apporter moins d'ombrage à la Poacée C_4 . Cette disposition pourrait également s'appliquer à une alternance *Bb* / *Ll* / *Ap*.

Tableau 4.2 – Valeurs moyennes de la conductance stomatique (a), de l'assimilation nette (b), de l'efficacité de l'eau (c) chez *B. brizantha*, *A. pintoï* et *L. leucocephala* en monoculture et en association à différents stades d'abaissement du potentiel hydrique

(a)		Conductance stomatique (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)						
Potentiel hydrique (MPa)		<i>B. brizantha</i>			<i>A. pintoï</i>		<i>L. leucocephala</i>	
Espèce associé		Seul	<i>Ap</i>	<i>Ll</i>	Seul	<i>Bb</i>	Seul	<i>Bb</i>
Saison humide								
$\Psi_H \geq -1$		332	330	245	339	337	286	382
$-1 > \Psi_H \geq -1,5$		291	213	144	259	286	243	188
Saison sèche								
$-1,5 > \Psi_H \geq -2$		133	102	65	246	185	167	64
$-2 > \Psi_H \geq -2,5$		72	33	72	169	72	67	62
$-2,5 > \Psi_H$		46	19	51	97	61	43	19

(b)		Assimilation nette (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)						
Potentiel hydrique (MPa)		<i>B. brizantha</i>			<i>A. pintoï</i>		<i>L. leucocephala</i>	
Espèce associé		Seul	<i>Ap</i>	<i>Ll</i>	Seul	<i>Bb</i>	Seul	<i>Bb</i>
Saison humide								
$\Psi_H \geq -1$		22,3	20,4	11,4	18,5	10,2	16,8	15,4
$-1 > \Psi_H \geq -1,5$		18,7	14,7	7,6	12,4	5,9	11,3	9,7
Saison sèche								
$-1,5 > \Psi_H \geq -2$		4,3	2,2	4,9	10,7	4,5	6,1	4,8
$-2 > \Psi_H \geq -2,5$		0,4	2,6	-0,6	2,3	-0,1	-0,2	2,2
$-2,5 > \Psi_H$		0,4	0,5	-1,1	-1,4	-0,7	-0,6	0,8

(c)		Efficacité de l'eau (WUE.10 ⁻⁶)						
Potentiel hydrique (MPa)		<i>B. brizantha</i>			<i>A. pintoï</i>		<i>L. leucocephala</i>	
Espèce associé		Seul	<i>Ap</i>	<i>Ll</i>	Seul	<i>Bb</i>	Seul	<i>Bb</i>
Saison humide								
$\Psi_H \geq -1$		67	63,9	47	55	38,9	54	57
$-1 > \Psi_H \geq -1,5$		64	76,2	39	48	30,2	54	53
Saison sèche								
$-1,5 > \Psi_H \geq -2$		32	39,7	24	43	27,7	41	0,1
$-2 > \Psi_H \geq -2,5$		6	10,7	-	14	4,1	-	-
$-2,5 > \Psi_H$		9	18,3	-	-	-	-	-

CONCLUSION GÉNÉRALE

ET

PERSPECTIVES

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Notre approche expérimentale a été réalisée dans le cadre d'une approche plus globale du fonctionnement des pâturages amazoniens. C'est la première approche semi-intégrée qui prend en compte les aspects hydriques du sol, les réponses physiologiques des plantes cultivées seules ou en association. Le but au final est de proposer des améliorations à faible coût à des agriculteurs ayant peu de moyens financiers pour pérenniser leurs pâturages conquis sur la forêt primaire. Notre travail permet d'expliquer une partie des données obtenues sur la productivité et la biodiversité réalisées sur ce site. Les trois espèces étudiées sont des plantes adaptées à la sécheresse prolongée, mais elles privilégient l'évitement avec une fermeture stomatique rapide lors de l'abaissement du Ψ_H foliaire.

Les données physiologiques obtenues sur *Bb* sont en accord avec les résultats des expérimentations en conditions semi-contrôlées. Concernant les deux autres espèces, nous n'avons pas pu obtenir dans la littérature des données physiologiques comparables car les approches sont plus orientées vers l'amélioration des qualités fourragères des cultures associées. Le laboratoire LEPM a longtemps travaillé sur *Arachis hypogea* et caractérisé ses potentialités de résistance à la contrainte hydrique au Sénégal. Sur l'espèce *A. pintoï*, on retrouve ces caractéristiques. Il serait donc très intéressant de compléter ces approches de terrain par des expérimentations en conditions contrôlées afin de mieux caractériser les traits physiologiques, biochimiques et moléculaires qui assurent la survie de la plante pendant la saison sèche. A la suite de ce travail, on peut faire les remarques suivantes :

- toutes les espèces utilisées possèdent la capacité à supporter les 3-4 mois de saison sèche et à reprendre une activité physiologique dès les premières pluies, alors que la RU du sol n'est pas encore remplie,
- les capacités de production des associations *Bb / Ap* ne semblent pas améliorées dans le dispositif actuel qui a été mis en place il y a maintenant près de 8 ans,
- l'association *Bb / Ll* ne semble pas très opportune dans le dispositif actuel du fait du fort développement de la Fabacée qui se traduit par un trop fort ombrage de la Poacée *C₄*, exigeante en lumière.

Le dispositif utilisé dans d'autres expérimentations n'est pas basé sur des associations mélangeant les espèces, mais plutôt sur des cultures en bandes, aboutissant à un paysage de type bocage. Cette solution, dans le cas de la région de Marabá présenterait plusieurs avantages :

- limitation du ruissellement éventuel en bas de pente, en ensemençant selon les courbes de niveau,
- constitution de haies ligneuses permettant une meilleure gestion de la production de bois, tout en limitant l'ombrage pour des Poacées sensibles. Ces haies permettraient également de mieux gérer les zones à pâturer et d'éviter une pression de prélèvement trop forte,
- plantation entre les bandes boisées, seuls ou en association de *Bb* et *Ap*. Selon certaines données du CIAT, l'association est plus productive lorsqu'elle est pâturée et *Ap* se développe alors mieux que *Bb*,
- limitation de la détérioration du couvert par le piétinement en saison des pluies,
- gestion de la biodiversité dans le sol qui assure par le recyclage des éléments la productivité et pérennité du pâturage (ROSSI et al., 2006; LAOSSI et al., 2008).

Concernant le choix des espèces, nous pouvons faire les remarques suivantes.

Brachiaria brizantha

B. brizantha est une espèce fourragère qui est a été vulgarisée grâce à sa rusticité qui lui permet de résister aux insectes ravageurs et à une surexploitation. Même si les premières années d'implantation, *B. brizantha* présente une production de MS plus faible que d'autres espèces du genre *Brachiaria*, les développements de sa souche (tallage) et de son système racinaire lui permettent de s'installer durablement et d'augmenter sa production avec les années. De plus, *B. brizantha* se réensemence naturellement, possède une productivité élevée, supporte l'ombrage modéré et présente une bonne résistance à la sécheresse. Ainsi, *B. brizantha* supporte la concurrence de la végétation spontanée et le piétinement. Enfin, *B. brizantha*, qui peut être associé à d'autres espèces fourragères, présente un intérêt dans une perspective de production fourragère améliorée ou pour les restaurations pastorales dans les zones dégradées. Il présente l'avantage de fournir un excellent foin sur pied riche en protéine et carotènes en fin de saison sèche, au moment où le bétail en a le plus besoin. Si *B. brizantha* montre une grande aptitude à supporter la sécheresse dans toutes les situations culturales, son association avec de *L. leucocephala* a un effet négatif sur ses activités photosynthétiques. Mais *B. brizantha* possède une adaptation aux conditions sciaphiles qui peuvent le protéger des longues périodes sèches, sous réserve d'accepter une production réduite.

Arachis pintoï

Même si *A. pintoï* est généralement utilisé comme plante de couverture sous verger afin de lutter contre l'érosion pluviale, c'est est un fourrage de qualité (riche en protéine et très appétent) pouvant entrer dans le régime alimentaire du bétail. Il peut établir une symbiose avec une bactérie du genre *Rhizobium* pour fixer l'azote de l'air et s'affranchir de l'azote du sol. Ainsi, il peut s'implanter sur de nombreux types de sols et en améliorer la qualité en lui fournissant de l'azote par décomposition de la litière et des nodosités. Son implantation s'effectue facilement par semis (coût élevé) ou par bouturage. Notre étude montre qu'*A. pintoï* est capable de résister à la sécheresse tout en privilégiant les organes souterrains. Cette espèce est considérée comme sciaphile par quelques auteurs, mais la présence de *B. brizantha* a un effet négatif sur ses activités photosynthétiques. Notre étude montre que l'association avec *B. brizantha* dans sa forme actuelle, ne semble pas lui convenir et qu'il préfère le plein soleil. En association, un contrôle rigoureux sera donc nécessaire auprès de la plante dominante afin de préserver son implantation et sa survie.

Leucaena leucocephala

Aujourd'hui la principale utilisation de *L. leucocephala* est son exploitation fourragère, car il est appétent et procure un ombrage pour le bétail. Mais l'usage de *L. leucocephala* comme plante fourragère peut être compatible avec d'autres utilisations :

- exploitation sylvicole,
- brise vent et haie vive,
- support pour les plantes grimpantes,
- plante de couverture afin de préserver l'humidité du sol et contrôler l'érosion pluviale,
- consommation par la population et artisanat.

Conclusion et perspectives

La propagation de *L. leucocephala* se fait généralement par semis, il présente une bonne productivité et une bonne résistance à plusieurs mois de sécheresse. Une attention particulière doit être portée sur le problème de sa toxicité en consommation seul et il est donc préférable de l'associer à d'autres espèces fourragères. Il faut étudier et pondérer les avantages et les inconvénients dans chacune des situations quant à l'implantation de *L. leucocephala* dans un pâturage. Enfin, *L. leucocephala* a l'avantage de ne présenter aucun problème phytosanitaire, du moins en Amazonie, lui donnant de la crédibilité auprès des agriculteurs.

Ce travail est, à notre connaissance, la première approche de terrain du fonctionnement des pâturages amazoniens. Nous n'avons pu prendre en compte que quelques paramètres physiologiques en raison de moyens techniques limités sur la station. Il serait intéressant de prolonger cette approche avec des moyens plus importants de façon à avoir une vision globale de leur fonctionnement et des mécanismes de résistance des espèces mises en place.

Dans le cadre d'une mise en valeur pastorale, ces données pourraient être intégrées dans le contexte social, économique et politique de la région. L'agriculture familiale se caractérise par l'interdépendance entre l'activité de l'exploitation et la structure familiale. Les choix de mise en valeur se font par le producteur qui dispose de peu d'outils (système peu ou pas mécanisé, main-d'œuvre familiale), d'une faible trésorerie et des surfaces d'exploitation limitées. Aussi, les agriculteurs, qu'ils soient organisés en association ou isolés, doivent constamment être informés des nouvelles politiques publiques en faveur de cette agriculture comme l'accès aux crédits et aux aides techniques, indispensables à la mise en place de nouveaux systèmes agro-sylvo-pastoraux. Cette approche peut leur fournir des données intéressantes afin de pérenniser leurs structures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABREU, J.G.** (1993). Influência da profundidade de semeadura e da pressão de compactação no solo, sobre a emergência da *Brachiaria brizantha* STAPF cv. Marandu. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa/MG.: 65
- ALCÂNTARA, P.B. et BUFARAH, G.** (1999). Plantas forrageiras : gramíneas e leguminosas. Nobel. 162
- ALDER, N.N., SPERRY, J.S. et POCKMAN, W.T.** (1995). Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia*. 105(3): 293-301
- ALVARO RINCÓN, C.** (1999). Maní forrajero (*Arachis pintoï*), la leguminosa para sistemas sostenibles de producción agropecuaria. Corpoica-Pronatta. Años 3, Número 24, Febrero-Abril
- ALVIM, M.J., BOTREL, M.A. et XAVIER, D.F.** (2002). As principais espécies de *Brachiaria* utilizadas no País. Embrapa Gado de Leite. Juiz de Fora, MG. Comunicado Técnico. 22
- ARAUJO, W.L., DIAS, P.C., MORAES, A.B.K., CELIN, E.F., CUNHA, R.L., BARROS, R.S. et DA MATTA, F.M.** (2008). Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry*. 46
- AYARZA, M., VILELA, L. et RAUSCHER, F.** (1993). Rotação de culturas e pastagens em solo de cerrado: Estudo de caso. *Brazilian Soil Science Society*. 24: 121-122
- BADEJO, M.A., ESPINDOLA, J.A., GUERRA, J.B., AQUILLO, A.M.D. et CORREA, M.E.** (2002). Soil oribatid mite communities under three species of legumes in an ultisol in Brazil. *Exp Appl Acarol*. 27(4):283-96
- BALBINO, L.C., BROSSARD, M., LEPRUN, J.C. et BRUAND, A.** (2002). Mise en valeur des Ferralsols de la région du Cerrado (Brésil) et évolution de leurs propriétés physiques : une étude bibliographique. *Étude et Gestion des sols*. 9(2): 83-104
- BALBINO, L.C., BRUAND, A., COUSIN, I., BROSSARD, M., QUÉTIN, P. et GRIMALDI, M.** (2004). Change in the hydraulic properties of a Brazilian clay Ferralsol on clearing for pasture. *Geoderma*. 120: 297-307
- BALDY, C.** (2000). Conservation du milieu naturel tropical avec des plantes de couverture et des arbres d'ombrage. *Cahiers d'études et de recherches francophones / Agricultures*. . 9, Numéro 4: 267-278
- BANFUL, B., DZIETROR, A., OFORI, I. et HEMENG, O.B.** (2000). Yield of plantain alley cropped with *Leucaena leucocephala* and *Flemingia macrophylla* in Kumasi, Ghana. *Agroforestry Systems (NLD)*. 49, (2): 189-199
- BASHIR, J., GETAHUN, A. et NGUGI, D.N.** (1991). Shading effects of alley cropped *Leucaena leucocephala* on weed biomass and maize yield at Mtwaya, Coast Province, Kenya. *Agroforestry Systems*. 13(1): 1-11
- BENTES TAVARES, F.** (2003). Os saberes locais dos agricultores e sua relação com a gestão das pastagens: estudo de caso em um projeto de assentamento no município de Itupiranga - PA. Universidade Federal do Para.
- BERTRAND, J.P.** (2004). L'avancée fulgurante du complexe soja dans le Mato Grosso: facteurs clés et limites prévisibles. *Revue Tiers Monde*. 45, (179): 567-594
- BERTRAND, J.P., CADIER, C. et GARCIA GASQUES, J.** (2005). O credito: fator essencial à expansão da soja em Mato Grosso. *Cadernos de Ciência e Tecnologia*. 22, (1): 109-123
- BERTRAND, J.P. et PASQUIS, R.** (2004). L'analyse des déterminants de l'avancée du front du soja en Amazonie brésilienne: le cas du Mato Grosso. Institut National de la Recherche Agronomique (Inra). 237 p.

- BLUM, A.** (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential-are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*. 56: 1159-1168
- BLUMWALD, E.** (2000). Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*. 12(4): 431-434
- BOHNERT, H.J. et CUSHMAN, J.C.** (2000). The ice plant cometh: lessons in abiotic stress tolerance *Journal of Plant Growth Regulation*. 19: 334-346
- BOHNERT, H.J., NELSON, D.E. et JENSEN, R.G.** (1995). Adaptations to environmental stresses. *The plant cell*. 7: 1099-1111
- BOHNERT, H.J. et SHEVELEVA, E.** (1998). Plant stress adaptations - making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology*. 1: 267-274
- BORGET, M.** (1962). Production et cultures fourragères à Madagascar. Rapport IRAT. mai/juin: 27-41
- BOUDET, G. et RIVIÈRE, R.** (1968). Emploi pratique des analyses fourragères pour l'appréciation des pâturages tropicaux. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* 21 (2): 227-266
- BOWEN, I.S.** (1926). The ratio of heat losses by conduction and by evaporation from any water surface. *Physics Review*. 27: 779-787
- BOWMAN, A.M., WILSON, G.P.M. et GOGEL, B.J.** (1998). Evaluation of perennial peanuts (*Arachis spp.*) as forage on the New South Wales north coast. *Tropical Grasslands*. 32: 252-258
- BOYER, J.S.** (1982). Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448. *Science*. 218: 443-448
- BRAND, Y. et SICARD, G.** (2003). Contribution à l'étude de la durabilité de l'agriculture familiale en zone de front pionnier : étude des modes de mise en valeur et des stratégies des agriculteurs dans la communauté de Benfica, en Amazonie orientale brésilienne. Diplôme d'Agronomie Tropicale. Centre National d'Etudes Agronomiques des Régions Chaudes.: 111p.
- BRAY, E.A. et BAILEY-SERRES, J.** (2000). Response to abiotic stresses. Grissem, W., Buchanan, B., Jones, R., Eds *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD.: 1158-1249
- BREWBAKER, J.L.** (1980). Giant leucaena (*Koa haole*) energy tree farm: An economic feasibility analysis for the island of Molokai, Hawaii. . Hawaii Natural Energy Institute, Univ. of Hawaii, Manoa. (HNEI-80-06). 90
- BRIDGES, E.M.** (1998). World reference base of soil resources: Atlas (ISSS working group RB).
- BRUAND, A., DUVAL, O. et COUSIN, I.** (2004). Estimation des propriétés de rétention en eau des sols à partir de la base de données SOLHYDRO : une première proposition combinant le type d'horizon, sa texture et sa densité apparente. *Etude et Gestion des Sols*. 11(3): 323-332
- BURTNIK, O.J. et MROGINSKI, L.A.** (1985). Regeneration of *Arachis pinto* (Leguminosae) plants through the in vitro culture of leaf tissue. *Oléagineux*. 40(12): 609-612
- CARRÉ, J.** (1962). Travaux de la station de Recherche Agronomique d'Ambanja. 1954 – 1959. *Agron. Trop.* 17 (2-3): 117
- CARVALHO MACHADO, M.D.N.** (2003). Leguminosas forrageiras: uma alternativa para a pecuária leiteira da Agricultura Familiar da microrregião de Marabá. Trabalho de Conclusão de Curso do grau de Licenciada, UFPA. 86p.

- CHAVES, M.M., MAROCO, J.P. et PEREIRA, J.S.** (2003). Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30: 239-264
- CHEN, Q. et VIERLING, E.** (1991). Analysis of conserved domains identifies of a chloroplast heat shock protein. *Molecular and General Genetics* 226: 425-431
- CHEN, T.H.H. et MURATA, N.** (2008). Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *TIPS*. 13(9): 499-505
- CHIPPINDAL, L.K.A.** (1955). The grasses of South Africa Central News Agency. The grasses and pastures of South Africa Book Fund.
- CIAT** (1992a). Pastures for the Tropical Lowlands. Cali, Colombia.
- CIAT** (1992b). Programa de Pastos Tropicales, informes anuales.
- CIAT** (1994). Morphology, Taxonomy and Natural Distribution of *Brachiaria* (Trin.) Griseb. Annual Report, Project IP. 5: 19
- CIRAD** (2009). www.
- CLAVEL, D., DRAME, N.K., ROY-MACAULEY, R., BRACONNIER, S. et LAFFRAY, D.** (2005). Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four sahelian groundnut (*Arachis hypogea* L.) cultivars. *Environmental and experimental botany*. 54: 214-230
- COOK, B.G.** (1992). *Arachis pintoii* Krap. & Greg., nom. nud. In: 't Mannetje, L. and Jones, R.M. (eds). Plant Resources of South-East Asia. Forages. 4: 48-50
- CORNIC, G.** (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*. 5: 187-188
- CORRÊA, A.R.** (1996). Forrageiras: Aptidão Climática do Estado do Paraná. In: FORRAGICULTURA no Paraná. Londrina: CPAF.: 75-92
- COSTA FRANÇA, M.G., PHAM THI, A.T., PIMENTEL, C., PEREYRA ROSSIELLO, R.O., ZUILY-FODIL, Y. et LAFFRAY, D.** (2000). Differences in growth and water relation among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environmental Experimental Botany*. 43: 227-237
- COSTA, N.L.** (1999). Resposta de Pastagens Degradadas de *Brachiaria brizantha* cv Marandu à Fontes e Doses de Fósforo. In: Reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. 36
- CPRM** (2007). Programa levantamentos geológicos básicos do Brasil. Ministério de minas e energia. Secretaria de minas e metalurgia. CPRM. Serviço geológico do Brasil. Folha Araguaia SB.22.
- CRUZ DE CARVALHO, M.H., D'ARCY-LAMETTA, A., GAREIL, M., PHAM THI, A.T. et ZUILY-FODIL, Y.** (2003). Isolation and characterization of an aspartic proteinase gene of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *J. Plant Physiology*. 161: 971-976
- CRUZ DE CARVALHO, M.H., LAFFRAY, D. et LOUGUET, P.** (1998). Comparison of the physiological responses of *Phaseolus* and *Vigna* cultivars when submitted to water deficit. *Environmental and Experimental Botany*. 40: 197-207
- CURTIS, C.R. et DUKE, J.A.** (1982). An assessment of land biomass and energy potential for the Republic of Panama. Institute of Energy Conversion. Univ. Delaware. 3
- CUSHMAN, J.C. et BOHNERT, H.J.** (2000). Genomic approaches to plant stress tolerance. *Current Opinion in Plant Biology*. 3: 117-124
- DANE** (1996). Encuesta Nacional Agropecuaria; Resultados 1995. Departamento Administrativo Nacional de Estadística, Dirección General del Sistema de Información Nacional y Territorial: Santafé de Bogotá, Colombia.

- DE LIMA MEIRELLES, P.R. et MOCHIUTTI, S.** (1999). Formação de pastagens com capim Marandú (*Brachiaria brizantha* cv. Marandú) nos Cerrados do Amapá. RT/07, Embrapa Amapá. nov./99: 3
- DE MOURA ZENINE, A., MAURO SANTOS, E., NUNES PARENTE, H., DE JESUS FERREIRA, D. et CECON, R.P.** (2006). Comportamento ingestivo de bezerros em pastos de *Brachiaria brizantha* et *Brachiaria decumbens*. Ciência Rural, Santa Maria. 36, n.5: 1540-1545, set-out.
- DERNER, J.D., BOUTTON, T.W. et BRISKE, D.D.** (2006). Grazing and ecosystem carbon storage in the North American Great Plains. Plant and Soil. 280: 77-90
- DIAS FILHO, M.B.** (1987). Espécies forrageiras e estabelecimento de pastagens na Amazônia. Belém – PA: EMBRAPA – CPATU. 46: 49p.
- DIAS FILHO, M.B.** (2002). Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. Scientia Agricola. 59, n.1: 65-68, jan./mar
- DIOP, N.N., KIDRIC, M., REPELLIN, A., GAREIL, M., D'ARCY-LAMETA, A., PHAM THI, A.T. et ZUILY-FODIL, Y.** (2004). A multicystatin from cowpea is induced by drought stress in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp). FEBS Letters. 577: 545-550
- DO VALLE, C.B.** (1990). Coleção de germoplasma de espécies de *Brachiaria* no CIAT: estudos básicos visando ao melhoramento genético. Campo Grande : EMBRAPACNPGC, 33 p. (EMBRAPA-CNPGC. Documentos, 46).
- DO VALLE, C.B., EUCLIDES, V.P.B. et MACEDO, M.C.M.** (2001). Características das Plantas Forrageiras do Gênero *Brachiaria*. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGENS: A PLANTA FORRAGEIRA NO SISTEMA DE PRODUÇÃO, 17. Piracicaba, Anais 2. ed. Piracicaba: FEALQ.: 133-176
- DO VALLE, C.B., SAVIDAN, Y.H. et JANK, L.** (1989). Apomixia and sexuality in *Brachiaria decumbens* Stapf. Proceedings of the XVI INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, France: INRA. 1: 407-408
- DORÉ, T. et ROGER-ESTRADE, J.** (2006). L'agronomie aujourd'hui. Éditeur Quae.
- DRAMÉ, K.N., CLAVEL, D., REPELLIN, A., PASSAQUET, C. et ZUILY-FODIL, Y.** (2007). Water deficit induces variation in expression of stress-responsive genes in two peanut (*Arachis hypogea* L.) cultivars with different tolerance to drought. Plant Physiology and Biochemistry. 45: 236-243
- DUARTE, M.L.R., ALBUQUERQUE, F.C., SANHUEZA, R.M.V., VERZIGNASSI, J.R. et KONDO, N.** (2007). Etiologia da podridão do coleto de *Brachiaria brizantha* em pastagens da Amazônia. Fitopatologia Brasileira. 32: 261-265
- DUKE, J.A.** (1981). Handbook of legumes of world economic importance. . Plenum Press. NewYork.
- EVANS, J.R. et VON CAEMMERER, S.** (1996). Carbon dioxide diffusion inside leaves. Plant physiol. 110: 339-346
- EWERS, F.W., COCHARD, H. et TYREE, M.T.** (1997). A survey of root pressures in vines of tropical lowland forest. Oecologia. 110(2): 191-196
- FALCÃO, R., VALLE, C.B. et ARAÚJO, A.C.G.** (2003). Característica floral atípica em *Brachiaria brizantha* (Poaceae). Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Comunicado Técnico. 82: 5
- FAO** (2008a). <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Gbase/data/pf000187.htm>.
- FAO** (2008b). <http://www.tropicalforages.info>.
- FARQUHAR, G.D., VON CAEMMERER, S. et BERRY, J.A.** (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta. 149: 78-90

- FERGUSON, J.E. et LOCH, D.S.** (1999). *Arachis pintoï* in Australia and Latin America. In: Loch, D.S. and Ferguson, J.E. (eds). Forage seed production. Volume 2: Tropical and subtropical species: 427-434
- FISHER, M. et CRUZ, P.** (1995). Algunos aspectos de la ecofisiología de *Arachis pintoï*. Biología y agronomía de especies forrajeras de *Arachis*. Centro Internacional de Agricultura Tropical. 45-56
- FISHER, M.J. et KERRIDGE, P.C.** (1996). The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. In: Miles J.W., Maass B.L., do Valle C.B. eds. *Brachiaria: biology, agronomy and improvement*. Centro Internacional de Agricultura Tropical and Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Cali, Colombia and Campo Grande, Brazil.: 43-52
- FLEXAS, J. et MEDRANO, H.** (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*. 89(2): 183-189
- FRANK, W., MUNNIK, T., KERKMANN, K., SALAMINI, F. et BARTELS, D.** (2000). Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *The Plant Cell*. 12: 111-124
- FÜRHER, J.** (2003). Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. Review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 97: 1-20
- FUHRER, J.** (2003). Agrosystems responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 97: 1-20
- GAUSSEN, H. et BAGNOULS, F.** (1957). Les climats biologiques et leur classification. *Annales de Géographie*. 66 (365): 193-220
- GODEFROY, J.** (1987). Contribution à l'étude de *Leucaena leucocephala* (LAM) de WIT en régions tropicales. *Fruits*. 42: 703-708
- GONZÁLEZ, M.S., VAN HEURCK, L.M., ROMERO, F., PEZO, D.A. et ARGEL, P.J.** (1996). Producción de leche en pasturas de estrella africana (*Cynodon nlemfuensis*) solo y asociado con *Arachis pintoï* o *Desmodium ovalifolium*. *Pasturas Tropicales*. 18: 2-12
- GRANIER, P. et LAHORE, J.** (1966). Amélioration des pâturages. Le *Brachiaria brizantha*. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* 19, 2: 233-242
- GRANIER, P. et THEODOSIADIS, G.** (1965). Amélioration de l'élevage semi-extensif dans le Moyen Ouest de Madagascar. *Rev. Elev. Med. Vét. Pays Trop.* 18 (3): 339-348
- GRIMALDI, M., SARRAZIN, M., CHAUVEL, A., LUIZÃO, F., NUNEZ, N., DE LOBATO RODRIGUEZ, M., AMBLARD, P. et TESSIER, D.** (1993). Effets de la déforestation et des cultures sur la structure des sols argileux de l'Amazonie brésilienne. *Cahiers Agricultures*. 2: 36-47
- GUENNI, O., BARUCH, Z. et MARIN, D.** (2004). Responses to drought of five *Brachiaria* species. II. Water relations and leaf gas exchange. *Plant and Soil*. 258: 249-260
- GUENNI, O., MARIN, D. et BARUCH, Z.** (2002). Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality. *Plant and Soil*. 243: 229-241
- GUILIONI, L. et JONES, H.G.** (2008). On the relationships between stomatal resistance and leaf temperatures in thermography. *Agricultural and Forest Meteorology*. 148(11): 1908-1912
- HA DINH, T., HUSSON, O., CHABANNE, O., LIENHARD, P. et SÉGUY, L.** (2002). *Arachis pintoï* a living vegetal covering orchards. Poster. In : Des approches innovantes au service du développement sur l'agriculture, les services aux producteurs et les politiques agricoles ? Colloque International des approches innovantes au

Références bibliographiques

- service du développement agricole. Séminaire national, Hanoi, Vietnam. Maison des Éditions de l'Agriculture: 58
- HAMMOND, A.C.** (1995). *Leucaena Toxicosis and Its Control in Ruminants*. J. anim. Sci. 73: 487-1492
- HELLER, R., ESNAULT, R. et LANCE, C.** (1998). *Physiologie végétale : nutrition*. Dunod.: 213p.
- HERNÁNDEZ, M., ARGEL, P.J., IBRAHIM, M.A. et MANNETJE, L.** (1995). Pasture production, diet selection and liveweight gains of cattle grazing *Brachiaria brizantha* with or without *Arachis pintoi* at two stocking rates in the Atlantic Zone of Costa Rica. *Tropical Grasslands*. 29: 134-141
- HUGHES, C.E.** (1998). *Leucaena, A genetic resources handbook*. Oxford University Press, UK.
- HUXLEY, P.** (1999). *Tropical Agroforestry*. Blackwell Science Ltd. 384 p.
- IBGE** (2009a). Confrontos dos resultados dos dados estruturais dos Censos Agropecuarios. 1970/2006. GCEA/IBGE, DPE, COAGRO. www.ibge.gov.br
- IBGE** (2009b). Grupo de Coordenação de Estatísticas Agropecuarias. Levantamento Sistemático da Produção Agrícola. GCEA/IBGE, DPE, COAGRO. www.ibge.gov.br
- ICA** (1992). Programa Pastos y Forrajes, informes anuales C.I. Carimagua. Instituto Colombiano Agropecuario.
- IGRAM, J. et BARTELS, D.** (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47: 377-403
- INGRAM, J. et BARTELS, D.** (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47: 377-403
- INPE** (2009). Monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite. Projeto PRODES. www.inpe.br
- JACQUES-FÉLIX, H.** (1962). Les graminées d'Afrique Tropicale. Institut de Recherches Agronomiques et des Cultures Vivrières. Bulletin scientifique n°8.
- JARVIS, P.G.** (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil Trans R Soc Lond B*. 273: 593-610
- JONATHAN, E.I., BARKER, K.R. et SUTTON, T.B.** (1999). L'arachide sauvage *Arachis pentoi* : un hôte pour les nématodes gallicoles et les nématodes réniformes? *Infomusa*. 8(2): 9-10
- JONES, R.J., BREWBAKER, J.L. et SORENSSON, C.T.** (1992). *Leucaena leucocephala* (Lamk) de Wit. In: 't Mannetje, L. and Jones, R.M. (eds) *Plant Resources of South-East Asia No. 4. Forages*.: 150-154
- JONES, R.M.** (1997). Persistence of *Arachis pintoi* cv. Amarillo on three soil types at Samford, south-eastern Queensland. *Tropical Grasslands*. 27: 11-15
- KELEMU, S., WHITE, J.J.F., MUÑOZ, F. et TAKAYAMA, Y.** (2001). An endophyte of the tropical forage grass *Brachiaria brizantha*: Isolating, identifying, and characterizing the fungus, and determining its antimycotic properties. *Canadian Journal of Microbiology*. 47, Number 1 55-62(58)
- KELLER-GREIN, G., MAASS, B.L. et HANSON, J.** (1996). Natural variation in *Brachiaria* and existing germplasm collections. In: MILES J.W., MAASS B.L., VALLE C.B. do (Ed). *Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement*. [Cali]: CIAT; Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. CIAT Publication. 259: 16-42
- KERRIDGE, P.C. et HARDY, B.** (1994). *Biology and Agronomy of Forage Arachis*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia. CIAT Publication. 240

- KING, H.** (1911). Farmers of Forty centuries: Or Permanent Agriculture in China, Korea and Japan. Kessinger Publishing. 24 p.
- KNIGHT, H. et KNIGHT, M.** (2001). Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk. Trends in Plant Science. 6: 262-267
- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. et RUBEL, F.** (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift. 15 (3): 259-263
- KRAPOVICKAS, A. et GREGORY, W.** (1994). Taxonomía del género *Arachis* (*Leguminosae*). Bonplandia. VIII: 81-83
- LAOSSI, K.-R., BAROT, S., CARVALHO, D., DESJARDINS, T., LAVELLE, P., MARTINS, M., MITJA, D., CARONLINA, A., ROUSSEAU, G., SARRAZIN, M., VELASQUEZ, E. et GRIMALDI, M.** (2008). Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. Pedobiologia. 51: 397-407
- LASCANO, C.** (1995). Valor nutritivo y producción animal de *Arachis* forrajero. Biología y agronomía de especies forrajeras de *arachis*. Centro Internacional de Agricultura Tropical. 117-130
- LASCANO, C.E. et EUCLIDES, V.P.B.** (1996). Nutritional quality and animal production of Brachiaria pastures. In: Miles J.W., Mass B.L., Valle C.B. Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement. ed. CIAT, Cali, Colombia.: 106–110
- LAWLOR, D.W.** (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. Ann. Bot. 89: 871-885
- LENNE, J.M. et TRUTMANN, P.** (1994). Diseases of Tropical Pasture Plants. CABI, Wallingford, UK.
- LEVITT, J.** (1980). Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. Vol. 1: 2nd edition.
- LEWIS, J.M.** (1995). The Story behind the Bowen Ratio. Bulletin of the American Meteorological Society. 76: 2433-2443
- LUDLOW, M.M.** (1980). Stress physiology of tropical pasture plants. Trop. Grassl. 14: 136-145
- LUDLOW, M.M., FISHER, M.J. et WILSON, J.R.** (1985). Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and a tropical legume grown in controlled conditions and in the field. Austr. J. Plant Physiol. 12: 131-150
- LUZ MARTINS, R., ROSSI, J.P., FERNANDES, A.C., MASCARENHAS-GRISE, M. et BONATO-MURARO, G.** (2006). Produção de forragem em pastagens de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu e *Panicum maximum* cv Mombaça, em resposta a diferentes doses de nutrientes, em Umuarama-PR. Rev. Acad., Curitiba. . 4, n.3: 59-64
- MAASS, B.L. et DO VALLE, C.B.** (1996). Brachiaria: Biology, Agronomy, and improvement. Colômbia: CIAT.: 124-140
- MAITRE D'HOTEL, E. et BIRI KASSOUM, B.** (2002). Contribution à l'étude de la durabilité de l'agriculture familiale en zone de front pionnier : exemple de la communauté de Benfica en Amazonie orientale brésilienne. Diplôme d'Agronomie Tropicale. Centre National d'Etudes Agronomiques des Régions Chaudes. 112 p.
- MARI, L.J.** (2003). Intervalo entre cortes em capim-marandu (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) produção, valor nutricional e perdas assuadas à fermentação da silagem. Mestrado, Universidade de São Paulo.: 159
- MAUREL, C., SANTONI, V., LUU, D.-T., WUDICK, M.M. et VERDOUCQ, L.** (2009). The cellular dynamics of plant aquaporin expression and functions. Current Opinion in Plant Biology. In Press

- MEDRANO, H., ESCALONA, J.M., BOTA, J., GULÍAS, J. et FLEXAS, J.** (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: the interest of stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*. 89: 895-905
- MEDRANO, H., PARRY, M.A.J., SOCIAS, X. et LAWLOR, D.W.** (1997). Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology*. 131: 491-501
- MICHELSSEN, H.** (1990). Análisis del desarrollo de la producción de leche en la zona tropical húmeda: El caso del Caquetá, Colombia. Working document (CIAT: Cali, Colombia). 60
- MILES, J.W., DO-VALLE, C.B., RAO, I.M. et EUCLIDES, V.P.B.** (2004). Brachiaria grasses. In: Sollenberger, L.E.; Moser, L.; Burson, B. (eds.). Warm-season (C4) grasses. Agron. Monogr. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, USA. 45: 745-783
- MILES, J.W., MAASS, B.L. et DO-VALLE, C.B.** (1996). Brachiaria: biology, agronomy and improvement. Joint publication by CIAT, Cali, Colombia and Embrapa/CNPQC, Campo Grande, MS, Brazil.: 43-54
- MOLLISON, B.** (1997). Introduction to Permaculture. Tagari Publications. 224 p.
- MONTEIRO, F.A.** (1995). Cultivo de *Brachiaria brizantha* Stapf. cv. Marandu em Solução Nutritiva com Omissões de Macronutrientes. *Scientia Agricola*. 52, n.1: 135-141
- NARDINI, A. et SALLEO, S.** (2000). Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventive xylem cavitation? *Trees*. 15: 14-24
- NARDINI, A., SALLEO, S., LO GULLO, M.A. et PITT, F.** (2000). Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitude gradient. *Plant Ecology*. 148: 139-147
- NASCIMENTO, D.** (1992). Informações sobre plantas forrageiras. Viçosa – MG: UFV. Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Zootecnia.: 56
- NOBEL, P.S.** (2005). Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Elsevier Academic Press. Third Edition
- ORT, D.R.** (2001). When there is too much light. *Plant physiology*. 125: 29-32
- PACALA, S.W., HURTT, G.C., BAKER, D., PEYLIN, P., HOUGHTON, R.A., BIRDSEY, R.A., HEATH, L., SUNDQUIST, E.T., STALLARD, R.F., CIAIS, P., MOORCROFT, P., CASPERSEN, J.P., SHEVLIAKOVA, E., MOORE, B., KOHLMAIER, G., HOLLAND, E., GLOOR, M., HARMON, M.E., FAN, S.M., SARMEINTO, J.L., GOODALE, C.L., SCHIMEL, D. et FIELD, C.B.** (2001). Consistent land and atmosphere based U.S. carbon sink estimates. *Science*. 292: 2316-2320
- PAGANELLA, M.B. et VALLS, J.F.M.** (2002). Caracterização morfológica de cultivares e acessos selecionados de *Arachis pintoi* Krapov. & Gregory. *Pasturas Tropicales*. 24: 22-29
- PEREZ, H.E., PEZO, D.A. et ARZE, J.** (1993). Growth of *Brachiaria brizantha* and *Brachiaria dictyoneura* associated with soybean (*Glycine max* L.). *Pasturas Trop.* 15(1): 2-9
- PÉREZ, R. et ACOSTA, A.** (1998). Potencial de producción animal con especies forrajeras en suelos ácidos de la Orinoquía. Información Técnica. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria "Corpoica" Regional. Año 2 No.19: 8
- PERRIER, A.** (1988). Bilan hydrique et énergétique : consommation en eau des cultures. Etudes sur les transferts d'eau dans le système sol – plante – atmosphère. Sous la direction de CALVET, R. INRA.: 247-259

- PETERS, M., FRANCO, L.H., SCHMIDT, A. et HINCAPIÉ, B.** (2003). Especies forrajeras multipropósito: Opciones para productores de Centroamérica. CIAT Publication No. 333, Cali, Colombia.
- PIMENTEL, C., LAFFRAY, D. et LOUGUET, P.** (1999). Intrinsic water use efficiency at the pollinisation stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum*. 106: 184-189
- PIOT, J. et RIPPSTEIN, G.** (1976). *Brachiaria brizantha*. Meilleures temps de repos. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* 29(2): 173-177
- PIZARRO, A.E., DO-VALLE, C.B., KELLER-GREIN, G., SCHULTZE-KRAFT, R. et ZIMMER, A.H.** (1996). Regional experience with *Brachiaria*: Tropical America – Savannas. In: MILES J.W., MAASS B.L., DO VALLE C.B. *Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement*. Colômbia: CIAT.: 225-246
- PIZARRO, A.E. et RINCÓN, A.** (1994). Regional experience with forage *Arachis pintoï* in South America. In: Kerridge P.C. and Hardy B. (eds). *Biology and agronomy of forage Arachia*. CIAT. 144-157
- PIZARRO, E.A., RAMOS, A.K.B. et CARVALHO, M.A.** (1997). Producción y persistencia de siete accesiones de *Arachis pintoï* asociadas con *Paspalum maritimum* en el Cerrado brasileño. *Pasturas Tropicales*. 19: 40-44
- POSTIGLIONI, S.R.** (1995). Potencial para produção de carne da *Brachiaria brizantha* cv. Marandu, *Setaria anceps* cv. Kazungula et *Cynodon nlemfuensis* cv. Coastcross-1 na região dos campos gerais do Paraná-Brasil. *Pasturas Tropicales*. 20(1): 9-14
- PUIG, H.** (2001). La forêt tropicale humide. Collection Botanique. Éditions Bellin. 447p.
- QUÉNÉHERVÉ, P., BERTIN, Y. et CHABRIER, C.** (2002). *Arachis pintoï* : une plante de couverture pour les bananeraie ? Avantages et inconvénients d'un point de vue nématologique. *InfoMusa*. 11 (1): 28-30
- RAMÍREZ, A. et SERÉ, C.** (1990). *Brachiaria decumbens* en el Caquetá: Adopción y uso en ganaderías de doble propósito.
. Proyecto colaborativo Nestlé de Colombia, Fondo Ganadero del Valle, INCORA, SENA, Universidad del Amazonas, ICA, CIAT. Working document. 67
- RENAUDIN, B.** (2002). Changements de structure et de fonctionnement hydrique d'un ferralsol d'Amazonie, après remplacement de la forêt par des pâturages: région de Marabá, état du Pará, Brésil. Mémoire de fin d'études (Diplôme d'Agronomie Approfondie: Génie de l'Environnement). Ecole National Supérieure d'Agronomie. 21p.
- RENVOIZE, S.A., CLAYTON, W.D. et KABUYE, C.H.S.** (1996). Morphology, Taxonomy and Natural Distribution of *Brachiaria* (Trin.) Griseb. In: MILES J.W., MAASS B.L., DO VALLE C.B. (ed.). *Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement*. Centro Internacional de Agricultura Tropical. CIAT/EMBRAPA. CIAT Publication. 259: 16-1542
- REPELLIN, A.** (1994). Influence du déficit hydrique sur la physiologie des palmes de diverses varieties de cocotiers (*Cocos nucifera* L.) : évolution des paramètres hydriques, des échanges gazeux et de la composition lipidique des membranes. Thèse de doctorat de l'Université Paris 7 – Denis Diderot.
- RINCÓN, A.** (1994). Propagación vegetativa y producción de semilla de *Arachis pintoï* en monocultivo y asociado con *Brachiaria sp* bajo pastoreo. *Achagua* Vol. 1 No. 1. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria "Corpoica" Regional. 8: 20-29
- RINCÓN, A.** (2001). Potencial productivo de ecotipos de *Arachis pintoï* en el Piedemonte de los Llanos Orientales de Colombia. *Pasturas Tropicales*. 23: 19-24

- RINCÓN, A.C., CUESTA, P.A., PÉREZ, R., LASCANO, C.E. et FERGUSON, J.** (1992). Maní forrajero perenne (*Arachis pintoï* Krapovickas & Gregory): Una alternativa para agricultores y ganaderos. . ICA and CIAT, Boletín técnico. 219
- RIVAS, L. et HOLMANN, F.** (1996a). Análisis económico de nuevas alternativas de pasturas asociadas basadas en la leguminosa *A. pintoï* en Caquetá, Colombia. (CIAT: Cali, Colombia). (Typescript).
- RIVAS, L. et HOLMANN, F.** (1996b). Early adoption of *Arachis pintoï* in the humid tropics: the case of dual-purpose livestock systems in Caquetá, Colombia.
- RIVAS, L. et SERÉ, C.** (1985). Price and supply seasonality of beef in Colombia—Implications for the role of improved pastures. In: Trends in CIAT Commodities. Internal Document Economics 1.10, MAY.
- ROSSI CAVALCANTI, F., MATOS SANTOS LIMA, J.P., FERREIR-SILVA, S.L., ALMEIDA VIEGAS, R. et GOMES SILVEIRA, J.A.** (2006). Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. *Journal of plant physiology*. 164: 591-600
- ROSSI, J.-P., MATHIEU, J., COOPER, M. et GRIMALDI, M.** (2006). Soil macrofaunal biodiversity in Amazonian pastures: Matching sampling with patterns. *Soil Biology & Biochemistry*. 38: 2178-2187
- SCHLZE, E.D., TURNER, N.C., GOLLAN, T. et SHACKEL, K.A.** (1987). Stomatal responses to air humidity and soil drought. In : Stomatal Function (Zieger E., Farquhar G.D., Cowan I.R. eds) Standford University press. 503 p.
- SCHULTZ, H.R.** (2003). Differences in hydraulic architecture account for nearisohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*. 26: 1393-1405
- SCHULTZE-KRAFT, R.** (1992). *Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf. In: 't Mannetje, L. and Jones, R.M. (eds). Plant Resources of South-East Asia. Forages. 4: 56-58
- SEIFFERT, N.F.** (1980). Gramíneas Forrageiras do Gênero *Brachiaria*. Campo Grande, EMBRAPA, CNPGC. Circular Técnica. 1, jan
- SERÉ, C.** (1986). Socioeconomía de la producción bovina de doble propósito. In: Panorama de la ganadería de doble propósito en la América tropical. ICA and CIAT: Santafé de Bogotá, Colombia.
- SERÉ, C. et VACCARO, L.** (1985). Milk production from dual-purpose systems in tropical Latin America. In: Milk production in developing countries. (University of Edinburgh: Scotland).
- SERRANO, R., MULET, J.M., RIOS, G., MARQUEZ, J.A., DE LARINOVA, I.F., LEUBE, M.P., MENDIZABAL, I., PASCUAL-AHUIR, A., PROFT, M., ROS, R. et MONTESINOS, C.** (1999). A glimpse of the mechanisms of ion homeostasis during salt stress. *Journal of experimental botany*. 50: 1023-1036
- SERRANO, R. et RODRIGUEZ-NAVARRO, A.** (2001). Ion homeostasis during salt stress in plants. *Current Opinion in Cell Biology*. 13(4): 399-404
- SERRÃO, E.A.D. et SIMÃO-NETO, M.** (1971). Informações sobre duas espécies de gramíneas forrageiras do gênero *Brachiaria* na Amazônia: *B. decumbens* Stapf e *B. ruziziensis* Germain et Evrard. Estudos sobre forrageiras na Amazônia. Instituto de Pesquisas Experimentação Agropecuária do Norte, Belém. 2(1)
- SHELTON, H.M., GUTTERIDGE, R.C., MULLEN, B.F. et BRAY, R.A.** (1998). *Leucaena* - adaptation, quality and farming systems. . ACIAR, Canberra, Australia.
- SHINOZAKI, K. et YAMAGUSHI-SHINOZAKI, K.** (2000). Molecular responses to deshydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology*. 3: 217-223

- SILVA, J.P. et BLANCO, L.** (1996). Sementes para pastagens e adubação verde. . Ribeirão Preto – SP: UPAC.: 68
- SINOQUET, H. et CRUZ, P.** (1995a). Ecophysiology of tropical intercropping. INRA Editions. 483 p.
- SINOQUET, H. et CRUZ, P.** (1995b). Ecophysiology of tropical intercropping, Science Update. Editions INRA.
- SMIRNOFF, N.** (1998). Plant resistance to environmental stress. Current opinion in Biotechnology. 9(2): 214-219
- SOARES FILHO, C.V.** (1994). Recomendações de Espécies e Variedades de Brachiaria para Diferentes Condições. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM. Anais: FEALQ. 12: 25-48
- SPERRY, J.S.** (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. Agricultural and Forest Meteorology. 104: 13-23
- SPERRY, J.S., HACKE, U.G., OREN, R. et COMSTOCK, J.P.** (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. Plant, Cell and Environment. 25: 251-263
- STOKINGER, E.J., GLIMOUR, S.J. et TOMASHOW, M.F.** (1997). *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a *cis*-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. Proceedings of the National Academy of Science USA. 94: 1035-1040
- TAIZ, L. et ZEIGER, E.** (2006). Plant Physiology. Sinauer associates. Fourth edition.
- TAKAHASHI, S. et MURATA, N.** (2008). How do environmental stresses accelerate photoinhibition? Trends in Plant Sciences. 13(4): 178-182
- TARDIEU, F. et DREYER, E.** (1997). Régulation des échanges gazeux par les plantes soumises à la sécheresse. In : L'eau dans l'espace rural, Production végétale et qualité de l'eau. INRA Editions.: 41-59
- TENHUNEN, J.D., PEARCY, R.W. et LANGE, O.L.** (1987). Diurnal variation in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Stomatal function, E. Zeiger, G. Farquhar, and I. Cowan (eds). Stanford University Press, Stanford, California. pp 323-351
- THOMAS, D. et GROF, B.** (1986). Some pasture species for the tropical savannas of South America. III. *Andropogon gayanus*, *Brachiaria* species and *Panicum maximum*. Herbage Abstracts. 56: 557-565
- THOMAS, F.** (2006). Rôle de deux ingénieurs de l'écosystème: le termite *Cornitermes sp.* et l'annélide *Andriodrillus phacoensis* sur le fonctionnement du sol dans le Sud-est amazonien. Thèse de doctorat. Sciences et techniques environnementales. Université Paris 12 Val-de-Marne. 285p.
- THOMAS, R. et ASAKAWA, N.** (1993). Descomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. Soil Biol Biochem. 25: 1351-1361
- TIKI FILHO, T., QUASHIE SAM, J. et DUGUMA, B.** (2004). Effect of *Leucaena leucocephala* tree management on maize/cowpea performances in a ferric acrisol of Southern Ghana. Cameroon Journal of Agricultural Science. Vol.1(1): 26-30
- TOURRAND, J.-F., PIKETTY, M.-G., OLIVEIRA, J.R.D., THALES, M.C., VEIGA, J.B. et POCCARD-CHAPUIS, R.** (2004). Élevage bovin, déforestation et développement régional : le cas du Sud du Pará, Amazonie brésilienne. Bois et forêts des tropiques. 280(2): 5-16
- TURNER, N.C.** (1986). Crop water deficits: A decade of progress. Adv. in Agron. 39: 1-51
- TYERMAN, S.D., NIEMIETZ, C.M. et BRAMLEY, H.** (2002). Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. Plant, Cell and Environment. 25: 173-194

- TYREE, M.T. et SPERRY, J.S.** (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant physiol.* 88: 574–580
- VALLEJOS, A.** (1988). Caracterización y evaluación agronomica preliminar de accesiones de *Brachiaria* y *Panicum* en el tropico humedo de Costa Rica. M.Sc. Thesis, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- VAN HONERT, T.H.** (1948). Water transport in plants as a catenary process, *Discuss. Faraday Soc.* 3: 146-153
- VAN SCHAİK, A.** (1992). Establishment and adoption of *Brachiaria brizantha* / *Arachis pintoï* associations in the Atlantic zone of Costa Rica. The Atlantic zone programme. CATIE. 59p
- VARTANIAN, N., MARCOTTE, L. et GIRAUDAT, J.** (1994). Drought Rhizogenesis in *Arabidopsis thaliana* (Differential Responses of Hormonal Mutants). *Plant Physiology.* 104(2): 761-767
- VEIGA, J.B. et SIMÃO NETO, M.** (1992). Leucena na alimentação animal. Recomendações Básicas. Belém – PA. Centro de Pesquisa Agroflorestral da Amazônia Oriental, CPATU. Boletim 19: 4
- VERA, R. et SERÉ, C.** (1985). Sistemas de producción pecuaria extensiva: Brasil, Colombia y Venezuela, Informe Final Proyecto ETES. CIAT: Cali, Colombia.
- VIERLING, E. et KIMPEL, J.** (1992). Plant responses to environmental stress. *Current Biology.* 6: 341
- WANG, W., VINOCUR, B. et ALTMAN, A.** (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta.* 218: 1-14
- WILSON, J.R., LUDLOW, M.M., FISHER, M.J. et SCULZE, E.D.** (1980). Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 207-220
- ZHU, G.Y., KINET, J.-M. et LUTTS, S.** (2001). Characterization of rice (*Oriza sativa*) F3 populations selected for salt resistance. I. Physiological behaviour during vegetative growth. *Euphytica.* 121: 251-263
- ZHU, J.-K.** (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology.* 53: 247-273

ANNEXES

ANNEXE 1a



Typha domingensis : plante typique des zones humides

ANNEXE 1b



Vue d'un bas fond de l'ensemble I à Benfica

ANNEXE 2

Les paramètres utilisés pour les calculs de physiologie

Les calculs s'appuient sur les équations de Farquhar et *al.* (1980). Tout composant de l'air est caractérisé par sa fraction molaire. Cette fraction correspond au rapport de la pression partielle du gaz, à température T et à pression atmosphérique Patm. Tout apport d'eau dans le circuit modifie le débit et la fraction molaire des composants, dont la vapeur d'eau et le CO₂.

Pour la vapeur d'eau :

$$(1) F_{H_2O} = e_a(T) / P_{atm} \text{ (Pa / Pa = mol.eau.mol}^{-1} \text{ air)}$$

La chambre mesure la température (°C) et l'humidité relative (HR%) de l'air d'entrée et de sortie.

Par ailleurs, on rappelle que :

$$(2) HR\% (T) = e_a (T_a) / e_{sat} (T_a).100$$

Où $e_{sat} (T_a)$ est la pression de vapeur d'eau saturante à la température de l'air (T_a).

De (2), nous pouvons en tirer e_a :

$$e_a (T_a) = HR (T_a).e_{sat} (T_a) / 100$$

Il faut rappeler que la valeur de $e_{sat} (T_a)$ peut-être lue sur un tableau ou calculée par différentes formules. Nous avons utilisé :

$$e_{sat} = 6,108 \exp. (17,52.T/240,97+T)$$

avec T en °C et e_{sat} en hPa

Les flux d'assimilation et de transpiration

Calcul de l'assimilation nette (A)

$$A = \Delta CO_2 . \text{débit} . \text{surface} \text{ (en } \mu\text{mol CO}_2 . \text{m}^{-2} . \text{s}^{-1}\text{)}$$

ΔCO_2 en $\mu\text{mol CO}_2 . \text{mol air}^{-1}$ = variation de la fraction molaire du CO₂ (in-out), vpm. Les valeurs de CO₂ données par LCA₂ sont corrigées car l'analyseur monotube faiblement sensible à la vapeur d'eau. La correction est de 3 vpm.

Calcul de la transpiration (E)

$$E = F_{H_2O} . \text{débit}^{-1} . \text{surface}^{-1} \text{ (en mol eau.m}^{-2} . \text{s}^{-1}\text{)}$$

- débit en mol.s⁻¹, sachant que 1 mole de gaz à 0 °C est égal à 22,4 l et 24 l à 20 °C
- surface en m²
- F_{H_2O} est la variation de la partie molaire de H₂O entre l'entrée et la sortie

ANNEXE 2 (suite)

Les calculs de la conductance stomatique

Il faut connaître la résistance de la couche d'air (R_a) limite dans la PLC et la température de la feuille. La couche limite à la surface des feuilles est une mince couche d'air dans laquelle le déplacement des molécules d'eau venant de la feuille se fait par diffusion moléculaire selon le gradient de Fick (HELLER et al., 1998). La présence des autres constituants s'oppose à ce processus diffusif et on parle de résistance de couche limite (R_a ou R_b). Les stomates, lorsqu'ils sont ouverts, facilitent les échanges gazeux et notamment le transfert de la vapeur d'eau de la feuille vers l'air. L'épaisseur de la couche limite qui dépend de la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau influence directement la transpiration et l'activité photosynthétique. Ainsi, le vent, qui diminue l'épaisseur de la couche limite, et donc la résistance à la diffusion, intensifie les échanges entre la feuille et l'atmosphère. La résistance de la couche limite s'ajoute à la résistance stomatique à la diffusion de la vapeur d'eau.

Il est possible ensuite de calculer la résistance totale correspondante à la somme de la résistance de la couche limite et de la résistance stomatique. On utilise le formalisme ohmique car les résistances ont la même disposition qu'un circuit électrique. Les pertes d'eau à travers la cuticule sont non différenciables des pertes d'eau par les stomates donc la résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau est intégrée dans la résistance stomatique. Cependant, la résistance cuticulaire à la diffusion de la vapeur est faible par rapport à la résistance stomatique. Par ailleurs, la turbine homogénéise l'air ambiant de la chambre.

On sait que :

$$E = \Delta e / Patm.1 / \Sigma R = (e\text{-sat feuille} - e_a) / (Patm (R_{sw} + R_{bw}))$$

Où : $\Sigma R_{tw} = R_{sw} + R_{bw}$ d'après la disposition des résistances R_{bw} et R_{sw} en série l'une par rapport à l'autre.

Ou encore : $R_{sw} = \Sigma R_{tw} - R_{bw}$

La conductance stomatique étant égale à l'inverse de la résistance :

$$G_{sw} = 1 / R_{sw} \text{ (en mol.m}^{-2}.s^{-1}\text{)}$$

À partir de l'équation nous pouvons écrire :

$$E = \Delta e / Patm.g_{tw} \text{ et } 1 / \Sigma R_{tw} = g_{tw}$$

Où : g_{tw} est la conductance totale.

Calcul du déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (VPD)

Le VPD est la différence entre la pression de vapeur d'eau saturante calculée à partir de la température de la feuille et la pression de vapeur d'eau dans l'atmosphère. Le terme qui exprime le gradient de pression de vapeur conditionne directement les échanges feuille – atmosphère.

$$VPD = e\text{-sat}(T_f) - e_a(T_a) \text{ en millibars}$$

Par ailleurs, les stomates se ferment en réponse à un déficit de VPD trop important.

ANNEXE 2 (suite)

Les calculs du CO₂ interne

Ce paramètre caractérise la concentration en CO₂ dans les chambres sous stomatiques au contact direct des cellules. En utilisant le formalisme ohmique, on peut écrire :

$$A = \Delta \text{CO}_2 \cdot \text{débit} / \text{surface} = (C_a - C_i) / \Sigma R_c = g_{tc} (C_a - C_i)$$

Avec : $\Sigma R_{tc} = R_{sc} + R_{bc}$

On peut calculer à partir des échanges de vapeur d'eau, la résistance à la diffusion du CO₂ :

$R_{bc} = 1,33 R_{bw}$ d'après les équations de Karman sur les écoulements gazeux turbulents

$R_{sc} = 1,56 R_{sw}$ d'après la loi de Graham sur la diffusion de deux espèces gazeuses au travers de petits pores (comme les stomates).

En appliquant la loi de Graham :

$$\frac{\text{Vitesse diffusion H}_2\text{O}}{\text{Vitesse diffusion CO}_2} = \frac{g_{sw}}{g_{sc}} = \frac{R_{sc}}{R_{sw}} = \sqrt{\frac{M_{\text{CO}_2}}{M_{\text{H}_2\text{O}}}} = \sqrt{\frac{44}{18}} = 1,56$$

Nous pouvons dire à partir de l'équation (a) :

$$C_i = C_a - A / g_{tc}$$

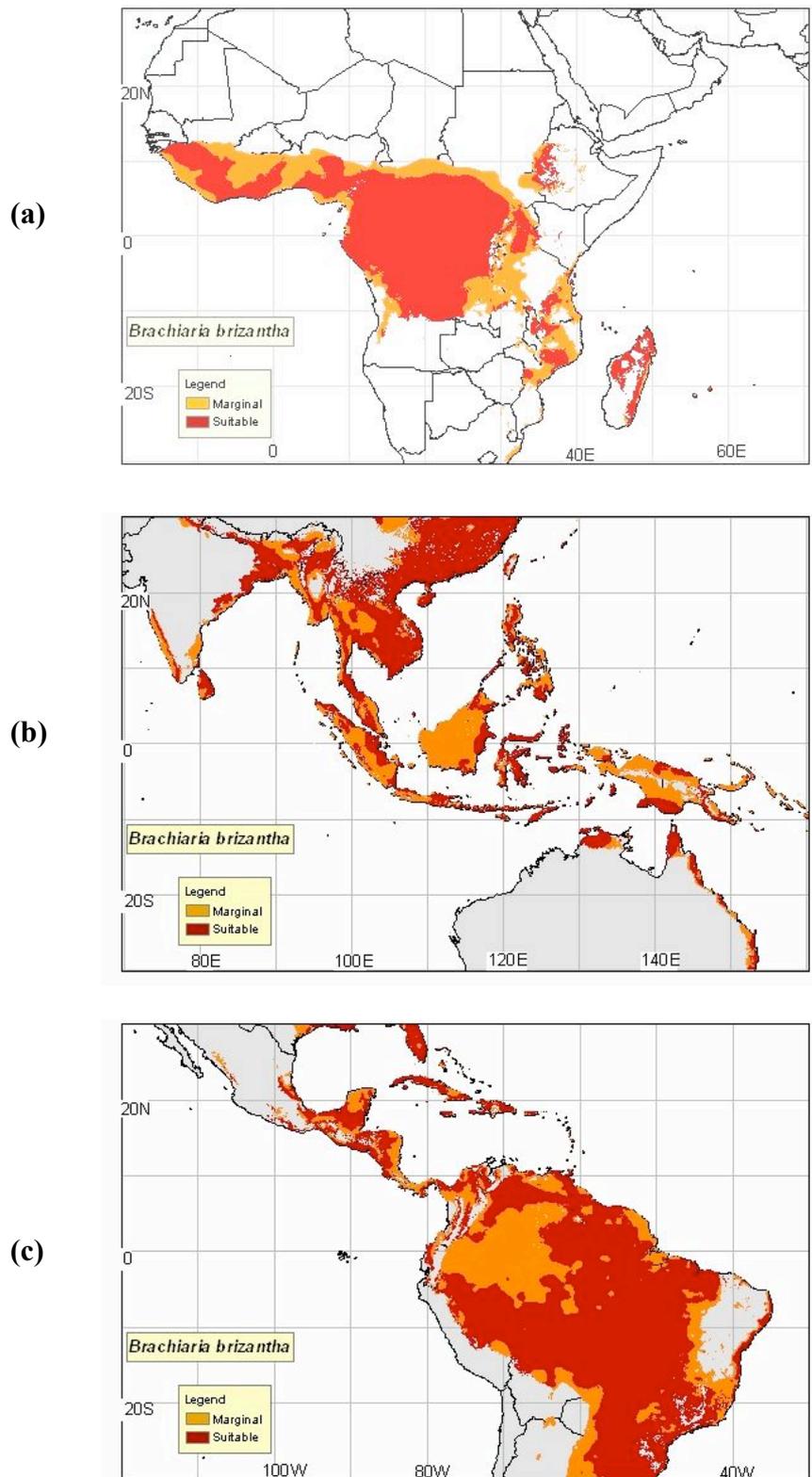
Cette formule brute est corrigée selon les équations de Farquhar *et al.* (1980).

La connaissance du C_i permet de déterminer plusieurs choses. Il détermine d'abord le type de métabolisme de la plante. Ensuite, il détermine les effets d'un stress sur l'assimilation du CO₂. La fermeture stomatique précoce sans une modification significative de l'assimilation entraîne une baisse du C_i moyen. À l'opposé, une fermeture stomatique prolongée en relation avec un stress de longue durée se traduit par des modifications métaboliques entraînant une augmentation du métabolisme respiratoire et une augmentation du C_i . Enfin, on peut construire faisant varier le C_a (CO₂ de l'air) des courbes $A = f(C_i)$ permettent entre autres de déterminer la résistance du mésophylle, paramètre global correspondant aux carboxylations. La limitation stomatique en CO₂ ambiant augmente la résistance lorsque le stress altère les enzymes de carboxylation.

Les paramètres relatifs aux échanges gazeux et à la photosynthèse sont exprimés de la manière suivante :

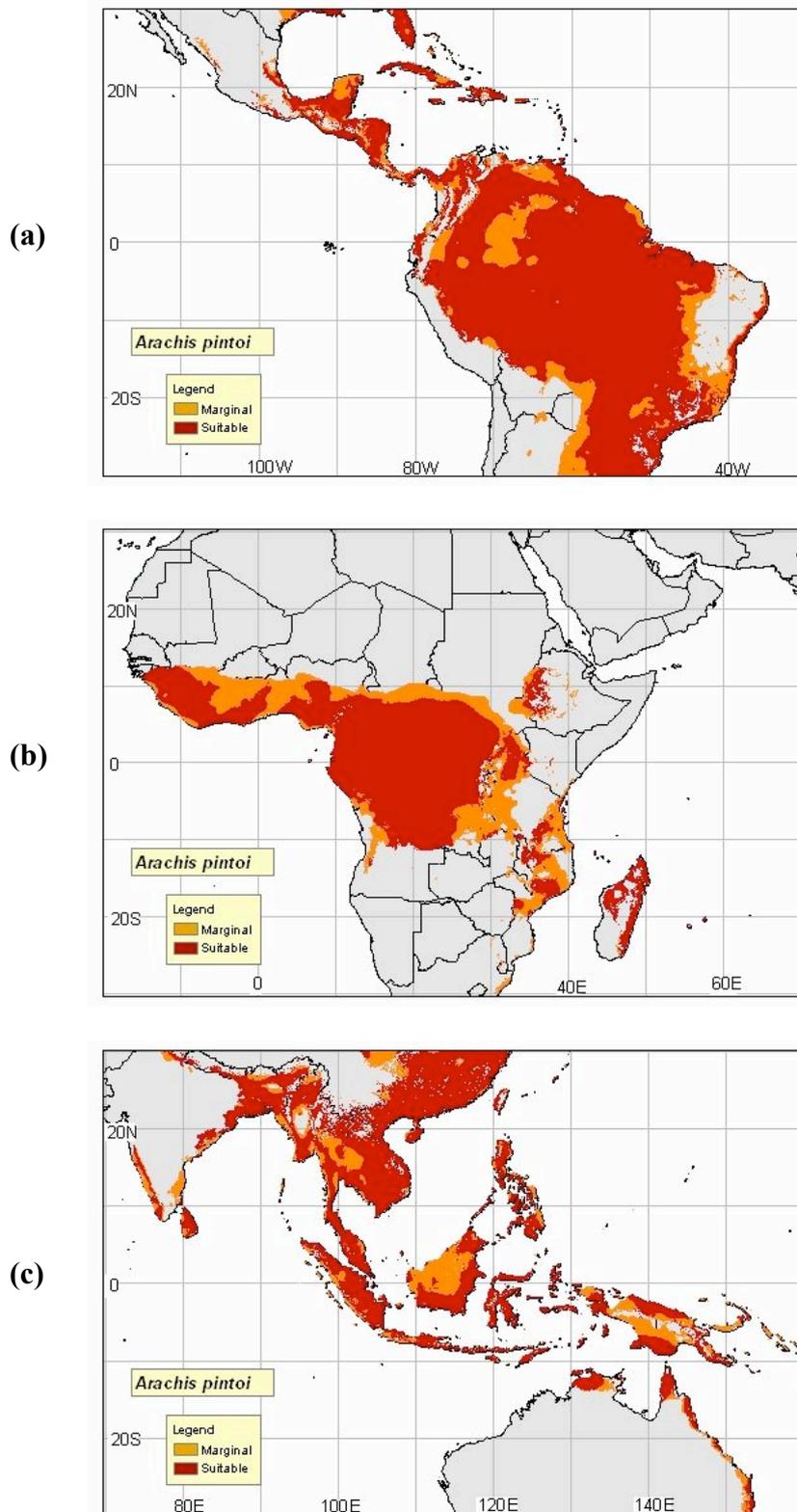
- transpiration (E) en $10^{-3} \text{ mol.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- assimilation nette (A) en $10^{-6} \text{ mol.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

ANNEXE 3a



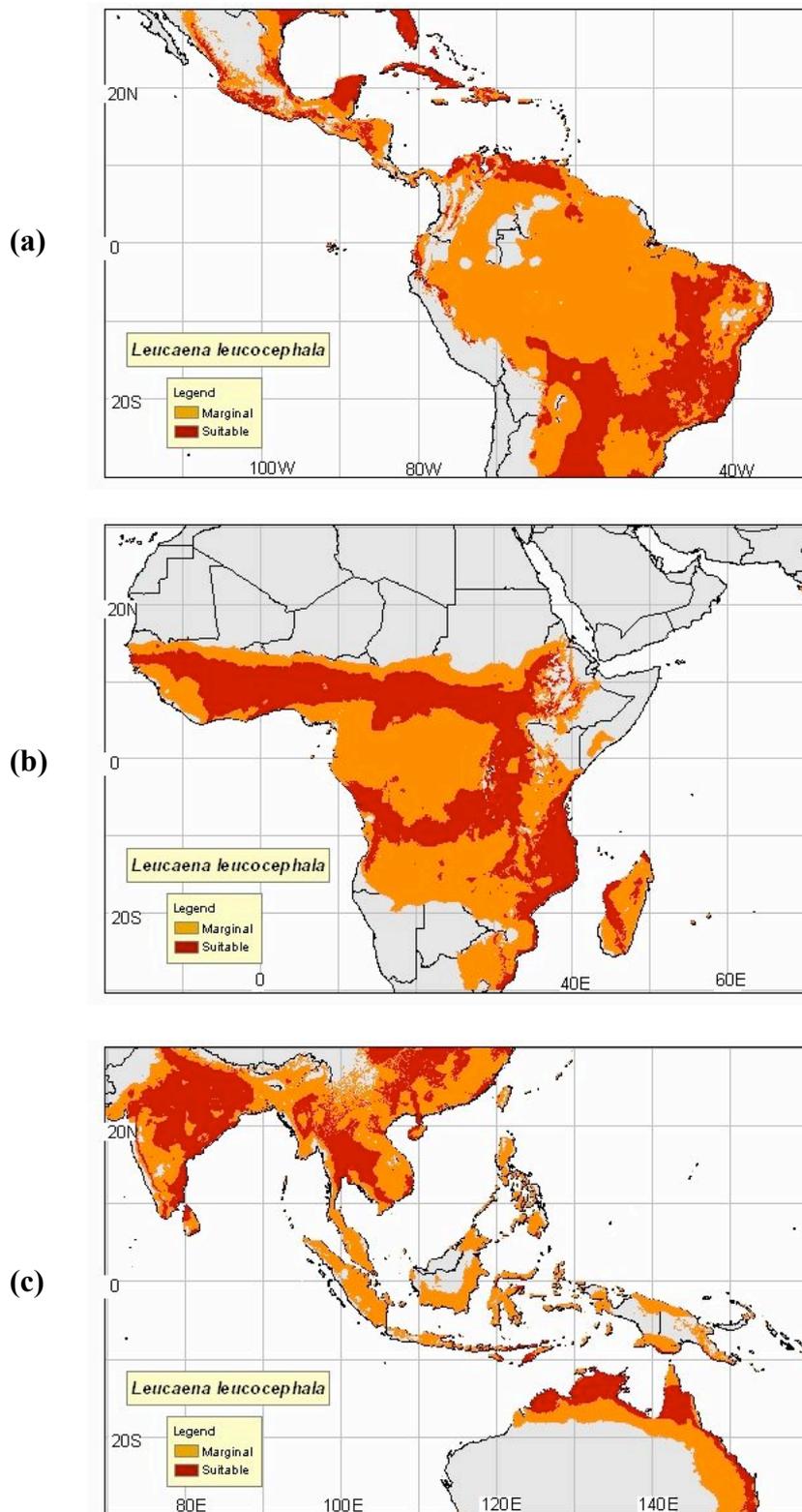
Distribution de *Brachiaria brizantha* sur le continent (a) Africain, (b) Asiatique et (c) Américain (FAO, 2008b)

ANNEXE 3b



Distribution d'*A. pintoi* : (a) sur le continent américain ; (b) sur le continent africain ; (c) en Asie du Sud Est et en Océanie (FAO, 2008b)

ANNEXE 3c



Distribution de *L. leucocephala* (a) sur le continent Américain ; (b) sur le continent Africain ; (c) en Océanie et Asie (FAO, 2008b)

ANNEXE 4a

Évolution de la PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à différentes heures de la journée (ensoleillée) entre la saison humide et la saison sèche

Tranche horaire	9:00-9:30		9:30-10:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1200	1200	1330	1330
Moyen	940 (± 96)	1023 (± 100)	1033 (± 163)	1028 (± 117)
Le plus bas	700	820	730	850
	10:00-10:30		10:30-11:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1480	1470	1550	1650
Moyen	1169 ± 164	1264 ± 115	1279 (± 134)	1392 (± 106)
Le plus bas	860	1010	940	1000
	11:00-11:30		11:30-12:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1680	1730	1720	1800
Moyen	1398 (± 160)	1532 (± 80)	1475 ± 145	1655 ± 86
Le plus bas	1100	1360	1200	1490
	12:00-12:30		12:30-13:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1800	1810	1820	1830
Moyen	1556 (± 155)	1678 (± 78)	1611 (± 171)	1681 (± 85)
Le plus bas	1190	1460	1250	1490
	13:00-13:30		13:30-14:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1800	1820	1730	1860
Moyen	1545 ± 196	1647 ± 104	1489 (± 232)	1608 (± 120)
Le plus bas	1130	1460	930	1420
	14:00-14:30		14:30-15:00	
PAR	Humide	Sèche	Humide	Sèche
Le plus élevé	1650	1750	1490	1700
Moyen	1373 (± 186)	1533 (± 124)	1214 ± 218	1475 ± 130
Le plus bas	890	1350	580	1290

ANNEXE 4b

Évolution du PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à différentes heures de la journée au soleil et à l'ombre de *B. brizantha* au cours de la saison humide et de la saison sèche

Tranche horaire	10:00-10:30 Au soleil		10:30-11:00 A l'ombre	
Saison	Humide	Sèche	Humide	Sèche
PAR				
Le plus élevé	1450	1520	520	430
Moyen	1148 (± 177)	1289 (± 76)	247 (± 83)	222 (± 100)
Le plus bas	850	1190	40	80
Tranche horaire	13:00-13:30 Au soleil		13:30-14:00 A l'ombre	
Saison	Humide	Sèche	Humide	Sèche
PAR				
Le plus élevé	1690	1740	440	530
Moyen	1473 (± 143)	1580 (± 120)	289 (± 79)	252 (± 122)
Le plus bas	1160	1180	120	90

ANNEXE 4c

Évolution du PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à différentes heures de la journée au soleil et à l'ombre de *L. leucocephala* (b) au cours de la saison humide et de la saison sèche

Tranche horaire	11:00-11:30 Au soleil		11:30-12:00 À l'ombre	
Saison	Humide	Sèche	Humide	Sèche
PAR				
Le plus élevé	1520	1680	610	520
Moyen	1322 (± 162)	1473 (± 113)	296 (± 83)	291 (± 108)
Le plus bas	1040	1080	60	120
Tranche horaire	14:00-14:30 Au soleil		14:30-15:00 À l'ombre	
Saison	Humide	Sèche	Humide	Sèche
PAR				
Le plus élevé	1470	1670	430	510
Moyen	1306 (± 97)	1378 (± 227)	243 (± 21)	252 (± 109)
Le plus bas	1100	930	100	120

ANNEXE 5a

Calendrier de l'ensemble des missions à Benfica

Ensemble des missions MB-A	Dates (entre le 25 août et le 27 septembre 2005)
Mission 1	Du 25 au 30 août
Mission 2	Du 5 au 10 septembre
Mission 3	Du 22 au 27 septembre
Ensemble des missions MB-B	Dates (entre le 10 janvier et le 9 mai 2006)
Mission 1	Du 10 au 16 janvier
Mission 2	Du 1 ^{er} au 8 février
Mission 3	Du 2 au 9 mars
Mission 4	Du 1 ^{er} au 6 avril
Mission 5	Du 1 ^{er} au 9 mai
Ensemble des missions MB-C	Dates (entre le 1^{er} juin et le 29 août 2006)
Mission 1	Du 1 ^{er} au 6 juin
Mission 2	Du 8 au 13 juin
Mission 3	Du 20 au 25 juin
Mission 4	Du 3 au 8 juillet
Mission 5	Du 27 juillet au 1 ^{er} août
Mission 6	Du 10 au 15 août
Mission 7	Du 24 au 29 août
Ensemble des missions MB-D	Dates (entre le 19 décembre 2006 et le 2 février 2007)
Mission 1	Du 19 au 24 décembre
Mission 2	Du 29 décembre au 3 janvier
Mission 3	Du 8 au 13 janvier
Mission 4	Du 18 au 23 janvier
Mission 5	Du 28 janvier au 2 février

ANNEXE 5b

Organisation d'une journée de mesures lors d'une mission à Benfica

Tranche horaire	Parcelle expérimentale en monoculture	Parcelle expérimentale en culture associée	Espèce traitée
Matin			
9H00 – 9H30	Parcelle n°15	Parcelle n°1	<i>A. pintoï</i>
9H30 – 10H00	Parcelle n°14	Parcelle n°1	<i>L. leucocephala</i>
10H00 – 10H30	Parcelle n°13	Parcelle n°4	<i>B. brizantha</i>
10H30 – 11H00	Parcelle n°15	Parcelle n°4	<i>A. pintoï</i>
11H00 – 11H30	Parcelle n°14	Parcelle n°2	<i>L. leucocephala</i>
11H30 – 12H00	Parcelle n°13	Parcelle n°2	<i>B. brizantha</i>
Après-midi			
12H00 – 12H30	Parcelle n°15	Parcelle n°1	<i>A. pintoï</i>
12H30 – 13H00	Parcelle n°14	Parcelle n°1	<i>L. leucocephala</i>
13H00 – 13H30	Parcelle n°13	Parcelle n°4	<i>B. brizantha</i>
13H30 – 14H00	Parcelle n°15	Parcelle n°4	<i>A. pintoï</i>
14H00 – 14H30	Parcelle n°14	Parcelle n°2	<i>L. leucocephala</i>
14H30 – 15H00	Parcelle n°13	Parcelle n°2	<i>B. brizantha</i>

ANNEXE 6a

Évolution de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) des parcelles n°13 et du potentiel hydrique foliaire chez *B. brizantha* au cours de la saison sèche 2006. Les mesures ont été effectuées entre 11:30 et 12:00

ns : pas de différences significatives

Mission	Bloc	Date	Humidité volumique moyenne du sol (%)	Potentiel hydrique foliaire (MPa)
MB-C1	A	01/06/06	26,1 (\pm 0,8)	-0,6
	B	03/06/06	27,5 (\pm 1,6)	-0,5
	C	05/06/06	26,7 (\pm 2,4)	-0,5
MB-C2	A	08/06/06	23,9 (\pm 4,2)	-0,6
	B	10/06/06	26,3 (\pm 1,4)	-0,5
	C	12/06/06	23,2 (\pm 1,3)	-0,5
MB-C3	A	20/06/06	21,2 (\pm 3,9)	-0,9
	B	22/06/06	22,7 (\pm 1,2)	-0,7
	C	24/06/06	20,4 (\pm 1,2)	-0,7
MB-C4	A	03/07/06	18,2 (\pm 1,1)	-1,4
	B	05/07/06	18,6 (\pm 0,8)	-1,3
	C	07/07/06	17,2 (\pm 1,3)	-1,3
MB-C5	A	28/07/06	14,7 (\pm 1,5)	-1,5
	B	30/07/06	14,3 (\pm 0,8)	-1,6
	C	01/08/06	13,8 (\pm 1,1)	-1,4
MB-C6	A	10/08/06	11,3 (\pm 1,3)	-1,9
	B	12/08/06	11 (\pm 1,7)	-1,9
	C	14/08/06	10,8 (\pm 1,1)	-1,6

ANNEXE 6b

Évolution de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) des parcelles n 15 et du potentiel hydrique foliaire chez *A. pintoï* cultivé seul au cours de la saison sèche. Les mesures ont été effectuées entre 10:30 et 11:00

Des lettres différentes indiquent des variations significatives

ns : pas de différences significatives

Mission	Bloc	Date	Humidité volumique moyenne du sol (%)	Potentiel hydrique foliaire (MPa)	
MB-C1	A	01/06	18,7 (\pm 2)	a	-0,4
	B	03/06	21,5 (\pm 2,2)	b	-0,4
	C	05/06	21,6 (\pm 1,3)	b	-0,6
MB-C2	A	08/06	14,7 (\pm 1,4)	a	-0,4
	B	10/06	19,2 (\pm 2,8)	b	-0,4
	C	12/06	19,6 (\pm 1,5)	b	-0,4
MB-C3	A	20/06	14,2 (\pm 1,9)		-0,9
	B	22/06	14,6 (\pm 2,3)	ns	-0,7
	C	24/06	15,2 (\pm 1,1)		-0,8
MB-C4	A	03/07	12 (\pm 2,3)	a	-1,3
	B	05/07	14,5 (\pm 3,2)	b	-1,1
	C	07/07	14,7 (\pm 1)	b	-1,6
MB-C5	A	28/07	10,5 (\pm 1,6)		-1,9
	B	30/07	10,2 (\pm 1,8)	ns	-1,6
	C	01/08	10,7 (\pm 0,7)		-2
MB-C6	A	10/08	8,3 (\pm 2,8)		-2,4
	B	12/08	8,5 (\pm 1,4)	ns	-2,2
	C	14/08	8,2 (\pm 1,6)		-2,6

ANNEXE 6c

Évolution de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) des parcelles n°14 et du potentiel hydrique foliaire (MPa) chez *L. leucocephala* cultivé seul au cours de la saison sèche. Les mesures ont été effectuées entre 11:00 et 11:30

ns : pas de différences significatives

Mission	Bloc	Date	Humidité volumique moyenne du sol (%)	Potentiel hydrique foliaire (MPa)
MBC1	A	01/06	16,8 (±3,6)	-0,5
	B	03/06	18,4 (±3)	-0,5
	C	05/06	19,8 (±1,9)	-0,5
MBC2	A	08/06	15 (±2,4)	-0,7
	B	10/06	16 (±2,6)	-0,7
	C	12/06	17,3 (±3,4)	-0,7
MBC3	A	20/06	13 (±1,5)	-1
	B	22/06	13,7 (±2,2)	-0,9
	C	24/06	13,9 (±1,9)	-0,9
MBC4	A	03/07	12,4 (±1,4)	-1,2
	B	05/07	12,3 (±1,8)	-1,1
	C	07/07	12,7 (±2,5)	-1,1
MBC5	A	28/07	10 (±2,8)	-1,5
	B	30/07	9,1 (±1,7)	-1,3
	C	01/08	8,6 (±1,4)	-1,4
MBC6	A	10/08	8,1 (±1)	-2
	B	12/08	7,5 (±1,8)	-2
	C	14/08	6,1 (±1,8)	-2

ANNEXE 6d

Évolution de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) des parcelles n°4 et du potentiel hydrique foliaire (MPa) de *B. brizantha* et d'*A. pintoï* cultivé en association au cours de la saison sèche. Les mesures ont été effectuées entre 10:00 et 10:30 pour *B.*

brizantha et entre 10:30 et 11:00 pour *A. pintoï*

Des lettres différentes indiquent des variations significatives

ns : pas de différences significatives

Mission	Bloc	Date	Humidité volumique moyenne du sol (%)		Potentiel hydrique foliaire (MPa)	
					<i>B. brizantha</i>	<i>A. pintoï</i>
MBC1	A	01/06	21,5 (±2,2)	a	-0,6	-0,6
	B	03/06	24,7 (±1,4)	b	-0,5	-0,5
	C	05/06	26 (±0,8)	b	-0,5	-0,6
MBC2	A	08/06	18,8 (±1,5)	a	-0,6	-0,5
	B	10/06	19,7 (±0,9)	a	-0,5	-0,4
	C	12/06	22,6 (±1,5)	b	-0,5	-0,5
MBC3	A	20/06	14,6 (±2)		-0,7	-0,5
	B	22/06	15,9 (±1,9)	ns	-0,7	-0,5
	C	24/06	16,7 (±1,7)		-0,7	-0,6
MBC4	A	03/07	13,4 (±1,7)		-1,4	-1,2
	B	05/07	13,6 (±2)	ns	-0,8	-0,8
	C	07/07	14,3 (±1,2)		-0,8	-1,1
MBC5	A	28/07	13 (±1,7)		-1,5	-1,9
	B	30/07	10,4 (±1,8)	ns	-1,2	-1,4
	C	01/08	11,1 (±1,2)		-1,4	-1,8
MBC6	A	10/08	9,6 (±1,1)		-1,6	-2,5
	B	12/08	9,1 (±1,1)	ns	-1,5	-1,8
	C	14/08	9,7 (±1)		-1,6	-2,2

ANNEXE 6e

Évolution de l'humidité volumique moyenne du sol (0-10 cm) des parcelles n°2 et du potentiel hydrique foliaire (MPa) de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* cultivé en association au cours de la saison sèche. Les mesures ont été effectuées entre 11:00 et 11:30 pour *L. leucocephala* et entre 11:30 et 12:00 pour *B. brizantha*

Des lettres différentes indiquent des variations significatives

ns : pas de différences significatives

Mission	Bloc	Date	Humidité volumique moyenne du sol (%)	Potentiel hydrique foliaire (MPa)	
				<i>B. brizantha</i>	<i>L. leucocephala</i>
MBC1	A	01/06	18,9 (±1,8)		
	B	03/06	20,8 (±1,6)	ns	
	C	05/06	21,8 (±2,4)		
MBC2	A	08/06	16,2 (±2,1)	a	
	B	10/06	18,4 (±1,4)	a	
	C	12/06	22,6 (±1,5)	b	
MBC3	A	20/06	14,4 (±2)	a	
	B	22/06	17,1 (±1,2)	b	
	C	24/06	20,1 (±1,2)	c	
MBC4	A	03/07	14,1 (±1,5)	a	
	B	05/07	15,4 (±0,8)	b	
	C	07/07	17,6 (±1,3)	c	
MBC5	A	28/07	10,4 (±0,8)		
	B	30/07	9,7 (±0,8)	ns	
	C	01/08	10,3 (±1,1)		
MBC6	A	10/08	9,6 (±1,1)		
	B	12/08	7,4 (±1,7)	ns	
	C	14/08	7,7 (±1,1)		

ANNEXE 7



(a)



(b)



(c)



(d)



(e)



(f)

Évolution de la morphologie d'*A. pintoï* cultivé seul (bloc A, parcelle n°15) entre juin et novembre 2006

- (a) : juin
- (b) : juillet
- (c) : août
- (d) : septembre
- (e) : octobre
- (f) : novembre

ANNEXE 8



(a)



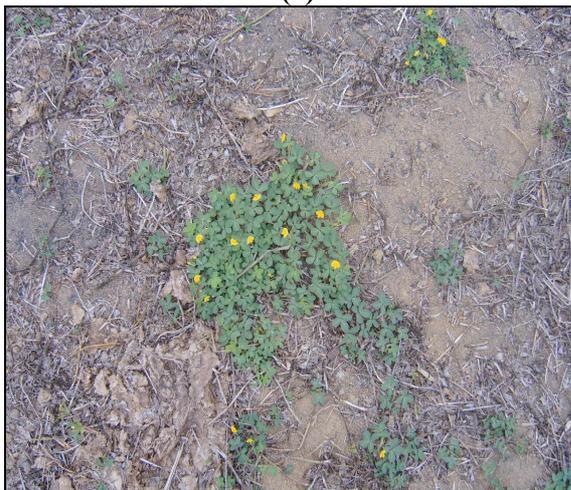
(b)



(c)



(d)



(e)



(f)

Évolution de la morphologie des feuilles (a, b et c) et des folioles (d) d'*A. pintoï* au cours de la sécheresse. Réhydratation (e) et germination des graines d'*A. pintoï* (f)

ANNEXE 9



(a)



(d)



(b)



(e)



(c)



(f)

Parcelles n°2 composées de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* en association

- (a) : Parcelle n°2 du bloc A en début de saison sèche
- (b) et (c) : Parcelle n°2 du bloc A en fin de saison sèche
- (c) : Parcelle n°2 du bloc B en début de saison humide
- (d) : Parcelle n°2 du bloc C en début de saison humide
- (f) : Reprise de 30 jours après une coupe de *B. brizantha* et de *L. leucocephala* sur la parcelle n°2 du bloc B

ABSTRACT

In the Eastern Amazon region (Pará, Brazil), smallholder farming significantly contributes to the transformation of the Amazonian rain forest ecosystem into pasture land that typically includes a single species, generally a perennial fodder grass (*Poaceae*) originating from Africa (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu). Such pastures rapidly lose their sustainability and get invaded by weeds. To prevent these effects, two imported perennial fodder species of the *Fabaceae* family (*Arachis pintoï* cv. Amarelo and *Leucaena leucocephala* Lam.) have been mixed with the African grass *Brachiaria* and the interrelations between *B. brizantha* and the *Fabaceae* species have been studied. In this unique ecophysiological study, plant parameters, such as gas exchange and plant water potential have been correlated with soil parameters, such as soil water content. The final goal was to assess the impact of the *Fabaceae* plants on pasture tolerance to water deficit. The experimental setting included five treatments applied to 100 m² fenced plots to keep cattle away. Treatments corresponded to various combination between the grass and the two *Fabaceae* species. Three biological repeats were set up for each treatment for statistical significance and in order to account for soil structure variability.

In monospecific plots, *B. brizantha* exhibited stomatal conductance values higher than those expected from typical C₄ species whereas net CO₂ assimilation rates were normal. *A. pintoï* and *L. leucocephala* had usual stomatal conductance values for field-cultivated C₃ plants. In response to drought, a general adjustment in stomatal conductance was observed 30 days into the dry season (*i.e.* without rain), suggesting that the plants limited transpiration rates according to the progressive decrease in soil water content. This strategy allowed them to maintain photosynthetic activities and to supply photosynthates to their tissues while limiting rises in temperatures. Upon exhaustion of soil water content, decreases in leaf water potentials were observed and plants escaped drought by reducing their leaf area and by abruptly closing their stomata. *Brachiaria*'s responses to drought were similar in mixed and monospecific plots regarding stomatal conductance, net CO₂ assimilation rate or real-time water efficiency. However, when grown in mixed plots with *A. pintoï*, *Brachiaria*'s leaf water potential decreased rapidly after the onset of drought, due to the competition for water. In a *A. pintoï* × *Brachiaria* plot, *Brachiaria* had a negative impact on *A. pintoï* photosynthetic activities and biomass production, even though the latter was considered as a shade plant species. On the other hand, *Brachiaria* metabolic activities were reduced in *L. leucocephala* × *Brachiaria* combinations, due to the interception of light supply by *L. leucocephala*. *L. leucocephala* avoided water deficit by reducing leaf area. The resulting increase in light intensity reaching the lower strata, toward the end of the dry season weakened the shortest plants and limited fodder production.

In conclusion, we propose that farmers implement pasture sustainability by developing crop mixing, using fodder species adapted to abiotic stresses. Furthermore, our results show that several crop combinations represent viable solutions to the perpetuation of new pastures. Each fodder species presents specific drought adaptation features. Combining them could be beneficial if pastoral pressure was allowed to develop according to the plants tolerance level. Improvements in fodder production and diversity could extend the life-span of smallholder settlements and as a result slow down deforestation.

Keys words – gas exchange, abiotic stress, *Brachiaria brizantha*, *Arachis pintoï*, *Leucaena leucocephala*, mixed crops, pastures, smallholder farming, Amazonia, sustainable development

RÉSUMÉ

En Amazonie orientale, l'agriculture familiale contribue significativement à la transformation des écosystèmes forestiers en pâturages. La mise en valeur pastorale se fait généralement de manière monospécifique avec une Poacée pérenne d'origine africaine (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) qui constitue la principale offre fourragère. Mais les pratiques pastorales mises en œuvre sur une exploitation conduisent souvent à une dégradation des pâturages, qui se manifeste par une prolifération des plantes adventices. Le pâturage a été modifié par l'introduction de deux Fabacées pérennes fourragères originaires d'Amérique Latine, l'une herbacée (*Arachis pintoï* cv. Amarelo) et l'autre ligneuse (*Leucaena leucocephala*). Pendant la saison sèche, nous avons étudié les interactions entre *B. brizantha* et des Fabacées fourragères implantées. Cette étude est la première approche intégrée (écophysio-logie) qui étudie les caractéristiques adaptatives et les effets des Fabacées sur la capacité de résistance à la contrainte hydrique des pâturages à partir des évolutions des échanges gazeux foliaires, du potentiel hydrique et de l'état hydrique du sol. Le dispositif expérimental était composé de cinq parcelles de 100 m² isolées du bétail correspondant à cinq traitements différents. Les trois espèces étudiées ont été cultivées seules et en association. Trois répétitions ont été réalisées pour chaque traitement afin de valider statistiquement les résultats et prendre en compte la variabilité spatiale du sol.

En monoculture, les valeurs de conductances stomatiques de *B. brizantha* sont relativement élevées au regard des conditions climatiques par rapport à des valeurs habituelles de plantes C₄ au champ alors que les valeurs d'assimilations nettes sont celles mesurées couramment. *A. pintoï* et *L. leucocephala* possèdent des valeurs de conductances stomatiques et d'assimilations mesurées habituellement sur les plantes C₃ au champ. En situation de sécheresse, les trois espèces étudiées en monoculture adoptent un mouvement de fermeture stomatique 30 jours après l'arrêt des pluies et ajustent ainsi leur conductance sur l'épuisement de la réserve utile du sol. Cette stratégie permet le maintien de l'activité photosynthétique indispensable à la survie cellulaire et de maintenir une transpiration suffisante pour réguler leur température. Les trois espèces survivent par évitement de la sécheresse, en réduisant leur surface foliaire active et en fermant leurs stomates dès l'abaissement du potentiel hydrique. *B. brizantha* a le même comportement lorsqu'il est cultivé seul ou associé à *A. pintoï* que ce soit au niveau de la conductance stomatique, de l'assimilation de CO₂ ou de l'efficacité instantanée de l'eau. Cependant, son potentiel hydrique est affecté plus précocement au cours d'un stress hydrique lorsqu'il est en concurrence avec *A. pintoï*. Dans le cas de cette association, notre étude montre que la présence de *B. brizantha* a un effet négatif sur les activités photosynthétiques et donc sur la production de biomasse d'*A. pintoï*, espèce considérée pourtant comme sciaphile. Enfin, les fonctions métaboliques de *B. brizantha* sont réduites lorsqu'il est associé à *L. leucocephala* du fait de l'ombrage. *L. leucocephala* évite la sécheresse en réduisant sa surface foliaire. L'augmentation d'insolation en fin de saison sèche affaiblit cependant les plantes associées aux strates inférieures et réduit la quantité de fourrage disponible sur pied.

Nous proposons aux agriculteurs de mettre en place une gestion durable de leurs pâturages par la création d'associations végétales fourragères adaptées aux contraintes biotiques et abiotiques. Les résultats de notre étude nous permettent de proposer plusieurs possibilités de gestion des ressources fourragères. Chacune des espèces fourragères montre des aptitudes face aux contraintes environnementales et leur association peut-être profitable si l'implantation et la pression pastorale sont raisonnées selon leurs caractéristiques culturales. Une plus grande diversité de l'offre fourragère permettra de stabiliser ces éleveurs sur leurs terres, de ralentir la déforestation et ainsi conserver la biodiversité existante.

Mots clés – échange gazeux, stress abiotique, *Brachiaria brizantha*, *Arachis pintoï*, *Leucaena leucocephala*, associations végétales, pâturages, agriculture familiale, Amazonie, développement durable