



## L'efficacité de l'utilisation de l'azote par les cultures.

*Gilles LEMAIRE, Directeur de Recherche Honoraire, INRA  
Membre de l'Académie d'Agriculture de France*

*François GASTAL, Directeur de Recherche, INRA Lusignan*

Manuscrit révisé le 19 novembre 2016 - Publié le 26 novembre 2016

*Résumé : La réponse des cultures à l'azote est analysée en fonction de la demande en azote des plantes pour réaliser leur croissance maximale. La teneur en azote « critique » des plantes au sein d'une culture correspond au minimum requis de concentration pour obtenir le maximum de croissance de la culture. Elle diminue avec la biomasse de la culture en fonction des relations ontogéniques entre la part des tissus métaboliques riches en azote liés à la captation de la lumière et la photosynthèse et celle des tissus de soutien pauvres en azote liés à l'architecture de la plante et à la compétition pour la lumière au sein du couvert végétal. Il découle de cette propriété émergente que l'efficacité de conversion de l'azote (kgMS par kgN prélevée) est peu variable entre espèces du même groupe (C3 vs C4). Par contre, l'efficacité de prélèvement, ou la capacité d'une culture à satisfaire sa demande en condition de faible disponibilité en azote du sol, est plus variable entre espèces et cultivars et semble donc être un objectif pertinent d'amélioration variétale.*

*Abstract : Crop response to nitrogen deficiency is studied in relation with crop N demand necessary to achieve maximum crop biomass accumulation. Critical plant N concentration corresponds to the minimum concentration necessary to achieve maximum crop biomass. Its value decreases as plants get bigger and as crop biomass increases (dilution curves) as resulting from ontogenetic relationships between high N metabolic tissues involved in light interception and photosynthesis and low N structural tissues involved in plant architecture in relation with competition for light within canopy. It can be deduced from this emergent property that the N conversion efficiency (crop mass per unit N uptake) is not variable across species of the same metabolic group (C3 vs C4). Nevertheless the N uptake efficiency, i.e. the capacity of crop to meet its N demand in low N supply conditions, appears more variable that would allow breeding of plants requiring less quantity of N fertilization for producing a target biomass*

### Introduction

L'azote est l'un des plus importants facteurs limitant la production agricole à l'échelle mondiale avec le déficit en eau et le phosphore. A partir des années 1950 l'utilisation croissante des engrais azotés de synthèse a permis une augmentation continue de la production mondiale de denrées (Eikhout et al. 2006), sachant que cette production de denrée devra encore doubler d'ici 2050 pour couvrir les besoins alimentaires de plus de 9 milliards d'habitants. Or, les quantités croissantes d'engrais azotés introduites des agro-écosystèmes provoquent des impacts importants sur l'environnement tels que l'eutrophisation des milieux aquatiques continentaux et marins, la pollution des nappes et l'émission d'ammoniaque et d'oxydes d'azote dans l'atmosphère. En conséquence, une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'azote, c'est-à-dire de la production alimentaire produite par unité d'engrais azoté utilisée, est une priorité

pour parvenir à des systèmes de production agricoles plus soutenables (Cassman, 2007). L'amélioration de l'efficacité de l'azote est une voie complémentaire du développement des légumineuses, qui fait l'objet d'autres synthèses (Schneider et Huyghe 2015) et n'est pas abordée dans cet article.

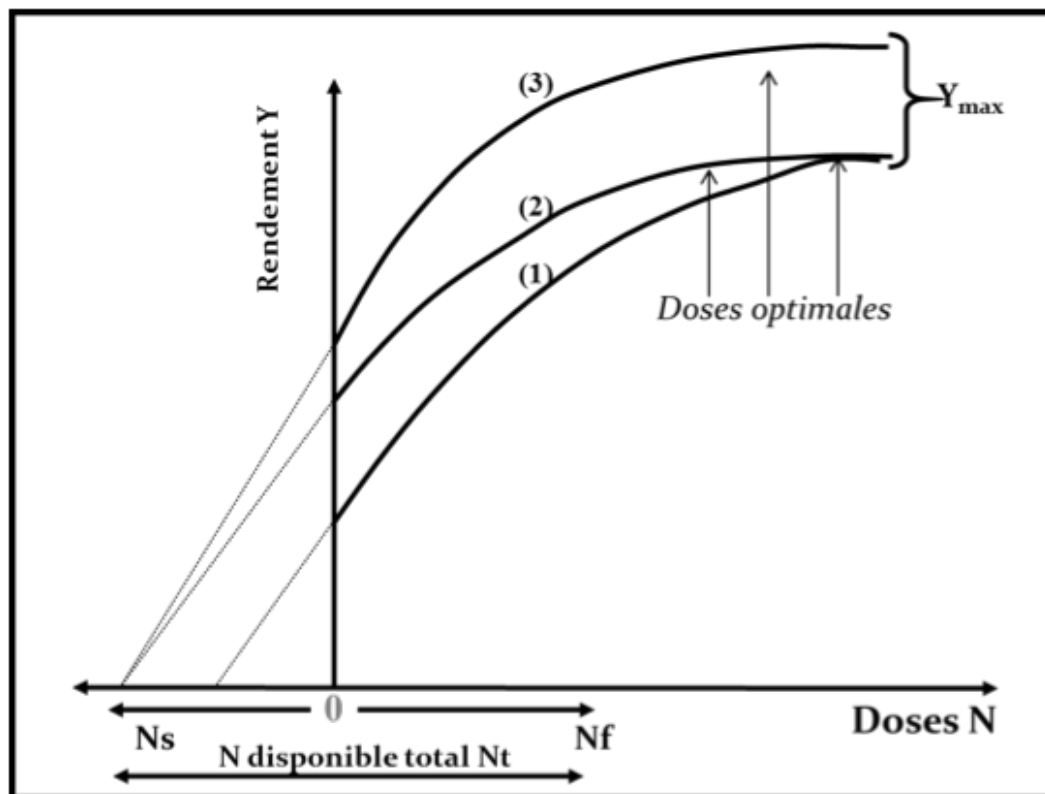
Le prix relativement bas des engrais azotés au regard de celui des produits agricoles incite les agriculteurs à utiliser des quantités d'azote souvent en excès par rapport aux besoins des cultures afin d'éviter tout risque de réduction de rendement. Ces surplus d'apport de N accroissent donc au fil du temps les risques de lessivage de N et donc de pollution des eaux (Addiscott et al. 1991). Pour réduire ces excès il est donc nécessaire de connaître avec précision les besoins en N des cultures en fonction de leur potentiel de croissance, ainsi que la variation des fournitures de N par la minéralisation de la matière organique des sols qui dépendent des types de sols, du climat et de ses variations, et de la conduite agronomique des cultures précédentes.

L'objectif de cet article est de présenter les bases conceptuelles, les principes et les théories qui gouvernent les mécanismes de prélèvement et d'utilisation de l'azote par les plantes pour élaborer les diverses composantes du rendement des cultures et de la qualité des produits récoltés et de mobiliser ces principes pour concevoir des voies d'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote par les cultures, soit par une meilleure pratique de la fertilisation soit par l'amélioration génétique des espèces.

### **Un nouveau paradigme pour raisonner la fertilisation azotée des cultures.**

L'objectif d'une gestion durable de la fertilisation azotée des cultures est de maintenir à chaque instant les plantes dans un état de nutrition azotée proche de l'optimum sans dépasser celui-ci pour ne pas accumuler de surplus de N dans les sols et réduire ainsi les risques d'émissions polluantes vers l'hydrosphère ou l'atmosphère. Ceci implique une très grande précision dans la quantité et la temporalité des apports d'engrais. Par exemple, une culture de blé produisant potentiellement  $8 \text{ t ha}^{-1}$  de grains exprime un besoin d'environ  $240 \text{ kg N ha}^{-1}$  alors qu'un lessivage de seulement 10% de cette quantité conduit inexorablement à des eaux drainées dépassant le seuil de potabilité  $50 \text{ mg NO}_3 \text{ L}^{-1}$  et qu'une perte gazeuse de seulement 1% de cette quantité sous forme de  $\text{N}_2\text{O}$  conduit à des contributions très importantes en terme de réchauffement climatique. Cela illustre la raison pour laquelle une approche « normative » de la dose d'azote optimale à apporter déterminée statistiquement à partir des courbes de réponse du rendement aux apports d'azote reste largement insuffisante étant donnée la variation non prévisible du potentiel de rendement en un lieu et une année donnée puisque celle-ci est susceptible d'engendrer des variations de la demande en N de la culture supérieures aux seuils d'émission polluantes de N. Il est donc indispensable de concevoir une autre approche.

Comme le montre la Figure 1, l'analyse des courbes de réponse entre rendement d'une culture (Y) et dose d'azote appliquée (Nf) qui a été la base de l'agronomie depuis 50 ans reste très limitée et difficilement interprétable pour deux raisons : (i) le total de l'azote à disposition de la plante (Nt) est inconnu étant donné les variations de la fourniture d'azote par le sol (Ns) ; et (ii) la demande de la plante en azote est inconnue étant donné la variation du potentiel de rendement du fait de la variabilité climatique. Ainsi la dose « optimum » d'azote ( $N_{f_{opt}}$ ) n'est estimée que statistiquement avec une grande incertitude, ainsi que l'efficacité moyenne de l'azote apporté ( $\Delta Y/\Delta Nf$ ) ou bien l'efficacité marginale  $dY/dNf$  servant à estimer l'optimum économique. L'adoption d'une valeur médiane pour  $N_{f_{opt}}$  déduite d'expérimentations



**Figure 1. Représentation schématique de la réponse du rendement d'une culture ( $Y$ ) à l'apport de fertilisation azotée ( $N_f$ ) montrant les variations dans les courbes de réponse liées à des variations dans la fourniture d'azote du sol ( $N_s$ ): (1) vs (2) ; ou à des variations du rendement potentiel ( $Y_{max}$ ) : (2) vs (3), entraînant une large incertitude sur la valeur de l'apport de N optimum ( $N_{opt}$ ).**

multilocales et pluriannuelles conduit alors les agriculteurs à prendre un risque de 50% d'avoir une réduction de rendement du fait d'un manque de N, ce qui explique la tendance à majorer cette valeur de 10 à 20% pour réduire ce risque, avec les conséquences environnementales qui en découlent (Lemaire, 2015).

Il est donc nécessaire de changer d'approche en proposant une détermination de la demande en N de la culture de manière dynamique. Le problème revient alors à inverser l'approche, en essayant de définir un indicateur d'état de la nutrition azotée d'une culture permettant d'évaluer le niveau de satisfaction de sa demande en N et ainsi analyser et quantifier comment ce déficit de nutrition affecte les différentes fonctions déterminant l'élaboration du rendement de la culture.

### L'azote dans les plantes et les cultures

Pour la plupart des espèces cultivées, le cycle de production peut être divisé en deux périodes: (i) une phase de croissance végétative où seules les racines, tiges et feuilles sont produites ; (ii) et une phase reproductrice commençant à la floraison et conduisant à la production de graines. Ces deux phases peuvent être totalement séparées dans le temps (espèces à croissance déterminée comme la plupart des céréales) ou bien plus ou moins chevauchantes (espèces à croissance indéterminée comme la tomate et certaines légumineuses à graines). La phase végétative est dominée par la dynamique de mise en place des surfaces foliaires et la captation de l'énergie lumineuse, déterminant alors une forte demande en azote ; la phase reproductrice est dominée par le développement des organes de stockage et la remobilisation de l'azote des organes végétatifs. Ainsi une même quantité d'azote peut être utilisée successivement pour des fonctions différentes au sein de la plante. Il s'ensuit que l'effet d'une restriction en azote ne

peut pas s'analyser simplement à travers l'addition d'effets élémentaires séparés sur des processus indépendants, mais bien à travers une analyse globale d'un système complexe et intégré, caractérisé par de nombreuses rétro-actions entre les fonctions élémentaires et lui conférant des propriétés d'auto-adaptation.

L'azote est requis par les plantes au niveau cellulaire pour la synthèse des protéines structurales et enzymatiques. Les cellules des tissus de soutien ayant une activité métabolique réduite requièrent donc moins d'azote que les cellules des tissus actifs tels que les méristèmes ou le parenchyme chlorophyllien (Evans, 1983). Les cellules des tissus d'organes de stockage (graines, fruit, tubercules...) ont des contenus en azote variables en fonction de la proportion d'hydrates de carbone et de protéines qui s'y accumulent. Les feuilles ont une teneur élevée en azote en relation avec leur activité photosynthétique. Ainsi les besoins en azote pour la croissance d'une plante sont très variables en fonction des organes considérés. En conséquence, la quantité totale d'azote nécessaire pour la croissance maximale d'une plante va dépendre de sa propre composition morphologique et histologique.

L'interception de la lumière, sa captation et l'assimilation du CO<sub>2</sub> par les feuilles sont les mécanismes essentiels de la croissance des plantes. Ils requièrent des concentrations importantes d'azote dans les tissus sous formes d'enzymes, de pigments et autres protéines (Lawlor, 1995). La RuBPC-o ou Rubisco enzyme responsable de l'assimilation du CO<sub>2</sub> représente à elle seule près de 50% du contenu en azote soluble des feuilles (20 à 30% de l'azote total). La photosynthèse des feuilles augmente avec la teneur en azote des tissus foliaires, jusqu'à une certaine limite au-delà de laquelle l'azote supplémentaire est stocké sous forme de Rubisco sans augmentation de l'activité photosynthétique de la feuille. L'azote des feuilles les plus âgées à la base du couvert végétal est recyclé vers les feuilles les plus jeunes apparaissant au sommet ce qui permet une répartition plus optimale de l'azote en fonction du niveau d'éclairement des feuilles, optimisant ainsi la photosynthèse globale du couvert végétal (Werger, 1991).

Etant donné leurs différences anatomiques et métaboliques, les plantes en C<sub>4</sub> (maïs, sorgho, canne à sucre...) ont des teneurs en azote optimales plus faibles que les espèces en C<sub>3</sub> (espèces céréalières et autres espèces cultivées tempérées) pour atteindre la photosynthèse maximale. Les espèces en C<sub>4</sub> possèdent donc une efficacité de l'azote plus élevée que les espèces en C<sub>3</sub> (Sage, 1987).

Une fourniture d'azote aux méristèmes est nécessaire pour permettre l'initiation et l'expansion de nouveaux organes. L'azote est essentiellement utilisé dans la phase de division cellulaire, alors que l'expansion cellulaire se réalise à contenu en azote constant. Toute réduction d'azote se traduit donc par une diminution du taux de division cellulaire, la taille finale des cellules restant inchangée, entraînant donc une diminution de la vitesse de croissance des organes proportionnelle à la diminution du nombre de cellules produites et du taux de croissance de celles-ci (Gastal et Nelson, 1994). Lors de la différenciation cellulaire, la teneur en N des cellules diminue en fonction du type de tissus (parenchyme chlorophyllien, sclérenchyme et autres tissus de soutien) du fait de l'adjonction de composés pariétaux pauvres en azote. Ainsi, à partir de tissus méristématiques riches en azote, la plante élabore une grande variété de tissus ayant des teneurs en azote très variées.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, l'allocation de l'azote dans le couvert végétal n'est pas homogène, mais varie avec le gradient d'éclairement des feuilles : on trouve plus d'azote dans les strates supérieures et moins dans les strates inférieures (Anten et al. 1995; Lemaire et al.

1991). Ainsi, la répartition de l'azote entre plantes individuelles au sein d'un couvert végétal est fonction du niveau d'éclairement moyen de chaque plante (Lemaire et al. 2005).

En conclusion, les plantes individuelles et les couverts végétaux sont très hétérogènes en termes de concentration et de répartition d'azote à tous les niveaux d'organisation ; cellules, tissus, organes, plante et peuplement. Les divers composés azotés sont impliqués dans une série de fonctions majeures telles que la division et le grandissement cellulaire, la croissance et le développement des organes, la capture de la lumière et l'assimilation du CO<sub>2</sub>, la respiration, la formation des réserves, etc...L'azote est ainsi constamment recyclé et réalloué pour des fonctions successives différentes. Ainsi l'analyse de la nutrition azotée des plantes et de ses effets ultimes sur la production de la culture requiert une approche intégrée prenant en compte les interactions entre fonctions élémentaires et les nombreuses rétro-actions qui déterminent le comportement global du système.

### La demande en azote des cultures

La demande en azote d'une culture peut être définie comme la quantité minimum d'azote (Nc en kgN ha<sup>-1</sup>) que cette culture doit prélever pour produire le maximum de biomasse (Wc en t ha<sup>-1</sup>) dans un milieu donné lorsqu'elle n'est pas limitée par la nutrition azotée (Greenwood et al. 1990). À cette demande en azote, encore appelée "prélèvement critique" d'azote, correspond donc une teneur "critique" en azote, %Nc, correspondant à la teneur en azote minimum pour obtenir une biomasse maximum. Greenwood et al. (1990) ont montré que pour l'ensemble des espèces cultivées, %Nc décroît au fur et à mesure que la biomasse de la culture (Wc) augmente au cours de la croissance, donnant lieu ainsi aux courbes de dilution de l'azote, représentées par une fonction allométrique décroissante :

$$\%Nc = a (Wc)^{-b} \quad (1)$$

avec b proche de 0,3. Il a été montré que cette courbe était, pour chaque espèce, indépendante des conditions de milieu autres que la nutrition azotée pouvant influencer la croissance maximum de la culture Wc et apparemment insensible au cultivar (Lemaire et Gastal, 1997 ; Lemaire et al. 2008). Sachant que Nc est le produit de %Nc et de Wc, on peut alors relier la dynamique de la demande en azote au cours de la croissance d'une culture à sa dynamique de croissance en matière sèche :

$$Nc = 10 a (Wc)^{1-b} \quad (2)$$

Le coefficient a étant la valeur de %Nc lorsque Wc est égal à 1 t ha<sup>-1</sup>. Le facteur 10 permet d'exprimer Nc en kgN ha<sup>-1</sup> lorsque la biomasse est mesurée en t ha<sup>-1</sup>. La quantité "10 a" représente alors la demande en azote de la culture pour produire la première tonne de biomasse, sachant que la production des tonnes suivantes requiert des quantités d'azote de plus en plus faibles. Il y a donc un amortissement de la demande en azote au fur et à mesure de l'augmentation de biomasse de la culture.

Les valeurs des coefficients a et b des équations (1) et (2) ont été déterminées pour un grand nombre d'espèces cultivées. Les espèces C<sub>4</sub> ont des valeurs de a inférieures à celles des espèces C<sub>3</sub>, ce qui reflète leur différence de métabolisme et de morphologie foliaire (cf ci-dessus) et traduit leur efficacité de l'azote plus élevée. À l'intérieur de chaque groupe métabolique, C<sub>3</sub> ou C<sub>4</sub>, il est difficile de mettre en évidence des différences importantes entre espèces, les courbes étant très proches les unes des autres étant donné une certaine auto-corrélation entre les erreurs faites sur les estimations de a et b (Gastal et Lemaire, 2002). Ainsi

**Table 1** : Valeur des coefficients *a* and *b* de l'équation (1)  $\%N = a(Wc)^{-b}$  pour différentes espèces cultivées : *a* est exprimé en gN pour 100g de matière sèche ; et *b* est sans dimension. D'après Lemaire et al. (2008).

Espèce	<i>a</i>	<i>b</i>
Graminées prairiales (C <sub>3</sub> )	4,8	0,32
Luzerne (C <sub>3</sub> )	4,8	0,33
Pois (C <sub>3</sub> )	5,1	0,32
Blé (C <sub>3</sub> )	5,3	0,44
Colza (C <sub>3</sub> )	4,5	0,25
Riz (C <sub>3</sub> )	5,2	0,52
Tomate (C <sub>3</sub> )	4,5	0,33
Tournesol (C <sub>3</sub> )	4,5	0,42
Maïs (C <sub>4</sub> )	3,4	0,37
Sorgho (C <sub>4</sub> )	3,9	0,39
Graminées tropicales (C <sub>4</sub> )	3,6	0,34

l'équation (2) indique que la demande en azote par unité de biomasse produite diminue au fur et à mesure de l'augmentation de biomasse.

Une théorie a été développée pour rendre compte de cette relation empirique entre demande en azote et dynamique de croissance (Greenwood et al, 1990 ; Lemaire et Gastal, 1997). Elle est basée sur l'hypothèse que la biomasse de la plante (*W*) est composée de deux compartiments : (i) un compartiment métabolique (*W<sub>m</sub>*), riche en azote, correspondant à la partie active dans la croissance de la

plante, les tissus photosynthétiques et les zones méristématiques ; et (ii) un compartiment structural (*W<sub>s</sub>*), pauvre en azote, correspondant aux tissus de soutien :

$$W = W_m + W_s \quad (3)$$

Lors de la croissance de la plante au sein du peuplement végétal, l'augmentation relative du compartiment structural est plus importante que l'augmentation relative du compartiment métabolique ce qui entraîne une diminution de la part du compartiment métabolique dans la biomasse totale au cours de la croissance :

$$W_m = k W^\alpha \quad (4)$$

et *de facto* une diminution de la teneur en azote de la plante au cours de sa croissance ainsi qu'un amortissement de la demande en azote avec l'augmentation de la biomasse de la culture conformément aux équations (1) et (2).

Le compartiment métabolique (*W<sub>m</sub>*) est lié quantitativement à la surface photosynthétique de la plante assurant la captation de lumière et l'assimilation du CO<sub>2</sub>, donc déterminant l'activité métabolique globale. On peut alors postuler que ce dernier, à l'échelle de la culture, soit proportionnel à la surface foliaire ou LAI (Hardwick, 1987) :

$$W_m = p \text{ LAI} \quad (5)$$

Ce qui reviendrait alors à une relation d'allométrie entre l'expansion du LAI de la culture et sa croissance en biomasse (Lemaire et al. 2007) :

$$\text{LAI} = (k/p) W^\alpha \quad (6)$$

Le coefficient *k/p* représente la valeur de LAI lorsque la biomasse de la culture est de 1 t.ha<sup>-1</sup>. Lemaire et al. (2007) ont montré que pour un grand nombre d'espèces cultivées la valeur de  $\alpha$  était très proche de la valeur du coefficient (1-*b*) de l'équation (2), ce qui conduit à une stricte proportionnalité entre le prélèvement d'azote *N<sub>c</sub>* de la culture et l'expansion de son LAI :

$$N_c = 10a (p/k) \text{ LAI} \quad (7)$$

Lemaire et al. (2007) ont ainsi montré que lorsque les plantes individuelles peuvent être considérées comme « isolées », c'est-à-dire sans ombrage mutuel entre elles, en tout début de

croissance de la culture, les valeurs communes de  $\alpha$  et de  $(1-b)$  sont proches de 0,9, indiquant ainsi une croissance des plantes privilégiée dans deux dimensions, c'est-à-dire en surface, afin de privilégier la captation de lumière. Par contre dès que le couvert végétal devient fermé ( $LAI > 1$ ), les valeurs de  $\alpha$  et de  $(1-b)$  convergent vers une valeur commune proche de 0,66 pour toutes les espèces, soit  $2/3$ , correspondant à une croissance relative similaire dans les trois dimensions (isométrie), les plantes développant ainsi une stratégie de croissance verticale pour positionner leur surfaces foliaires dans les strates les plus éclairées au sommet du couvert végétal.

**Table 2.** Valeurs des coefficients  $1-b$  et  $\alpha$  des équations (1) and (6) pour des plantes isolées ou des plantes en couvert dense pour différentes espèces. La valeur de  $k$  représente l'Indice Foliaire (LAI) de la culture lorsque la biomasse est de  $1t\ ha^{-1}$ .  $N/LAI$  est la pente de l'équation (7) et représente l'accumulation d'azote en  $kgN\ ha^{-1}$  par unité d'Indice Foliaire. D'après Lemaire et al. (2007).

Espèce	Plante isolée		Couvert dense		k	N/LAI
	1-b	$\alpha$	1-b	$\alpha$		
Luzerne	0,90	0,89	0,67	0,67	1,94	25
Colza	0,84	0,78	0,75	0,72	1,59	26
Tournesol	0,97	0,95	0,55	0,50	1,83	27
Blé	0,92	0,89	0,56	0,61	1,13	39
Riz	0,91	0,98	0,58	0,63	1,31	32
Sorgho	0,94	0,91	0,61	0,55	1,41	24
Maïs	0,94	0,95	0,63	0,71	1,06	32
<b>Moyenne</b>	<b>0,91</b>	<b>0,89</b>	<b>0,62</b>	<b>0,63</b>		

Ainsi la dynamique de la demande en azote d'une plante au cours de sa croissance est régulée par l'ajustement constant de l'allocation de la biomasse entre son expansion en surface correspondant à des tissus métaboliques riches en azote et son expansion en hauteur correspondants à des tissus structuraux pauvres en azote en fonction du développement global du couvert végétal qui détermine l'intensité de la compétition pour la lumière. La relation entre la demande en azote ( $N_c$ ) et la biomasse de la culture ( $W_c$ ) est donc une propriété émergente des couverts végétaux traduisant l'existence de rétrocontrôles s'exerçant sur la plante individuelle par son milieu environnant au sein du peuplement végétal. Toute tentative réductionniste visant à disjoindre les interactions conduisant à cette auto-régulation du couvert végétal pour analyser séparément les mécanismes sous-jacents sera donc confrontée à l'impossibilité de faire apparaître cette propriété émergente du couvert végétal qui détermine sa demande en azote.

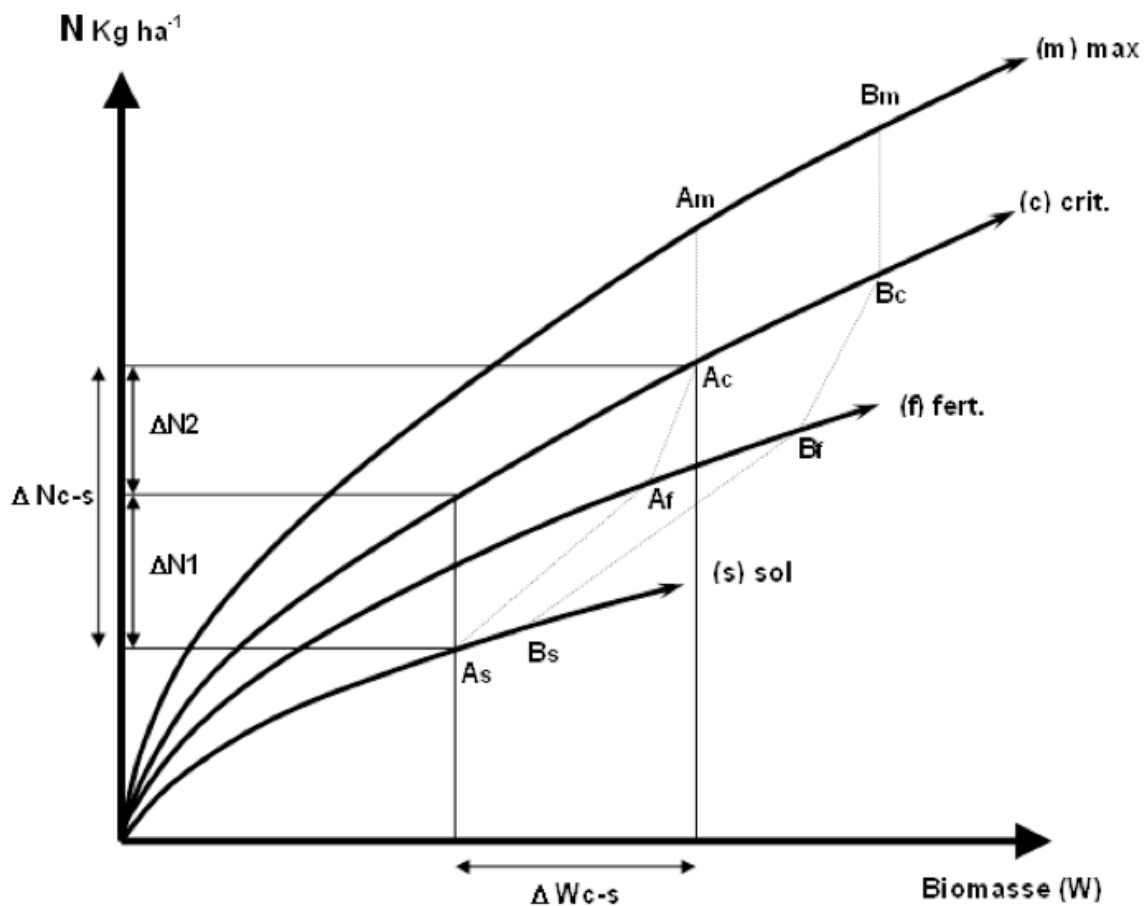
### Contrôle du prélèvement d'azote par les plantes

Les données empiriques et les développements théoriques présentés ci-dessus ne peuvent s'interpréter que par l'existence d'un contrôle de l'absorption de l'azote par la plante par sa propre capacité de croissance. En réalité, l'absorption de l'azote minéral par les racines est soumise à un double contrôle : (i) un contrôle direct par les transporteurs membranaires de  $NO_3^-$  et de  $NH_4^+$  dans les racines en fonction de la concentration de ses ions dans la solution du sol ; et (ii) un rétrocontrôle exercé par les parties aériennes de la plante sur le flux d'azote absorbé (Touraine et al. 1994). Les transporteurs membranaires à haute ou à faible affinité pour leur substrat respectif ( $NO_3^-$  ou  $NH_4^+$ ) permettent à la plante d'ajuster sa capacité d'absorption à une

gamme étendue de disponibilité d'azote minéral dans le milieu (Glass et al. 2002) déterminant ainsi une réponse de la vitesse d'absorption à la concentration en azote du milieu. En retour, la vitesse de croissance de la plante agit sur cette capacité d'absorption par deux types de signaux : (i) un signal positif, lié à l'activité photosynthétique et au flux de sucres transportés par le phloème aux racines (Gastal et Saugier, 1989, Forde, 2002) ; et (ii) un signal répressif lié au flux d'azote réduit transporté par le phloème vers les racines (Lejay et al. 1999). Ainsi on comprend que la croissance de la plante puisse jouer un rôle régulateur sur le prélèvement d'azote : (i) toute expansion de la surface foliaire entraînant une plus grande captation de la lumière contribue à augmenter la photosynthèse et donc à stimuler l'absorption de N en accroissant le flux de sucre vers les racines, et (ii) toute expansion de la surface foliaire contribue à incorporer l'azote réduit dans des nouveaux tissus et donc à limiter d'autant le flux d'azote réduit vers les racines qui agit comme un signal de satiété en azote. Il y a donc un ajustement constant entre un signal stimulant et un signal réprimant l'absorption d'azote, dont l'équilibre est déterminé par la vitesse de croissance de la plante. Des mécanismes similaires de rétro-contrôle de la fixation symbiotique d'azote par les nodosités chez la plante entière de légumineuses ont été également mis en évidence (Oti-Boatang et al. 1994). Un tel ajustement de nature cybernétique permet de maintenir un équilibre entre la demande et le prélèvement d'azote tant que la disponibilité en azote du sol n'est pas limitante. Il y a donc co-régulation de l'absorption d'azote de la plante par la disponibilité en N minéral du sol et la croissance potentielle de la plante comme l'ont montré Devienne-Baret et al. (2000). Ainsi comme le montre la figure 2, conformément à l'équation (2), il existe, pour chaque niveau de disponibilité en N du milieu, une relation entre la dynamique de prélèvement de N et la dynamique d'accumulation de biomasse depuis une situation minimale correspondant à la fourniture de N par le sol, jusqu'à un niveau "critique" au-delà duquel il peut y avoir accumulation d'azote sans croissance en biomasse supplémentaire, ce qui correspond alors à une consommation de luxe. Ces courbes sont parcourues à des vitesses variables engendrant ainsi des courbes de réponses de la culture à la disponibilité en azote en termes à la fois de prélèvement d'azote et de biomasse.

Les courbes de la Figure 2 représentent des trajectoires pour des situations théoriques pendant lesquelles le niveau de disponibilité en azote est maintenu constant. Dans les situations réelles, ces niveaux de disponibilité en azote peuvent fluctuer au cours du temps en fonction de l'épuisement de l'azote minéral du sol, ou de son enrichissement par des pics d'activité de minéralisation ou des apports d'engrais en cours de végétation. Ce graphique illustre que toute portion de trajectoire s'effectuant en dessous de la courbe "critique" se traduit par un ralentissement de la progression sur l'axe des abscisses, c'est-à-dire par un ralentissement de croissance. Si la vitesse de croissance potentielle de la culture est accélérée à disponibilité constante d'azote, le prélèvement d'azote par la culture est accéléré, mais d'une manière plus ou moins amortie selon la disponibilité en azote du milieu. Ainsi, sur le graphique de la Figure 2, lorsque l'on passe d'une situation de faible disponibilité d'azote (point As) à une situation de disponibilité "critique" (point Ac) on obtient une réponse en terme de rendement ( $\Delta Wc-s$ ) à laquelle est associée une réponse en terme de prélèvement de N ( $\Delta Nc-s$ ). Cette quantité supplémentaire de N prélevé, peut être considérée comme la somme de  $\Delta N1$ , la quantité d'azote manquante à la culture pour se trouver en condition non limitante d'azote, et de  $\Delta N2$ , la quantité d'azote prélevée liée au supplément de croissance  $\Delta Wc-s$ . Ainsi un prélèvement d'azote supplémentaire se traduit bien par une réponse de la plante en termes de vitesse de croissance laquelle à son tour engendre une accélération du prélèvement d'azote.

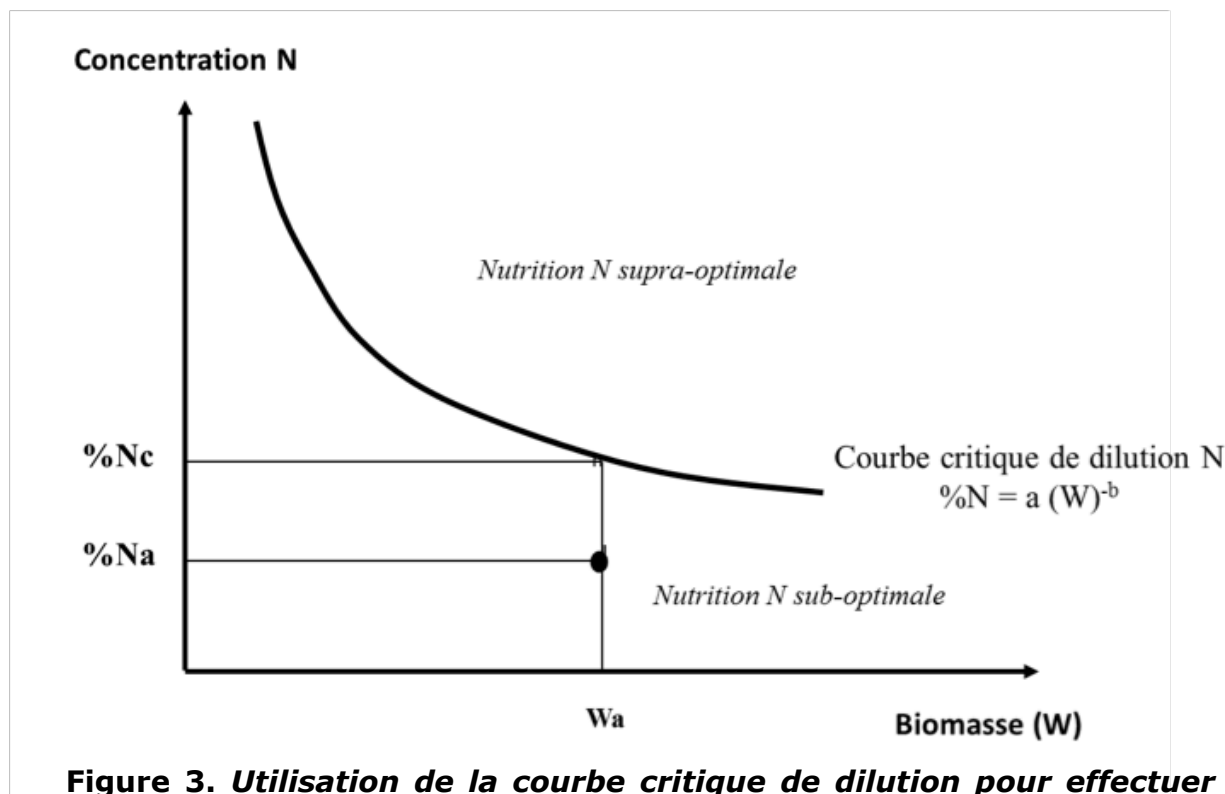




**Figure 2. Trajectoires d'accumulation de biomasse ( $W$ ) et de prélèvement d'azote ( $N$ ) au cours de la croissance d'une culture** (traits pleins avec une flèche) pour différents niveaux d'apport d'azote : (s) fourniture d'azote par le sol et absence d'apport de fertilisation  $N$  ; (f) niveau réduit d'apport de fertilisation ; (c) niveau optimum de fertilisation correspondant à un état "critique" de nutrition azotée ; et (m) correspondant à une fourniture de  $N$  en excès. Les lignes pointillées,  $A_s$ - $A_f$ - $A_c$ - $A_m$  et  $B_s$ - $B_f$ - $B_c$ - $B_m$  représentent des courbes de réponse conjointes de  $W$  and  $N$  aux apports croissants d'azote soit pour des instants différents pour une même culture, soit pour deux cultures au même instant ayant des biomasses différentes. L'amplitude de la réponse entre le niveau (s), aucun apport, et le niveau (c), apport optimal, est mesuré par les deux quantités  $\Delta N_{c-s}$  et  $\Delta W_{c-s}$ .

### Diagnostic d'état de nutrition azotée des cultures

Les équations (1) et (2) montrent que ni la teneur en azote des plantes, ni la quantité d'azote prélevé par une culture  $N$  ne peuvent être en elles-mêmes des indicateurs non-équivoques de l'état de nutrition azotée d'une culture à un moment donné car leur valeur "critique" varie avec la biomasse de la culture à ce même instant. Il importe donc d'avoir une estimation de la biomasse de la culture associée à la mesure de la teneur en azote des plantes. Ainsi comme illustré sur la Figure 3, si l'on mesure simultanément la concentration en azote des plantes  $\%Na$  et la biomasse de la culture  $W_a$  dans une situation donnée, il est possible en utilisant la courbe "critique" de dilution de l'azote de l'espèce considérée (équation (1)), de calculer la teneur en azote critique correspondant à la valeur  $W_a$  ( $\%N_c$ ). Le rapport  $\%Na/\%N_c$  est alors considéré comme un indice d'état de nutrition azotée de la culture (INN) au moment de la détermination de  $\%Na$  et  $W_a$  (Lemaire et Gastal, 1997 ; Lemaire et al. 2008). Une valeur égale ou très proche de 1 indique un état non limitant de nutrition azotée ; une valeur supérieure à 1 indique une concentration excédentaire d'azote ; et une valeur inférieure indique un déficit de nutrition azoté d'autant plus fort que la valeur est faible.



**Figure 3. Utilisation de la courbe critique de dilution pour effectuer un diagnostic d'état de nutrition azotée d'une culture.** L'indice de nutrition azotée (INN) d'une culture à une date donnée est égal au rapport entre la teneur en azote des plantes à cette date  $\%Na$  et la teneur en azote critique  $\%Nc$  correspondant à la biomasse de la culture ( $Wa$ ) mesurée à cette même date.

Il devient alors possible de contrôler l'état de nutrition azotée d'une culture à différentes périodes au cours de son cycle de culture afin d'estimer l'ampleur et la temporalité des déficits de nutrition N subis par la culture et de les relier à des déficits de croissance et de rendement par rapport à une culture dans les mêmes conditions ayant été maintenue constamment à un niveau critique. Ainsi le renversement de paradigme évoqué plus haut devient possible : d'une courbe de réponse du rendement à des apports croissants d'azote pour lesquelles la situation de référence (témoin 0 apport) étant constamment changeante ou peut passer à une analyse quantifiée de la diminution du rendement en fonction d'une intensité et d'une temporalité d'un déficit de nutrition azotée pour laquelle on possède une référence stable et parfaitement connue, la culture en situation non limitante en nutrition azotée (N critique). Justes et al. (1994), Plénet et Lemaire (2000) et Plénet et Cruz, (1997) ont utilisé cette approche pour analyser l'effet d'un déficit en azote sur le rendement du blé d'hiver et du maïs. Jeufroy et Bouchard (1999) ont étudié par cette approche l'effet de l'intensité et de la temporalité de carences azotées temporaires sur le rendement du blé et les composantes du rendement, le nombre de grains et le poids des grains. Lemaire et Meynard (1997) et Sadras et Lemaire (2014) ont montré l'importance de la détermination systématique de INN pour une interprétation non ambiguë des résultats d'expérimentations agronomiques et de comparaison de cultivars.

Il est cependant nécessaire de signaler les limites d'utilisation d'une telle approche. La théorie développée ci-dessus est basée sur une modélisation de la plante en deux compartiments pendant sa croissance végétative, c'est-à-dire avant la floraison et la mise en place des organes de stockage (grain, fruits, tubercules, etc...). En effet, la prise en compte de ces derniers nécessiterait l'adjonction d'un troisième compartiment dit de « stockage », ce qui non seulement compliquerait le modèle, mais surtout impliquerait de prendre en compte des

transferts et recyclages. Selon la nature des composés organiques stockés dans ces organes, sucres, amidon, protéines, etc..., la dynamique de dilution de N dans la plante entière s'en trouverait soit accélérée, soit ralentie selon les espèces. En absence d'études spécifiques sur ces phases tardives du cycle des espèces cultivées, il est raisonnable de limiter l'utilisation des courbes de dilution critiques et le calcul des INN à la période de croissance végétative de la culture, jusqu'à la floraison incluse.

## Gestion de la fertilisation azotée des cultures

La possibilité d'estimer l'état de nutrition azotée d'une culture à tout moment de son cycle de croissance grâce à la détermination de son INN, permet donc potentiellement de repérer la manifestation de périodes de déficience en N et ainsi de piloter les apports de fertilisants au plus près de la demande des cultures. Au lieu d'une gestion *a priori* de la fertilisation azotée soumise aux aléas des pronostics on peut donc envisager une gestion en ligne basée sur un diagnostic de la situation réelle de la culture beaucoup plus précise. Une telle approche nécessite donc que des diagnostics d'états de nutrition azotée des cultures soient établis assez régulièrement, et que des algorithmes de décision d'apports d'azote permettent, au vu de ces diagnostics de déclencher des apports et d'en déterminer le niveau en fonction des objectifs de rendement et de qualité des produits de l'agriculteur.

Pour rendre une telle approche opérationnelle dans les conditions réelles de la production agricole, la mise en œuvre de la mesure de l'INN est trop complexe et coûteuse en temps. En effet, pour chaque détermination il faut évaluer la biomasse de la culture avec suffisamment de précision et la teneur en azote de la plante entière, ce qui nécessite une prise d'échantillon et une analyse de laboratoire. Tout ceci est bien entendu hors de portée de l'agriculteur, et cette approche, bien que très puissante, reste confinée au niveau de la recherche comme outil d'analyse des données expérimentales (Lemaire et al. 2008 ; Jeuffroy et Bouchard, 1999 ; Sadras et Lemaire, 2014).

Il convient donc de développer des outils de diagnostic plus opérationnels, sur la base d'indicateurs bien corrélés à l'INN. Un certain nombre d'outils permettent d'estimer la teneur en azote des plantes par télédétection rapprochées et ont été proposés pour effectuer des diagnostics rapides de l'état de nutrition azotée des cultures (©Hydro-N-Tester de Yara, uSPAD de Minolta). Mais ces outils ne mesurent pas la biomasse de la culture, ce qui est nécessaire à l'interprétation des teneurs en azote estimées. De plus les corrélations entre les estimations de la teneur en azote des feuilles et leur teneur réellement mesurée par l'analyse sont très fluctuantes, car basées sur la relation assez variable entre le contenu en chlorophylle de la feuille et son contenu total en azote (Matsunaka et al. 1997). Des outils plus récents basés sur des mesures spectrales plus complexes par télédétection doivent permettre une estimation conjointe et plus fiable du contenu en azote de la culture et de sa biomasse (Houlès et al. 2007). Il reste à vérifier que ces données permettent d'estimer un INN de manière fiable par rapport à l'INN mesuré directement. Un tel outil permettrait alors une estimation fréquente et spatialement intense de l'état de nutrition azotée des cultures ouvrant ainsi la porte vers un pilotage temporel et spatial de la fertilisation azotée dans le cadre de l'agriculture de précision.

## L'efficacité d'utilisation de l'azote par les cultures

L'efficacité d'utilisation de l'azote d'une culture (NUE pour Nitrogen Use Efficiency) est la capacité d'une culture à produire un supplément de rendement ( $\Delta Y$ ) en réponse à un supplément de fertilisation azotée ( $\Delta N_f$ ) tel que représenté dans la Figure 1. Soit :

$$NUE = \Delta Y / \Delta N_f \quad (8)$$

Etant donné la nature asymptotique des courbes de réponse du rendement des cultures aux apports d'azote (lois des rendements décroissants), NUE a tendance à décroître avec le niveau des apports, mais aussi avec le niveau de fourniture d'azote par le sol ( $N_s$ ) comme cela est illustré sur la Figure 1. Pour cette raison, Moll et al. (1982) proposent de distinguer deux composantes de NUE : (i) l'efficacité de prélèvement d'azote (NRE pour Nitrogen Recovery Efficiency) qui mesure la capacité de la culture de répondre à une augmentation d'apport ( $\Delta N_f$ ) par une augmentation de prélèvement d'azote ( $\Delta N_{upt}$ ) ; et (ii) l'efficacité de conversion de l'azote en biomasse (NCE pour Nitrogen Conversion Efficiency) qui mesure la capacité de la culture à augmenter sa production de biomasse ( $\Delta W$ ) en réponse à cette augmentation d'azote prélevé. Enfin pour exprimer la réponse de la culture en terme de rendement, il convient de prendre en compte la capacité de la culture à transformer son accroissement en biomasse en accroissement de rendement ( $\Delta Y$ ), ce qui correspond à l'Indice de Récolte (IR). Ainsi :

$$NUE = \frac{\Delta N_{upt}}{\Delta N_f} * \frac{\Delta W}{\Delta N_{upt}} * \frac{\Delta Y}{\Delta W} \quad (9)$$

$$NUE = NRE \times NCE \times IR \quad (10)$$

Ainsi l'efficacité d'utilisation de l'azote par une culture peut s'analyser par la capacité d'une culture à capturer l'azote du milieu, sa capacité à utiliser cet azote pour accroître sa croissance en biomasse et enfin sa capacité à allouer ses ressources C et N pour ses grains.

### L'efficacité de prélèvement d'azote des cultures

Des différences de prélèvement d'azote ont été obtenues entre cultivars de la même espèce comparés à même niveau de fertilisation azotée pour le riz (Borell et al. 1998), le blé (Le Gouis et al. 2000) ou le maïs (Betin et Gallais, 2001). Il a été également montré que les cultivars "modernes" ont en général un prélèvement d'azote supérieur aux cultivars "anciens" (Brancourt-Humel et al. 2003). Dans tous les cas ces différences de prélèvement sont associées à des différences de biomasse produite, les cultivars ayant une croissance plus rapide accumulant plus rapidement l'azote, et donc des quantités finales plus importantes. Ceci est en parfaite adéquation avec la co-régulation de l'absorption de N par la vitesse de croissance de la plante et la disponibilité de l'azote dans le sol illustrée dans la figure 2 : toute augmentation de croissance est accompagnée par une augmentation du prélèvement d'azote, et ceci également en situation de faible disponibilité en azote même si elle est plus limitée qu'en situation non-limitante. En conclusion la sélection pour des variétés plus vigoureuses en termes d'accumulation de biomasse se traduira automatiquement par une amélioration de leur efficacité de prélèvement d'azote (Sadras et Lemaire, 2014). Reste à savoir s'il est possible d'augmenter l'efficacité de prélèvement d'azote des espèces à même niveau de croissance. Certains travaux montrent que des modifications d'architecture racinaire par voie d'amélioration génétique seraient susceptibles d'améliorer la capacité de prélèvement de

l'azote du blé (Laperche et al. 2006) et du maïs (Camus-Kulandaivelu et al. 2006). Des études génétiques montrent que la variation de l'efficacité de prélèvement est la composante la plus importante de la variation de l'efficacité d'utilisation de l'azote chez le riz (Singh et al. 1998) et le blé (Le Gouis et al. 2000). Les sources génétiques de variation de NRE sont multiples :

- Un système racinaire plus dense permettant une meilleure capture des ions  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  dans le sol ;
- Un système de transport membranaire plus efficace pour une absorption plus rapide de ces ions pour une meilleure compétition vis-à-vis de leur utilisation par les microbes du sol et pour éviter les pertes vers l'atmosphère et l'hydrosphère ;
- Une fourniture accrue de substrats carbonés aux microbes du sol par les exsudats racinaires afin de stimuler l'activité rhizosphérique (Patterson, 2003).

Tous ces mécanismes peuvent contribuer simultanément ou isolément à une meilleure efficacité de prélèvement d'azote par les cultures, ce qui se traduirait alors par une réduction des doses d'engrais à apporter pour atteindre un objectif de rendement donné et par conséquent une réduction des risques environnementaux liés à ces apports. Il s'agit donc là d'un objectif de sélection tout à fait essentiel, mais encore faut-il analyser les déterminants génétiques à la lumière des concepts ci-dessus afin de bien distinguer les progrès sur l'efficacité de prélèvement d'azote directement liés à une amélioration de la capacité intrinsèque de prélèvement d'azote des génotypes (c'est-à-dire à niveau de croissance similaire), des progrès indirectement liés à une simple amélioration de leur capacité de croissance (Sadras et Lemaire, 2014).

Afin de comparer et classer rapidement les génotypes d'une même espèce quant à leur capacité de prélèvement d'azote dans un milieu à faible disponibilité, on peut alors mesurer le niveau d'INN qu'ils sont capables d'atteindre dans ces mêmes conditions limitantes. L'INN ainsi mesuré représenterait la capacité plus ou moins grande des génotypes à satisfaire leur propre demande en azote dans un sol à faible disponibilité. Sadras et Lawson (2013) ont ainsi montré en Australie que les INN des variétés de blé ainsi déterminés dans une même expérimentation augmentaient linéairement avec l'année d'inscription de ces variétés, traduisant ainsi l'amélioration indirecte et non intentionnelle de NRE du fait d'une amélioration des capacités de croissance des variétés. Une approche similaire pour le maïs a été réalisée par Ciampitti et Vyn. (2012).

### ***L'efficacité de conversion de l'azote***

L'équation (2) qui relie la dynamique de la demande en N avec la dynamique de croissance en biomasse de la culture montre qu'au fur et à mesure de l'augmentation de la biomasse de la culture, la demande en N par unité de biomasse produite diminue. Ceci revient à dire que la quantité de biomasse produite par unité d'azote prélevé par la plante, qui est par définition l'efficacité de conversion de l'azote, augmente avec la biomasse. Il existe donc une relation fondamentale qui implique que les cultures atteignant les plus fortes biomasses ont des efficacités de conversion de l'azote en biomasse plus élevées que des cultures à biomasse plus faibles. Donc, là encore, si l'on veut comparer des génotypes quant à leur efficacité de conversion de l'azote, il est indispensable de le faire à même biomasse comme indiqué par Sadras et Lemaire (2014). Etant donné la faible variation du coefficient  $10a$  de l'équation (2) entre espèces d'un même groupe métabolique, les variations de NCE entre génotypes d'une même espèce à biomasse équivalente doivent être relativement réduites. Ainsi l'objectif d'une

amélioration génétique de NCE apparaît beaucoup plus limité et moins pertinent que l'objectif d'amélioration de NRE. Il faut remarquer en outre que le rapport  $\Delta W/\Delta N$  diminue lorsque l'apport d'azote est réalisé sur une culture dont l'état de nutrition N est déjà élevé jusqu'à s'annuler lorsque l'INN de la culture est égal à 1. Dans les séries d'expérimentation visant à établir le NCE de différents génotypes, il convient donc de bien préciser l'INN obtenu dans les différents traitements de manière à pouvoir comparer les résultats entre eux. Il est ainsi important de noter la compensation qui peut exister entre NRE et NCE. En effet dans un milieu donné, les cultivars ayant une NRE élevée vont avoir des états de nutrition azotée et donc des INN plus élevés que les cultivars ayant des NRE plus faibles, ce qui va induire de facto des NCE plus faibles. Pour éviter cette difficulté d'interprétation des différences observées entre génotypes, il convient donc de systématiser les mesures d'INN comme co-variable dans les expérimentations agronomiques comme préconisé par Sadras et Lemaire (2014).

### ***Indice de récolte et qualité des grains***

Comme indiqué par l'équation (10), l'indice de récolte (IR), qui mesure le rapport de la biomasse allouée aux organes récoltés avec la biomasse totale de la culture, est une composante importante de l'efficacité de l'azote pour le rendement. L'augmentation de IR pour les différentes espèces cultivées est un objectif important d'amélioration génétique, il convient donc d'analyser comment ce paramètre peut être affecté par le niveau de nutrition azotée de la culture et s'il existe des différences génétiques sur cet effet (Sinclair, 1998). En règle générale, pour les céréales telles que blé ou maïs, une limitation de la nutrition azotée pendant la période végétative se traduisant par un INN inférieur à 1 à la floraison conduit à une diminution de la biomasse à la récolte et une réduction encore plus forte du nombre de grains formés, entraînant en général une diminution de l'indice de récolte (Jeuffroy et al. 2003, Juste et al. 1997, Plénet et Cruz, 1997). Cependant comme l'ont montré Jeuffroy et Bouchard (1999) sur le blé, ces effets sur l'indice de récolte dépendent du moment où survient un déficit de nutrition azotée : un déficit précoce suivi d'une récupération d'un état de nutrition azotée optimale avant la floraison pourra n'avoir que peu d'incidences sur l'indice de récolte alors qu'un déficit tardif intervenant juste au moment de la floraison aura une incidence importante. En plus de l'indice de récolte il est important de prendre en compte l'allocation de l'azote aux grains durant leur croissance de manière à analyser l'incidence de la nutrition azotée sur la qualité des récoltes, appréciée à travers la teneur en protéines des grains. La quantité d'azote allouée aux grains a deux origines : (i) la quantité d'azote déjà absorbé par la plante à la floraison et stocké principalement dans les feuilles dont une partie (environ 70 à 80%) peut être transférée aux grains ; et (ii) la quantité d'azote absorbé par la plante après la floraison. Pour une espèce comme le blé possédant un métabolisme en C3 et donc des teneurs en N élevées dans les feuilles, et pouvant développer un indice foliaire très important ( $LAI > 6$ ) à la floraison, la quantité d'azote recyclable vers les grains est importante et peut représenter jusqu'à 80% de la demande en azote des grains. Dans ces conditions, l'absorption d'azote post-floraison chez le blé représente une part relativement réduite de la demande en azote des grains et intervient peu dans la production de grains. Par contre une réduction trop sévère de cette absorption post-floraison peut avoir un impact important sur la teneur en protéines des grains. Par contre, pour une espèce comme le maïs, possédant un métabolisme C4 et donc ayant des teneurs plus faibles en azote dans les feuilles, et développant un indice foliaire limité à 4-6, la part de l'absorption post floraison pour satisfaire la demande en azote pour la croissance des grains est plus importante (40 à 60%), entraînant bien souvent des limitations de rendement du fait de déficits

en azote tardifs qu'il est difficile de corriger par des apports tardifs de fertilisation. En règle générale il y a une relation inverse entre le rendement en grains et la teneur en protéines des récoltes (Sadras, 2006). Charmet et al. (2005) ont montré en outre que les faibles teneurs en protéines des grains de blé étaient dues à des arrêts précoces du flux d'azote vers les grains sans doute liés à des carences en azote tardives de la plante. Des apports tardifs de fertilisation azotée pourraient alors éviter ces baisses de qualité, mais au prix de risques importants de reliquats post-récolte et donc d'impacts environnementaux en absence de diagnostic précis de l'état de nutrition azotée de la culture dans ces stades tardifs.

## Conclusions

La première conclusion de cette analyse est que l'étude de la réponse des plantes et des cultures à des déficits de nutrition azotée nécessite une vision intégrée des mécanismes d'autorégulation réciproques entre la croissance des plantes et le prélèvement d'azote par les cultures. Le métabolisme de l'azote dans les plantes est contrôlé par une série de processus physiologiques élémentaires tels que le transport transmembranaire des ions nitrate et ammonium dans les cellules racinaires, la réduction du nitrate et l'assimilation de l'ammonium, et enfin la synthèse des protéines et leur utilisation pour la croissance de nouveaux tissus et organes. Chacun de ces processus élémentaires est régulé à l'échelle moléculaire avec une certaine variabilité génétique. Cependant, lorsqu'ils sont intégrés à l'échelle de la plante entière et du couvert végétal, du fait des différentes rétroactions existant entre ces différents processus la régulation globale du prélèvement d'azote et de son efficacité, ces processus se résument à un petit nombre de relations stables et peu variables génétiquement. Ainsi l'importante variabilité génétique qui peut être observée dans le contrôle des processus élémentaires semble en grande partie s'effacer ou se dissoudre à l'échelle d'intégration de la plante et de la culture. Ainsi toute tentative d'amélioration des performances d'une culture par la simple manipulation génétique de processus élémentaires qui ignorerait l'existence de propriétés émergentes a très peu de chance d'être effective. Ceci ne veut pas dire que les outils de la génomique ne peuvent pas être efficaces, mais cela implique pour qu'ils puissent l'être qu'ils soient intégrés dans une approche globale de régulation de la plante entière et du couvert végétal.

La seconde conclusion est que l'objectif d'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote des cultures passe en priorité par l'objectif d'améliorer leur capacité à extraire l'azote du sol. Cette capacité est liée implicitement à la capacité de croissance de la culture, ce qui a conduit à une amélioration non-intentionnelle de l'efficacité de prélèvement d'azote du fait de l'amélioration de leur potentiel d'accumulation de biomasse par l'amélioration génétique. Des résultats montrent que l'on pourrait aller plus loin, c'est-à-dire améliorer l'efficacité de prélèvement à niveau identique de biomasse. Dans ce cas on pourrait produire la même récolte en utilisant des quantités moindres d'engrais azotés entraînant ainsi une baisse des risques de pollution. Pour cela il faut mettre en place des dispositifs expérimentaux efficaces avec des estimations systématiques des états de nutrition azotée des cultures pour une évaluation sans biais des génotypes, sinon, le progrès génétique pertinent sera noyé dans des effets triviaux desquels il sera difficile de les distinguer.

La troisième conclusion a trait au changement de paradigme qui doit s'opérer par l'Agronomie avec l'avènement du contrôle possible de l'état de nutrition azotée des cultures qui permet d'envisager un pilotage de la fertilisation azotée des cultures au même titre que les mesures

directes de teneurs en eau du sol, ou d'état hydrique des plantes en temps réel permettent aujourd'hui de piloter les irrigations. Cette approche nouvelle, alliée au progrès génétique possible sur l'efficacité de prélèvement d'azote des cultures, doit contribuer à réduire très sensiblement l'utilisation d'engrais azotés et donc les nuisances environnementales qui lui sont associées. Alternativement, ces connaissances sur la dynamique de l'azote et le rendement des cultures peuvent être couplées avec des modèles de prévision de la dynamique de l'azote dans le sol et des modèles de croissance des cultures tels que STICS (Brisson et al. 1998), AzoFert® (Machet et al. 2007) ou celui développé par Chen et al. (2011) pour améliorer la prévision des besoins en fertilisation azotée des différentes cultures.

## Références bibliographiques

- Addiscott, T.M., Withmore, A.P., Powlson, D.S., 1991. Farming, fertilizers and nitrate problem. CAB International, Wallingford, UK, 170 pp.
- Anten NPR, Schieving F, Werger MJA. 1995. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101, 504 - 513.
- Bertin, P., Gallais, A., 2001. Physiological and genetic basis of nitrogen use efficiency in maize. 2. QTL detection and coincidences. *Maydica* 46, 53-68.
- Borell, A., Hammer G.L., 2000. Nitrogen dynamics and the physiological basis of stay-green in sorghum. *Crop Sci.* 40, 1295-1307.
- Brancourt-Humel, M., Doussinault, G., Lecomte, C., Brérard, P., Le Buanec, B., Trottet, M., 2003. Genetic improvement in agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci.* 43, 37-45.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.M., Meynard, J.M., Delecolle, R., 1998. STICS : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311-346.
- Camus-Kulandaivelu, L., Veyreiras, J.B., Madur, D., Combes, V., Fourman, M., Barraud, S., Dubreuil, P., Gouesnard, B., Manicacci, D., Charcosset, A., 2006. Maize adaptation to temperate climate: relationship between population structure and polymorphism in the Dwarf 8 gene. *Genetics* 172, 2449-2463.
- Cassman, K.G., 2007. Climate change, biofuels, and global food security. *Environment Research Letters* 2, 11-12.
- Charmet, G., Robert, N., Branlard, G., Linossier, L., Martre, P., Triboui, E., 2005. Genetic analysis of dry matter and nitrogen accumulation and protein composition in wheat kernels. *Theoretical and Applied Genetics* 111, 540-550.
- Chen X-P. Cui Z-L., Vitousek, P.M., Cassman, K.G., Matson, P.A., Bai, J-S., Meng, Q.F., Hou, P., Yue, S-C., Römheld, V., Zhang, F-S., 2011. Integrated soil-crop system management for food security. *PNAS* 108, 6399-6404.
- Ciampitti, I., A., Vyn, T.J, 2012. Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen use efficiency: a review. *Field Crop Res.* 43, 48-67.



- Devienne-Barret, F., Justes, E., Machet, J.M., Mary, B., 2000. Integrated control of nitrate uptake by crop growth rate and soil nitrate availability under field conditions. *Annals of Botany* 86, 995-1005
- Eikhout, B., Bouwman, A.F., Zeijts, V.H., 2006. The role of nitrogen in world food production and food sustainability. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 116, 4-14.
- Evans, J.R., 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 72, 297-302.
- Forde, B.G., 2002. The role of long distance signalling in plant responses to nitrate and other nutrients. *J. Exp. Bot.* 53, 39-43.
- Gastal, F., Saugier, B., 1989. Relationships between nitrogen uptake and carbon assimilation in whole plant of tall fescue. *Plant Cell Environ.* 12, 407-418.
- Gastal, F., Nelson, C.J., 1994. Nitrogen use within growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology* 105, 191-197.
- Gastal, F., Lemaire, G., 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* 53, 789-799.
- Glass, A.D.M., Britto, D.T, Kaiser, B.N., Kinghorn, J.R., Kronzucker, H.J., Kumar, A., Okamoto, M., Rawat, S., Siddiqi, M.Y., Unkles, S.E., Vidmar, J., 2002. The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants. *J. Exp. Bot.* 53, 855-864.
- Greenwood, D.J., Lemaire, G., Gosse, G., Cruz, P., Draycott, A., Neeteson, J.J., 1990. Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Annals of Botany* 66, 425-436.
- Jeuffroy, M.H., Bouchard, C., 1999. Intensity and duration of nitrogen deficiency on wheat grain number. *Crop Sci.* 39, 1385-1393.
- Justes, E., Jeuffroy, M.H., Mary, B., 1997. The nitrogen requirement for major agricultural crops: wheat, barley and durum wheat. In: Lemaire G. (ed) *Diagnosis on the nitrogen status in crops*. Heidelberg, Springer-Verlag, 73-91.
- Justes, E., Mary, B., Meynard, J.M., Machet, J.M., Thellier-Huché, L., 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Ann. Bot.* 74, 397-407.
- Hardwick, R.C., 1987. The nitrogen content of plants and the self-thinning rule in plant ecology: a test of the core-skin hypothesis. *Annals of Botany* 60, 439-446.
- Hirel, B., Le Gouis, J., Ney, B., Gallais, A., 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role of genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J. Exp. Bot.* 58, 2369-2387.
- Houlès, V., Guérif, M., Mary, B., 2007. Elaboration of a nutrition indicator for winter wheat blades on leaf area index and chlorophyll meter content for making nitrogen recommendations. *Europ. J. Agron.* 27, 1-11.
- Laperche, A., Brancourt-Humel, M., Heumez, E., Gardet, O., Le Gouis, J., 2006. Estimation of genetic parameters of a DH wheat population grown at different N stress levels characterized by probe genotypes. *Theor. Appl. Gen.* 112, 787-807.
- Lawlor, D.W., 1995. Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany* 46, 1449-1461.
- Le Gouis, J., Béghin, D., Heumez, E., Pluchard, P., 2000. Genetic differences for nitrogen uptake and nitrogen utilization efficiencies in winter wheat. *Eur. J. Agron.* 12, 163-173.

- Lejay, L., Tillard, P., Lepetit, M., Olive, F.D., Filleur, S., Daniel-Vedele, F., Gojon, A., 1999. Molecular and functional regulation of two nitrate uptake systems by N- and C-status of Arabidopsis plants. *Plant Journal* 18, 509-519.
- Lemaire, G., Gastal, F., 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: *Lemaire G. (ed.), diagnosis on the nitrogen status in crops*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 3-43.
- Lemaire, G. et Meynard, JM. 1997. Use of the nitrogen nutrition index for the analysis of agronomical data. In: *Lemaire G. (ed.), diagnosis on the nitrogen status in crops*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 3-43.
- Lemaire G, Onillon B, Gosse G, Chartier M, Allirand JM. 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. *Annals of Botany* 68(6), 483-488.
- Lemaire, G., Avice, J.C., Kim, T.H., Ourry, A., 2005. Development changes in shoot N dynamics of lucerne in relation to leaf growth dynamics as a function of plant density and hierarchical position within the canopy. *Journal Experimental Botany* 56, 935-943.
- Lemaire, G., van Oosterom, E., Sheehy, J., Jeuffroy, M.H., Massignan, A., Rossato, L., 2007. Is crop demand closely related to dry matter accumulation of leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research* 100, 91-106.
- Lemaire, G., Jeuffroy, M.H., Gastal, F., 2008. Diagnostics tool for plant and crop N status in vegetative stage. Theory and practices for crop N management. *European Journal of Agronomy* 28, 614-624.
- Lemaire, G., 2015. Crop response to N deficiency. In: *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*, Springer Science+Business Media New York DOI 10.1007/978-1-4939-2493-6\_385-3.
- Machet J.M., Dubrulle P., Damay N., Duval R., Recous S., Mary B. (2007). Azofert® a new decision support tool for fertiliser N advice based on a dynamic version of the predictive balance sheet method. 16th International Symposium of the International Scientific Centre of Fertilizers, Gand (BEL), 16-19 septembre 2007
- Matsunaka, T., Watanabe, Y., Miyawaki, T., Ichikawa, N., 1997. Prediction of grain protein content in winter wheat through leaf color measurements using a chlorophyll meter. *Soil Sci. Plant Nutr.* 43, 127-134.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J., Jackson, W.A., 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron. J.* 74, 562-564.
- Oti-Boateng, C., Wallace, W., Sisbury, J.H., 1994. The effect of the accumulation of carbohydrate and organic nitrogen on N<sub>2</sub> fixation of faba bean cv. Fiord. *Ann. Bot.* 73, 143-149.
- Paterson, E., 2003. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *Eur. J. Soil Sci.* 54, 741-750.
- Plénet, D., Cruz, P., 1997. The nitrogen requirement of major agricultural crops: maize and sorghum. In: Lemaire, G. (Ed.), *Diagnosis on the Nitrogen Status in Crops*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 93-106.
- Plénet, D., Lemaire, G., 2000. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. *Plant Soil* 216, 65-82.
- Sage, R.F., 1987. The nitrogen use efficiency of C3 and C4 plants. I- Leaf nitrogen, growth, and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology* 84, 954-958.

- Sadras, V.O., 2006. The N:P stoichiometry of cereal, grain legume and oilseed crops. *Field Crops Res.* 95, 13-29.
- Sadras, V.O., Lawson, C., 2013. Nitrogen and water use efficiency of Australian wheat variety released between 1958 and 2007. *Eur. J. Agr.* 46, 34-41.
- Sadras, V.O. and Lemaire, G., 2014. Quantifying crop nitrogen status for comparison of agronomic practices and genotypes. *Field Crop Research*, 164, 54-64.
- Sinclair, T.R., 1998. Historical changes in harvest index crop N accumulation. *Crop Sci.* 38, 638-643.
- Schneider A., Huyghe C., 2015. *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables.* Quae Editions.
- Singh, U., Ladha, J.K., Castillo, I.E., Punzalan, G., Tirol-Padre, A., Duqueza, M., 1998. Genotypic variation in nitrogen use efficiency. I. Medium- and long-duration rice. *Field Crop Res.* 58, 35-53.
- Tourraine, B., Clarkson, D.T., Muller, B., 1994. Regulation of nitrate uptake at the whole plant level. In: Roy J., Garnier E., (eds), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions.* The Hague, SPB Academic Publishing, 11-30.
- Werger, M.J.A., 1991. Leaf nitrogen distribution and whole canopy photosynthetic carbon gain in herbaceous stands. *Vegetatio* 97, 11-20.