



Production agricole et ressources naturelles : vers une agriculture plus écologique

Bernard Saugier

Professeur honoraire de l'Université Paris-Sud Orsay, France

Membre de l'Académie d'agriculture de France

Manuscrit révisé le 07 décembre 2012 - Publié le 28 octobre 2013

Résumé : *L'augmentation spectaculaire de la production agricole au XX^{ème} siècle a permis de nourrir une population mondiale en forte croissance, grâce aux progrès génétiques et à l'apport d'eau, d'engrais et de pesticides. Comment assurer une production élevée en optimisant le fonctionnement des agroécosystèmes pour minimiser la consommation de ressources naturelles et le rejet de polluants ? La production réelle diffère de la production potentielle (définie par le rayonnement solaire et le rendement maximal de photosynthèse) parce qu'il y a des périodes sans feuillage et des carences en eau et en azote. Cultures et forêts sont comparées pour leur utilisation du rayonnement, de l'eau et de l'azote. Globalement les forêts produisent autant de biomasse que les cultures, sans irrigation ni engrais. Certaines de leurs caractéristiques peuvent servir d'inspiration aux agronomes.*

Introduction.

Pendant longtemps, les hommes ont cru que le ciel était immuable et éternel. Il en allait de même pour la nature : peuplée d'espèces innombrables de plantes et d'animaux, rythmée par les naissances et les morts, elle ne changeait pas au cours d'une vie d'homme. Certaines espèces étaient hostiles, et il fallait s'en protéger, d'autres étaient utiles, et il fallait s'en servir sans modifier l'ordre naturel des choses. Il était naturel de donner une âme aux espèces les plus marquantes, de les représenter sur les parois des cavernes, et surtout il était nécessaire de les respecter, pour pouvoir continuer à vivre de la chasse et de la cueillette. C'est ce qu'a bien exprimé le chef indien Seattle en 1854 dans sa réponse au représentant du gouvernement fédéral américain qui lui demandait d'acheter les terres de son peuple (http://fr.wikisource.org/wiki/Discours_du_Chef_Seattle_en_1854) : "Nous le savons : la terre n'appartient pas à l'homme, c'est l'homme qui appartient à la terre. Nous le savons : toutes choses sont liées. Tout ce qui arrive à la terre arrive aux fils de la terre... L'homme n'a pas tissé la toile de la vie, il n'est qu'un fil de tissu. Tout ce qu'il fait à la toile, il le fait à lui-même."

Mais les sciences nous ont appris que rien n'échappe au changement. La Terre s'est formée il y a 4,6 milliards d'années (Ga), subissant dans sa jeunesse un fort bombardement météorique ; quand ce bombardement s'est ralenti, sa surface s'est refroidie et la vapeur d'eau de son atmosphère a pu se condenser, formant les océans. La vie est apparue peu après dans les eaux, il y a quelque 3,8 Ga, puis très vite des organismes photosynthétiques, capables d'utiliser la lumière du soleil pour fabriquer leurs propres molécules carbonées. L'évolution semble avoir été très lente au début, puis s'est accélérée avec l'apparition des eucaryotes (cellules à noyau contenant le génome) il y a 2 Ga, des premiers animaux complexes il y a 600 ou 700 millions d'années (Ma). Après « l'explosion cambrienne » vers -560 Ma, la colonisation des continents a commencé vers -475 Ma. L'augmentation du nombre d'espèces vivantes a ensuite été rapide

mais avec des interruptions : on a dénombré 5 périodes d'extinction massive dont les plus connues sont celles du Permien à -220 Ma et celle du Jurassique avec l'extinction des dinosaures qui a permis le développement des mammifères à - 65 Ma. Les premiers hominidés datent de - 7 Ma et les hommes modernes d'environ 200 000 ans. Ainsi les hommes sont bien des fils de la toile de la vie dont parlait le chef Seattle : ils ne l'ont pas tissée mais en font partie.

Cette évolution de la Terre et de la vie nous est connue seulement depuis un siècle au mieux, mais le changement lié aux activités humaines est évident depuis l'antiquité, avec l'apparition des outils, de l'agriculture, des villes, du commerce et des guerres, des États-nations. Il s'est accéléré depuis la Renaissance avec les progrès des sciences et des techniques. Cette évolution culturelle, beaucoup plus rapide que l'évolution biologique, pose aujourd'hui question. On se souvient du passage de la Genèse dans lequel Dieu dit au couple humain « *Soyez féconds, multipliez, remplissez la terre et soumettez-la, et dominez sur les poissons de la mer, sur les oiseaux du ciel et sur tout animal qui se meut sur la terre.* » (Gn 1, 28). Ce passage a été interprété par le courant écologiste comme le droit pour les hommes d'exploiter la nature à leur profit, sans réserve. Mais ce verset vient juste après celui-ci : « *Dieu créa l'homme à son image ; il le créa à l'image de Dieu : il les créa mâle et femelle.* » (Gn 1, 27). Et le second récit de la création dit aussi : « *Yahweh Dieu prit l'homme et le plaça dans le jardin d'Eden pour le cultiver et pour le garder.* » (Gn 2, 15). Ainsi pour les auteurs de la Genèse les hommes peuvent dominer la nature mais à l'image de Dieu, avec sagesse et mesure.

Qu'en est-t-il aujourd'hui ? Dès 1798, un pasteur, Thomas Malthus, effrayé par la croissance du nombre de pauvres en Angleterre, suggère de limiter la population pour que chacun puisse manger à sa faim, en interdisant le mariage à ceux qui ne peuvent subvenir aux besoins d'une famille. Dans son *Essai sur le principe de population*, il écrit que la population tend à croître avec le temps de façon exponentielle (il disait « géométrique ») alors que la production de nourriture croît de façon linéaire (il disait « arithmétique »). Il ne niait pas que les progrès de l'agriculture puissent un jour nourrir une population plus importante, mais insistait sur la nécessité de limiter la population d'un territoire à sa production de nourriture.

D'autres facteurs que la nourriture sont susceptibles de limiter la population. Dans un essai célèbre publié en 1972, une équipe de modélisateurs du M.I.T. financés par le club de Rome réalisent un « modèle du monde » assez simple, utilisant 5 variables à l'échelle globale : population, nourriture, énergie, matières premières et pollutions. Ils montrent que la population peut s'effondrer par manque de nourriture (cf. Malthus), d'énergie, de matières premières ou par excès de pollution. Les détails sont contestés mais pas le fait que la croissance des activités humaines va pour la première fois rencontrer des limites naturelles, d'où le titre de l'ouvrage (*Limits to growth*, traduit en français par *Halte à la croissance*).

Le présent article se situe dans ce cadre, en se limitant au problème de la production agricole, et en considérant trois ressources pouvant limiter cette production : l'énergie solaire, l'eau et l'azote. L'objectif est de comparer la production agricole à la production de biomasse par une végétation « naturelle » ou peu anthropisée comme une forêt, et de s'inspirer dans l'avenir du fonctionnement d'écosystèmes « naturels » pour que l'agriculture du futur soit moins consommatrice d'intrants et utilise au mieux le recyclage des éléments minéraux. La défense des cultures, qui est un élément essentiel d'une agriculture plus écologique, n'est pas traitée ici mais fait l'objet des articles de Jean-Louis Bernard « *Science et Protection intégrée des Plantes cultivées* » et de Charles Descoins « *La protection phytosanitaire des cultures* ».

Progrès de l'agriculture

L'agriculture est apparue après la dernière glaciation, il y a environ 10 000 ans, et n'a cessé d'améliorer la quantité et la qualité de la nourriture fournie. Ces améliorations, lentes au début, se sont progressivement accélérées. Ainsi des changements majeurs sont apparus en Europe après 1950 avec la généralisation de l'usage des tracteurs, des engrais minéraux puis des pesticides.

Le rendement moyen des céréales a augmenté de façon spectaculaire : en France celui du blé, qui variait entre 1 et 2 t/ha en 1950, dépasse régulièrement 7 t/ha, même s'il tend à stagner depuis 10 ou 15 ans. A l'échelle mondiale, d'après la FAO, la production des trois céréales majeures (maïs, blé, riz) est passée de 643 Mt en 1961 à 2190 Mt en 2009 (Tableau I), soit une multiplication par 3,4 causée essentiellement par la croissance du rendement puisque la surface cultivée n'a augmenté que de 28%.

Il en est résulté une augmentation de la production moyenne de céréales par habitant (de 207 à 322 kg/an) en dépit d'une croissance très importante de la population humaine (de 3,1 à 6,8 milliards, soit une multiplication par 2,2). Traduite en valeur énergétique, cela représente un accroissement de 1900 à 2900 kcal/j de la part des céréales dans le régime alimentaire par habitant, en supposant que toutes les céréales produites sont destinées à l'alimentation humaine et qu'il n'y a pas de pertes après récolte, une hypothèse d'école puisque les pertes représentent environ 30 % et qu'un bon tiers de la production utile va à l'alimentation animale.

Tableau I. Evolution des surfaces, rendements et productions céréalières dans le monde

(Source : <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor>)

	Surface, Mha		Rendement, t/ha		Production, Mt/an	
	1961	2009	1961	2009	1961	2009
Maïs	105,6	158,6	1,94	5,16	204,9	818,4
Blé	204,2	225,6	1,09	3,04	222,6	685,8
Riz paddy	115,4	158,3	1,87	4,33	215,8	685,4
Total	425	543	1,51	4,04	643	2190

Ainsi les progrès de l'agriculture ont permis de nourrir une population en croissance rapide et même d'améliorer en moyenne cette alimentation. Nous allons comparer cette production agricole à la production potentielle (production maximale possible sous un climat donné) et à la production réelle de biomasse de la végétation terrestre. Nous tenterons ensuite d'évaluer les quantités d'eau et d'azote nécessaires à la production agricole. Puis en comparant le fonctionnement d'une culture de céréales à celui d'une forêt (considérée comme plus proche d'une végétation naturelle), nous chercherons des moyens de diminuer les apports d'intrants (et de leur impact sur l'environnement) tout en maintenant la production à un niveau suffisant.

Production potentielle de biomasse

La vie sur notre planète dépend en quasi-totalité des molécules organiques (c'est-à-dire carbonées) fabriquées par la photosynthèse des plantes terrestres et aquatiques. La photosynthèse à son tour est limitée par la quantité de rayonnement solaire absorbée par les organes photosynthétiquement actifs et par le rendement de conversion du rayonnement absorbé en molécules organiques synthétisées.

Dans la molécule de CO_2 , l'atome de carbone met en commun deux électrons avec chaque molécule d'oxygène, il perd donc 4 électrons, son degré d'oxydo-réduction est +4. Dans la molécule de glucide $(\text{CH}_2\text{O})_n$, l'atome de carbone met en commun deux électrons avec l'atome d'oxygène mais en reçoit un de chaque atome d'hydrogène, son degré d'oxydo-réduction est 0. Pour passer de CO_2 à CH_2O l'atome de carbone a besoin de 4 électrons. Dans la photosynthèse, ces 4 électrons sont fournis par deux molécules d'eau (H_2O) qui sont coupées par des réactions photochimiques pour donner 4 protons H^+ , 4 électrons et une molécule d'oxygène O_2 . La réaction de coupure de l'eau étant très gourmande en énergie, il faut deux réactions photochimiques pour cumuler l'énergie nécessaire à cette coupure, à la façon dont on s'y prend pour grimper sur une table en montant d'abord sur un tabouret pour diviser l'effort en deux. Chaque électron arraché à l'eau nécessite un photon absorbé (Ces photons doivent être absorbés par les pigments chlorophylliens de la feuille, ce qui limite leurs longueurs d'onde au domaine 400 à 700 nm, qui représente environ 48% de l'énergie du spectre solaire qui va de 300 à 4 000 nm), on voit donc qu'avec deux réactions, il faut au minimum deux fois quatre soit huit photons absorbés pour fixer une molécule de CO_2 . Cela correspond à un rendement quantique de $1/8$ ou $0,125 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$. Ce rendement théorique n'est pas atteint dans les conditions naturelles pour plusieurs raisons.

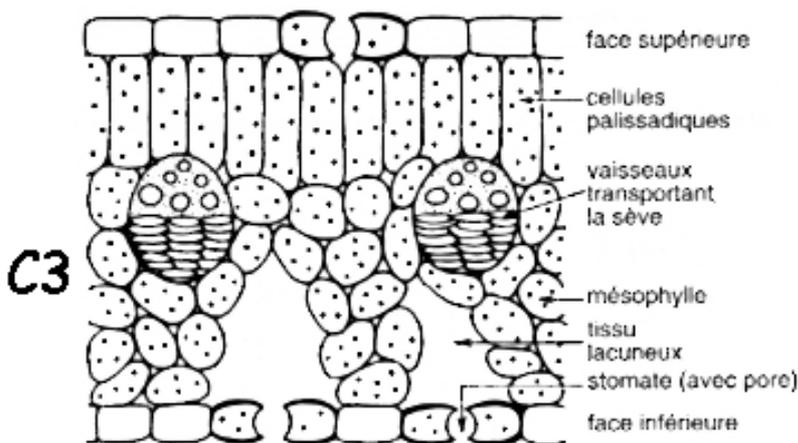


Figure 1. Coupe d'une feuille d'une espèce de plante en C3. Les points représentent des chloroplastes, lieux de captation de l'énergie solaire.

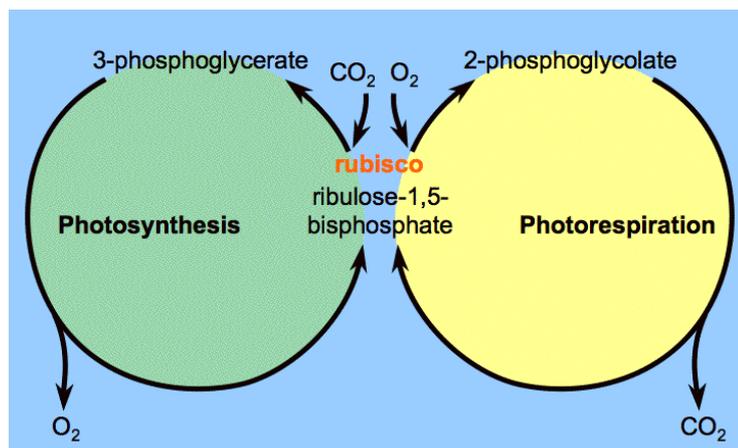


Figure 2. Chez les plantes en C3, CO_2 est en compétition avec O_2 pour réagir avec le ribulose bis-phosphate, un sucre en C5. Les deux réactions, de photosynthèse et de photorespiration, sont catalysées par la même enzyme, la Rubisco.

Chez la plupart des espèces végétales, dites en C3, comme le blé, le riz, les légumineuses et les arbres, il existe un seul type de chloroplastes (figure 1). Le CO_2 est fixé sur une molécule à 5 atomes de carbone (le RubP ou ribulose bis-phosphate) pour donner deux molécules de phospho-glycérate à 3 atomes de carbone (figure 2). Cette réaction est catalysée par une enzyme très abondante, la Rubisco, qui catalyse aussi la réaction du RubP avec l'oxygène, ce qui entraîne une perte de carbone sous forme de CO_2 , perte appelée photorespiration (figure 2) car le RubP est régénéré grâce à la lumière. En pratique, le rendement quantique est abaissé de 30 à 50 % par la photorespiration ; la fraction de carbone perdue augmente avec la température et diminue quand la teneur en CO_2 augmente. L'influence de la photorespiration peut être étudiée sur une feuille *in situ* à l'aide de systèmes portables de mesure d'échanges gazeux permettant de faire varier la composition de l'air entourant la feuille, ainsi que la

température et l'éclairement (figure 3). La figure 4 illustre cet effet, en représentant le CO_2 absorbé par une feuille de haricot (C3) en fonction de C_i , la concentration en CO_2 interne à la feuille (On calcule $C_i = C_a - A/g$, où C_a est la concentration extérieure en CO_2 , A le flux de CO_2 entrant et g la conductance stomatique mesurée qui traduit la porosité de l'épiderme de la feuille aux gaz), pour un éclairement proche du plein soleil, à deux teneurs en oxygène de l'air : 2 % (pour lequel la photorespiration est pratiquement inexistante) et 21 %, la teneur normale de l'atmosphère. À 250 ppm, valeur usuelle de C_i chez les plantes en C3, la photorespiration consomme environ 40 % du carbone absorbé par photosynthèse. On peut retenir avec Zhu *et al.* (2010) un rendement maximal de 0,06 mol(CO_2)/mol(photons) pour une température foliaire de 30°C et une concentration en CO_2 de 387 ppm.

Certaines espèces végétales, apparues il y a une dizaine de millions d'années, soit récemment à l'échelle des temps géologiques, sont dites en C4, comme le maïs, le mil, le sorgho ou le miscanthus. Elles possèdent une anatomie particulière avec deux types de chloroplastes situés dans le mésophylle (milieu de la feuille) et dans la gaine de cellules entourant les vaisseaux (figure 5), et présentent deux réactions de fixation du CO_2 . Dans la première, CO_2 se fixe sur le PEP (phospho-énol-pyruvate, molécule en C3) pour donner un acide en C4 ; cette réaction est catalysée par la PEP carboxylase, une enzyme insensible à l'oxygène, dans le cytoplasme des cellules du mésophylle. Cet acide migre vers les chloroplastes des cellules de la gaine et libère du CO_2 qui est repris par le RubP et la Rubisco dans une seconde réaction de fixation du CO_2 qui aboutit comme chez les C3 à la formation de sucres (figure 6). L'intérêt de cette double carboxylation est d'agir comme un turbo : le CO_2 dissous est concentré dans les cellules de la gaine à des valeurs bien

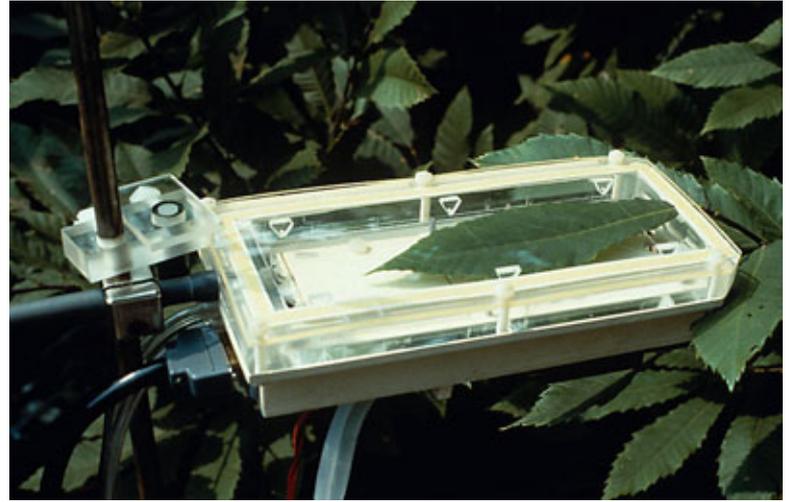


Figure 3. Système de mesure de photosynthèse installé sur une feuille de châtaignier près d'Orsay.

A-Ci curves for a bean leaf at 2% and 21% oxygen
(PAR=1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)

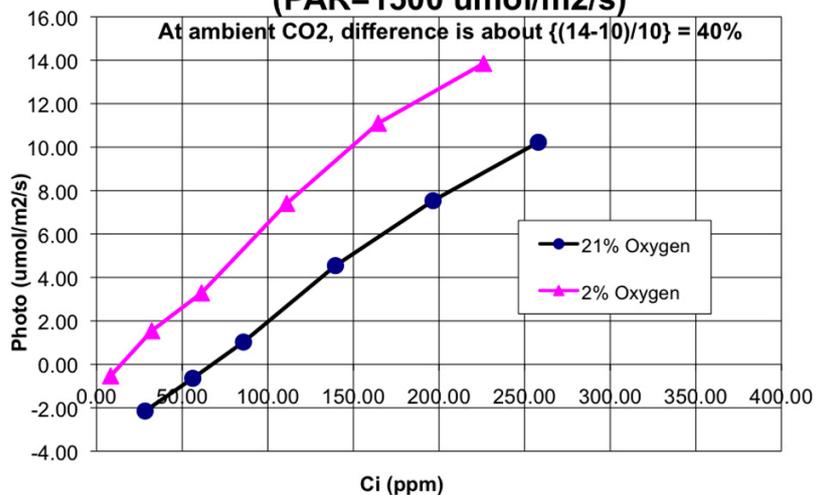


Figure 4. Assimilation de CO_2 (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) **par une feuille de haricot (C3)**, en fonction de la concentration interne de la feuille en CO_2 (C_i), pour deux concentrations en oxygène de l'air.

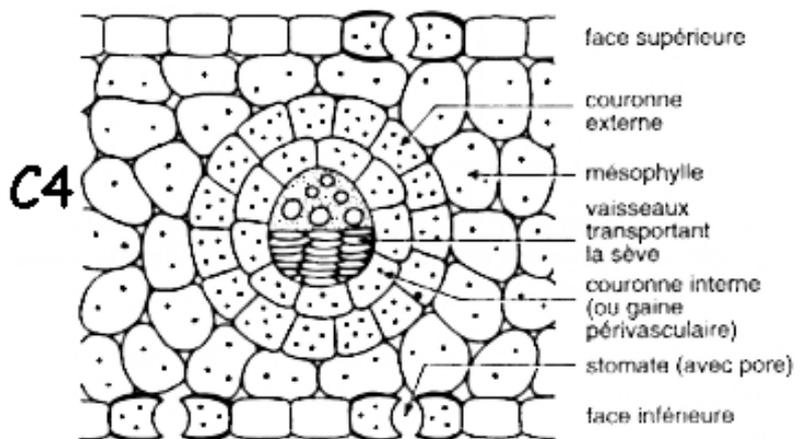


Figure 5. Coupe d'une feuille d'une espèce de plante en C4, avec les deux types de chloroplastes dans les cellules de la gaine entourant les vaisseaux et dans celles du mésophylle.

supérieures à celles en équilibre avec le CO_2 atmosphérique, ce qui supprime quasiment la photorespiration. La figure 7 montre bien cette suppression : le CO_2 absorbé par la feuille est le même, quelle que soit la teneur en oxygène de l'air ambiant 21 % ou 2 %, à la différence d'une espèce en C3 (figure 4). L'inconvénient des C4 est qu'il faut davantage d'énergie pour cette double carboxylation, ce qui se traduit par un besoin supplémentaire de 4 photons, soit un rendement quantique maximal de $1/12$ ou $0,08 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$.

On peut calculer une photosynthèse potentielle en supposant que le rayonnement solaire arrivant sur la Terre est entièrement intercepté par la végétation (et absorbé à 90%) et que la photosynthèse se déroule avec le rendement théorique maximal soit $0,06 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$ pour les C3 et $0,08 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$ pour les C4. Ce rendement maximal n'est atteint qu'à des éclaircissements faibles ; lorsque le rayonnement augmente, une part croissante des photons absorbés n'est pas utilisée par la photosynthèse, mais est dissipée sous forme de chaleur (chaleur sensible qui augmente la température de la feuille et chaleur latente qui sert à évaporer l'eau des cellules). Le résultat est que le rendement réel d'une feuille pendant une journée ensoleillée est au mieux environ la moitié du rendement maximal. Cet effet est en partie compensé

dans un couvert végétal par l'existence de plusieurs strates de végétation recevant des lumières de plus en plus faibles de haut en bas. Les mesures de flux de CO_2 au dessus de couverts végétaux montrent qu'on atteint sur couvert et pour des gammes réalistes de rayonnement des valeurs d'environ $0,03 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$. La valeur potentielle est probablement un peu supérieure, et nous prendrons 60% des valeurs maximales des C3 et des C4, soit $0,036 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$ pour les C3 et $0,048 \text{ mol}(\text{CO}_2)/\text{mol}(\text{photons})$ pour les C4.

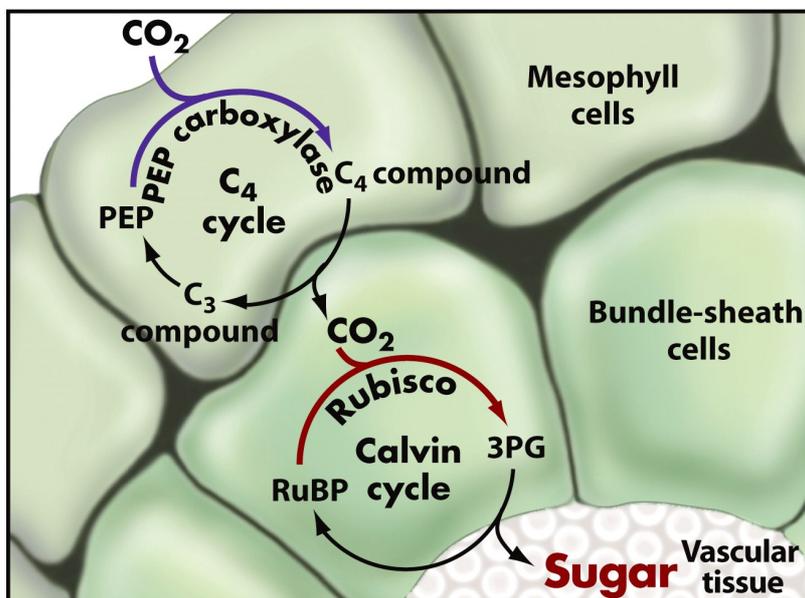


Figure 6. Cycle du carbone schématisé dans une feuille de C4. CO_2 est fixé sur le PEP (phospho-énol-pyruvate en C3) par les cellules du mésophylle, le composé en C4 formé migre dans les cellules de la gaine où il libère du CO_2 repris par le RubP grâce à la Rubisco comme chez les espèces en C3.

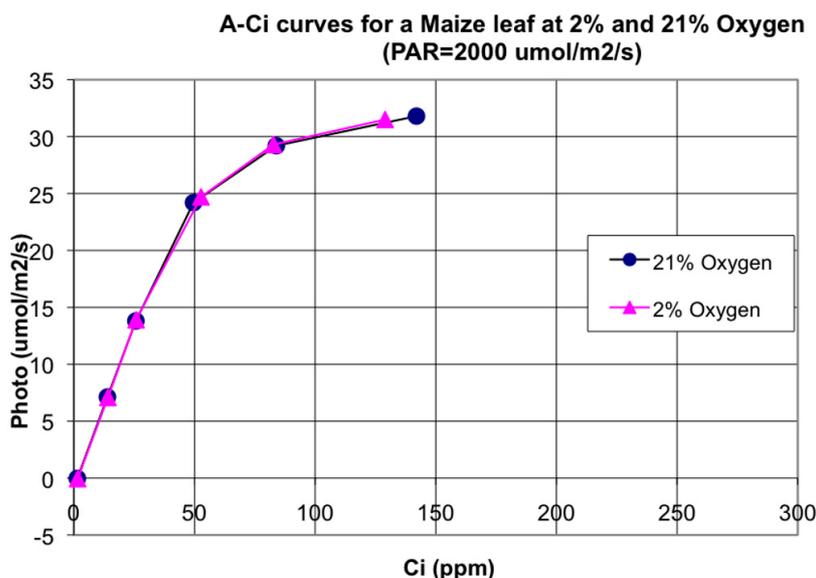


Figure 7. Assimilation de CO_2 par une feuille de maïs (C4), en fonction de la concentration interne à la feuille (C_i), pour deux concentrations en oxygène de l'air. Chez les C4, C_i est voisine de 150 ppm aux teneurs actuelles de l'atmosphère en CO_2

Le rayonnement solaire reçu à la surface de la Terre est donné en $W.m^{-2}$ (moyenne sur 24 heures et éventuellement sur l'année) et en $MJ m^{-2} j^{-1}$ (total journalier) ou $MJ m^{-2} an^{-1}$ (total annuel) (*Rappel : $1 W = 1 J s^{-1}$, $1 MJ = 10^6 J$, $1 kWh = 3,6 MJ$, $1 tep = 41\,900 MJ = 11\,600 kWh$*). On l'exprime aussi en $kWh.m^{-2}.an^{-1}$ comme sur la figure 8, pour comparer aux autres sources d'énergie. Il s'agit du rayonnement global (toutes longueurs d'onde soit de 0,3 à 4 μm environ), dont 48% environ est utile à la photosynthèse. Globalement, 1 MJ de rayonnement global équivaut à 2 moles de photons utiles à la photosynthèse. En région parisienne, le rayonnement solaire incident (moyenne sur le mois) varie entre 2 $MJ m^{-2} j^{-1}$ en décembre et 20 $MJ m^{-2} j^{-1}$ en juin, avec un total d'environ 3 900 $MJm^{-2} an^{-1}$ soit une moyenne sur l'année de 124 Wm^{-2} . Sur l'ensemble des continents, le rayonnement incident moyen est estimé à 185 $W m^{-2}$ (Trenberth *et al.* 2009). Une partie est réfléchiée par la surface (40 $W m^{-2}$), le reste soit 145 $W m^{-2}$ est absorbé, ce qui représente 12,5 $MJ m^{-2} j^{-1}$ ou 4 573 $MJ m^{-2} an^{-1}$.

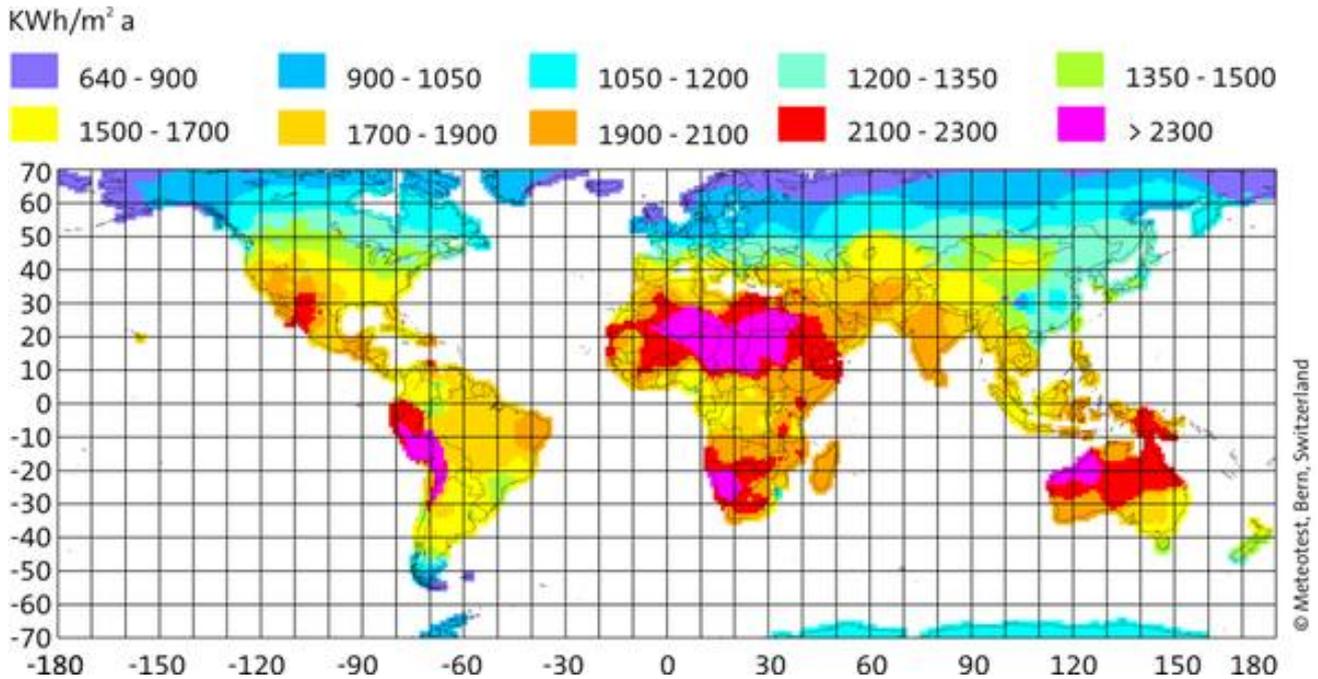


Figure 8. Rayonnement solaire global (toutes longueurs d'onde) **reçu annuellement à la surface des continents**, en $kWh m^{-2} an^{-1}$ ($1 kWh = 3,6 MJ$).

Il est maintenant facile de calculer une production potentielle en supposant que tout le rayonnement solaire est absorbé avec le rendement ci-dessus de 0,036 $mol(CO_2)/mol(photons)$ pour les C3 (0,048 pour les C4 soit 1,33 fois celui des C3). Sur l'année, on multiplie l'énergie en MJ par 2 pour les transformer en moles de photons puis on multiplie par 0,036 pour obtenir des moles de CO_2 absorbées :

$$4\,573 \times 2 \times 0,036 = 329 \text{ moles de } CO_2 \text{ fixées par mètre carré et par an.}$$

Une partie des glucides fabriqués par photosynthèse est perdue par respiration ; pour des cultures annuelles, cette fraction est estimée à 1/3. Et une mole de CO_2 fixée correspond à 27 grammes de matière sèche synthétisée (ce serait 30 grammes si toute la biomasse était composée de glucides de formule $(CH_2O)_n$). Une mole de CO_2 fixée correspond donc à $27 \times 2/3$ soit 18 grammes de matière sèche.

La production potentielle moyenne est donc de $329 \times 18 = 5\,926 \text{ g}_{MS} m^{-2} an^{-1}$ soit $59 \text{ t}_{MS} ha^{-1} an^{-1}$. Ce chiffre est une moyenne pour une végétation de plantes en C3 mais on peut avoir des valeurs localement supérieures là où le rayonnement solaire annuel excède sa valeur moyenne. Pour une végétation en C4, le rendement quantique est de 0,048 $mol(CO_2)/mol(photons)$, et la production potentielle de $5\,926 \times 0,048 / 0,036 = 7\,901 \text{ g}_{MS} m^{-2} an^{-1}$ ou $79 \text{ t}_{MS} ha^{-1} an^{-1}$. Il s'agit là

d'une valeur théorique, dépendant des approximations faites ci-dessus. Dans la pratique, les valeurs maximales de production aérienne mesurées sont d'environ 30 t_{MS} ha⁻¹ an⁻¹ en région tempérée et 50 t_{MS} ha⁻¹ an⁻¹ en région tropicale, avec des maxima pouvant atteindre 70 t_{MS} ha⁻¹ an⁻¹ pour de la canne à sucre ou du *Panicum maximum* (à couvert presque permanent) en conditions optimales d'alimentation hydrique et minérale.

La production potentielle concerne la biomasse de toute la plante, alors que la production réelle mesure en général la seule production aérienne, qui pour les cultures annuelles représente 75 à 80 % de la production totale. Ce qui intéresse l'agriculteur, c'est la production récoltable, qui représente une fraction de la production aérienne appelée indice de récolte. On voit bien d'après ce qui précède comment augmenter la production récoltable. On peut d'abord *augmenter l'indice de récolte*, ce qu'ont fait d'abord les sélectionneurs, arrivant avec les variétés modernes à des indices voisins de 0,5 en raccourcissant la taille des tiges des céréales et en augmentant celle des grains. On arrive maintenant à un plateau difficile à dépasser. On peut ensuite *augmenter la photosynthèse du couvert*, en jouant à la fois sur la photosynthèse maximale de la feuille et sur le port des feuilles, favorisant un indice foliaire élevé avec des feuilles très érigées pour augmenter la pénétration du rayonnement. Cela permet d'augmenter le rendement quantique du couvert. On peut enfin tenter de *diminuer la part de carbone « perdu » par respiration*, une voie peu explorée jusqu'ici. Enfin nous avons vu les différences de rendement photosynthétique existant entre les espèces en C3 (blé, riz, soja) et en C4 (maïs, canne à sucre). Ces dernières ont, dans les conditions normales, un rendement quantique supérieur se traduisant par une plus forte production ; cet avantage est d'autant plus marqué que la température est élevée parce que la photorespiration augmente avec la température et diminue le rendement quantique chez les C3. Il serait donc souhaitable de *conférer un caractère de C4 aux espèces en C3 cultivées* en zone tropicale comme le riz, le soja ou le manioc. Des recherches sont en cours pour le riz ; vu la complexité de la chaîne de réactions des espèces en C4 avec deux types de cellules photosynthétiques, il s'agit d'un objectif à long terme qui implique une compréhension en profondeur des mécanismes régulant l'anatomie, les activités enzymatiques et le transport de molécules organiques entre les deux types de cellules (Kajala *et al.* 2011, Covshoff et Hibberd, 2012).

Production réelle de biomasse et production agricole

La production moyenne de biomasse sur les continents est estimée à 120 Gt_{MS} sur 13,2 Gha (on exclut de ce calcul l'Antarctique [1,44 Gha] et le Groënland [0,22 Gha] surtout couverts de glace) (Saugier *et al.* 2001), soit en moyenne 896 g_{MS} m⁻² an⁻¹. Ce chiffre est à comparer aux 5 926 g_{MS} m⁻² an⁻¹ calculés pour la production potentielle. Comment expliquer cette forte différence ? Tout d'abord il n'y a pas de couvert végétal s'il fait trop froid ou trop sec, comme on le voit clairement sur la figure 9 qui montre la moyenne annuelle de l'indice foliaire, calculée à partir de données satellitaires sur les divers continents. Ces données permettent d'estimer à 0,29 la fraction moyenne de la surface des continents qui est couverte de végétation et donc utile à la photosynthèse. En multipliant la production potentielle par ce chiffre, on obtient 1 718 g_{MS} m⁻² an⁻¹, qui représente la production potentielle rapportée à l'ensemble de la surface des continents (y compris les glaces, déserts, roches etc.). Le rapport de la production réelle à la production potentielle (896/1718 soit 0,52) représente la réduction de production liée à des contraintes diverses affectant la photosynthèse et la croissance des couverts végétaux existants : déficit hydrique ou minéral, attaques parasitaires, etc.

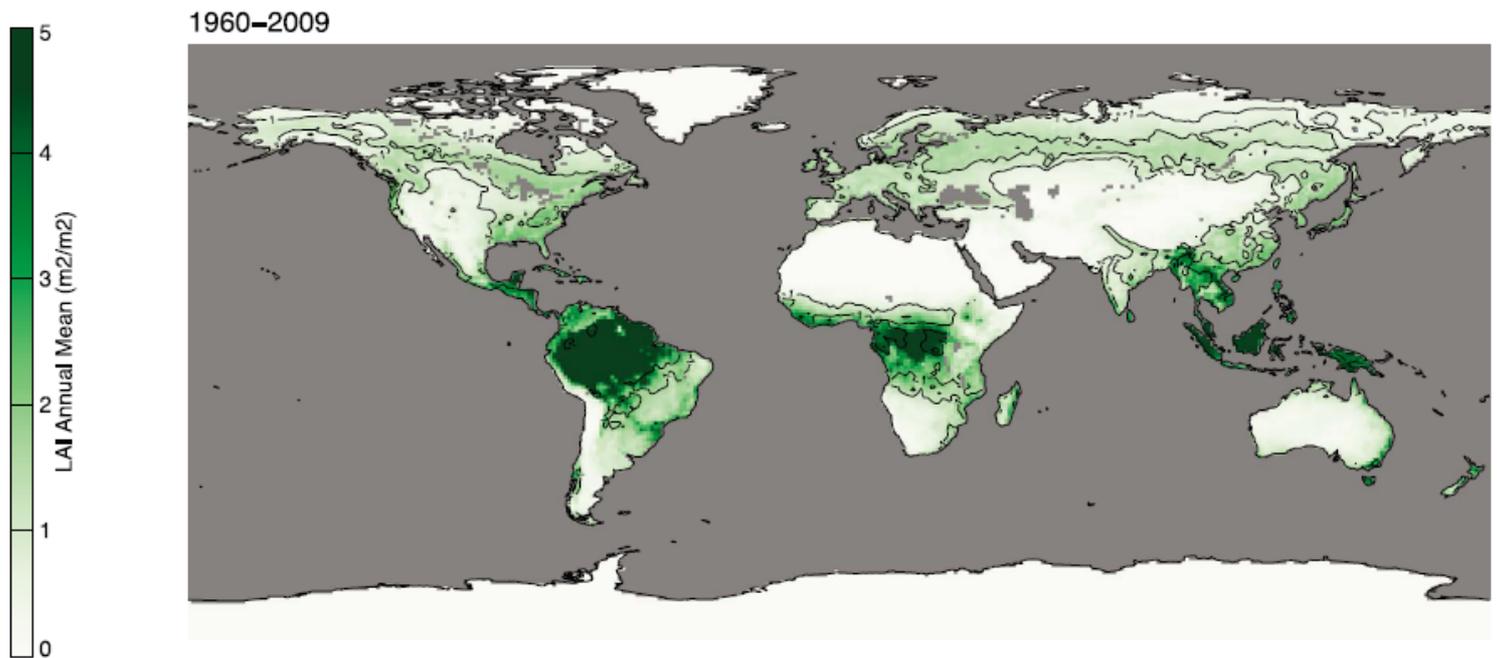


Figure 9. Indice foliaire (moyenne annuelle) à la surface des continents, à partir de données satellitaires. L'indice foliaire est le rapport entre la surface de feuilles d'une végétation et la surface de sol sous-jacente.

Comment se situe la production agricole globale par rapport à ces chiffres ? Nous nous limiterons à la production des trois principales céréales (blé, riz et maïs) présentée dans le tableau I. Elles représentent 543 Mha soit un peu plus du tiers des surfaces agricoles estimées à 1 550 Mha. Le rendement moyen est de 4 t/ha soit 400 g m^{-2} dont environ 85 % de matière sèche, et il faut multiplier ce chiffre par un peu plus de deux pour obtenir la production totale de biomasse, ce qui donne une production moyenne d'environ 800 g m^{-2} . C'est comparable à la production moyenne continentale de 896 g m^{-2} . Ainsi les humains parviennent globalement à nourrir leur population croissante, mais malgré les soins apportés à leurs cultures, ils ne parviennent pas encore à produire plus de biomasse que la végétation « naturelle ». Quelles en sont les raisons ?

Si on compare les variations de l'indice foliaire d'une forêt feuillue et d'une culture de maïs en région parisienne (figure 10), on voit que la durée de végétation est nettement plus élevée pour la forêt, conduisant à un rayonnement absorbé plus élevé sur la saison de croissance. Avec des données réalistes de rayonnement et d'indice foliaire sur l'année, on peut calculer un rayonnement annuel intercepté de $2\,650 \text{ MJ m}^{-2}$ pour une forêt en région parisienne. Les cultures de blé et de maïs n'interceptent qu'environ 54 % de cette valeur (figure 11). Par contre, la photosynthèse par unité de surface

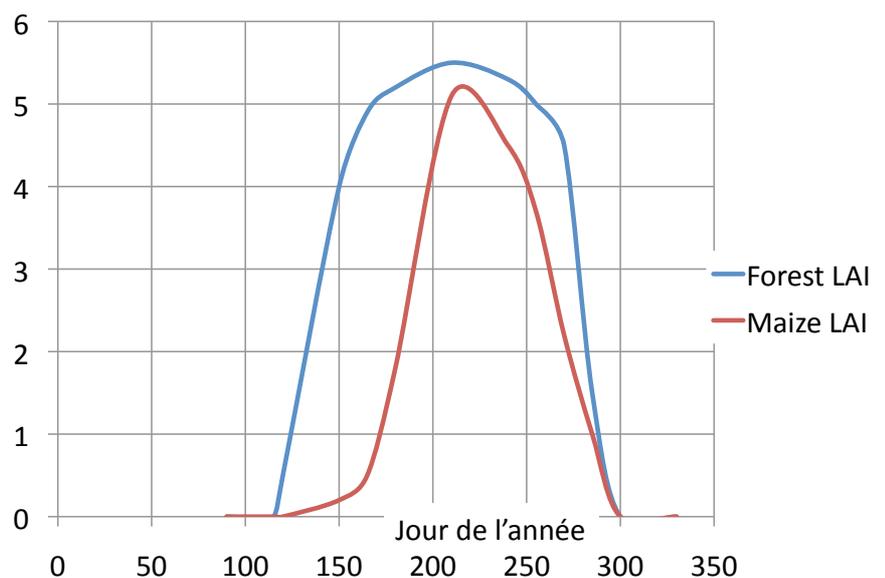


Figure 10. Variations saisonnières de l'indice foliaire d'une forêt feuillue et d'une culture de maïs en région parisienne. La forêt reste verte plus longtemps, interceptant 1,6 fois plus de rayonnement solaire.

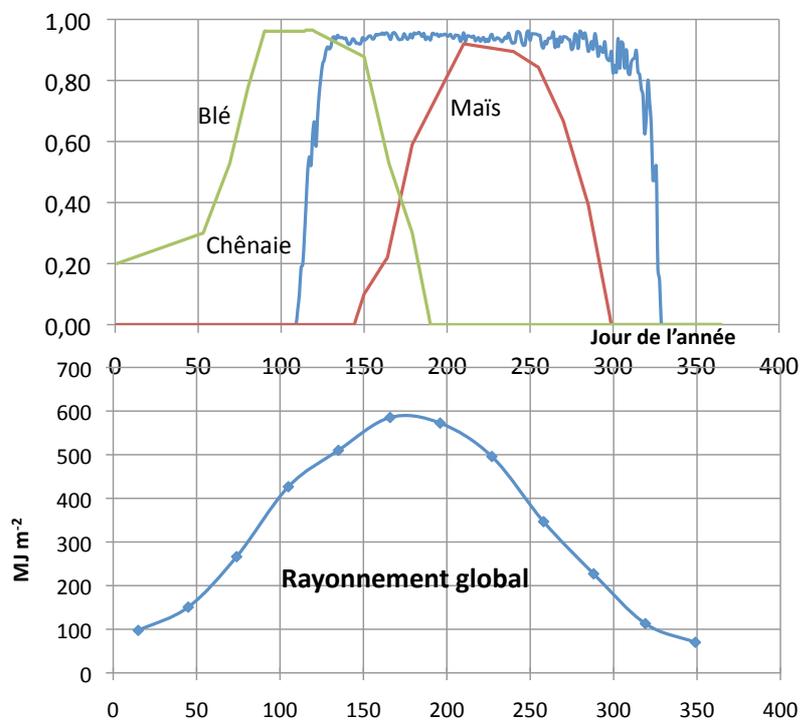


Figure 11. En haut : Fractions de rayonnement solaire intercepté par une chênaie (chêne sessile à Barbeau près de Fontainebleau), et de cultures de blé (jours 1 à 190) et de maïs (jours 145 à 300).

En bas : Rayonnement solaire moyen en région parisienne, en total mensuel.

Le maïs aux USA peut atteindre 22 t/ha dans des conditions optimales, soit en biomasse aérienne 44 t_{MS}/ha, alors qu'on ne dépasse pas 30 t_{MS}/ha en France. La différence s'explique par une durée de cycle plus longue permise par des températures plus élevées, et aussi par un rayonnement solaire plus élevé.

Les forêts ne reçoivent en général pas d'engrais ni d'irrigation, et parviennent néanmoins à une production de biomasse comparable à celle des cultures ; il est vrai que le bois exporté des forêts est pauvre en éléments minéraux, ce qui permet à la forêt de reconstituer un stock d'éléments minéraux entre chaque coupe. Comparer le fonctionnement des forêts (ou des prairies permanentes) avec celui des cultures peut être instructif.

Prélèvement d'eau pour l'agriculture

L'eau (H₂O) et le gaz carbonique (CO₂) sont les matériaux de base de la photosynthèse qui produit des sucres (CH₂O)_n. L'eau liquide est aussi une molécule très polaire (chargée électriquement) ce qui en fait un solvant universel, indispensable à la vie : toutes les réactions biochimiques se déroulent dans l'eau, dans les cellules végétales comme dans les cellules animales. Par ailleurs, CO₂ est en faible concentration dans l'atmosphère, même si cette concentration a augmenté de 280 ppm en 1 800 à 390 ppm en 2012 suite à la consommation croissante de combustibles fossiles. Pour l'absorber, les feuilles ont des pores constitués de cellules en forme de bouche (figure 12).

foliaire est plus faible pour les feuilles d'arbres que pour le maïs, et cet effet n'est qu'en partie compensé à l'échelle du couvert. On voit sur cette figure 11 tout l'intérêt qu'il y aurait à développer des cultures tirant le meilleur parti du rayonnement disponible pendant toute l'année, éventuellement en faisant plusieurs cultures dans l'année quand c'est possible, comme cela se pratique sous les tropiques pour le riz notamment. Le réchauffement climatique des régions tempérées devrait permettre d'augmenter la durée de la période de végétation et donc d'interception du rayonnement, à condition de disposer de plantes permettant de tirer parti de cet allongement, ce qui peut constituer un objectif pour les sélectionneurs.

La production agricole peut localement dépasser fortement la production forestière. A titre d'exemple, le rendement en grains du



Figure 12. Epiderme d'une feuille de tabac, observé par un microscope électronique à balayage, et colorisé. On remarque les stomates, pores en forme de bouche dont l'ouverture régule les échanges de gaz entre la feuille et l'air. L'ouverture de chaque pore est contrôlée par deux cellules de garde. Quand la feuille manque d'eau ces cellules perdent leur turgescence et le pore se ferme. Source : <http://www.1800-teacher.com/vbulletin/photopost/showphoto.php?photo=24>

Quand ces cellules sont turgescentes (gonflées d'eau) les bouches sont ouvertes et laissent passer les gaz, CO₂ bien sûr, mais aussi vapeur d'eau car l'air intérieur à la feuille est pratiquement saturé en eau, donc bien plus humide que l'air extérieur. Il en résulte une transpiration, perte d'eau vapeur (remplacée par l'eau liquide pompée par les racines) qui accompagne l'entrée de CO₂. On appelle évapotranspiration la somme de l'évaporation (eau évaporée par les surfaces d'eau libre et de sol nu), et de la transpiration (eau transpirée par les plantes). On peut réduire l'évaporation du sol nu par des pratiques agricoles comme le paillage ou le binage qui isole la surface du sol et lui permet de former une couche sèche protectrice (« mulch »).

On cherche à maximiser l'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE), rapport entre la production de biomasse et la consommation d'eau. Ce rapport dépend du type métabolique, il est plus élevé chez les espèces en C4 que chez les C3. Lorsque le sol se dessèche, la croissance cellulaire est le premier processus affecté, puis il y a une diminution de l'absorption minérale (azote et phosphore qui sont surtout dans les couches de surface des sols agricoles), enfin une fermeture des stomates. Une fermeture stomatique modérée affecte davantage la transpiration que la photosynthèse, ce qui provoque une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Mais la diminution d'alimentation azotée affecte progressivement le métabolisme et diminue la photosynthèse, d'où une diminution à terme de cette efficacité. On a donc deux effets du déficit hydrique : une augmentation temporaire de l'EUE causée par la fermeture partielle des stomates, suivie d'une diminution liée au manque d'azote qui affecte la capacité photosynthétique.

Sensibilité à la sécheresse et production agricole

Dans le cas des céréales on peut distinguer plusieurs types en fonction de leur sensibilité ou, de leur tolérance vis-à-vis de la sécheresse :

- certaines espèces comme le blé ne sont pas particulièrement tolérantes au déficit hydrique, mais leur cycle cultural se déroulant pour l'essentiel de l'automne au printemps, le risque de déficit hydrique est faible. Elles sont considérées comme utilisant l'eau de manière efficace, puisque la demande climatique est faible pendant leur cycle de développement ;
- d'autres espèces dont le cycle cultural couvre le printemps et l'été (en climat tempéré) ont une tolérance intrinsèque forte au stress hydrique, que ce soit pendant le développement de leur appareil végétatif, ou lors de la mise en place des organes reproducteurs. C'est le cas de l'orge ou du sorgho, qui peuvent être cultivés sans nécessité d'irrigation ;
- enfin, le cas du maïs est à considérer en marge des autres céréales. Il possède une efficacité d'utilisation de l'eau élevée commune aux espèces en C4, mais il est extrêmement sensible à la sécheresse au moment de la floraison et de la formation des grains. C'est ce paradoxe qui justifie à la fois l'irrigation de cette culture en cas de risque fréquent, et l'effort de recherche concentré sur l'amélioration de sa tolérance à la sécheresse.

Au cours de l'évolution, les plantes ont élaboré des stratégies afin de se protéger d'un stress hydrique modéré en mettant en place une série de réponses leur permettant tout simplement de survivre et d'assurer leur descendance : réduction de la surface foliaire en diminuant la vitesse de croissance des feuilles et/ou leur nombre, fermeture stomatique, sénescence accélérée...).

Pour l'agriculteur, il y a plusieurs stratégies utilisables : augmenter l'eau disponible pour la plante, en irriguant (si c'est possible), ajuster la date de semis à la saison des pluies, favoriser le ruissellement vers les plantes cultivées, diminuer l'évaporation du sol (paillage), ou encore améliorer le système racinaire pour mieux exploiter la réserve en eau du sol. Ces techniques doivent être optimisées localement en fonction du climat, du sol et des espèces cultivées.

On peut par la sélection chercher à atténuer la sensibilité au manque d'eau de certaines phases de la culture comme le remplissage des grains, à cet égard le sorgho est beaucoup moins sensible que le maïs. On peut aussi ralentir la phase de sénescence (gènes permettant de « rester vert ») mais ce sera bénéfique seulement si la culture dispose d'assez d'eau pour pouvoir en profiter. On peut aussi envisager d'augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau en diminuant la conductance stomatique ou en améliorant la fixation de CO₂. Mais il y a des limites à cette possibilité car l'entrée de CO₂ dans la feuille entraîne nécessairement une sortie de vapeur d'eau. L'amélioration génétique vis-à-vis de l'efficacité de l'eau n'a été mise en œuvre jusqu'ici avec efficacité que dans des conditions d'aridité comme pour le blé en Australie, où on a pu gagner 5 à 10% de rendement au mieux. Passioura (2006) a fourni une analyse réaliste de ce qui peut être espéré dans les prochaines années. Nous avons vu plus haut les efforts entrepris pour transformer le riz (C3) en espèce en C4 qui a une efficacité de l'eau nettement plus élevée. Mais c'est là un objectif à long terme.

On peut jouer sur la dynamique d'établissement de la surface foliaire, sur la profondeur d'enracinement, sur la phase reproductive critique pour le rendement. L'objectif est d'optimiser l'utilisation de la réserve en eau du sol de façon à laisser assez d'eau à la floraison pour permettre la germination du pollen, la fécondation et le développement du grain. Ceci suppose une collaboration étroite entre généticiens, agronomes et écophysiologistes.

Bilan hydrique et irrigation

Dans le bilan hydrique des continents, les précipitations représentent en moyenne 745 mm/an, l'évapotranspiration 477 mm/an. Le reste (268 mm/an) sert à l'infiltration et au ruissellement. Sur l'ensemble des continents (y compris les surfaces de glace) cela représente environ 110 000 km³/an pour les précipitations, 70 000 km³/an pour l'évapotranspiration (qualifiée d'eau verte) et 40 000 km³/an pour le ruissellement (eau bleue).

Comme l'eau est le principal facteur limitant la production végétale, il est tentant d'augmenter sa disponibilité sur les terres qui produisent de la nourriture. Diverses techniques permettent de concentrer le ruissellement des pluies vers les plantes cultivées ("*water harvesting*" en anglais) ou de constituer des réservoirs d'eau permettant d'irriguer en saison sèche, ce qui bien sûr diminue le ruissellement et donc le débit des fleuves en aval.

Les surfaces consacrées à l'irrigation ont augmenté, passant de 100 millions d'hectares dans les années 1950 à 280 millions d'hectares en 2007. D'après Oki et Kanae (2006), l'irrigation actuelle consomme 2 660 km³/an soit 70 % de l'eau consommée pour les activités humaines. Ce chiffre, peut-être un peu surestimé (il correspond à une évaporation de 950 mm/an), est à comparer au débit global des fleuves mondiaux (37 300 km³/an d'après Daï *et al.* 2009, chiffre ne comprenant pas le flux de 2 200 km³/an émanant de l'Antarctique ni le flux d'eau circulant sous la surface du sol). Les régions semi-arides (22,2 Mkm²), arides (22,1 Mkm²) et hyperarides (5,9 Mkm²) sont celles qui ont le plus besoin d'irrigation. Mais ce sont aussi celles qui disposent de moins de ressources en eau (860 km³/an au total) ; elles ont donc besoin d'importer de l'eau des régions plus favorisées, parfois sur de longues distances. Globalement, les activités

humaines consomment 10 % du débit global des fleuves dont 7 % pour l'irrigation. Les progrès récents en matière de modélisation et de représentation spatiale des continents ont permis de cartographier Q , le flux d'eau bleue disponible, W , le flux d'eau utilisé pour les activités humaines, dont une part S provient d'eau de mer dessalée. En excluant cette part, on en déduit un indice de rareté en eau, égal à $(W-S)/Q$. On estime que la ressource en eau devient très limitante quand cet indice dépasse 40 % (figure 13). L'indice est élevé en Chine du Nord, dans la région frontière entre l'Inde et le Pakistan, au Moyen-Orient, dans le pourtour du bassin méditerranéen, et dans la partie centrale et occidentale des Etats-Unis. D'après ces données, environ 2,4 milliards d'habitants vivent actuellement dans des zones à ressources en eau très limitées (Oki et Kanae, 2006).

Indice de rareté en eau

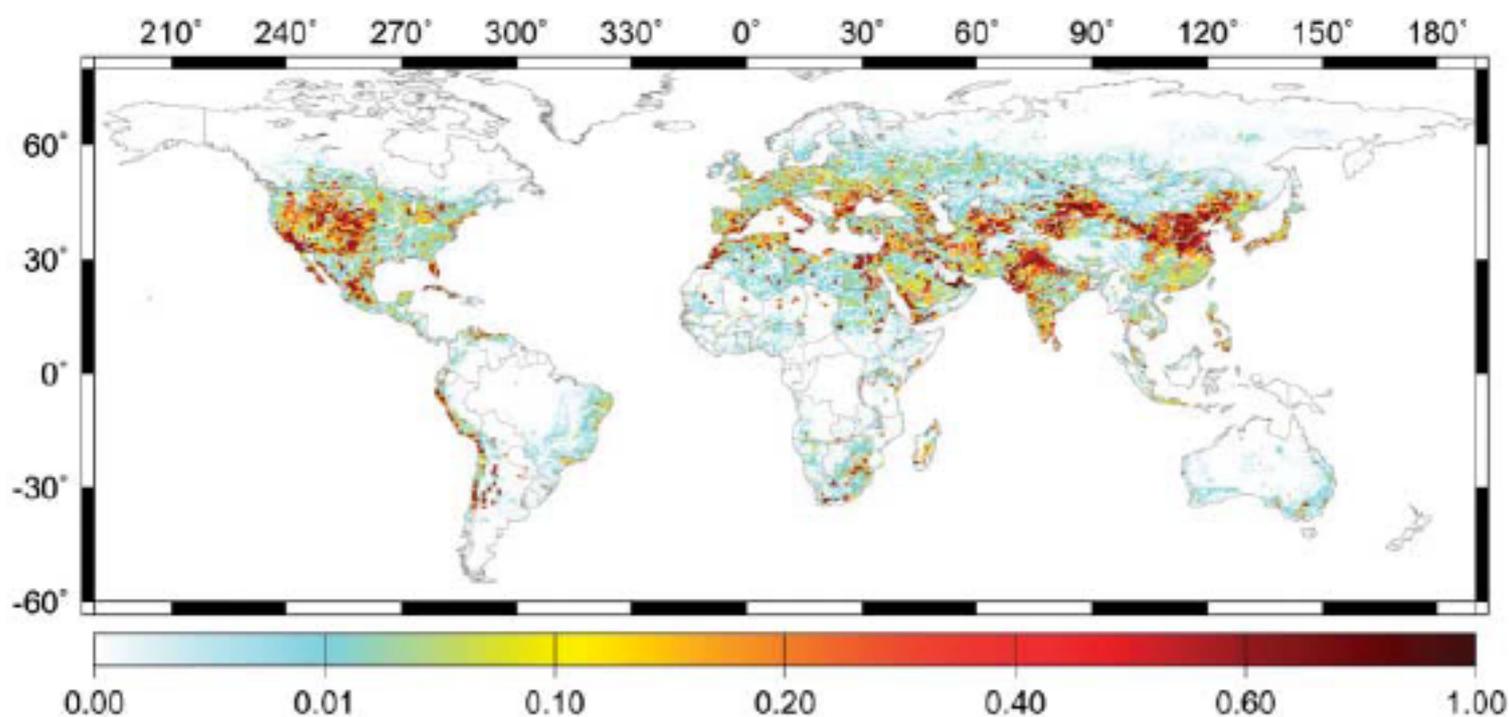


Figure 13. Indice de rareté en eau $(W-S)/Q$, où W est le flux d'eau utilisé pour les activités humaines, S la part de W provenant d'eau de mer dessalée et Q le flux d'eau bleue disponible.

Il est clair qu'on ne pourra pas accroître indéfiniment les surfaces irriguées ; la FAO estime que l'augmentation de production nécessaire pour nourrir la population mondiale dans les prochaines décennies doit provenir pour l'essentiel des cultures pluviales (alimentées seulement par l'eau de pluie). Les pays à climat sec comme la Tunisie ont depuis longtemps intégré la ressource en eau dans leurs systèmes de culture, ainsi la densité des oliviers diminue comme les précipitations du nord au sud du pays, afin que chaque arbre ait assez d'eau pour produire des fruits. Il existe des systèmes naturels permettant de concentrer l'eau des pluies sur une surface limitée, seule couverte de végétation. Ainsi la brousse tigrée est répandue au Sahel sur des sols latéritiques cuirassés présentant une légère pente. Elle est constituée de bandes de sol nu alternées avec des bandes de végétation arbustives, ce qui, vu d'avion, donne l'aspect d'une peau de tigre. L'eau de pluie ruisselle sur le sol nu durci et s'infiltre dans les zones de végétation. Ce système naturel concentre les pluies sur une fraction de la surface, permettant la croissance de la végétation. Il existe de multiples manières de concentrer artificiellement l'eau des pluies pour des cultures qui occupent une fraction de la surface du sol (zaïs, demi-

lunes, diguettes en pierre sèche, etc ; voir encadré 1). A titre d'exemple, les habitants de Lanzarote (une île des Canaries) entourent leurs pieds de vigne de demi-lunes et produisent un vin de qualité avec 170 mm de précipitations annuelles. Ces dispositifs ont été transmis de génération en génération et mériteraient des études poussées pour optimiser pour chaque culture le rendement en fonction des pluies disponibles.

Prélèvement d'éléments minéraux pour l'agriculture

Jusqu'au XX^e siècle, les rendements des céréales étaient bas parce que les cultures recevaient seulement de la fumure organique, en quantité souvent insuffisante pour optimiser les rendements. La découverte de la synthèse de l'ammoniac puis son application industrielle par le procédé Haber-Bosch en 1913 a permis la fabrication d'engrais azotés minéraux à partir d'azote moléculaire et d'hydrogène tiré de méthane, dans une réaction nécessitant beaucoup d'énergie : il faut environ une tep (tonne d'équivalent pétrole) pour fabriquer une tonne d'azote engrais.

La consommation mondiale d'engrais azoté, qui représentait moins de 10 MtN dans les années 1950, a atteint 105 MtN en 2011 (figure 14). Il a fallu dépenser 99 Mtep pour les produire, soit 2,6 % de la consommation mondiale de pétrole (3 750 Mtep/an), plus

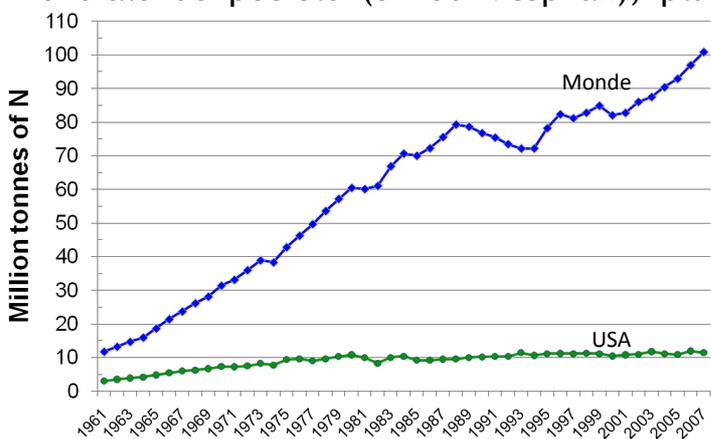
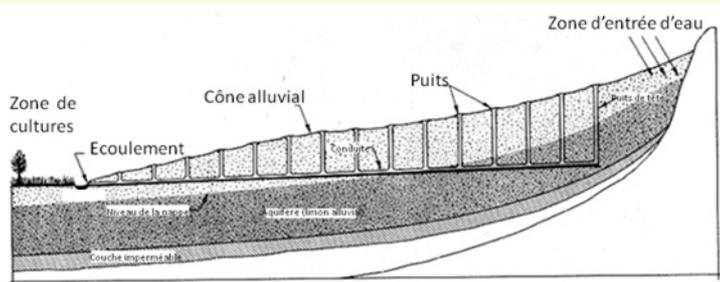


Figure 14. Consommation d'engrais azotés dans le monde et aux Etats-Unis d'Amérique.

Encadré 1. Reverdir le Sahel en favorisant l'accumulation de l'eau de pluie

De nombreuses techniques ont été utilisées dans les zones sèches pour concentrer l'eau des pluies sur une fraction de la surface du sol de façon à augmenter localement la réserve en eau du sol et permettre ainsi à une plante cultivée d'achever son cycle de croissance. Prinz (2002) a réalisé une revue de ces techniques. Evenari et coll. (1982) ont passé en revue plusieurs de ces techniques, certaines ayant sans doute été importées de Perse en Palestine six siècles avant Jésus-Christ, notamment l'usage de canaux souterrains (appelés kanats) qui conduisent l'eau de l'endroit où elle ruisselle (au flanc d'une montagne) vers le terrain en culture, situé plus bas (voir figure ci-dessous).



Ces canaux ont une pente de 1 à 2 ‰ et une longueur pouvant atteindre 30 km.

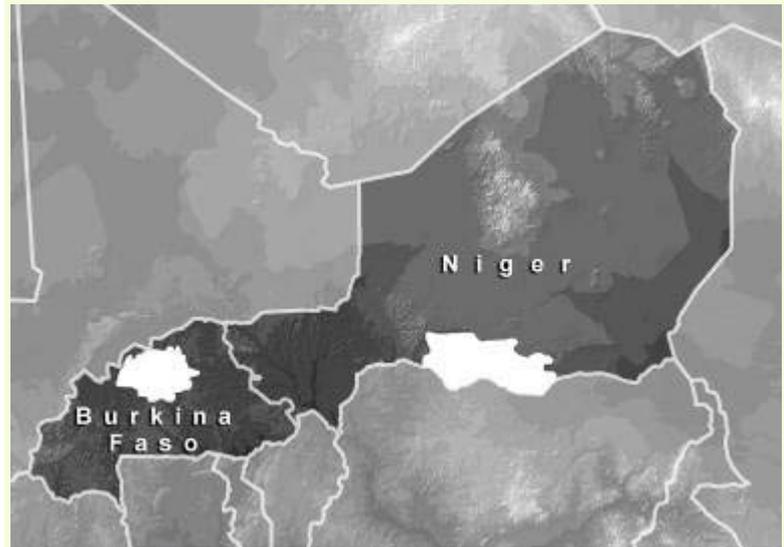
D'autres techniques plus ou moins complexes ont été utilisées : petits barrages en terre ou pierre permettant de retenir la terre et l'eau (tabias et jessours du sud tunisien), zaïs (trous circulaires avec apport de fumier), demi-lunes etc. Le principe est de concentrer l'eau de ruissellement sur la surface à cultiver. Pour Evenari, le ruissellement peut représenter 20 à 30 % du total annuel de pluie, soit 20 à 30 mm pour des pluies de 100 mm/an. Si on concentre sur un hectare l'eau de ruissellement d'un bassin de 25 ha, on recueillera 500 à 750 mm d'eau plus les 100 mm de pluie arrivant directement, de quoi mener à bien un cycle cultural. Bien sûr, ces chiffres dépendent des précipitations, le besoin en surface sera moindre si les pluies annuelles sont plus importantes. Il faut éviter deux problèmes : la destruction des ouvrages de terrassement par l'énergie cinétique de l'eau de ruissellement, et un apport trop important de sédiments par érosion. Ceci conduit à préférer de petits aménagements, plus durables d'après Evenari que ceux impliquant de trop grands volumes d'eau.

Reij *et al.* (2009) ont relevé que suite aux sécheresses répétées qui ont eu lieu au Sahel d'Afrique de l'ouest notamment de 1968 à 1973,

que le transport aérien (environ 2%). Les besoins devraient augmenter de 70 % d'ici 2050 pour satisfaire la demande croissante de nourriture, mais le renchérissement de l'énergie pourrait limiter cette croissance. La fixation biologique d'azote atmosphérique par les cultures de légumineuses représente environ 40 MtN/an qui s'ajoutent aux entrées par les engrais. Une partie importante des engrais azotés est perdue dans l'atmosphère sous forme d'oxydes d'azote, et dans l'eau de drainage sous forme de nitrate, perturbant le fonctionnement des écosystèmes naturels. Galloway *et al.* (2008) estiment que les dépôts atmosphériques d'azote, estimés à 34 MtN/an en 1860, sont passés à 105 MtN/an actuellement ; les valeurs locales, qui étaient typiquement inférieures à 3 kgN ha⁻¹ an⁻¹, excèdent 5 kgN ha⁻¹ an⁻¹ sur la plus grande partie des continents, avec de grandes régions en excès de 10 kgN ha⁻¹ an⁻¹. Les rivières provenant des zones agricoles ont vu une forte augmentation de la concentration en nitrate de leurs eaux. On est là face à un dilemme difficile : sans engrais minéral les rendements des céréales sont réduits de 30 à 50 % par rapport à l'agriculture conventionnelle, en partie parce que l'azote minéral libéré par la matière organique du sol est absorbé par les bactéries qui entrent en compétition avec les racines des plantes. On a donc besoin d'engrais minéraux pour nourrir correctement une population mondiale en augmentation. Mais par ailleurs, il faut clairement limiter la pollution de l'atmosphère et des eaux.

De l'azote minéral apporté au champ sous forme d'engrais, en moyenne un tiers environ est absorbé par la culture (moyenne mondiale d'après Raun et Johnson, 1999), le reste est dissipé dans l'environnement sous forme gazeuse (oxydes d'azote, y compris l'oxyde nitreux dont chaque molécule

des efforts ont été faits par les paysans locaux pour conserver une production agricole même pendant des années très sèches. Ils citent deux exemples démonstratifs au Burkina Faso et au Niger (cf. carte ci-dessous).



Au Burkina Faso vers 1980 la situation alimentaire était très critique dans la province Yatenga fortement peuplée au nord du Plateau Central : diminution des rendements, destruction de la végétation et augmentation des surfaces nues, baisse du niveau des nappes, provoquant une forte émigration. Quelques paysans avec l'aide de techniciens d'ONG se mirent à expérimenter des zaïs. Ce sont de petites cuvettes creusées dans la terre dure pour concentrer l'eau (diamètre typique 20 à 40 cm pour une profondeur de 10 à 15 cm), on y dépose au fond des résidus organiques (déjections animales, compost) pour favoriser l'arrivée de termites et la croissance des espèces cultivées. La taille et la profondeur du zaï varient, ainsi que leur densité, ce qui laisse supposer qu'on pourrait les optimiser en fonction du type de sol et du régime des pluies. Une autre technique utilisée dans cette région est celle des petites digues réalisées le long des courbes de niveau avec des amas de pierre pour retenir l'eau de pluie et les résidus organiques apportés. D'après Reij *et al.* (2009), les graines d'arbres ou arbustes de ces résidus organiques ont amené au Yatenga une augmentation du couvert arboré et du niveau des nappes qui a remonté d'environ 5 m ; la récolte, qui était nulle les mauvaises années, est passée à 0,3 à 0,4 t/ha en année sèche et à plus de 1,5 t/ha en année humide. Conséquence : la production agricole de cette zone d'environ 250 000 ha a augmenté de près de 100 000 tonnes, de quoi nourrir 500 000 personnes supplémentaires dans un pays qui en comptait 15 millions en 2007.

équivalent à 296 molécules de CO₂ comme gaz à effet de serre), et sous forme dissoute (nitrate), contribuant à l'eutrophisation des milieux. Compte tenu de la raréfaction de l'énergie et de la pollution causée par ces apports d'engrais, il est très souhaitable d'augmenter de façon significative l'efficacité de cet apport (cf. L'article de B. Hirel et A. Gallais dans cette collection) et le recyclage de l'azote relâché dans le milieu, de façon à diminuer l'apport d'azote minéral. La sélection a bien sûr un rôle important à jouer pour augmenter l'efficacité d'utilisation de l'azote, définie comme le rapport entre le rendement (en grains ou biomasse aérienne selon la culture) et l'apport d'azote sous forme d'engrais. La sélection peut jouer sur l'efficacité de prélèvement de l'azote du sol, qui dépend de l'architecture racinaire (prolongée par les mycorhizes) et du taux d'absorption par unité de surface de racine ou de mycorhize (cf. les articles de J.C. Germon et J.F. Morot-Gaudry dans cette collection). L'azote absorbé est ensuite incorporé dans la biomasse par le métabolisme ; l'efficacité de cette transformation est nettement plus grande chez les plantes C4 que chez les C3, grâce à la forte affinité de la PEP carboxylase pour le CO₂, qui permet une photosynthèse foliaire élevée avec une concentration en azote modérée. Mais elle semble assez constante à l'intérieur d'un même type métabolique, ce qui laisse peu de place à la sélection (Gastal et Lemaire, 2002).

Une autre voie est de faire fabriquer l'engrais par la plante elle-même, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un organisme fixateur (Beatty et Good, 2011). Certaines bactéries (notamment *Rhizobium*, *Frankia*) et certaines algues cyanophycées ont la propriété de fixer l'azote atmosphérique pour le transformer en acides aminés puis en protéines. Ainsi les légumineuses et quelques arbres

Au sud du Niger dans la région de Zinder, pour rétablir un couvert arboré, l'idée a été de demander aux paysans de favoriser et de gérer une régénération naturelle des arbres, en conservant certaines souches d'arbres utiles dans leurs champs, et en éliminant les tiges et branches non désirées. Les arbres ont plusieurs intérêts. Ils réduisent la vitesse du vent et l'évaporation, ils fournissent au moins 6 mois de fourrage aux animaux, ainsi que des fruits, du bois de cuisson et des médicaments. Les espèces fixatrices d'azote comme *Faidherbia albida* (qui produit son feuillage en saison sèche) améliorent la fertilité du sol. Reij et al (2009) estiment que, sur les 5 millions d'hectares de la zone, la production agricole a augmenté en moyenne de 0,1 t/ha soit 500 000 tonnes de grains en plus, de quoi nourrir 2,5 millions d'habitants dans un pays qui en comptait 14,2 en 2007. Le couvert arboré moyen de la zone (estimé par télédétection) était descendu en dessous de 1,5 % en 1975, il est remonté à plus de 4 % en 2005. Ces facteurs favorables semblent avoir freiné considérablement la migration des paysans vers les villes, et même entraîné des retours dans certains villages.

Quelles sont les limites de ces systèmes ? Le zaï demande beaucoup de travail fait à la main, de 300 à 600 heures par an (selon les conditions de sol) pour chaque hectare cultivé. Ce travail est normalement réalisé pendant la saison sèche, mais les paysans aisés qui peuvent louer de la main-d'œuvre ont clairement un avantage, ce qui accroît les inégalités. La surface du sol doit être nue, dure et plate pour favoriser le ruissellement. Concernant les arbres, une trop forte densité peut diminuer le rendement agricole, mais il est facile d'y remédier par une éclaircie. Le problème potentiel est une augmentation des nuisances liées aux arbres, par exemple des oiseaux qui peuvent se nourrir des cultures.

Références

- Evenari M, Shanan L, Tadmor N, 1982. The Negev: the challenge of a desert. 2nd edition. Harvard University Press. Voir aussi <http://www.scribd.com/doc/15213865/Michael-Evenari-Negev-Desert-Runoff-Agriculture?autodownload=pdf>
- Prinz D, 2002. Keynote lecture. The role of water harvesting in alleviating water scarcity in arid areas, <http://www.ipcp.org.br/References/Agua/aguaCapta/WaterHarvesting.pdf>
- Reij C, Tappan G and Smale M, 2009. Agroenvironmental Transformation in the Sahel. Another Kind of "Green Revolution". IFPRI Discussion Paper 00914. (www.ifpri.org/millionsfed).

n'appartenant pas à cette famille (aulnes, *Casuarina*) forment des symbioses (racinaires en général) avec ces microorganismes : la plante fournit des sucres à la bactérie qui en retour alimente la plante en acides aminés. La fixation d'azote étant un processus nécessitant beaucoup d'énergie, la production de biomasse des légumineuses est plus faible que celle des céréales pour un même rayonnement intercepté. On peut par analogie établir une symbiose entre une céréale et une bactérie fixatrice, ce qui a été déjà réalisé sur le blé en symbiose avec une souche particulière d'une bactérie du tube digestif, *Klebsiella pneumoniae* (Iniguez *et al.* 2004). L'utilisation d'une bactérie pathogène dans une céréale destinée à l'alimentation n'est pas à recommander, même si sa localisation est essentiellement racinaire ; mais on peut espérer dans l'avenir trouver des bactéries fixatrices ne présentant pas cet inconvénient.

Après le premier choc pétrolier en 1973, plusieurs équipes ont cherché à produire des céréales fixant l'azote atmosphérique, mais les connaissances sur les mécanismes moléculaires de la fixation d'azote et les techniques de l'époque étaient insuffisantes et cet espoir a été déçu. Cet objectif ne paraît plus aussi inaccessible (Beatty et Good, 2011, Dixon et Kahn, 2004), mais il demandera encore bien des années pour sa réalisation pratique.

Une autre façon de faire est beaucoup plus classique et utilise des techniques existantes. Elle consiste à pratiquer une rotation de cultures, avec une légumineuse qui enrichit le sol en azote, puis une céréale qui profite des résidus d'azote laissés par la légumineuse, ce qui permet d'économiser de l'engrais azoté. On peut aussi cultiver un mélange céréale-légumineuse : ainsi Bedoussac et Justes (2010) ont cultivé pendant deux ans près de Toulouse un mélange blé dur - pois en comparaison avec des monocultures de blé dur et de pois. Pour de faibles fertilisations azotées (inférieures à 120 kg_N/ha environ), le mélange fait mieux que les monocultures (jusqu'à 19 % pour le rendement et 32 % pour l'azote accumulé). La teneur en protéines du blé est augmentée de 14 % en moyenne dans le mélange, parce qu'il y a moins d'épis au mètre carré et que la fixation biologique d'azote atmosphérique par le pois est plus élevée en mélange (88 %) qu'en culture pure (58 %). En revanche, le mélange fait moins bien que les monocultures pour de fortes fertilisations en azote, qui profitent beaucoup au blé. Des associations maïs-haricot sont courantes dans le nord de l'Espagne (Asturies, Galice) : le maïs sert de tuteur au haricot grim pant.

On peut aussi chercher à augmenter l'efficacité d'utilisation de l'azote par des méthodes agronomiques, en utilisant la bonne source d'engrais, à la bonne dose, au bon moment et au bon endroit (Flynn et Smith, 2010), ce qui permet d'économiser l'engrais et de diminuer son impact sur l'environnement. La bonne source d'engrais vise à limiter les pertes d'azote par lessivage ; on peut aussi utiliser des inhibiteurs de nitrification qui retardent la transformation d'ammonium (adsorbé sur les argiles et la matière organique) en nitrate (mobile et donc facilement lessivé). On a remarqué depuis longtemps que dans les successions écologiques, les écosystèmes proches du climax avaient une forte capacité à retenir l'azote, en particulier par des mécanismes biologiques d'inhibition de la nitrification. Il a été récemment mis au point un test fluorescent utilisant une bactérie nitrifiante recombinante de *Nitrosomonas europaea*, pour étudier l'importance de cette inhibition (Subbarao *et al.* 2012). Ainsi *Brachiaria humidicola* et *B. decumbens* sont de bons inhibiteurs chez les prairies tropicales. Chez les céréales, seul le sorgho possède une activité inhibitrice de nitrification, qui fait totalement défaut chez le blé, le maïs et le riz (Subbarao *et al.* 2012).

Encadré 2. Agriculture de précision.

L'agriculture de précision prend en compte le fait qu'il existe des hétérogénéités dans toute parcelle agricole, liées à des variations dans le type de sol, la topographie, le travail du sol etc. Elle se propose d'étudier ces variations pour moduler les apports d'intrants de façon à apporter «*la bonne dose au bon endroit et au bon moment*». Les intrants peuvent être les apports d'engrais ou de pesticides.

Diverses techniques sont utilisées pour étudier l'hétérogénéité : images satellite, capteurs embarqués sur tracteur avec un GPS différentiel de précision de l'ordre du centimètre (indice de végétation en phase de croissance végétative, résistivité du sol). Plusieurs passages permettent d'affiner l'étude. Un modèle de croissance piloté par des données météorologiques permet de simuler la croissance de la culture pour les principales classes d'hétérogénéité retenues, ce qui va commander la demande de la culture en azote, et la comparer avec l'offre du sol par minéralisation. On peut ainsi déterminer à tout moment et pour chaque classe de sol la dose d'azote à apporter.

Comme le modèle et la caractérisation de l'hétérogénéité ne sont pas parfaits, des corrections peuvent à tout moment être apportées en fonction de l'état réel de la culture, mesuré par les capteurs lors du passage du tracteur, ou apprécié par l'agriculteur. Il faut plusieurs années pour constituer une bonne base de données sur la variabilité au sein de la parcelle.

L'investissement est relativement lourd mais permet une économie sensible d'engrais sans baisse importante de rendement, et par suite une diminution de rejets dans l'environnement.

Ces techniques sont nées aux USA dans les années 1980 et sont arrivées en France en 1998. Elles ne concernent encore que moins de 10 % des agriculteurs mais devraient se développer dans les régions où les parcelles présentent une forte hétérogénéité.

ILLUSTRATIONS PAGE SUIVANTE

L'apport d'azote doit être synchronisé avec la croissance de la culture. La bonne dose d'engrais et le bon moment pour l'appliquer peuvent être déterminés à l'aide d'un modèle de transformations d'azote du sol couplé à un modèle de croissance de culture. Par ailleurs l'agriculture de précision permet de varier la dose d'engrais en fonction de la topographie et des propriétés du sol, à l'aide d'un tracteur équipé de GPS différentiel et de divers capteurs ; elle peut entraîner des diminutions d'apport de 10 à 30 % sans effet notable sur le rendement. On voit que l'agronomie tend à devenir de plus en plus quantitative et affinée : des stations météo automatiques fournissent les données d'entrée aux modèles sol-plante-atmosphère de production des cultures. Ces modèles peuvent être spatialisés grâce aux informations sur l'hétérogénéité du sol, recueillies par télédétection ou mieux au sol par des capteurs embarqués sur tracteurs (voir encadré 2).

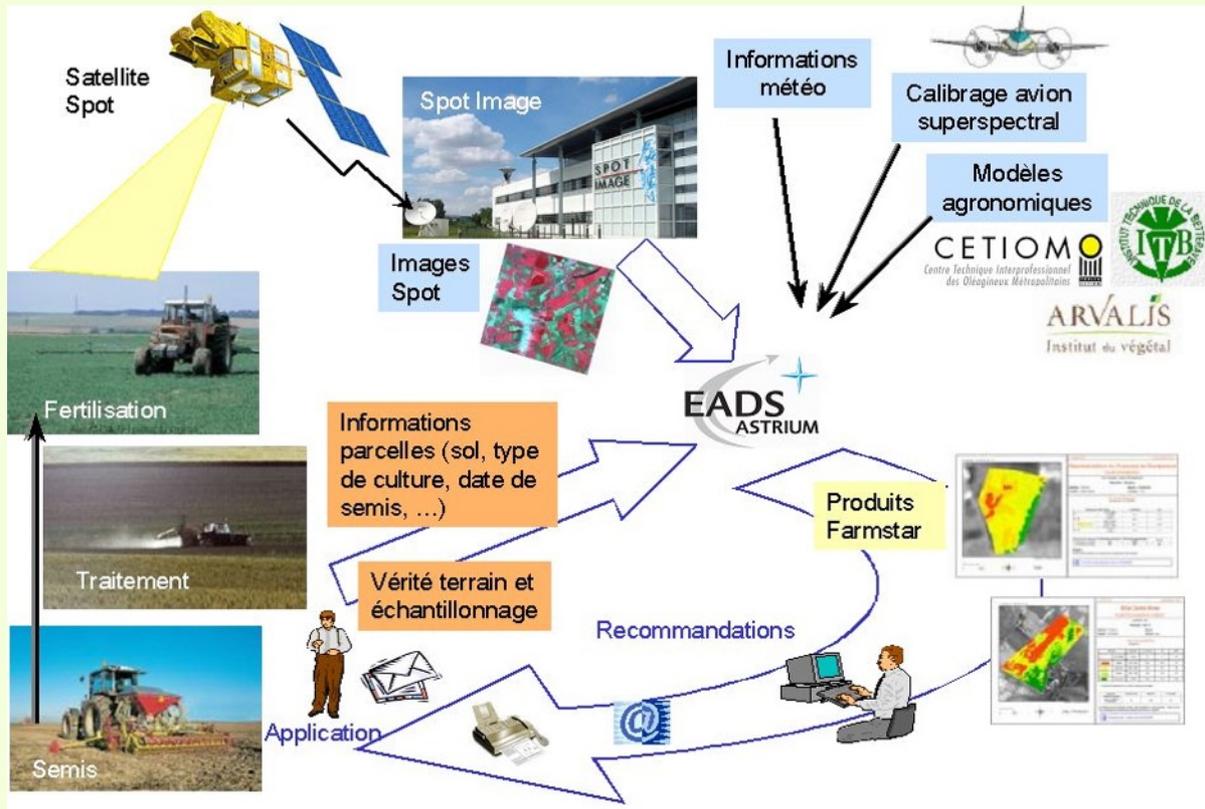
De façon générale, on sait que l'augmentation de rendement provoquée par un apport d'élément minéral est d'autant plus faible que le sol est riche en cet élément. Il n'est donc pas forcément judicieux d'atteindre le rendement maximal possible si le coût à payer est trop important en termes économiques (prix de l'engrais) et en rejets de polluants dans l'environnement. Un compromis est à trouver, qui permet un rendement un peu inférieur au rendement maximal mais en laissant une marge optimale pour l'agriculteur tout en diminuant le rejet d'engrais dans le milieu. C'est une méthode pour diminuer l'apport d'azote.

En région tropicale, les associations de plantes cultivées sont courantes (jardin créole, agroforesterie) et permettent de réduire l'impact économique des attaques parasitaires, en partie parce que la moindre croissance de l'espèce attaquée est compensée par une plus forte croissance de l'espèce associée.

Conclusion : vers une agriculture durable

Le fonctionnement des écosystèmes naturels (ou peu modifiés par l'homme) peut être une source d'inspiration pour améliorer l'efficacité d'utilisation des ressources des cultures.

Les illustrations sont extraites de :
http://www.lethist.lautre.net/agriculture_de_precision.htm



L'utilisation du GPS et de la télédétection. Crédit : EADS/Astrium



Des capteurs (en blanc) embarqués sur tracteur analysent la teneur en chlorophylle des feuilles qui est fortement corrélée à l'état de nutrition azotée de la plante. Ces mesures sont basées sur la réflectance du couvert végétal dans le spectre visible et proche infrarouge. Le but est de ne délivrer que la quantité minimale d'engrais ajustée à la variabilité de la parcelle. Cette méthode nécessite l'arpentage total de la parcelle contrairement à la télédétection.

Pour Pretty (2008) les principes d'une agriculture durable visent à :

(i) intégrer les processus biologiques et écologiques comme les cycles biogéochimiques, la fixation d'azote, la régénération du sol, l'allélopathie (interactions d'une plante sur une autre via des métabolites secondaires), la compétition, la prédation et le parasitisme dans les processus de production de nourriture,

(ii) minimiser l'utilisation des intrants non-renouvelables qui nuisent à l'environnement ou à la santé des paysans et des consommateurs,

(iii) utiliser les connaissances et les compétences des paysans, pour améliorer leur autonomie et remplacer des intrants externes coûteux par du capital humain,

(iv) utiliser les capacités des gens à travailler ensemble pour résoudre des problèmes d'agriculture et de ressources naturelles (ravageurs, bassins-versants, irrigation, gestion des forêts, gestion du crédit).

Seuls quelques aspects de ces principes ont été abordés ici, concernant l'utilisation de la lumière, de l'eau et de l'azote. Le point *iii* est très important en particulier dans les pays pauvres : par exemple, creuser des trous (zaïs) dans le sol pendant la saison sèche au Sahel (quand le travail agricole est minimal) pour récolter de l'eau pendant la saison humide est un investissement rentable qui ne nécessite pas d'équipement coûteux (Reij *et al.* 2009). Mais même de bonnes techniques nécessitent une bonne organisation sociale pour leur adoption à grande échelle. Ceci a été bien illustré par Ostrom (1990) pour l'utilisation de ressources communes comme l'eau des aquifères du comté de Los Angeles, dont le niveau baissait dangereusement à cause de l'irrigation. Les agriculteurs irriguants se sont mobilisés pour obtenir de bonnes mesures sur le niveau des nappes et sur la consommation en eau de chaque irriguant ; ils ont alors pu s'entendre sur une réduction de consommation respectée par chacun pour éviter l'épuisement de la ressource.

Michel Griffon a présenté en 2006 dans son livre «Nourrir la planète» comment une révolution «doublement verte» pouvait répondre aux défis des prochaines décennies : augmentation de la population, dommages causés par l'agriculture intensive à l'environnement, et inégalités de répartition qui laissent près d'un milliard de personnes en sous-alimentation chronique alors que la production actuelle peut nourrir toute la population. Il suggère d'utiliser au mieux nos connaissances écologiques et techniques pour tirer le meilleur parti de la disponibilité en ressources naturelles, qui varie beaucoup avec la géographie. Le présent travail se situe dans cet esprit, avec une portée bien plus restreinte : il n'aborde que quelques ressources à l'échelle locale et à l'échelle globale, sans entrer dans les détails de leur répartition géographique.

Le temps n'est plus où l'on pouvait considérer ces ressources naturelles comme virtuellement infinies. Leur recyclage impose des contraintes en agriculture comme dans l'industrie, mais ce peut être aussi une source d'innovation. Il s'agit de mobiliser dans ce sens les sciences du vivant (biologie moléculaire et génétique, écophysiologie, amélioration et sélection), la science du sol (physique, chimie, microbiologie) et les sciences intégratives comme l'écologie et l'agronomie pour définir et mettre en œuvre des techniques culturelles adéquates. La science seule n'est pas suffisante : elle permet des changements mais ces changements ne se produiront que si les intéressés y voient leur intérêt, ce qui demande une forme de consensus nécessitant une discussion entre toutes les parties intéressées, et donc pas seulement les agriculteurs. Ainsi la gestion des ressources naturelles peut être un chemin vers la démocratie.

Références

- Beatty P H and Good A G, 2011. Future prospects for cereals that fix nitrogen. *Science* **333**, 416-417.
- Bedoussac L, Justes E, 2010. The efficiency of a durum wheatwinter pea intercrop to improve yield productivity and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant Soil* **330**, 19-35.
- Beer C, Reichstein M, Ciais P, Cavalhais N, Jung M, Rödenbeck C, Tomelleri E, Baldocchi D, Cescatti A, Luysaert S, Margolis H, Rouspard O, Williams C, Papale D, 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and co-variation with climate. *Science* **329**, 834-838.
- Covshoff S and Hibberd J M, 2012. Integrating C4 photosynthesis into C3 crops to increase yield potential. *Current Opinion in Biotechnology* **23**, 209-214.
- Daï A, Taotao Q, Trenberth K E and Milliman J D, 2009. Changes in continental freshwater discharge from 1948 to 2004. *Journal of Climate* **22**, 2773-2791.
- Dawson, C.J., and Hilton, J., 2011. Fertiliser availability in a resource-limited world: Production and recycling of nitrogen and phosphorus. *Food Policy* **36**, S14-S22.
- Dixon R and Kahn D, 2004. Genetic regulation of biological nitrogen fixation. *Nature Reviews in Microbiology* **2**, 621-631.
- Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, Bond WJ, et al. 2010. The origins of C₄ grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* **328**, 587-591.
- Flynn H. C. and Smith P., 2010. Greenhouse gas budgets of crop production - current and likely future trends. International Fertilizer Industry Association, <http://www.fertilizer.org/ifa/HomePage/LIBRARY/Publication-database.html/Greenhouse-Gas-Budgets-of-Crop-Production-Current-and-Likely-Future-Trends.html>
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S. P., and Sutton, M. A., 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* **320**, 889-892.
- Gastal F. and Lemaire G., 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* **53**, 789-799.
- Gowik U. and Westhoff P. (2011) The path from C₃ to C₄ photosynthesis. *Plant Physiology* **155**, 56-63.
- Griffon M. 2006. Nourrir la planète. Editions Odile Jacob, 456 p.
- Iniguez A L, Dong Y, and Triplett E W, 2004. Nitrogen fixation in wheat provided by *Klebsiella pneumoniae* 342. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **17**, 1078-1085.
- Kajala K et al. 2011. Strategies for engineering a two-celled C4 photosynthetic pathway into rice. *Journal of Experimental Botany* **62**, 3001-3010. doi:10.1093/jxb/err022.
- Oki T and Kanae S, 2006. Global hydrological cycles and world water resources. *Science* **313**, 1068-1072.
- Ostrom, E, 1990: Governing the commons: the evolution of institutions for collective action. New York, NY: Cambridge University Press
- Passioura J R, 2006. Increased crop productivity when water is scarce- from breeding to field management. *Agricultural Water Management* **80**, 176-196.

- Pretty J, 2008. Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Phil. Trans. R. Soc. B* **363**, 447-465
- Raun, W. R., and Johnson, G. V., 1999. Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agron. J.* **91**, 357-363.
- Reij C, Tappan G and Smale M, 2009: Agroenvironmental Transformation in the Sahel. Another Kind of “Green Revolution”. IFPRI Discussion Paper 00914 (www.ifpri.org/millionsfed)
- Reinfelder JR, Milligan AJ, Morel FMM (2004) The role of the C₄ pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Physiology* **135**, 2106-2111.
- Saugier B., Roy J. & Mooney H.A., 2001. Estimations of global terrestrial productivity : converging toward a single number ? In : *Terrestrial Global Productivity*, J. Roy, B. Saugier & H.A. Mooney eds, Academic Press pp. 543-557.
- Subbarao G. V., Sahrawat K.L., Nakahara K., Rao I.M., Ishitani M., Hash C. T., Kishii M., Bonnett D.G., Berry W.L. and Lata J. C., 2012. A paradigm shift towards low-nitrifying production systems: the role of biological nitrification inhibition (BNI). *Annals of Botany*, doi:10.1093/aob/mcs230.
- Sundquist B, 2007. Chapter 1- Irrigation overview. In: The earth's carrying capacity, Some related reviews and analysis. <http://home.windstream.net/bsundquist1/ir1.html>
- Trenberth KE, Fasullo JT, and Kiehl J, 2009. Earth’s global energy budget. *Bull. Amer. Meteor. Soc.* **90**, 311-323.
- von Caemmerer S, Furbank RT (2003) The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynth. Res.* **77**, 191-207.
- Zhu X-G, Long S P, and Ort D R, 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant Biol.* **61**, 235-61