Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France Academic Notes from the French Academy of Agriculture (N3AF) Synthèse

Gilles Lemaire, Alain Gojon, Francois Gastal, Jean-François J.F. Briat

▶ **To cite this version:**

Gilles Lemaire, Alain Gojon, Francois Gastal, Jean-François J.F. Briat. Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France Academic Notes from the French Academy of Agriculture (N3AF) Synthèse. 2022. hal-03663553

HAL Id: hal-03663553
https://hal.inrae.fr/hal-03663553

Preprint submitted on 10 May 2022

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

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

Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture (N3AF)
Synthèse

Nécessité d'un changement de paradigme pour étudier la nutrition et la fertilisation azotée des cultures

Gilles Lemaire[1*], Alain Gojon[2], François Gastal[3], Jean-François Briat[2]

1. 12 rue Virecourt, 79500, Melle
2. Institut des sciences des plantes de Montpellier, Université Montpellier, CNRS, Inrae, Institut Agro, Montpellier
3. UE FERLUS, Inrae, Lusignan

** Correspondance : lemaire.gilles.inra@gmail.com*

Résumé
La fertilisation azotée des cultures a longtemps été fondée sur une analyse statistique de la réponse de leur rendement à des doses croissantes de fertilisants. Ce pronostic a conduit à une pratique d'assurance où l'on applique des doses d'azote excessives, afin de ne pas pénaliser les rendements. Une méthode prévisionnelle du bilan d'azote d'une culture a été mise au point pour corriger cette tendance, mais elle reste très imparfaite. Le diagnostic de l'état de nutrition azotée d'une culture a récemment émergé, résorbant l'incertitude liée à la variabilité des conditions locales. Ce diagnostic, intégré dans des algorithmes d'aide à la décision, permet d'effectuer les apports de fertilisants seulement « là » et « quand » l'état nutritionnel des cultures le nécessite. Cette précision doit permettre d'atteindre les rendements fixés en minimisant les impacts environnementaux.

Abstract
Nitrogen fertilization of crops has long been based on a statistical analysis of the response of their yield to increasing doses of fertilizers. This prognosis has led to an insurance practice applying excessive doses of nitrogen so as not to penalize yields. A method for predicting the nitrogen balance of a crop has been developed to correct this trend but remains too highly imprecise. Diagnosis of the nitrogen nutrition status of a crop has recently emerged, reducing the uncertainty linked to the variability of local conditions. This diagnosis, integrated into decision support algorithms, makes it possible to apply fertilizers only "where" and "when" the nutritional status of the crops requires it. This precision must make it possible to achieve the targeted yields while minimizing the environmental impacts.

Mots clés
Fertilisation azotée, bilan d'azote (méthode), courbe de réponse, courbes de dilution de N, teneur critique en N, indice de nutrition N, diagnostic N d'une culture.

Keywords
Nitrogen fertilization, N balance sheet method, response curves, N dilution curves, critical N concentration, nitrogen nutrition index, crop N diagnosis.

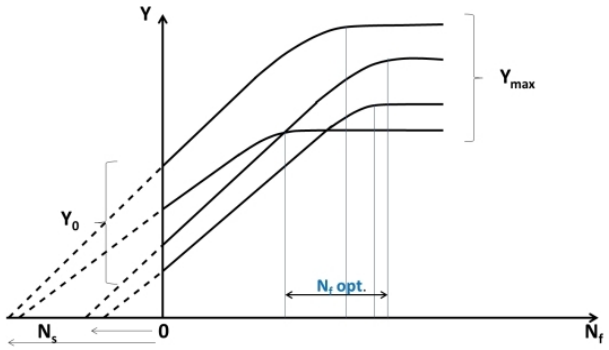


Figure 1. Représentation de la variabilité de la réponse du rendement d'une culture à des apports croissants d'engrais azotés. Le rendement Y *dépend de manière asymptotique de la dose d'apport* N_f. *En réalité, la plante réagit à une disponibilité totale en N (*N_t*) qui est la somme de l'apport d'engrais (*N_f*) et la fourniture de N par le sol (*N_s*).* N_s *étant largement inconnu,* N_t *l'est également, ce qui entraîne automatiquement une variation importante et inconnue du rendement* Y_0 *qui correspond à l'absence d'apport d'engrais. De surcroît, le rendement potentiel* Y_{max} *de la culture n'étant guère prévisible, sa variation engendre une grande incertitude dans la demande en N de la culture.*

Introduction

La fertilisation des cultures à partir de la fabrication industrielle des engrais azotés, par le procédé Haber-Bosch, au début du 20e siècle, a permis une extraordinaire progression de la production agricole. Un doublement de la production mondiale de denrées agricoles a été obtenu grâce à une augmentation d'un facteur 7 de l'emploi des engrais azotés (N) (Tilman *et al*., 2002). Cela révèle globalement une faible efficacité d'utilisation de cette ressource (Cassman *et al*., 2002) pourtant très coûteuse en énergie. Du fait de cette faible efficacité, cette augmentation importante de la production agricole est associée à des impacts négatifs sur les milieux terrestres et marins, liés à une trop grande circulation des formes réactives résiduelles d'azote dans les écosystèmes (Stulen, 1998 ; Galloway et Cowling, 2002 ; Beman *et al*., 2005 ; London, 2005). Ravier *et al*. (2016) ont ainsi mis en évidence l'inadéquation entre les outils d'aide à la décision mis à la disposition des agriculteurs par la recherche agronomique pour la gestion de la fertilisation azotée de leurs cultures et la maîtrise des risques environnementaux qui y sont associés.
Cette note a comme objectifs (1) de rappeler les paradigmes qui ont fondé les principes sur lesquels la fertilisation azotée des cultures a été historiquement bâtie, (2) de montrer en quoi ils se sont révélés défaillants pour établir des pronostics permettant de guider les agriculteurs dans leurs décisions, (3) d'analyser les connaissances acquises sur les processus d'auto-régulation de la nutrition azotée des plantes et des peuplements végétaux au niveau physiologique et moléculaire, et, enfin, (4) de montrer que de nouveaux paradigmes fondés sur la connaissance de ces processus élémentaires permettent de proposer des méthodes de diagnostic *in situ* de l'état de nutrition azotée d'une culture et d'en inférer des méthodes de gestion de la fertilisation azotée des cultures en temps

réel, plus précises et plus efficaces pour optimiser le compromis indispensable entre production agricole et préservation de l'environnement.

1. De Boussingault et von Liebig à la « méthode du bilan », 150 ans de recherche sur la nutrition et la fertilisation azotée des cultures

1.1 L'empirisme des courbes de réponse aux apports d'engrais

Grâce aux travaux pionniers de Boussingault (1855) et de von Liebig (1855), la nutrition azotée des plantes et des cultures a pu être étudiée sur la base de la réponse du rendement d'une culture à des apports croissants d'engrais azotés sous forme minérale, ammoniacale ou nitrique. Il s'agissait alors d'enrichir le milieu racinaire en N minéral, afin d'engendrer une réponse de la plante en termes d'absorption, pour satisfaire une demande en N pour l'élaboration d'un rendement potentiel Y_{max}, lui-même déterminé par le génotype et les facteurs non modifiables du milieu, le climat local (rayonnement, température, bilan hydrique, etc.) et certaines contraintes locales du sol. En effet, les travaux de physiologie végétale avaient clairement montré que la vitesse d'absorption du nitrate ou de l'ammonium par la plante variait directement comme la concentration en ces éléments dans la solution du sol (Coïc, 1956). Une approche linéaire de type « apport d'engrais » - « enrichissement du sol » - « réponse de la plante » s'est donc imposée rapidement aux agronomes. Le caractère « fugace » des formes minérales d'azote dans le sol, résultant des fournitures par la minéralisation des matières organiques et des pertes par lixiviation et par volatilisation, en plus du prélèvement par les plantes, a rapidement été pris en compte, de manière à faire coïncider au mieux la date des épandages d'engrais avec la période des besoins les plus importants des cultures pour des raisons d'efficacité et aussi d'environnement (Coïc, 1974). Le paradigme de la fertilisation N des cultures a donc été fondé sur l'analyse des courbes de réponse du rendement des cultures à des apports croissants d'engrais, grâce aux outils statistiques liés à l'expérimentation au champ, afin d'en déduire un pronostic sur la dose optimale d'engrais à apporter, sachant que deux inconnues majeures devaient être estimées *a priori* : (1) la quantité de N minéral qui serait fournie par le sol durant la période de culture ; et (2) la demande en N de la culture elle-même déterminée par le niveau de rendement qu'elle pourrait atteindre (Figure 1).
Face à la grande variabilité des courbes de réponse et à la quasi-impossibilité de pronostiquer, à partir d'elles, la dose d'engrais requise pour un objectif de rendement donné, les recommandations de fertilisation N auprès des agriculteurs ont très souvent été excessives, en vue de contrebalancer un risque de sous-fertilisation. Pour les céréales à paille cela a été d'autant plus net que la crainte d'un excès d'apport de N provoquant une verse a disparu, du fait des variétés à pailles courtes et de l'utilisation des raccourcisseurs (Boiffin *et al.*, 1982). En dehors de causes plus générales, liées aux changements d'occupation des sols, impliquant le retournement des prairies permanentes pour être remplacées par des cultures intensives de maïs, ce sont donc des excès de « fertilisation d'assurance », souvent minimes, mais répétés chaque année, qui ont contribué aux pollutions des nappes phréatiques observées depuis des années. Un excès de 20 kg N/ha sur une culture de blé ne représente qu'un surplus de moins de 10 % de la quantité de N nécessaire pour une production de 80 quintaux par hectare de grains. Cependant, si l'on admet que cet excès est entièrement lixivié par la lame d'eau drainante, le calcul aboutit à une teneur en nitrate de celle-ci dépassant le seuil de potabilité de 50 mg NO_3^-/L. Ce simple calcul montre donc le niveau de

précision requis dans l'estimation des termes du bilan N des cultures et la pratique de la fertilisation. La prise de conscience de l'urgence du contrôle de la qualité des eaux impliquait donc une estimation plus fiable des doses d'engrais recommandées.

1.2 Incertitudes de pronostic de la méthode du bilan

Face à cette nécessité du contrôle de la pollution des eaux, dont l'urgence est apparue dès les années 1980 (Hénin, 1992), les agronomes ont essayé de minimiser les incertitudes liées aux courbes de réponse. Suite aux travaux de Hébert (1969) et de Rémy et Hébert (1977), une approche prévisionnelle du bilan des apports, des pertes et des besoins en N d'une culture de blé a été mise en œuvre. Grâce à cette approche de type « comptable » on espérait pouvoir réduire suffisamment les incertitudes pesant sur les termes correspondant à la fourniture de N par le sol (N_s dans la Figure 1), sachant que les incertitudes pesant sur les besoins en N de la culture, liées à l'incertitude sur Y_{max}, pouvaient être réduites grâce à un réglage des facteurs limitants autres que N (structure du sol, limitation nutritionnelle P, K etc., maladies et ravageurs), par une meilleure conduite de la culture.
Cette méthode dite du « bilan prévisionnel » permettait donc de calculer une dose optimale de N à apporter à une culture donnée comme résultat de la différence entre (1) une demande en N de la culture fondée sur un besoin, par exemple pour le blé de 3 kg N/100 kg de grain (Machet *et al.*, 2017) pour un rendement objectif Y_{max} pronostiqué comme accessible sur une parcelle donnée, pour l'année en cours ; (2) une fourniture de N minéral par le sol estimée à partir d'une mesure de reliquat de N minéral présent dans le profil de sol en fin d'hiver, auquel est ajoutée une estimation de la quantité de N qui sera minéralisé dans le sol durant le reste de la période de culture ; (3) des pertes de N minéral pouvant avoir lieu lors des périodes de lixiviation, et des pertes gazeuses par volatilisation et dénitrification.
Les prévisions pour chacun de ces postes du bilan ont donné lieu à de nombreux travaux des agronomes pour paramétrer des modèles de simulation en fonction de nombreuses autres variables du milieu (sol, climat), mais aussi de facteurs liés à la conduite des cultures (variétés, dates de semis, précédents culturaux, fumures antérieures, etc.), qui sont autant de sources de variations pour chacun des postes du bilan. Cet ensemble important de travaux a donné lieu à la formulation de logiciels et d'outils d'aide à la décision qui a été récemment synthétisée par Machet *et al.* (2017) et qui constitue une somme de références inédite sur la problématique de l'azote dans les agro-écosystèmes.
Dès 1981, une analyse critique de la mise en œuvre de cette méthode avait été réalisée dans la région de la Champagne crayeuse (Boiffin *et al.*, 1981 ; Meynard *et al.*, 1981 ; Boiffin *et al.*, 1982), mettant en exergue la difficulté à établir des pronostics suffisamment précis dans un certain nombre de conditions, mais ne remettant pas en cause le paradigme de base, qui est celui du bien-fondé de l'établissement d'un bilan. Les recherches en agronomie ont donc consisté à « affiner » les pronostics en faisant appel à des modèles de prévision de plus en plus paramétrés (Meynard *et al.*, 1997).
Les travaux récents de Ravier *et al.* (2016 ; 2018) montrent que, malgré les indéniables progrès réalisés dans les pronostics pour l'estimation des différents postes, la méthode du bilan peine toujours à réduire l'incertitude de la prévision de la dose optimale en deçà d'une certaine marge d'erreur, qui reste encore trop importante eu égard aux risques environnementaux (Meynard *et al.*, 2002). De surcroît, l'exportation de cette approche de pronostics hors des conditions où elle a été élaborée et paramétrée se révèle difficile

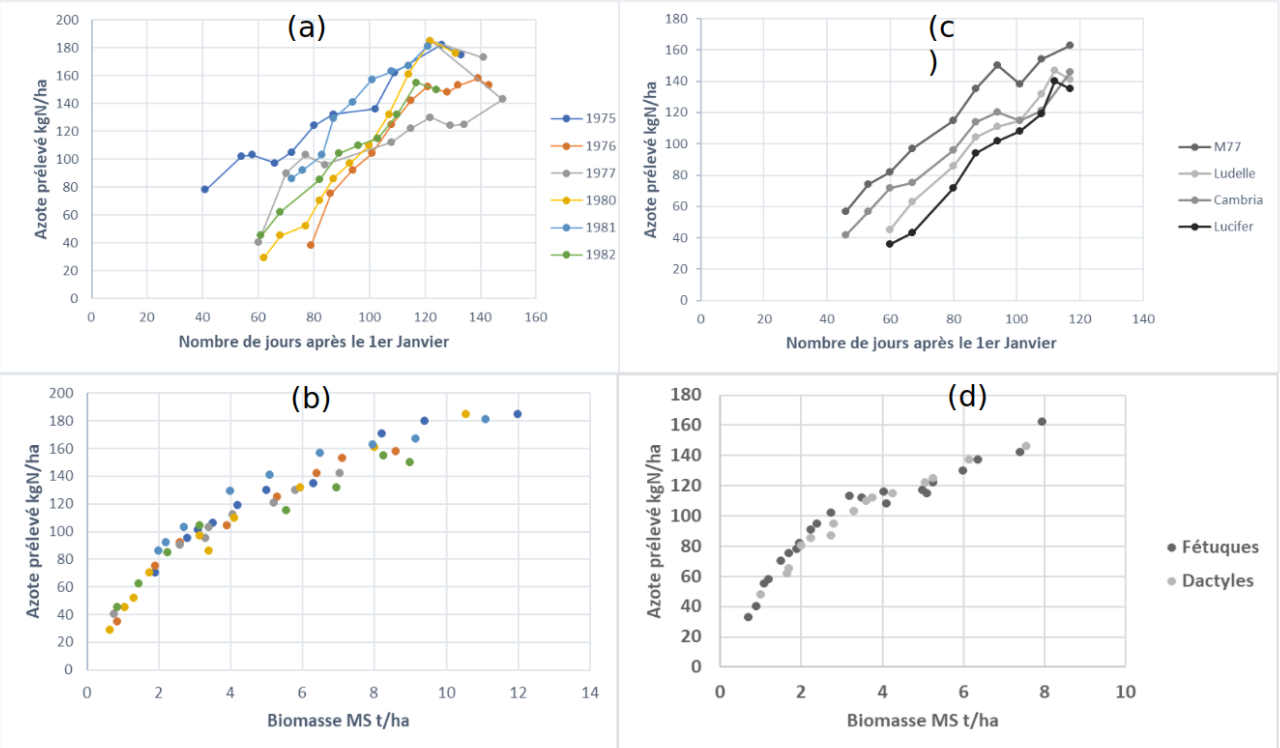


*Figure 2. Dynamique de prélèvement de N par des peuplements de graminées prairiales recevant un apport de N non limitant lors d'une repousse de printemps : (a) pour une prairie de fétuque élevée (cv Clarine) pour différentes années ; (c) pour différents cultivars de fétuque élevée (cv M77 et cv Ludelle) et de dactyle (cv Cambria et cv Lucifer) pour une même année ; (b) et (c) l'expression du prélèvement de N en fonction de la dynamique de croissance (*MS *en t/ha) permet d'établir une relation d'allométrie unique entre l'azote prélevé et la croissance en biomasse accumulée du peuplement végétal, quelle que soit l'origine de la variation de croissance : l'année ou le génotype (Lemaire et Salette, 1984a ; 1984b).*

(Bélanger *et al.*, 1998 ; 2001 ; Bramley *et al.*, 2013) même quand elle est couplée avec des mesures *in situ* d'activité microbienne dans les sols, censées améliorer la prévision du poste « minéralisation de N par le sol » (Franzluebers *et al.*, 2016). La difficulté à prédire les termes du bilan de N d'une culture vient essentiellement du fait que les problèmes à résoudre ne sont pas ceux d'une analyse de stocks de N, mais bien des flux de transformation de N d'une forme (organique) à l'autre (minérale), entre différents compartiments du système sol-plante-microbiome. Les imprécisions sur les variations de stocks sont trop grandes pour en déduire ces flux. Ce sont donc les fondements même de l'approche qu'il convient de remettre en cause.

1.3 La mise en défaut d'une approche de type bilan

La mise en œuvre d'une approche de « bilan de N minéral » impliquait un raisonnement de la disponibilité de N minéral dans le sol pour la plante en termes de « stock » et un cadre temporel de début et de fin de culture

pour évaluer ces variations de stocks : « ouverture » et « fermeture » du bilan. Cela pouvait convenir pour les cultures annuelles comme les céréales. Dans le cadre des couverts végétaux pérennes comme les prairies, ce type d'approche est vite apparu non pertinent, pour au moins deux raisons : (1) l'absorption de N par les plantes peut se réaliser rapidement, alors qu'il n'y a pratiquement pas de stock de N minéral mesurable dans le sol, ce qui montre que la nutrition N de la plante se réalise en « flux tendu » et ne peut donc s'appréhender par une simple variation de stock ; (2) établir un bilan pour une végétation en croissance continue tout au long de l'année n'a aucun sens. Face à cette impossibilité, Lemaire et Salette (1984a ; 1984b) ont alors essayé d'expliquer la variabilité des prélèvements de N d'une prairie par les capacités de croissance du peuplement végétal, que celles-ci soient déterminées par le climat de l'année ou par le génotype (espèce-cultivar) pour une année donnée. Comme cela est montré Figure 2, les différences interannuelles ou inter-génotypiques de dynamique de prélèvement de N par la végétation, lorsqu'un apport non limitant d'engrais N est effectué, sont totalement expliquées par la dynamique d'accumulation de biomasse par le couvert végétal. Une courbe unique de type allométrique permet de relier la dynamique de prélèvement de N et la dynamique de croissance en matière sèche (*MS*, exprimé en tonne de matière sèche par ha) :

$$N = a_f MS^{1-b} \qquad (1)$$

Quand on fait varier la disponibilité de N par des apports d'azote, on obtient des dynamiques différentes de prélèvement de N en fonction de l'accumulation de biomasse (valeurs du coefficient a_f) (Figure 3).

Ainsi le coefficient a_f de l'Équation 1 apparaît déterminé par le niveau de disponibilité de N pour la plante, lui-même dépendant du niveau de l'apport en fertilisation *f*. L'expression différentielle de l'équation 1 permet alors d'exprimer la vitesse de prélèvement de

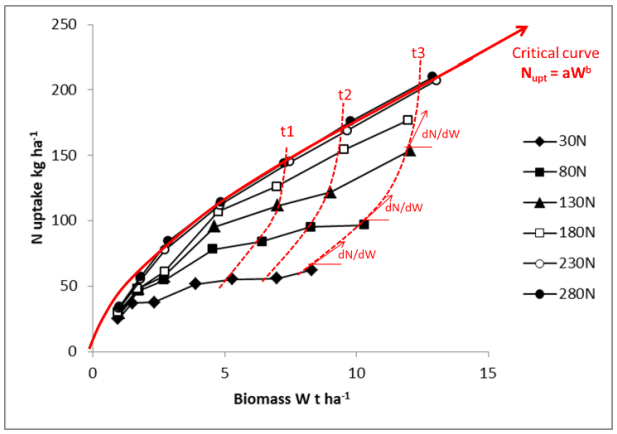


Figure 3. Relation dynamique entre le prélèvement d'azote (N, en kg/ha) et l'accumulation de biomasse (ici W *plutôt que* MS, *en t/ha) d'une culture de maïs soumise à différents niveaux d'apports d'azote. Chaque niveau d'azote (f) donne lieu à une dynamique* $N=a_f(MS)^{1-b}$ *différente. A chaque date, il est alors possible de comparer la réponse de la culture à la quantité de N prélevée en termes de biomasse (Plénet et Lemaire, 1999).*

l'azote par un peuplement végétal en fonction de deux facteurs : (1) la disponibilité de N dans le sol qui détermine a_f, et (2) la vitesse de croissance des plantes d*MS*/d*t* :

$$\frac{dN}{dt} = \left(\frac{dN}{dMS}\right).\left(\frac{dMS}{dt}\right)$$
$$= (1-b)\, a_f\, MS^{-b} \frac{dMS}{dt} \qquad (2)$$

Cela a deux conséquences essentielles qui invalident toute approche de type bilan :

(1) Si la vitesse de prélèvement de N par la plante, d*N*/d*t*, est liée à sa vitesse de croissance, d*MS*/d*t*, cela implique que, dans un sol donné, avec une disponibilité donnée de N minéral (valeur de a_f), une culture ayant une capacité de croissance plus importante qu'une autre, quelle qu'en soit la cause, le génotype ou des conditions climatiques favorables, aura non seulement une demande en N plus importante, mais également une capacité d'absorption N

accrue. Cela signifie qu'il n'y a pas d'indépendance entre « offre » et « demande » en N, car le système d'acquisition de N de la plante est en grande partie auto-régulé. En conséquence, une approche purement comptable de type « bilan » ne peut en aucun cas rendre compte de cette capacité des plantes à auto-ajuster leur capacité d'absorption de N à leur capacité de croissance.

Le pronostic de la méthode du bilan prévisionnel pour évaluer le terme de la fourniture de N par le sol, N_s dans la Figure 1, uniquement à partir de paramètres du « sol », n'est donc pas pertinent, puisque ce terme N_s dépend aussi de la vitesse de croissance de la plante. Ainsi certaines contraintes physiques du sol, influant sur le développement racinaire des plantes, déterminent en retour l'accessibilité de l'azote du sol pour la plante. Il devient donc difficile d'estimer N_s uniquement par les propriétés intrinsèques du sol.

(2) La demande de la plante correspondant à la réalisation de sa vitesse de croissance potentielle est donc déterminée par la courbe critique d'équation $N_c = a_c MS^{1-b}$, telle que représentée sur la Figure 3. On voit que la demande marginale d*N*/d*MS* s'amortit au fur et à mesure que la biomasse de la culture augmente (facteur MS^{-b}). Il s'ensuit qu'une culture avec un potentiel de croissance plus élevé qu'une autre, quelles qu'en soient les raisons (génotype ou conditions climatiques), aura une augmentation moins que proportionnelle de sa demande en N. Il n'est donc pas légitime d'utiliser une constante fixe de 3 kg / 100 kg de grain pour estimer la demande en N de la culture qu'il conviendrait de satisfaire.

Ainsi on voit que l'application d'un bilan prévisionnel, ignorant la co-régulation de l'absorption de N par la croissance de la plante, engendre d'une part une sous-estimation du poste « fourniture de N par le sol » (N_s dans la Figure 1) et une surestimation de la demande en N de la plante. Cela conduit à une surestimation des doses optimales d'engrais recommandées, qui sont d'autant plus importantes que les rendements potentiels (Y_{max} sur la Figure 1) sont élevés. La sur-fertilisation générale observée par Ravier *et al.* (2016) n'est donc pas due seulement à des « prises d'assurance » excessives des agriculteurs qui maximiseraient leurs rendements objectifs afin d'éviter le risque d'une sous-fertilisation, mais aussi, de manière plus fondamentale, à la non prise en compte des mécanismes d'auto-régulation de l'absorption de l'azote par les plantes par une méthode purement additive comme celle du bilan prévisionnel.

Devienne-Barret *et al.* (2000) ont utilisé le formalisme de l'Équation (2) en le couplant à celui de l'équation de Michaelis-Menten, qui relie la concentration en N du milieu à la vitesse d'absorption N de la plante. Ces auteurs ont ainsi montré qu'en intégrant ce couplage entre la vitesse de croissance de la plante et la vitesse de prélèvement d'azote, on pouvait bien rendre compte de la dynamique de nutrition azotée, pour des cultures de blé, dans une large gamme de conditions.

Un certain nombre de résultats agronomiques confirment cette interdépendance entre l'offre du sol et la demande en N de la plante. Dès les années 1980, l'utilisation du marquage isotopique ^{15}N des engrais azotés avait montré aux agronomes que les coefficients réels d'utilisation des engrais (*CRU*) étaient toujours inférieurs aux coefficients apparents (*CAU*) (Machet *et al.*, 1987), ce qui indiquait déjà clairement qu'il n'y avait pas additivité entre les apports de N par l'engrais et la fourniture de N par le sol (Jenkinson *et al.*, 1985). La revue récente de Recous *et al.* (2019) explique bien que, en réalité, la fourniture de N par le sol ne peut pas s'assimiler à un stock de N disponible pour la plante du fait du renouvellement constant minéralisation-immobilisation par la bio-

masse microbienne du sol (concept de N turn-over, en anglais). Ainsi une croissance plus rapide de la plante la rend plus apte à intercepter et détourner à son profit les flux de N minéral résultant de ce renouvellement. Il s'agit maintenant d'analyser par quels mécanismes physiologiques la plante est capable de modifier sa capacité d'absorption de N minéral du sol en fonction de sa propre demande.

2. Les interactions plantes-micro-organismes du sol déterminent la disponibilité de l'azote du sol pour les racines

Les organismes vivants du sol influencent la disponibilité minérale pour les racines des plantes. Ces communautés d'organismes, telles que le microbiote (Deveau et Martin, 2016) et la micro- et macro-faune, établissent de multiples compétitions trophiques entre elles. En conséquence, la composition de ces communautés est modifiée, entraînant la modification de la disponibilité des nutriments pour les plantes. Ces événements se produisent dans une zone particulière du sol, la rhizosphère, qui est formée et influencée par les racines et les micro-organismes associés. Ces équilibres déterminent la disponibilité des éléments minéraux de la rhizosphère, qui, dans une boucle rétroactive, font évoluer les équilibres trophiques des sols (Briat *et al*., 2020) (Figure 4).
Une partie notable du carbone fixé par les feuilles, par la photosynthèse, est secrétée par les racines dans la rhizosphère sous forme de molécules organiques. Ces exsudats racinaires représentent entre 5 à 30 % des produits de la photosynthèse, soit entre 1 et 3 tonnes de C par hectare et par an. Par exemple, on estime qu'un hectare de maïs produisant 18 tonnes de matière sèche aérienne allouera 7 tonnes de C aux racines, dont 2,3 tonnes seront excrétées dans la rhizosphère (Waligora, 2014).

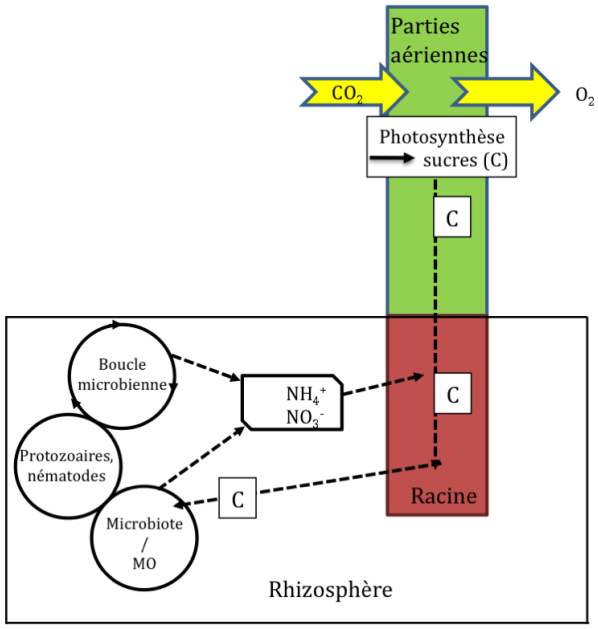


Figure 4. Le carbone du gaz carbonique (CO_2) de l'atmosphère est incorporé dans des molécules organiques (saccharides) via la photosynthèse qui se déroule dans les feuilles des plantes. Une partie de ce carbone est transloquée vers les racines et sécrétée (exsudats) dans l'interface sol-racine (rhizosphère). Ce carbone organique sert de nutriment aux microbiotes du sol, dont les communautés participent à la minéralisation de l'azote organique contenu dans la matière organique du sol (MO) ; cette dernière, en retour, peut être absorbée par les plantes. Ce cycle C/N est fondé sur des équilibres dynamiques qui reposent sur des interactions/ compétitions trophiques entre les communautés des organismes du sol entre elles et avec les racines des plantes. À cette interaction directe entre les plantes et le microbiome s'ajoute la fourniture indirecte d'azote minéral aux plantes due à la « boucle microbienne » qui résulte de la consommation des organismes du microbiome par des protozoaires et des nématodes (Briat et al., *2020).*

La grande variabilité de ces chiffres s'explique par le fait que de nombreux éléments liés au sol, à l'environnement, et aussi à la nature même de la plante, modulent les différentes proportions de C allouées aux parties aériennes, aux racines, et exsudées dans la rhizosphère. Les plantes pérennes, par exemple, investissent beaucoup plus dans leur système racinaire que les plantes annuelles et y consacrent donc plus de C. L'environnement joue également un rôle déterminant. En cas de stress hydrique, de compaction ou de carence nutritionnelle, les plantes dépensent plus d'énergie dans leurs racines et y allouent donc plus de C (Waligora, 2014).

Ces exsudats nourrissent une importante communauté microbienne à l'interface sol-racine : le microbiote racinaire. Celui-ci contient des micro-organismes bénéfiques, qui aident les végétaux dans leur acquisition de l'eau et des minéraux. Notamment les bactéries du microbiote et les champignons des mycorhizes sont impliqués dans des processus de minéralisation de N organique (contenu dans la matière organique du sol) en N minéral (ammonium et nitrate), qui sera *in fine* absorbé par les plantes (Figure 4).

Les plantes ont donc la capacité de changer leur environnement racinaire et, par conséquent, de modifier leur microbiome (Briat et Lemaire, 2021). Indépendamment des interactions trophiques directes entre plantes et organismes du sol, des interactions indirectes existent. Par exemple, des protozoaires et des nématodes se nourrissent des bactéries et du mycélium des mycorhizes, et rejettent ainsi du N minéral dans le sol, absorbable par les racines (Trap *et al.*, 2016). Ce mécanisme connu sous le nom de « boucle microbienne » aboutit à la modification de la composition des communautés microbiennes et des flux de nutriments minéraux du sol. Ces interactions entre les protozoaires, les mycorhizes arbusculaires et les racines conduisent à une augmentation de la biomasse et à l'accumulation d'azote dans les plantes (Plassard *et al.,* 2015 ; Briat *et al.*, 2020) (Figure 4).

Les plantes sont donc en compétition avec les micro-organismes du sol pour utiliser le N minéral qu'ils produisent à partir de la matière organique, mais en synergie avec eux en leur fournissant du C par les exsudats racinaires dérivant de la photosynthèse. Les plantes pilotent ainsi à leur profit, au moins en partie, le renouvellement minéralisation-réorganisation de l'azote.

3. La co-régulation de l'absorption de N par l'offre dans le sol et par la croissance de la plante

La capacité des plantes à ajuster leur prélèvement racinaire de N aux besoins nutritionnels induits par la croissance est attestée par deux types d'observations : (1) à régime d'alimentation constant en N, les variations de croissance induisent des variations similaires de la vitesse d'absorption de nitrate (Imsande et Touraine, 1994), et (2) des plantes soumises à des régimes d'alimentation en N très différents sont capables de maintenir une même vitesse d'absorption de nitrate. Clément *et al.* (1978) ont spectaculairement établi ce dernier point en montrant qu'une diminution d'un facteur 1 000 de la concentration en nitrate dans la solution nutritive fournie à des plantes de ray-grass (et renouvelée en permanence) n'entraînait à terme qu'une diminution de moins de 20 % de l'absorption totale de N et de la croissance. Cela illustre clairement que la prise en compte de la disponibilité externe en N (l'offre du sol) ne permet pas, à elle seule, de prédire quel sera le prélèvement de ce N par les plantes. Même si l'activité instantanée des systèmes d'absorption de N dépend fortement de sa concentration externe (suivant une cinétique comparable à celle des enzymes, telle que décrite par le formalisme de Michaelis-

Menten), les plantes modulent l'efficacité de ces systèmes pour compenser les variations de concentration externe et maintenir la vitesse d'absorption au niveau requis pour alimenter la croissance.

Les processus qui permettent cette modulation commencent à être bien connus, y compris au niveau le plus fin des voies moléculaires de signalisation (Nacry *et al.*, 2013 ; Vidal *et al.*, 2020). De manière schématique, ils correspondent à trois types de mécanismes de régulation, qui agissent aussi bien au niveau physiologique (abondance et activité des systèmes protéiques d'absorption racinaire de N) qu'au niveau développemental (taille et architecture du système racinaire). Le premier mécanisme de régulation correspond à un contrôle systémique exercé par des signaux spécifiques du statut nutritionnel en N de la plante entière. Ce contrôle vise à stimuler l'absorption de N lorsque la plante est en situation de carence en N, ou au contraire à la freiner en situation de satiété. Le second mécanisme correspond aussi à un contrôle systémique, mais cette fois-ci par des signaux induits par l'activité photosynthétique des parties aériennes. Ce contrôle assure la coordination entre fixation de C par les parties aériennes et prélèvement de N par les racines. Enfin le troisième mécanisme est celui de perception du nitrate lui-même, qui permet aux racines de déterminer où et à quelle concentration il est présent dans le sol. Les deux premiers mécanismes assurent le pilotage de l'absorption de N par la croissance alors que le troisième assure ce pilotage en fonction de l'offre du sol. C'est parce que les plantes intègrent en permanence la mise en œuvre de ces trois types de mécanismes qu'a émergé le concept de co-régulation de l'absorption de N par l'offre du sol et la croissance de la plante.

Le cadre conceptuel décrit ci-dessus est générique dans la mesure où les trois types de régulation ont été observés chez toutes les espèces étudiées. Néanmoins, c'est chez la

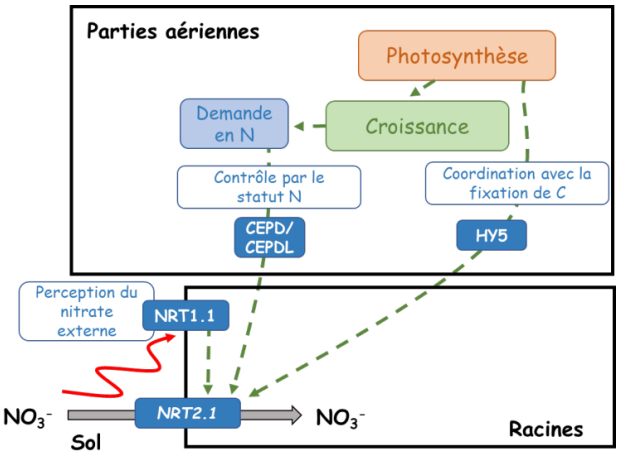


Figure 5. Mécanismes moléculaires assurant la régulation de l'absorption racinaire de nitrate chez Arabidopsis thaliana. *La disponibilité externe du nitrate est perçue par le transporteur-senseur NRT1.1. La signalisation feuilles-racines de la demande en N est assurée par les polypeptides mobiles CEPD et CEPDL. La signalisation feuilles-racines de l'activité photosynthétique met en jeu le polypeptide mobile HY5. Les polypeptides NRT1.1, CEPD, CEPDL et HY5 sont des régulateurs positifs de NRT2.1, qui est une composante majeure du système d'absorption racinaire du nitrate (Fileur* et al.*, 2001).*

plante modèle *Arabidopsis thaliana* que la connaissance des mécanismes physio-logiques et moléculaires impliqués est la plus avancée. En guise d'illustration, les paragraphes suivants et la Figure 5 résument l'état de cette connaissance pour le contrôle du transporteur racinaire de nitrate NRT2.1, qui constitue une composante majeure du système protéique d'absorption de nitrate chez *Arabidopsis* (Filleur *et al.*, 2001).

Le contrôle systémique de NRT2.1 par le statut N de la plante entière fait appel à un mécanisme de signalisation à longue distance (racines-feuilles et feuilles-racines), médiée par des peptides et des

polypeptides induits par la carence en N au niveau des différents organes (Ohkubo *et al.*, 2017). Parmi ces polypeptides, trois glutarédoxines (CEPD1, CEPD2 et CEPDL) constituent les signaux systémiques transportés des feuilles vers les racines pour réguler l'expression et l'activité de NRT2.1 (Ota *et al.*, 2020). Ce module de régulation polypeptidique intègre donc le statut nutritionnel des différents organes, et assure la transmission de ces informations aux racines pour activer NRT2.1 et ainsi compenser une carence en N subie par la plante.

Le contrôle systémique de l'absorption racinaire de nitrate par la photosynthèse implique vraisemblablement une composante énergétique, associée à la métabolisation, dans les racines, des sucres produits par les parties aériennes. Cependant il est maintenant acquis qu'il implique également une ou plusieurs composantes de signalisation, activées par la lumière et les sucres (Sakuraba et Yanagisawa, 2018). Dans ce cas, également, le mécanisme de signalisation met en jeu le transport des feuilles vers les racines d'un polypeptide-signal, qui correspond au facteur de transcription HY5. La synthèse de HY5 dans les feuilles est stimulée par la lumière, et le signal agit dans les racines en induisant l'expression de gènes de la nutrition minérale, notamment NRT2.1 (Chen *et al.*, 2016).

En parallèle, la métabolisation des sucres dans les racines active une voie de signalisation au niveau du cycle des pentoses-phosphates, dont le détail moléculaire est encore inconnu, mais qui aboutit également à l'induction de NRT2.1 (Lejay *et al.*, 2008).

Ces mécanismes font que l'expression et l'activité de NRT2.1 dans les racines suivent fidèlement les variations de la photosynthèse, et permettent d'expliquer que toute augmentation de la fixation de C dans les parties aériennes entraîne, dans les heures qui suivent, une augmentation équivalente du prélèvement de nitrate par les racines (Gastal et Saugier, 1989).

Le troisième contrôle, lié à la perception du nitrate en tant que molécule-signal, est de nature différente des deux premiers, car il n'a pas de composante nécessairement systémique et agit surtout localement. Cette perception du nitrate, notamment celui qui est présent dans le milieu extérieur, est assurée par des capteurs spécifiques, dont le mieux connu est NRT1.1 (Bouguyon *et al.*, 2015). NRT1.1 a en fait une double activité : il est un transporteur racinaire assurant une partie de l'absorption de nitrate, mais il joue également un rôle crucial de régulation, en activant des voies de signalisation dans les cellules racinaires, en réaction à la présence du nitrate à l'extérieur de ces cellules. Or l'activation locale de ces voies de signalisation est indispensable à l'action des deux autres mécanismes de régulation. Ainsi la stimulation de NRT2.1 par les signalisations systémiques N et C ne se produit que dans des racines au contact du nitrate externe. Il s'agit d'un mécanisme important d'adaptation à l'hétérogénéité spatiale de disponibilité du nitrate dans le sol, qui assure que la stimulation des capacités d'absorption racinaire de nitrate en réponse à une carence en N ou à une augmentation de la photosynthèse ne se fera que là où le nitrate est effectivement présent dans le sol.

Bien que surtout détaillés chez *Arabidopsis thaliana*, les mécanismes de signalisation décrits précédemment existent chez les autres espèces. Par exemple, le module de régulation impliquant les CEPD/CEPDL a aussi été décrit chez les légumineuses (Taleski *et al.*, 2018), et la signalisation nitrate dépendante de NRT1.1 est active chez le riz *Oryza sativa*, où NRT1.1 est un déterminant majeur de l'efficience de l'utilisation de l'azote au champ (Wang *et al.*, 2020).

Ainsi une avancée majeure des dix dernières années a été la découverte que la co-

régulation de l'absorption racinaire de N par la croissance de la plante et l'offre du sol repose sur l'action de protéines de signalisation, qui véhiculent (parfois à longue distance) les informations sur le statut N de la plante, son activité photosynthétique (les déterminants de la croissance) et la richesse du milieu en nitrate (l'offre du sol). C'est l'intégration de ces informations qui permet à la plante de prélever, là où il est le plus abondant, le N dont elle a besoin pour entretenir sa croissance.

4. Les courbes de dilution de N : un outil de diagnostic pour piloter la nutrition N des cultures

Les mécanismes moléculaires de régulation de l'absorption d'azote par les plantes tels que décrits précédemment permettent de considérer l'équation (1) comme la résultante de l'auto-ajustement du prélèvement d'azote d'une culture en fonction de sa propre demande et de la disponibilité de N dans le sol.
L'équation (1) peut être transformée pour exprimer la diminution de la teneur en N de la plante (*%N*) au cours de sa croissance :

$$\%N = \frac{a_f}{10} MS^{-b} \quad (3)$$

Le coefficient 1/10 permet d'exprimer *%N* en g N/100 g de biomasse alors que *MS* est exprimée en t/ha. Dans ce cas, a_f/10 représente la teneur en N de la plante lorsque la biomasse de la culture est de 1 t/ha. Le coefficient *-b* représente la diminution de la teneur en N de la plante lorsque la biomasse augmente : c'est le phénomène de dilution.
Comme le montre la Figure 6, il est alors possible de déterminer la teneur en N critique de la plante correspondant à la teneur en N minimum (*%N*) nécessaire pour obtenir la biomasse maximum et de définir ainsi une courbe de dilution critique pour une espèce

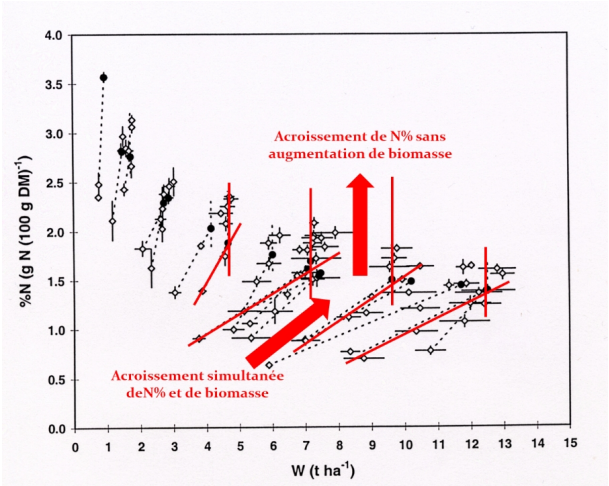


Figure 6. Détermination de la teneur en N critique d'une culture au cours de sa croissance. La valeur de $\%N_c$ *est déterminée par l'intersection (points noirs) entre la droite simulant la réponse* W = f(%N) *et la verticale représentant la valeur maximale de* W *(*Wmax*) lorsque l'azote n'est plus limitant. La diminution de* $\%N_c$ *avec l'augmentation de* W *permet alors de déterminer la courbe de dilution critique de N pour le maïs (Plénet et Lemaire, 1999).*

donnée :

$$\%N_c = \frac{a_c}{10} MS - b \quad (4)$$

De nombreux travaux ont permis de déterminer cette courbe critique pour un grand nombre d'espèces : graminées fourragères (Lemaire et Salette, 1984a ; 1984b), luzerne (Lemaire *et al.*, 1986), blé *Triticum aestivum* (Justes *et al.*, 1994), maïs *Zea mais* L. (Plénet et Lemaire, 2000), colza *Brassica napus* (Colnene *et al.*, 1998), tournesol *Helianthus annuus* (Debaecke, 2012), entre autres. Une méthode d'analyse bayesienne des données expérimentales a été mise au point récemment pour déterminer l'incertitude concernant l'estimation des paramètres a_c et *b,* permettant ainsi de faire des analyses des

interactions génotype-milieu de plus large ampleur (Makowski *et al*., 2020 ; Ciampitti *et al.*, 2021).

Lemaire et Gastal (1997), puis Lemaire *et al*. (2008) ont créé un corpus théorique justifiant le choix d'une formulation allométrique de la courbe de dilution critique. Il apparaît que deux processus complémentaires sont à la base de cette dilution de N :

(1) Une relation d'allométrie entre le compartiment métabolique MS_m de la plante (tissus impliqués dans la croissance : parenchymes photosynthétiques et tissus méristématiques) ayant une teneur en N ($\%N_m$) élevée, et le compartiment structural $(MS)_s$ (tissus de soutien et vaisseaux conducteurs impliqués dans l'architecture de la plante) ayant une teneur faible en N ($\%N_s$) conduisant à une diminution du rapport MS_m / MS_s lorsque la plante augmente de taille et donc de masse [$MS = MS_m + MS_s$] selon le modèle de Caloin et Yu (1984).

(2) Une atténuation de la teneur en N des feuilles ($\%N_m$) au sein du couvert végétal en relation avec le profil d'extinction de la lumière au fur et à mesure du développement du couvert végétal et, donc, de l'augmentation de biomasse de la culture conformément aux travaux de Hirose et Werger (1987), de Charles-Edward *et al.* (1987) et de Lemaire *et al.* (1991). Cet effet s'ajoute à un effet ontogénétique lié à l'âge des feuilles, et est réversible si l'on remet les feuilles à la lumière.

Ainsi la courbe de dilution critique, telle qu'exprimée dans l'équation (4), est la traduction des propriétés émergentes du couvert végétal. Celles-ci résultent des mécanismes physiologiques sous-jacents. Ceux-ci s'exercent au niveau moléculaire (voir paragraphe précédent) pour ajuster la nutrition azotée à la nutrition carbonée de chaque plante et, donc, à sa propre capacité de croissance. Cette courbe traduit donc à la fois les mécanismes de régulation de l'absorption de N par les plantes, aussi bien que les mécanismes de répartition au sein de la plante et entre les plantes au sein d'un même couvert végétal en relation avec la répartition de la lumière.

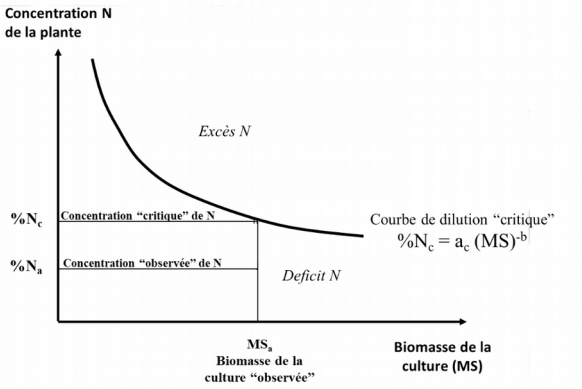


*Figure 7. Détermination de l'indice de nutrition N d'une culture (*INN*) comme le rapport entre la teneur en N de la plante (*$\%N_{act}$*) dans une culture ayant une biomasse donnée (*MS_{act}*) et la teneur critique en N (*$\%N_c$*) correspondant à cette même biomasse telle que calculée par la courbe de dilution N critique (*$INN = \%N_{act} / \%N_c$*). Ainsi une valeur de* INN *> 1 indique une nutrition N excessive tandis qu'une valeur INN < 1 indique une déficience en N (Lemaire* et al.*, 2008).*

Cette courbe critique représente donc en réalité l'état nutritionnel en N optimal de la population de plantes individuelles permettant de maximiser la croissance en biomasse de la culture. À ce titre, cette courbe peut servir de référence pour diagnostiquer les situations où cet état de nutrition N serait limitant de la croissance de la culture, ou, au contraire, serait non limitant, voire excessif. De plus, du fait de la prise en compte des mécanismes emboîtés du tissu, de l'organe, de la plante individuelle jusqu'à la population de plantes au sein du couvert végétal, il est possible d'appliquer ce diagnostic aussi bien à l'échelle de la plante moyenne au sein d'une culture monospécifique qu'à celui des composantes génotypiques d'une population

plurispécifique ou pluri-variétale prenant en compte les relations hiérarchiques de compétition pour la lumière (Louarn *et al.*, 2015).

Ainsi, en se référant à la courbe de dilution critique déterminée pour l'espèce considérée, il est possible, à chaque instant, pour une culture donnée, de déterminer son statut de nutrition N en calculant un indice de nutrition N (*INN*) par le rapport entre la teneur en N de la plante ($\%N_{act}$) déterminée sur la culture ayant une biomasse MS_{act} et la teneur critique correspondante $\%N_c$ conformément au schéma de la Figure 7.

Il devient donc possible de suivre l'état de nutrition azotée d'une culture en mesurant l'évolution de son *INN* tout au long de son développement, afin d'en déduire à la fois la localisation temporelle des périodes de déficit de nutrition azotée de la culture durant son cycle de développement, leur durée et leur intensité et donc d'interpréter de manière plus dynamique leurs conséquences sur l'élaboration des composantes du rendement et la qualité des récoltes.

La croissance en biomasse aérienne est, par construction, directement liée à la valeur de l'*INN*. Ainsi, sur les espèces fourragères pérennes, une relation non linéaire a été observée, avec un plateau de production obtenu pour un *INN* de 1,0 (Bélanger *et al.*, 1992).

Lorsque seule une partie des organes aériens est récoltée, ce n'est pas nécessairement un *INN* de 1,0 à la récolte qui conduit au rendement maximal. Dans certains cas, un *INN* inférieur à 1,0 est suffisant pour obtenir le rendement maximal du compartiment récolté (cas de compétition entre la croissance végétative et celle des organes reproducteurs). Dans d'autres cas, un *INN* proche de 1,0 n'est nécessaire que sur certaines phases du cycle de culture.

Comme le montre la Figure 8, la valeur de l'*INN* varie au cours du cycle (INN_i) en fonction des fluctuations de la disponibilité en N dans le sol. Une estimation instantanée de

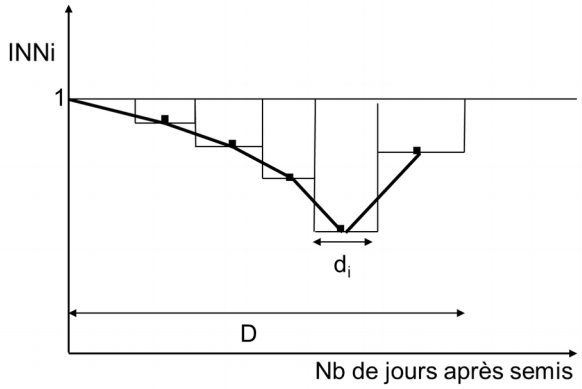


*Figure 8. Intégration de l'état de nutrition azoté d'une culture (*INNint*) par la moyenne pondérée des INN instantanés (*INNi*) mesurés au cours de son cycle de développement pour une durée D en nombres de jours (Lemaire* et al.*, 2008).*

l'*INN* ne peut donc pas rendre compte, à elle seule, d'un état de nutrition moyen de la culture tout au long de son cycle cultural. Il est cependant possible de déterminer une valeur intégrée de l'*INN* (INN_{int}) reflétant l'état de nutrition moyen d'une culture au cours d'une période donnée de son cycle. Ainsi, comme l'ont proposé Justes *et al.* (1994), pour le blé, et Plénet et Lemaire (1999) pour le maïs, il est possible de relier directement l'état de nutrition N d'une culture (INN_{int}) durant sa croissance végétative, de la levée jusqu'à la floraison, avec l'élaboration des composantes du rendement : le nombre d'épis et de grain par m^2 et le poids de 1 000 grains.

De ce fait, il a été montré, pour le blé, que l'atteinte d'un INN_i de 1 à la floraison était nécessaire pour atteindre un nombre de grains qui soit non limitant du rendement à la récolte, mais que des périodes précoces de déficience modérée en N, en début de cycle végétatif de la culture, pouvaient être tolérées pourvu que ce déficit de nutrition N soit corrigé avant la floraison (Jeuffroy et Bouchard, 1999 ; Ravier *et al.*, 2017). Pour le

maïs, le rendement maximum en grains n'est obtenu avec certitude que lorsqu'une nutrition légèrement excédentaire en N (INN_i > 1,15) a été atteinte à la floraison, permettant à la culture d'avoir des réserves azotées suffisantes, satisfaisant ainsi la demande en N des grains en fin de cycle (Plénet et Lemaire, 1999).

Les bases théoriques sur lesquelles les courbes critiques de dilution N sont fondées ne sont réellement valables que pour un peuplement végétal en croissance végétative c'est-à-dire lorsque l'accumulation de biomasse et d'azote s'effectue par l'expansion des organes végétatifs, feuilles et tiges des plantes. Lorsqu'il y a croissance d'organes de réserves particuliers, tels les grains (cas des céréales) ou les tubercules (cas de la pomme de terre), impliquant des transferts de N et de biomasse à partir des organes végétatifs, le modèle de dilution N tel qu'il a été décrit devient insuffisant. Cependant le même concept d'allométrie entre accumulation de N et accumulation de biomasse peut être utilisé à l'échelle des organes récoltés. Il s'agit alors de décrire la dynamique d'accumulation de N dans ces organes en fonction de leur propre capacité de croissance. La dynamique de croissance de ces organes devient le moteur de l'accumulation de N dont la disponibilité est alors déterminée par (1) le recyclage des formes de N déjà présentes dans la plante ; et (2) la fourniture de N par l'absorption racinaire post-floraison. Dans ce cas, des courbes de dilution N critique peuvent être établies à l'échelle des épis ou des grains comme pour le blé et le maïs (Zhao *et al.*, 2020) ou à l'échelle des tubercules comme pour la pomme de terre (Giletto *et al.*, 2020). Il devient alors possible, en utilisant ces courbes, de formuler un diagnostic sur l'état de nutrition de la culture en phase tardive en calculant un *INN* « épis » ou « grain » ou bien un *INN* « tubercule » renseignant sur les conditions de nutrition N dans lesquelles ces phases de remplissage se sont déroulées. Cet *INN* « grain ou tubercule » permet, en outre, d'interpréter des variations de qualité (teneurs en protéines) des organes récoltés, en complément des variations des rendements.

En vue de simplifier la mesure sur le terrain, il a été montré que l'*INN* d'un peuplement végétal pouvait être évalué indirectement à partir de la mesure de la teneur en N des feuilles les plus éclairées du haut du couvert végétal (Farruggia *et al.*, 2004 ; Ziadi *et al.*, 2009 ; Gastal *et al.*, 2015). Il existe, en effet, une très forte corrélation entre l'*INN* du couvert et la teneur en N des feuilles du sommet de la végétation. La mesure de cette valeur permet, ainsi, de s'affranchir de la mesure de biomasse nécessaire au calcul de l'*INN*, qui est la mesure la plus contraignante à mettre en œuvre sur le terrain. En effet, restant à la lumière et étant elles-mêmes portées par les tissus de soutien des tiges, les feuilles du haut du couvert ne sont pas soumises au principe de dilution de N qui s'applique à l'ensemble de la biomasse aérienne. Ce principe ouvre la porte aux méthodes indirectes d'évaluation de l'*INN* par réflectance (voir plus loin).

5. Vers une analyse plus fonctionnelle de l'efficacité d'utilisation de l'azote dans les cultures

Comprendre le déterminisme de l'efficacité d'utilisation de N est un objectif pour améliorer la stratégie de fertilisation, mais aussi pour tirer parti de la variabilité génétique et améliorer l'efficacité des variétés. L'efficience d'utilisation de l'azote d'une culture (*NUE*) est définie comme la quantité de matière végétale produite par unité de N disponible dans le sol.

L'efficience d'utilisation de l'azote (*EUA*) est le supplément de rendement (ΔY) obtenu sur une culture par unité de supplément d'azote apporté par fertilisation (ΔN_f) :

$$EUA = \frac{\Delta Y}{\Delta N_f} \quad (5)$$

Le terme *EUA* peut être décomposé en :
(1) Une efficience de prélèvement de l'azote par la culture (*EPA*), qui représente l'augmentation de prélèvement d'azote de la culture par unité d'azote apporté par fertilisation :

$$EPA = \frac{\Delta N_{pr}}{\Delta N_f} \quad (6)$$

(2) Une efficience de transformation de l'azote prélevé par la culture en biomasse (*ETA*) qui représente l'augmentation de biomasse de la culture par unité d'azote prélevé supplémentaire :

$$ETA = \frac{\Delta MS}{\Delta N_{pr}} \quad (7)$$

(3) Un indice de récolte *IR,* qui mesure le supplément de rendement en grain par unité de biomasse supplémentaire de la culture :

$$IR = \frac{\Delta Y}{\Delta MS} \quad (8)$$

Ainsi :

$$EUA = \frac{\Delta N_{pr}}{\Delta N_f} . \frac{\Delta MS}{\Delta N_{pr}} . \frac{\Delta Y}{\Delta MS} \quad (9)$$

Les recherches des deux dernières décennies ont permis de montrer que certaines variétés modernes de blé ont une meilleure efficience d'absorption de N (Ortiz-Monasterio *et al*., 1997), essentiellement en raison de leur plus grand potentiel de croissance, qui se traduit par un déplacement parallèle aux courbes de quantité de N absorbé en fonction de la biomasse produite (Figure 3).
Indépendamment de cet effet lié au potentiel de croissance, des différences intrinsèques d'efficience d'absorption de N, c'est-à-dire des différences d'absorption à même biomasse produite, ont pu être observées pour le sorgho, comparativement au maïs (Lemaire *et al*., 1996), et pour le dactyle, comparativement à la fétuque élevée (Lemaire et Meynard, 1997). Dans les deux cas, l'espèce la plus efficace avait la capacité à absorber plus de N dans les milieux à faible disponibilité en N dans le sol, comparativement à l'espèce moins efficiente, tandis que les deux espèces absorbaient une quantité équivalente de N dans les milieux à forte disponibilité. Une variabilité intra-spécifique sur l'efficience d'absorption de N a notamment été mise en évidence chez le riz (Singh *et al.*, 1998) et chez le blé (Le Gouis *et al.*, 2000 ; Laperche *et al.*, 2007).
La variabilité génétique liée à l'efficience de transformation (*ETA*) semble limitée parmi les espèces cultivées ; du moins il ne semble pas y en avoir d'exemple bien documenté dans la littérature. Il est important de noter ici que, compte tenu du phénomène de dilution de N, plus la biomasse produite est importante, plus elle se réalise avec une quantité de N réduite, ce qui conduit automatiquement à une augmentation de l'efficience de transformation de N. Ainsi une plante ayant une biomasse supérieure aura une efficience de transformation de N plus grande qu'une plante ayant une plus faible biomasse. Il s'ensuit que les comparaisons entre espèces et variétés, en termes d'efficience de N, doivent se faire à biomasse équivalente pour avoir un sens (Lemaire et Ciampitti, 2020).
Enfin l'indice de récolte, exprimé en termes de quantité de N dans les grains récoltés par masse de grains, montre, tout comme l'efficience de prélèvement de N (*EPA*), une variabilité génétique importante. Une telle variabilité de l'indice de récolte a été montrée notamment chez le maïs (Bertin et Gallais, 2000 ; Ciampitti et Vyn, 2012) et chez le blé (Desai et Bhatia, 1978 ; Charmet *et al*., 2005). Toutefois, compte tenu du phénomène de la dilution de N, toute augmentation du potentiel de croissance d'une espèce implique une diminution de la concentration en N dans la plante. Cela induit automatiquement une diminution de la qualité des récoltes, que celle-ci concerne la plante entière (fourrage) ou les grains (teneurs en protéines).

6. Vers un meilleur compromis entre production et qualité de l'environnement ?

Le diagnostic de nutrition N d'une culture par la détermination de son *INN* à tout moment de son cycle cultural doit permettre à l'agriculteur un contrôle spatio-temporel assez précis de la disponibilité de N dans ses sols pour ses cultures et par là de celle des formes réactives de N, NO_3^- et NH_4^+ dont la circulation engendre les émissions vers l'atmosphère et vers l'hydrosphère, générant les pollutions de l'environnement.

Sur la Figure 9, on voit que le rendement maximum de la culture est atteint lorsque l'*INN* est maintenu proche de 1, mais que l'accumulation des formes actives de N dans le sol augmente très rapidement lorsque l'*INN* dépasse 1, engendrant des risques environnementaux importants. Une augmentation du risque environnemental reste faible tant que la disponibilité de N sous forme nitrate n'aboutit pas à de fortes accumulations (courbe rouge de la Figure 9).

En revanche, le risque augmente rapidement au fur et à mesure que cette forme de N augmente, et il devient considérable dès que la disponibilité de N pour la culture dépasse sa demande. La quantification expérimentale de cette courbe est quasiment impossible à établir, du fait de l'extrême mobilité de cette forme de N qui est soit (1) rapidement lixiviée, soit (2) dénitrifiée avec émission de N_2 et N_2O, soit (3) réorganisée par le microbiome du sol et réincorporée au renouvellement de N du sol, susceptible d'être reminéralisé ultérieurement.

Le seul fait que les coefficients apparents d'utilisation des engrais azoté (*CAU*) soient de l'ordre de 0,6-0,8 sur la plupart des cultures montre bien que, pour satisfaire la demande en N de la culture, il faut incorporer au sol des surplus de N non utilisés par les plantes. Même si les reliquats d'azote sous forme nitrate après la récolte restent faibles, rien n'indique que des pertes par lixiviation ou par dénitrification ne se soient pas déjà produites

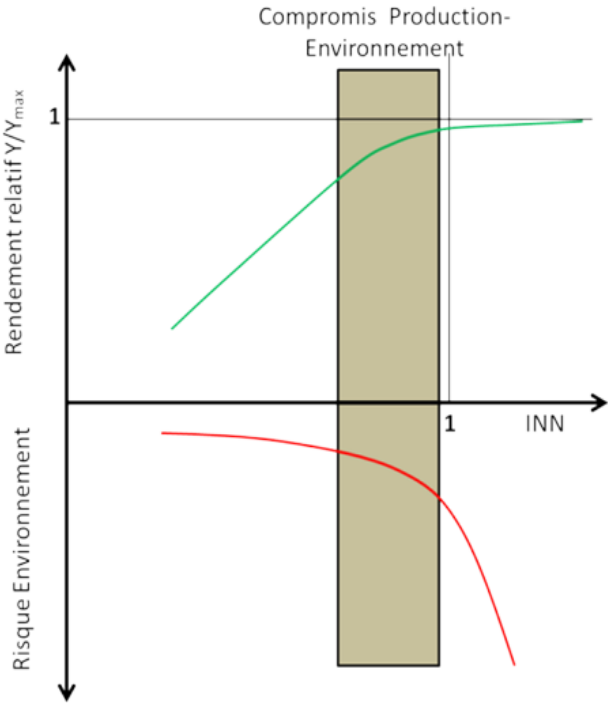


*Figure 9. Représentation de la réponse de la culture à l'état nutritionnel azoté de la culture (*INN*) qui devient un invariant. L'*INN *obtenu par une culture est un indicateur non seulement de la capacité qu'a la culture de satisfaire son besoin en N, mais aussi de la disponibilité globale de N à circuler entre les différentes composantes du système sol – plante – microbes, et, donc, des risques environnementaux afférents. La courbe rouge est une estimation du risque environnemental lié au niveau de disponibilité et donc de « circulation » de N sous forme minérale dans le milieu. Elle est seulement indicative et sous l'entière responsabilité des auteurs. Le diagnostic* INN *de la culture est donc aussi un diagnostic de risque environnemental qui permet de mettre en balance les deux termes du compromis production-environnement. La zone en gris correspond au compromis entre l'objectif de production et l'objectif de protection de l'environnement.*

en cours de culture, ni que des reliquats non apparents sous forme de nitrate à la récolte puissent ultérieurement réapparaître dans le sol sous cette forme et donner lieu à des risques environnementaux potentiels accrus. C'est bien la limite d'une approche de type bilan, et c'est la raison pour laquelle la courbe des risques environnementaux que nous avons tracée augmente bien avant que le niveau de nutrition N de la plante soit optimum (*NNI* = 1).

Ces surplus sont donc eux-mêmes des sources potentielles de risques environnementaux accrus. La gestion de ces risques accrus doit donc se réaliser sur l'ensemble du système de culture (assolements et rotations), afin d'éviter que, de risques seulement potentiels, ils deviennent effectivement réels. La détermination de l'*INN,* sur une culture donnée ou sur un ensemble de parcelles cultivées au sein d'un territoire, fournit donc une métrique commune permettant de raisonner et de piloter le compromis entre objectif de production et objectif de qualité environnementale.

Sur un territoire vulnérable vis-à-vis de la qualité des eaux, un maintien de l'*INN* des cultures inférieure à 0,8 peut être un objectif alors qu'il pourrait être maintenu proche de 1,0 dans un autre contexte. Le diagnostic *INN* peut alors avoir deux fonctions complémentaires : (1) comme outil de décision de l'agriculteur pour le pilotage de la fertilisation N de chacune de ses parcelles ; (2) comme outil de contrôle et de surveillance à l'échelle territoriale, pour la gestion de la qualité des eaux par exemple. La possibilité de détermination de l'*INN* par télédétection ouvre la voie à des applications agronomiques assez vastes.

7. Quelles perspectives pour piloter et améliorer l'efficience de la fertilisation en azote ?

La méthode du bilan reste à ce jour une méthode largement pratiquée en France, grâce au logiciel qui a été adapté sur ce principe (Azofert *et al.*, 2007). Toutefois, comme indiqué plus haut, les courbes de dilution constituent l'outil conceptuel le plus adapté pour caractériser l'état de nutrition N d'une culture et quantifier les dynamiques d'état azoté permettant d'atteindre des objectifs de rendement et de préservation des milieux. Son utilisation concrète pour piloter la fertilisation N sur le terrain nécessite d'en dériver des outils plus directement opérationnels.

Les concepts de base s'appliquant à la co-régulation de l'absorption de N par la concentration de N minéral disponible dans le sol et par la capacité de croissance propre de la culture ont été élaborés à partir de l'étude des peuplements végétaux pérennes. Ils ont ensuite été vérifiés et appliqués à une large gamme d'espèces annuelles cultivées. Les bases physiologiques qui sous-tendent ces régulations ont maintenant été identifiées au niveau génétique, ce qui donne une assise incontestable à la nouvelle approche du diagnostic de nutrition azotée des cultures. Il reste à traduire ces concepts en outils opérationnels intégrables dans les modèles d'aide à la décision pour la fertilisation des différentes cultures.

Les outils opérationnels apparus à ce jour cherchent généralement à réduire la plage d'incertitudes liées au climat et à la fourniture en N du sol, importante au départ du cycle de la culture, en évaluant l'état de nutrition N en cours de cycle. Partant d'une fertilisation réduite en début de cycle, souvent suffisante durant cette phase, car les besoins des cultures sont alors faibles, les mesures d'état de nutrition azotée en cours de cycle permettent d'évaluer l'opportunité d'apports complémentaires, si besoin au vu de l'état de la culture et des objectifs de rendement en quantité et en qualité.

Plusieurs outils indicateurs de terrain permettant d'obtenir des approximations de

l'*INN* ont été évalués au cours des dernières années. Le chlorophylle-mètre est fondé sur le principe de l'estimation de la teneur en chlorophylles à partir de la mesure de l'absorbance de la feuille dans le rouge et le proche infra-rouge (Matsunaka *et al.*, 1997). La teneur en chlorophylles est elle-même corrélée à la teneur en N des feuilles (Piekelek et Fox, 1992). Toutefois cette corrélation est en partie variable, selon la structure et la composition des feuilles, de sorte qu'elle peut varier entre espèces et variétés, et doit être calée sur des variétés de référence (Ziadi *et al.,* 2010 ; Ravier *et al*., 2017). L'utilisation de différents types de capteurs de réflectance dans le visible et l'infra-rouge, notamment les caméras hyper-spectrales, s'est largement développée ces dernières années et va continuer à se développer dans l'avenir proche (approximations de *l'INN*-détection, télédétection). Il peut s'agir de capteurs embarqués sur des tracteurs, sur des drones ou dans des satellites. La résolution spectrale et, pour les satellites, la résolution au sol et la fréquence de passage, sont en constante amélioration. Ces différents types de capteurs, au sol ou déportés, devraient, à brève échéance, apporter des informations précieuses aux agriculteurs et au conseil agricole, pour suivre la dynamique d'état de nutrition N et ajuster plus précisément la fertilisation N en cours de culture, à l'instar par exemple de l'approche innovante proposée par Ravier *et al*. (2020), qui dépasse complètement l'approche du bilan prévisionnel. Il y a là un réel potentiel de développement technique et agronomique qui devrait permettre à terme de proposer de véritables outils de pilotage de la fertilisation azotée des cultures, tant au niveau spatial (où et combien apporter ?) qu'au niveau temporel (quand ?). La mise au point de ces outils, leur utilisation aux différentes échelles d'espace et de temps pour la gestion de la nutrition N et la fertilisation dans les systèmes de culture demanderait une note spécifique et ne peuvent pas être traités dans le cadre de cette note, qui avait comme ambition de poser les bases biologiques, physiologiques et agronomiques qui en permettront le développement.

Concernant l'efficience d'utilisation de N par les cultures, les relations de dilution ont permis d'analyser les sources de variabilité génétique sur un certain nombre d'espèces cultivées. Ces pistes génétiques avérées devraient être valorisées dans les prochaines années. C'est bien la combinaison des progrès génétiques et des progrès dans la gestion de la fertilisation N qui est à même de répondre aux défis actuels et futurs d'alimentation et de respect de l'environnement.

Le contexte actuel du changement climatique et l'impérieuse nécessité de réduire les impacts environnementaux des systèmes agricoles, tout en conservant leur capacité de production alimentaire, augmente encore la nécessité et l'urgence de changer de paradigme pour gérer la fertilisation des cultures.

Références

Bélanger G, Gastal F, Lemaire G. 1992. *Growth analysis of a tall fescue sward fertilised with different rates of nitrogen,* Crop Science, 6, 1371-1376.

Bélanger G, Richards JR, Milburn P, Walker D. 1998. *Influence of previous cropping practices on the response of spring wheat to applied N,* Canadian Journal of Plant Science, 78, 267-273.

Bélanger G, Walsh JR, Richards JE, Milburn PH, Ziadi N, 2001. *Predicting nitrogen fertilization requirements of potatoes in*

Atlantic Canada with soil nitrate determination, Canadian Journal of Soil Science, 81, 535-544.
Beman JM, Arrigo K, Matson PM. 2005. *Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean,* Nature, 434, 211–214.

Bertin P, Gallais A. 2000. *Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant maize inbred lines I. Agrophysiological results,* Maydica, 45(1), 53-66.

Boiffin J, Caneil J, Meynard JM, Sébillotte M. 1981. *Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse. I-Protocole et méthode d'étude d'un problème technique régional,* Agronomie, 1, 549-558.

Boiffin J, Meynard JM, Sébillotte M, Caneil J. 1982. E*laboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse. II-Influence des variations pédologiques ; conséquences pour la conduite de la culture,* Agronomie, 2, 417-428.

Bouguyon E, Brun F, Meynard D, Kubes M, Pervent M, Leran S, Lacombe B, Krouk G., Guiderdoni E, Zazimalovà E, Hoyerovà K, Nacry P, Gojon A. 2015. *Multiple mechanisms of nitrate sensing by* Arabidopsis *nitrate transceptor NRT1.1,* Nature Plants, 1, 15015.

Boussingault JB. 1855. *Recherches sur la végétation. De l'action du salpètre sur le développement des plantes,* Journal de Pharmacie et de Chimie, 3e série, 25, 122-131.

Bramley RGV, Lawes RA, Cook SE. 2013. *Spatially distributed experimentation*. In Oliver MA, Bishop T, Marchant B (eds) *Precision Agriculture for Sustainability and Environmental Protection,* Routledge, USA, 205–218. doi.org/10.4324/9780203128329.

Briat JF, Gojon A, Plassard C, Rouached H, Lemaire G. 2020. *Reappraisal of the central role of soil nutrient availability in nutrient management in light of recent advances in plant nutrition at crop and molecular levels,* European Journal of Agronomy, 116, 126069.

Briat JF, Lemaire G. 2021. *Nourrir les plantes en polluant moins ?*, Encyclopédie de l'environnement, https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/nourrir-plantes-polluant-moins/, dernier accès 2022-04-14.

Caloin M, Yu O. 1984. *Analysis of the time course of change in nitrogen content in* Dactylis glomerata *L. using a model of plant growth,* Annals of Botany, 54, 69-76.

Cassman KG, Dobermann A, Walters DT. 2002. *Agroecosystems, nitrogen-use efficiency and nitrogen management,* Ambio, 31 (2), 132–140.

Charles-Edwards DA, Stutzel H, Ferraris R, Beech DF. 1987. *An analysis of spatial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within a canopy,* Annals of Botany, 60, 421-426.

Charmet G, Robert N, Branlard G, Linossier L, Martre P, Triboi 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, Yao Q, Gao X, Jiang C, Harberd NP, Fu X. 2016. *Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition,* Current Biology, 26, 1-7.

Ciampitti IA, Vyn TJ. 2012. *Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen use efficiency: a review,* Field Crop Research, 43, 48-67.

Ciampitti I, Fernandez J, Tamagno S, Zhao B, Lemaire G, Makowski D. 2021. *Does the critical N dilution curve for maize crop vary across genotype x environment x management scenarios? - A Bayesian analysis,* European Journal of Agronomy, 123, 126202.

Clement CR, Hopper MJ, Jones LHP. 1978. *The uptake of nitrate by* Lolium *perenne from flowing nutrient solution. I. Effect of NO3- concentration,* Journal of Experimental Botany, 29, 453-464.

Coïc Y. 1956. *La nutrition et la fertilisation azotée du blé d'hiver. I. Les besoins en azote du blé d'hiver conséquences agronomiques,* Annales Agronomiques, 5, 115-131.

Coïc Y. 1974. *Engrais, environnement et production,* Nuisances et Environnement, août/septembre, 41-46.

Colnenne C, Meynard JM, Reau R, Justes E, Merrien A. 1998. *Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter oilseed rape,* Annals of Botany, 81, 311-317.

Debaeke P, van Oosteromc EJ, Justes E, Champolivier L, Merrien A, Aguirrezabal LAN, González-Dugo V, Massignamh AM, Montemurro F. 2012. *A species-specific critical nitrogen dilution curve for sunflower* (Helianthus annuus *L.*), Field Crop Research, 212, 76-84.

Desai RM, Bhatia CR. 1978. *Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration,* Euphytica, 27, 561-566.

Deveau A, Martin F. 2016. *Microbiote : les plantes aussi !,* Pour la Science, 469.

Devienne-Barret F, Justes E, Machet JM, 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.

Farrugia A, Gastal F, Scholefield D. 2004. *Assesment of nitrogen status of grassland,* Grass Forage Science, 59, 113-120.

Filleur S, Dorbe MF, Cerezo M, Orsel M, Granier F, Gojon A, Daniel-Vedele F. 2001. *An* Arabidopsis *T-DNA mutant affected in Nrt2 genes is impaired in nitrate uptake,* FEBS Letters, 489, 220-224.

Franzluebbers A. 2016. *Should soil testing services measure soil biological activity?,* Agriculture and Environment Letters, 1, 150009.

Galloway JN, Cowling EB. 2002. *Reactive nitrogen and the world: 200 years of change,* Ambio, 3, 64-71.

Gastal F, Lemaire G, Durand JL, Louarn G. 2015. *Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency.* In Sadras VO, Calderini D (eds) *Crop physiology. Applications for genetic improvement and agronomy,* Elsevier, Amsterdam (NL), 161-206.

Gastal F, Saugier B. 1989. *Relationships between nitrogen uptake and carbon assimilation in whole plants of tall fescue,* Plant Cell Environment, 12, 407-418.

Giletto CM, Reussi-Calvo NI, Sandana P, Echeveria HE, Bélanger G. 2020. *Shootand tuber-based critical nitrogen dilution curves for the prediction of the N status in potato,* European Journal of Agronomy, 119, 126114.

Hébert J. 1969. *La fumure azotée du blé tendre d'hiver,* Bulletin Technique d'Information, 244, 755-766.

Hénin S. 1992. *L'évolution de l'eau : facteur de production et de risques pour*

l'Agriculture. In *L'Agriculture et les ressources en eau. L'impact des pratiques agricoles,* Économie rurale, 208-209, 27-29.

Hirose T, Werger MJA. 1987. *Maximising daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in a canopy,* Oecologia 72, 520-526.

Imsande J, Touraine B. 1994. *N demand and the regulation of nitrate uptake,* Plant Physiology, 105, 3-7.

Jenkinson DS, Fox RH, Rayner JH. 1985. *Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen – the so-called « priming » effect,* Journal of Soil Science, 36, 425-444.

Jeuffroy MH, Bouchard C. 1999. *Intensity and duration of nitrogen deficiency on wheat grain number,* Crop Science, 39, 1385-1393.

Justes E, Mary B, Meynard JM, Machet JM, Thellier-Huché L. 1994. *Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops*. Annals of Botany, 74, 397-407.

Laperche A, Devienne-Baret F, Maury O, Le Gouis J, Ney B. 2007. *A simplified conceptual model of carbon and nitrogen functioning for QTL analysis of winter wheat adaptation to nitrogen deficiency,* Theoretical and Applied Genetics, 113, 1131-1146.

Le Gouis J, Béghin D, Heumez E, Pluchard P. 2000. *Genetic differences for nitrogen uptake and nitrogen utilisation efficiencies in winter wheat,* European Journal of Agronomy, 12, 163-173.

Lejay L, Wirth J, Pervent M, Cross JMF, Tillard P, Gojon A. 2008. *Oxidative pentose phosphate pathway-dependent sugar sensing as a mechanism for regulation of root ion transporters by photosynthesis,* Plant Physiology, 146, 2036-2053.

Lemaire G, Charrier X, Hébert Y. 1996. *Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions,* Agronomie, 16, 231-246.

Lemaire G, Ciampitti IA. 2020. *Crop mass and N status as prerequisite co-variables for unravelling Nitrogen Use Efficiency across genotype-by-environment-by-management interactions. A review,* MDPI / Plants, 9, 1309 ; doi:10.3390/plants9101309.

Lemaire G, Cruz P. Gosse G, Chartier M, 1985. *Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa *L.),* Agronomie, 5(8), 685-692.

Lemaire G, Gastal F. 1997. *N uptake and distribution in plant canopies*. In Lemaire G (ed) *Diagnosis on the Nitrogen Status in Crops,* Springer, Heidelberg, Germany, 3-43.

Lemaire G, Jeuffroy MH, Gastal F. 2008. *Diagnosis 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. 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, Heidelberg, Germany, 45-56.

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, Salette J. 1984a. *Relation entre dynamique de croissance et dynamique de*

prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I-Etude de l'effet du milieu, Agronomie, 4(5), 423-430.

Lemaire G, Salette J. 1984b. *Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. II- Étude de la variabilité entre génotypes,* Agronomie, 4(5), 431-436.

von Liebig J. 1855. *Die Grundsätze der Agricultur-Chemie mit Rücksicht auf die in England Agestellien Untersuchungen*, Braunschweig, Germany.

London JG. 2005. *Nitrogen study fertilizes fears of pollution,* Nature, 433, 791.

Louarn G, Frak E, Zaka S, Prieto J, Lebon E. 2015. *An empirical model that uses light attenuation and plant nitrogen status to predict within-canopy N distribution and upscale photosynthesis from leaf to whole canopy,* AoB PLANTS Advance Access https://hal.inrae.fr/hal-02641343/file/2015_Louarn_AoB%20Plants_2.pdf, dernier accès 2022-04-13.

Machet JM, Pierre D, Recous S, Rémy JC. 1987. *Signification du coefficient réel d'utilisation et conséquences pour la fertilisation azotée des cultures,* Comptes-rendus de l'Académie d'Agriculture de France, 73, 39-55.

Machet JM, Dubrulle P, Damay N, Duval R, Julien JL, Recous S. 2017. *A dynamic decision-making tool for calculating the optimal rates of N application for 40 annual crops while minimising the residual level of mineral N at harvest,* Agronomy, 7, 73.

Machet JM, 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,* Proceedings of the 16th international symposium of the international scientific center for fertilizers, 16–19 septembre 2007, Ghent, Belgique.

Makowski D, Zhao B, Ata-Ul-Karim ST, Lemaire G. 2020. *Analyzing uncertainty in critical nitrogen dilution curves*, European Journal of Agronomy, 118, 397-407.

Matsunaka T, Watanabe Y, Miyawaki T, Ichiwaka N. 1997. *Prediction of grain protein content in winter wheat through leaf color measurements using a chlorophyll meter,* Soil Science & Plant Nutrition, 43, 127-134.

Meynard JM, Boiffin J, Caneill J, Sebillotte M. 1981. *Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne Crayeuse. II–type de réponse à la fumure azotée et application de la méthode du bilan prévisionnel,* Agronomie, 1, 795-806.

Meynard JM, Cerf M, Guichard L, Jeuffroy MH, Makowski D. 2002. *Which decision support tools for the environmental management of nitrogen ?,* Agronomie, 22, 817-829.

Meynard JM, Justes E, Machet JM, Recous S. 1997. *Fertilisation azotée des cultures annuelles de plein champ*. In Lemaire G, Nicolardot B (eds) *Maîtrise de l'azote dans les Agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA, 83. INRA Paris, France, 183-200.

Nacry P, Bouguyon E, Gojon A. 2013. *Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource,* Plant & Soil, 370, 1-29.

Ohkubo Y, Tanaka M, Tabata R, Ogawa-Ohnishi M, Matsubayashi Y. 2017. *Shoot-to-root mobile polypeptides involved in*

systemic regulation of nitrogen acquisition, Nature Plants, 3, 17029.

Ortiz-Monasterio JI, Satre KD, Rajaram S, McMahon M. 1997. *Genetic progress in wheat yield and nitrogen use efficiency under four nitrogen rates,* Crop Science, 37, 898-904.

Ota R, Ohkubo Y, Yamashita Y, Ogawa-Ohnishi M, Matsubayashi Y. 2020. *Shoot-to-root mobile CEPD-like 2 integrates shoot nitrogen status to systemically regulate nitrate uptake in* Arabidopsis, Nature Communications, 11, 641.

Piekelek WP, Fox RH. 1992. *Use of a chlorophyll meter to predict side-dress nitrogen for maize,* Agronomy Journal, 84, 59-65.

Plassard C, Robin A, Le Cadre E, Marsden C, Trap J, Hermann L, Kittima W, Hinsinger P. 2015. *Améliorer la biodisponibilité du phosphore : comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol,* Innovations Agronomiques, INRA, 43, 115-138.

Plénet D, Lemaire G. 1999. *Relationships between dynamics of N uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical N concentration,* Plant & Soil, 216, 65-82.

Ravier C, Jeuffroy MH, Gate P, Cohan JP, Meynard JM. 2018. *Combining user involvement with innovative design to develop a radical new method for managing N fertilization,* Nutrient Cycling in Agroecosystems, 110, 117-134.

Ravier C, Jeuffroy MH, Meynard JM. 2016. *Mismatch between a science-based decision tool and its use: the case of the balance-sheet method for nitrogen fertilization in France,* NAJS-Wageningen Journal of Life Sciences, 79, 31-40.

Ravier C, Meynard JM, Cohan JP, Gate P, Jeuffroy MH. 2017. *Early nitrogen deficiencies favor high yield, grain protein content and N use efficiency in wheat,* European Journal of Agronomy, 89, 16-24.

Ravier C, Quemada M, Jeuffroy MH. 2017. *Use of a chlorophyll meter to assess nitrogen nutrition index during the growth cycle in winter wheat,* Field Crops Research, 214, 73-82.

Ravier C, Sabatier R, Beillouin D, Meynard JM, Trépos D, Jeuffroy MH. 2020. *Viability assessment of model-based decision rules for managing N fertilization on winter wheat,* European Journal of Agronomy, 125, 126248.

Recous S, Lashermes G, Bertrand I, Duru M, Pellerin S. 2019. *C-N-P decoupling processes linked to arable cropping management systems in relation with intensification of production*. In Lemaire G, Cesar de Facio Carvalho P, Kronberg S, Recous S (eds) *Agro-Ecosystem Diversity: Reconciling contemporary agriculture and environmental quality,* Academic Press, Elsevier, London, UK, 35-53.

Rémy JC, Hébert J. 1977. *Le devenir des engrais azotés dans le sol,* Comptes Rendus de l'Académie d'agriculture de France, 63, 700-714.

Sakuraba Y, Yanagisawa S. 2018. *Light signalling-induced regulation of nutrient acquisition and utilization in plants,* Seminars in Cell & Development Biology, 83, 123-132.

Singh U, Ladha JK, Castillo IE, Punzalan G, Tirol-Padre A, Duqueza M. 1998. *Genotypic variation in nitrogen use efficiency. I. Medium- and long-duration rice,* Field Crop Research, 58, 35-53.

Stulen I, Perez-Soba M, De Kok LJ, Van Der

Eerden L. 1998. *Impact of gaseous nitrogen deposition on plant functioning,* New Phytologist, 139, 61-70.

Taleski M, Imin N, Djordjevic MA. 2018. *CEP peptide hormones: key players in orchestrating nitrogen-demand signalling, root nodulation, and lateral root development,* Journal of Experimental Botany, 69, 1829-1836.

Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R, Polasky S. 2002. *Agricultural sustainability and intensive production practices,* Nature, 418, 671-677.

Trap J, Bonkowski M, Plassard C, Villenave C, Blanchard E. 2016. *Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions,* Plant & Soil, 398, 1-24.

Vidal EA, Alvarez JM, Araus V, Riveras E, Brooks MD, Krouk G, Ruffel S, Lejay L, Crawford NM, Coruzzi GM, Gutiérrez RA. 2020. *Nitrate in 2020: thirty years from transport to signaling networks,* Plant Cell, 32, 2094-2119.

Waligora C. 2014. *Exsudats racinaires : l'essence même des sols,* Agronomie, écologie et innovation, 79, 18-27.

Wang W, Hu B, Li A, Chu C. 2020. *NRT1.1s in plants: functions beyond nitrate transport,* Journal of Experimental Botany, 71, 4373-4379.

Zhao B, Niu X, Ata-Ul-Karim ST, Wang L, Duan A, Liu Z, Lemaire G. 2020. *Determination of the post-anthesis nitrogen status using ear critical nitrogen dilution curve and its implications for nitrogen management in maize and wheat,* European Journal of Agronomy, 113, 125967.

Ziadi N, Bélanger G, Claessens A, Lefebvre L, Tremblay N, Cambouris AN, Nolin MC, Parent LE. 2010. *Plant-based diagnostic tools for evaluating wheat nitrogen status,* Crop Science, 50, 6, 2580-2590.

Ziadi N, Bélanger G, Gastal F, Claessens A, Lemaire G, Tremblay N. 2009. *Leaf nitrogen concentration as an indicator of corn nitrogen status,* Agronomy Journal, 101 (4), 947-957.

Edité par

Christian Huygue est directeur scientifique agriculture de l'Inrae, et membre de l'Académie d'agriculture de France

Rapporteurs
Bernard Bodson est professeur à l'Université de Gembloux (Belgique).

Françoise Vertès est ingénieur de recherche à l'Inrae.

Rubrique
Cet article a été publié dans la rubrique « Synthèse » des *Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France.*

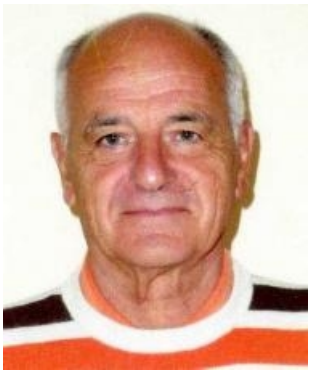
Reçu
2 juin 2021

Accepté
10 avril 2022

Publié
20 avril 2022

Citation

Lemaire G, Gojon A, Gastal F, Briat JF. 2021. *Necessité d'un changement de paradigme pour étudier la nutrition et la fertilisation azotée des cultures,* Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France / Academic Notes from the French Academy of Agriculture, 2022, 1, 1-26.



Gilles Lemaire est directeur de recherche honoraire INRA. Il a conduit des recherches sur l'écologie des prairies, la fertilisation des cultures et l'association entre agriculture et élevage. Il est membre de l'Académie d'agriculture de France.

François Gastal est directeur de recherche Inrae au Centre de Lusignan. Il a étudié les interactions entre nutrition azotée et carbonée des plantes, et des communautés prairiales. Il a également étudié l'intérêt des rotations prairies-cultures et le couplage des cycles de C, N et autres minéraux dans le cadre des changements globaux.

Alain Gojon est directeur de recherche Inrae. Il étudie les mécanismes moléculaires impliqués dans l'acquisition racinaire de l'azote chez les plantes, et dans sa régulation en réponse aux facteurs abiotiques de l'environnement (carence en N, lumière, CO_2).

Jean-François Briat est directeur de recherche honoraire au CNRS. Il a conduit des recherches de physiologie moléculaire pour caractériser les mécanismes d'adaptation des plantes liés aux contraintes de leur nutrition minérale (carences ou excès). Il est membre de l'Académie d'agriculture de France.