



**Les interactions entre la nutrition minérale  
et l'alimentation hydrique des plantes.  
Conséquences pour les efficacités pour l'eau et l'azote dans les cultures.**

**Gilles LEMAIRE**

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

Manuscrit révisé le 28 janvier 2019 - Publié le 30 janvier 2019

**Résumé :** La production agricole à l'échelle mondiale est limitée par le manque d'eau et les déficits de nutrition minérale, en particulier de l'azote, qui restreignent la croissance des plantes dans tous les systèmes où l'irrigation et la fertilisation ne sont pas accessibles aux agriculteurs. Il convient donc de mieux analyser l'effet de ces restrictions d'eau et d'azote et surtout de leurs interactions sur la production des cultures. Jusqu'à maintenant, l'étude des effets de la sécheresse sur le rendement des cultures a été réalisée, d'une manière générale, en isolant le facteur « déficit hydrique » des autres facteurs déterminants, tels que la nutrition azotée, qui contribuent à la croissance des plantes et à l'élaboration du rendement des cultures. Il convient pour cela de bien séparer les deux composantes de la transpiration des plantes et de l'évaporation du sol dans la consommation d'eau par les cultures pour en étudier l'efficacité d'utilisation. Grâce son effet d'accélération de la couverture du sol par les surfaces foliaires, la nutrition azotée intervient sur l'équilibre entre ces deux composantes, augmentant ainsi l'efficacité d'utilisation de l'eau. De plus, la disponibilité de l'azote minéral pour les plantes dans le sol et/ou la capacité de fixation de N<sub>2</sub> pour les légumineuses sont largement restreintes lorsque la sécheresse des couches superficielles du sol devient importante, ce qui ajoute une contrainte indirecte de déficit de nutrition azotée des plantes à la contrainte directe de déficit d'alimentation hydrique, accroissant ainsi l'effet du manque d'eau.

**Mots-clés :** Courbes de Dilution d'Azote ; Efficacité d'Utilisation de l'Eau ; Evaporation du Sol ; Interaction Eau-Azote ; Nutrition Azotée des Cultures ; Transpiration des Plantes.

**Abstract :** At a world scale, agriculture production is very often limited by lack of water and mineral nutrition deficiencies, more precisely in nitrogen, that restrict plant growth capacities and crop yields in all systems in which farmers have no easy access to irrigation and fertilization. So it is essential to study the effects of water deficit and N deficiency and more particularly of their interactions on crop production. Until now the analysis of effect of drought on crop yield has been carried out by isolating the "water deficit" from other factors, such as N nutrition, being involved in crop growth dynamics and yield component elaboration. For that goal, it is necessary to quantify separately the two components of water consumption by crops, the transpiration of plants from the direct evaporation of soil, in order to analyze the water use efficiency of crops. Through its strong effect on leaf area development and then soil cover dynamics, crop N nutrition has a strong effect on the balance between transpiration an evaporation affecting then directly the water use efficiency of crops. Moreover, the soil availability of mineral nitrogen for plant and/or the capacity of N<sub>2</sub> fixation by nodules in legume species are highly reduced when upper layers of soil are dried, which contributes to add

*an indirect constraint of N nutrition limitation to the direct constraint of water deficit, then increasing the effect of drought.*

**Key words :** *Crop nitrogen nutrition; Nitrogen dilution curves; Plant transpiration; Soil Evaporation; Water-Nitrogen interactions; Water use efficiency.*

## 1- Introduction

Le manque d'eau et le déficit de nutrition azotée sont les deux facteurs les plus limitants de la production agricole au niveau mondial (Sinclair & Rufy, 2012). Or l'effet de ces deux facteurs sur les rendements des cultures ont été le plus souvent étudiés séparément alors que des études montrent que les déficits de nutrition en N ont un effet marqué sur l'efficacité d'utilisation de l'eau par les cultures et que, réciproquement, le déficit en alimentation en eau des cultures affecte leur nutrition azotée et par là leur efficacité d'utilisation de N (Sadras et al. 2016 ; Gonzales-Dugo et al. 2010). Les interactions entre alimentation hydrique et nutrition N (et aussi P et K...) des cultures résultent de processus complexes aux niveaux physiologique, agronomique et biogéochimique (Cossani et al. 2010 ; Sadras & Rodriguez, 2010 ; Dijkstra et al. 2012 ; Lü et al. 2012 ; Sadras & Richards, 2014). Cependant, les efforts réalisés en génétique pour améliorer l'efficacité de N des espèces cultivées ont très peu pris en compte l'effet concomitant du déficit hydrique sur la nutrition N des plantes (Cao et al. 2007 ; Huang et al. 2007). Les aspects environnementaux des interactions entre eau et azote sont également importants à l'échelle des systèmes de culture car ces interactions règlent en grande partie les émissions de N dans l'environnement, soit sous forme de nitrate dans les aquifères, soit sous forme de N<sub>2</sub>O dans l'atmosphère (Christianson & Hammel, 2015 ; Norse & Ju, 2015).

La sécheresse édaphique, c'est-à-dire la réduction drastique de la teneur en eau du sol, induit sur la plante non seulement une réduction de sa transpiration, mais aussi de manière concomitante, de son absorption d'azote minérale du fait de la restriction des flux d'eau vers les racines (Cassman & Munns, 1980 ; Durand et al. 2010). Cet effet de la restriction en eau sur la disponibilité et l'accessibilité de l'azote minéral aux racines de la plante s'applique encore avec plus d'acuité pour un élément beaucoup moins mobile comme le phosphore P (Dijkstra et al. 2015). Ainsi, comme l'ont montré les travaux de Colman & Lazemby (1975) et de Garwood & William (1967a,b) sur les prairies, l'assèchement des horizons superficiels du sol en situation de sécheresse, là où sont localisées essentiellement les formes minérales de N et de P, peut conduire à des limitations de croissance des plantes alors que celles-ci sont encore capables d'assurer un flux de transpiration non limitant en ayant accès à l'eau encore disponible dans les horizons profonds. Comme l'ont montré expérimentalement ces auteurs, une injection expérimentale d'azote nitrique et/ou de P minéral dans ces horizons profonds permettait, dans cette situation, de résorber totalement l'effet « sécheresse ». Cependant, dans des situations de sécheresse variées, il reste incertain de savoir dans quelle mesure l'absorption de N a été réduite par (i) un ralentissement de la demande de la plante du fait de la restriction de son alimentation hydrique... ou (ii) d'une diminution de l'accessibilité de N et/ou P du sol aux racines du fait de l'assèchement des horizons supérieurs du sol (Hofer et al. 2017). L'équilibre entre ces deux ef-

fets dépend en effet de multiples facteurs locaux : profil de densité racinaire dans le sol, profil de teneur en eau du sol, et profil de concentration en N et P minéral.

Pour analyser ces situations dans lesquelles l'interaction entre l'alimentation hydrique et la nutrition minérale des plantes interfèrent, ce qui représente la majorité des conditions de la production agricole, il convient donc de se doter d'outils d'analyse permettant d'explicitier chacun des processus en jeu et leur poids respectif dans l'évaluation des efficacités de l'eau et de l'azote des différentes cultures dans les systèmes de production agricoles. L'analyse de ces interactions est particulièrement importante pour identifier les traits phénotypiques permettant aux cultivars de mieux s'adapter à des conditions de culture dans lesquelles la restriction hydrique et/ou de l'alimentation minérale sont totalement imbriquées. Il convient dans cette analyse de s'intéresser non seulement aux espèces végétales qui dépendent exclusivement de la disponibilité de l'azote minérale dans le sol, mais aussi aux espèces de légumineuses dont l'activité fixatrice de  $N_2$  dépend fortement de leur état hydrique (Durand et al. 1987).

## 2- Un cadre d'analyse pour les efficacités pour l'eau et pour l'azote des cultures.

L'efficacité d'utilisation d'une ressource par une culture, azote et eau en l'occurrence, peut être étudiée à différents niveaux d'organisation spatio-temporelle (Wang et al. 2013) depuis l'échelle des échanges stomatiques d'eau et de  $CO_2$  avec l'atmosphère, jusqu'à la plante entière, la culture et même le système de culture. Cette efficacité peut concerner le fonctionnement écophysologique de la plante et dans ce cas c'est la biomasse de la plante ( $W$ ) qui sera prise en compte, ou bien, plus précisément, la performance agronomique de la culture et ce sera alors son rendement ( $Y$ ), c'est-à-dire la biomasse récoltée, qui sera considérée. Nous nous intéresserons ici à l'efficacité en terme biomasse produite ( $W$ ) qui est donc l'accroissement de biomasse ( $dW$ ) par unité d'eau évapotranspirée ( $dET$ ) :  $dW/dET$ , ou par unité d'azote utilisé ( $dW/dN$ ) par une culture ; cette efficacité pouvant être déterminée soit sur une période de temps restreinte, soit intégrée sur l'ensemble du cycle de la culture. Pour pouvoir exprimer l'efficacité pour l'eau et pour l'azote d'une culture en terme de rendement, il conviendra alors d'étudier l'effet complémentaire de ces deux facteurs sur ce qui est communément appelé l'*harvest index*,  $dY/dW$ , c'est-à-dire la capacité de la plante à répercuter l'accroissement de biomasse totale à l'augmentation de la biomasse récoltée.

### ***Les composantes des efficacités pour l'eau et l'azote des cultures***

Les efficacités pour l'eau ou pour l'azote sont le résultat de processus complexes qu'il convient de bien analyser afin d'interpréter de manière univoque les variations observées dans des contextes variés. Le calcul d'une efficacité étant le résultat d'un rapport entre deux grandeurs, une variation d'efficacité peut provenir soit des processus pris en compte dans le numérateur, soit de ceux impliqués dans le dénominateur. L'interprétation des efficacités doit donc toujours s'accompagner d'une analyse de leurs composantes.

$WUE_t$  (pour *Water Use Efficiency*) est défini comme la capacité d'une culture à un instant « t » à accroître sa biomasse (dW) par unité de volume d'eau supplémentaire qu'elle consomme par l'évapotranspiration (ET) :

$$WUE_t = dW/d(ET). \quad (1)$$

Si l'on intègre sur l'ensemble du cycle de culture, on obtient :

$$WUE = W/ET \quad (2)$$

W et ET étant respectivement la biomasse finale de la culture à la récolte, et ET la quantité totale d'eau évapotranspirée par la culture depuis le semis jusqu'à la récolte.

Cependant, la consommation en eau d'une culture ne se réduit pas à la quantité d'eau transpirée par les plantes (T). Il convient donc de prendre en compte également le flux d'évaporation directe de l'eau du sol (E), la somme de ces deux flux (E+T) constituant l'évapotranspiration (ET).

Il est donc nécessaire de considérer deux types d'efficience de l'eau :

(i) L'efficience écophysiological  $WUE_T = W/T$  qui détermine l'efficacité de la plante à utiliser l'eau qu'elle transpire.

(ii) L'efficience agronomique  $WUE_{ET} = W/(E+T)$  qui intègre la totalité de l'eau consommée par une culture.

Ces deux efficacités sont reliées entre elles selon le formalisme proposé par Cooper et al. (1987) :

$$WUE_{ET} = WUE_T / (1 + E/T) \quad (3)$$

Du point de vue de l'analyse de l'effet de l'amélioration des espèces (cultivars) et des modes de conduite des cultures sur l'efficience de l'eau dans les systèmes de production agricole, il convient donc de considérer  $WUE_{ET}$ . Ainsi les pratiques agricoles (choix des espèces et des variétés, dates et densités de semis, fertilisation azotée et irrigation) peuvent jouer aussi bien directement sur  $WUE_{ET}$  à travers leurs effets sur  $WUE_T$  qu'indirectement à travers des modifications du rapport E/T. Ainsi la fertilisation azotée permet d'agir doublement sur l'efficience de l'eau, d'une part du fait d'une amélioration directe de la vitesse de croissance dW/dt de la plante et donc de  $WUE_T$ , et d'autre part par une diminution de E/T du fait d'une accélération du développement foliaire et de l'interception de l'énergie solaire qui en découle (Bélanger et al. 1992) et d'une augmentation du flux transpiratoire T aux dépens du flux d'évaporation du sol E (Cooper et al. 1987 ; Angus & van Hervaarden, 2001).

L'efficience d'utilisation de l'azote d'une culture,  $NUE_t$  (pour *Nitrogen Use Efficiency*) est définie comme la capacité d'une culture à accroître sa biomasse par unité d'azote qu'elle a à sa disposition ( $N_{sup}$ ) :

$$NUE_t = (dW/dN_{sup}) \quad (4)$$

Si l'on intègre sur l'ensemble du cycle de culture, on obtient :

$$NUE = W/N_{sup} \quad (5)$$

W étant la biomasse de la culture à la récolte et  $N_{sup}$  la somme des quantités d'azote mises à la disposition de la culture : fertilisants ( $N_f$ ) et azote minéral du sol ( $N_s$ ).

Si l'on considère que l'azote doit être absorbé par la plante avant d'être métabolisé et contribuer à l'élaboration de sa biomasse, NUE peut être décomposé selon ces deux processus :

$$NUE = (dN_{abs}/dN_{sup}) \cdot (dW/dN_{abs}) = NAE \times NCE \quad (6)$$

Avec  $dN_{abs}$  le supplément de N absorbé par la plante lié au supplément de N disponible ( $dN_{sup}$ ), NAE l'efficacité d'absorption de N par la culture, et NCE l'efficacité de conversion de l'azote absorbé en biomasse.

Ainsi, il devient possible d'analyser l'effet d'une restriction d'alimentation hydrique d'une culture sur l'une et l'autre des composantes de l'efficacité de l'azote : diminution de l'absorption de N et/ou diminution de l'activité métabolique de N pour l'élaboration de la biomasse.

### ***Les interactions entre nutrition azotée et alimentation hydrique.***

Si on admet, après les travaux pionniers de Monteith (1972) et les nombreux travaux des 20 dernières années (Gosse et al. 1986 ; Bélanger et al. 1992 ; Muchow & Sinclair, 1994) que la biomasse d'un couvert végétal (W) augmente linéairement et donc proportionnellement avec la quantité de rayonnement qu'il a intercepté on peut alors écrire :

$$W = RUE \sum PAR_i \quad (7)$$

Avec W, biomasse produite dans la période considérée,  $\sum PAR_i$  la somme du rayonnement photosynthétiquement actif intercepté par la culture durant la même période, et RUE l'efficacité de conversion de l'énergie du rayonnement intercepté en biomasse ( $kg.MJ^{-1}$ ).

Sadras et al. (2016) ont utilisé l'équation (7) pour exprimer la synergie existante entre l'efficacité pour l'eau (WUE) et l'efficacité de conversion de l'azote (NCE) d'une culture (voir équation (6)). Si on divise les deux termes de l'équation (7) par T, la quantité d'eau transpirée par la culture durant le même laps de temps on obtient :

$$WUE_T = W/T = RUE \sum PAR_i / T \quad (8)$$

Or selon Caviglia & Sadras (2001) le rapport  $T(t)/\sum PAR_i$  est une approximation de la conductance stomatique globale du couvert végétal ( $g_c$ ) qui règle les échanges d'eau entre la végétation et l'atmosphère :

$$WUE_T = RUE/g_c \quad (9)$$

Par ailleurs puisque  $WUE = W/T$  et si  $NCE = W/N_{abs}$ , alors on peut écrire :

$$WUE_T = NCE \cdot N_{abs}/T \quad (10)$$

Ainsi l'efficacité pour l'eau est liée à l'efficacité pour l'azote, mais surtout elle dépend du rapport  $N_{abs}/T$  c'est-à-dire de la concentration apparente en azote de l'eau qui transite dans la plante depuis le sol jusqu'à l'atmosphère par le flux de transpiration.

On peut également écrire :

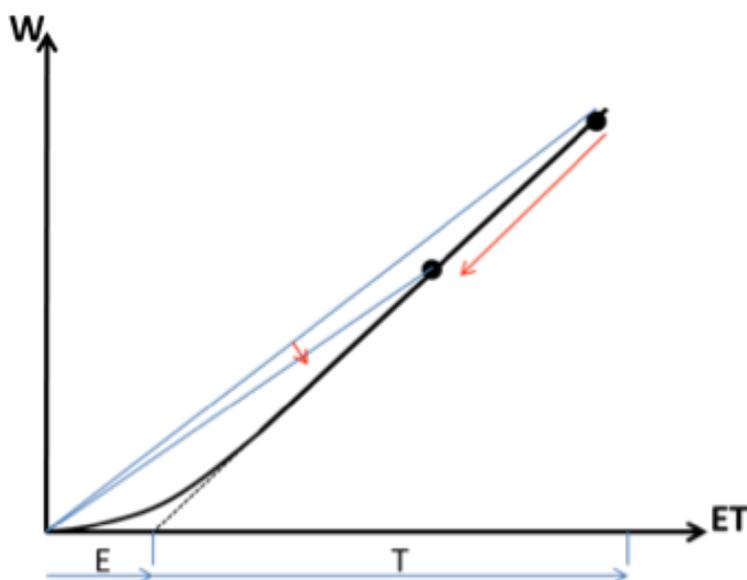
$$NCE = RUE \Sigma PAR_i / N_{abs} \quad (11)$$

Ainsi WUE et NCE sont liés ensemble par leur dépendance commune à RUE. Mais NCE augmente avec  $\Sigma PAR_i$  qui lui-même augmente avec l'intensité du rayonnement incident, mais traduit surtout la vitesse de développement foliaire, et diminue avec  $N_{abs}$  c'est-à-dire avec l'augmentation de la disponibilité en N dans le sol.

Toute augmentation de l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté RUE d'une culture du fait de son efficacité photosynthétique doit donc améliorer son efficacité pour l'eau selon l'équation (9), à condition que l'on n'augmente pas en même temps de manière trop importante sa conductance stomatique (Stockle & Kemanian, 2009). Ainsi comme l'ont bien montré Caviglia & Sadras (2001), une augmentation de la nutrition azotée d'une culture augmente son efficacité pour l'eau par l'intermédiaire de l'augmentation de RUE.

### 3- Nécessité d'une quantification séparée de la transpiration des plantes T, et de l'évaporation du sol, E.

Les méthodes pour séparer les deux composantes E et T de la consommation d'eau des cultures sont assez diverses : modélisation des processus (Sanchez et al. 2015 ; Fandino et al. 2015), utilisation de microlysimètres (Villalobos & Ferreres, 1990) ou de la discrimination isotopique (Wang et al. 2015 ; Yidana et al. 2016). Plus simplement, Hanks et al. (1969) ont proposé une méthode statistique assez robuste et simple pour discriminer E et T à partir de séries de données reliant la biomasse des cultures à la récolte (W) à la quantité d'eau consommée (E+T) : l'abscisse à l'origine de la régression liant W et (E+T) étant une estimation de E, la part de la consommation en eau ayant une efficacité nulle, c'est-à-dire n'étant pas liée à la croissance de la plante. Kunrath et al. (2018) ont adapté cette approche statistique à l'étude dynamique de la consommation en eau d'une culture au cours de son cycle (Figure 1).



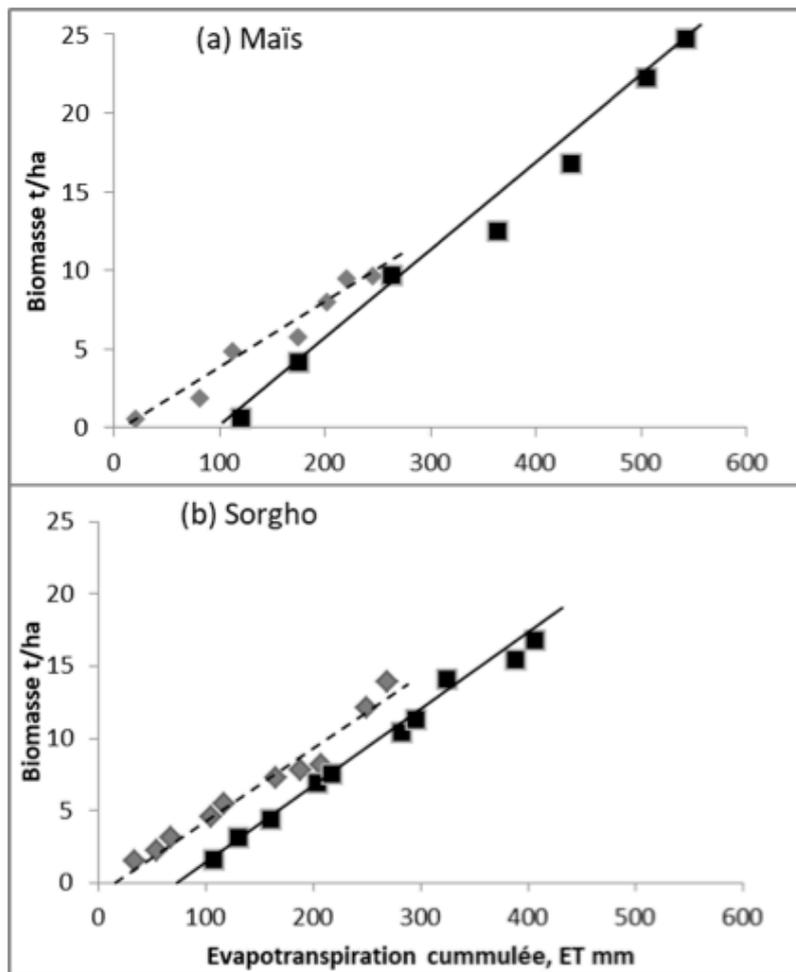
**Figure 1 : Représentation de la dynamique d'accumulation de biomasse d'une culture en fonction de la quantité d'eau consommée (évapotranspiration ET) d'après Kunrath et al. 2018.** L'extrapolation de la partie linéaire de la régression  $W = f(ET)$  permet d'évaluer les deux composantes de ET : transpiration (T) et évaporation (E). Lorsque la croissance de la culture est réduite (sens de la flèche rouge) la pente  $W/ET$  représentant l'efficacité totale de l'eau consommée par la culture,  $WUE_{ET}$  diminue.

La régression  $W = f(ET)$  réalisée lorsque l'indice foliaire de la culture est bien développé et que  $E$  devient négligeable devant  $T$  peut alors être extrapolée et permet d'estimer la part d'évaporation du sol qui a pu contribuer à l'évapotranspiration de la culture. La réalité de cette estimation est soumise à deux conditions importantes : (i) le fait que la composante  $E$  devienne réellement négligeable lorsque l'interception du rayonnement incident devient maximum ; et (ii) le fait que l'efficacité de transpiration de la culture,  $WUE_T = dW/dT$ , soit bien constante tout au long de la période de culture ; en effet une variation de la pente de la régression en cours de culture affecterait fortement la détermination de l'abscisse à l'origine et donc l'estimation de  $E$ . Pour le premier point, il est évident que l'on ne peut jamais affirmer que  $E=0$  car la composante advective de  $E$  sera toujours active du fait du déficit de vapeur de l'atmosphère. Il y a donc un risque de sous-estimation de  $E$  notamment avec des sols maintenus humides en surface (régime irrigué) et en climat à fort déficit de vapeur d'eau de l'air. Pour le deuxième point, il est évident que de fortes variations du déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) dans l'air peuvent engendrer des variations de l'efficacité de transpiration et donc des incertitudes dans l'estimation de  $E$ . Il est néanmoins possible selon Abbate et al. (2004) et Kemanian et al. (2005) de corriger les valeurs journalières de  $ET$  par les valeurs de VPD correspondantes afin de réduire les erreurs d'estimation.

L'intérêt primordial de l'approche illustrée à la Figure 1, est de montrer que l'efficacité agronomique pour l'eau,  $WUE_{ET}$ , d'une culture va dépendre en premier lieu du niveau de production atteint à la récolte puisque celui-ci va déterminer en grande partie la répartition de la consommation d'eau entre  $E$  et  $T$ . Ainsi, toutes choses égales par ailleurs, une culture récoltée plus tardivement avec une biomasse élevée aura tendance à avoir une valeur de  $WUE_{ET}$  plus élevée qu'une culture récoltée plus précocement avec une biomasse plus faible, tout simplement parce que le rapport  $E/T$  sera plus faible. Il en résulte que comparer  $WUE_{ET}$  entre espèces et cultivars n'a de sens que si on effectue cette comparaison à équivalence de biomasse produite... sinon les cultures ayant les plus fortes biomasses auront systématiquement tendance à avoir des efficacités pour l'eau plus élevées, ce qui est somme toute assez trivial. Il en est de même pour les comparaisons d'efficacités entre conditions de culture : l'irrigation ayant tendance à maintenir une surface de sol constamment humide en surface aura tendance à amplifier  $E$  par rapport à une culture non-irriguée et donc pourra provoquer une diminution de l'efficacité agronomique de l'eau.

Cette approche a été réalisée par Kunrath et al. (2018) sur des cultures fourragères pérennes telles que la luzerne ou la fétuque élevée. Ceci met en évidence l'importance que peut avoir le régime de coupe et de récolte sur  $WUE_{ET}$  du fait de son influence sur le rapport  $E/T$ . Cette approche appliquée sur les cultures annuelles permet également d'analyser l'importance de la période d'installation de la culture et de la dynamique de développement de l'indice foliaire dans les valeurs d'efficacité agronomique de l'eau. La figure 2 illustre cette approche pour le maïs et le sorgho. L'efficacité agronomique de ces deux cultures ( $WUE_{ET}$ ) est assez similaire : 44 et 41 kg de MS/mm d'eau consommée respectivement en irrigué et en sec pour le maïs et 40 et 44 kg de MS/mm pour le sorgho. Ces valeurs sont conformes à celles habituellement mesurées pour

des espèces en C4. Pour ces deux espèces les valeurs de  $WUE_{ET}$  sont identiques en sec ou en irrigué malgré des différences importantes de biomasse produite et d'eau consommée. Mais ces équivalences de  $WUE_{ET}$  résultent en fait de compensations entre l'efficacité physiologique et l'importance de la composante d'évaporation dans la consommation d'eau de la culture. Le maïs possède apparemment une plus grande efficacité de transpiration que le sorgho : 55 kgMS/mm contre 50 kgMS/mm, mais son rapport E/T est de 0,25 contre 0,2 pour le sorgho. Pour le maïs la sécheresse diminue très fortement l'efficacité de l'eau transpirée  $WUE_T$  de 55 à 41 kgMS/mm mais diminue très fortement l'évaporation du sol. Ce dernier point est dû au fait qu'en condition non-irriguée les couches superficielles du sol desséchées freinent l'évaporation des couches plus profondes (*auto-mulching*). Pour le sorgho, la sécheresse n'a pas affecté l'efficacité de l'eau transpirée. Seule la réduction l'évaporation du sol a été réduite, comme pour le maïs.



**Figure 2 : Relations entre l'accumulation de Biomasse (W) et l'évapotranspiration cumulée (ET)**

d'une culture de **maïs** (a) et de **sorgho** (b) en sec (losanges gris) ou en irrigué (carrés noirs) :

Maïs irrigué :  $W = 0,055$  (ET-104)  
 $R^2 = 0,978$

Maïs sec :  $W = 0,041$  (ET-18)  
 $R^2 = 0,973$

Sorgho irrigué :  $W = 0,0504$  (ET-71)  
 $R^2 = 0,994$

Sorgho sec :  $W = 0,046$  (ET-10)  
 $R^2 = 0,945$

Données recalculées d'après Lemaire et al. (1999).

Des résultats légèrement différents auraient pu être enregistrés sur l'effet de la sécheresse sur le rapport E/T si les cultures avaient été installées sur un sol moins sec en superficie, ou si des pluies intermittentes avaient ré-humecté la surface du sol en début du cycle de culture. Il est donc fondamental de pouvoir prendre en compte l'effet de ces facteurs conjoncturels dans les estimations de  $WUE_{ET}$  dans les systèmes de culture. Ainsi  $WUE_T$  apparaît comme la variable permettant d'effectuer des comparaisons entre espèces et entre cultivars, alors que  $WUE_{ET}$  est la variable permettant de faire des comparaisons de systèmes de culture : date et densité de semis, conditions de levée et de vitesse d'installation de la culture, date de récolte, irrigation etc. La détermination de  $WUE_T$  est entachée d'une incertitude qui est liée aux approximations

qui sont faites pour la séparation des composantes E et T de l'évapotranspiration réelle d'une culture. Il convient donc de respecter très scrupuleusement les règles statistiques que nous avons décrites ci-dessus.

#### 4- Effets réciproques de l'eau et de l'azote.

L'équation (9) montre que toute modification de l'efficacité d'utilisation du rayonnement intercepté par une culture a un effet sur l'efficacité de l'eau qu'elle transpire  $WUE_T$ . Ainsi toute action aboutissant à la restriction de la nutrition azotée de la culture se traduit par une diminution de RUE et entraîne une diminution de son efficacité pour l'eau. Ainsi, Kunrath et al. 2018 ont montré en utilisant les données de Lemaire & Denoix (1987a) que des prairies de graminées recevant une dose limitante d'engrais azotés avaient des valeurs de  $WUE_T$  inférieures à celles de prairies bien fertilisées (Tableau 1). Cette baisse d'efficacité de transpiration liée à l'azote se produit aussi bien en conditions sèches qu'en conditions irriguées.

**Tableau 1 : Valeurs de l'efficacité de l'eau transpirée ( $WUE_T$  en KgMS/mm) estimée sur une prairie de fétuque élevée en condition sèche ou d'irrigation ayant reçu une fertilisation azotée optimale (N+) ou restreinte (N-) lors de repousses estivales en 1979 et en 1985. D'après Kunrath et al. (2018) en utilisant les données publiées dans Lemaire & Denoix (1987a).**

Année	Irrigué		Non-irrigué	
	N+	N-	N+	N-
1979	32,8	24,6	29,3	17,8
1985	22,3	13,4	15,3	8,7

On observe également, comme cela est visible pour le maïs sur la Figure 2, une baisse systématique de  $WUE_T$  en sec par rapport aux conditions irriguées. Des résultats analogues dans des expérimentations similaires sur la luzerne sont reportés par Kunrath et al. 2018.

Pour quantifier l'effet de la restriction de nutrition N sur l'efficacité de transpiration d'une culture, il convient donc d'utiliser une métrique permettant de quantifier l'ampleur du déficit de nutrition N de la culture. L'utilisation des courbes critiques de dilution de N et la détermination de l'Indice de Nutrition N (INN) permet de quantifier à chaque instant l'état de nutrition N de la culture, une valeur de  $INN < 1$  correspondant à une déficience en N (Lemaire et al. 2008). Le tableau 2 permet de comparer la gamme des INN dans laquelle les différents traitements correspondant au tableau 1 ont été maintenus.

**Tableau 2 : Gamme de l'indice de nutrition N (INN) dans laquelle ont été maintenus les différents traitements (voir tableau 1) durant leur période de repousse.**

Année	Irrigué		Sec	
	N+	N-	N+	N-
1979	0,87-0,95	0,73-0,82	0,81-0,89	0,68-0,78
1985	0,95-1,18	0,79-1,02	0,78-1,05	0,76-0,81

Il ressort que, comme attendu, les traitements correspondant aux faibles apports d'azote ont des INN plus faibles que ceux des traitements ayant reçu des apports plus élevés, ce qui explique la diminution de  $WUE_T$  observée au tableau 1. Mais, plus intéressant, il s'avère que la sécheresse a systématiquement diminué l'INN de la prairie, induisant ainsi une restriction de nutrition N. La réduction de  $WUE_T$  par la sécheresse observée sur le tableau 1 peut alors s'interpréter comme un effet du manque d'eau du sol sur la disponibilité de l'azote pour l'absorption racinaire du fait de la réduction du transport de l'azote minéral du sol vers les racines (Durand et al. 2010 ; Gonzalez-Dugo et al. 2010). Des effets strictement analogues sont observés sur la luzerne par Lemaire et al. (1989) et analysés de manière identique par Kunrath et al. (2018). La fixation de  $N_2$  par les légumineuses est très sensible à la sécheresse, ce qui se traduit donc également par une forte diminution de la nutrition N de la plante en situation de déficit hydrique.

Il convient donc dans l'effet de la sécheresse sur la production végétale, de séparer la part de la réduction de biomasse produite, liée directement à la réduction de la transpiration de la plante, de la part indirecte qui résulte d'une diminution de son niveau de nutrition azotée. Si on admet, selon Lemaire et al. (2008), que le prélèvement minimal de N d'une culture nécessaire pour assurer sa croissance maximale en matière sèche (W) est donné par une loi de type allométrique :

$$N = aW^b$$

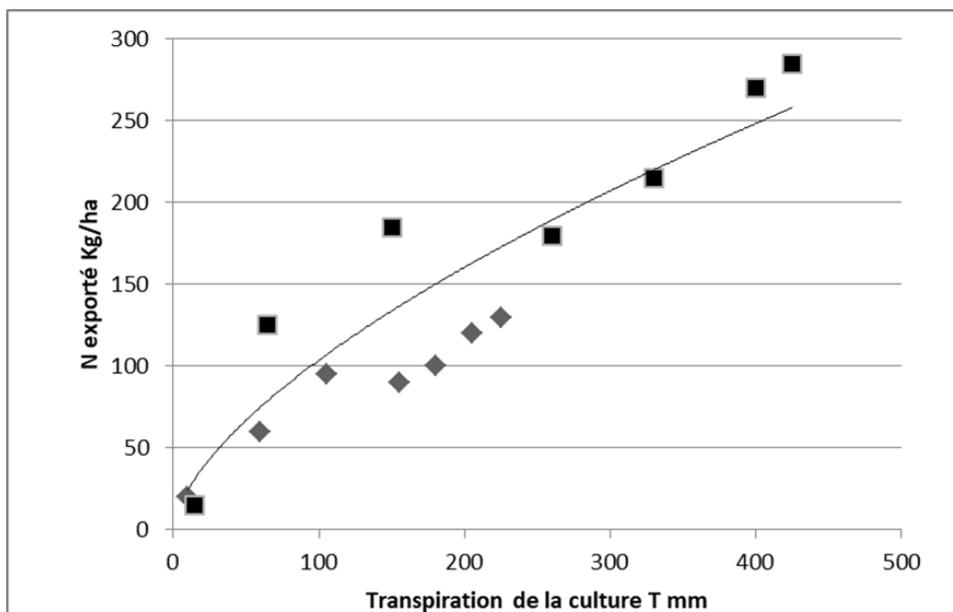
Et si on admet que dans ces conditions on obtient une valeur optimale de l'efficacité de transpiration  $WUE_T$ , alors :

$$W = WUE_T * T$$

Et

$$N = a(WUE_T)^b * T^b$$

La figure 3 permet d'illustrer ainsi l'effet d'une sécheresse sur le prélèvement d'azote d'une culture de maïs : (1) un effet direct réduisant simultanément la transpiration de la culture T et le prélèvement de N ; et (2) un effet indirect affectant uniquement le prélèvement de N à même niveau de transpiration.



**Figure 3 : Relation entre le prélèvement d'azote (N kg/ha) par une culture de maïs et la quantité d'eau transpirée (T en mm, estimé conformément à la Figure 2), en condition irriguée (carrés noirs) ou non-irriguée (losanges gris). La courbe  $N = 5,47 (T)^{0,63}$  représente le prélèvement de N minimal pour obtenir la croissance maximale et correspond donc à  $INN=1$ .**

Ainsi, du seul fait que le prélèvement d'azote augmente proportionnellement à  $T^b$  et que  $b$  est proche de 0,66 pour la majorité des cultures (Gastal et al. 2014), le rapport  $N/T$  diminue avec  $T$  et donc est plus faible pour une culture ayant une biomasse élevée à la récolte. Ainsi, contrairement à la préconisation de Sadras et al. (2016), la quantité de  $N$  prélevé par la culture par unité d'eau transpirée ne peut pas servir en elle-même d'indicateur pour analyser l'interaction entre alimentation en eau et nutrition azotée des cultures, car il faut le comparer à valeur similaire de  $T$  pour qu'il ait un sens.

Des résultats analogues ont été montrés par Kunrath et al. (2018) pour les graminées prairiales et pour la luzerne dans différentes séries d'expérimentations. Il a été montré par ces auteurs que l'abaissement relatif de l'efficacité de transpiration  $WUE_T$  dû à un déficit hydrique était strictement proportionnel à l'abaissement relatif du rapport  $N/T$  que la nutrition azotée de la plante soit majoritairement assurée par l'absorption de  $N$  minéral dans le sol (graminées) ou par la fixation de  $N_2$  (légumineuse).

Ces résultats montrent que le manque d'eau en soi ne modifie pas fondamentalement l'efficacité de transpiration de la plante, mais qu'il diminue indirectement le niveau de nutrition azotée de celle-ci par son effet sur l'accessibilité de l'azote minérale pour les racines et/ou son effet sur la capacité des nodosités à fixer le  $N_2$  atmosphérique. Ainsi, le dessèchement des horizons les plus superficiels du sol, là où les concentrations en  $NO_3^-$  et  $NH_4^+$  sont les plus élevées et où se situent les nodosités des légumineuses, peut provoquer une diminution de la nutrition  $N$  de la culture alors que les plantes peuvent continuer à extraire de l'eau des horizons profonds pour assurer leur demande transpiratoire. La sécheresse interagit donc avec la nutrition azotée des plantes par deux voies : (i) en diminuant la demande en azote du fait de la restriction de croissance liée à la diminution du flux transpiratoire, ce qui se réalise à efficacité de transpiration constante ; et (ii) en diminuant la disponibilité en  $N$  de la plante et donc son niveau de nutrition  $N$ , ce qui abaisse du même coup son efficacité de transpiration.

Ce deuxième effet peut ne pas être systématique. Pour les plantes non-fixatrice de  $N_2$ , cet effet va dépendre de la localisation de  $N$  minéral dans le sol. Il sera maximum si l'azote est essentiellement localisé dans les horizons superficiels où il sera rendu rapidement indisponible alors que la plante pourra s'alimenter en eau dans les couches profondes... mais il sera minimisé ou inexistant si l'azote minéral a migré en profondeur. Il conviendrait également de prendre en compte les autres éléments nutritifs tels que  $P$  dont la mobilité est nettement moindre que celle de  $N$  et qui pourrait donc s'ajouter dans certains cas à l'effet « sécheresse ».

## 5- Conclusions

L'analyse des interactions entre l'alimentation hydrique et la nutrition en azote des cultures qui vient d'être faite montre la complexité des processus qui sont mis en jeu et la nécessité de pouvoir quantifier leurs contributions propres dans l'établissement d'indicateurs aussi globaux que l'efficacité pour l'eau ou l'efficacité pour l'azote des cultures. Se donner comme objectif

l'amélioration par les voies agronomiques et/ou génétique de ces efficacités implique donc de pouvoir interpréter les variations. Ainsi une part non négligeable de l'efficacité de l'eau d'une culture provient de sa propre nutrition en N. Pour estimer cette dernière, on ne peut se référer nominativement à des niveaux d'apport d'azote sous forme d'engrais sur la culture, ni même à des niveaux d'azote minéral fourni par le sol, puisque la disponibilité même de cet azote pour la plante dépend en grande partie de l'état hydrique du sol environnant les racines. Il est donc illusoire de vouloir améliorer l'efficacité de l'azote par les cultures sans prendre en compte les effets du déficit hydrique sur la disponibilité de N dans le sol, et, inversement, il est vain de vouloir améliorer l'efficacité de l'eau des cultures sans se donner les moyens de diagnostic de l'état de nutrition N induit par des situations de déficit hydrique. Si maintenant on prend en compte des situations déficitaires en P ou /et K et en autres éléments nutritifs peu mobiles dans les sols qui sont nombreuses dans d'autres parties du monde, il devient impératif d'avoir des approches intégrées afin d'identifier les traits phénotypiques qui sont effectivement impliqués dans ces interactions multiples.

## Bibliographie

- Abbate, P.E., Dardanelli, J.L., Cantarero, M.G., Maturano, M., Melchiori, R.J.M., Suero, E.E., 2004. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Sci.* 44, 474-483.
- Angus JF, van Herwaarden AF (2001) Increasing water use and water use efficiency in dryland wheat. *Agronomy Journal* 93, 290-298. doi:10.2134/agronj2001.932290x
- Bélanger, G., Gastal, F., Lemaire, G., 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilised with different rates of nitrogen. *Crop Sci.* 6, 1371-1376.
- Cao H-X, Zhang Z-B, Xu P, Chu L-Y, Shao H-B, Lu Z-H, Liu J-H (2007) Mutual physiological genetic mechanism of plant high water use efficiency and nitrogen use efficiency. *Colloids and Surfaces. B, Biointerfaces* 57, 1-7. doi:10.1016/j.colsurfb.2006.11.036
- Cassman, K.G., Munns, D.N., 1980. Nitrogen mineralization as affected by soil moisture, temperature, and depth. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 1233-1237.
- Caviglia OP, Sadras VO (2001) Effect of nitrogen supply on crop conductance, water- and radiation-use efficiency of wheat. *Field Crops Research* 69, 259-266. doi:10.1016/S0378-4290(00)00149-0
- Christianson LE, Harmel RD (2015) The MANAGE Drain Load database: Review and compilation of more than fifty years of North American drainage nutrient studies. *Agricultural Water Management* 159, 277-289. doi:10.1016/j.agwat.2015.06.021
- Colman R. L., Lazenby A., 1975. Effect of moisture on growth and nitrogen response by *Lolium perenne*. *Plant and Soil*, 42, 1-13.
- Cooper PJM, Gregory PJ, Tully D, Harris HC (1987) Improving water use efficiency of annual crops in rainfed systems of west Asia and North Africa. *Experimental Agriculture* 23, 113-158. doi:10.1017/S001447970001694X
- Cossani CM, Savin R, Slafer GA (2010) Co-limitation of nitrogen and water on yield and resource-use efficiencies of wheat and barley. *Crop & Pasture Science* 61, 844-851. doi:10.1071/CP10018
- Dijkstra F, Augustine D, Brewer P, von Fischer J (2012) Nitrogen cycling and water pulses in semiarid grasslands: are microbial and plant processes temporally asynchronous? *Oecologia* 170, 799-808. doi:10.1007/s00442-012-2336-6.

- Dijkstra, F.A., He, M., Johansen, M.P., Harrison, J.J., Keitel, C., 2015. Plant and microbial uptake of nitrogen and phosphorus affected by drought using  $^{15}\text{N}$  and  $^{32}\text{P}$  tracers. *Soil Biol. Biochem.* 82, 135-142.
- Durand, J.L., Sheehy, J.E., Minchin, F.R., 1987. Nitrogenase activity, photosynthesis and nodule water potential in soybean plants experiencing water deprivation. *J. Exp. Bot.* 38, 311-321. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/38.2.311>
- Durand, J.-L., Gonzalez-Dugo, V., Gastal, F., 2010. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 88, 231-243.
- Fandino, M., Olmedo, J.L., Martinez, E.M., Valladares, J., Paredes, P., Rey, B.J., Mota, M., Cancela, J.J., Pereira, L.S., 2015. Assessing and modelling water use and the partition of evapotranspiration of irrigated hop (*Humulus Lupulus*): and relations of transpiration with hops yield and alpha-acids. *Ind. Crop Prod.* 77, 204-217.
- Garwood E. A., Williams T. E., 1967a. Soil water use and growth of a grass sward. *J. agric. Sci. Camb.*, 68, 281-292.
- Garwood E. A., Williams T. E., 1967b. Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards. *J. agric. Sci. Camb.*, 69, 125-130.
- Gastal F, Lemaire G, Durand J-L, Louarn G (2014) Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency. In Sadras, V.O. & Calderini, D.F. (Eds), *Crop Physiology, application for genetic improvement and agronomy*. Academic Press, Oxford, pp. 161-206. ISBN : 978-0-12-4171046
- Gonzales-Dugo, V., Durand, J.L., Gastal, F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 529-544.
- Gosse, G., Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Allirand, J.M., Lemaire, G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6, 47-56.
- Hofer D., Suter M., Buchman N., Lüscher A., 2017. Nitrogen status of functionally different forage species explains resistance to severe drought and post-drought overcompensation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 236 (2017) 312-322
- Huang ML, Deng XP, Zhao YZ, Zhou SL, Inanaga S, Yamada S, Tanaka K (2007) Water and nutrient use efficiency in diploid tetraploid and hexaploid wheats. *Journal of Integrative Plant Biology* 49, 706-715. doi:10.1111/j.1744-7909.2007.00463.x
- Kemanian, A.R., Stöckle, C.O., Huggins, D.R., 2005. Transpiration-use efficiency of barley. *Agric. For. Meteorol.* 130, 1-11.
- Kunrath, T.R., Lemaire, G., Sadras, V.O., Gastal, F., 2018. Water use efficiency in perennial forage species: Interactions between nitrogen nutrition and water deficit. *Field Crop Research*, 222, 20-11.
- Lemaire, G., Denoix, A., 1987a. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie* 7, 381-389.
- Lemaire, G., Durand, J.L., Lila, M., 1989. Effet de la sécheresse sur la digestibilité in vitro, la teneur en ADF et la teneur en azote de la luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie* 9, 841-848.
- Lemaire, G., Jeuffroy, M.H., Gastal, F., 2008. Diagnosis tool for plant and crop N status in vegetative stage: theory and practices for crop N management. *Eur. J. Agron.* 28, 614-624.
- Lü X-T, Kong D-L, Pan Q-M, Simmons M, Han X-G (2012) Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia* 168, 301-310. doi:10.1007/s00442-011-2097-7
- Monteith, J.L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems, *J. Appl. Ecol.*, 9, 744-766.
- Muchow, R.C., Sinclair, T.R., 1994. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field grown maize and sorghum. *Crop Sci.* 34, 721-727.

- Norse D, Ju XT (2015) Environmental costs of China's food security. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 209, 5-14. doi:10.1016/j.agee.2015.02.014
- Sadras, V.O., Hayman, P.T., Rodriguez, D., Monjardino, M., Bielich, M., Unkovich, M., Mudge, B., Wang, E., 2016. Interactions between water and nitrogen in Australian cropping systems: physiological agronomic, economic, breeding and modelling perspectives. *Crop Pasture Sci.* 67, 1019-1063
- Sadras VO, Richards RA (2014) Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *Journal of Experimental Botany* 65, 1981-1995. doi:10.1093/jxb/eru061
- Sadras VO, Rodriguez D (2010) Modelling the nitrogen-driven trade-off between nitrogen utilisation efficiency and water use efficiency of wheat in eastern Australia. *Field Crops Research* 118, 297-305. doi:10.1016/j.fcr.2010.06.010
- Sanchez, J.M., Lopez-Urrea, R., Doña, C., Caselles, V., Gonzales-Piqueras, J., Niclòs, R., 2015. Modeling evapotranspiration in a spring wheat from thermal radiometry: crop coefficients and E/T partitioning. *Irrig. Sci.* 33, 399-410.
- Sinclair, T.R., Ruffy, T.W., 2012. Nitrogen and water resources commonly limit crop yield increases, not necessarily plant genetics. *Glob. Food Secur.* 1, 94-98.
- Stockle CO, Kemanian AR (2009) Crop radiation capture and use efficiency: a framework for crop growth analysis In 'Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy'. (Eds VO Sadras, DF Calderini) pp. 145-170. (Academic Press: San Diego, CA, USA)
- Wang Y, Zhang X, Liu X, Zhang X, Shao L, Sun H, Chen S (2013) The effects of nitrogen supply and water regime on instantaneous WUE, time-integrated WUE and carbon isotope discrimination in winter wheat. *Field Crops Research* 144, 236-244. doi:10.1016/j.fcr.2013.
- Wang, P., Yamanaka, T., Li, X.Y., Wei, Z., 2015. Partitioning evapotranspiration in a temperate grassland ecosystem: numerical modelling with isotopic tracers. *Agric. For. Meteorol.* 208, 16-31.
- Yidana, S.M., Fynn, O.F., Adomako, D., Chegbeleh, L.P., Nude, P.M., 2016. Estimation of evapotranspiration losses in the vadose zone using stable isotopes and chloride mass balance method. *Environ. Earth Sci.* 75, 1-18.