

Mécanismes d'intoxication du riz inondé (*Oryza sativa* L.) par les ions ferreux, au Sénégal et en Indonésie

J.C.G. OTTOW¹, K. PRADE², W. BERTENBREITER¹, V.A. JACQ²

Résumé — La toxicité ferreuse (assimilation excessive de fer) du riz inondé (*Oryza sativa* L.) a été observée dans la plupart des zones rizicoles tropicales. Mais peu d'informations sont disponibles sur les caractéristiques physico-chimiques particulières des sols qui y sont propices ou sur les mécanismes physiologiques impliqués lors de ces intoxications à l'origine d'importantes baisses de rendement. Les résultats d'une prospection très large (Inde, Indonésie, Philippines, Sierra Leone, Sri Lanka, Sénégal) et des analyses pédologiques des sols sensibles ont permis de montrer qu'il s'agit principalement d'une carence minérale multiple, pour laquelle un déficit en P et en K surtout (mais aussi une faible disponibilité en Ca, Mg et Zn) doit être considéré comme la cause principale du passage excessif de fer ferreux dans le système racinaire, bien plus, en tout cas, que l'acidité relative ou encore la forte disponibilité en fer libre. Des expérimentations en microparcelles (sur un sol sensible des Philippines) et des essais au champ (sur un sol sulfaté acide de Casamance, au Sénégal, et sur un grumosol de l'ouest de l'île de Java, en Indonésie) ont montré que cette intoxication peut être atténuée ou évitée par des apports satisfaisants de P et de K. L'étude sur le sol sulfaté acide sénégalais, en particulier, a permis de mettre en évidence deux pics très marqués de fer ferreux, tant pour sa formation dans la solution de sol que pour son assimilation par les racines. Le premier survient dans les semaines qui suivent le repiquage (toxicité primaire) ; le second se situe entre l'épiaison et la floraison (toxicité secondaire). Lors de toutes ces expérimentations, les niveaux en P et K dans le plant modifient sensiblement l'intensité des symptômes et les concentrations foliaires en fer. La toxicité primaire s'explique par la sensibilité toute particulière des jeunes plants, stressés lors du repiquage, aux teneurs élevées en fer ferreux produites par des bactéries juste après la réinondation des parcelles. En revanche, la toxicité secondaire doit être attribuée en priorité à la défaillance d'un mécanisme autoprotecteur des racines (qui empêche une entrée excessive de fer ferreux), elle-même à relier à une modification de la perméabilité membranaire, conséquence des carences en P et K. Une carence en zinc serait également à mettre en cause pour expliquer l'arrêt de croissance qui accompagne généralement les processus de toxicité ferreuse.

Mots-clés : toxicité ferreuse, carences minérales multiples, microflore, rhizosphère, Sénégal, Indonésie.

Introduction

En Asie du Sud et du Sud-Est, en Afrique occidentale et en Amérique latine (Brésil), sur des millions d'hectares de rizières inondées, on a constaté des baisses sensibles de rendement, attribuées, suivant les auteurs, à l'acidification, à des toxicités ferreuse ou aluminique, ou encore à des carences en phosphore, potassium, soufre et zinc, ou même en certains autres éléments comme le silicium (PONNAMPERUMA, 1980). Parmi ces facteurs limitants, la toxicité ferreuse (principalement décrite, dans la littérature anglophone, sous les vocables de « bron-

zing », « yellowing » ou « orangin ») doit désormais être considérée comme l'une des contraintes majeures, largement répandue dans la majorité des zones rizicoles, et cela en dépit du fait qu'elle n'ait pas été identifiée comme telle dans un certain nombre de cas.

Dans les zones précitées, l'assimilation excessive de fer ferreux a été décrite sous bien des noms différents (OTTOW *et al.*, 1983), et, en conséquence, il est difficile d'affirmer que toutes les maladies citées sont dues principalement, ou de façon accessoire, à la toxicité des ions ferreux. A Madagascar, il a été signalé (FUJISAKA, 1980) que la toxicité ferreuse était largement répandue sur les bas-fonds de plaine carencés en éléments majeurs. Mais, en l'absence de toute prospection étendue, on manque de données analytiques sûres pour le confirmer. Depuis une ou deux décennies, l'introduction de variétés à haut rendement ainsi que d'utilisation des engrais azotés

¹ Institut für Mikrobiologie und Landeskultur, Justus-Liebig-Universität, Senckenbergstrasse 3, D-6300 Giessen, Allemagne.

² Laboratoire de microbiologie ORSTOM, Université de Provence, case 87, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

minéraux ont eu pour conséquence de multiplier les cas de toxicité ferreuse dans différents pays d'Afrique de l'Ouest (Côte-d'Ivoire, Liberia, Sierra Leone et Sénégal, par exemple), du Sud-Est asiatique ou d'Amérique du Sud. Il est très probable que l'aire d'extension de cette intoxication s'étendra rapidement, dans la mesure où, pour des raisons économiques, de plus en plus de sols marginaux, et de ce fait à productivité incertaine, devront être aménagés en rizières inondées.

A ce jour, aucune technique d'aménagement réellement efficace pour atténuer l'assimilation excessive de fer ferreux n'a été publiée. Aucune technique ne pourra être opérationnelle tant que le mécanisme en cause ne sera pas clairement élucidé. Bien trop souvent, le risque de toxicité ferreuse a été associé à des sols acides, dans lesquels les teneurs en fer soluble sont relativement élevées (MOORMANN et VAN BREEMEN, 1978) ; à une certaine inefficacité du mécanisme d'oxydation du fer par les racines, qui serait perturbé à la fois par des teneurs excessives en fer ou en aluminium et par des déficits en potassium et en calcium (SAHU, 1968 ; TROLLDENIER, 1973), enfin à des concentrations relativement élevées en composés organiques toxiques et/ou à l'effet de l'hydrogène sulfuré (INADA, 1966 ; TANAKA *et al.*, 1966). En fait, s'il est établi que la toxicité ferreuse reste induite par des conditions écologiques bien spécifiques, ou par certaines caractéristiques physico-chimiques des sols bien précises, l'ensemble des facteurs limitants précédemment cités peut également se manifester dans les sols à toxicité ferreuse. Dans cet article, les auteurs souhaitent informer sur :

– d'une part, les propriétés physico-chimiques des sols sensibles, mesurées dans différentes parcelles atteintes ou analysées sur des échantillons en provenance de sols « à problèmes » prélevés dans différentes zones rizicoles (Sénégal, Sri Lanka et Indonésie) ;

– d'autre part, les résultats des expérimentations au champ, réalisées au Sénégal (sur un sol sulfaté acide, à Loudia Ouoloff, en Basse Casamance) ou en Indonésie (sur un grumosol, à Cihea, dans l'ouest de l'île de Java), dans le but d'éviter l'assimilation excessive de fer ferreux par l'utilisation d'engrais appropriés.

Ces expériences de terrain ont été conçues suivant l'hypothèse que la toxicité ferreuse devrait être considérée bien plus comme un stress minéral multiple — dans lequel interviendraient des carences en P et K, le cas échéant associées à des disponibilités réduites en Ca, Mg et/ou Zn, théorie émise par OTTOW *et al.* (1983) et par PRADE *et al.* (1990) — que comme la conséquence du seul effet de fortes concentrations en formes solubles et mobilisables de fer, ou encore de pH relativement acides.

Matériel et méthode

Caractérisation physico-chimique des sols à toxicité ferreuse

Les prélèvements de sols ont été faits dans les parties de rizières dans lesquelles avaient été signalés les symptômes les plus nets de « bronzing », de « yellowing » ou de « mentek ». Les sols du Sri Lanka (Ceylan) ont été analysés suivant les techniques standardisées par l'IRRI, telles qu'elles ont été décrites par VARLEY (1966). Les détails concernant ces techniques analytiques ont été donnés dans les publications de BENCKISE *et al.* (1982) ou d'OTTOW *et al.* (1983). Les échantillons de feuilles, prélevés sur les mêmes sites et, bien souvent, au même moment que les prélèvements de sols correspondants, ont été lavés dans l'eau de la rizière, puis rincés à l'eau déminéralisée avant d'être séchés à 105 °C. La minéralisation des lots de feuilles en provenance du Sénégal et d'Indonésie et les analyses effectuées en Allemagne sur les digestats ont été réalisées suivant les techniques décrites par FASSBENDER et AHRENS (1977), en utilisant un analyseur Perkin-Elmer ASS, pour les mesures de Mg, Ca, Fe, Mn et Zn, et un spectromètre Eppendorf à émission de flamme pour les déterminations de K et Na. Le zinc assimilable des sols en provenance du Sri Lanka a été extrait à l'acide chlorhydrique (0,05 N) suivant la technique de KATYAL et PONNAMPERUMA (1974), tandis que celui des échantillons du Sénégal et d'Indonésie a été extrait par attaque au mélange acide chlorhydrique (0,05 N) + acide sulfurique (0,025 N), comme indiqué par PAGE *et al.* (1982). Le phosphore assimilable a été extrait par NaHCO_3 0,5N (méthode de Olsen) ou par HCl 0,2N (méthode de Bray). Dans les sols de rizières inondées, ces deux méthodes sont équivalentes, et aussi fiables l'une que l'autre.

Pour connaître les données analytiques des analyses foliaires dans ces rizières inondées afin de définir les seuils de toxicité, ou des niveaux significatifs de carence en l'un ou l'autre élément précédemment cité, le lecteur est invité à consulter les publications de TANAKA et YOSHIDA (1970), de GOSWAMI et BANERJEE (1978) ou de JONES *et al.* (1982).

Effets des engrais sur l'assimilation de fer lors des expérimentations au champ

Au Sénégal

Un site rizicole typiquement sensible à la toxicité ferreuse, établi sur un sol sulfaté acide (pH du sol sec, 3,8) à Loudia Ouoloff, en Basse Casamance, a été choisi pour tester l'effet de la fertilisation sur l'assimilation du fer par le riz. Dans des carottages, on a constaté la présence de concrétions de jarosite

(de 20 à 50 cm de profondeur) et celle de nombreux débris de racines de palétuviers. La végétation d'*Avicennia* originelle avait été défrichée au tout début des années 60, et, depuis, le sol a toujours été planté en riz. Des parcelles, de 4 x 5 m, tirées au hasard (5 répétitions par traitement), ont été labourées et préparées pour la riziculture suivant les techniques traditionnelles des Diolas. A l'exception des témoins absolus (sans engrais), l'engrais de fond a été apporté de façon identique dans chaque lot : 11,25 g de N par m², sous forme d'urée, et 0,23 g de Zn par m², sous forme de ZnSO₄. Les essais (suivant quatre traitements différents) ont consisté à ajouter en plus soit 7 g de P par m², sous forme de phosphate d'ammonium, soit 15 g de K par m², sous forme de KCl, soit encore 7 g de Ca par m², sous forme de CaCl₂, et, enfin, dans le quatrième lot, à combiner les apports de P et K aux doses précédentes. Les deux tiers de ces engrais sont apportés juste avant le repiquage, et le troisième tiers au moment du plus fort tallage. Des jeunes plants de riz IR8, âgés de 3 à 5 semaines, ont été transplantés aux jours 1 et 21 (repérés par rapport à la date de première inondation des parcelles), à raison de 27 plants au mètre carré.

A Java, en Indonésie

La seconde expérimentation au champ (également en blocs randomisés, mais, cette fois, de 6 x 7 m et à 6 répétitions) a été réalisée à Cihea, dans l'ouest de Java, sur un grumosol typique, non acide (pH du sol sec, 5,6), connu pour être propice à la toxicité ferreuse, relativement argileux (environ 64 % d'argiles, sous forme de montmorillonite) et caractérisé aussi par de faibles teneurs en P, K et Zn.

Sept apports différents d'engrais minéraux et/ou organiques ont été testés. Au témoin absolu (aucun apport minéral ou organique) et aux deux témoins à un seul engrais : 12 g de N par m², sous forme d'urée (traitement N) ou 2,5 g de Zn par m², sous forme de ZnSO₄ (traitement Zn), ont été comparés un traitement double : NZn (aux mêmes doses), puis deux essais triples : NZnK (18 g de K par m², sous forme de KCl) et NZnP (7 g de P par m², sous forme de superphosphate), et, enfin, un essai quadruple : NZnKP (aux doses précédentes) ou un essai mixte (minéral et organique) : Zn (2,5 g par m², toujours sous forme de ZnSO₄), et déjections séchées de poulet, à la dose de 1 kg par m² (celles-ci contiennent 4,1 % de N, 4,2 % de P et 2,6 % de K). Les engrais minéraux ont été appliqués à la volée, à raison de 50 % de la dose au labour, de 25 % au tallage maximal et de 25 % à la floraison. Dans tous les sols, à l'exception de ceux du traitement N, le zinc a été apporté au labour. Les déjections de poulet ont été incorporées au sol manuellement. Les jeunes plants, âgés de 3 semaines, de la variété de riz IR26, considérée

comme relativement sensible à la toxicité ferreuse, ont été transplantés au jour 0 (celui de la première inondation des parcelles par une eau de rivière) en lots de 3 plants par poquet, pour 16 poquets au mètre carré, soit, en définitive, à raison de 48 plants au mètre carré.

Observations et mesures au champ

Lors des deux expérimentations au champ précitées, la croissance et l'état général des plants ont été soigneusement suivis, et les feuilles examinées à intervalles réguliers, pour y suivre l'apparition éventuelle de tout symptôme de « bronzing ». Les organes aériens ont été prélevés en priorité au tallage, à la floraison et avant ou pendant la récolte, mais aussi, si utile, à d'autres stades. Les éléments essentiels ont été analysés comme indiqué précédemment. De même, on a surveillé, pendant tout le cycle cultural, l'évolution de certaines caractéristiques des sols, soit par des mesures *in situ* de pH et de potentiel (Eh), soit par des prélèvements régulièrement espacés dans le temps, permettant des analyses des formes de fer réduites [Fe(II)] sur des fractions de 10 à 30 g. Les protocoles de prélèvement et les techniques analytiques ont été décrites plus en détail dans des publications antérieures (BENCKISER *et al.*, 1984 a et b ; PRADE *et al.*, 1990).

Résultats

Dans les tableaux I à V, les propriétés chimiques les plus caractéristiques des sols sensibles du Sri Lanka, du Sénégal et de l'Indonésie (Java et Sumatra) sont rapportées, et rapprochées des teneurs en composants minéraux mesurées sur les feuilles prélevées au Sri Lanka et en Indonésie.

Il est possible, à partir de ces données, d'établir un certain nombre d'inter-prétations générales. Premièrement, les pH des sols typiquement favorables à la toxicité ferreuse varient de façon importante (entre les valeurs de 4,1 et 6,3 au Sri Lanka et en Indonésie, et entre celles de 3,4 et 4,6 au Sénégal). Ensuite, il apparaît que la majorité des sites sensibles se singularise par des carences, ou tout au moins de faibles teneurs, en cations (K surtout, mais aussi Ca, Mg et Zn) et en phosphore assimilables. La troisième constatation concerne une capacité d'échange des cations (CEC) relativement faible dans tous ces sols, à l'exception toutefois de ceux des parcelles sensibles de Cihea et de Cianjur (cette localité est située dans la partie est de Java).

Tableau I. Propriétés physico-chimiques des sols sensibles à la toxicité ferreuse, prélevés au Sri Lanka (Ceylan).

Localisation	pH H ₂ O	C _t (%)	N _t (%)	CEC (mé 100 g ⁻¹)	Cations échangeables				P (Olsen) (ppm)	2n (ppm)
					K	Na (mé 100 g ⁻¹)	Ca	Mg		
Bumbuwela area										
Rice Res. Station	4,8	1,5	0,13	3,4	0,07	0,04	0,60	0,20	2,0	3,6
Polgaha Lidumulla	4,7	1,7	0,11	3,5	0,01	0,01	0,22	0,03	1,0	0,3
Hora Farm	4,9	0,8	0,07	2,2	0,03	0,02	0,02	0,07	0,5	0,3
Padukka	5,1	1,3	0,07	2,5	0,01	0,02	0,11	0	1,0	1,4
Pussaeltwa	5,1	1,7	0,19	5,6	0,06	0,06	0,54	0,12	3,0	1,7
Niveau critique	-	-	0,20	-	0,20	-	≈ 10	2-5	10	2,0

CEC : capacité d'échange des cations.
Niveau critique : les valeurs inférieures indiquent un niveau insuffisant.

Tableau II. Analyses foliaires sur des prélèvements de variétés de riz sensibles au "bronzing" dans différentes rizières à toxicité ferreuse du Sri Lanka.

Localisation	Variété (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	N (%)	P (%)	K (%)	Mg (%)	Ca (%)	Na (%)	Zn (ppm)	Remarques
Bumbuwela area											
Rice Res. Station	BG 400/1	1998	35	2,6	0,19	0,94	0,20	0,50	0,74	16,8	Croissance arrêtée
Polgaha Lidumulla	Hondarawala	580	64	3,2	0,14	0,21	0,15	0,61	1,55	25,8	Les seuls symptômes observés le sont sur la "feuille-drapeau"
Hora Farm	BG 346	2 217	191	3,4	0,18	1,34	0,14	0,45	0,13	20,2	Variété sensible
Padukka	Kahawanu	1 375	85	3,4	0,44	0,47	0,16	0,50	0,22	23,9	Ecoulement latéral de fer (eaux de surface et par nappe profonde) de la colline voisine
Pussaeltwa	1 147	809	701	1,7	0,09	0,49	0,16	0,89	0,55	24,9	Parcelle de référence pour la toxicité ferreuse : "bronzing" typique
Seuil de toxicité		> 300	> 2 500	-	-	-	-	-	-	-	
Seuil de carence		< 70	< 20	2,5	0,1-0,2	1-2	0,1	0,2	?	20	

Tableau III. Propriétés physico-chimiques de quelques sols sulfatés acides de Basse Casamance dans lesquels les plants de riz (toutes variétés confondues) présentaient des symptômes foliaires nets et caractéristiques du "bronzing".

Localisation	pH H ₂ O	C _t (%)	Ec (mS cm ⁻¹)(mé 100 g ⁻¹)	CEC	Cations échangeables					P (Olsen) (ppm)	
					K	Na	Ca (mé 100 g ⁻¹)	Mg	Fe		Al
ISRA Djibélor *	4,2	2,1	0,29	11,5	0,05	0,11	2,35	0,19	0,93	0,73	9,9
Loudia Ouolof	3,8	2,3	3,2	11,6	0,13	0,76	1,16	0,99	0,88	0,45	3,7
LO (3)	3,4	1,9	0,75	7,4	0,03	0,40	0,31	0,25	0,92	1,14	52,0
LO (4)	3,7	2,8	0,50	10,1	0,01	0,05	0,20	0,31	0,50	2,13	6,2
LO (5)	4,4	2,1	0,55	9,1	0,05	0,40	1,20	0,21	1,20	0,71	3,5
LO (7)	4,1	5,3	1,90	19,0	0,16	1,57	2,52	2,27	1,75	1,09	1,5
LO (15)	3,7	2,8	0,55	9,2	0,03	0,27	0,42	0,20	0,39	1,85	2,5
Karouate (1)	4,6	1,6	3,30	8,9	0,11	0,91	0,90	1,27	0,51	0,40	0,6
K (5)	4,3	1,3	1,65	11,2	0,39	2,36	1,23	0,90	0,25	-	2,1
Diakene Diola (3)	3,4	2,3	0,89	9,8	0,03	0,09	0,83	0,18	1,24	1,68	6,5

* Parcelle expérimentale E6 de la station de Djibélor (Institut sénégalais de recherches agricoles).

Tableau IV. Propriétés physico-chimiques des sols sensibles à la toxicité ferreuse, prélevés en Indonésie (Java et Sumatra).

Localisation *	pH H ₂ O	N _t (%)	C _t (%)(mé 100 g ⁻¹)	CEC	Cations échangeables				Cations disponibles **					P (Bray) (ppm)	
					K	Ca (mé 100 g ⁻¹)	Mg	Na	K	Ca	Mg (ppm)	Mn	Fe		Za
Java															
Cihea	5,6	0,24	4,8	30,3	0,11	21,7	6,98	0,45	22	2 415	520	1 000	617	3	6
Cianjur	6,3	0,17	5,1	25,6	0,13	14,6	5,32	0,08	30	1 325	480	953	194	5	5
Plered	5,3	0,15	5,3	9,8	0,08	3,9	1,27	0,16	24	750	120	1 000	253	16	3
Sumatra															
Penyasan 1	4,8	0,16	4,8	4,9	0,05	0,53	0,35	0,08	18	175	7	4	500	13	5
Penyasan 2	4,7	0,22	5,9	8,7	0,09	1,21	0,67	0,09	30	195	60	4	215	11	4
Penyasan 3	4,7	0,40	7,7	10,6	0,07	1,21	0,74	0,11	24	213	62	5	255	14	11
Rumbio	4,7	0,41	8,6	10,5	0,03	1,18	0,47	0,10	17	175	33	11	117	22	8
Desa Baru ***	4,1	1,47	40,9	24,5	0,26	2,52	0,84	0,28	95	375	84	3	15	13	12
Taman Bogo	4,8	0,16	5,1	6,3	0,04	1,21	0,42	0,21	15	209	35	18	344	8	5
Metro	4,8	0,17	4,8	6,6	0,06	1,32	0,44	0,18	15	220	38	19	401	9	4
Niveaux critiques ****	-	0,20	-	-	0,20	10	2-5	?	-	-	-	-	-	-	10

* La texture des sols varie de sablo-limoneuse à argileuse.

** Les cations ont été extraits par la méthode HCl 5N + H₂SO₄ 0,025 N.

*** Histosol.

**** Niveaux critiques selon TANAKA et YOSHIDA (1970).

Tableau V. Analyses foliaires sur des prélèvements de variétés de riz sensibles au "bronzing" dans différentes rizières à toxicité ferreuse de Java.

Localisation	Variété	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn (ppm)	Remarques *
Cihea	Cisadane	1,6	0,13	0,57	0,25	0,25	1 403	437	36	Mentek
Cianjur	IR 54	1,2	0,20	1,50	0,24	0,15	2 010	240	30	Bronzing
Plered	IR 36	1,7	0,10	0,98	0,27	0,16	1 763	1 180	13	Mentek
Penyasan 1	?	1,4	0,20	1,12	0,12	0,13	2 014	93	30	Bronzing
Penyasan 2	Sadang	1,8	0,25	0,87	0,21	0,16	1 366	100	32	Bronzing
Penyasan 3	Bayak	2,1	0,28	0,94	0,21	0,14	1 250	79	31	Résistant
Rumbio	Cisadane	1,3	0,17	0,56	0,33	0,07	875	114	44	Mentek
Desa Baru	IR 46	1,6	0,12	1,53	0,31	0,25	702	110	35	Yellowing
Taman Bogo	Batang P.	2,6	0,21	2,35	0,28	0,16	561	200	30	Résistant
Taman Bogo	Kapuas	2,4	0,23	1,08	0,20	0,29	2 014	255	17	Résistant
Taman Bogo	IR 64	1,2	0,24	1,50	0,24	0,15	2 292	209	13	Bronzing
Seuil de toxicité **							> 300	> 2 500		
Seuil de carence **		2,5	0,2	1-2	0,2	0,1			20	

* "Mentek", "bronzing" et "yellowing" sont les noms locaux ou habituels de la maladie ; résistant : cultivar non sensible.

** Niveaux critiques (toxicité et carence) selon JONES *et al.* (1980).

Cette faible capacité d'échange a deux conséquences : diminuer les possibilités de tamponner chimiquement le pH et limiter la disponibilité en éléments essentiels pour la plante. En particulier, les teneurs en P, K, Ca, Mg et Zn restent basses, et doivent être considérées comme trop limitées, ou même notoirement insuffisantes, pour assurer

une croissance et un développement satisfaisants. De toute évidence, les sols sensibles à la toxicité ferreuse seraient donc caractérisés par un niveau de fertilité systématiquement bas, et, en conséquence, le riz pourrait souffrir davantage d'un état de carences multiples que du seul bas pH des sols.

Effets des engrais dans les sols sulfatés acides

A la figure 1 sont présentés les résultats concernant l'influence de la présence du riz IR8 sur la réduction du fer ferreux et les évolutions du pH et du Eh, telles qu'elles ont été suivies lors de l'essai à Loudia Ouoloff au Sénégal.

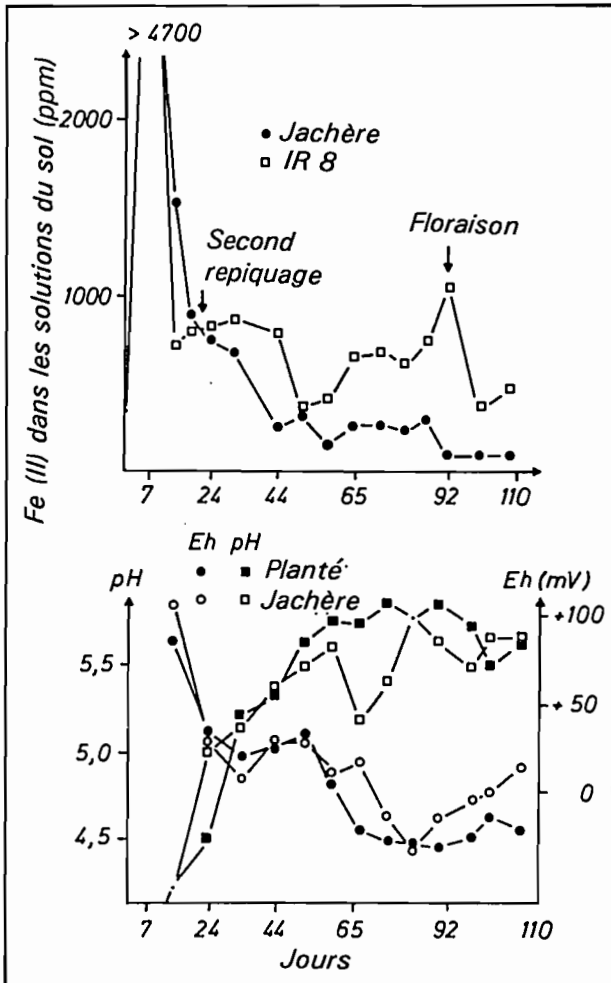


Figure 1. Influence de la présence des plants de riz (variété IR8) sur les concentrations en fer ferreux [Fe(II)], le pH et le potentiel dans les solutions du sol sulfaté acide de Loudia Ouoloff (Basse Casamance, Sénégal). Expériences au champ ; deuxième repiquage à j + 5;

Les résultats rapportés sont ceux obtenus après le second repiquage : en effet, le suivi de la première expérimentation a dû être interrompu, car tous les plants repiqués pendant les deux jours après la mise en eau initiale ont fané, puis sont morts, victimes d'un excès de fer ferreux. En une seule semaine, les teneurs en fer accumulées dans les feuilles du riz IR8 ont monté, jusqu'à atteindre 3 780 ppm au 7^e jour (figure 2). De même, et en parallèle, les teneurs en fer

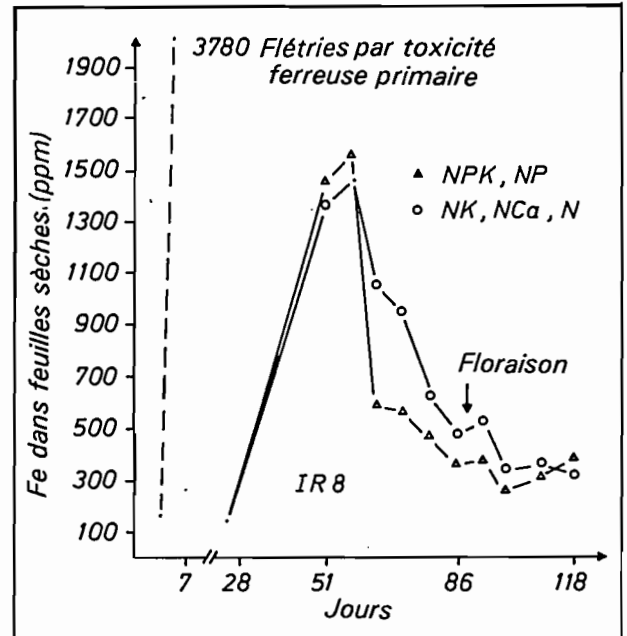


Figure 2. Effets des applications in situ d'engrais (traitements NPK et NP, comparés aux traitements NP, NCa et N) sur le passage du fer jusqu'au feuillage du riz IR8 replanté dans un sol sulfaté acide de Loudia Ouoloff (Basse Casamance, Sénégal). Les données concernant les effets des engrais NPK et NP, d'une part, celles concernant les effets des engrais NK, NCa et N, d'autre part, sont, à l'intérieur de chaque groupe ainsi défini, suffisamment proches pour permettre de ne constituer que deux lots pour faciliter la lecture des courbes ; la même convention s'applique aux figures 3 et 4.

ferreux [Fe(II)], mesurées dans la solution du sol, ont grimpé, pour dépasser 4 700 ppm à ce même 7^e jour.

Mais elles ont ensuite sensiblement diminué, jusqu'à se stabiliser vers la valeur de 1 000 ppm en fin de la deuxième semaine après la submersion. Le passage excessif de fer ferreux, de la solution de sol aux tissus de la jeune plante de riz IR8, peut être attribué à l'impossibilité, pour les jeunes racines, endommagées lors du repiquage, d'empêcher l'entrée d'ions ferreux à leur surface. Suivant toute vraisemblance, deux processus, d'une part l'oxydation des ions ferreux au niveau du rhizoplan et, d'autre part, le mécanisme d'exclusion du Fe(II) par le système racinaire, sont devenus simultanément inefficaces. Cela doit être attribué à un choc physiologique au repiquage. Cette forme d'intoxication précoce est désormais décrite sous l'expression française de « toxicité ferreuse primaire » (TFP), et, en anglais, par « primary iron toxicity » (PIT). La TFP doit être attribuée à des teneurs élevées en fer hautement mobile, libérées par des processus réducteurs, très actifs et de nature microbienne. Cette TFP doit être

attribuée à des teneurs élevées en fer hautement mobile, libérées par des processus réducteurs, très actifs et de nature microbienne. Cette TFP doit être différenciée (et on peut visuellement le faire) de la « toxicité ferreuse secondaire » (en abrégé TFS, et en anglais, « secondary iron toxicity », SIT). Celle-ci survient généralement pendant les plus actives des phases de croissance du riz.

Effets de la fertilisation dans un sol sensible non acide

A Cihea (ouest de Java), tout au long des cinq semaines qui ont suivi le repiquage, des symptômes nets de « bronzing » ont été observés sur les plants IR26, à la fois dans les parcelles de contrôle sans aucun apport et celles des essais N, Zn, NZn et NZnP. Un certain nombre de plants, dans ces parcelles, se développaient très peu ou lentement, voire mouraient, à cause, selon toute vraisemblance, d'une toxicité ferreuse primaire. Après huit semaines environ, l'état de santé des plants ayant survécu s'améliorait, et en particulier celui des poquets des parcelles de l'essai NZnP.

A la floraison, on retrouvait des symptômes caractéristiques de « mentek » sur les plants des traitements précédemment favorables à la TIP : retard constaté dans la formation de la feuille-drapeau (la dernière), présence de nombreuses petites taches de « bronzing ». Ces deux constatations sont bien représentatives d'une toxicité ferreuse, et cette symptomologie typique est fort bien connue des agriculteurs locaux, qui ont pu l'observer sur un grand nombre de variétés de riz, dans tous les sols sensibles de Cihea. La formation tardive de la feuille-drapeau se constate facilement pendant l'épiaison, et est plus fréquente sur les plants des essais N, Zn, NZn et sur le témoin absolu que dans les parcelles à NZnP. Les riz des parcelles NZnPK, comme ceux des lots NPK organique (déjections aviaires), étaient totalement

indemnes de toute forme de « bronzing », et cela pendant tout le cycle végétatif. Ce résultat suggère que phosphore et potassium constituent des éléments essentiels à apporter pour empêcher les symptômes de « bronzing » dans les rizières inondées.

Dans le tableau VI, sont rapportées les teneurs en éléments minéraux mesurées sur les feuilles prélevées au tallage maximal (cette étape de la vie du riz est la plus active sur le plan de la physiologie). Si on considère les teneurs mesurées en N, P, K, Zn et Ca, on ne peut affirmer qu'il y a carence en se référant aux limites classiques indiquées dans le tableau III. En revanche, les teneurs en fer sont toutes, quel que soit le traitement, supérieures au seuil toxique généralement admis, qui se situe au voisinage de 300 ppm. A l'exception du traitement NZn, les teneurs les plus basses en fer se constatent dans les essais multiples, apportant au minimum trois éléments : NZnK, NZnPK, engrais organique.

Il paraît particulièrement intéressant de signaler que la teneur en Fe (mais aussi celle en Mn) a dépassé le seuil critique de toxicité de 300 ppm pour les plants de deux essais, NZnPK et engrais organique, sans pour autant que les symptômes de « bronzing » ne se soient manifestés. Il semble donc qu'un apport satisfaisant à la fois en P et en K (si le niveau en N est aussi convenable) est de nature à réduire l'assimilation du fer et à empêcher le « bronzing ».

Dans le tableau VII sont présentés les résultats de productions en grain et en paille suivant les engrais. Les meilleures récoltes et les productions maximales de paille sont obtenues dans les parcelles des essais NZnK, NZnP, NZnPK ou avec apport organique. Cela, une fois de plus, ne peut que confirmer que les traitements pour lesquels les éléments P, K et Zn sont en quantités insuffisantes ne sauraient être satisfaisants pour obtenir une croissance optimale du riz.

Tableau VI. Effets de différents mélanges d'engrais sur les teneurs en différents éléments minéraux, mesurées lors des analyses sur des feuilles de variété de riz IR 26, prélevées au tallage maximal dans une rizière à toxicité ferreuse de Cihea (à l'ouest de Java), en Indonésie.

Fertilisation	N	P	K (mg kg ⁻¹)	Fe (mg kg ⁻¹)	Mn	Zn	Ca (%)	Mg (mg kg ⁻¹)
Témoin	3,2	0,22	1,7	771	1 063	27	0,53	1 036
N	3,5	0,26	1,7	817	822	27	0,47	1 118
Zn	3,1	0,23	1,6	740	936	33	0,48	973
NZn	3,7	0,25	1,7	430	898	31	0,44	1 200
NKZn	3,4	0,23	1,9	660	847	28	0,41	980
NPZn	3,4	0,27	1,6	733	973	30	0,48	1 220
NPKZn	3,6	0,25	1,9	545	815	34	0,41	960
Compost aviaire	3,5	0,25	2,0	680	804	33	0,46	950

Tableau VII. Effets de différents mélanges d'engrais sur les rendements en grain et paille de la variété IR 26, lors d'un essai sur un sol à toxicité ferreuse de Cihea (ouest de Java), en Indonésie.

Fertilisation	Grain (t ha ⁻¹)		Paille (t ha ⁻¹)		Biomasse totale (t ha ⁻¹)	
Témoin	4,05	(100) *	3,87	(100) *	7,92	(100) *
N	4,08	(101)	3,52	(90)	7,60	(90)
Zn	4,18	(103)	3,33	(86)	7,51	(95)
NZn	4,31	(106)	3,92	(101)	8,23	(104)
NKZn	6,02	(105)	5,38	(140)	11,48	(145)
NPZn	5,33	(132)	4,93	(127)	10,26	(130)
NPKZn	6,62	(164)	6,21	(160)	12,83	(162)
Compost aviaire	6,22	(153)	5,00	(130)	11,22	(154)

* Les chiffres du témoin constituent la base 100 %.

Discussion et conclusion

Les données analytiques obtenues sur de nombreux sols et par les analyses foliaires, tout comme les résultats des essais d'engrais chimiques ou organiques, réalisés sur différents sites sensibles, vont dans le même sens. Ils confirment avec certitude l'hypothèse (BENCKISER *et al.*, 1983, 1984 a) que l'entrée des ions ferreux dans le système racinaire du riz inondé est due principalement à un déficit multiple en macroéléments, et seulement de façon accessoire aux pH acides et/ou à la disponibilité en fer mobile après engorgement.

Les plants de riz inondé, auxquels on a apporté ces engrais en quantités satisfaisantes, sont bien adaptés à de telles conditions d'engorgement, et des teneurs relativement élevées en fer mobile dans la solution du sol n'affectent pas obligatoirement leur croissance et leur vie. En fait, une des conséquences possibles des processus et des métabolismes réducteurs intenses serait la mise à la disposition du plant de quantités non négligeables de phosphore et de potassium, et de certains oligo-éléments, dont le zinc (JACQ *et al.*, 1987).

Il n'empêche que les sols propices à la toxicité ferreuse sont, en général, caractérisés par un double déficit : ils manquent de réserves en éléments nutritifs totaux (« potentiels ») et sont carencés en fractions « disponibles » de ces éléments. Toute stratégie établie pour diminuer l'assimilation excessive du fer ferreux devrait donc, à long terme, améliorer la fertilité du sol (figures 3, 4 et 5).

Une fertilisation simple (N, P, K, Zn et/ou chaux) ne saurait être efficace que pour les cas de « bronzing » ou de « yellowing » les moins graves et limités à la phase finale du cycle végétatif. La constatation que la toxicité ferreuse serait liée à un déficit multiple en fertilisants est aussi indirectement confirmée par le fait que tout essai d'engrais n'apportant qu'un seul

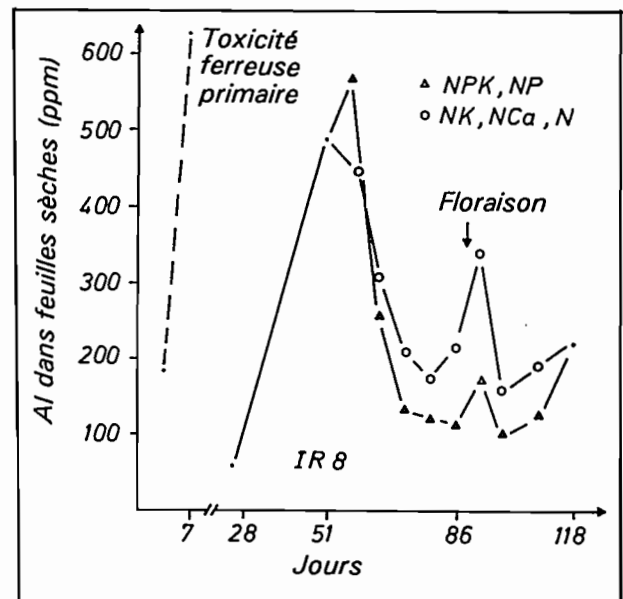


Figure 3. Effets des applications d'engrais (traitements NPK et NP, comparés aux traitements NK, NCa et N) sur le passage de l'aluminium jusqu'au feuillage du riz IR8 replanté dans un sol sulfaté acide de Loudia Ouoloff (Basse Casamance, Sénégal). Expériences au champ.

des éléments (K ou P ou chaux) reste inefficace (OTA et YAMADA, 1962 ; SAHU, 1968 ; TANAKA et TADANO, 1972 ; BENCKISER *et al.*, 1984 a). Cette dernière constatation a également été confirmée lors des essais de Loudia Ouoloff, au Sénégal, et de Cihea, à Java.

Dans les systèmes agricoles à faibles intrants monétaires (achats réduits d'engrais chimiques), mais à main-d'œuvre non limitée, on pourrait cependant pallier les déficits essentiels (en K, P, Ca, Mg et Zn) par des apports réguliers de cendres et de matières organiques facilement décomposables (composts, engrais verts, déjections de poulet). Cependant, ces traitements palliatifs exigent, pour

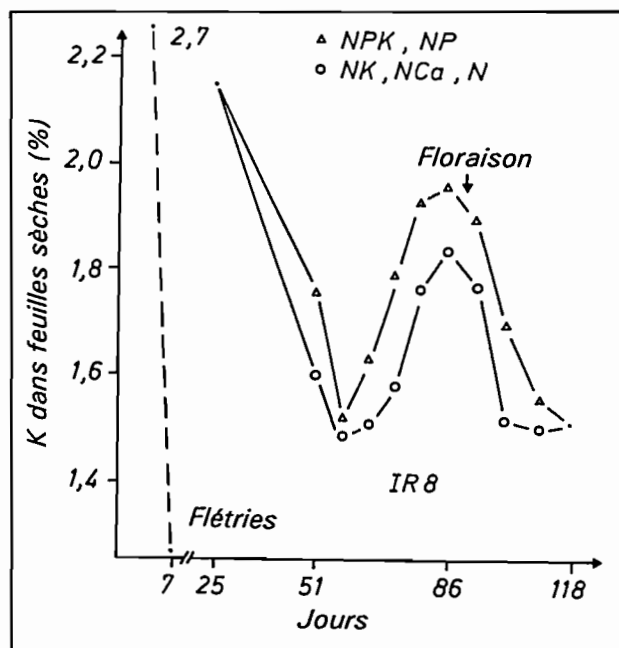


Figure 4. Effets des applications d'engrais (traitements NPK et NP, comparés aux traitements NK, NCa et N) sur le passage du potassium jusqu'au feuillage d'un riz IR8 replanté dans un sol sulfaté acide de Loudai Ouoloff (Basse Casamance, Sénégal). Expériences au champ.

rester efficaces, d'être effectués souvent et régulièrement, et, encore, d'être conçus à long terme. La nécessité de tels apports devrait, et pourrait, être démontrée par les structures de vulgarisation en parcelles de démonstration.

Malheureusement, la définition de la toxicité ferreuse n'est pas encore très claire (OTTOW *et al.*, 1983) : cette « maladie physiologique » est multiforme, et les symptômes de « bronzing », de « yellowing » ou d'« orangé » restent variables suivant les sols, les variétés et les stades de croissance et peuvent même différer suivant les apports hydriques et les systèmes d'irrigation. Sur la base des observations au champ faites dans différentes zones rizicoles, on peut distinguer, au minimum, deux formes typiques.

Lors de la toxicité ferreuse de type A, l'excès d'assimilation de fer ferreux se traduit par de spectaculaires arrêts de croissance (BABA, 1958 ; BABA *et al.*, 1965 ; OTTOW *et al.*, 1983 ; PRADE *et al.*, 1990). Ces rizières sont souvent abandonnées, car l'épiaison et la floraison sont irrégulières, et il n'est pas certain qu'il y aura une récolte ! Cette forme A est due à l'une ou l'autre des trois carences suivantes : en zinc (diminution de la longueur des entre-nœuds et du nombre de talles), en phosphore (jaunissement de la feuille, dont la nervure centrale reste verte) et en potassium (nombreuses petites taches brunes, sur des feuilles jaunes ou vert

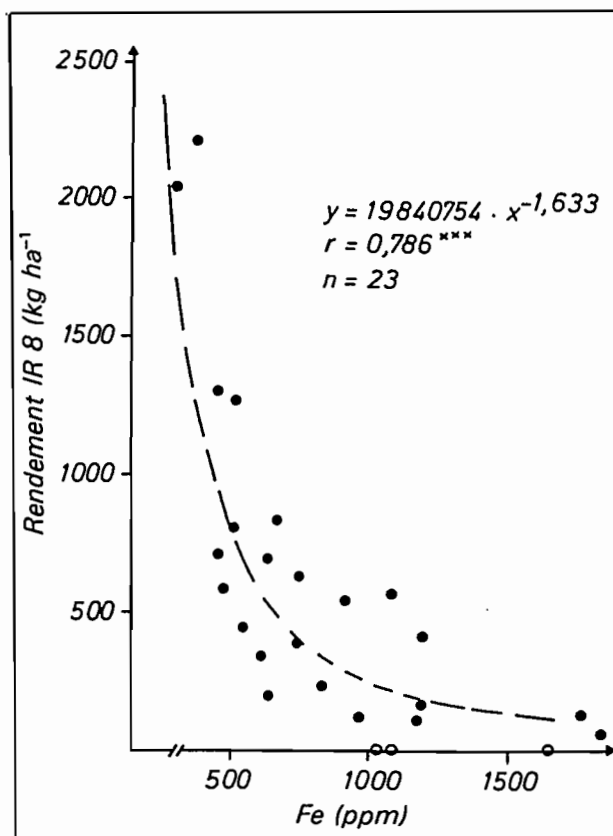


Figure 5. Relation entre les teneurs en fer mesurées dans les feuilles de riz (en début d'épiaison) et les rendements en grain (variété IR8) lors d'essais de fertilisation *in situ* dans un sol sulfaté acide de Loudia Ouoloff (Basse Casamance, Sénégal).

sombre). Le rôle direct d'une carence en zinc sur la plus grande perméabilité des membranes des cellules racinaires n'est pas clairement établi. Les cas sévères de forme A se rencontrent à la fois lors des toxicités ferreuses primaire et secondaire.

Les rizières soumises à une toxicité ferreuse de type B sont caractérisées par des symptômes de « bronzing » particulièrement nets pendant la période qui sépare le tallage de la floraison. Bien que la multiplication végétative puisse être retardée, l'arrêt brutal de croissance n'est pas constaté. Cette forme B est une toxicité ferreuse secondaire, due à des carences en potassium et en phosphore et des apports trop limités en calcium et en magnésium. Les conséquences sur le rendement sont variables en fonction du degré d'intensité de chacune des carences précitées (TANAKA et YOSHIDA, 1970 ; OTTOW *et al.*, 1983). Le retard dans la formation de la feuille-drapeau, constaté dans les rizières de Cihea, ne peut être considéré comme un signe caractéristique de toxicité ferreuse, mais comme une spécificité particulière aux sols de l'ouest de l'île de Java, où il y aurait peut-être, en outre, une toxicité due au manganèse.

Sur le plan de la prévention, les rizières sensibles à la forme A doivent faire l'objet de deux séries de mesures :

- les jeunes plants issus des pépinières doivent être plongés, pendant toute une nuit, dans une solution à 2 % de ZnO pour pallier la carence en Zn (BENCKISER *et al.*, 1984 a) ;
- ils doivent ensuite être replantés (il en est de même pour les semences, en cas de semis direct), en respectant un certain délai, qui va de 2 à 20 jours après le labour et l'inondation de la parcelle (PRADE *et al.*, 1988).

La durée de l'attente avant la transplantation ou le semis est variable selon le sol et est très largement fonction de la cinétique globale (vitesse et durée !) de la réduction microbienne du fer ferrique. Cette cinétique d'apparition du fer ferrique a également été étudiée par VIZIER (1978, 1987). Globalement, on peut prédire, selon MUNCH et OTTOW (1983), que des quantités croissantes de matière organique incorporées au sol augmenteront l'intensité et la vitesse de réduction du fer ferrique et de mise en solution des ions Fe(II). Au champ, la fin des premiers processus de réduction des formes de fer peut être visualisée par des irisations rouge-brun à la surface du sol humide ou, en phase de submersion, à la surface de l'eau : cette irisation est due à la précipitation de formes de fer précédemment solubilisées. Dans la plupart des zones rizicoles, caractérisées par un déficit en eau d'irrigation en début de cycle, une part importante des pertes doit être attribuée à un tel repiquage « prématuré », c'est-à-dire effectué avant la fin de la phase réductrice. Cette période est également propice à toute sulfato-réduction précoce (JACQ *et al.*, 1991).

Alors que la toxicité ferreuse primaire s'explique par la haute sensibilisation des racines des jeunes plants endommagés lors du repiquage, la toxicité ferreuse secondaire doit s'expliquer comme un désordre physiologique créé par un apport insuffisant en éléments fertilisants pendant les phases de croissance ou d'intense activité végétative. La perméabilité des racines, dans les deux sens, et le passage des métabolites, vers l'extérieur, sont le résultat d'une insuffisance (et d'un déséquilibre, par rapport à la fertilisation azotée) des disponibilités en K et P, voire en Ca, Mg et Zn (ISMUNADJI, 1976 ; TROLLDENIER, 1977 ; OTTOW *et al.*, 1983 ; BENCKISER *et al.*, 1984 a et b ; PRADE *et al.*, 1988). Ces composés organiques exsudés, d'une part, activent très fortement la microflore réductrice (BENCKISER *et al.*, 1983 et 1984 b) et, d'autre part, empêchent le fonctionnement des processus qui oxydent les composés ferreux à la surface racinaire, et tout particulièrement lors de la phase la plus intense du métabolisme du végétal, qui se situe entre le tallage

et la floraison. La seule parade serait des apports de P et de K, et, si utile, de Ca et de Mg. Cependant, avant de l'affirmer, il est indispensable de faire des analyses de sols et de feuilles. En définitive, les auteurs de la présente publication considèrent la toxicité ferreuse secondaire comme une maladie « de carence », qui disparaîtra dès que le sol aura reçu une fertilisation convenable. Cette forme de toxicité ferreuse est devenue très rare dans toutes les zones de riziculture intensive, caractérisées par des apports d'engrais massifs et fréquents, comme au Japon par exemple.

Remerciements. Cette recherche a été cofinancée par la GTZ (Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit), Eschborn, Allemagne, et par une bourse de recherche (TSD 229) de la Commission des Communautés européennes, Bruxelles, Belgique.

Références bibliographiques

- BABA I., 1958. Methods of diagnosing Akiuchi, iron toxicity and hydrogen sulphide toxicity in the wet zone rice fields of Ceylon. *Trop. Agriculturist*, 114 : 231-236.
- BABA I., INADA K., TAJIMA K., 1965. Mineral nutrition and the occurrence of physiological diseases. *In* : The mineral nutrition of the rice plant, Symposium IRRI, 1964. Baltimore, The Johns Hopkins Press, p. 173-195.
- BENCKISER G., OTTOW J.C.G., SANTIAGO S., WATANABE I., 1982. Physico-chemical characterization of iron toxic soils in some Asian countries. *IRRI Res. Pap. Ser.*, 88 : 1-11.
- BENCKISER G., OTTOW J.C.G., SANTIAGO S., WATANABE I., 1983. Eisentoxizität-Einfluss einer P-, K-, Ca- und Mg-Düngung auf Rhizoflora, Redoxpotential und Eisenaufnahme bei verschiedenen Reissorten (*Oryza sativa* L.) *Landwirtsch. Forsch.*, 36 : 285-299.
- BENCKISER G., OTTOW J.C.G., WATANABE I., SANTIAGO S., 1984 b. The mechanism of excessive iron uptake (iron toxicity) of wetland rice. *J. Plant Nutr.*, 7 : 177-185.
- BENCKISER G., SANTIAGO S., NEUE H.U., WATANABE I., OTTOW J.C.G., 1984 a. Effect of fertilization on exudation, dehydrogenase activity, iron-reducing populations and Fe(II)-formation in the rhizosphere of rice (*Oryza sativa* L.) in relation to iron toxicity. *Plant Soil*, 79 : 305-316.
- FASSBENDER H.W., AHRENS E., 1977. Laborvorschriften und Praktikumsanleitung. *Göttinger Bodenkund. Ber.*, 47 : 1-88.

- FUJISAKA S., 1980. Agroecosystem and farmer practices and knowledge in Madagascar's central highlands : towards improved rice-based systems research. IRRRI Res. Pap. Ser., 143 : 1-14.
- GOSWAMI N.N., BANERJEE N.K., 1978. Phosphorus, potassium and other macro-elements. *In* : Soils and rice. Los Baños, IRRRI, p. 561-580.
- INADA K., 1966. Studies on bronzing disease of rice plant in Ceylon. *Trop. Agriculturist*, 122 : 19-29.
- ISMUNADJI M., 1976. Rice diseases and physiological disorders related to potassium deficiency. *In* : Fertilizer use and plant health. Proc. 12th Coll. Intern. Potash Inst., Izmir, Turkey. Berne, IPI, p. 47-60.
- JACQ V.A. PRADE K. and OTTOW J.C.G., 1987. Significance of iron- and sulphate redox processes in flooded soils for the nutrition of rice. *In* : Trans. 13th Congr. Intern. Soc. Soil. Sci., vol. 6, p. 706-714.
- JACQ V.A., PRADE K., OTTOW J.C.G., 1991. Iron sulphide accumulation in the rhizosphere of wetland rice (*Oryza sativa* L.) as the result of microbial activities. *In* : Developments in geochemistry. Fyfe W.S. (adv. ed.). Amsterdam, Elsevier. No. 6. Diversity of environmental biogeochemistry. Berthelin J. (ed.), p. 453-468.
- JONES V.S., KATYAL J.C., MAMARILL C.P., PARK C.S., 1982. Wetland rice nutrient deficiencies other than nitrogen. *In* : Rice research strategies for the future. Los Baños, IRRRI, p. 327-380.
- KATYAL J.C., PONNAMPERUMA F.N., 1974. Zinc deficiency : a widespread nutritional disorder of rice in Agusan del Norte. *J. Philipp. Agric.*, 58 : 79-89.
- MOORMANN F.R., VAN BREEMEN N., 1978. Rice, soil, water. Los Baños, IRRRI.
- MUNCH J.C., OTTOW J.C.G., 1983. Reductive transformation mechanisms of ferric oxides in hydromorphic soils. *Ecol. Bull. Stockholm*, 35 : 383-394.
- OTA Y., YAMADA N., 1962. Physiological study of bronzing of rice plant in Ceylon. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 31 : 90-97.
- OTTOW J.C.G., BENCKISER G., WATANABE I., 1983. Multiple nutritional stress as a prerequisite for iron toxicity of wetland rice (*Oryza sativa* L.). *Trop. Agric. (Trinidad)*, 60 : 102-106.
- PAGE A.L., MILLER R.H., KEENEY D.R., 1982. Methods of soil analysis. Part 2. Madison, American Society for Agronomy.
- PONNAMPERUMA F.N., 1980. Adverse soils tolerance : a review of the Soil Chemistry Department's work 1975-1979. *In* : GEU meeting, IRRRI, Los Baños, Philippines, May 13, 1980.
- PRADE K., OTTOW J.C.G., JACQ V.A., 1988. Excessive iron uptake iron toxicity by wetland rice (*Oryza sativa* L.) on an acid sulphate soil in the Casamance, Senegal. *In* : Selected papers of the Dakar symposium on acid sulphate soils, January 1986. Dost H. (ed.). Wageningen, ILRI, p. 150-162 (ILRI Reports, n° 44).
- PRADE K., OTTOW J.C.G., JACQ V.A., MALOUF G., LOYER J.Y., 1990. Relations entre les propriétés des sols de rizières inondées et la toxicité ferreuse en basse Casamance, Sénégal : études, revue et synthèse de travaux antérieurs. *Cah. ORSTOM, sér. pédol.*, 25 : 453-474.
- SAHU B.N., 1968. Bronzing disease of rice in Orissa as influenced by soil types and manuring and its control. *J. Indian Soc. Soil Sci.*, 16 : 41-54.
- TANAKA A., LOE R., NAVASERO S.A., 1966. Some mechanisms involved in the development of iron toxicity symptoms in the rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 12 : 32-38.
- TANAKA A., TADANO T., 1972. Potassium in relation to iron toxicity of the rice plant. *Potash Rev.*, 21 : 1-12.
- TANAKA A., YOSHIDA S., 1970. Nutritional disorders of the rice plant in Asia. Los Baños, IRRRI, p. 1-51 (Technical Bulletin, 12).
- TROLLDENIER G., 1973. Secondary effects of potassium and nitrogen on rice : changes in microbial activity and iron reduction in the rhizosphere. *Plant Soil*, 38 : 267-297.
- TROLLDENIER G., 1977. Mineral nutrition and reduction processes in the rhizosphere of rice. *Plant Soil*, 47 : 193-202.
- VARLEY J.A., 1966. Methods for determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plant materials. *Analyst*, 91 : 119-126.
- VIZIER J.F., 1978. Etudes de la dynamique du fer dans des sols évoluant sous l'effet d'un excès d'eau : étude expérimentale sur des sols de rizières de Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 16 : 23-41.
- VIZIER J.F., 1987. Analyse des mécanismes d'adsorption et de désorption du fer ferreux dans les milieux saturés. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 23 : 157-167.

Bas-fonds et riziculture



ORSTOM

Actes
du séminaire
d'Antananarivo
Madagascar
9-14 décembre
1991

Bas-fonds et riziculture

Editeur scientifique
Michel Raunet

Actes du séminaire d'Antananarivo
Madagascar
9-14 décembre 1991

ISBN 2-87614-100-0
© CIRAD Mars 1993

Publié et diffusé par CIRAD-CA
Service des publications, de l'information et de la documentation
BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France