



HAL
open science

Fonctionnement de la symbiose fixatrice de N₂ des légumineuses à graines : Impacts agronomiques et environnementaux

Anne-Sophie Voisin, Pierre Cellier, Marie-Helene Jeuffroy

► **To cite this version:**

Anne-Sophie Voisin, Pierre Cellier, Marie-Helene Jeuffroy. Fonctionnement de la symbiose fixatrice de N₂ des légumineuses à graines : Impacts agronomiques et environnementaux. *Innovations Agronomiques*, 2015, 43, pp.139-160. hal-01173363

HAL Id: hal-01173363

<https://hal.science/hal-01173363>

Submitted on 27 May 2020

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 - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Fonctionnement de la symbiose fixatrice de N₂ des légumineuses à graines : Impacts Agronomiques et Environnementaux

Voisin A.-S.¹, Cellier P.², Jeuffoy M.-H.³

¹ INRA, UMR1347 Agroécologie, INRA-AgroSup Dijon-Université de Bourgogne, F-21000 Dijon

² INRA, UMR 1402 ECOSYS, INRA-AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

³ INRA, UMR 211 Agronomie INRA-AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon

Correspondance : Anne-Sophie.Voisin@dijon.inra.fr

Résumé

Par leur capacité à s'associer avec des bactéries du sol fixant l'azote atmosphérique, les légumineuses ont la particularité de pouvoir être cultivées sans utiliser d'engrais azotés, et d'être une source d'azote au niveau du système de culture. Cette propriété leur confère un rôle particulier dans la gestion des flux d'azote au sein des systèmes de culture, et dans les bilans environnementaux qui en découlent. Dans une première partie, nous décrivons le processus de fixation symbiotique de N₂ au cours de la culture, en considérant sa réponse à la disponibilité en nitrate, et aux autres facteurs environnementaux et facteurs génétiques. Après avoir établi un bilan des quantités d'azote accumulées dans les organes récoltés, les pailles et le sol, nous explicitons i) la façon dont la minéralisation des résidus de légumineuses peuvent contribuer à l'alimentation en azote de la culture suivante, ainsi que l'adaptation des itinéraires techniques qui permettent de valoriser au mieux cet azote ii) les autres bénéfices et risques liés à l'introduction de légumineuses dans des systèmes de culture peu diversifiés. Les bilans environnementaux relatifs à l'insertion des légumineuses dans les systèmes de culture mettent en évidence les pertes d'azote potentielles, liées aux risques de lixiviation, et les bénéfices essentiellement liés à la réduction de fertilisation azotée.

Mots-clés : Azote, nitrate, fixation symbiotique, effets précédents, systèmes de culture, impacts environnementaux.

Abstract: Functioning of the N₂ fixing symbiosis in grain legumes. Agronomic and environmental impacts

Due to their unique ability to establish symbiosis with soil N₂ fixing bacteria, legume crops can be grown without nitrogen fertilizer and provide the cropping system with a N source. Thus, they have a specific role in the management of nitrogen fluxes in cropping systems and in their associated environmental impacts. Here, we first described the N₂ fixing process throughout the growth cycle, considering its response to soil nitrate availability and its variations with other environmental factors and with genetic factors. Then, after estimating the budget of nitrogen finally accumulated in harvested organs, in straws and in the soil, we explained i) how mineralization of legume residues can contribute to nitrogen nutrition of the crop grown afterwards, and ii) the other benefits and risks associated to the introduction of legume crops in poorly diversified cropping systems. Through a global assessment of legume insertion in cropping systems, we evidenced that potential nitrogen losses are mainly linked to nitrate lixiviation, and that benefits mainly arise from a reduction of nitrogen fertilization.

Keywords: Nitrogen, nitrate, symbiotic fixation, preceding effects, cropping systems, environmental impacts.

Introduction

La nutrition azotée des plantes de la famille des légumineuses est assurée par deux voies complémentaires : absorption de l'azote minéral du sol par les racines, comme chez tous les végétaux supérieurs, et fixation de l'azote atmosphérique, processus propre à ces espèces, grâce à une symbiose avec des bactéries du sol. Cette spécificité confère aux cultures de légumineuses la particularité d'être cultivées sans apport d'engrais azotés et de produire des graines riches en protéines. Toutefois, le processus de fixation symbiotique est régulé par la plante, et varie en fonction des conditions environnementales, en particulier la disponibilité en nitrate du sol. Par ailleurs, les résidus aériens laissés au sol suite aux cultures de légumineuses sont riches en azote ; avec les éléments issus du système racinaire, ils peuvent ainsi contribuer à la nutrition azotée des cultures suivantes dans la succession culturale, à condition d'adapter leur gestion agronomique pour optimiser l'utilisation de cet azote et éviter les pertes. Enfin, les économies d'engrais azotés permises par l'introduction de légumineuses dans les systèmes de culture permettent d'éviter les impacts environnementaux négatifs associés à l'utilisation d'engrais chimiques. Les cultures de légumineuses ont par conséquent un rôle agronomique majeur à jouer dans la gestion des flux azotés de systèmes de culture économes en intrants azotés, et performants du point de vue environnemental.

1. Fonctionnement agrophysiologique des légumineuses à l'échelle annuelle

1.1 La fixation symbiotique

1.1.1 Une symbiose avec des bactéries du sol, ayant un coût en énergie pour la plante

Dans le monde végétal, les légumineuses, plantes de la famille botanique des Fabacées, ont la capacité unique de mettre en place une symbiose avec certaines bactéries présentes naturellement dans le sol, qui convertissent l'azote de l'air (N_2) présent dans leur environnement en une forme intermédiaire, l'azote ammoniacal (NH_3), grâce à une enzyme bactérienne spécifique, la nitrogénase. L'azote ainsi réduit sous forme de NH_3 est ensuite assimilé par la plante, pour constituer ses molécules organiques, notamment les protéines. L'azote fixé par les légumineuses est puisé dans une ressource abondante : le substrat azoté N_2 . Cet azote, disponible dans l'air ambiant est fixé par les plantes grâce à l'énergie issue de la photosynthèse végétale. Cette symbiose naturelle permet à la plante d'utiliser directement l'azote de l'air environnant pour sa croissance. On parle de plantes fixatrices d'azote et de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique.

La symbiose s'établit au sein d'excroissances racinaires spécifiques, appelées « nodosités », qui hébergent les bactéries symbiotiques. La symbiose est à bénéfices réciproques : la bactérie fournit à la plante le N fixé ; en retour, la plante apporte l'énergie nécessaire à la synthèse des nodosités et à leur fonctionnement. De ce fait, la fixation d'azote atmosphérique a un coût en carbone à l'échelle de la plante. Au sein des nodosités, du carbone est en effet utilisé pour la production de substrats énergétiques et de squelettes carbonés impliqués dans la synthèse et la maintenance des tissus des nodosités, ainsi que pour leur activité fixatrice de N_2 et pour l'exportation de composés organiques azotés hors des nodosités. Les assimilats carbonés nécessaires, issus de la photosynthèse, sont fournis aux nodosités aux dépens des autres organes, principalement les racines, et dans une moindre mesure également aux dépens des parties aériennes. Les systèmes racinaires de légumineuses associés à des bactéries fixatrices de N_2 sont par conséquent moins développés que les systèmes racinaires dépourvus de nodosités (Voisin et al., 2002a).

1.1.2 Une symbiose facultative, limitée par la disponibilité en nitrate du sol

La fixation symbiotique étant un processus biologique coûteux pour la plante, ce processus est régulé par la plante : ainsi, si le sol contient de l'azote minéral en quantité suffisante, les légumineuses commencent par prélever l'azote minéral disponible dans le sol, et la fixation symbiotique prend le relais

quand l'azote minéral se raréfie. De façon générale, la présence de nitrate dans la solution du sol limite la fixation symbiotique. Les légumineuses ont une grande plasticité pour utiliser la fixation de l'azote de l'air ou l'absorption de l'azote minéral du sol, selon les sources d'azote disponibles.

Les effets du nitrate sur la fixation symbiotique sont illustrés sur l'exemple du pois cultivé au champ. Une relation générale a été établie entre le pourcentage de l'azote accumulé par la plante issu de la fixation symbiotique, sur l'ensemble du cycle de la plante, et le contenu en azote minéral disponible dans la couche labourée au semis, en conditions d'alimentation hydrique, minérale et sanitaires non limitantes (Voisin et al., 2002b). La relation indique que la fixation symbiotique est inhibée de façon proportionnelle à la quantité d'azote minéral disponible au semis, et devient nulle pour une disponibilité supérieure à 380 kg.ha⁻¹.

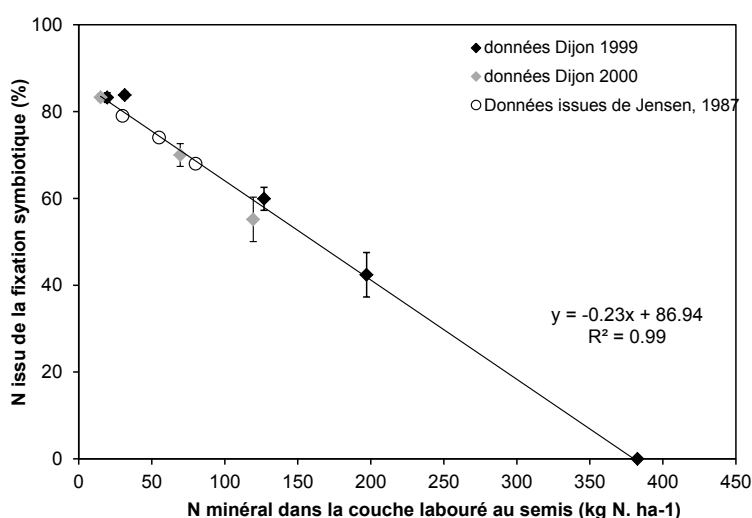


Figure 1: Contribution de la fixation symbiotique à l'acquisition totale d'azote par le peuplement sur la totalité du cycle de la plante, en fonction de la disponibilité en azote minéral (nitrates + ammonium) dans la couche labourée mesurée au semis (Expérimentation au champ INRA Dijon). Modifié d'après Voisin et al., 2002b.

1.2 Le processus de fixation symbiotique est régulé par la plante

1.2.1 A l'échelle moléculaire et cellulaire

Les bactéries symbiotiques sont des bactéries vivant librement dans les sols où des légumineuses ont été cultivées, mais qui ne fixent l'azote qu'une fois associées à la légumineuse spécifique avec laquelle elles sont compatibles. La spécificité de la symbiose est plus ou moins large, une souche bactérienne donnée étant capable de s'associer avec seulement quelques espèces de légumineuses (cas de *R. meliloti* pour les *Medicago*), ou avec quelques dizaines de genres (cas de *R. leguminosarum*). De nombreuses études aux échelles moléculaires et cellulaires ont mis en évidence les mécanismes de reconnaissance spécifique entre racines de légumineuses et bactéries symbiotiques. Des signaux moléculaires associés à une synchronisation de l'expression de nombreux gènes sont mis en jeu chez les deux partenaires. Les premiers signaux émis par la plante hôte sont des flavonoïdes. Ces molécules agissent sur la transcription des gènes Nod chez la bactérie. Les facteurs Nod qu'ils produisent en retour sont impliqués dans la reconnaissance de la plante hôte ; ils se lient à des récepteurs spécifiques, situés sur l'épiderme de la racine, puis déclenchent les réactions qui vont conduire à l'infection des racines par les bactéries fixatrices symbiotiques et *in fine* à la formation de nodosités hébergeant les bactéries symbiotiques.

1.2.2 A l'échelle de la plante entière

Même si les bactéries sont présentes dans le sol, l'association symbiotique n'est pas obligatoire : elle est régulée par la plante, via des échanges de signaux entre ses parties aériennes et ses parties racinaires. Chez les pois, trois gènes (SYM28, SYM29 et NOD3) ont été identifiés comme responsables du processus d'autorégulation du nombre de nodosités par la plante, via un échange d'informations entre parties aériennes et parties racinaires (voir revue de Reid et al., 2011). Au niveau physiologique,

on considère que la nodulation a lieu suite à la perception d'un signal de carence en azote provenant des parties aériennes (Jeudy et al., 2010), lorsque la disponibilité en azote minéral dans le sol est trop faible pour subvenir aux besoins de la plante (Voisin et al., 2002). Ainsi, plus la disponibilité en nitrate est élevée, plus la nodulation démarre tardivement ; et plus la disponibilité en nitrate est élevée, plus la quantité de nodosités observée à la floraison est faible.

Lorsque la nodulation a lieu, le nombre de nodosités mis en place au sein du système racinaire de la légumineuse est proportionnel aux besoins en azote de la plante pour sa croissance (Voisin et al., 2010). En absence ou à faible disponibilité en nitrate, la régulation du nombre de nodosités est donc la principale composante d'ajustement de la fixation de N_2 aux autres facteurs de l'environnement déterminant la croissance, ajustant ainsi précisément l'offre en azote par la fixation symbiotique à la demande en azote pour la croissance, et optimisant ainsi les coûts en carbone associés à la symbiose.

Comme pour toutes les espèces, ces besoins en azote sont essentiellement déterminés par le niveau de croissance aérienne (Lemaire et al., 2007 ; Devienne-Barret et al., 2000), qui dépend de la surface foliaire en place (variable en fonction du stade de développement de la plante) et du niveau de rayonnement solaire. Via des régulations faisant intervenir le statut azoté de la plante, ces besoins déterminent ainsi le niveau maximal d'activité fixatrice. Le niveau réel d'activité fixatrice dépend de la biomasse des nodosités présentes, et de l'offre en carbone disponible au sein des nodosités pour réaliser cette fonction. Cette offre en carbone varie en fonction du stade de développement : en effet, le pourcentage de carbone photosynthétique alloué aux parties racinaires diminue au cours du cycle de la plante, au fur et à mesure de l'apparition et du remplissage des graines, fortement consommatrices en assimilats carbonés (Voisin et al., 2003).

En cours de culture, une augmentation brutale de la disponibilité en nitrate sur un système fixateur en place (donc adapté à des conditions de disponibilité en nitrate plus faibles), affecte négativement la fixation symbiotique. Des observations chez le pois (Naudin et al., 2011) ont montré qu'une exposition temporaire au nitrate entraîne toujours une diminution de la fonction d'activité fixatrice des nodosités. L'effet sur la structure des nodosités dépend de la période d'exposition au nitrate : aux stades végétatifs et à floraison, la présence de nitrate induit une diminution ou un arrêt de la croissance des nodosités, alors qu'au stade de remplissage des graines, elle entraîne une entrée en sénescence prématurée des nodosités. Une fois l'application de nitrate levée, la capacité de la plante à restaurer son appareil fixateur et son activité fixatrice dépend du stade de développement. Chez le pois, une réversibilité de la fixation symbiotique est possible en début de cycle, jusqu'à la floraison, puis diminue au cours du cycle de la plante pour être nulle en fin de cycle.

1.2.3 Conséquences sur la dynamique de fixation symbiotique au cours du cycle

En culture pure, le prélèvement de l'azote par une culture de légumineuse se divise en trois étapes. Cette dynamique, quantifiée sur le pois, est transposable à toutes les légumineuses à graines.

(1) **En début de cycle de culture**, les besoins en azote nécessaires à la mise en place de la plantule sont assurés par la semence, l'autonomie étant proportionnelle à la taille de la graine.

(2) **A partir de la levée**, l'absorption de nitrates provenant de l'azote minéral dans le sol prend le relais puis diminue au fur et à mesure de l'épuisement du nitrate présent dans le sol. La fixation symbiotique démarre dès que les réserves de la graine et les reliquats azotés ne permettent plus de subvenir aux besoins en azote pour la croissance, soit au bout d'environ 235 degrés-jours après le semis chez le pois. Les premières nodosités du pois sont visibles dès le stade 3-4 feuilles. Leur mise en place a lieu au détriment des racines. Les reliquats azotés du sol au semis favorisent le démarrage de la croissance, permettant une disponibilité en nutriments carbonés et azotés suffisante au sein de la plante, pour une mise en place rapide des nodosités. Des niveaux d'azote minéral supérieurs à 50 $kg \cdot ha^{-1}$ environ retardent la mise en place des nodosités chez le pois et limitent la fixation symbiotique. La fixation symbiotique augmente au cours de la phase végétative au fur et à mesure de la mise en

place des nodosités, pour devenir majoritaire puis exclusive dès la fin de la phase végétative. Puis, la légumineuse a la capacité de basculer d'une voie à l'autre, en fonction de la disponibilité en azote minéral du sol et des besoins de la plante, sauf si le fonctionnement des nodosités a été longtemps inhibé (notamment par des stress environnementaux).

(3) **A partir du début du remplissage des graines**, la fixation symbiotique décroît : cette baisse est interprétée comme une conséquence de la compétition pour les nutriments carbonés issus de la photosynthèse qui est exercée par les graines au cours de leur remplissage, aux dépens des nodosités (dont l'efficacité est aussi diminuée par leur vieillissement). En plus de ce facteur intrinsèque majeur, des facteurs environnementaux défavorables (par exemple des stress hydriques) peuvent contribuer à accélérer la diminution de la fixation symbiotique en fin de cycle.

1.3 La fixation symbiotique est un processus variable

1.3.1 Variation en fonction des facteurs environnementaux

En plus de sa variation en fonction de la disponibilité en nitrate du sol, **la fixation symbiotique est un processus biologique sensible aux stress biotiques et abiotiques** : tous les facteurs de l'environnement qui modifient la croissance de la plante ont un effet indirect sur le niveau de fixation symbiotique, via la modification des besoins en azote qui en découle. D'autres facteurs environnementaux, biotiques ou abiotiques, ont une action directe et spécifique sur la fixation symbiotique, qui peut être ainsi limitée par un déficit hydrique, un excès d'eau, une alimentation minérale déficiente en P et K, un état structural du sol dégradé (du lit de semence et/ou de la couche labourée) et/ou par des maladies et ravageurs. Tous ces facteurs affectent l'installation des nodosités et/ou leur fonctionnement, et *in fine* la fixation symbiotique d'azote atmosphérique.

Une faible réactivité pour adapter son appareil fixateur selon l'environnement : au niveau physiologique, la fixation symbiotique possède une faible réactivité à une perturbation du milieu affectant de façon « brutale » l'intégrité physique des nodosités et/ou leur milieu environnant et donc *in fine* leur capacité fixatrice. En effet, le nombre et la biomasse des nodosités sont précisément ajustés aux besoins en azote de la plante. La contrepartie à cet ajustement est une plus faible réactivité de la fixation symbiotique à une perturbation subite du milieu induisant une chute de l'activité fixatrice de N₂, contrairement à une alimentation par la voie minérale (Jeudy et al., 2010). Ainsi, une privation locale de nitrate sur une partie du système racinaire induit à court terme une augmentation de l'activité de prélèvement d'azote des racines restant exposées à la ressource (par dé-répression des transporteurs membranaires), permettant de maintenir l'accumulation d'azote à l'échelle de la plante. A l'inverse, lorsqu'une partie du système fixateur devient inefficace, l'activité de fixation des nodosités restant efficaces n'est pas augmentée (car elle était déjà maximale). La réponse de l'appareil fixateur à une déficience locale de la fixation de N₂ met en œuvre une plasticité à long terme avec, dans un premier temps, une augmentation de la biomasse des nodosités existantes, puis l'apparition de nouvelles nodosités. Le délai d'une quinzaine de jours nécessaire à la formation de nodosités fonctionnelles induit une carence en azote temporaire qui s'accompagne généralement d'une diminution temporaire de croissance.

Ainsi, malgré la complémentarité potentielle entre les deux voies d'acquisition de l'azote au cours du temps, les cultures de légumineuses présentent fréquemment des carences azotées en situations agricoles. Le principal facteur biotique limitant la fixation symbiotique est la présence de sitones, dont les larves se nourrissent de nodosités, ravageur particulièrement préjudiciable en agriculture biologique (Corre-Hellou et Crozat, 2005). Un autre facteur biotique limitant la fixation symbiotique est le pathogène *Aphanomyces* qui induit une pourriture du système racinaire (et donc des nodosités), et contre lequel il n'existe aucun moyen de lutte efficace. En agriculture conventionnelle, sur les parcelles non infestées par *Aphanomyces*, le stress hydrique est le principal facteur limitant de la fixation symbiotique. En effet, les nodosités sont sensibles au dessèchement de la couche superficielle du sol.

Par ailleurs, le tassement du sol, le plus souvent associé à de mauvaises conditions d'implantation, est un autre facteur limitant fréquent de la fixation symbiotique, du fait d'une limitation en oxygène du fonctionnement des nodosités dans les parties tassées, et du fait de la localisation plus superficielle des nodosités qui résulte du tassement, les rendant plus sensibles à d'éventuels dessèchements du sol en surface.

Conséquences sur le rendement et la qualité des graines : en conditions de culture optimales, le mode de nutrition azotée (fixation symbiotique vs. absorption d'azote minéral) n'a pas d'incidence sur le rendement et la teneur en protéines des graines (Voisin et al., 2002a). Autrement dit, en conditions agricoles, la fixation symbiotique peut subvenir aux besoins en azote de la plante. Toutefois, dans les conditions où la fixation symbiotique est limitée, un stress azoté prolongé diminue la production de matière sèche. Il agit aussi *in fine* sur le rendement en graines, essentiellement en diminuant le nombre de graines au m², et leur teneur en protéines (Doré et al., 1998). Le déterminisme de la qualité des graines, *i.e* de leur teneur en protéines (en moyenne 24 % chez le pois soit 3.8% N), est complexe : elle est fonction du rapport entre l'accumulation d'azote et l'accumulation de matière sèche dans les graines, déterminées par des mécanismes indépendants, et donc affectées différemment par les stress. La variabilité de la teneur en protéines des graines de pois n'est pas négligeable (entre 18 et 26% en 2014 selon les lots collectés, la plupart des lots étant proche de 22-23%). Cette variabilité, comparable entre années, peut avoir des origines génétiques, mais les conditions environnementales expliquent la plus grande partie des fluctuations.

1.3.2 Variation en fonction de facteurs génétiques

Certaines espèces fixent mieux l'azote que d'autres. Le haricot commun, peu efficace, a une fixation azotée inférieure à ses besoins en azote. D'autres légumineuses à graines, telles que la féverole ou le soja, sont de bons fixateurs d'azote, couvrant ainsi l'ensemble de leurs besoins non couverts par l'azote minéral présent dans le sol. Ainsi, même s'il existe une variabilité importante pour chaque espèce entre contextes pédoclimatiques, on observe des différences marquées de taux de fixation moyens entre espèces (Herridge et al., 2008). En France, parmi les légumineuses à graines, le pois, le pois chiche, la lentille, et le soja ont des taux de fixation moyens de l'ordre de 60-70 %. Le haricot se distingue par des taux de fixation moyens plus faibles (autour de 40 %), et la féverole et le lupin par des taux moyens plus élevés (autour de 70-80 %). Les légumineuses fourragères (trèfle, luzerne, prairies) présentent des taux de fixation moyens encore plus élevés, de 80 à 100 %.

Il existe également une variabilité génétique dans la tolérance aux stress. La sensibilité à la présence de nitrate varie par exemple avec l'espèce hôte : le trèfle et le pois sont moins sensibles au nitrate que le lupin, le pois chiche, le soja ou la luzerne (Harper et Gibson, 1984). Le lupin est par ailleurs assez peu sensible à l'acidité des sols mais très sensible à une forte alcalinité qui limite la survie des bactéries symbiontes dans le sol et affecte la nodulation et la croissance. La réussite de la fixation est par ailleurs conditionnée à la présence de bactéries symbiotiques efficaces dans le sol. Ainsi, alors que les cultures de légumineuses d'origine tropicale (soja) nécessitent une inoculation au semis, le pois et la féverole, le lupin et les légumineuses fourragères trouvent en général dans les sols français des souches indigènes de bactéries qui leurs sont adaptées. Toutefois, pour certaines espèces (lupin, luzerne), une inoculation peut s'avérer bénéfique dans certaines conditions de pH. Chez le pois, des interactions souches-variétés pour la croissance de la plante ont été rapportées (Hobbs et Mahon 1983 ; Laguerre et al., 2007). Une bonne efficacité en combinaison avec une association à un ensemble de variétés cultivées est le caractère recherché dans la sélection de souches qui sont utilisées pour l'inoculation.

1.4 Bilans N à l'échelle de la culture

1.4.1 Une production de graines riches en protéines sans recours à la fertilisation N

Les légumineuses ont la particularité de produire des graines riches en protéines. La teneur moyenne en protéines des graines de légumineuses protéagineuses varie entre 23 % et 42 % de la matière sèche (pois et soja respectivement), alors qu'elle est de l'ordre de 10 % - 15 % pour les céréales comme le blé, même bien fertilisées en azote. Ceci constitue l'un des atouts majeurs des légumineuses et la spécificité des filières associées. Grâce à des efforts importants d'amélioration génétique, le rendement des légumineuses à graines (notamment ceux du pois) a augmenté de façon significative depuis les années 1960. Même si leur rendement en matière sèche a encore aujourd'hui un niveau nettement inférieur à celui des céréales, le rendement en protéines des légumineuses à graines est plus élevé que celui de céréales fertilisées (le rendement en protéines de pois est de l'ordre de 20 % plus élevés que chez le blé, sur la base de moyennes récentes en France).

Au moins la moitié du différentiel de rendement en matière sèche entre céréales et légumineuses pourrait provenir d'une limitation intrinsèque des performances de ces cultures (Figure 2).

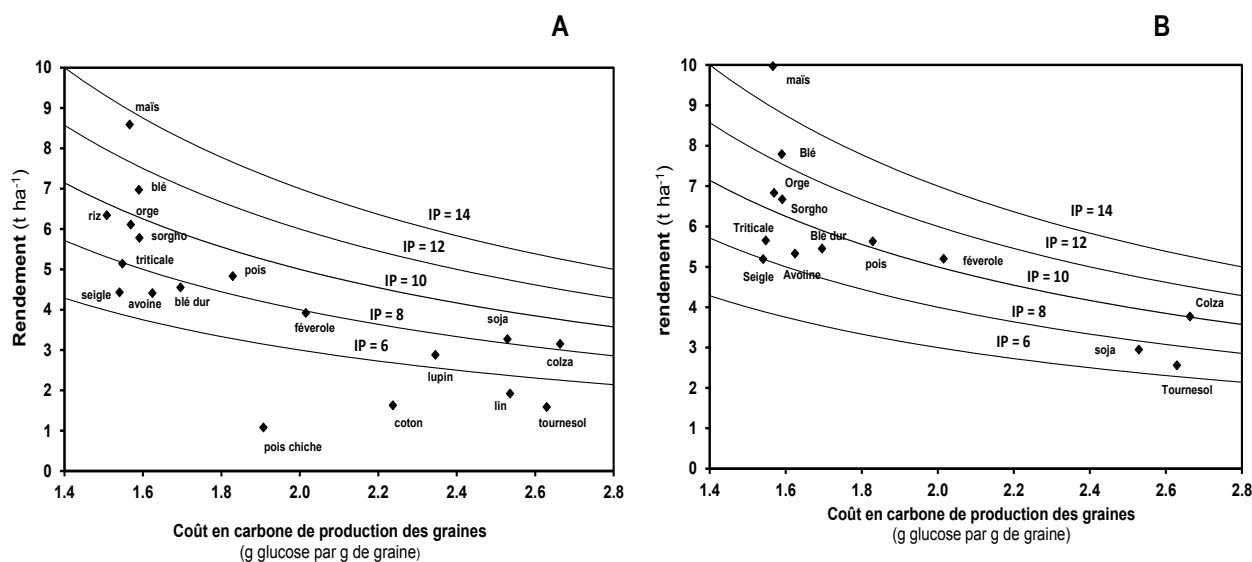


Figure 2 : Relation entre le coût en carbone de la production de graines en fonction de leur composition (donnée par les Tables de nutrition animale; Sauvart et al, 2002) et leur potentiel de rendement A : en Europe, données par le rendement maximum enregistré parmi les principaux pays producteurs sur la période 1994- 2004 (données FAO et Eurostat; Munier-Jolain et Salon, 2005) B : en France : moyenne annuelle française la plus élevée sur la période 1994-2012 (Sources : Eurostat, SCEES, UNIP). NB : Pour pouvoir comparer les performances de production des espèces, des courbes d'iso-production (IP) ont été tracées, chacune représentant une valeur constante du produit du coût énergétique d'un gramme de graine par le rendement.

Une comparaison plurispécifique a mis en relation pour 18 espèces leur rendement potentiel en fonction du coût énergétique de la synthèse de leurs graines (Munier-Jolain et Salon, 2005). Les rendements les plus élevés sont obtenus chez les espèces riches en amidon (maïs, blé, riz), les rendements les plus faibles chez les espèces riches en huile (soja, colza, tournesol), les espèces riches en protéines (pois, lupin, féverole) présentant des niveaux de rendement intermédiaires. Cependant, à l'intérieur de chacun de ces groupes, des différences de performances existent entre espèces ; ces différences peuvent être en partie expliquées par des différences d'intensité de la sélection. En effet, les espèces faisant l'objet d'une sélection avancée (par ex maïs et blé) ont des niveaux de rendement et d'indice de récolte que l'on peut considérer plus proches de leur maximum, comparées à des espèces du même groupe moins améliorées génétiquement à ce jour (sorgho et blé dur par exemple). Les légumineuses à graines appartiennent à cette seconde catégorie. Pour ces espèces, pour lesquelles la sélection est récente en Europe, il existe donc encore un potentiel d'amélioration conjointe de teneur en protéines et du

rendement ainsi que l'illustrent des travaux conduits chez le pois (Burstin et al., 2007) et le soja (Cober et Voldeng, 2000).

1.4.2 Répartition de l'azote entre graines et pailles

A maturité, l'azote prélevé dans les parties aériennes se répartit entre les graines, récoltées, et les parties végétatives (tiges, feuilles) le plus souvent laissées au sol après récolte. Chez le pois, l'indice de récolte de la biomasse, qui indique la fraction de biomasse aérienne représentée par les graines, présente une forte variabilité entre situations. Sa valeur est comprise entre 0.30 et 0.65, et elle n'est pas corrélée à la biomasse totale de la plante (Lecoeur et Sinclair, 2001a), contrairement à d'autres espèces comme le maïs, le sorgho, l'arachide, le blé, l'orge ou le tournesol.

L'indice de récolte de l'azote, qui représente la fraction de l'azote dans les graines, montre en revanche chez le pois une remarquable stabilité pour une large gamme de rendements limités par des facteurs abiotiques (Lecoeur et Sinclair, 2001b). Une valeur moyenne de 0.80 a été déterminée pour une gamme de situations incluant des contraintes hydriques, thermiques et azotées, correspondant à une gamme de rendements compris entre 3,6 et 61,3 q.ha⁻¹. Les 20 % d'azote restant dans les parties végétatives aériennes correspondent à des pools d'azote structural qui ne peuvent être remobilisés. En revanche, les contraintes biotiques conduisent souvent à une réduction du niveau final de remobilisation de l'azote des parties végétatives, et donc à une quantité d'azote contenue dans les pailles plus importante.

La quantité d'azote contenue dans les résidus des cultures de légumineuses varie en fonction du stade de la culture, de l'espèce, de la biomasse totale accumulée par le couvert végétal, et de sa transformation en rendement (pour les légumineuses à graines), le tout étant sous l'influence des conditions pédoclimatiques au cours du cycle cultural. Pour le pois protéagineux, espèce la plus cultivée des légumineuses à graines en France, la teneur en azote des résidus aériens est en moyenne de $1,22 \pm 0,28$ kg N par quintal de matière sèche. En comparaison, les références moyennes de teneur en N pour les résidus des céréales sont de 0,6-0,7 pour le blé tendre, 0,7-0,8 pour l'orge de printemps, 0,6-0,8 pour le colza, 0,9-0,95 pour le maïs (Arvalis, 2011). Cependant, comme la quantité de biomasse laissée par le pois est généralement moins importante que celle des résidus de céréales ou de colza, au champ, on observe des quantités équivalentes d'azote laissées par les résidus aériens de pois et des autres cultures.

1.4.3 Une quantité importante d'azote souterrain

L'azote des parties souterraines d'une culture est la somme de l'azote contenu dans son système racinaire et de la libération de composés azotés dans le sol au voisinage de ses racines (la rhizodéposition). Alors qu'elle a longtemps été négligée, des études récentes au champ montrent que la partie souterraine de l'azote d'une culture représenterait une part conséquente de l'azote de la plante entière (Fustec et al., 2010 pour synthèse).

La rhizodéposition est le phénomène général par lequel des composés carbonés et azotés sont libérés par les racines dans le sol pendant la croissance de la plante. Les mécanismes par lesquels les rhizodépôts majeurs sont libérés dans le sol sont (i) la sénescence et la décomposition des racines et des nodosités, (ii) l'exsudation de composés solubles par les racines, (iii) le renouvellement des cellules de la coiffe racinaire, et (iv) la sécrétion de mucilage. La majorité de l'azote rhizodéposé provient de la sénescence et de l'exsudation racinaire. La rhizodéposition est difficile à mesurer mais un effort significatif a été réalisé ces dix dernières années pour développer des méthodes permettant une quantification au champ (mais qui restent très lourdes à effectuer). Il a été montré que la rhizodéposition augmente avec l'âge de la plante et sa teneur en azote (Mahieu et al., 2007). Les rhizodépôts constituent une source de carbone et d'azote pour la microflore du sol et pour les plantes voisines ou les cultures suivantes. Les fonctions écologiques des rhizodépôts sont diverses et restent encore mal connues. La rhizodéposition n'est pas spécifique des légumineuses. Néanmoins, les quantités en jeu

sont plus importantes chez les légumineuses. La part de chaque mécanisme de rhizodéposition est variable selon les espèces : l'exsudation représente jusqu'à 20% de l'azote rhizodéposé pour le trèfle blanc, mais moins de 5% pour la luzerne. Pour le pois, les estimations sont variables mais des mesures au champ ont montré que l'azote souterrain pourrait représenter environ 30% de l'azote total accumulé par la plante, la biomasse racinaire et la rhizodéposition comptant respectivement pour environ 10 et 90 % de cet azote (Mahieu et al., 2007).

2. Impacts des légumineuses sur les états du milieu : conséquences sur la conduite des systèmes de grande culture

2.1 Effets liés à l'azote

2.1.1 Dynamique de minéralisation de l'azote des résidus

Etant donné leur rapport C/N généralement plus faible que pour la plupart des autres grandes cultures, la minéralisation des résidus aériens de légumineuses est plus rapide que celle des graminées. Contrairement à ce qui est habituellement supposé, les études expérimentales montrent que l'incorporation de résidus de pois dans un sol nu résulte en une organisation nette de l'N, et non pas en une minéralisation nette (Valé et Justes, 2004). Mais cette organisation nette est inférieure à celle observée en sol nu ou en présence de résidus d'autres espèces (comme les céréales), ce qui induit de fait une disponibilité en N plus élevée dans le sol après légumineuse. La vitesse de décomposition des résidus de pois induit une libération de cet azote pendant les six mois suivant l'enfouissement des résidus, cet azote étant donc le plus souvent disponible pour la culture suivante. La comparaison de la dynamique de minéralisation de l'azote entre une féverole d'hiver et un soja montre un décalage dans le temps entre une légumineuse récoltée tôt comme la féverole d'hiver et une légumineuse récoltée tard comme le soja (Prieur et Justes, 2006).

2.1.2 Effet sur le stock de N minéral à court et à moyen termes : moyens de gestion

A la récolte des cultures, la **valeur du reliquat d'azote minéral** dans le sol est généralement supérieure derrière un pois, par rapport à d'autres cultures. Ceci est lié (1) à un arrêt de l'absorption d'azote minéral dans le sol plus précoce chez un pois que chez une céréale ou un colza, à une période où la minéralisation nette dans le sol est en général encore active, et (2) à son système racinaire moins profond (de l'ordre de 60-80 cm, par rapport à 1.00 -1.20 m pour le blé ou le colza, qui explore moins en profondeur la zone généralement considérée pour la mesure des reliquats). Une synthèse d'observations dans des successions céréalières comprenant du pois ou du colza, issues de six dispositifs expérimentaux en France (années 1990 et 2000), deux dispositifs au Danemark (années 1990), et des résultats (2007-2011) du projet Cadar-7-175 (2008-2011) montre que ce reliquat augmente au cours de l'automne, conduisant, en moyenne, à un écart de stock d'azote minéral après pois et après blé, passant de 0 à + 20 kg N ha⁻¹ après récolte, à +15 à +30 kg N ha⁻¹ à l'entrée de l'hiver (Beaudoin et al., 2005 ; Beillouin et al., 2014). Le soja ne semble pas suivre cette règle, du fait de sa date de récolte plus tardive.

Ce surplus d'azote minéral du sol peut contribuer à accroître les **risques de lixiviation** pendant l'hiver suivant (Beaudoin et al. 2005 ; Francis et al., 1994 ; Jensen et Hauggaard-Nielsen, 2003 ; Maidl et al., 1996). Ainsi, des valeurs de lixiviation mesurées conduisent à des différences de 15-20 kg/ha entre des précédents pois et orge (Jensen et Hauggaard-Nielsen, 2003), et de 10 à 30 kg/ha entre pois et, respectivement, colza et blé (Beaudoin et al., 2005). Cependant ces risques sont maîtrisables grâce à l'implantation d'une culture intermédiaire après la récolte du pois (Aronsson et Tortensson, 1998 ; Constantin et al., 2012 ; Vos et al., 2004 ; Tonitto et al., 2006), ou d'un colza, semé tôt, dont les capacités d'absorption d'N à l'automne sont très élevées (Dejoux et al., 2003). Après soja, la période plus tardive de minéralisation des résidus permet de limiter le risque de lixiviation d'azote pendant la période où la pluviométrie est importante et l'évapotranspiration faible (automne et hiver en particulier).

On observe ainsi une tendance à la diminution du risque de fuite de nitrate vers les nappes souterraines pendant l'interculture, dans les rotations intégrant du soja par rapport aux monocultures de maïs (Reau et al., 1998).

En revanche, les phénomènes s'inversent lors de la campagne suivante. Le stock d'azote minéral dans le sol après récolte d'un blé de pois est significativement plus faible par rapport à celui d'un blé de blé : observé pendant trois années successives sur deux sites expérimentaux ; l'écart moyen est de 24 kg N/ha sur un site et 30 kg N/ha sur le second entre les précédents pois et blé fertilisé. Ces résultats sont confirmés sur un autre dispositif comparant des cultures non fertilisées, avec une réduction significative de 7 kg N/ha du stock d'azote minéral après un blé de pois par rapport à un blé de blé (soit environ 25% de réduction). Le différentiel selon les précédents se maintient pour le stock d'azote minéral à l'entrée de l'hiver : ceux-ci sont en effet significativement plus faibles pour un blé qui suit un pois par rapport à un blé de blé, avec en moyenne une réduction de 18 kg N/ha en entrée hiver. Ce résultat semble majoritairement expliqué par une meilleure efficacité d'absorption de l'azote par la culture qui suit le pois, probablement grâce à un système racinaire plus sain. Les simulations de pertes en azote sur 20 ans, à partir de ces observations, confirment une inversion du risque de lixiviation entre le premier et le second hiver après la culture de pois. Les pertes de nitrate suite à un blé de pois (28 kg N/ha en moyenne) sont réduites en moyenne de 7 kg N/ha par rapport à celles qui suivent un blé de blé (35 kg N/ha en moyenne), mais cet écart n'est pas significatif au seuil de 5% (Beillouin et al., 2014). En conclusion, à l'échelle de la succession pluri-annuelle, l'introduction de pois dans une rotation céréalière n'augmente pas les risques de lixiviation, en particulier par rapport à des successions incluant des blés de blé, grâce à une compensation des risques de lixiviation entre le premier automne (pertes nitriques hivernales supérieures de 0 à 10 kg N/ha) et le second automne (quantité d'azote lixivié inférieure de 7 kg N/ha).

2.1.3 Cas des associations céréales-légumineuses à graines

Le fonctionnement des associations de cultures entre une céréale et une légumineuse à graines est très dépendant de la disponibilité en azote minéral dans le sol. La céréale, dont le système racinaire croît de manière plus rapide et plus précoce que celui de la légumineuse, épuise rapidement l'azote minéral disponible dans le sol, forçant ainsi la légumineuse à recourir à la fixation symbiotique pour répondre à ses besoins en azote. Ainsi, la proportion d'azote contenu dans les parties aériennes de la culture à la récolte, issu de la fixation, est systématiquement plus élevée dans une légumineuse associée que dans une culture monospécifique de légumineuse (Corre-Hellou et al., 2006). Plus la quantité d'azote minéral est élevée dans le sol, plus la céréale en bénéficie et se développe, au détriment de la légumineuse, moins compétitive (Corre-Hellou et al., 2006), ce qui conduit à une proportion de céréale plus importante dans la récolte. Cette très bonne efficacité d'utilisation de l'azote minéral conduit à des reliquats d'azote minéral dans le sol à la récolte plus faibles que dans le cas d'une légumineuse pure (Thomsen et Hauggaard-Nielsen, 2008 ; Pelzer et al., 2012), et du même ordre de grandeur que ceux derrière une céréale pure ayant reçu la même fertilisation. En revanche, les effets précédents des associations sur la dynamique de l'azote sont peu connus à ce jour.

2.2 Effets non liés à l'azote

2.2.1 Rupture des cycles des bioagresseurs

En France, les rotations basées essentiellement sur céréales et oléagineux sont très fréquentes, et les légumineuses peu présentes dans ces rotations. L'insertion d'une légumineuse dans ces rotations, en introduisant une culture non hôte, permet de bénéficier d'un effet de rupture des cycles des pathogènes, et ainsi de réduire la quantité d'inoculum maintenu dans le sol. En culture céréalière, la fusariose des épis, le piétin verse, le piétin échaudage, la fusariose sont des maladies favorisées par une charge importante en céréales dans la rotation. En colza, le sclérotinia et le phoma sont également

favorisés par un retour fréquent du colza dans la parcelle. L'insertion de légumineuses dans la rotation peut ainsi contribuer à réduire les risques de ces maladies.

D'une manière générale, l'introduction d'une nouvelle culture dans les successions, suffisamment fréquente à l'échelle d'un territoire, a également pour conséquence de diversifier les assolements. Cette diversification apporte également une diversification de la faune et de la flore sauvages, et donc une diversité de mécanismes de régulation : pollinisateurs auxiliaires potentiels prédateurs de bio-agresseurs, perturbation visuelle ou olfactive, etc. Ainsi, la diversité des espèces cultivées dans les paysages constitue un moyen de réduire les infestations de ravageurs à dispersion aérienne importante (Rusch et al., 2010). Sur colza par exemple, il existe des corrélations très significatives, à l'échelle de petites régions agricoles, entre la fréquence de colza et la quantité de produits phytosanitaires utilisés, en particulier d'insecticides (Schott et al., 2010). L'introduction de légumineuses contribue alors à réduire la fréquence du colza, et donc l'usage de pesticides.

2.2.2 Augmentation des risques

L'augmentation de la part des légumineuses dans la rotation peut avoir pour conséquences l'augmentation des populations des pathogènes (survie, dispersion, pouvoir pathogène,...) effectuant une partie de leur cycle sur ces espèces. Ainsi, en France, la pourriture racinaire du pois due à *Aphanomyces euteiches*, est apparue à partir des années 1990 (Wicker et al., 2001) suite à l'augmentation des surfaces en pois et plus particulièrement en raison des fréquences de retour trop élevées au sein des rotations. Cette maladie pour laquelle il n'existe aucun moyen de lutte, a causé de très sévères pertes de rendement et a engendré un abandon de la culture par certains producteurs et un mouvement du pois vers les terres à moindre potentiel de rendement. Les risques de pourriture racinaire qui affecte le pois mais aussi la lentille et certaines variétés de vesce, pourraient également être accrus du fait de l'augmentation de la présence de plantes hôtes comme certaines légumineuses utilisées en inter-culture (même si les CIPAN et fourrages d'été multiplient beaucoup moins l'inoculum, du fait de leur cycle très court et en sol souvent sec, que lorsqu'elles sont cultivées en culture principale au printemps).

Plusieurs bio-agresseurs ont vu leur fréquence accrue avec l'augmentation de la fréquence de la légumineuse hôte : les nématodes de la tige de la féverole (*Ditylenchus dipsaci gigas*) plus fréquents dans les années 2010 ; la bruche de la féverole (*Bruchus rufimanus*), dont le risque s'est également accentué au cours de ces deux dernières campagnes agricoles. Sur une culture de colza, le sclérotinia n'est *a priori* pas significativement favorisé par un précédent pois, par rapport à un précédent céréale, constat observé dans l'ensemble des expérimentations du segment 'pois-colza' réalisées sur les trois années de 2008 à 2010 (Carrouée et al., 2012). Cependant, les conditions de ces campagnes ont été peu favorables à cette maladie, malgré des tests pétales indiquant un niveau de risque élevé, et il serait nécessaire de valider ces tendances dans des situations de forte pression sclérotinia et dans des conditions pédoclimatiques plus variées. Par ailleurs, les conséquences de l'augmentation de la fréquence de couverts incluant des légumineuses (CIPAN, couverts de service ou associations de cultures) dans les successions culturales doivent être quantifiées et étudiées plus précisément quant aux pressions sanitaires nouvelles que cela peut engendrer.

2.3 Conséquences agronomiques

2.3.1 Effet sur le rendement et qualité des cultures suivantes

La culture de rente suivant une culture de légumineuse à graines a généralement un rendement supérieur à celui de la même culture suivant un autre précédent, même lorsque tous les facteurs limitants du rendement sont maîtrisés. Sur la base d'estimations réalisées sur une très large base de données françaises, un blé de pois a un rendement en moyenne supérieur de 8,4 q/ha à un blé de blé et de 1,9 q/ha par rapport à un blé de colza (Carrouée et al., 2012). Le colza de pois aurait en moyenne un rendement équivalent au colza de blé s'il est fertilisé, et supérieur de 4,3 q/ha s'il ne l'est pas

(Carrouée et al., 2012). Le blé dur cultivé en rotation avec un soja, par rapport à une monoculture de blé dur, a un gain de rendement de 23,4 q/ha (moyenne sur 3 ans) (Vogrincic, 2007). Les phénomènes explicatifs sont en partie, mais pas uniquement, liés à l'azote. La conjugaison de différents facteurs est en cause : minéralisation de l'azote organique des résidus aériens et souterrains, meilleure structure du sol, meilleur état sanitaire du système racinaire, car moins de maladies d'origine tellurique, grâce à l'alternance ou la diversité des familles botaniques.

Par ailleurs, les effets précédents des légumineuses impactent aussi positivement la qualité des produits de récolte de la culture suivante : moins de mycotoxines dans les grains de la culture suivante de céréales et une teneur en azote qui peut être améliorée. La teneur en azote des produits récoltés (graines ou biomasse) est souvent plus élevée pour une culture de céréale suivant une légumineuse par rapport à cette même culture si elle suit une non-légumineuse (s'il n'y a pas eu de problème de croissance de la légumineuse), avec des différences importantes selon les conditions climatiques de l'année et selon l'espèce de légumineuse. Pour la teneur en protéines du blé, alors que le climat (notamment la pluviométrie) est souvent considéré comme le facteur numéro 1 avec un enjeu de 1 à 1,5 point (sur 11 à 12,5 % de MS), la parcelle (type de sol, précédent, matière organique) est le facteur numéro 2 avec un enjeu entre 0,5 et 1 point, avant la variété et la fertilisation azotée. Une expérimentation en agriculture biologique en Midi-Pyrénées (2004-2005) montrait que le précédent féverole était plus favorable, avec un écart de rendement de 7.1 q/ha et une teneur en protéines plus élevée de 0,6 % pour le blé suivant la féverole par rapport au blé consécutif au soja (Prieur et Justes, 2006).

2.3.2 Conséquences sur l'itinéraire technique de la culture suivante

Les effets d'une culture de légumineuse sur les flux azotés à court et moyen termes permettent une réduction de la fertilisation azotée sur la culture suivante. Ainsi, les outils de raisonnement de la fertilisation azotée quantifient l'effet précédent légumineuse par un surplus de fourniture d'N de 20 à 50 kg/ha par rapport à un précédent pailles, valeurs retrouvées dans la littérature scientifique (Evans et al., 2001 ; Stevendon et Kassel, 1996 ; Engstöm, 2010). Cependant, cette fourniture est en réalité très variable et peut monter jusqu'à 80 kg N/ha en parcelles agricoles, valeur mesurée sur des cultures suivantes, blé ou colza, non fertilisées (Doré, 1992). Ce surplus d'azote disponible pour la culture suivante, lié à la légumineuse, est délicat à prévoir car il est variable selon l'espèce, son mode d'exploitation, ses performances, les conditions pédoclimatiques, et le mode de gestion de la succession culturale. En réalité, les agriculteurs ne mettent que très peu en œuvre les écarts de doses de fertilisation selon le précédent, recommandées par les outils de préconisation (Schneider et al., 2010).

Les autres effets bénéfiques des cultures de légumineuses peuvent également se traduire par des variations de l'itinéraire technique de la culture suivante. Ainsi, les effets sur la rupture des cycles des pathogènes, la réduction de l'inoculum maintenu dans le sol, et l'alternance des périodes de semis, et donc de levée des adventices, sur le cycle et le développement des adventices, conduisent à des réductions d'application de pesticides sur la culture suivante pouvant aller jusqu'à 35%, et jusqu'à 15% à l'échelle de la succession (Duc et al., 2010), à condition d'optimiser le contrôle, ce qui n'est pas toujours réalisé (Carrouée et al., 2012). Enfin, l'introduction d'espèces de diversification, dont les légumineuses, permet l'alternance des matières actives utilisées sur une même parcelle, ce qui permet de limiter le risque d'apparition d'adventices, de maladies ou de ravageurs pouvant acquérir une résistance à une matière active trop souvent employée sur une culture donnée. Cela doit ainsi contribuer, à terme, à limiter les traitements effectués sur l'ensemble de la sole de l'exploitation agricole.

3. Bénéfices et impacts environnementaux des légumineuses

3.1 Solde azoté apparent

A l'échelle d'une parcelle, on peut calculer un solde azoté apparent pour une culture de légumineuse comme la différence entre les entrées et les sorties en azote du système, avec :

- En entrée : les apports d'azote (apports d'engrais minéral ou organique (nuls pour les légumineuses), déjections animales, fixation symbiotique, azote de la graine semée)
- En sortie : les exports d'azote via les produits végétaux exportés (graines, éventuellement pailles).

Ce bilan peut être autrement calculé comme la différence entre la quantité d'azote organique potentiellement restituée au sol par la légumineuse (par les parties racinaires et les résidus de culture) moins la quantité d'azote minéral du sol absorbée par la culture. Sous réserves de l'absence de pertes par voie gazeuse et par lixiviation, la valeur du solde azoté apparent donne alors **un ordre de grandeur de la modification du stock d'azote du sol par une culture donnée** ; dans le cas d'une culture de légumineuse, il présente un intérêt environnemental car des valeurs positives **reflètent une entrée d'azote dans le système de culture par la voie symbiotique**.

Les valeurs du solde N apparent sont très variables en fonction des conditions pédoclimatiques, en particulier en fonction du niveau de reliquats d'azote minéral dans le sol au semis, et du niveau de rendement, qui, ensemble, déterminent la quantité d'azote fixé par la symbiose fixatrice de N₂.

Des calculs prenant en compte les hypothèses décrites ci-dessus concernant (1) la réponse de la fixation symbiotique à la disponibilité en nitrate, indiquée par les reliquats avant semis (Voisin et al., 2002b) et (2) la répartition de l'azote entre graines et pailles (Lecoeur et al., 2001b) et entre parties aériennes et racinaires (d'après Mahieu et al., 2007), ont permis de distinguer plusieurs types de situations (Voisin et al., 2015).

Dans les sols à fort potentiel de minéralisation de l'azote ou avec apport d'effluents d'élevage, les légumineuses récoltées se comportent comme des « pièges à nitrate », avec une fixation symbiotique faible, et **un solde N apparent négatif ou nul**. C'est seulement lorsque les légumineuses ne sont pas récoltées que l'on pourrait observer un solde positif dans ce type de situation. Par ailleurs, dans le cas où les rendements sont très faibles (moins de 30 q/ha), les niveaux de fixation symbiotique le sont aussi, et les soldes N apparents sont de ce fait très faibles.

On calcule **des soldes positifs compris entre 10 et 50 kg N.ha⁻¹** pour des niveaux de reliquats N élevés (supérieurs à 60 kgN.ha⁻¹) associés à des rendements élevés ou bien à des niveaux de reliquats moyens associés à des rendements moyens (ou bien à des reliquats faibles associés à des rendements faibles), situations qui correspondent à des niveaux de fixation moyens, autour de 60 %. Des calculs basés sur des observations réalisées dans sept situations agricoles correspondant à des sols relativement riches en azote ont donné un solde N après le pois de +22 kg N/ha, pour une proportion d'azote provenant de la fixation symbiotique de 60 % en moyenne (mesures ESA, INRA, Arvalis, Figure 3).

Le solde N apparent est maximal (**entre 60 et 130 kg/ha pour le pois et le soja**) quand les quantités d'azote fixé sont élevées, c'est-à-dire pour des niveaux de rendements élevés associés à des reliquats N faibles. Des calculs basés sur des observations réalisées dans des systèmes à faibles intrants azotés (ESA, INRA, Arvalis) ont montré que la fixation symbiotique apporte 80 % de la quantité d'azote prélevée, qui est alors plus élevée que la quantité exportée, résultants en un solde N apparent de +87 kgN/ha. Ainsi, dans les sols pauvres en azote minéral, avec des taux de fixation supérieurs à 70 %, les légumineuses cultivées présentent un solde apports-exports nettement positifs et contribuent à enrichir le stock d'azote du sol par voie symbiotique.

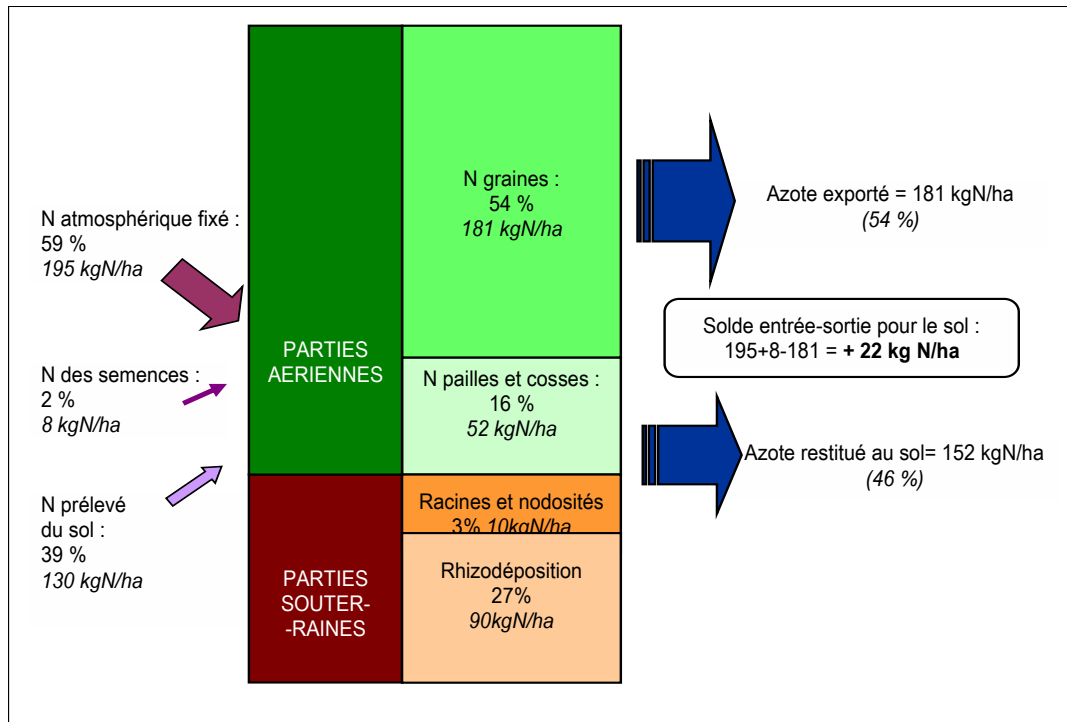


Figure 3 : Exemple de calcul du solde azoté d'une culture de pois. Moyenne des valeurs observées sur 7 références ESA, INRA, ARVALIS (ITCF) en France, dans des systèmes conventionnels fertilisés ou avec élevage, excédentaires en azote (2000-2003) (rendement en grain du pois de 55 q/ha, teneur en protéines de 24%, taux de fixation azotée de 60%) et estimation de l'azote dans les parties souterraines à 30% de l'ensemble de la plante (d'après Mahieu et al., 2007).

3.2 Bilans environnementaux

3.2.1 La fixation symbiotique dans la cascade de l'azote

D'un point de vue environnemental, on étudie l'azote non pas du point de vue de la productivité des cultures, mais plutôt des pertes depuis les sources agricoles (parcelles, bâtiments d'élevage, ...) et de leur devenir dans les différents compartiments de l'environnement et des impacts qui peuvent y être créés (Galloway et al., 2003). Le problème est particulièrement complexe dans le cas de l'azote du fait de la multiplicité des formes d'azote (NO_3^- , NH_3 , N_2O , NO , azote organique dissous (AOD), azote organique du sol et de la végétation) et des processus de transformation au sein de la plante (fixation symbiotique, synthèse d'assimilats) ou le sol (volatilisation d'ammoniac, minéralisation et organisation, nitrification, dénitrification, ...) (Figure 4). Ces différentes formes d'azote créent également plusieurs types d'impacts (voir Sutton *et al.*, 2011) affectant le climat (N_2O , stockage de carbone dans les sols), la qualité de l'eau (NO_3^- , AOD), de l'air (particules, ozone) et en conséquence les écosystèmes aquatiques et terrestres (acidification, eutrophisation) et la santé. De plus, ces différents impacts concernent toute une diversité d'échelles d'espace, allant de la petite région au global.

Les légumineuses ne sont que l'une des sources externes¹ d'azote réactif² utilisé dans le domaine agricole : environ 30 % à l'échelle mondiale, 20 % en France, le reste étant fourni par les engrais

¹ On ne considère pas, ici, l'azote des effluents d'élevage, celui-ci résultant d'un recyclage de l'azote « externe »

² On entend par azote réactif (souvent noté Nr) tous les composés azotés biologiquement, photochimiquement ou radiativement actifs dans l'atmosphère et la biosphère terrestre et aquatique. Nr inclut donc les formes de l'azote réduites

industriels. Il faut toutefois noter que l'apport d'azote par les légumineuses concerne essentiellement les légumineuses prairiales (les 3/4), les légumineuses étant devenues marginales dans les systèmes de grande culture français (moins de 3 % des surfaces). Au-delà de ces chiffres très significatifs, les légumineuses présentent certaines spécificités dans la cascade de l'azote. Par rapport aux engrais industriels, l'azote réactif produit par la fixation symbiotique des légumineuses est incorporé à la matière organique. Il est donc moins labile et il y a un couplage fort avec le cycle du carbone. La libération d'azote réactif (production d'exsudats, décomposition des résidus) en surface ou dans le sol est donc moins intense et plus continue que pour les apports d'engrais industriels, ce qui diminue *a priori* les risques de pertes vers l'environnement.

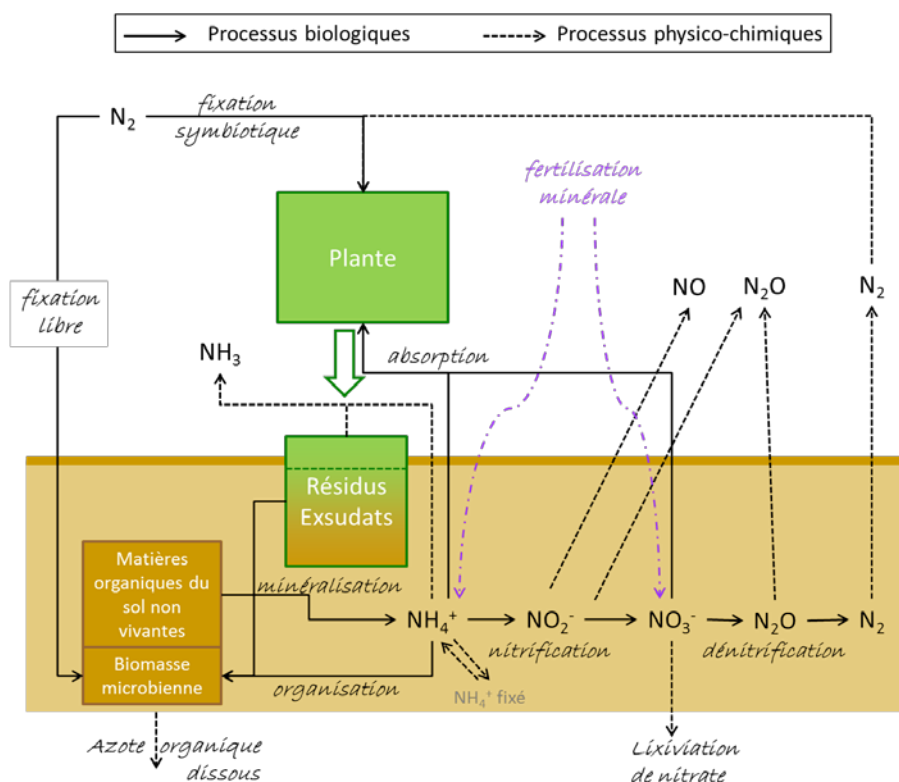


Figure 4 : Flux et transformation de l'azote sur une culture de légumineuses

3.2.2 Les pertes d'azote depuis les cultures de légumineuses

Les bilans azotés précédemment évoqués peuvent traduire un potentiel d'enrichissement du sol en azote, mais aussi de pertes vers l'environnement, risque qu'il est important d'évaluer sous ses différentes composantes. Pendant la phase de culture, les pertes d'azote vers l'environnement sont en général faibles. Les émissions d'ammoniac par les stomates sont limitées (Massad et al., 2010), ainsi que la lixiviation de NO_3^- sous les cultures de légumineuses. De plus, il est maintenant admis que le processus de fixation ne produit pas de N_2O et que les émissions de N_2O pendant le cycle de culture des légumineuses sont faibles (Rochette et Janzen, 2005 ; Jeuffroy et al., 2013). Les pertes d'azote réactif depuis les cultures de légumineuses sont générées essentiellement par la dégradation de la matière organique des résidus. En surface, après sénescence des parties aériennes, puis avec un éventuel enfouissement superficiel (engrais verts ou déchaumage après récolte), des émissions d'ammoniac se produisent dans les jours qui suivent. Leur intensité dépend du rapport C/N des résidus et de leur teneur en azote : les émissions sont négligeables pour des teneurs inférieures à 2 % (cas

(e.g., ammoniac [NH_3] et ammonium [NH_4^+] ou oxydées (e.g., oxyde d'azote [NO_x], acide nitrique [HNO_3], protoxyde d'azote [N_2O], et nitrate [NO_3^-]) et les formes organiques (e.g., urée, amines, protéines et acides nucléiques).

général des pailles de légumineuses à graines récoltées à maturité), mais montent à 10 % de l'azote contenu dans les résidus des parties aériennes pour des teneurs proches de 4 % (cas général des résidus de légumineuses légumières récoltées avant maturité) (de Ruijter et al., 2010). Plus tard dans le processus de décomposition et lorsque l'enfouissement est plus profond, les processus de transformation de l'azote organique en azote minéral (minéralisation) et de transformation de l'azote minéral par nitrification³ et dénitrification⁴ sont à l'origine des productions de formes labiles de l'azote qui peuvent être libérées vers l'air (N₂O, NO) ou les eaux (NO₃⁻, AOD). Lorsqu'elle est lente, cette production de formes mobiles d'azote réactif peut être valorisée efficacement par le couvert en place. Mais cette production peut parfois être rapide, soit en raison des conditions climatiques, soit parce que les quantités d'azote enfouies sont importantes. Cependant pour les légumineuses à graines, les quantités d'azote contenues dans les résidus ne sont généralement pas élevées, limitant donc ces risques. Cette libération d'azote peut se dérouler sur des périodes longues et risque de ne pas être en phase avec les besoins en azote des cultures suivantes. Le risque de lixiviation de nitrate, voire d'AOD, et d'émission de N₂O est alors important. Muller et al. (1993) ont montré que l'azote d'une culture pouvait se retrouver dans le nitrate lixivié plusieurs années après l'enfouissement.

3.2.3 Impacts environnementaux des légumineuses comparées à des cultures fertilisées

Le Tableau 1 dresse le bilan environnemental des cultures de légumineuses, par comparaison à une culture recevant une fertilisation azotée. L'analyse prend en compte simultanément des indicateurs reflétant plusieurs types d'impacts potentiels sur l'environnement, afin d'éviter les transferts de pollution qui se produisent lorsque l'amélioration d'un critère augmente un autre type de pollution environnementale.

Le bilan est globalement plus favorable aux cultures de légumineuses, en grande partie du fait de l'absence d'apports externes d'engrais minéraux ou organiques, qui engendrent des impacts négatifs chez les cultures fertilisées. Ainsi, des analyses de cycle de vie ont montré que, comparée à un blé ou un colza (recevant 190 et 160 kg d'engrais azotés respectivement), une culture de pois, qui ne reçoit pas d'engrais, permet de réduire de près de 50 % l'énergie fossile consommée, 70 % les gaz à effet de serre émis et de 85 % les gaz acidifiants, dans des systèmes céréaliers non irrigués (Carrouée et al., 2012).

Toutefois, une attention particulière doit être portée à la gestion des risques liés aux résidus de légumineuses, riches en azote, dont la minéralisation, plus rapide que celle des céréales, peut engendrer des pertes dans l'environnement.

3.2.4 Impacts environnementaux de systèmes agricoles incluant des légumineuses

Parce que les impacts des légumineuses sur les flux d'azote prennent leurs effets à une échelle pluriannuelle, l'amélioration des bilans azotés et environnementaux liée à l'introduction des légumineuses doit s'apprécier et se piloter non pas à l'échelle de la culture, mais à l'échelle de la succession et des systèmes de culture, en considérant les modifications de pratiques induites sur l'ensemble de la rotation. Ainsi, à l'échelle de la rotation, la présence de légumineuses engendre des changements dans les pertes d'azote qui convergeaient plutôt vers des effets favorables si la part d'azote fixée est importante (moins d'émissions de polluants et de gaz à effet de serre, (dont le N₂O) par rapport à des cultures fertilisées), si les risques de pertes de nitrates par lixiviation en automne et en hiver après minéralisation de leurs résidus sont minimisés, et si la dose d'azote apporté sur la

³ La nitrification est une réaction d'oxydation qui permet la transformation de l'azote ammoniacal en nitrate

⁴ La dénitrification est une réaction de réduction qui permet la transformation du nitrate en azote gazeux en milieu appauvri en oxygène. N₂O est un produit intermédiaire qui peut être à la fois libéré au cours de cette transformation, mais aussi transformé en azote gazeux inerte (N₂)

succession culturale est réduite en tenant compte de la minéralisation de l'azote provenant des résidus de légumineuse.

Tableau 1 : Bilan environnemental des cultures de légumineuses

Problématique environnementale	Processus	Risques légumineuses/ cultures fertilisées	Bilan
Changement climatique	Emissions directes et indirectes de N ₂ O	Plus faibles. Risques liés à la gestion des résidus	Une convergence d'effets positifs liés à de moindres apports en engrais. Attention à la gestion des résidus vis-à-vis des émissions de N ₂ O
	Consommation d'engrais	Meilleur bilan énergétique lié à une moindre utilisation d'engrais industriels	
	Stockage de carbone	Favorable	
Contamination des eaux	Lixiviation de nitrate	Plus faible en phase de culture. Risques liés à la gestion des résidus post-culture	Peu de risque en phase végétative. Attention à la gestion des résidus vis-à-vis des émissions de NO ₃ ⁻
	Pertes d'azote organique dissous	Part pouvant être plus significative	
Pollution de l'air	Emissions d'ammoniac (particules) Emissions de NO _x (ozone)	Plus faibles donc risques plus faibles.	Risques très limités, du fait de moindres apports en engrais.
Eutrophisation Acidification	Lixiviation de nitrate Pertes d'azote organique dissous Emissions d'ammoniac et de NO _x	Plus faibles en phase de culture. Risques liés à la gestion des résidus.	Risques plus limités du fait de moindres apports en engrais. Attention à la gestion des résidus vis-à-vis des émissions de NO ₃ ⁻ , NH ₃ et NO _x
Biodiversité	Effets indirects : source d'azote importante pour la microflore du sol, les autres espèces végétales, la mésofaune et la faune		Effets positifs, à associer à d'autres effets (hors N) sur la biodiversité

Dans des systèmes céréaliers à base de colza et céréales à paille de différentes régions françaises, Carrouée et al. (2012) ont montré qu'il était possible d'insérer du pois protéagineux en améliorant significativement les effets sur une série de critères d'impacts environnementaux, sans dégrader les autres. L'analyse a été menée en s'appuyant sur la méthodologie des ACV qui a été appliquée sur 56 systèmes de culture, conventionnels et intégrés, pour la Bourgogne, la Moselle et la Beauce dunoise irriguée, avec cinq rotations reprises dans chaque région. Sur la succession culturale, les rotations avec du pois montrent ainsi des impacts plus faibles que les témoins "Colza-Blé-Orge" et "rotation riche en céréales" par hectare et par € de marge semi-nette, avec des réductions d'énergie fossile de l'ordre 10 % et d'émissions de gaz à effet de serre de l'ordre 15 % au total sur les trois ans (Carrouée et al., 2012 ; Voisin et al., 2013).

Un autre exemple d'étude ACV en grandes cultures (Thiébeau et al., 2010) couvrirait spécifiquement le cas de deux fermes conventionnelles type de Champagne crayeuse (zone betteravière) reflétant chacune environ 450 exploitations, une dont la proportion de légumineuses est de 5 %, l'autre dont la proportion est de 20 %. Les résultats de l'ACV indiquent une diminution des impacts liés au changement climatique (- 4 %) et d'utilisation d'énergie non-renouvelable (- 5 %) par hectare de SAU pondéré des assolements respectifs, en faveur des exploitations disposant de 20 % de surface occupée par des cultures de légumineuses. Ramenées à l'échelle d'une exploitation de 169 ha disposant de 20 % de surface en légumineuses, cela évite le rejet de plus de 16 400 kg équivalent CO₂ et économise 153 500 MJ d'énergie non-renouvelable.

Enfin, de façon générale, la réduction des apports d'engrais azotés est de loin le principal levier d'amélioration des performances environnementales des systèmes de culture céréaliers, à performances économiques équivalentes (mis à part le choix de l'origine de l'engrais et des modalités d'application). Ainsi, dans les secteurs sous contrainte de réduction d'engrais azoté (comme dans certains bassins d'alimentation de captage), l'introduction de cultures de légumineuses paraît particulièrement intéressante pour maintenir les performances économiques grâce à une forme d'azote écologique » provenant la fixation symbiotique, en limitant les risques de perte de rendement et de marge pour les cultures fertilisées.

Conclusion

Cette synthèse reprend les atouts agroécologiques des légumineuses, liés à la fixation symbiotique et à leur statut de cultures de diversification dans les systèmes de culture. Selon la nomenclature du Millenium Ecosystem Assessment (2005), on distingue trois types de services écosystémiques spécifiquement liés à la fixation symbiotique et aux flux d'azote associés: (i) un service d'approvisionnement, lié à la production de graines et de fourrages riches en protéines pour l'alimentation humaine et animale, (ii) un service de support (ou soutien) lié à la fourniture d'azote symbiotique au système de culture, du fait d'une part de l'absence de fertilisation azotée sur les cultures de légumineuses, et d'autre part d'une amélioration de la fertilité azotée du sol pour la culture suivante, et (iii) un service de régulation, lié à la réduction des émissions de gaz à effet de serre et à la consommation réduite en énergie fossile induites par les économies en intrants azotés réalisées à l'échelle du système de culture, pouvant de ce fait contribuer à l'atténuation du changement climatique. Toutefois, les légumineuses peuvent également contribuer aux impacts négatifs qui accompagnent les systèmes de production agricole, via l'augmentation du risque de lixiviation de l'azote issu des résidus de culture, et l'accroissement de certains problèmes biotiques dû à leur faible compétitivité vis-à-vis des adventices et à leur forte sensibilité aux maladies. Il faut tenir compte de ces dys-services dans une évaluation globale de l'intérêt des légumineuses dans les systèmes de culture. Mais ces risques sont gérables, notamment en adaptant la conduite des cultures suivant les légumineuses.

Malgré ces atouts et les enjeux qui en découlent, les légumineuses à graines représentent aujourd'hui moins de 3 % des surfaces de grandes cultures françaises et européennes. Dans le contexte climatique réglementaire et économique actuel, les agriculteurs sont en effet réticents à cultiver des légumineuses à graines (Schneider et al., 2010), invoquant une trop faible rentabilité par rapport aux céréales. Malgré une volonté croissante de concevoir des agroécosystèmes plus diversifiés dans l'objectif d'une gestion agroécologique des systèmes de production agricole (Hill et MacRae 1995 ; Altieri, 1999 ; Le Roux et al., 2008), la réintroduction des légumineuses à graines dans les systèmes de grande culture se heurte à un système agro-industriel verrouillé en faveur des espèces dominantes (Voisin et al., 2013) et dont il est difficile de sortir (Meynard et al., 2013).

Ainsi, la grande majorité des systèmes de culture actuels utilisent très peu les différents services agronomiques associés aux fonctions des légumineuses, qu'elles soient liées aux flux d'azote ou à la diversification. L'une des raisons est que ces services sont plus difficiles à piloter que des services

reposant sur des intrants chimiques, car leurs effets doivent être appréhendés à moyen et long termes, et qu'ils sont moins bien connus du monde agricole. De même, les surfaces de légumineuses fourragères cultivées en cultures pures (essentiellement de luzerne), ont fortement diminué au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, pour se stabiliser autour de 400 000 ha. Toutefois, ce contexte défavorable est à relativiser par la place importante occupée aujourd'hui par les légumineuses fourragères dans les prairies temporaires. En effet, les légumineuses fourragères se sont maintenues dans les associations prairiales des prairies temporaires, qui sont restées relativement stables des années 1960 aux années 2000 (autour de 2.5 millions d'hectares, dont 35 à 40% d'association avec légumineuses, voire 75% dans certaines régions). Dans les systèmes de culture où elles sont insérées, la maîtrise de la conduite des associations végétales permet en effet la valorisation des services procurés par les légumineuses, pour la fourniture d'azote au système de culture et la production de protéines végétales pour l'alimentation des animaux, dans un contexte économique qui leur est favorable, face au coût élevé des protéines de soja. Cette situation laisse entrevoir des possibilités d'évolution future favorables pour les légumineuses dans les systèmes de grande culture.

Toutefois, les services environnementaux associés aux cultures de légumineuses sont aujourd'hui mal valorisés, parce qu'on manque encore de références, et parce qu'ils n'ont pas de valeur marchande, ce qui reste le cas de la plupart des services environnementaux (Kinzig et al., 2011). Enfin, si les fonctions écologiques des légumineuses (en particulier la fixation symbiotique) ont été beaucoup étudiées, elles ont été quantifiées sur un nombre restreint d'espèces ; et on manque encore aujourd'hui de références sur leur traduction en services agronomiques et environnementaux, ainsi que leurs variations en fonction des conditions pédoclimatiques.

Références bibliographiques

- Altieri M., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74(1-3), 19–31.
- Aronsson H., Tortensson G., 1998. Measured and simulated availability and leaching of nitrogen associated with frequent use of catch crops. *Soil use and Management* 14, 6-13.
- Arvalis, 2011. Synthèse sur les indices de récolte et teneurs en azote des résidus de récolte réalisée pour le CITEPA.
- Beaudoin N., Saad J.K., Van Laethem C., Machet J.M., Maucorps J., Mary B., 2005. Nitrate leaching in intensive agriculture in Northern France: Effect of farming practices, soils and crop rotations. *Agriculture Ecosystems and Environment* 111, 292–310.
- Beillouin D., Schneider A., Carrouée B., Champolivier L., Le Gall C., Jeuffroy M.- H., 2014. Short and medium term effects on nitrogen leaching of the introduction of a pea or an oilseed rape crop in wheat-based successions Poster avec extended abstract, 18th Nitrogen Workshop Lisbon, 30 June - 3 July 2014.
- Burstin J., Marget P., Huart M., Moessner A., Mangin B., Duchene C., Desprez B., Munier-Jolain N., Duc G., 2007. Developmental Genes Have Pleiotropic Effects on Plant Morphology and Source Capacity, Eventually Impacting. *Plant Physiology* 144, pp. 768–781,
- Carrouée B., Bourgeais E., Aveline A., 2006. Dry pea crop effect on the soil nitrogen balance. In: « Grain legumes and the environment: how to assess benefits and impacts? » AEP workshop, 18–19 November 2004, Agroscope FAL Reckenholz, Zurich, Suisse, Ed AEP, p 111-116.
- Carrouée B., Schneider A., Flénet F., Jeuffroy M.H., Nemecek T. 2012. Introduction du pois protéagineux dans des rotations à base de céréales à paille et colza : impacts sur les performances économiques et environnementales. *Innovations Agronomiques* 25, 125-142.
- Cober E.R., Voldeng H.D., 2000. Developing high-protein, high-yield soybean populations and lines. *Crop Science* 40, 39-42.
- Constantin J., Beaudoin N., Launay M., Duval J., Mary B., 2012. Long-term nitrogen dynamics in various catch crop scenarios: Test and simulations with STICS model in a temperate climate. *Agriculture Ecosystems and Environment* 147, 36–46.

- Corre-Hellou G, Crozat Y., 2005. N₂ fixation and N supply in organic pea (*Pisum sativum* L.) cropping systems as affected by weeds and pea weevil (*Sitona lineatus* L.). *European Journal of Agronomy* 22(4), 449-458.
- Corre-Hellou G., Fustec J., Crozat Y., 2006. Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282, 195-208.
- Dejoux J.F., Meynard J.M., Reau R., Roche R., Saulas P., 2003. Evaluation of environmentally-friendly crop management systems based on very early sowing dates for winter oilseed rape in France. *Agronomie* 23, 725-736.
- Devienne-Barret F., Justes E., Machet J.M., Mary B., 2000. Integrated control of nitrate uptake by crop growth rate and soil nitrate availability under field conditions. *Annals of Botany* 86, 995-1005.
- Doré T., 1992. Analyse, par voie d'enquête, de la variabilité des rendements et des effets précédents du pois protéagineux de printemps (*Pisum sativum* L.). Thèse de Doctorat de l'INAPG, Paris, 214 p.
- Dore T., Meynard J. M., Sebillotte M., 1998. The role of grain number, nitrogen nutrition and stem number in limiting pea crop (*Pisum sativum*) yields under agricultural conditions. *European Journal of Agronomy* 8, 29-37.
- Duc G., Blancard S., Hénault C., Lecomte C., Petit M.-S., Bernicot M.H., Bizouard F., Blanc N., Blondon A., Blosserville N., Bonnin E., Bois B., Castel T., Challan-Belval C., Coulon C., Delattre M., Deytieux V., Dobrecourt J.F., Dumas M., Geloën M., Humeau F., Huot E., Jeuffroy M.H., Killmayer M., Larmure A., Lelay D., Leseigneur A., Mabire J.B., Mangin P., Marget P., Million G., Raynard L., Robin P., Ronget D., Richard Y., Vaccari V., Vermue A., Villard A., Villery J., Vivier C., 2010. Potentiels et leviers pour développer la production et l'utilisation des protéagineux dans le cadre d'une agriculture durable en Bourgogne. *Innovations Agronomiques* 11, 157-173.
- Engström L., 2010. Nitrogen dynamics in crop sequences with winter oilseed rape and winter wheat. Dept. of Soil and Environment, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Evans, J., McNeill, A.M., Unkovich, M.J., Fittell, N.A., Heenan, D.P., 2001. Net nitrogen balances for cool-season grain legume crops and contributions to wheat nitrogen uptake: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41, 347-359.
- Francis G.S., Haynes R.J., Williams P.H., 1994. Nitrogen mineralization, nitrate leaching and crop growth after ploughing-in leguminous and non-leguminous grain crop residues. *Journal of Agricultural Science* 123, 81-87.
- Fustec J., Lesuffleur F., Mahieu S., Cliquet J.B., 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 57-66.
- Ruijter F.J. de, Huijsmans J.F.M., Rutgers B., 2010. Ammonia volatilization from crop residues and frozen green manure crops, *Atmospheric Environment* 44, 3362-3368.
- Galloway J.N., Aber J.D., Erismann J.W., Seitzinger S.P., Howarth R.W., Cowling E.B., Cosby B.J., 2003. The Nitrogen Cascade. *Bioscience* 53 (4), 341-356.
- Harper J.E., Gibson A.H., 1984. Differential nodulation tolerance to nitrate among legume species. *Crop Science* 24, 797-801.
- Herridge D.F., Peoples M.B., Boddey R.M., 2008. Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant and Soil* 311, 1-18.
- Hill S.B., MacRae R.J., 1995. Conceptual framework for the transition from conventional to sustainable agriculture. *Journal of Sustainable Agriculture* 7, 81-87.
- Hobbs S.L.A., Mahon J.D., 1983. Variability and interaction in the *Pisum sativum*-*Rhizobium leguminosarum* symbiosis. *Canadian Journal of Plant Science* 63, 591-600.
- Jensen E.S., Hauggaard-Nielsen H., 2003. How can increased use of biological N₂ fixation in agriculture benefit the environment? *Plant Soil* 252, 177-186.
- Jeudy C., Ruffel S., Freixes S., Tillard P., Santoni A.L., Morel S., Journet E.P., Duc G., Gojon A., Lepetit M. et al., 2010. Plasticity of nodule development has a major role in the adaptation of *Medicago truncatula* to N-limitation. *New Phytologist* 185, 817-828.
- Jeuffroy M.H., Baranger E., Carrouée B., de Chezelles E., Gosme M., Hénault C., Schneider A., Cellier P., 2013. Nitrous oxide emissions from crop rotations including wheat, rapeseed and dry pea. *Biogeosciences* 10, 1787-1797.

- Kinzig A.P., Perrings C., Chapin F.S., Polasky S., Smith V.K., Tilman D., Turner .B.L., 2011. Paying for Ecosystem services – Promise and Peril. *Science* 334, 603-604.
- Laguerre G., Depret G., Bourion V., Duc G., 2007. *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* genotypes interact with pea plants in developmental responses of nodules, roots and shoots. *New Phytologist* 176, 680-690.
- Lecoœur J., Sinclair T.R., 2001a. Nitrogen accumulation, partitioning, and nitrogen harvest index increase during seed fill of field pea. *Field Crop Research* 71, 87-89.
- Lecoœur J., Sinclair TR 2001b Analysis of nitrogen partitioning in field pea resulting in linear increase in nitrogen harvest index. *Field Crop Research* 71, 151-158
- Lemaire G., van Oosterom E., Sheehy J., Jeuffroy M.H., Massignam A., Rossato L., 2007. Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth ? *Field Crop Research* 100, 91-106.
- Le Roux X., Barbault R., Baudry J., Burel F., Doussan .I, Garnier E., Herzog F., Lavorel S., Lifran R., Roger-Estrade J., Sarthou J.P., Trommetter M., 2008. Agriculture and biodiversity Benefiting from synergies. INRA Multidisciplinary Scientific Assessment. <http://www6.paris.inra.fr/depe/Projets/Agriculture-et-biodiversite>
- Mahieu S., Fustec J., Faure M.L., Corre-Hellou G., Crozat Y., 2007. Comparison of two ¹⁵N labelling methods for assessing nitrogen rhizodeposition of pea, *Plant and Soil* 295, 193–205.
- Maidl F.X., Haunz F.X., Panse A., Fischbeck G., 1996. Transfer of Grain Legume Nitrogen within a Crop Rotation Containing Winter Wheat and Winter Barley. *Journal of Agronomy and Crop Science* 176, 47–57.
- Massad R., Tuzet A., Loubet B., Perrier A., Cellier P., 2010. Model of stomatal ammonia compensation point (STAMP) in relation to the plant nitrogen and carbon metabolisms and environmental conditions. *Ecological Modelling* 221, 479-494.
- Meynard J.M., Messéan A., Charlier A., Charrier F., Farès M., Le Bail M., Magrini M.B., Savini I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures. Etude au niveau des exploitations agricoles et des filières. INRA Multidisciplinary Scientific Assessment, <http://www6.paris.inra.fr/depe/Projets/Diversification-des-cultures>
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: General Synthesis. World Resources Institute, Island Press, Washington DC. www.millenniumassessment.org
- Muller J.C., Denys D., Thiébeau P., 1993. Présence de légumineuses dans la succession de cultures: Luzerne et pois cultivés purs ou en association, influence sur la dynamique de l'azote. In : *Matières organiques et Agricultures*. Congrès GEMAS-COMIFER, Blois, novembre 1993, 83-92.
- Munier-Jolain N.G., Salon C., 2005. Are the carbon costs of seed production related to the quantitative and qualitative performance? An appraisal for legumes and other crops. *Plant, Cell and Environment* 28, 1388-1395.
- Naudin C., Corre-Hellou G., Voisin A.S., Oury V., Salon C., Crozat Y., Jeuffroy M.H. 2011. Inhibition and recovery of symbiotic N₂ fixation of pea (*Pisum sativum* L.) by short-term exposures to nitrate. *Plant and Soil* 346, 275-28.
- Pelzer E., Bazot M., Makowski D., Corre-Hellou G., Naudin C., Al Rifaï M., Baranger E., Bedoussac L., Biarnès V., Boucheny P., Carrouée B., Dorvillez D., Foissy D., Gaillard B., Guichard L., Mansard M.C., Omon B., Prieur L., Yvergniaux M., Justes E., Jeuffroy M.H., 2012. Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *European Journal of Agronomy* 40, 39-53.
- Prieur L., Justes E., 2006. Disponibilité en azote provenant de l'effet du précédent légumineuse, de culture intermédiaire et d'engrais organique. Conséquences sur le rendement et la teneur en protéines du blé tendre d'hiver. *Alter Agri* 80, 13-17.
- Reau R., Jouffret P., Estragnat A., Cristante P., 1998. Pertes de nitrates dans les systèmes irrigués maïs-soja. *Oleoscope* 45, 14-16.
- Reid D.E., Ferguson B.J., Hayashi S., Lin Y.H., Gresshoff P.M., 2011. Molecular mechanisms controlling legume autoregulation of nodulation *Annals of Botany* 108, 789-795.
- Rochette P., Janzen H.H., 2005. Towards a revised coefficient for estimating N₂O emissions from legumes. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 73, 171-179.

- Rusch A., Valantin-Morison M., Sarthou J.P., Roger-Estrade J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review *Advances in Agronomy* 109, 219-259.
- Sauvant D., Perez J.M., Tran G., 2002. Tables de Composition et de Valeur Nutritive Des Matières Premières Destinées Aux Animaux D'élevage. INRA Editions, Paris, France.
- Schneider A., Flénet F., Dumans P., Bonnin E., de Chezelles E., Jeuffroy M.H., Hayer F., Nemecek T., Carrouée B., 2010. Diversifier les rotations céréalières notamment avec du pois et du colza – Données récentes d'expérimentations et d'études. *OCL* 17, 301-311.
- Schott, C., Mignolet, C., Meynard, J.M., 2010. Les oléoprotéagineux dans les systèmes de culture : évolution des assolements et des successions culturales depuis les années 1970 dans le bassin de la Seine. *OCL* 17, 1-16
- Stevenson F.C, Kessel C., 1996. The nitrogen and non-nitrogen rotation benefits of pea to succeeding crops. *Canadian Journal of Plant Science* 76, 735–745.
- Sutton M.A. Howard C.M., Erisma, J.W., Billen G.H., Bleeker A., Grennfelt P., van Grinsven H., Grizzetti B., 2011. The European Nitrogen Assessment – Sources, effects and policy perspectives, Ed Cambridge University Press, ISBN 978-1-107-00612-6, 612 pages.
- Thiébeau P., Lô-Pelzer E., Klumpp K., Corson M., Hénault C., Bloor J., de Chezelles E., Soussana J.F., Lett J.M., Jeuffroy M.H., 2010. Conduite des légumineuses pour améliorer l'efficacité énergétique et réduire les émissions de gaz à effet de serre à l'échelle de la culture et de l'exploitation agricole. *Innovations Agronomiques* 11, 45-58.
- Thomsen M.H., Hauggaard-Nielsen H., 2008. Sustainable bioethanol production combining biorefinery principles using combined raw materials from wheat undersown with clover-grass. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology* 35, 303–311.
- Tonitto C., David M.B., Drinkwater L.E., 2006. Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: a meta-analysis of crop yield and N dynamics. *Agriculture Ecosystems and Environment* 112, 58-72.
- Valé M., Justes E., 2004. Nitrogen release from pea and soybean residues in field conditions: a significant source of nitrate leaching during fallow period? *Proceedings of the Association Européenne des Protéagineux*
- Vogrincic C., 2007. Réseau rotation Sud-Est. Synthèse pluri-annuelle (1999-2004) Document interne CETIOM.
- Voisin A.S., Salon C., Munier-Jolain N.G., Ney B., 2002. Effect of mineral nitrogen on nitrogen nutrition and biomass partitioning between the shoot and roots of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 242, 251-262.
- Voisin A.S., Salon C., Munier-Jolain N.G., Ney B., 2002. Quantitative effect of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 243, 31-42.
- Voisin A.S., Salon C., Jeudy C., Warembourg F.R., 2003. Seasonal patterns of ¹³C partitioning between shoot and nodulated roots of N₂-or nitrate fed- *Pisum sativum* L. *Annals of Botany* 91, 539-546.
- Voisin A.S., Munier-Jolain N.G., Salon C. 2010. The nodulation process is tightly linked to plant growth. An analysis using environmentally and genetically induced variation of nodule number and biomass in pea. *Plant and Soil* 337, 399-412.
- Voisin A.S., Guéguen J., Huyghe C., Jeuffroy M.H., Magrini M.B., Meynard J.M., Mougél C., Pellerin S., Pelzer E., 2013. Légumineuses dans l'Europe du XXI^e siècle : Quelle place dans les systèmes agricoles et alimentaires actuels et futurs ? Quels nouveaux défis pour la recherche ? *Innovations Agronomiques* 30, 283-312.
- Voisin A.S., Schneider A, Gastal F., 2015. Nutrition azotée et fonctionnement agrophysiologique des légumineuses. In : Schneider A., Huyghe C. (Eds). *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables*. Editions QUAE, Paris, à paraître
- Vos J., van der Putten P.E.L., 2004. Nutrient cycling in a cropping system with potato, spring wheat, sugar beet, oats and nitrogen catch crops. II. Effect of catch crops on nitrate leaching in autumn and winter. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 70, 23-31.
- Wicker E., Hullé M., Rouxel F., 2001. Pathogenic characteristics of isolates of *Aphanomyces euteiches* recovered from pea in France. *Plant Pathology* 50, 433-442.