



HAL
open science

Fixation symbiotique de l'azote et effet précédent : toutes les légumineuses à graines se valent-elles ?

Maé Guinet, Bernard Nicolardot, Vincent Durey, Cécile Revellin, Frédéric Lombard, Eric Pimet, Florian Bizouard, Anne-Sophie Voisin

► To cite this version:

Maé Guinet, Bernard Nicolardot, Vincent Durey, Cécile Revellin, Frédéric Lombard, et al.. Fixation symbiotique de l'azote et effet précédent : toutes les légumineuses à graines se valent-elles ?. Innovations Agronomiques, 2019, 74, pp.55-68. 10.15454/jj5qv . hal-02158172

HAL Id: hal-02158172

<https://hal.science/hal-02158172>

Submitted on 17 Jun 2019

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

Fixation symbiotique de l'azote et effet précédent : toutes les légumineuses à graines se valent-elles ?

Guinet M.¹, Nicolardot B., Durey V., Revellin C., Lombard E., Pimet E., Bizouard F., Voisin A.-S.

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche Comté, F-21000 Dijon

Correspondance : anne-sophie.voisin@inra.fr

Résumé

Les légumineuses ont un rôle majeur à jouer dans la transition vers une agriculture plus durable, en réduisant notamment le recours aux intrants azotés du fait de leurs propriétés spécifiques vis-à-vis du cycle de l'azote. Pourtant peu de références sont disponibles pour une diversité d'espèces quant à leurs performances agronomiques et aux flux d'azote qu'elles induisent. Une étude comparative sur dix espèces de légumineuses à graines a été menée afin i) de quantifier la fixation symbiotique, ii) d'évaluer sa réponse à la présence d'azote minéral du sol, et iii) de quantifier l'effet des légumineuses sur le rendement d'un blé suivant (non fertilisé) en lien avec la minéralisation de leurs résidus de culture. Pour neuf espèces sur dix la fixation symbiotique a permis d'assurer une croissance et une nutrition azotée des plantes aussi bonnes qu'avec une nutrition basée sur le prélèvement d'azote minéral. Des différences d'inhibition de la fixation symbiotique par l'azote minéral ont été mises en évidence et ont été partiellement expliquées par des différences d'efficacité de prélèvement de l'azote minéral entre les espèces. Ces différences ont été corrélées à des différences de vitesse d'expansion latérale des racines entre les espèces. La grande majorité des légumineuses a engendré des rendements de blé supérieurs à ceux de blés cultivés après des céréales. La variabilité des rendements du blé a en partie pu être reliée à la minéralisation de l'azote des résidus, variable entre espèces selon leur rapport carbone / azote. Cependant l'azote fourni au sol par les légumineuses peut être perdu pendant la période d'interculture, avant que cet azote ne soit prélevé par la culture suivante. Ce risque augmente pour les espèces de légumineuses récoltées en été contrairement au début automne, du fait d'une interculture plus longue.

Mots-clés : Nutrition azotée, Azote minéral, Résidus de culture, Minéralisation, Lixiviation

Abstract: Symbiotic nitrogen fixation and pre-crop effect : are all grain legumes the same?

Legumes should play a key role in the transition towards a more sustainable agriculture by allowing a reduction of nitrogen inputs due to their specific properties relative to the nitrogen cycle. However, there is a lack of references for a wide diversity of species regarding their agronomic performances and the nitrogen fluxes they induce. A comparative study on ten grain legumes was conducted to i) quantify symbiotic nitrogen fixation, ii) evaluate its response to inorganic soil nitrogen, and iii) quantify the effect of legumes on the yield of the subsequent wheat (unfertilised) as related to the N mineralisation of their crop residues. For nine species out of ten, symbiotic fixation was able to ensure plant growth and nitrogen acquisition at levels similar to those achieved by nutrition based on inorganic nitrogen. Differences in symbiotic fixation inhibition were observed and were partially explained by differences in inorganic nitrogen uptake efficiency among species. Those differences were related to differences in root lateral expansion rate among species. The great majority of legumes led to higher wheat yields compared to those of wheat cultivated after cereals. Wheat yield variability was partially related to differences in crop residue nitrogen mineralisation among species according to their carbon /nitrogen

ratio. However, nitrogen supplied to the soil by legumes can be lost during the fallow period before nitrogen is retrieved by the subsequent crop. This risk increases with legumes harvested in summer vs. beginning of autumn, because of a longer fallow period.

Keywords: Nitrogen nutrition, Inorganic N, Crop residues, Mineralization, Leaching

Introduction

Les légumineuses ont la capacité unique de fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec des bactéries du sol du genre *Rhizobium*. Cette association symbiotique, coûteuse en énergie pour la plante, n'a lieu qu'en situation de faible disponibilité en azote minéral. Ainsi, les légumineuses reposent leur nutrition azotée à la fois sur la fixation symbiotique et sur le prélèvement d'azote minéral par leurs racines quand celui-ci est disponible (Voisin et al., 2002). Par ailleurs, les légumineuses sont connues pour fournir de l'azote au sol via leurs résidus de culture riches en azote. Les rendements des céréales précédées de légumineuses sont en général supérieurs à ceux des céréales précédées de céréales ou d'oléagineux (Preissel et al., 2015). Une partie de cet effet pourrait être lié aux flux d'azote générés par les cultures de légumineuses. Une diversité d'espèces de légumineuses adaptées à de nombreuses conditions pédoclimatiques existe et pourrait contribuer à améliorer la durabilité des agrosystèmes, notamment en réduisant le recours aux intrants azotés, non seulement pendant la culture des légumineuses, mais également après leur culture du fait de leur effet positif sur la disponibilité en azote du sol qui permet de réduire la fertilisation de la culture suivante (Voisin et al., 2014 ; Carroué et al., 2012). Néanmoins, ces propriétés spécifiques vis-à-vis du cycle de l'azote sont souvent insuffisamment prises en compte dans la gestion des systèmes de culture. Enfin, peu de références sont disponibles sur une diversité d'espèces et leur comparaison reste difficile sur la base des études existantes, compte tenu des différences entre les conditions expérimentées (Herridge et al., 2008). L'introduction de légumineuses dans les systèmes de culture peut également engendrer des impacts négatifs sur l'environnement liés à la gestion de l'azote, car il existe des risques de pertes de l'azote minéral, essentiellement par lixiviation, pendant le cycle des légumineuses et/ou durant la période automne-hiver suivant leur récolte.

Dans ce contexte, l'objectif de notre étude a consisté à comparer, dans un premier temps, l'effet de l'azote minéral sur l'accumulation d'azote par dix espèces de légumineuses et comprendre les différences d'inhibition de la fixation symbiotique par l'azote minéral entre les espèces. Pour y parvenir, des traits caractérisant les processus d'accumulation de l'azote et de prélèvement de l'azote minéral ont été mesurés et utilisés comme facteurs explicatifs des variations observées entre espèces. Un deuxième objectif a été de quantifier l'effet précédent des dix espèces de légumineuses sur le rendement du blé suivant en comparaison à deux précédents céréales et à identifier les déterminants des différences entre les précédents légumineuses et céréales. Enfin un troisième objectif a consisté à estimer les pertes d'azote minéral par lixiviation entre la récolte des légumineuses et la sortie de l'hiver l'année suivante.

1. Matériels et méthodes

1.1 Effet de la fertilisation azotée sur la croissance et la fixation symbiotique

Un essai au champ a été mis en place en 2014 à l'unité expérimentale INRA de Bretenière, près de Dijon (21). Dix espèces de légumineuses et deux céréales ont été semées en mars (féverole, lentille, lupin, pois, vesce commune et orge) ou en mai (fenugrec, haricot, pois chiche, soja, vesce de Narbonne et sorgho). Les légumineuses ont été inoculées au semis avec une souche de rhizobium spécifique à chaque espèce et préalablement testée au cours d'un essai en serre afin d'assurer une bonne efficacité de la fixation symbiotique. Différents niveaux de fertilisation azotée (0, 50, 150 et 300 kg N

ha⁻¹) ont été appliqués au semis sous forme de NH₄NO₃ ; de plus, un marquage au ¹⁵N a été réalisé afin de mesurer la fixation symbiotique. Les parties aériennes ont été récoltées à maturité pour des mesures de biomasse, de teneurs en azote total et en isotope ¹⁵N afin de calculer la quantité d'azote prélevée par les espèces, ainsi que le pourcentage de cet azote issu de la fixation symbiotique (%Ndfa) en utilisant la méthode de dilution isotopique (Voisin et al., 2002).

1.2 Vitesses d'expansion racinaire

En parallèle, un essai mené en serre en 2016 dans des rhizotrons de la plateforme INRA de phénotypage 4PMI de Dijon (Jeudy et al., 2016). Ces dispositifs permettent d'observer l'architecture des racines et la dynamique de leur développement, grâce à des prises d'image au cours du temps (Figure 1). La vitesse d'expansion horizontale (en largeur : VitExpLarg) et verticale (en profondeur : VitExpProf) de chacune des dix espèces de légumineuses a ainsi été calculée, en utilisant les images successives prises au cours de leur croissance.

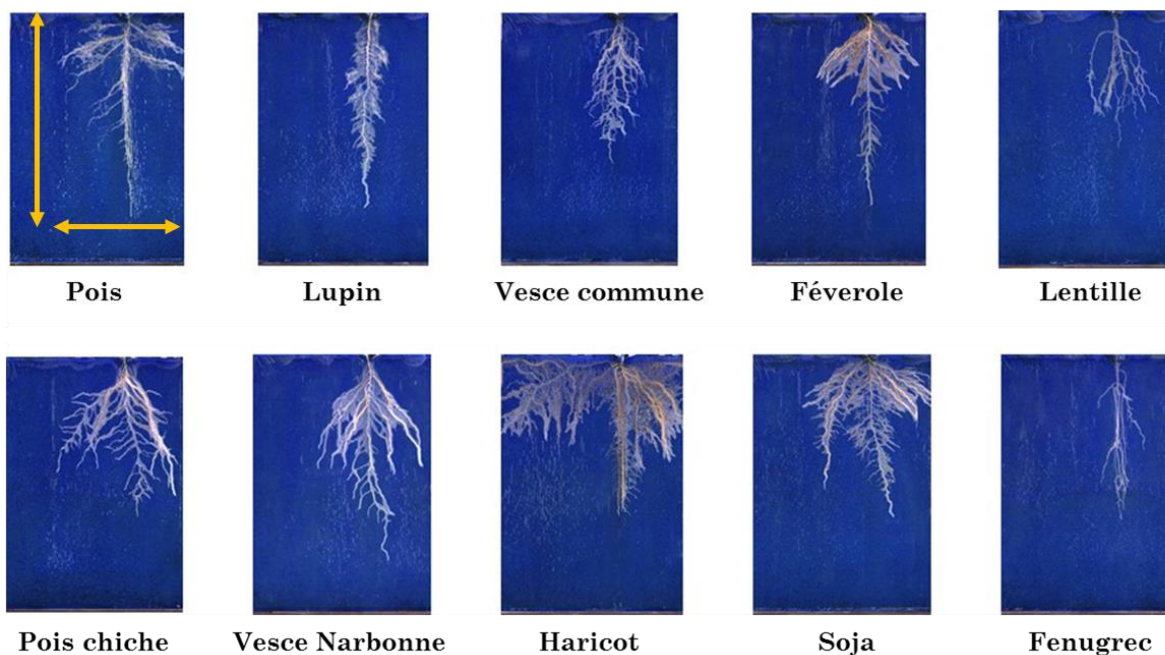


Figure 1 : Images de systèmes racinaires des espèces cultivées en Rhizotrons, 21 jours après le semis et fertilisées avec 14 mmol N L⁻¹.

1.3 Effet précédent et modélisation de la minéralisation des résidus et des pertes par lixiviation

Deux essais bisannuels ont également été mis en place. La première année de chaque essai (2014 et 2016), dix précédents légumineuses non fertilisés en azote et deux précédents céréales faiblement fertilisés ont été implantés en mars ou en mai selon la physiologie de chaque espèce (Tableau 1). A maturité physiologique, les graines ont été récoltées sauf pour la vesce de Narbonne en 2014 et 2016 et le pois chiche en 2014 du fait de conditions climatiques non favorables à la production de graines. Les pailles ont été broyées et enfouies dans le sol, et un blé a été semé en octobre, puis récolté en juillet de l'année suivante (2015 et 2017) (Tableau 1).

Des ratios de rendements du blé ont été calculés pour les deux expérimentations (I et II) afin de comparer le rendement du blé cultivé après les légumineuses de printemps avec ceux du blé cultivé

après de l'orge et pour comparer le rendement du blé cultivé après les légumineuses d'été avec ceux du blé cultivé après du sorgho.

$$\text{ratio rendement du blé} = \frac{\text{rendement du blé cultivé après une légumineuse (printemps ou été)}}{\text{rendement du blé cultivé après une céréale (orge ou sorgho)}}$$

Des ratios supérieurs à 1 indiquent que le rendement du blé cultivé après des légumineuses est supérieur à celui du blé cultivé après une céréale.

A partir de l'expérimentation I (2014-2015), des simulations avec le modèle STICS ont été effectuées afin d'estimer les quantités d'azote issues de la minéralisation des résidus de culture après leur enfouissement dans le sol, ainsi que les quantités d'azote issues de la minéralisation du sol entre la récolte des légumineuses et la récolte du blé suivant. Les quantités d'azote perdues par lixiviation entre la récolte des légumineuses et la sortie d'hiver du blé (fixée au 1^{er} mars 2015) ont également été estimées par simulation.

La quantité d'azote totale disponible pour le blé suivant a été calculée de la façon suivante

$$N \text{ disponible pour le blé} = N_{\text{reliquat}} + N_{\text{min sol}} + N_{\text{min residus}} - N_{\text{lixivié}}$$

Avec la quantité d'azote minéral du sol à la récolte des précédents (N_{reliquat}), la quantité d'azote totale issue de la minéralisation du sol ($N_{\text{min sol}}$), de la minéralisation des résidus ($N_{\text{min residus}}$), et la quantité d'azote perdue par lixiviation ($N_{\text{lixivié}}$) entre la récolte des légumineuses et la récolte du blé suivant.

Tableau 1 : Gestion des précédents culturaux et du blé dans les expérimentations I et II.

Précédents culturaux	Semis des précédents	Récolte des précédents	Incorporation des résidus dans le sol	Semis du blé	Récolte du blé
Expérimentation I (2014 - 2015)					
Féverole		25 juillet 2014			
Lentille		11 juillet 2014			
Lupin	18 Mars 2014	1 août 2014	21 août 2014	20 octobre 2014	6 juillet 2015
Pois	(printemps)	1 juillet 2014			
Vesce commune		11 juillet 2014			
Orge +N (135 kg N ha ⁻¹)		15 juillet 2014			
Haricot		4 septembre 2014			
Pois chiche	5 Mai 2014 (été)	16 septembre 2014	3 octobre 2014	20 octobre 2014	6 juillet 2015
Soja		5 septembre 2014			
Vesce de Narbonne		5 septembre 2014			
Sorgho +N (100 kg N ha ⁻¹)		5 septembre 2014			
Expérimentation II (2016 - 2017)					
Fenugrec		2 août 2016			
Féverole		2 août 2016			
Lentille	15 Mars 2016	27 juillet 2016	2 septembre 2016	24 octobre 2016	6 juillet 2017
Lupin	(printemps)	12 août 2016			
Pois		13 juillet 2016			
Vesce commune		27 juillet 2015			
Orge +N (75 kg N ha ⁻¹)		20 juillet 2016			
Pois chiche		12 septembre 2016			
Haricot	17 Mai 2016	12 septembre 2016	27 septembre 2016	24 octobre 2016	6 juillet 2017
Vesce Narbonne	(été)	1 septembre 2016			
Soja		12 septembre 2016			
Sorgho +N (100 kg N ha ⁻¹)		14 septembre 2016			

2. Effet de l'azote minéral disponible au semis sur la fixation symbiotique et la croissance des légumineuses

2.1 Réponse de la fixation symbiotique à l'azote minéral

De manière à mesurer l'effet de la disponibilité en azote minéral du sol au semis sur la fixation symbiotique pour les 10 espèces de légumineuses, le pourcentage d'azote issu de la fixation symbiotique (%Ndfa) a été représenté en fonction de la quantité d'azote minéral du sol disponible au semis des légumineuses. Cette quantité correspond à la somme du reliquat azoté au semis dans les 60 premiers centimètres du sol (69 kg N ha⁻¹ pour le semis de mars et 84 kg N ha⁻¹ pour le semis de mai) et de la quantité d'azote apportée par fertilisation.

En absence de fertilisation azotée, le pourcentage de fixation symbiotique (par rapport à l'accumulation totale d'azote) (%Ndfa) a varié entre 70 % (vesce commune) et 78 % (lupin) pour les espèces semées en mars, et entre 56 % (haricot) et 80 % (soja) pour les espèces semées en mai (Figure 2). La quantité d'azote fixée a varié de 99 kg N ha⁻¹ (lentille) à 147 kg N ha⁻¹ (lupin) pour les espèces semées en mars, et de 60 kg N ha⁻¹ (Vesce de Narbonne) à 290 kg N ha⁻¹ (soja) pour les espèces semées en mai. Les variations entre espèces dépendent à la fois du potentiel d'accumulation d'azote spécifique à chaque espèce, et des conditions climatiques, qui ensemble, déterminent le niveau de croissance.

Pour toutes les espèces étudiées, on observe **une diminution du taux de fixation symbiotique avec le niveau de fertilisation azotée** (Figure 2). Comme cela a été observé auparavant sur quelques espèces, ce résultat indique un prélèvement préférentiel de l'azote minéral par les légumineuses. Le déclenchement de la fixation symbiotique a lieu lorsque le niveau de disponibilité en azote minéral devient insuffisant pour subvenir aux besoins en azote de la plante (Voisin et al., 2002). Cette régulation optimise le coût énergétique élevé de la fixation pour la plante, notamment pour la formation et l'entretien des nodosités, organes hôtes de la symbiose (Voisin et al., 2003).

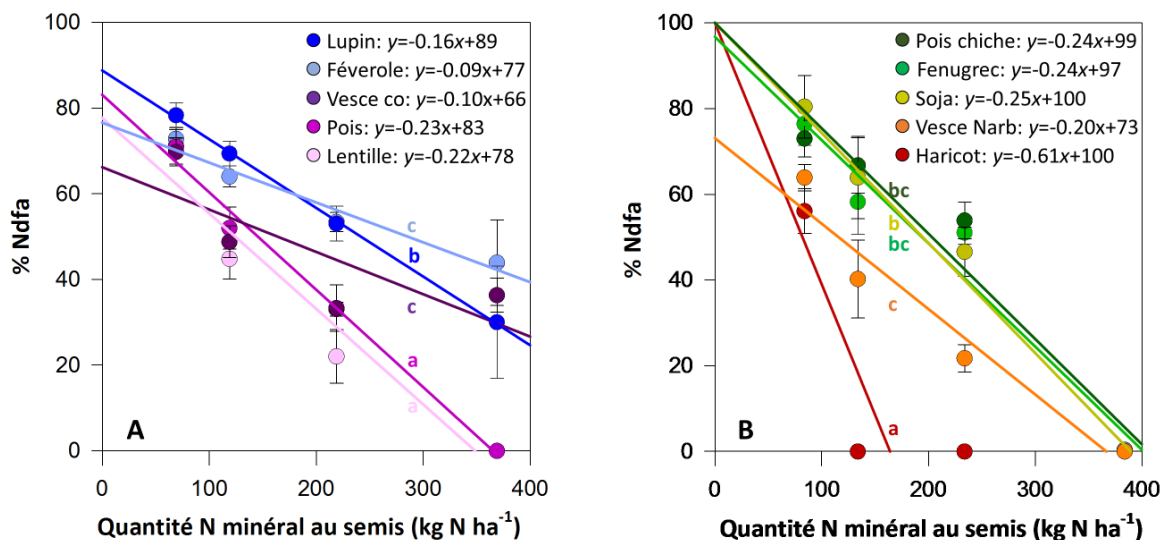


Figure 2 : Réponse du pourcentage de fixation symbiotique (%Ndfa) à la disponibilité en azote minéral au semis (correspondant à l'apport d'azote par fertilisation et à l'azote minéral disponible au semis (69 kg N ha⁻¹ pour le semis de mars 2014 (A) et 84 kg N ha⁻¹ pour le semis de mai 2014 (B)). Figure adaptée de Guinet et al. (2018).

Néanmoins, l'**intensité de la réponse de la fixation à l'azote** (indiquée par la pente de la régression linéaire), est très variable entre espèces (Figure 2). Pour les espèces semées en mars, la fixation symbiotique du pois et de la lentille est nulle pour les valeurs d'apport d'azote très élevées (300 kg N ha⁻¹), alors que le lupin et la féverole maintiennent leur fixation symbiotique à 30 et 44 %, respectivement. Pour les espèces semées en mai, la fixation symbiotique est nulle pour toutes les

espèces pour le niveau de fertilisation le plus élevé (300 kg N ha⁻¹) (fenugrec, soja, pois chiche, vesce de Narbonne), alors que pour le haricot, la fixation est totalement inhibée pour des niveaux de disponibilité en azote minéral plus faibles (traitement 50 kg N ha⁻¹).

2.2 La fixation symbiotique permet-elle de répondre aux besoins azotés de la plante ?

En l'absence de fertilisation azotée, la quantité totale d'azote accumulée dans les parties aériennes des légumineuses a variée entre 94 kg N ha⁻¹ (Vesce de Narbonne) et 360 kg N ha⁻¹ (Soja) (Figure 3).

Contrairement aux céréales, la **fertilisation azotée** n'a pas eu d'effet sur la quantité d'azote totale prélevée par les légumineuses (lentille, lupin, vesce commune, fenugrec, soja et vesce de Narbonne) ou a engendré une faible augmentation lorsque 300 kg N ha⁻¹ était apporté au semis (féverole, haricot, pois), indiquant **une complémentation totale du prélèvement d'azote minéral du sol par la fixation symbiotique** pour ces espèces (Figure 3). Seul le pois chiche a fortement répondu à la fertilisation azotée avec une augmentation graduelle de la quantité d'azote accumulée avec le niveau de fertilisation (+ 57 % pour le traitement 300 kg N ha⁻¹ par rapport au traitement 0 kg N ha⁻¹). Pour cette espèce, des observations complémentaires ont indiqué une mise en place tardive de la fixation symbiotique, ayant conduit à une carence azotée qui a limité la croissance pour les faibles niveaux de fertilisation azotée. Les conditions très sèches du sol au moment du semis de mai en 2014, combinées à une potentielle sensibilité de la souche de rhizobium aux conditions sèches peuvent être à l'origine du délai de mise en place de la fixation symbiotique pour le pois chiche dans nos conditions expérimentales. Cet exemple souligne l'importance d'assurer la présence de souches spécifiques de *Rhizobium* dans le sol et d'optimiser leur efficacité afin d'assurer la fixation symbiotique.

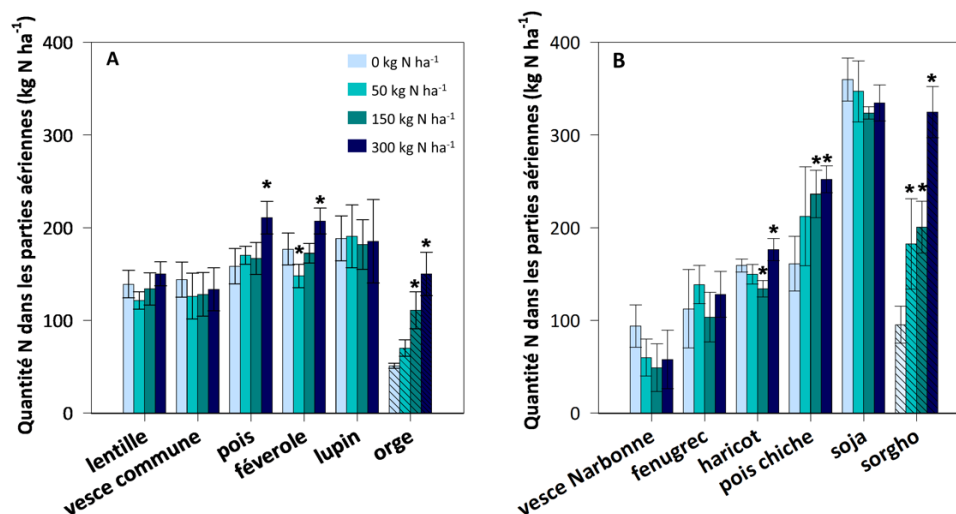


Figure 3 : Quantités totales d'azote accumulées dans les parties aériennes à la récolte pour les espèces semées en mars (A) et en mai (B) en 2014. Un astérisque indique pour chaque espèce les traitements de fertilisation azotée pour lesquels la quantité d'azote dans les parties aériennes est significativement différente du traitement non fertilisé en azote (0 kg N ha⁻¹). Figure adaptée de Guinet et al. (2018).

2.3 Analyse des différences de réponse de la fixation symbiotique à l'azote minéral du sol

Afin d'expliquer les différences de réponse de la fixation symbiotique à la disponibilité en azote minéral du sol, nous avons cherché à quantifier et dé-corréler deux facteurs majeurs qui modulent la quantité d'azote fixée : (i) l'accumulation d'azote dans les parties aériennes de la plante qui définit la taille du « puits » en azote (ou les besoins en azote de la plante) et ii) l'efficacité de prélèvement de

l'azote minéral disponible dans le sol, qui module la taille du pool d'azote minéral directement disponible pour la plante (en tant que source d'azote), et par conséquent la quantité d'azote restant à fixer pour satisfaire les besoins en azote de la plante.

Pour y parvenir, un **indicateur d'intensité de réponse de la fixation symbiotique à la disponibilité en azote minéral du sol (N50)** a été calculé à partir des pentes de régression de la Figure 2, comme la quantité d'azote minéral présente au semis engendrant un pourcentage d'azote issu de la fixation symbiotique (%Ndfa) égal à 50 % (N50). Cet indicateur (Figure 4 ; en ordonnée) a varié entre 82 et 285 kg N ha⁻¹ entre le haricot et la féverole, indiquant une inhibition de la fixation symbiotique pour le haricot pour des niveaux d'azote minéral bien plus faibles que la féverole.

Globalement, **il existe une relation positive entre l'indicateur N50 et la quantité totale d'azote accumulée** par l'espèce (Figure 4). Ainsi, la faible valeur de N50 de la vesce de Narbonne est associée aux faibles quantités d'azote accumulées par cette espèce par rapport aux espèces comme le soja ou le pois chiche, qui accumulent beaucoup plus d'azote dans leurs parties aériennes.

Cependant cette relation n'explique qu'une partie de la variabilité de réponse de la fixation symbiotique à la disponibilité en azote minéral du sol entre les espèces de légumineuses. **Pour un niveau donné d'accumulation d'azote par la plante**, les différences entre espèces peuvent s'expliquer par des **différences d'efficacité de prélèvement d'azote minéral dans le sol par les racines (NUEf+s)** (Figure 4). L'indicateur NUEf+s a été calculé comme le rapport entre la quantité d'azote minéral prélevée par la plante lorsqu'elle repose à 50 % sur la fixation symbiotique (moitié de la quantité d'azote totale dans les parties aériennes à maturité) et la quantité d'azote minéral disponible au semis nécessaire pour réduire la fixation symbiotique à 50 % (N50). Cette efficacité peut être visualisée sur la graphique pour chaque espèce par sa position par rapport aux courbes d'iso – efficacité de prélèvement de l'azote minéral (isoNUEf+s ; Figure 4).

Ainsi, par exemple, pour le pois et la féverole, espèces ayant accumulé des quantités similaires d'azote (autour de 175 kg N.ha⁻¹), les valeurs contrastées de N50 entre ces deux espèces (150 et 280 kg ha⁻¹) s'expliquent par des différences d'efficacité de prélèvement d'azote minéral, avec la féverole qui présente une efficacité très faible (entre 0,25 et 0,5) par rapport au pois qui présente une efficacité proche de 0,75.

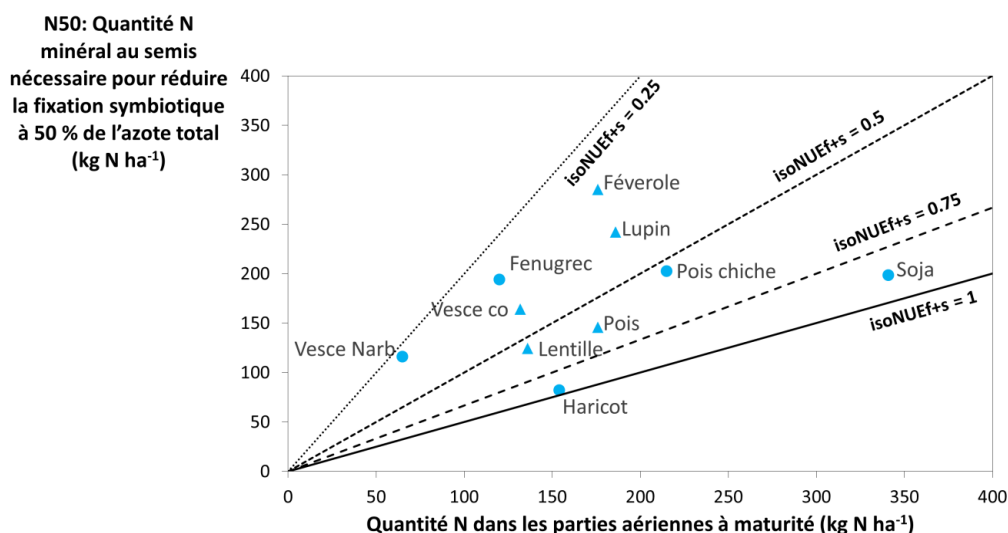


Figure 4 : Réponse de l'indicateur N50 à la quantité d'azote accumulée dans les parties aériennes à la récolte. L'efficacité de prélèvement de l'azote minéral (NUEf+s) a été calculée ici comme le rapport entre la quantité d'azote minéral prélevée par la plante lorsqu'elle repose à 50 % sur la fixation symbiotique (moitié de la quantité d'azote dans les parties aériennes à maturité) et la quantité d'azote minéral disponible au semis nécessaire pour réduire la fixation symbiotique à 50 % (N50). Des courbes d'isoNUEf+s ont été positionnées sur le graphique. Figure adaptée de Guinet et al. (2018).

2.4 Différences d'exploration racinaire

La caractérisation de traits racinaires des espèces de légumineuses cultivées en rhizotrons a permis une meilleure compréhension des traits de plantes associés à une meilleure capacité de prélèvement de l'azote minéral du sol.

Ainsi, **une relation positive a été établie entre l'efficacité de prélèvement de l'azote minéral du sol** des différentes espèces (mesuré en champ) **et la vitesse d'exploration racinaire en largeur** (mesurée en rhizotrons) (Figure 5A). Par contre, aucune relation n'a pu être établie entre l'efficacité de prélèvement de l'azote minéral et la vitesse d'exploration racinaire en profondeur (Figure 5B). Le printemps 2014 a été caractérisé par des conditions climatiques sèches et l'azote minéral apporté en surface au semis n'a certainement pas été lixivié dans les horizons de sol plus profonds. Ainsi, les espèces avec de grandes vitesses d'exploration en largeur ont probablement mieux valorisé l'azote minéral resté en surface tandis que les systèmes racinaires plus profonds n'ont pas induit de bénéfices supplémentaires pour le prélèvement d'azote minéral. D'autre part, les différences de vitesse d'exploration en profondeur entre espèces de légumineuses étaient relativement faibles et certainement moins discriminantes pour le prélèvement d'azote minéral dans les horizons de sol plus profonds.

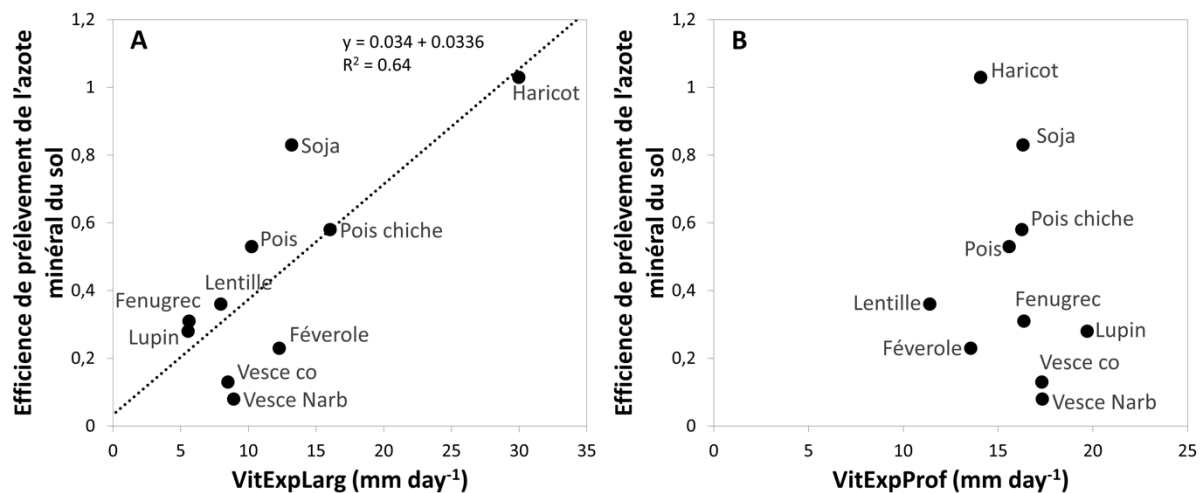


Figure 5 : Relation entre l'efficacité de prélèvement de l'azote minéral des différentes espèces de légumineuses (mesurée au champ) et les vitesses d'expansion horizontale (A : en largeur : VitExpLarg) et verticale (B : en profondeur : VitExpProf) de leur système racinaire (mesurées en rhizotrons en serre, en présence d'azote minéral). Figure adaptée de Guinet et al. (2018).

3. Effet des légumineuses sur les performances du blé suivant et sur les quantités d'azote perdues par lixiviation après leur récolte

3.1 Rendement du blé selon le précédent cultural

Pour les précédents légumineuses de printemps, le ratio de rendement du blé est significativement supérieur à 1, sauf pour le précédent vesce commune en 2015 et le précédent pois pour les deux années. Ainsi, le rendement du blé cultivé après les légumineuses de printemps est en général supérieur à celui du blé cultivé après de l'orge (Figure 6A). En prenant en compte l'ensemble des précédents légumineuses de printemps, le ratio de rendement du blé moyen est de 1,18 en 2015 et 1,25 en 2017. Le blé après la féverole présente le plus grand ratio de rendement du blé en 2015 (1,25) et 2017 (1,42).

Pour les précédents légumineuses d'été, le ratio de rendement du blé est systématiquement supérieur à 1, indiquant un rendement du blé cultivé après les légumineuses d'été supérieur à celui du blé cultivé après du sorgho (Figure 6B). En moyenne le ratio de rendement du blé cultivé après les

légumineuses d'été est de 1,70 en 2015 et 1,58 en 2017. Le blé cultivé après la vesce de Narbonne présente les plus grands ratios de rendement du blé pour les deux années de cultures.

Les plus grands ratios observés après les précédents d'été en comparaison aux précédents de printemps découlent du rendement du précédent céréale considéré comme référence. En effet, le précédent sorgho engendre de bien plus faibles rendements du blé par rapport au précédent orge (en moyenne 25 q ha⁻¹ comparé à 36 q ha⁻¹).

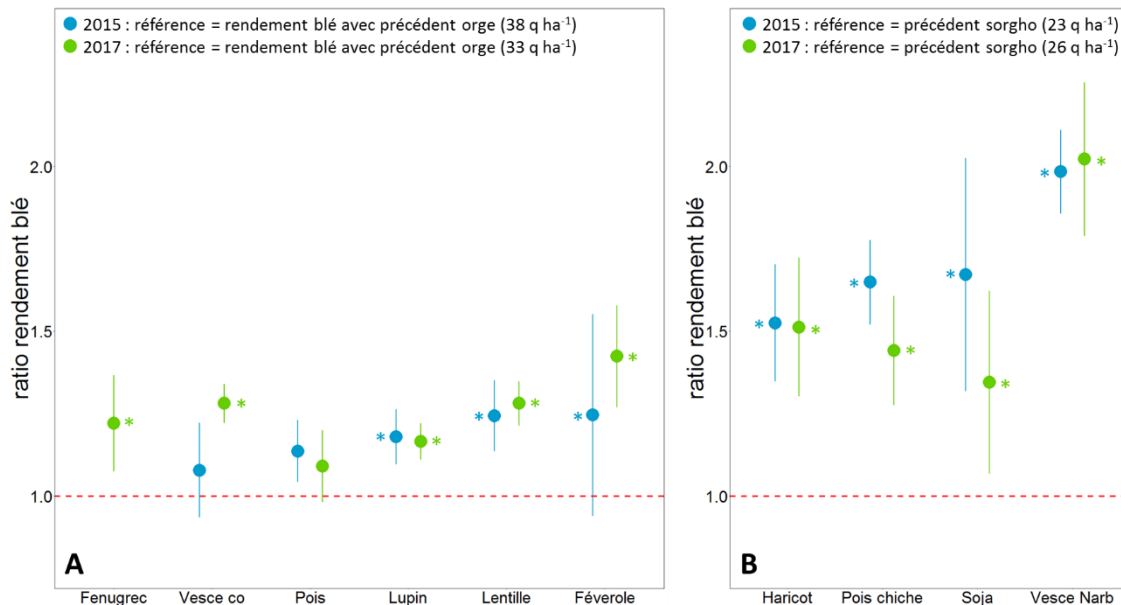


Figure 6 : Rapport entre le rendement du blé cultivé après des légumineuses et le rendement du blé cultivé après des céréales. **A :** précédents légumineux de printemps en comparaison au précédent orge ; **B :** précédents légumineux d'été en comparaison au précédent sorgho. Les valeurs entre parenthèses indiquent les rendements du blé 0% humidité cultivé après l'orge ou le sorgho en 2015 et 2017. Une astérisque indique que le précédent légumineuse engendre un rendement du blé significativement supérieur à celui du blé cultivé après la céréale de référence.

3.2 Minéralisation des résidus des précédents culturels et effet sur le rendement du blé suivant

Afin d'expliquer les différences de rendements du blé selon les précédents culturels, la quantité d'azote minéral issue de la minéralisation des résidus de culture et disponible pour le blé suivant a été calculée. Cette quantité d'azote dépend à la fois de i) la quantité d'azote dans les résidus des précédents culturels qui détermine la quantité d'azote organique totale fournie au sol par les résidus de culture et ii) de la proportion de cet azote organique des résidus qui est minéralisée par les micro-organismes du sol. La proportion d'azote organique des résidus qui est minéralisée dépend notamment de leur qualité biochimique. Ainsi, les résidus aériens des précédents culturels ont été caractérisés en 2014 selon leur rapport carbone / azote (C/N) considéré comme un indicateur du potentiel de minéralisation de l'azote des résidus (Nicolardot et al., 2001).

En 2014, **les quantités totales d'azote laissées au sol par les résidus aériens** des précédents culturels étaient comprises entre 20 kg N ha⁻¹ (lupin) et 161 kg N ha⁻¹ (pois chiche enfoui en plante entière) (Figure 7A). Le rapport C/N des résidus aériens était compris entre 17 (vesce de Narbonne enfouie en plante entière) et 73 (orge) (Figure 7B). Les plus grandes quantités d'azote dans les résidus et les plus faibles rapports C/N ont été mesurés pour les plantes sans production de graines pour lesquelles la plante entière était considérée comme résidu de culture (vesce de Narbonne et pois chiche). En l'absence de production de graines et de récolte, l'azote accumulé dans les parties

végétatives n'est pas remobilisé vers les graines ni exporté par la récolte, ce qui explique ces quantités d'azote élevées et ces faibles rapports C/N des résidus. Si l'on considère les autres cultures dont les graines ont été récoltées, les résidus des deux précédents céréales (sorgho et orge) présentaient des rapports C/N parmi les plus élevés et des quantités d'azote dans les résidus relativement faibles, comme il est souvent observé. Il est cependant intéressant de noter que le pois, le lupin et le soja présentaient également des résidus avec de faibles quantités d'azote et des rapports C/N élevés, proches de ceux mesurés pour les deux céréales. Ces trois espèces de légumineuses présentaient des indices de récolte azoté (NHI : rapport entre la quantité d'azote dans les graines sur la quantité d'azote totale de la plante) très élevés (en moyenne 87 %). Une grande partie de l'azote des feuilles et des tiges a donc été remobilisé et exporté par les graines qui ont été récoltées. La vesce commune, le haricot, la lentille et la féverole présentaient des quantités d'azote et rapports C/N des résidus de culture intermédiaires entre les légumineuses non récoltées et les légumineuses avec de grands NHI. La quantité d'azote ainsi que le rapport C/N des résidus peuvent varier selon les conditions climatiques qui influencent le potentiel de croissance des espèces et donc les besoins en azote (puits azoté) mais également le processus de remobilisation de l'azote des parties végétatives vers les graines (répartition de l'azote entre les pailles et les graines).

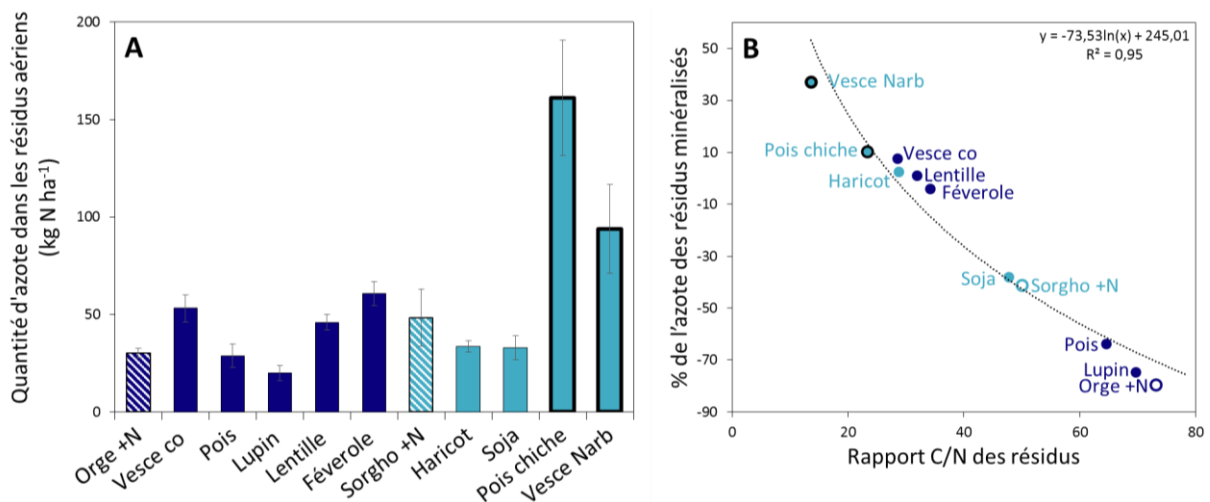


Figure 7 : **A :** Quantité totale d'azote dans les résidus aériens des précédents culturaux. **B :** Relation entre le rapport C/N des résidus aériens et la proportion d'azote des résidus qui a été minéralisée (estimé à partir du modèle STICS). Les mesures ont été faites pour l'expérimentation I (précédent cultivé en 2014 et blé récolté en 2015). Bleu foncé : précédents de printemps ; bleu clair : précédents d'été. Les bordures noires épaisses indiquent les espèces pour lesquelles la plante entière était considérée comme résidu de culture du fait de l'absence de production de graines.

Dans le modèle STICS, la proportion d'azote des résidus qui est minéralisée dans un environnement donné et sur une période donnée est basée sur le rapport C/N des résidus et est influencée par la température et l'humidité du sol. La Figure 7B représente la relation négative obtenue entre la proportion d'azote des résidus qui a été minéralisée estimée par STICS pour l'ensemble de la période de simulation et le rapport C/N des résidus. Ainsi, plus le rapport C/N des résidus est élevé, plus faible est la proportion d'azote des résidus qui est minéralisée. Les simulations indiquent qu'une grande partie des résidus engendrent des proportions d'azote minéralisées négatives, reflétant le processus d'organisation nette de l'azote par les microorganismes du sol. En effet, lors de la minéralisation des résidus, les microorganismes utilisent le carbone des résidus pour leur respiration et leur croissance. Ils utilisent également l'azote des résidus pour répondre à leurs besoins azotés. Ainsi, pour les résidus avec des rapports C/N élevés, l'azote issu de la décomposition des résidus ne permet pas de combler les besoins azotés des micro-organismes. La limitation en azote est donc surmontée par le prélèvement d'azote minéral du sol par les micro-organismes du sol ce qui conduit à un

phénomène d'organisation nette de l'azote (valeurs négatives). Seuls les résidus avec un C/N inférieur à 28 engendrent une minéralisation nette de l'azote (valeurs positives), c'est-à-dire qu'ils augmentent le pool d'azote minéral du sol.

En multipliant la quantité d'azote totale des résidus (mesurée au champ) par la proportion d'azote des résidus qui a été minéralisée (estimée par STICS à partir des rapports C/N des résidus), la quantité d'azote issue de la minéralisation des résidus a été calculée (Figure 8, axe des abscisses). Même si l'ensemble des résidus des différentes espèces n'entraînent pas une minéralisation nette, il existe une différence de 56 kg N ha⁻¹ entre les résidus induisant les plus grandes quantités d'azote organisées et les résidus induisant les plus grandes quantités d'azote minéralisées, modulant ainsi grandement la quantité d'azote disponible pour la culture suivante.

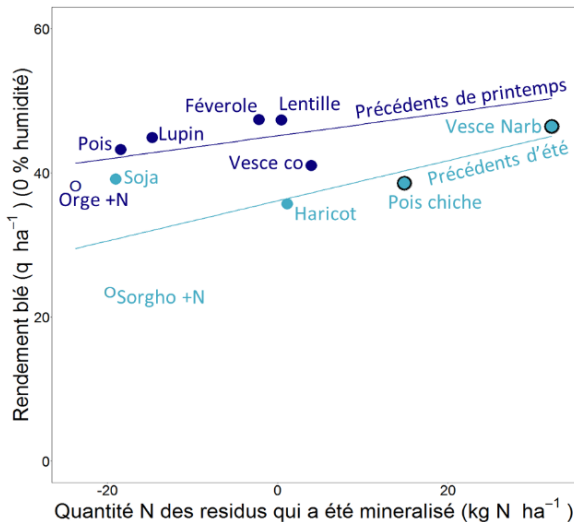


Figure 8 : Relation entre le rendement du blé en 2015 et la quantité d'azote issue de la minéralisation des résidus (calculée avec le modèle STICS). La relation a été établie pour l'expérimentation I (précédent cultivé en 2014 et blé récolté en 2015). Bleu foncé : précédents de printemps ; bleu clair : précédents d'été.

Une **relation positive entre la quantité d'azote issue de la minéralisation des résidus** estimée par le modèle STICS et le **rendement du blé** mesuré en 2015 au champ a été obtenue (Figure 8). Ainsi le rendement du blé est augmenté lorsque la décomposition des résidus engendre de plus grandes quantités d'azote disponibles pour le blé. Cependant, on peut noter une plus faible pente pour les précédents de printemps par rapport aux précédents d'été. Le surplus d'azote issu de la minéralisation des résidus de légumineuses de printemps par rapport aux résidus de l'orge a été moins bien valorisé par le blé par rapport au surplus d'azote issu de la minéralisation des résidus de légumineuses d'été par rapport aux résidus de sorgho. La différence de valorisation de l'azote par le blé entre les précédents de printemps et d'été peut certainement être associée à des pertes par lixiviation plus importantes après les précédents de printemps par rapport aux précédents d'été (Figure 9).

3.3 Quantités d'azote perdues par lixiviation

En moyenne, 104 kg N ha⁻¹ ont été perdus entre la récolte des précédents de printemps (en juillet 2014) et la sortie de l'hiver (Figure 9A) contre 57 kg N ha⁻¹ entre la récolte des précédents d'été (en septembre 2014) et la sortie de l'hiver (Figure 9B). Les précédents de printemps ont été récoltés un à deux mois avant les précédents d'été (Tableau 1). Le décalage de cycle entre les deux types de précédents a certainement permis de maintenir le prélèvement d'azote minéral plus tard dans la saison pour les précédents d'été par rapport aux précédents de printemps. Ainsi l'accumulation d'azote minéral dans le sol et les inhabituelles fortes précipitations du mois de juillet et août 2014 ont favorisé les pertes d'azote minéral par lixiviation après la récolte des précédents de printemps.

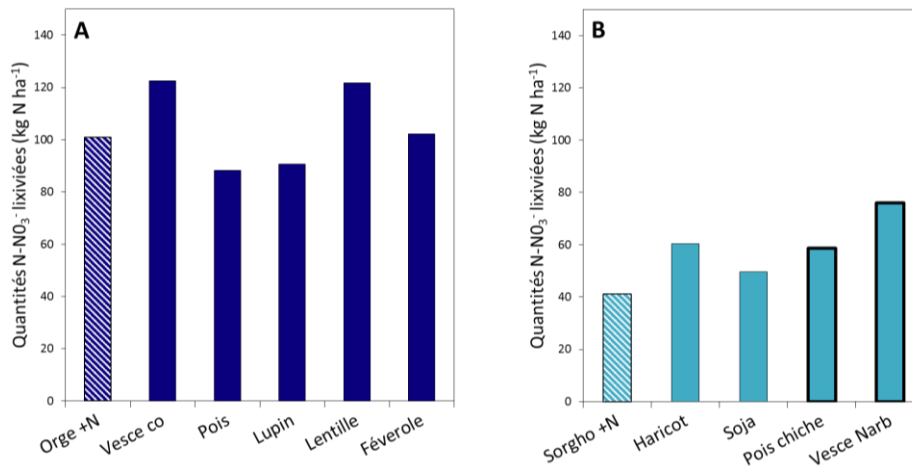


Figure 9 : Quantités d'azote perdues par lixiviation entre la récolte des précédents culturaux de printemps (A : bleu foncé) ou d'été (B : bleu clair) et la sortie hiver (fixée au 1^{er} mars 2015) estimées à partir de STICS.

3.4 Quantité d'azote totale disponible pour le blé

La relation entre le rendement du blé et la quantité d'azote totale disponible pour le blé suivant a été établie. L'azote disponible pour le blé prend en compte les reliquats azotés mesurés après la récolte des précédents, l'azote issu de minéralisation des résidus de culture et de l'azote organique du sol moins les pertes par lixiviation. Les plus faibles quantités d'azote minéral disponibles pour le blé suivant ont été mesurées après le précédent sorgho tandis que les plus grandes quantités d'azote minéral disponibles ont été mesurées après les précédents légumineuses sans production de graines (pois chiche et vesce de Narbonne), enfouies en plante entière. Malgré des rendements plus élevés après les précédents légumineuses de printemps par rapport à l'orge, les quantités d'azote disponibles pour le blé suivant était très proches pour l'ensemble des précédents printemps (en moyenne 92 kg N ha⁻¹) (Figure 10). Au contraire une relation positive a été établie entre le rendement du blé et les quantités d'azote disponibles après les précédents d'été.

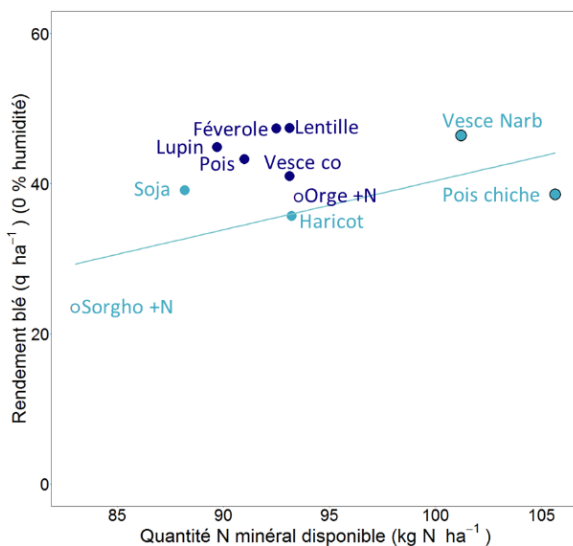


Figure 10 : Relation entre le rendement du blé en 2015 et la quantité d'azote minéral disponible au cours du cycle du blé (reliquat azoté à la récolte des précédents + azote issu de la minéralisation des résidus de culture + azote issu de la minéralisation du sol – azote lixivié). Bleu foncé : précédents de printemps ; bleu clair : précédents d'été.

Au sein des précédents de printemps et d'été il existe une part de la variabilité des rendements de blé non expliquée par les quantités d'azote minéral disponibles au cours du cycle du blé. D'autres composantes des flux azotés tels que l'azote émis dans la rhizosphère des légumineuses au cours de leur cycle, ainsi que les pertes par émissions de protoxydes d'azote contribuent à moduler le pool

d'azote disponible pour le blé suivant. Par ailleurs, des processus non associés au cycle de l'azote, tels que la rupture des cycles des ravageurs, ou l'amélioration de la diversité et de l'activité microbienne du sol après les cultures de légumineuses peuvent également expliquer une part de la variabilité des rendements du blé selon les précédents culturaux.

Conclusions et perspectives

Cette étude a permis d'étendre les connaissances acquises sur le pois, espèce de légumineuses à graines jusqu'à présent la plus étudiée en France et en Europe (Cernay et al., 2016), à une large gamme d'espèces de légumineuses à graines pouvant être introduites dans les systèmes de culture, comme cultures de diversification. Dans les conditions environnementales de notre étude, la fixation symbiotique a permis de répondre aux besoins azotés des dix espèces légumineuses, hormis pour le pois chiche. Ces résultats confirment la capacité des légumineuses en culture à atteindre leur potentiel de productivité sans recours aux fertilisants azotés. D'autre part, la minéralisation des résidus des légumineuses souvent riches en azote engendre dans la majorité des cas des rendements du blé suivant en moyenne 40 % (+3 à +27 q ha⁻¹) à supérieurs à ceux du blé cultivé après des céréales, en accord avec l'augmentation moyenne de rendement rapportée par Angus et al. (2015) pour le pois, le lupin, la féverole et le pois chiche.

Cette étude a par ailleurs mis en avant des différences entre les espèces, à prendre en compte lors de leur insertion dans les systèmes de culture, afin de limiter les risques de lixiviation de l'azote. Des différences entre espèces en termes d'efficacité d'utilisation de l'azote minéral du sol ont été mises en évidence et sont partiellement à l'origine des différences de réponse de la fixation symbiotique à la présence d'azote minéral dans le sol. Les différences de capacité de prélèvement d'azote minéral peuvent aussi moduler les risques de lixiviation pendant le cycle des légumineuses, avec des risques plus grands pour les espèces avec une faible efficacité d'utilisation de l'azote minéral telle que le fenugrec, la féverole, le lupin et la vesce de Narbonne. D'autre part, l'azote minéral du sol peut également être perdu par lixiviation après la culture des légumineuses du fait de la fourniture d'azote au sol par les résidus de légumineuses au moment où les risques de lixiviation de l'azote sont les plus élevés. Le risque varie avec la position du cycle des légumineuses dans l'année et selon les précipitations entre la récolte des légumineuses et le semis de la culture suivante. Une longue période d'interculture telle que pour les légumineuses de printemps récoltées en juillet, favorise les risques de lixiviation de l'azote entre la fin de l'été et l'automne, du fait de l'accumulation d'azote minéral dans le sol, et des précipitations plus fréquentes pendant cette période de l'année. Il est indispensable d'adapter la conduite des systèmes de cultures à base de légumineuses pour valoriser au mieux l'azote biologique fourni par les cultures de légumineuses, en limitant ses pertes par lixiviation et en maximisant son utilisation par les cultures suivantes. Ainsi, la mise en place de pratiques agricoles adaptées telles que les associations céréales-légumineuses permettrait de mieux valoriser l'azote minéral en période de culture, en particulier pour les espèces de légumineuses avec une faible efficacité de prélèvement de l'azote minéral. Suite à la récolte des légumineuses, il est primordial d'introduire des couverts végétaux pour piéger l'azote pendant la période d'interculture, notamment en cas d'interculture longue, afin de réduire les risques de pertes d'azote. Enfin, le choix d'une culture valorisant bien l'azote disponible à l'automne (comme le colza) peut être judicieux.

Références bibliographiques

- Angus J.F., Kirkegaard J.A., Hunt J.R., Ryan M.H., Ohlander L., Peoples M.B., 2015. Break crops and rotations for wheat. *Crop Pasture Sci.* 66, 523-552.
- Carroué B., Scheider A., Flénet, F., Jeuffroy M.H., Nemecek T., 2012. Introduction of dry pea crop in rotation of cereals and rapeseed: impact on the economic and environmental performances. *Innovations Agronomiques* 25, 125-142.

- Cernay C., Pelzer E., Makowski D., 2016. A global experimental dataset for assessing grain legume production. *Sci. Data.* 3, 160084.
- Guinet M., Nicolardot B., Revellin C., Durey V., Carlsson G., Voisin A.-S., 2018 Comparative effect of inorganic N on plant growth and N₂ fixation of ten legume crops: towards a better understanding of the differential response among species. *Plant Soil.* 432, 207-227.
- Herridge D.F., Peoples M.B., Boddey R.M., 2008. Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant Soil.* 311, 1-18.
- Jensen E.S., 1997. The role of grain legume N₂ fixation in the nitrogen cycling of temperate cropping systems. D. Sc. Thesis. Risoe National Laboratory.
- Jeudy C., Adrian M., Baussard C., Bernard C., Bernaud E., Bourion V., Busset H., Cabrera-Bosquet L., Cointault F., Han S., 2016. RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant methods.* 12, 31.
- Nicolardot B., Recous S., Mary B., 2001. Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: a simple dynamic model based on the C: N ratio of the residues. *Plant Soil.* 228, 83-103.
- Preissel S., Reckling M., Schläfke N., Zander P., 2015. Magnitude and farm-economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: A review. *Field Crop. Res.* 175, 64-79.
- Unkovich M.J., Pate J.S., 2000. An appraisal of recent field measurements of symbiotic N₂ fixation by annual legumes. *Field Crop. Res.* 65, 211-228.
- Voisin A.S., Guéguen J., Huyghe C., Jeuffroy M.H., Magrini M.B., Meynard J.M., Mougél C., Pellerin, S., Pelzer E., 2014. Legumes for feed, food, biomaterials and bioenergy in Europe: a review. *Agron.Sustain. Dev.* 34, 361-380.
- Voisin A.S., Salon C., Munier-Jolain N.G., Ney B., 2002. Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Soil.* 243, 31-42.
- Voisin A.S., Salon C., Jeudy C., Warembourg F.R., 2003. Seasonal Patterns of ¹³C Partitioning Between Shoots and Nodulated Roots of N₂ or Nitrate-fed *Pisum sativum* L. *Annal. Bot.* 9, 539-546.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL ou DOI).