



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO

ECOLE SUPERIEURE DES SCIENCES AGRONOMIQUES (ESSA)

THESE

Présentée pour l'obtention de diplôme de DOCTORAT EN SCIENCES AGRONOMIQUES

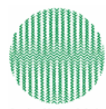
Par

Andry ANDRIAMANANJARA

« SYSTEME DE CULTURE A ROTATION VOANDZOU – RIZ PLUVIAL (ORYZA SATIVA) SUR LES HAUTES TERRES DE MADAGASCAR. ROLE DU VOANDZOU (*VIGNA SUBTERRANEA*) SUR LA BIODISPONIBILITE DU PHOSPHORE DANS LES FERRALSOLS »

Soutenue le 17 juin 2011 devant le jury composé de :

Jean RASOARAHONA	Professeur ESSA, Université d'Antananarivo	Président
Thierry BECQUER	Directeur de Recherche IRD, Madagascar	Rapporteur
Neupomuscène RAKOTOZANDRINY	Professeur titulaire ESSA, Université d'Antananarivo	Rapporteur
Alice ANDRIANJAKA	Professeur Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo	Examineur
Lilia RABEHARISOA	Professeur ESSA, Université d'Antananarivo	Directeur de thèse
Dominique MASSE	Directeur de Recherche IRD, Sénégal	Co-directeur de thèse



A Celui qui a fait de moi ce que je suis, qui a été, qui est et qui sera toujours mon mentor jusqu'à la fin de ma vie et encore plus dans l'au-delà. Je Lui suis éternellement reconnaissant pour la vie, le souffle et l'espoir qu'il a mis en moi. A Lui seul soit l'honneur, la puissance et la gloire. Amen.

Au terme de ce travail, je n'oserai pas omettre de remercier tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de cette thèse.

Mes pensées les plus sincères s'adressent au Professeur Lilia Rabeharisoa, qui a bien voulu accepté d'être mon directeur de thèse lors de mon premier contact en arrivant à Madagascar après l'obtention de DEA. Vous m'avez d'abord imprégné le goût de la recherche sur le phosphore et qui ne cessait de se multiplier au fil de ces trois dernières années où j'ai eu l'occasion de découvrir une autre facette de cet élément. Votre soutien et encouragement m'ont été un véritable support moral surtout durant les périodes difficiles sans financement où la pensée d'arrêter me traversait l'esprit.

Mes profondes reconnaissances vont aussi à l'encontre de Dr Dominique Masse qui a accepté d'être mon co-directeur de thèse dès l'élaboration du projet de recherche. J'ai pu bénéficier de votre expérience et de votre qualité de chercheur par l'esprit d'analyse et de critique auxquels vous m'aviez toujours appelé à développer et à s'approprier. Vous aviez toujours cru en moi et vous n'aviez ménagé ni votre force, ni votre temps, ni votre moyen pour m'aider à réussir dans cette voie. J'espère que les années à venir sauraient mettre en valeur le résultat de l'effort que vous aviez déployé en moi.

J'adresse également mes remerciements au Pr. Rasoarahona Jean, président de jury, Pr. Rakotozandry Jean de Neupomuscène et Dr. Thierry Becquer, rapporteurs ainsi qu'au Pr. Alice Andrianjaka, examinateur, d'avoir accepté de participer à la commission d'examen de cette thèse. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes sincères reconnaissances.

Durant les conduites expérimentales, j'ai pu bénéficier de la collaboration des différentes institutions de recherche notamment le Laboratoire des Radioisotopes Madagascar qui est le laboratoire d'origine représenté par le Pr. Lilia Rabeharisoa avec tous les personnels du laboratoire où j'ai pu réaliser pleinement mes expérimentations au champ, sous serre et les analyses de laboratoire ; l'INRA UMR Eco&Sols Ecologie fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et des Agroécosystèmes Montpellier France, laboratoire d'accueil dirigé par Dr Jean Luc Chotte où mes travaux étaient sous la supervision de Dr. Jean-Jacques Drevon avec les appuis de toute l'équipe : Mme Hélène Payré, Mme Cathérine ; l'UMR INRA-ENITA Transfert sol-plante et cycle des éléments minéraux dans les écosystèmes cultivés Bordeaux-France, laboratoire d'accueil dirigé par le Dr. Sylvain Pellerin où j'étais sous la supervision de Dr. Christian Morel avec l'aide de toute l'équipe du laboratoire. Je vous remercie de m'avoir soutenu et de me faire profiter de vos expériences enrichissantes tout au long de ma formation.

Mes remerciements aussi au Centre National de la Recherche Appliquée au développement Rural (FOFIFA) pour nous avoir fourni les semences de voandzou utilisés dans nos études.

Mes pensées vont aussi aux amis et thésards du LRI : Narivo, Marie Paule, Tantely, Noro, Hery vavy, Hery lahy, Ando, Tovo, Nantenaina ainsi que les amis de Montpellier et de Bordeaux : Georg et Benoît, Rhym, Nora, Lamia, Mahamadou, Nadeem. Le temps que j'ai passé avec vous restera graver à jamais dans ma mémoire.

Mes sincères gratitudes à ma famille de m'avoir soutenu jusqu'au bout de cette étude.

Enfin, mes tendres pensées à ma femme Vola Fanoharana d'avoir été toujours là pour moi avec une totale compréhension que je ne saurai même pas expliquer. Je te dédie cette thèse en témoignage de mon amour.

A Andry et Salomé...

RESUME

Face à la pression démographique et la paupérisation sévissant les pays en développement comme le cas de Madagascar, atteindre la sécurité alimentaire n'est plus une option mais une étape que les agriculteurs et les chercheurs devraient franchir afin d'affronter la compétition nationale et mondiale. La valorisation des « tanety » peu exploités de type Ferralsols qui représentent la majeure partie des terrains potentiellement cultivables dans les hautes terres malgaches est actuellement une des meilleures alternatives pour sécuriser les agriculteurs et la population de la grande île. En collaborant étroitement avec les agriculteurs, les chercheurs notamment les agronomes devraient proposer un nouveau système agricole qui intègre les contraintes d'ordre agronomique à savoir d'une part, les déterminants socio-économiques, mais également les déterminantes biophysiques du système sol-plante. Concernant les cycles de nutriments, la contrainte majeure des Ferralsols concerne le cycle du phosphore (P) et les risques de fixation de cet élément dans ces sols réduisant sa disponibilité pour les plantes. Les légumineuses, par le biais de leur capacité de fixation de l'azote peuvent avoir un rôle sur l'augmentation de la biodisponibilité du P dans les Ferralsols. Dans ce cadre, l'hypothèse principale est que l'introduction de plantes légumineuses est nécessaire dans les systèmes de culture. Le voandzou ou *Vigna subterranea*, pourrait jouer ce rôle comme culture de redressement capable d'améliorer la productivité du système de culture de riz pluvial qui se développe sur les ferralsols.

Les objectifs spécifiques de la thèse sont : i) évaluer l'effet du système de culture à rotation voandzou-riz pluvial en termes de rendement rizicole et de biodisponibilité du P ; ii) étudier l'efficacité de la fertilisation organique, minérale et organo-minérale par une analyse comparative ; iii) évaluer l'aptitude de voandzou en termes d'efficacité d'utilisation de P (EUP) pour la fixation symbiotique de l'azote (FSN) ; et iv) identifier les cultivars et écotypes contrastantes en EUP pour la FSN.

Les hypothèses de recherche qui sous tendent ces objectifs ont été :

- La rotation *Vigna subterranea*-riz pluvial est possible et durable sur les terres de « tanety » des Hautes Terres malgaches.
- La légumineuse (*Vigna subterranea*) améliore la disponibilité du phosphore dans les sols acides de type Ferralsol.
- Une variabilité génotypique de la FSN pour l'EUP existe chez différents cultivars et écotypes de *Vigna subterranea*.

Des séries d'expérimentations ont été conduites à l'échelle rhizosphérique à travers des essais *in situ* et en mésocosme afin d'évaluer la potentialité de voandzou comme culture pouvant améliorer la disponibilité de P.

Une forte potentialité de voandzou a été confirmée au cours de l'essai au champ de longue durée où le système de culture à rotation a été comparé avec le système monoculturel du riz pluvial avec une fertilisation organique et/ou minérale. Les résultats obtenus ont montré l'efficacité du système de culture à rotation comparé avec le système monoculturel en termes de rendement et de mobilisation de phosphore par une meilleure efficacité d'utilisation en P spécifiquement sous traitement organique combiné avec le TSP.

L'expérimentation en pots sous condition semi-contrôlée a montré que la légumineuse a utilisé plus efficacement le phosphore du sol spécifiquement sous apport organique combiné avec le TSP comparé à la céréale notamment le riz. Cette forte potentialité a été marquée par une meilleure teneur en P plante (augmentation de 20 à 50% du riz pluvial), statut phosphaté et efficacité d'utilisation du P.

L'expérimentation de criblage variétal des 54 cultivars-écotypes de voandzou de Madagascar, de Niger et du Mali sous culture hydroaéroponique ont permis de montrer l'existence de variabilité génotypique sur le voandzou et d'identifier les lignées contrastantes ou les cultivars à forte potentialité à la fixation symbiotique de N₂ (FSN) pour l'efficacité d'utilisation du phosphore (EUP). Les cultivars et écotypes de Madagascar ont présenté une forte potentialité par rapport à ceux du Niger et du Mali en termes de nodulation et de biomasse végétale. A l'issue de cette présélection, quatre cultivars-écotypes ont présenté une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne. Parmi eux, les deux cultivars-écotypes les plus contrastants ont présenté une meilleure consommation d'O₂ des racines nodulées sous P déficient marqué par une forte perméabilité nodulaire à la diffusion en O₂, 4 fois plus élevées comparées au P suffisant, et un changement de structure des cellules corticales couplé avec une expression de gène phytate suite à une analyse d'imagerie sur coupes nodulaires.

L'analyse des sols rhizosphériques et non rhizosphériques, issus d'une culture en rhizotron, par la méthode d'échange isotopique ³²P a pu mettre en évidence l'influence de l'effet rhizosphérique sur la dynamique des ions «phosphate» diffusibles (Pd) entre la phase solide et la solution du sol sous disponibilité limitant en P. Ce qui se traduit par une forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en Pd suivant le temps d'échange induisant ainsi à une meilleure nutrition phosphatée du voandzou spécifiquement chez le cultivar 1. Les mécanismes rhizosphériques impliqués dans la mobilisation des ions «phosphate» sont la diffusion par le Pd, l'acidification par la baisse de pH, la complexation par les anions organiques induisant une faible teneur en Al et Fe et la minéralisation de P organique via la phosphatase.

Les résultats de cette étude nous ont permis de montrer la forte potentialité de voandzou exprimée sous faible disponibilité en P avec l'existence des lignées contrastantes capables d'influencer la mobilisation de P du sol et d'intégrer le voandzou dans le système de culture paysanne productif et durable pour l'amélioration et la restauration de la fertilité des Ferralsols dans les pays tropicaux comme Madagascar.

Mots clés : voandzou, Biodisponibilité du phosphore, effet rhizosphérique, système de culture à rotation, Ferralsols, tanety, rhizotron, hydroaéroponique.

ABSTRACT

In view of the demographic pressure and impoverishment concerning the developing country as Madagascar, reaching food safety is not any more an option but a step which farmers and researchers have to reach in order to face national and global competition. Valorization of less exploited “tanety” of Ferralsols type that represent the most part of potentially cultivable land in Malagasy highland is currently one of the best alternatives to secure farmers and population of the island. While collaborating closely with farmers, researchers in particular the agronomist should propose a new agricultural system which integrate agronomic constraints namely on the one hand the socio-economic determinants, but also the biophysics determinants of plant-soil system. Concerning the nutrient cycles, the major constraints of Ferralsols concern the cycle of P and the fixation risks of P in these soils reducing its availability for plants. Legumes, by means of their N fixation capacity, can have a role on the increase of P bioavailability in Ferralsols. In this context, the principal hypothesis is that the introduction of legume plants is required in cropping system. The voandzou (*Vigna subterranea*) could be a recovery culture able to improve the productivity of cropping system of rainfed rice grown on Ferralsols.

The specific objectives of this study are: i) to assess the effect of rotation cropping system voandzou-rainfed rice in terms of rice yield and P bioavailability; ii) to study the effectiveness of organic, mineral and mixed fertilization by a comparative analysis; iii) to assess the ability of voandzou in terms of Phosphorus Use Efficiency (PUE) for the Nitrogen Symbiotic Fixation (NSF); and iv) to identify contrasting varieties and landraces in PUE for NSF.

The hypotheses of research were:

- Voandzou-rainfed rice rotation is possible and durable on “tanety” soils of Malagasy highland.
 - The legume (*Vigna subterranea*) improves the phosphorus availability in acid soils of Ferralsols type.
 - A genotypic variability of the NSF for PUE exists at different varieties and landraces in *Vigna subterranea*.
- Series of experimentation were carried out on a Rhizospheric scale through *in situ* and mesocosm trial in order to assess the potentiality of voandzou.

Great potentialities of voandzou were confirmed during the long-term field trial where rotation cropping system was compared with monocultural system of rainfed rice with organic and/or mineral fertilization. Results showed the effectiveness of rotation cropping system compared with monocultural system in terms of yield and phosphorus mobilization by a better PUE specifically under organic treatment mixed with TSP.

The pot experimentation under semi-controlled condition showed that the legume used more efficiently P soil specifically under organic input mixed with TSP compared to cereal in particular rice. This strong potentiality was marked by a great P plant content (20 to 50% increase of rainfed rice), phosphate status and PUE.

Variety screening experiment of 54 varieties and landraces of voandzou of Madagascar, Niger and Mali under hydroaerobic culture allowed to show genotypic variability on the voandzou and to identify the contrasting lines or landraces with strong potentiality to NSF for PUE. Varieties and landraces of Madagascar presented a great potentiality compared to those of Niger and Mali in terms of nodulation and plant biomass. Four most contrasting varieties and landraces in terms of plant biomass presented a great efficiency in use of rhizobial symbiosis. A great increase of roots nodulated O₂ consumption under P deficient was observed at landrace 7 and variety 4 in response to the rhizospheric O₂ concentration changes. The imagery analysis of the nodules of landrace 7, variety 4 and variety 1 under P deficient was marked by an increase of nodular permeability to the O₂ diffusion (4 times higher compared with P sufficient) and a structure change of the cortical cells coupled with a gene phytate expression at landrace 7 and variety 1.

Analysis of rhizospheric and “bulk soil”, from rhizotron culture, by ³²P isotopic exchange method could highlight the influence of rhizospheric effect on diffusible ion phosphate (Pd) between the solid phase and the soil solution under limiting P availability in particular by a strong capacity of supplying of soil solution of Pd according to the exchange time thus leading to a better phosphate nutrition of voandzou specifically at variety 1. The rhizospheric mechanism involved in the mobilization of phosphate ions are the diffusion by Pd, acidification by pH decrease, complexation by organic anions leading low Al and Fe content, and P organic mineralization by phosphatase.

Results of this study allowed us to show great potentiality of voandzou express under low availability of P with the existence of contrasting lines able to affect the P soil mobilization and to integrate thus voandzou in productive farmer cropping system and durable for fertility improvement and replenishment of Ferralsol in tropical country as Madagascar.

Key words: voandzou, Bioavailability of phosphorus, Rhizospheric effect, rotation cropping system, Ferralsols, Tanety, Rhizotron, Hydroponic.

SOMMAIRE

LISTE DES ABBREVIATIONS	VIII
GLOSSAIRE.....	IX
LISTE DES TABLEAUX	X
LISTE DES PHOTOS.....	XIV
LISTE DES ANNEXES	XV
INTRODUCTION	16
PARTIE I- SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE ET PROBLÉMATIQUE	19
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE.....	20
I- FERRALSOLS.....	20
II- BIODISPONIBILITÉ EN P ET NUTRITION DES PLANTES	25
III- LES SOLS MALGACHES	41
METHODOLOGIES	44
I- EXPERIMENTATION <i>IN SITU</i>	44
SITE D'ÉTUDES.....	44
DISPOSITIF EXPERIMENTAL DE LONGUE DURÉE	45
EXPERIMENTATION EN POT	45
II- EXPERIMENTATIONS EN MILIEU CONTRÔLE	45
PARTIE II – IMPACT DE <i>VIGNA SUBTERRANEA</i> SUR LA BIODISPONIBILITÉ DU PHOSPHORE ET LA PRODUCTION DU RIZ PLUVIAL SUR FERRALSOLS	47
CHAPITRE 1 , PRODUCTIVITÉ ET BIODISPONIBILITÉ DU PHOSPHORE SOUS SYSTÈME DE CULTURE À ROTATION VOANDZOU–RIZ PLUVIAL <i>VERSUS</i> SYSTÈME MONOCULTURAL DE RIZ PLUVIAL	49
RESUME.....	49
1. INTRODUCTION.....	50
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	51
3. RESULTATS	56
4 DISCUSSION	74
CONCLUSION	77
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	78
CHAPITRE 2 . MOBILISATION DU PHOSPHORE SOUS CULTURE DE VOANDZOU ET DU RIZ PLUVIAL SUR FERRALSOL	82
RESUME.....	82
1- INTRODUCTION	83
2- MATÉRIELS ET MÉTHODES	85
3- RESULTATS	87
4- DISCUSSION.....	91
CONCLUSION	93
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	94
CHAPITRE 3 : <i>VIGNA SUBTERRANEA</i> ET APPORT PHOSPHATE SOUS FORME ORGANIQUE ET MINÉRAL	98
RESUME.....	98

1- INTRODUCTION	99
2- MATERIELS ET METHODES.....	100
3- RESULTATS	102
4- DISCUSSION.....	107
CONCLUSION	109
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	109
CONCLUSION PARTIELLE.....	113
PARTIE III INTENSIFICATION DE LA BIODISPONIBILITE DU PHOSPHORE DANS UN SYSTEME DE ROTATION RIZ- LEGUMINEUSE : VARIABILITE GENOTYPIQUE DU VOANDZOU ET PHYTODISPONIBILITE DU PHOSPHORE	
CHAPITRE 1 , PHYTODISPONIBILITE DU PHOSPHORE CHEZ DIFFERENTES VARIETES DE VOANDZOU.....	116
RESUME.....	116
1- INTRODUCTION	117
2. MATERIELS ET METHODES.....	118
3. RESULTATS	124
4- DISCUSSION.....	127
CONCLUSION	132
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	132
CHAPITRE 2 , VARIABILITE GENOTYPIQUE DU VOANDZOU EN TERMES DE LA FIXATION SYMBIOTIQUE DE L'AZOTE POUR L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE PHOSPHORE.....	136
RESUME.....	136
1- INTRODUCTION	137
2- MATERIELS ET METHODES	138
3-RESULTATS.....	141
4- DISCUSSION.....	147
CONCLUSION	150
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	150
CONCLUSION PARTIELLE.....	154
DISCUSSION GENERALE.....	155
CONCLUSION GENERALE.....	159
REFER ENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	163
ANNEXES.....	177

LISTE DES ABBREVIATIONS

^{32}P : isotope radioactif du phosphore de nombre de masse 32
ADN : Acide DésoxyriboNucléique
AFNOR : Association Française pour la Normalisation
AMF : Arbuscule Mycorhize Fungi
AO : Anion Organique
Bq : Becquerel
COD : Carbone Organique Dissous
Conr : Consommation d'O₂ des racines nodulées
DAS: Day after Sowing
E : ions «phosphate» isotopiquement échangeable
EA : Efficiency Agronomic
EUP : Efficience d'Utilisation du Phosphore
EUSR : Efficience d'utilisation de la symbiose rhizobienne
FAO: Food and Agriculture Organization
FOFIFA: Foibe Fikarohana ampiharina amin'ny Fampanandrosoana ny eny Ambanivohitra
FSN : Fixation Symbiotique de N₂
GT : Giga tonne
IRD : Institut de Recherche pour le Développement
LRI: Laboratoire des Radioisotopes
MO : Matière organique
PCN : Point de charge nul
Pd : ions «phosphate» diffusibles entre la phase solide et la solution du sol
pH: potentiel hydrogène
Po : Phosphore organique
PUPE: Phosphorus uptake efficiency
PutE: P utilization Efficiency
PVC : Polychlorure de vinyle
RT-PCR : Reverse Transcriptase Polymerase Chain Reaction
SCV: Systèmes de Culture sur Couverture Végétale
TSP : Triple Super Phosphate
UNESCO : Organisation des Nations Unies pour l'Education
USA : United States of America

GLOSSAIRE

Paradigme : représentation du monde, une manière de voir les choses, un modèle cohérent de vision du monde qui repose sur une base définie.

Horizon oxiqne : horizon fortement dessaturé avec une forte teneur en oxyde de Fer et d'aluminium.

« Plinthic Ferralsols » : profil type de sol cuirassé (« profil de walther ») à moins de 125cm.

« Humic Ferralsols » : Ferralsols ayant une teneur en matière organique de 1,35% ou plus à une profondeur de 1m et ayant une saturation de base de moins de 35%.

« Acric Ferralsols » : Ferralsols ayant une capacité d'échange de 1 meq ou moins par 100 g d'argile.

« Rhodic Ferralsols » : Ferralsols ayant un horizon B rouge ou rouge sombre.

« Xanthic Ferralsols » : Ferralsols ayant un horizon B jaune ou jaune pâle.

Acidophile : Organismes ne pouvant survivre et se multiplier que dans des environnements acides (pH faible) ou très acide.

Ingénieur du sol : Ensemble de la faune, de la flore et des champignons qui participent à la dynamique du sol.

Mass flow : entrainement en masse par l'eau.

Flux diffus : déplacement des constituants des zones de forte concentration vers celles de faible concentration.

Espèces endogés : espèces qui effectuent la totalité de leur cycle de vie sous la terre.

Turricules : rejets des lombrics présents à la surface du sol.

Instrument aratoire : outil ou machine qui sert au travail du sol comme l'ameublissement, le labour, le binage.

Exondée : terre qui était inondée et qui se découvre.

LISTE DES TABLEAUX

Partie II

Chapitre 1

Tableau 1 Propriétés physico-chimiques du sol en défriche de Laniera à une profondeur de 0-20cm.	52
Tableau 2: Répartition des traitements de dispositif	53
Tableau 3: L'efficacité de l'apport organique évaluée par l'efficacité agronomique (EA), l'Effici- ence d'utilisation du P (PUtE) et l'Effici- ence d'assimilation du P (PUPE) sous système de culture à rotation voandzou-riz pluvial.	62
Tableau 4. L'efficacité de l'apport organique évaluée par l'efficacité agronomique (EA), l'Effici- ence d'utilisation du P (PUtE) et l'Effici- ence d'assimilation du P (PUPE) sous système monocultural riz- riz.....	63
Tableau 5: pH des sols sous système de culture à rotation.....	72
Tableau 6: Tableau 6. pH des sols sous système monocultural.....	73
Tableau 7: Variation de stock de P biodisponible suivant le bilan cumulé dans les deux systèmes cultureux pour l'année 2009 et 2010.	74

Chapitre 3

Tableau 1: Caractéristique physico-chimique du sol à l'état initial.	101
Tableau 2: pH du sol sous traitement organique et minéral.	104

Partie III

Chapitre 1

Tableau 1: Propriétés physico-chimique du sol étudié.....	120
Tableau 2: Teneurs en éléments dans la solution du sol.....	125
Tableau 3: Paramètres de la cinétique d'échange isotopique sur sols rhizosphérique et non rhizosphérique.	127
Tableau 4: Evolution des valeurs de Pd et la cinétique du taux d'échange durant la première semaine dans les sols rhizosphériques et le « bulk soil ».	128

Chapitre 2

Tableau 1: La respiration nodulaire sous pO_2 ambiant et sous pO_2 40% O_2	145
---	-----

LISTE DES FIGURES

Partie I

Figure 1: Flux de P et N dans un système de rotation légumineuse-céréale.	18
Figure 2 : Flux de P et N dans un système de rotation légumineuse-céréale.	21
Figure 3: Schéma simplifié du cycle des matières organiques.	24
Figure 4: Schéma simplifié des mécanismes biogéochimiques intervenant dans la biodisponibilité du P dans un système sol-plante.....	28
Figure 5: Courbe ombrothermique de Gaussen $P = 2T$	44

Partie II

Chapitre 1

Partie I

Figure I-1: Rendement en graine de voandzou dans la rotation voandzou-riz-voandzou. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP).....	56
Figure I-2: Rendement en grain de riz dans la rotation voandzou-riz-voandzou.	57
Figure I-3: Rendement en grain de riz dans le système monoculturel riz-riz.....	58
Figure I-4: Teneur en P des graines de voandzou dans la rotation culturale.....	59
Figure I-5: Teneur en P des grains de riz dans la rotation culturale.....	59
Figure I-6: Teneur en P du grain de riz dans le système monoculturel.	60
Figure I-7: Quantité de P exporté (kg P ha^{-1}) par le voandzou sous système de culture à rotation.	64
Figure I-8: Quantité de P exporté (kg P ha^{-1}) par le riz pluvial sous système de culture à rotation.	65
Figure I-9: Quantité de P exporté (kg P ha^{-1}) par le riz pluvial sous système monoculturel.	65
Figure I-10: Bilan cumulé sous système de culture à rotation et sous système monoculturel.	66
Figure I-11: Effet de système de culture à rotation riz-voandzou sous fertilisation organique, minéral, et combiné sur la teneur en P Olsen dans le système de culture à rotation.	67
Figure I-12: Effet de système monoculturel riz-riz sous fertilisation organique, minéral, et combiné sur le P Olsen.	68
Figure I-13: Variation de la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol sous système de culture à rotation riz-voandzou avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp.	69
Figure I-14: Variation de la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol sous système monoculturel avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp.	70
Figure I-15: Variation de la teneur en P résine sous système de rotation culturale riz-voandzou avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp durant deux saisons culturales.	71
Figure I-16: Variation de la teneur en P résine sous système monoculturel riz-riz avec fertilisation organique, minérale, et combinée sur le Cp. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)	71

Chapitre 2

Figure II-1: Teneur en P des plantes (a) et biomasse totale (b) chez le voandzou et le riz.	88
--	----

Figure II-2: Statut phosphaté du sol: Effet de l'apport organique et mineral sur P Olsen (a), Cp (b) et P resine (c) chez le voandzou et le riz sous différents niveaux de P.	89
Figure II-3: pH des sols sous voandzou et riz. Les barres d'erreurs représentent les ecart types. PM: Fertilisant organique (Fumier), PTSP: fertilisant mineral (TSP), PM+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)	90
Figure II-4: Association symbiotique, nodulation (a) et mycorhization (b), chez voandzou.	91
Figure II-5: Efficience d'assimilation de phosphore (PUPE) chez le voandzou et le riz.	91

Chapitre 3

Figure III-1: Effets des traitements organique et minéral sur la biomasse totale du voandzou.....	103
Figure III-2: Teneur en P dans les biomasses de voandzou sous traitement organique et minéral.	103
Figure III-3: Teneur en P Olsen (A), Cp (B) et P organique du sol (C) suivant les différents types de fertilisants à doses croissantes.....	104
Figure III-4: Effet de la fertilisation phosphatée organique et minérale sur la mycorhization (A) et la nodulation (B) du voandzou.	105
Figure III-5: Variation de la biomasse totale produite sous l'effet de la variation de la teneur en P plante (A) et du pH du sol (C) ainsi que la variation de l'absorption phosphatée des plantes sous l'effet de la variation de P Olsen (B) et du pH du sol (D).....	106
Figure III-6: Variation du taux de mycorhization avec la production de biomasse et le pH du sol ainsi que la variation de la biomasse totale en fonction de la nodulation.	106

Partie III

Chapitre 1

Figure I-1: Réponses des plantes en termes de biomasse aérienne et racinaire, de nombre de nodule et de la teneur en P dans la partie aérienne et racinaire.....	124
Figure I-2: Paramètres biochimiques du sol rhizosphérique et non rhizosphérique en termes de pH, d'activité phosphatasique et de concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (Cp) sous deux doses d'apport phosphaté.....	125
Figure I-3: Variation de Pd en fonction de Cp suivant cinq niveaux d'apport croissant de P à des durées de 4, 40 et 400 mn de dilution isotopique chez les cultivars 1 et 4.....	126
Figure I-4: Analyse en Composante Principale de la teneur en éléments dans la solution du sol.....	130

Chapitre 2

Figure II-1: Courbe de réponse en biomasse nodulaire (a), aérienne (b) et racinaire (c) en fonction de l'apport hebdomadaire de P.....	141
Figure II-2: Croissance nodulaire des cultivars de voandzou sous P suffisant versus P déficient au 45 ^{ème} jour après transfert en hydroaéroponie.....	142
Figure II-3: Efficience d'utilisation de la symbiose rhizobienne sous P suffisant ○ versus P déficient ● chez les 10 cultivars présélectionnés.....	144
Figure II-4: Consommation en O ₂ des racines nodulées suivant l'augmentation de l'O ₂ rhizosphérique pour 4 cultivars sous P suffisant ○ versus P déficient ●.	145

Figure II-5: Coupe transversale des nodules du voandzou. MC: Middle cortex, IC: Inner cortex, VT: Trace vasculaire, Py: expression de gène phytate, IZ: zone infectée. Barre d'échelle: 500µm. 147

LISTE DES PHOTOS

Partie I

Essai au champ (riz pluvial), comptage du taux de mycorhization, racine nodulée, inoculation des graines de voandzou.....44

Partie II

Chapitre 1

Dispositif expérimental de voandzou et de riz pluvial.....53

Chapitre 2

Essai en pot de voandzou et du riz pluvial.....85

Partie III

Chapitre 1

Dispositif expérimental de culture de voandzou en rhizotron.....118

Manipulation isotopique des sols rhizosphériques et « bulk soil ».....121

Chapitre 2

Culture hydroaéroponique des cultivars de voandzou.....139

Dispositif de mesure oxymétrique.....144

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : Dispositif expérimental de l'essai au champ de Laniera.....	176
ANNEXE 2 : Résultats de l'essai au champ.....	177
ANNEXE 3 : Résultats essai en pots.....	179
ANNEXE 4 : Résultats de l'essai en hydroaéroponique.....	181
ANNEXE 5 : Résultats de culture en rhizotron.....	182
ANNEXE 6 : Résultats de traçage isotopique du ^{32}P du sol.....	183

INTRODUCTION

Dans un contexte d'accroissement démographique mondial, de 7 milliards à 9 milliards dans les 50 années à venir, les besoins en alimentation peuvent atteindre de 7 GT actuels jusqu'à 12 GT d'équivalent grain (Van Ittersson and N., 2010). Toutefois, l'actuelle production ne subvient pas encore aux besoins des pays en développement comme l'Afrique. Actuellement, l'alternative potentielle de production agricole est déterminée soit par une extension de la surface cultivée, soit par l'augmentation de la production parcellaire, mais seuls l'Afrique et l'Amérique latine disposent encore de terrain potentiellement cultivable (Van Ittersson and N., 2010). Par ailleurs, la réduction de la fertilité du sol notamment les déficiences en P et en N par l'érosion et les pratiques culturales rudimentaires constituent des facteurs importants du déclin de la production agricole chez les petits fermiers (Sanchez et al., 1997). En effet, les pertes en nutriments sont évaluées à 4,4 millions de tonnes d'azote, 0,5 million de tonne de phosphore et 3 millions de tonnes de potassium chaque année à partir des terres cultivées (Wambeke, 1974). Ces pertes sont plus grandes que la consommation annuelle en fertilisants et se traduisent par une dégradation progressive de la fertilité du sol. L'intensification de la production agricole face aux contraintes d'ordre économique et social a conduit les producteurs à adopter des systèmes de production basés essentiellement sur l'utilisation intensive d'intrants chimiques, pesticide et engrais minéral. Cependant, les fertilisants chimiques principalement les fertilisants phosphatés et azotés sont des ressources non renouvelables, issus des gisements miniers, et leurs exploitations requièrent une quantité non négligeable de combustibles qui sont aussi des ressources non renouvelables. En effet, la production de 1 tonne de fertilisant azoté nécessite environ 873 m³ de gaz naturel. Rien qu'aux Etats-Unis, l'utilisation et la production de fertilisants azotés requièrent 3% à 5% de la production annuelle de gaz naturel du pays (Vance, 2001). Avec l'accroissement des besoins en fertilisants phosphatés, les gisements phosphatés risquent d'être épuisés dans les années à venir, 60 à 80 ans selon le conseil pour la science et la technologie de l'agriculture en 1988 (Vance, 2001).

Dans un souci de développement durable, il convient de changer de paradigme avec une agriculture basée sur une consommation raisonnée voire largement diminuée des engrais minéraux. La « Royale society of London » a reporté en 2009 que les agronomes devraient avoir une connaissance en biologie, chimie, écologie, science du sol et génétique afin de mieux comprendre les interactions entre les composants biotiques et abiotiques de l'écosystème. Ces connaissances serviront à améliorer la production végétale dans le cadre d'une intensification durable de l'agriculture mondiale (John, 2010). Il est ainsi proposé de développer des pratiques agricoles basées sur une intensification écologique des déterminants de la production primaire dans le système sol-plante (Griffon, 2006).

A Madagascar, situé dans l'hémisphère Sud de la zone tropicale, l'agriculture est caractérisée par un système de culture à faible intrant du type familial (Barbosa Filho and Yamada, 2002; Rasoamampionona et al., 2008). Le riz constitue l'alimentation de base pour la population. L'actuel système agricole est marqué par la riziculture inondée sur bas fonds qui sont quasi-saturés dans toute l'île. Au regard de l'accroissement démographique, la production rizicole actuelle n'arrive à couvrir qu'une partie des besoins locaux. La recherche actuelle s'oriente progressivement vers une extension de l'exploitation des terrains en pente dans les bassins versants ou « tanety » en malgache qui constituent une ressource peu exploitée et durable pour les paysans. Cependant, ces « tanety » sont majoritairement du type Ferralsols marqués par une forte teneur en phosphore total mais à faible biodisponibilité, limitant fortement la production agricole. Les expérimentations sur l'apport des fertilisants phosphatés couplées avec des cultures spécifiques telles que les légumineuses en milieu paysan ont montré une amélioration des fertilités phosphatées du sol et par la suite, de la productivité agricole (Obaid-ur-Rehman et al., 2006). Les stratégies de la gestion de phosphore et de l'azote requièrent ainsi un meilleur choix de culture, en portant l'attention surtout sur les espèces capables de fixer symbiotiquement l'azote atmosphérique pour une optimisation de l'acquisition du phosphore. Ceci permet de mettre au point des plantes plus efficaces et un plan de gestion de culture qui conduisent à une amélioration de la disponibilité du P (Vance, 2001).

Compte tenu du contexte mondial et du contexte local malgache, les légumineuses sont proposées pour l'amélioration de la fertilité du sol et de la production rizicole à Madagascar. La légumineuse représentée par le *Vigna subterranea* est intégrée dans le système de culture en rotation *Vigna subterranea*-*Oryza sativa* avec apport des fertilisants organiques, minéraux et organo-minéraux. Le *Vigna subterranea* connu sous le nom vernaculaire de voandzou ou pois de bambara en tant que culture indigène Africaine, fait partie des cultures de subsistance souvent négligées ou sous-utilisées en Afrique (Heller et al., 1995). Le voandzou, en fixant l'azote atmosphérique, peut améliorer la fertilité du sol. Le voandzou figure parmi les légumineuses cultivées les plus tolérantes à la sécheresse, à la salinité, et au sol infertile (Suwanprasert et al., 2006; Taffouo et al., 2010). Cependant, ces facteurs peuvent être liés à de nombreux paramètres tels que la croissance, le développement, l'assimilation des ressources ainsi que la conversion en rendement (Mwale et al., 2007a; Mwale et al., 2007b). Cette légumineuse est utilisée fréquemment dans la rotation culturale en agissant comme une source d'azote résiduelle pour les cultures suivantes à travers la fixation d'azote atmosphérique (Murukumbira, 1985). Ainsi, la compréhension des mécanismes régissant la nutrition des plantes à l'échelle de la rhizosphère contribue à la valorisation de ces sols au profit du riz pluvial.

Dans notre étude, les sols étudiés appartiennent au groupe des Ferralsols selon la classification FAO (Wambeke, 1974). Ces sols présentent une structure argileuse et de forte teneur en sesquioxyde de fer et d'aluminium retenant fortement les ions «phosphate» du sol et affectant par la suite les rendements agricoles notamment le riz. Ainsi, afin de lever la contrainte de faible disponibilité de P dans ces sols, la présence des légumineuses dans le système de culture a été intensifiée.

Il est proposé d'ouvrir une voie biologique pour mobiliser la réserve en éléments nutritifs du sol, plus particulièrement le P, de les rendre accessibles aux plantes, ou d'améliorer, par cette voie, l'efficacité des engrais chimiques susceptibles d'être apportés aux sols cultivés. Notre hypothèse générale est que le voandzou (*Vigna subterranea*) en qualité de légumineuse est particulièrement adapté pour intégrer un système de culture en rotation voandzou-riz pluvial sur Ferralsol de « tanety » malgache.

Le schéma conceptuel ci-dessous décrit les flux de minéraux P et N dans un système de rotation légumineuse céréale en mettant en avant les flux principaux et les différentes hypothèses testées les concernant.

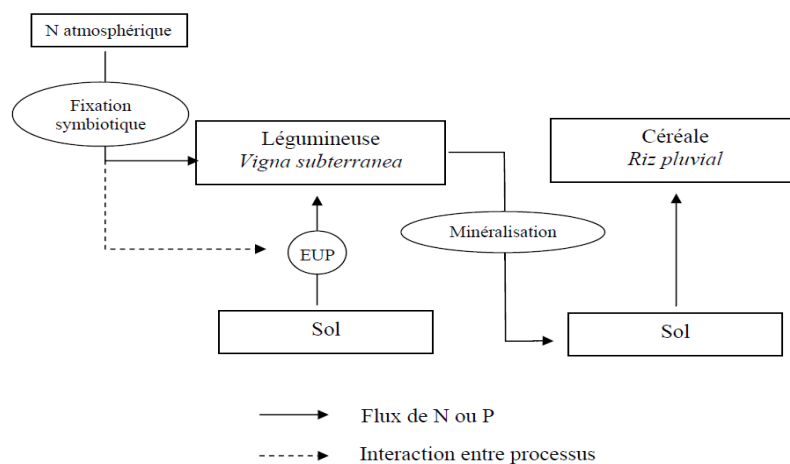


Figure 1: Flux de P et N dans un système de rotation légumineuse-céréale.

Les hypothèses testées durant cette étude sont :

Hypothèse 1 : La rotation *Vigna subterranea*-riz pluvial est possible et durable sur les terres de « tanety » des Hautes Terres malgaches.

Hypothèse 2: La légumineuse (*Vigna subterranea*) améliore la disponibilité du phosphore dans les sols acides de type Ferralsol.

Hypothèse 3 : Une variabilité génotypique de la FSN pour l'EUP existe chez différents cultivars et écotypes de *Vigna subterranea*.

Ainsi, l'objectif principal de la thèse est d'étudier l'effet du *Vigna subterranea* sur la disponibilité du phosphore pour les plantes dans un sol acide de type Ferralsol.

PARTIE I- SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE ET
PROBLÉMATIQUE

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Le sol se définit comme étant la partie superficielle de l'écorce terrestre de la surface du sol jusqu'à la roche altérée. Sa formation nécessitant des centaines à des milliers d'années, est contrôlée principalement par différents facteurs notamment le climat, la végétation (être vivant), la roche-mère, le relief et l'âge d'après Dokouchaev en 1879 (Ségalen, 1995). Ainsi, les sols tropicaux diffèrent des sols du climat tempéré par leurs propriétés physico-chimiques et biologiques. Parmi ses différents rôles, le sol sert surtout comme support des végétaux par le biais de leurs racines, fournit les nutriments minéraux aux plantes et les organismes vivants du sol et permet le stockage de l'eau nécessaire à la croissance des plantes (Vilain, 1993; Feller and Rabearisoa, 2008).

Ces nutriments minéraux indispensables aux plantes proviennent surtout de la roche mère, des débris végétaux et de l'atmosphère (Boyer, 1982). Ainsi, la connaissance des sols aide surtout les acteurs ou chercheurs dans la prise de décision pour le choix des systèmes culturaux, des techniques culturales adéquates en vue d'une bonne gestion durable et rationnelle du sol pour une bonne productivité (Vilain, 1993). Les Ferralsols sont connus surtout pour leur représentativité dans les régions tropicales et ils sont des facteurs indissociables de la productivité agricole et par conséquent du développement de ces pays (Barbosa Filho and Yamada, 2002 ; Rasoamampionona et al., 2008).

I- Ferralsols

1.1 Description des Ferralsols

Les Ferralsols sont généralement des sols de couleur rouge, indicateur d'une forte teneur en sesquioxydes métalliques variés et accompagnés habituellement par une forte structure granulaire (Sanchez et al., 1997). Ces sols sont en majorité friables possèdent une bonne structure aérée. Cette porosité est due surtout à l'agrégation de l'argile et du limon par les oxydes de fer. Les Ferralsols sont marqués par leur faible pH, la quantité des nutriments disponibles pour les plantes dépend pour la plupart de la quantité et qualité des matières organiques du sol (Wambeke, 1974).

Selon FAO/UNESCO (1974) en accord avec la classification de l'USDA « Soil Taxonomy » (1970), les critères de classification de ferralsols sont liés aux propriétés qui sont caractéristiques d'une forte desaturation dans au moins un horizon présentant une décomposition complète des minéraux primaires et une fraction d'argile dominée par la kaolinite et/ou les sesquioxydes. Les groupes des Ferralsols présentent au moins un horizon de 30 cm de profondeur marqué par un horizon B oxyque avec une fraction fine (>2mm) qui retient 10 méq ou moins d'ammonium par 100g d'argile à partir de la solution de NH_4Cl 1N, ou 10 méq de base échangeable extraite avec NH_4OAc et d'aluminium extraite avec du KCl

1N par 100g d'argile (Wambeke, 1974). Les ferralsols présentent également une capacité d'échange cationique de moins de 16 méq par 100g d'argile par NH₄OAc (pH=7), avec une texture limoneuse sableuse et contiennent plus de 15% d'argile (Wambeke, 1974a; Giller and Wilson, 1991). Ces sols ne contiennent que des éléments en traces de forme primaire de silicate d'alumine (feldspath, micas...).

D'après la subdivision des sols par le FAO en 1970, les Ferralsols se subdivisent en : Plinthic Ferralsols (horizon < 125cm de profondeur), Humic Ferralsols (MO de 1,35% à 100cm de profondeur), Acric Ferralsols (capacité d'échange <1méq/100g d'argile dans l'horizon B), Rhodic Ferralsols (couleur rouge à rouge sombre de l'horizon B), Xanthic Ferralsols (jaune à jaune pâle de l'horizon B), Orthic Ferralsols (pour les autres Ferralsols) (Wambeke, 1974)

Les Ferralsols sont équivalents aux oxisols d'après la taxonomie américaine du sol (« Soil Survey Staff » (1992)) ou encore des sols ferrallitiques typiques dans la classification française (Giller and Wilson, 1991; Sanchez et al., 1997).

1.2 Localisation

Les Ferralsols dominent l'hémisphère Sud du monde (figure 2).

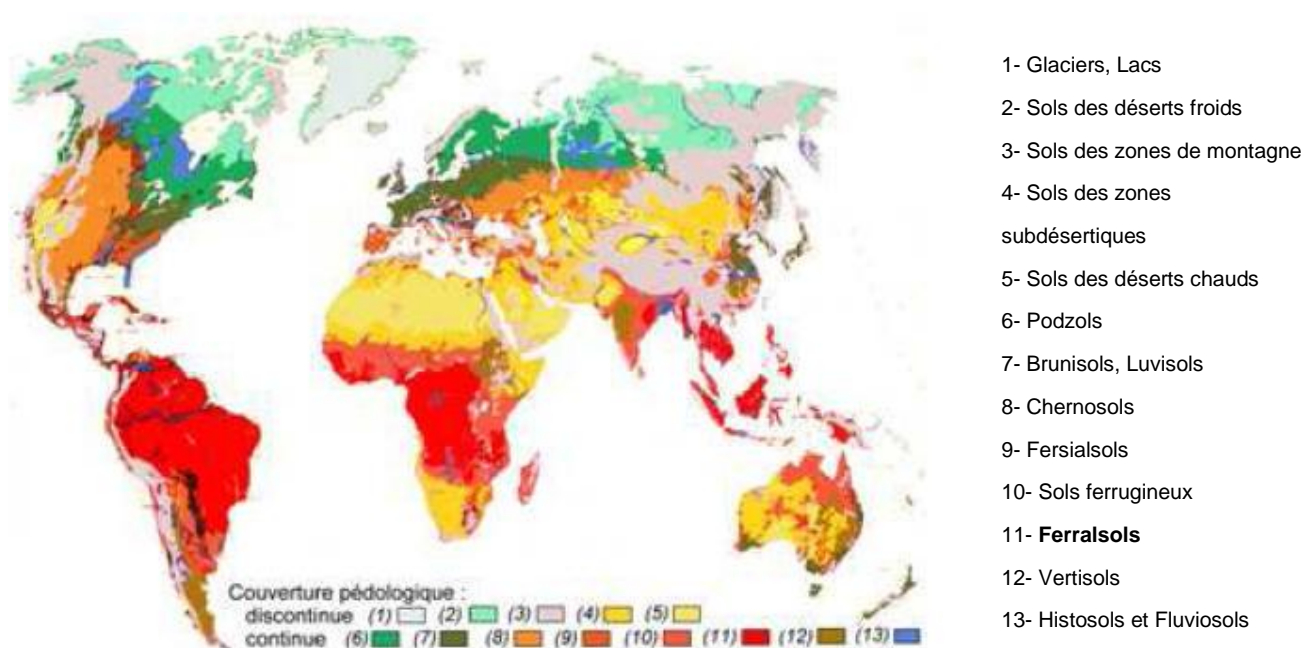


Figure 2 : Flux de P et N dans un système de rotation légumineuse-céréale.

Les Ferralsols sont localisés dans les régions à climat tropical (Legros, 2007). (Giller and Wilson, 1991). Ces zones sont caractérisées par une abondance de précipitation, comme le cas de Madagascar : 1600 mm jusqu'au 3500 mm sous forêt dense, marquée par la succession de pluie d'été et de pluie d'hiver, une fluctuation d'humidité avec une alternance de pluie et de la

saison sèche, une forte radiation solaire. A Madagascar, les sols situés sur des terrains en pente sont assez variés et ces pentes sont parfois très fortes, généralement soumis à une érosion permanente ou à des dépôts de matière.

1.3 Pédogénèse

Les Ferralsols présentent des propriétés spécifiques liées principalement à la genèse et la localisation géographique. La formation des Ferralsols est conditionnée principalement par les roches mères, le relief, le temps, le climat et les organismes vivants (Ségalen, 1995). En effet, l'altération des roches mères souvent des roches acides (granite, gneiss) sous l'action d'une forte intensité de précipitation dans un climat tropical chaud et de type de relief à forte pente conduit principalement à la formation des Ferralsols au fil du temps en présence des résidus végétaux (Boyer, 1982).

La genèse des Ferralsols est marquée par une forte altération de l'horizon superficiel caractérisé par la décomposition des minéraux primaires et de la fraction d'argile et qui est dominé surtout par la kaolinite et les sesquioxides (Wambeke, 1974). Les Ferralsols sont généralement des sols profonds issus d'une forte intensité d'altération de longue durée. La plupart des conditions pour la formation de la kaolinite a été réunie dans des terrains biens drainés et où la silice et les bases, produites par l'altération des matériels parentaux ou des roches-mères, peuvent être lessivées ou lixiviées en-dehors du profil (Wambeke, 1974; Giller and Wilson, 1991). Les pertes sont souvent importantes sous ces conditions particulières notamment les pertes en azote par minéralisation due à la température couplée avec l'humidité ou les pertes en P (Velly and Longueval, 1977; Giller and Wilson, 1991; Legros, 2007). Il s'ensuit ainsi une bonne aération du sol où le fer se trouve être immobilisé dans le stade oxydé conférant au sol la couleur jaune ou rouge (Wambeke, 1974).

1.4 Caractéristiques

Les Ferralsols sont constitués d'une fraction minérale et d'une fraction organique incluant les biomasses microbiennes et les macrofaunes.

1.4.1 Constituants minéraux

Les **constituants minéraux** des Ferralsols sont principalement représentés par la phase cristallisée et la phase amorphe. La phase cristallisée est constituée par les argiles (kaolinite), les oxydes de fer bien cristallisés (goethites FeOOH ; hématites Fe_2O_3), les oxydes d'aluminium $\text{Al}(\text{OH})_3$, et les quartz (SiO_2) tandis que la phase amorphe est composée essentiellement des oxyhydroxydes de fer et d'Al et des gels colloïdaux (Dabin, 1971; Sanchez et al., 1997). Les oxydes et hydroxydes de fer et d'aluminium prédominent cette fraction en matière de composante minérale tandis que la fraction dominante pour l'argile est la kaolinite (Giller and Wilson, 1991). La présence de kaolinite résultante d'un entraînement intense de la silice est un critère indissociable et caractéristique des Ferralsols selon Aubert en

1965 (Ségalen, 1995). La kaolinite est une argile à deux couches : une couche tétraédrique de silice et une couche octaédrique d'alumine dont la formule est $2\text{SiO}_2, \text{Al}_2\text{O}_3, 2\text{H}_2\text{O}$ ou $(\text{Si}_2)(\text{Al}_2)\text{O}_5(\text{OH})_4$ avec un rapport moléculaire silice/alumine de 2 (Chatelin, 1974). La kaolinite porte des charges négatives sur sa surface qui varie étroitement avec le pH et la force ionique de la solution du sol (Giller and Wilson, 1991). Ainsi, les feuillets de kaolinite chargés négativement peuvent complexer aussi bien les oxydes que les hydroxydes de fer qui sont chargés positivement. D'après Fripiat et Gastuche en 1952, 12 à 15 % de Fe_2O_3 sont nécessaire pour obtenir la saturation des surfaces de kaolinite (Chatelin, 1974). Par ailleurs, d'autres types d'argile sont également présents notamment les halloysites qui sont regroupés sous le nom de kandites avec la kaolinite à une teneur plus de 90% (Ségalen, 1995; Legros, 2007). Il existe aussi d'autres minéraux tels que leucoxène, bioxyde de manganèse, tous étant des produits de synthèse résultant principalement de l'altération complète des minéraux primaires (péridots, pyroxènes, grenats, amphiboles, feldspaths, feldspathoïdes, micas, etc...) avec une élimination incomplète de la silice (Chatelin, 1974; Ségalen, 1995).

1.4.2 Fractions biologiques

Les composantes biologiques des Ferralsols concernent principalement les matières organiques et les micro-macrofaunes du sol.

Les matières organiques proviennent des résidus végétaux aériens et souterrains notamment les feuilles, les rameaux, les branches et les troncs, les racines et les exsudats racinaires. Une fraction importante de ces résidus est décomposée et minéralisée suite à une activité biologique intense et libère les éléments solubles ou gazeux tandis qu'une partie est transformée par des réactions de biodégradation ou de synthèse en des produits humiques ou de synthèse appelée humus. L'humus interagit étroitement avec les fractions minérales (sesquioxydes) et l'argile du Ferralsol. Il est également peu sensible aux actions microbiennes ce qui conduit par conséquent à une lente décomposition. Les exsudats racinaires et les produits organiques de synthèse des germes autotrophes et des algues contribuent aussi à la formation de la matière organique (Boissezon, 1973).

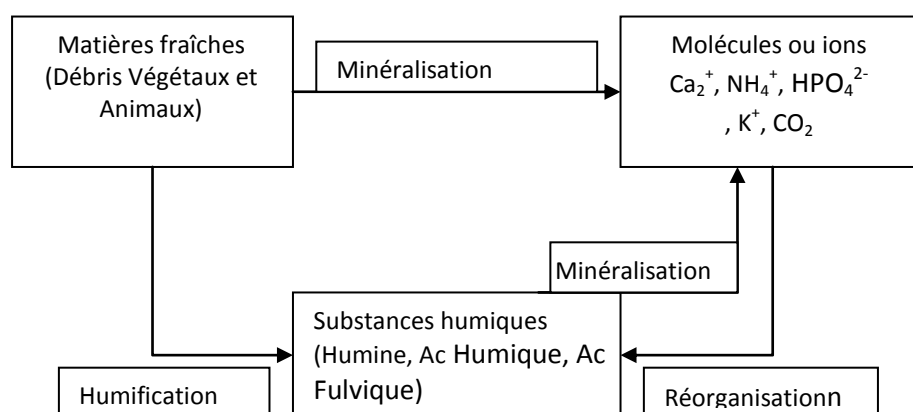


Figure 3: Schéma simplifié du cycle des matières organiques.

Différents types de microflore telluriques ont été identifiés dans les Ferralsols notamment les groupes de fixateurs non symbiotiques de l'azote atmosphérique tels que les *Beijerinckia*, qui diffèrent de l'*Azotobacter* par ses caractères acidophiles, le *Clostridium*, plus nombreux que les *Beijerinckia* supérieure à 100 000/g, les algues bleues ou *Cyanophycée* ; ainsi que les fixateurs symbiotiques de l'azote atmosphérique qui sont représentés surtout par le genre *Rhizobium* en symbiose généralement avec les légumineuses. Les champignons ou microflore fongiques font partie aussi des microflore telluriques avec de nombreuses caractéristiques telles que, la tolérance aux sols acides leur conférant une importance particulière par rapport aux bactéries, ayant certaines fonctions comme ammonification, nitrification, cellulolyse, ligninolyse (Boissezon, 1977). Parmi les macrofaunes du sol, les ingénieurs du sol notamment les vers de terres et larves de coléoptères sont également présents dans les Ferralsols. Ces différents groupes biotiques influent directement ou indirectement sur la disponibilité des nutriments dans les Ferralsols.

1.5 Contraintes liées à la disponibilité en éléments minéraux : P et N

Les Ferralsols des régions tropicales et subtropicales d'Asie, d'Afrique et d'Amérique Latine sont marqués par un fort lessivage, une acidité élevée et une faible teneur en N et P. Ces propriétés physico-chimiques du Ferralsol conduisent à des faibles productions agricoles et à une dégradation des terres suite à des pratiques agricoles inadéquates et des mauvaises gestions de sol (FAO, 2004; Rasoamampionona et al., 2008).

La pauvreté en nutriments notamment le P phytodisponible, étant le P potentiellement assimilés par les plantes, est causée principalement par une forte capacité à fixer le phosphore (Pypers et al., 2005). En effet, les Ferralsols qui sont des sols fortement lessivés avec des conditions biogéochimiques spécifiques telles que la présence d'une forte teneur en sesquioxyde métallique principalement l'aluminium et le fer, favorisent la forte rétention des ions «phosphate» sur les constituants solides, maintenant ainsi une faible concentration en ion

phosphate dans les solutions du sol (Hinsinger, 2001). Ces sols à forte teneur en sesquioxydes principalement l'Al possèdent une capacité de fixation élevée en P de l'ordre de 6400 à 9250 mg P/kg en Nouvelle Calédonie (Dubus and Becquer, 2001). L'application exclusive des fertilisants minéraux azotés et phosphatés n'est pas généralement très efficace et leurs utilisations demeurent limitées parce qu'ils coûtent trop chers pour les paysans.

II- Biodisponibilité en P et nutrition des plantes

2.1 Distribution ou Spéciation du P

D'une manière simple, la spéciation du P se définit comme étant la distribution du P dans le sol, incluant les phosphores dans la solution et la phase solide du sol (Hinsinger, 2001; Hinsinger et al., 2007). Les différentes formes de P présentes dans le sol, selon leurs propriétés physiques et leurs réactivités relatives dans le sol, sont les ions «phosphate» dans la solution du sol ou phosphore dissous, le phosphore organique labile, le phosphore organique stable et les composés phosphatés inorganiques liés à la phase solide. Les phosphores dissous sont représentés principalement par les ions orthophosphates H_2PO_4^- (majoritaire à $2 < \text{pH} < 7,2$) et HPO_4^{2-} (dominants à pH entre 7,2 et 12) et des phosphores organiques et inorganiques pouvant passer à travers une membrane de $0,45\mu$ de diamètre (Fardeau and Stengel, 1998; Hinsinger, 2001; Bünemann, 2003). Les ions «phosphate» dans la solution du sol sont donc conditionnés par le pH à travers des réactions de protonisation/déprotonisation. Seule cette forme ionique du phosphore contenu dans la solution du sol peut approvisionner la plante durant la nutrition phosphatée (Oldham, 2003). Le P organique labile représente les matières organiques végétales ou animales ou microbiennes du sol. Le P organique stable est moins réactif au sol et plus résistant à la minéralisation. Les composés phosphatés inorganiques liés à la phase solide sont constitués par les minéraux phosphatés amorphes et les phosphores occlus dans la structure d'argile du sol. En effet, différents métaux cationiques tels que Ca, Mg, Fe, Al présents dans la solution du sol interagissent avec les ions «phosphate» du sol et donnent des formes complexées. En milieu acide, les ions «phosphate» se précipitent en phosphate de Fe et d'Al comme les strengite, vivianite, variscite selon Lindsay et al. (1989) et Norish et Rosser (1983) (Hinsinger, 2001). Les phosphates minéraux de fer et d'aluminium présentent une forte solubilité avec l'accroissement de pH. En effet, la solubilité des oxydes de fer et d'aluminium est élevée dans les sols acides induisant une forte concentration en Fe^{3+} et Al^{3+} dans la solution du sol contrairement aux sols neutres ou alcalins où les cations dominants sont Ca^{2+} et Mg^{2+} (Hinsinger, 2001).

Ces formes de P sont interdépendantes et présentent un certain équilibre dans le sol, la variation de l'un entraîne la variation de l'autre (Coale, 1999).

2.2 Le rôle du phosphore

Le rôle du phosphore est important dans les fonctions métaboliques de la plante. Il fait partie des éléments essentiels nécessaires pour la croissance et le développement des végétaux

(feuille, racine, vigueur et maturité des graines) et par la suite, de la production culturale (FAO, 2004). Le phosphore intervient directement dans la composition de l'adénosine triphosphate (ATP) qui est impliqué dans les processus biochimiques des plantes. Le phosphore participe aussi activement au développement cellulaire et à la formation d'ADN (Hyland et al., 2005). Sa teneur dans la plante se situe généralement autour de 0,2% de P par rapport au poids total de la plante (Hyland et al., 2005). Mais malgré cette faible représentativité, le phosphore constitue un facteur important dans la production alimentaire (Schmid Neset et al., 2008). En effet, la déficience phosphatée dans le sol peut entraîner le retard de la maturité de récolte, la réduction du développement floral, la faible qualité de semence et la diminution de la production culturale (Hyland et al., 2005). Sa disponibilité reste la principale contrainte de la croissance des plantes dans les sols de la région tropicale (Bünemann et al., 2004). En effet, les Ferralsols sont marqués par leurs richesses en certains minéraux argileux tels que la kaolinite et en sesquioxydes métalliques (oxy-Hydroxyde de fer et d'aluminium) qui interagissent étroitement avec l'ion phosphate par fixation. Comme les sesquioxydes métalliques sont complexés autour des feuillets d'argile et sont chargés positivement, les ions «phosphate» chargés négativement vont être fixés autour de ces pôles d'aluminium et de fer (Dabin, 1971; Sanchez et al., 1997; Guppy et al., 2005). Le P est, parmi les éléments principaux, peu mobile et le moins disponible pour les plantes. Ainsi, une faible quantité reste dans la solution du sol, de l'ordre de micromole, entre 0.1 et 10 μ M alors que les besoins des plantes pour une croissance optimale peuvent atteindre jusqu'à une dizaine de μ M (Hinsinger, 2001). Dans les sols tropicaux, la concentration du phosphore dans la solution du sol varie entre 0,005mg et 2mg de phosphore par litre en fonction de l'apport d'engrais et du système cultural tel que la restitution de résidus, la rotation culturale et la durée de culture. Tandis qu'en Europe occidentale, cette concentration est en moyenne de 0,2mg de phosphore par litre de solution de sol. Moins de 0,1% du phosphore total est généralement trouvé dans la solution du sol (Bünemann, 2003). De ce fait, il constitue généralement le facteur limitant pour la croissance des plantes dans les Ferralsols. Ces plantes vont développer différents types de stratégies afin d'acquérir le P du sol.

La mobilité et la biodisponibilité du P restent encore très difficile à prédire malgré l'avancé de la recherche sur le phosphore (Hinsinger, 2001).

2.3 Biodisponibilité du P et nutrition minérale des plantes

La biodisponibilité d'un élément fait référence à la fraction potentiellement utilisable pour les organismes notamment les plantes dans un système cultivé. La notion de la biodisponibilité de P intègre l'existence d'une zone fortement influencée par les racines de plantes au niveau du sol. Cette interface sol-plante est appelée rhizosphère qui se définit comme étant le volume de sol autour des racines vivantes et qui sont soumises à leurs actions (Hinsinger et al., 2007). La disponibilité des éléments nutritifs des plantes dépend surtout de leur mobilité ou

déplacement dans le sol où le transport vers les racines a eu lieu via le mécanisme de mass flow et du flux diffus selon Barber en 1984. L'absorption racinaire des ions «phosphate» dans la solution fait intervenir des transporteurs actifs. Les racines émettent des transporteurs actifs qui se lient aux ions «phosphate», puis les acheminent vers le cytoplasme à travers la membrane cellulaire (Achat, 2009).

2.3.1 Dynamique du P

La dynamique du P est représentée par les différentes voies possibles de transfert du P d'un pool à un autre ainsi que de sa transformation. Des mécanismes biogéochimiques en cascade interviennent dans le sol notamment dans la rhizosphère entraînant la modification de cette dernière et par conséquent la biodisponibilité du P (Hinsinger et al., 2007).

Les plantes ne peuvent absorber que les ions « phosphate » qui proviennent de la solution du sol. L'acquisition de P des plantes dépend donc de la concentration des ions « phosphate » dans la solution du sol au niveau de la surface racinaire en contact avec la solution. Cependant, la quantité des ions « phosphate » dans la solution du sol représente généralement moins de 1% de P absorbé annuellement par les cultures. Les 99% de P consommés par les plantes proviennent donc du P lié aux constituants du sol (Grant et al., 2005).

La solution du sol est donc approvisionnée en permanence en ions «phosphate» en présence de l'absorption racinaire. En effet, un équilibre de gradient de concentration existe en permanence entre la phase liquide du sol et la phase solide. En cas, d'une concentration plus élevée de la solution du sol par rapport à la phase solide du sol (notamment en cas d'apport de fertilisants), le transfert des ions «phosphate» va de la concentration la plus élevée vers la plus faible. Ce flux est appelé diffusion qui est le mouvement d'un élément dans la solution du sol en présence de gradient de concentration (Morel, 2007).

L'absorption phosphatée des racines des plantes créent une différence de gradient de concentration entre la solution du sol et la phase solide du sol, dans le sens où la concentration des ions «phosphate» de la solution de sol autour de la surface racinaire baisse. Un transfert d'ions « phosphate» par diffusion approvisionne la solution du sol, qui est lié à la désorption du P au niveau de la phase solide du sol afin d'homogénéiser le système (Hinsinger et al., 2007; Morel, 2007). L'abaissement de P dans la rhizosphère a été mis en évidence par des chercheurs tels que Hendriks et al. en 1981 sur une technique d'autoradiographie de racines de maïs (*Zea mays L.*) cultivé dans un sol marqué avec du P radioactif ^{33}P . Morel et Hinsinger ont également montré cette appauvrissement en P de la solution de sol en déterminant le P échangeable en 1 minute à 7 jours de contact de système sol-plante dans la rhizosphère de colza et maïs à l'aide de la méthode de cinétique de la dilution isotopique (Hinsinger et al., 2007).

Selon, les travaux de Morel en 2002 dans un sol cultivé et fertilisé durant une longue période dans les régions tempérées, le mécanisme dominant de transfert des ions P de la phase solide vers la solution du sol est la diffusion moléculaire. D'autres processus biochimiques

contribuent également à la biodisponibilité du P dans le sol notamment les excréations des différents composés (efflux de protons/hydroxydes, acides organiques, phosphatase) entraînant différents types de réaction permettant la libération des ions «phosphate» tels que la désorption, la dissolution de phosphates minéraux, la complexation/chélation des cations interactions avec les ions «phosphate» et la minéralisation de P organique (Lajtha and Harrison, 1995; Hinsinger et al., 2007; Morel, 2007).

La biodisponibilité du P, étant le P potentiellement absorbé par la plante dans un écosystème cultivé, est donc conditionnée par l'absorption racinaire et la disponibilité chimique de P dans le sol (Hinsinger et al., 2007). L'étude de la mobilité ou de la biodisponibilité du P implique l'intégration de nombreuses interactions qui apparaissent au niveau de la rhizosphère (figure 4).

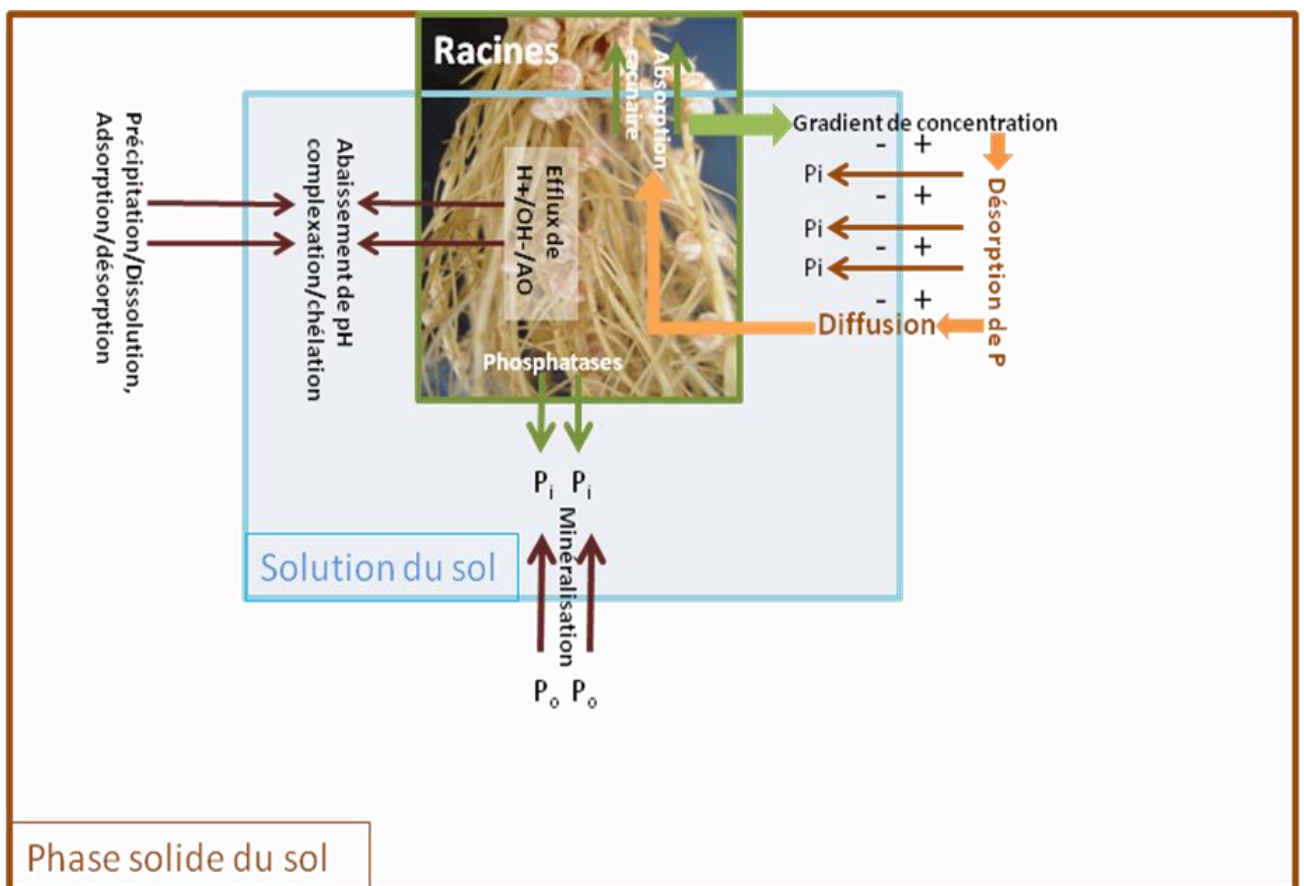


Figure 4: Schéma simplifié des mécanismes biogéochimiques intervenant dans la biodisponibilité du P dans un système sol-plante

Pi : Phosphore inorganique ; Po : Phosphore organique ; H⁺/OH⁻ : ions hydrogène et hydroxyde. (adaptée d'après Hinsinger, 2001).

Dans un écosystème cultivé, le cycle du P n'est pas considéré comme fermé. En effet, de nombreux flux d'entrée et de sortie existent. Parmi les flux d'entrée de P dans le sol, il y a les

apports exogènes sous formes d'engrais minéraux et les fertilisants organiques tels que les fumiers, les engrais verts, les apports par altération de la roche mère et les apports par sédimentation ou transport par voie aérienne (pluie, vent). Les sorties en P dans le système cultivé peuvent être l'exportation végétale lors de la récolte notamment les grains et les biomasses végétales, ainsi que les pertes par lessivage ou lixiviation. Ainsi, des systèmes de fertilisation raisonnée doivent être intégrés dans les systèmes culturels afin d'éviter l'appauvrissement progressif des sols.

2.3.2 Mécanisme physico-chimique contrôlant la biodisponibilité du P

Les principaux mécanismes physico-chimiques et biochimiques conditionnant la biodisponibilité du P et la mobilité du P au niveau de la rhizosphère sont : la diffusion, mass flow, l'adsorption-désorption entre la phase solide et la solution du sol, les sécrétions racinaires ou celles induites par les microorganismes notamment les composés tels que les protons, les hydroxydes et/ou les acides organiques (par complexation/chélation), et les équilibres de précipitation-dissolution de minéraux phosphatés ou d'adsorption-désorption de P. La production d'enzyme capable d'hydrolyser les formes organiques de P participe aussi à la biodisponibilité de P dans la rhizosphère (Hinsinger et al., 2007).

2.3.2.1 Mass-flow, Diffusion

La disponibilité des éléments nutritifs des plantes dépend surtout de leur mobilité ou déplacement dans le sol où le transport vers les racines a eu lieu via le mécanisme de mass flow et du flux diffus selon Barber en 1984. Les quantités des éléments minéraux transportés à la surface racinaire à travers le processus mass flow dépendent de leur concentration dans la solution du sol et de la quantité d'eau transpirée par la plante. Par contre, les nutriments véhiculés vers la surface racinaire par l'intermédiaire du flux diffus sont fonction du gradient de concentration, qui dépend surtout du pouvoir tampon du sol selon la relation qui suit :

$$D_e = D\theta f/b$$

où D_e est le coefficient de diffusion effective, D est le coefficient de diffusion de la soluté dans l'eau (cm^2s^{-1}), θ est la teneur volumétrique en eau ($\text{cm}^3\text{cm}^{-3}$), f est le facteur d'impédance, et b est le pouvoir tampon du sol (Khandan-Mirkohi and Schenk, 2008).

Le phosphore prélevé par le mécanisme mass-flow représente 2 à 3% des prélèvements total de phosphore des plantes (Fardeau and Stengel, 1998). Selon Barber en 1995, le mass flow contribue à une hauteur de 5% de la consommation des cultures pour le maïs cultivé au champ (Hinsinger, 2001). Le reste de phosphore extrait par la plante (environ 90 à 93%) se fait par diffusion suivi de désorption. Le transfert des éléments par diffusion intervient quand la concentration entre deux phases se diffère même lorsque la solution n'est pas en mouvement. La diffusion se fait depuis une concentration élevée (constituants du sol) vers une concentration plus basse (surface racinaires). En effet, le prélèvement du phosphore dans la

solution du sol par la racine crée une différence de concentration entre la solution du sol et la phase solide du sol, provoquant un transfert, par désorption, d'ions phosphate de la phase solide vers la solution du sol et qui sera par la suite absorbé par la racine (Fardeau and Stengel, 1998; Hinsinger, 2001). Ces deux processus de transfert dans la rhizosphère sont les principaux principes de l'acquisition des nutriments minéraux tels que le P par les plantes. Cependant, ces mécanismes ne prennent pas compte des interactions chimiques au niveau de la rhizosphère qui contribuent au changement de la concentration de l'ion phosphate dans la solution du sol et dans le réapprovisionnement de la solution du sol appauvri (Hinsinger, 2001). De ce fait, la phase solide du sol qui se comporte comme un réservoir de phosphore assimilable (ayant la possibilité d'être absorbé par la plante) est la principale source en phosphore de la solution du sol et approvisionne ce dernier. Cette fraction de phosphore biodisponible est en partie liée à la matière organique à une proportion d'un tiers et les deux tiers restants sont liés à la fraction minérale telles que les ions Fe^{2+} , Al^{3+} , et Ca^{2+} . Le système sol-solution présente un état d'équilibre vis-à-vis de l'ion phosphate. Cet équilibre est caractérisé principalement par le pouvoir tampon et le pouvoir fixateur qui définissent la disponibilité du P par la plante. Le pouvoir tampon est l'aptitude de certains constituants du sol à réguler la variation de la concentration en P de la solution du sol causée par l'absorption racinaire ou l'apport de fertilisant. Par contre, le pouvoir fixateur est la capacité de certains constituants du sol à retenir le phosphore assimilable pour être non disponible (Fardeau and Stengel, 1998).

2.3.2.2 Adsorption-désorption

Les principaux processus contrôlant la concentration du P dans la solution du sol sont l'**adsorption** et la **désorption** au niveau des constituants du sol. L'**adsorption** désigne la fixation des ions «phosphate» de la solution du sol au niveau de la phase solide du sol. L'adsorption a eu lieu à la surface des constituants du sol. Ces derniers, qui sont les principaux fixateurs du P, sont chargés positivement tandis que les ions «phosphate» dans la solution du sol portent des charges négatives. Les ions «phosphate» peuvent se fixer directement avec les constituants par des liaisons électrostatiques et covalentes ou par des liaisons hydrogènes ou avec des molécules d'eau formant une couche diffuse qui neutralise les charges nettes des particules solides (Achat, 2009).

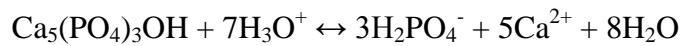
Ces composés fixateurs incluent principalement les groupes d'hydroxyle notamment l'oxyde de fer (représenté par la goethite, l'hématite, la lépidocrocite et la magnétite) et d'aluminium, les groupes de carboxyle (matière organique) ou de silanol (argile). Le point de charge nulle (PCN) correspond à la valeur de pH pour lequel la charge de surface est nulle. Si le pH est supérieur au PCN, la surface est chargée négativement par contre dans le cas où le pH est inférieur au PCN, la charge de surface est positive. Ainsi, par leurs points de charge nulle élevés, les oxydes métalliques (oxydes, oxyhydroxydes, hydroxydes) sont chargés

positivement dans presque tous les pH rencontrés dans les sols tropicaux. Ces composés jouent un rôle très important dans l'adsorption des ions «phosphate» dans la plupart des sols surtout dans les Ferralsols des régions tropicales reconnues surtout par leurs propriétés largement influencées par les oxydes de fer et d'aluminium. La capacité d'adsorption d'anions notamment l'ion phosphate par ces minéraux à charge variable augmente au fur et à mesure que le pH diminue. En effet, cette diminution de pH se traduit par une augmentation des charges positives des minéraux qui est surtout le résultat d'un excès de protons à un pH faible (Hinsinger, 2001).

La **désorption** est le phénomène inverse de l'adsorption qui désigne la libération des ions «phosphate» adsorbés ou fixés de la phase solide vers la solution du sol. La désorption du P fixé au niveau des constituants solides du sol apparaît surtout au cours d'une réaction d'échange de ligand. Ainsi, une diminution de concentration de P dans la solution du sol ou une augmentation de la concentration des anions compétiteurs conduit à la désorption (Hinsinger, 2001). Par ailleurs, de nombreuses recherches ont montré que les surfaces des oxydes métalliques et les fixateurs du sol tels que les minéraux argileux comme la kaolinite ont une certaine préférence à fixer l'ion phosphate que les autres ligands compétiteurs inorganiques comme les sulfates ou bicarbonates ou les ligands organiques tels que les anions carboxyliques. Bien que parmi les ligands organiques comme les carboxylates communes, les citrates et les oxalates possèdent une haute affinité et une forte adsorption des composés du sol et de l'oxyde de fer synthétique (ferrihydrite), les ions «phosphate» ont été le plus fortement fixés. Ainsi, une large concentration de ces ligands organiques conduit à une quantité de P désorbé assez significative (Hinsinger, 2001).

2.3.2.3 Précipitation-dissolution

L'ion phosphate réagit facilement avec les cations métalliques (Ca, Fe, Al) pour former un composé précipité de **minéraux phosphatés**. Le type de minéraux formé dépend du pH du sol. En condition acide tel que les Ferralsols, les ions phosphatés se précipitent en phosphate de fer et d'aluminium comme les strengites, vivianites... Dans les sols neutres ou alcalins, les ions phosphatés se précipitent en phosphate de Ca tels que hydroxyapatite, phosphate dicalcite ou octacalcite. La solubilité de phosphate de fer et d'aluminium augmente avec l'augmentation du pH. D'après l'étude au microscope électronique réalisée par de Rodier et Robert en 1995 sur un sol fortement fertilisé, une proportion importante des particules riche en P est faite de Fe, Al ou de Ca. Ces travaux mettent en évidence que les minéraux phosphatés contribuent d'une manière significative au P du sol surtout dans les sols fortement fertilisés (Hinsinger, 2001). Ainsi, l'équilibre précipitation-dissolution contrôlant la solubilité des minéraux phosphatés est sous la dépendance directe du pH et de la concentration du P et les métaux en question. L'équation décrivant les processus de précipitation-dissolution sur l'hydroxyapatite est donnée comme suit :



Ainsi par l'équation ci-dessus, l'équilibre tend vers la droite c'est-à-dire une dissolution de l'hydroxyapatite, en présence de protons ou si des ions «phosphate» ou Ca^{2+} sont retirés de la solution du sol par absorption racinaire. Mais l'adsorption d'ion phosphate par les constituants du sol peut aussi favoriser la dissolution du phosphate de Ca aussi bien que la complexation du Ca par les ligands organiques (citrate, oxalate) (Hinsinger, 2001). La dissolution des phosphates peut aussi avoir lieu à travers la complexation métallique par les anions organiques. En effet, selon Guppy et al en 2005, la dissolution est un mécanisme par lequel les anions organiques changent la structure chimique d'un élément adsorbant à travers une complexation des métaux ou leurs déplacements (Guppy et al., 2005).

Les types de liaison entre adsorption et précipitation présentent une certaine affinité. Cette affinité se présente comme un continuum entre du P adsorbé par des liaisons plus ou moins énergiques jusqu'à du P précipité, cristallisé (Morel, 2002). Le terme « sorption » fait référence au passage d'ion phosphate de la solution du sol vers la phase solide et elle regroupe le processus d'adsorption et la réaction de précipitation.

2.3.2.4 Sécrétion racinaire

Efflux de protons

Les plantes sécrètent des substances minérales et organiques en échange de l'eau et des éléments minéraux puisés dans le sol. Ces mécanismes affectent considérablement le pH de la rhizosphère (Hinsinger, 2001). Les éléments minéraux comme les N, P, K, Ca, ... dont les plantes auront besoin, seront prélevés sous formes d'ions K^+ , Ca^{2+} , NO_3^- ou NH_4^+ , H_2PO_4^- dissous dans la solution du sol. Ce prélèvement engendre un net excès de charge au niveau de la racine qui va à son tour compenser les déficits électriques afin de maintenir l'électroneutralité dans ses tissus. Si la plante prélève plus d'équivalent cations que d'équivalent anion, la différence sera libérée sous forme d'équivalent proton H^+ , le pH de la rhizosphère diminue. A l'inverse, la différence sera libérée sous forme d'équivalent hydroxyle OH^- , le pH de la rhizosphère augmente (Jaillard, 2001).

Les réactions génératrices de protons dans le sol dépendent des réactions biologiques qui sont très importantes dans les zones superficielles du sol où il y a plus de matière organique. Les principales réactions biologiques sont l'excrétion de protons par les racines et la respiration microbienne et racinaire. Ce qui conduit à une production importante de CO_2 susceptible de se dissocier et de libérer des protons. L'ammonium issu de la minéralisation de la matière organique oxydée par voie microbienne libère 2 moles de protons par mole de nitrate produit (Dufey, 2001). Ainsi chez les plantes, l'azote intervient largement dans le processus de l'efflux de proton étant donné qu'il se présente, dans la nutrition azotée, sous différentes formes ioniques (NH_4^+ , NO_3^- , N_2) marquée par une forte quantité d'absorption. Dans le cas

des légumineuses, ayant des caractères de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique via les nodosités, la plante prélève la molécule d'azote N_2 , électriquement neutre dans l'atmosphère. Une acidification de la rhizosphère s'en suit alors suite à un net excès de cations par rapport aux anions entrant dans leurs racines (Hinsinger, 2001; Jaillard, 2001).

D'après De Swart & Van Diest (1987), la sécrétion de H^+ et l'acidification de la rhizosphère sont supérieures pour les légumineuses qui accumulent l'azote à travers la fixation symbiotique d'azote plus qu'à travers la consommation de nitrate. Selon Marschner (1995), le changement de pH du sol induit par les plantes peut augmenter la disponibilité du P du sol (Roland et al., 1997). La dissolution des minéraux phosphatés du sol peut expliquer cette augmentation de la biodisponibilité en P suite à l'acidification. La sorption des ions «phosphate» au niveau des constituants du sol notamment les oxydes de fer et d'aluminium augmente avec la diminution du pH. Ainsi, dans les sols acides, la diminution de pH peut conduire aussi bien à une fixation des ions «phosphate» qu'à leurs désorptions. Cependant, les quelques études effectuées sur les Ferralsols ont montré qu'une acidification de la rhizosphère entraîne à une amélioration du P biodisponible du sol qui pouvait être expliquée par une augmentation de l'adsorption de la compétitivité des sulfates avec l'acidification (Hinsinger, 2001). Selon, Hinsinger et al. (2009), l'effet du changement de pH sur la disponibilité du P permet de prédire l'absorption phosphatée des plantes dans l'environnement à faible disponibilité du P.

Acides organiques

Des acides organiques à faibles poids moléculaires sont présents dans le sol à partir des exsudations des plantes, de la décomposition de la MO et de la synthèse microbienne (Guppy et al., 2005). Les racines des plantes secrètent des composés carbonés qui vont servir surtout comme un stimulant des activités microbiennes du sol et par conséquent à la disponibilité phosphatée du sol. En effet, ces exsudats constituent une source d'énergie pour la croissance microbienne dans les sols. La production des acides organiques, connus encore sous le terme d'anions organiques, dépend des différents cultivars et espèces des plantes aussi bien en qualité qu'en quantité (Hinsinger, 2001). La concentration des Anions Organiques (AO) dans les matières végétales sont de 10 à 100 fois plus élevée que celle trouvée dans les sols ce qui fait que l'apport en MO augmente la concentration des AO. Les AO représentent environ 2 à 10% des Carbones Organiques Dissous (COD) du sol et 30 à 40% des carbones totaux libérés à partir des racines. La concentration des AO dans la solution du sol dans la plupart des sols est inférieure à $10\mu M$ (Guppy et al., 2005). De nombreux auteurs ont reporté les différentes formes d'AO rencontrées dont les plus fréquentes sont les groupes carboxyliques : acide oxalique, oxalo-acétique, malique, fumarique, succinique, α -cétoglutarique, isocitrique et citrique, acotinique, formique, lactique, pisidique... Le citrate et le malate sont connus jusqu'ici comme étant l'AO dominant sécrété par les racines de légumineuse *Lupinus albus* et

des céréales tels que le maïs, blé surtout sous déficience en éléments nutritifs (Hinsinger, 2001a). Les autres formes de composés carbonés notamment les carbonés organiques dissous comprennent les acides humiques et fulviques, les acides tanniques, les acides organiques à faibles poids moléculaires et les acides aromatiques, les amines, les polysaccharides et les divers autres composés carbonés. La concentration des COD extraits se situe autour de 75 mmol kg⁻¹ de sol et celle contenue dans la solution du sol est de l'ordre de 0,2 à 2,5 mM (Guppy et al., 2005).

La disponibilité du P peut être augmentée par les acides organiques et les phosphatases acides exsudés par les racines des plantes selon Delhaize en 1995 et Randall (1995) (Roland et al., 1997). Sous des stress nutritifs, spécialement le phosphore, la racine des plantes comme la légumineuse *Lupinus albus* possède une forte capacité d'exsuder le citrate (jusqu'à 7 μmole h⁻¹ g⁻¹) et le malate dans la rhizosphère (1.5 μmole h⁻¹ g⁻¹) (Langlade, 2002). D'après Lopez-Hernandez et al. (1986) et Hue (1991), quelques composés tels que l'oxalate et la malate peuvent libérer le phosphore à travers une compétition avec les sites de fixation de P et la complexation des ions de fer et d'aluminium dans les sols acides contenant des oxydes de fer et d'aluminium. Ae et al. (1990) ont publié que des légumineuses comme *Cajanus cajan*, sécrètent de l'acide picrique dans les sols calcaires augmentant le phosphore retenu par les plantes (Sanchez et al., 1997). La composition des exsudats racinaires diffère aussi avec la variabilité génotypique des plantes. Gaume a montré en 2000 qu'un génotype contrastant de maïs sécrète plus d'AO : acide trans-acotinique, malique et citrique qu'un génotype sensible sous déficience phosphatée (Hinsinger, 2001).

Complexation/chélation

Certains auteurs tels que Nziguheba et al. (1998) ont reporté que la décomposition de la biomasse des apports organiques conduit à une formation des composés carbonés par l'intermédiaire des actions microbiennes (Sanchez et al., 1997; Guppy et al., 2005). Ces composés carbonés notamment les anions organiques réagissent directement au niveau des sites de fixation du P par complexation/chélation à travers une liaison avec l'hydroxyde ou l'oxyde de fer ou d'aluminium à la surface des particules d'argile. Cette complexation conduit ensuite à une désorption d'ion phosphate par une réaction d'échange de ligands et à une augmentation de la biodisponibilité du P minéral du sol par la suite (Hinsinger, 2001; Guppy et al., 2005).

La complexation des métaux et les réactions de dissolution réduisent le nombre de site de fixation libérant par la suite le P pour l'absorption racinaire. En effet, à travers une complexation des constituants fixateurs du sol (oxyhydroxydes de fer et d'aluminium), la structure chimique des éléments adsorbants tels que l'ion phosphate change conduisant à une dissolution de cet élément adsorbé et passe alors de la forme adsorbée vers une forme libre et par la suite passe dans la solution du sol qui devient disponible pour les cultures. Le taux de

dissolution des oxydes minéraux par le citrate varie avec le type de minéraux, le pH, et la concentration de l'acide organique. La complexe kaolinite-phosphatée en présence de citrate libère une quantité similaire en P et Al. Un cas similaire a été observé suite à une incubation des engrais verts et qui a libéré chacun 1-2 μmol Al dissous et 1 μmol de P. La présence de ce mécanisme de dissolution implique la saturation complète de la surface des colloïdes avec le P d'une part et la complexation sélective d'Al qui sont liés au P par les ligands organiques diminuant les sites de fixations potentielles (Guppy et al., 2005). Les bactéries et les champignons (fungi) qui représentent les 99% du P contenu dans les cellules vivantes du sol, exceptées les racines selon Magid et al. (2001), solubilisent aussi les phosphates de Ca, Fe et Al (Kucey, 1983; Guppy et al., 2005).

2.3.3 Mécanismes biologiques

Les mécanismes biologiques déterminant la disponibilité en P du sol peuvent être regroupés par les processus suivants : immobilisation biologique, ré-minéralisation, minéralisation du P organique du sol. La minéralisation du P organique implique l'activité des enzymes phosphatases produits par les microorganismes du sol aussi bien que la plante afin de libérer le P inorganique.

Le phosphore organique constitue une source potentielle en P dans la nutrition phosphatée des plantes. Dans les régions tropicales marquées par leurs richesses en oxyde métallique, le phosphore organique a une importance considérable pour les cultures. Sa teneur reste faible dans les Ferralsols, tels que les sols sous culture de riz pluvial de Madagascar, liés surtout par une intense activité microbienne dans les sols cultivés. Les composés phosphatés organiques sont sujets à une rétention au niveau des constituants des sols (Turner, 2006). En effet, l'inositol hexakisphosphate, une des composés phosphatés organiques, demeure stable suite à une forte complexation avec les surfaces métalliques et argileuses dans les Ferralsols l'empêchant d'être accessible à plupart des plantes, notamment le riz. Sa libération nécessite de nombreux mécanismes tels que la sécrétion d'anion organique par les racines du riz en conditions aérobies (Turner, 2006).

La teneur en phosphore organique varie suivant la nature des sols, les systèmes de culture et leurs usages selon Tiessen et al. (1994). Selon Harrison (1982), la teneur des sols en P organique varie entre 20% et 80%. Selon Morel et al. (2002), la teneur en P organique dans les régions tempérées, notamment pour les sols cultivés de longue date sous grande culture, représente en moyenne 20% du P total, et de l'ordre de 60% dans les sols sous prairies (Rabeharisoa, 2004).

2.3.3.1 Minéralisation du P

La matière organique influe directement ou indirectement sur la spéciation du phosphore dans les sols notamment les Ferralsols. La MO peut augmenter le P phytodisponible directement

par sa teneur en P à la suite d'une minéralisation ou indirectement à travers sa décomposition. La minéralisation des matières organiques se fait uniquement à travers l'activité des enzymes, telle que la phosphatase (phytase) pour la minéralisation du P organique, produite par les microorganismes du sol aussi bien que les plantes, et permet la libération des éléments minéraux contenus dans les matières organiques ou résidus non assimilables pour les plantes (Bünemann, 2003).

La matière organique améliore aussi l'humidité du sol favorisant ainsi la croissance racinaire et la mobilisation des réserves en P du sol par la suite. L'apport en MO entraîne également des changements structuraux dans les microagrégats diminuant le nombre des sites potentiels de fixation du phosphore (Moreaux and Boquel, 1973; Bünemann, 2003). Les activités microbiennes sont fortement influencées par la température et l'humidité (Oldham, 2003).

2.3.3.2 Immobilisation biologique du P

D'après Sanchez et al., 1997, la décomposition des apports organiques comme le fumier, les résidus de récolte, les racines fait suite à la formation des formes organiques de P du sol. Le phosphore présent dans des molécules organiques ne peut être utilisé par les plantes qu'après minéralisation par des micro-organismes du sol et par des phosphatases extracellulaires (Rabeharisoa, 2004). Cependant, pour se multiplier et croître, les microorganismes vont assimiler une partie des ions «phosphate» de la solution du sol en une forme organique dans leurs biomasses, comme un phénomène d'immobilisation du P. La minéralisation du P organique (Po) du sol incluant la biomasse de P immobilisé, libère le P dans la solution du sol et le rend accessible aux plantes. Ainsi, les produits microbiens notamment le P libéré à partir de l'immobilisation microbienne influent principalement la dynamique du P spécialement le Po du sol. En effet, une étude conduite par Chauhan et al en 1979 et 1981 a montré que l'apport de carbone sous forme de cellulose tous les 30j pendant 9 mois permet d'augmenter le Po total jusqu'à 35mg P kg⁻¹ (Bünemann et al., 2008). Duxbury et al. (1989) et Smith et al. (1993) ont énoncé que les microbes peuvent être des sources ou des stocks en éléments nutritifs et que leurs activités ainsi que leur renouvellement résultant de la décomposition des matières organiques sont considérés comme les facteurs primaires contrôlant le cycle et la disponibilité en éléments nutritifs (Palm et al., 1997). Le cycle de Po en P phytodisponible est en fonction de la taille et de l'activité de la biomasse microbienne qui à leur tour sont régis par l'approvisionnement en carbone (Roland et al., 1997).

Les cellules microbiennes telles que les bactéries renferment du P dans leurs acides nucléiques (50%), leurs phospholipides (10%), leurs P inorganiques cytoplasmiques (10%), leurs P organiques cytoplasmiques (10%) et leurs polyphosphates (20%). Le P dans les matières végétales se trouvent surtout dans les acides nucléiques (52%), phospholipides (23%), et les monoesters (25%) (Bünemann et al., 2008). Un exemple type de P organique rencontré dans presque tous les organismes est le myo-inositol hexakisphosphate qui

approvisionne le sol par la forme phosphate inositol. D'après l'étude de Turner sur le phosphore organique dans les sols sous culture de riz de Madagascar, le phosphore organique est présenté généralement par les phosphates monoesters qui sont les inositols phosphates (Turner, 2006).

Le P inorganique libéré à partir des cellules microbiennes est sujet à des réactions d'adsorption, de complexation et de précipitation au niveau du sol mais peut être également incorporé dans des substances humiques (Bünemann et al., 2008).

2.3.3.3 Association mycorhizienne

Les **mycorhizes** sont des associations symbiotiques qui s'établissent entre les racines de plantes et certains champignons du sol. Le champignon mycorhizien s'associe avec 80% des espèces des plantes terrestres (Vance, 2001). Les types de mycorhizes existants sont les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectendomycorhizes mais seuls les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules concernent les plantes cultivées. Les endomycorhizes sont des symbiotes stricts marqués par leurs dépendances vis-à-vis des plantes hôtes qui sont les racines végétales. L'endomycorhize présente un mycélium intracellulaire et extracellulaire. Le mycélium à l'extérieur de la racine constitue un prolongement du système racinaire ayant comme principal rôle de puiser dans le sol des éléments nutritifs. Ces éléments nutritifs seront par la suite acheminés vers les racines contre des composés carbonés et des vitamines indispensables pour la vie des champignons (ITAB, 2002). L'association mycorhizienne favorise la ramification racinaire augmentant le volume racinaire dans le sol pour l'exploration des nutriments et l'amélioration de la structure du sol. L'augmentation de la surface racinaire est supérieure de 20 à 40 % pour les racines mycorhizées par rapport aux racines nues. Ainsi, l'assimilation de l'eau, de l'azote, et du phosphore sont manifestement améliorées chez les plantes mycorhizées. La consommation des nutriments notamment le phosphate, le nitrate et l'ammonium se fait à travers l'hyphes externe. Cette association améliore considérablement la disponibilité de N et P ainsi que la nutrition végétale dans le sol (Vance, 2001).

Les racines endomycorhizées des poireaux inoculés avec une souche endomycorhizienne, présentent des flux de protons plus importants que ceux mesurés sur des racines non mycorhizées selon Rigou en 1994. Ces flux de protons proviennent surtout du CO₂ respiratoire, de déséquilibre de la balance cations-anions, et de l'excrétion d'acides organiques. L'excrétion d'acide oxalique par ces endomycorhizes est un facteur majeur dans la solubilisation des minéraux P calciques par sa propriété à la fois acide et complexant à libérer le phosphore soluble. La dissociation de l'acide oxalique libère 2 protons/mole d'oxalate produit, qui hydrolyse les minéraux P libérant ainsi l'orthophosphate assimilable par les cellules (Plassard, 1996). Les champignons des mycorhizes se comportent comme d'excellents pièges pour les éléments minéraux et les métaux présents sous forme ionisée dans

le sol. C'est le cas dans tous les sols pour le potassium, le cuivre, le fer, le zinc et dans les sols acides, pour les métaux lourds qui s'y trouvent souvent en excès (alumine, cadmium, zinc) (ITAB, 2002). Par ailleurs, l'association mycorhizienne joue un rôle dans la synthèse de composés complexes, comme les vitamines et les phytohormones. Ces substances sont utiles aux deux partenaires. Ainsi, on a démontré que les plantes stimulaient, chez le champignon, la formation du carpophore et favorisaient la maturation des basides ou des asques. On a aussi découvert que les champignons libéraient des auxines de croissance au profit des plantes dont le chevelu de racelles devenait plus dense. De plus sous l'effet de ces hormones, bon nombre de ces racelles se montraient mieux réceptives à la mycorhization. L'association mycorhizienne tient enfin un rôle déterminant dans les mécanismes de protection de la plante contre les attaques microbiennes. Le champignon joue d'abord un rôle de barrière mécanique, mais ils sécrètent également des antibiotiques (chloromycorrhizin A, mycorrhizin A) efficace sur la flore microbienne tellurique pathogène.

En participant à la symbiose mycorhizienne, les champignons mycorhiziens à arbuscules contribuent à l'amélioration de la structure du sol par la stabilité des agrégats, et à l'amélioration de la nutrition minérale, de l'absorption de l'eau et à une meilleure résistance contre certains agents pathogènes telluriques chez la plante. Parallèlement, les champignons se nourrissent des produits de la photosynthèse de la plante (Boissezon, 1977; Rasoamampionona et al., 2008). La mycorhization joue un grand rôle dans la croissance des plantes en améliorant leurs nutriments azotés et phosphatés (Plassard, 1996). En effet, les mycorhizes, qui se définissent comme étant l'association symbiotique champignon-racine, valorisent au mieux les Ferralsols à faible phosphore biodisponible ou à pouvoir fixateur élevé comme les Ferralsols de Madagascar à faible teneur en phosphore soluble (au environ de $0,016 \text{ mg l}^{-1}$) (Rasoamampionona et al., 2008).

2.3.3.4 Macroorganismes

Les ingénieurs du sol notamment les vers de terres et larves de coléoptères influent aussi sur la dynamique des éléments nutritifs tels que le phosphore, le carbone, l'azote... Des expériences au laboratoire et au champ à Madagascar ont montré l'effet des vers de terres endogés et des larves de coléoptères sur la matière organique du sol et le bio-fonctionnement du sol en augmentant le taux de carbone dans les turricules (Blanchart et al., 2007).

2.3.4 Estimation de la biodisponibilité du P

Le P biodisponible, qui représente le P disponible pour les plantes dans un système cultivé, est généralement désigné comme le P inorganique extrait dans le sol à partir des différents réactifs chimiques.

2.3.4.1 Méthodes conventionnelles

Les méthodes classiques utilisées depuis de longues années pour doser le P dans le sol font appel à l'utilisation des réactifs acides ou alcalins ou simplement l'eau pour pouvoir libérer les ions «phosphate» fixés par les constituants du sol et les doser par la suite selon des méthodes colorimétriques. Plus de 17 méthodes d'extractions différentes ont été utilisées en Europe afin d'évaluer la biodisponibilité du P. Les méthodes usuelles utilisées pour doser le phosphore total utilisent un acide fort tel que l'acide perchlorique. L'évaluation du P assimilable présente un réel problème pour les chercheurs du fait de la forte réactivité des ions «phosphate» par les constituants du sol induisant un processus de dynamique de P entre la solution et la phase solide du sol. De nombreuses méthodes ont été appliquées avec des réactifs différents mais le principe reste le même : extraction des ions «phosphate» suivie de la méthode colorimétrique : les méthodes Olsen (NaHCO_3) à pH 8,5, Dyer (acide citrique), Joret-Hébert (oxalate d'ammonium). Des méthodes de fractionnement ont été également développées par de nombreux chercheurs afin de classer et de quantifier les pools de P (différentes formes de P) suivant leurs biodisponibilités tels que Chang Jackson (1957), Hedley et al. (1982). Les P dissous du sol ont été évalués en utilisant une simple extraction avec de l'eau. Le phosphore extrait avec cette méthode classique ne rend pas compte de tout le P biodisponible dans le sol. En effet, suivant la réactivité des extractants utilisés, le P disponible mesuré peut être soit sous évalué comme l'extraction avec l'eau ou surestimé, incluant une partie du P non assimilable notamment le P Olsen qui peut extraire jusqu'à 70% du P immobile (Fardeau and Jappe, 1988), donc non assimilable pour les plantes.

2.3.4.2 Méthode isotopique

La méthode isotopique a été utilisée pour le dénombrement d'une population donnée qui est difficile au comptage manuel notamment le nombre de poisson dans un cours d'eau ou le nombre de tête de bétail. Cette technique a été rapportée dans l'évaluation de la biodisponibilité du P dans le sol.

Le principal mécanisme mis en jeu au cours de l'absorption des ions «phosphate» par les racines des plantes dans un système cultivé semble être la diffusion et qui est étudiée par la méthode de traçage isotopique avec les ions «phosphate» radioactifs P^{32} ou P^{33} afin d'évaluer la biodisponibilité du P. La caractérisation de la biodisponibilité du P implique la détermination des ions «phosphate» dissous et ceux qui sont liés aux différents constituants du sol pouvant être transférés vers la solution du sol (Morel, 2007). Des ions «phosphate» marqués au phosphore 32 ou 33 avec une radioactivité R sont injectés dans la suspension de sol à l'état stationnaire où le transfert des ions «phosphate» entre la solution et la phase solide est nul. Les ions «phosphate» non radioactifs peuvent être décelés et quantifiés par la répartition de phosphore marqué P^{32} introduit. Après filtration, la quantité des ions «phosphate» dans la solution du sol (Q_w) est obtenue à partir de la concentration C_p des ions

«phosphate» en tenant compte de la ratio volume sur masse de la suspension ($Q_w = C_p \cdot V/M$). La radioactivité restante (r) est aussi déterminée. Le principe de dilution isotopique est appliqué afin de pouvoir quantifier les ions «phosphate» diffusibles ou les ions «phosphate» transférés de la phase solide vers la solution du sol. Il consiste à supposer que la composition isotopique (ratio des ions «phosphate» marqués et non marqués) des ions «phosphate» dans la solution est la même que celle des ions «phosphate» de la phase solide transférés vers la solution. En d'autres termes, le rapport entre la radioactivité restante (r) dans la solution de sol sur la quantité des ions «phosphate» de la solution de sol (Q_w) est égal au rapport entre la différence des radioactivités introduites et restantes ($R-r$) sur la quantité des ions «phosphate» transférés vers la solution ou diffusibles (P_d) ou encore est égale au rapport de la radioactivité introduite (R) sur les ions «phosphate» échangeables ou susceptibles d'être transférés entre la solution du sol et la phase solide du sol (Nemery et al., 2005; Morel, 2007).

$$r/Q_w = (R-r)/P_d \quad (1)$$

où $P_d < P$ Phosphore isotopiquement échangeable.

L'application de la dilution isotopique ne tient compte que de la cinétique de libération des ions «phosphate» diffusibles vers la solution du sol pour une concentration donnée de la solution du sol. Or, tous les auteurs sont en accord avec le fait que la dynamique entre les ions «phosphate» diffusibles (P_d) et la concentration C_p dépend étroitement du facteur temps. Ainsi, les valeurs expérimentales de P_d obtenues à partir de C_p et en fonction du temps sont ajustées par la fonction cinétique de Freundlich (Morel, 2002) :

$$P_d = v C_p^w t^p \quad (2) \quad \text{avec } P_d < P \text{ minéral}$$

Où P_d (mg P kg^{-1}) correspond à la quantité des ions «phosphate» diffusibles transférés de la phase solide vers la solution du sol.

C_p (mg P l^{-1}) est la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol.

t est la durée de la dilution isotopique.

Les coefficients v , w et p sont des paramètres obtenus par régression.

P minéral représente la quantité de phosphore minéral ou isotopiquement échangeable du sol.

Le paramètre v est la valeur de P_r après une minute de dilution isotopique à une concentration C_p de 1 mg P l^{-1} . Le coefficient w tient compte de la saturation des constituants solides en ions «phosphate» c'est-à-dire l'augmentation de P_d avec le C_p . Le coefficient p est lié à la diffusion dans les constituants du sol et rend compte de la valeur de P_d en fonction du temps (t).

Afin d'obtenir les différentes valeurs de la concentration de P (C_p) permettant d'étudier la dynamique du P en fonction du temps, les échantillons du sol à analyser peuvent être prélevés dans des essais de fertilisations différentes et assez conséquentes sur les bilans cumulés.

Différents niveaux d'apports phosphatés peuvent être aussi réalisés dans le laboratoire au cours de l'analyse. Les modalités d'apport de P n'influent pas sur les paramètres v , w et p contrairement au C_p car ces coefficients sont indépendants de type de fertilisation ou d'apport en P selon Morel en 2002 d'où l'intérêt de l'application de cette fonction par sa robustesse et sa validité au cours du temps et de l'espace (Morel, 2007).

III- Les sols malgaches

Le sol à Madagascar est essentiellement du type Ferralsols (figure 1). Dans les hauts plateaux de Madagascar, les terrains cultivables à pente entre 0 et 10%, étant considérés comme favorables à l'agriculture, est de 81 000 km² de surface. Ces terrains représentent environ 45% des hauts plateaux qui sont décrits ici comme étant supérieurs à 900m d'altitude et principalement de type Ferralsol (Grignan, communication personnelle, 2008).

3.1 Contraintes intrinsèques à la productivité agricole

Les caractéristiques des Ferralsols font ressortir le problème de la fertilité du sol lié à la pratique humaine et qui est ressenti surtout dans les pays en développement comme Madagascar. La pratique permanente paysanne des systèmes de production traditionnels influe d'une manière négative sur la dégradation progressive du sol dans la région tropicale. En effet, un épuisement progressif des sols a été observé suite à des systèmes de gestion du sol assez rudimentaire avec des faibles apports d'engrais conduisant essentiellement à la baisse des rendements agricoles (Collectif, 2008). Les sols malgaches sont caractérisés par une forte acidité, une faible teneur en matière organique, une forte rétention en P par les constituants des sols tels que les sesquioxydes de Fer et d'aluminium se traduisant par une forte teneur en P total mais à faible P assimilable par les plantes.

L'utilisation des intrants organique et minéral est largement en-dessous des taux recommandés et le système de culture adopté n'intègre pas encore les plantes à fortes aptitudes. De ce fait, aucune amélioration n'est observée dans le monde rural et l'extension des zones cultivables notamment les « tanety » reste difficile.

3.2 Mise en valeur des Ferralsols malgaches

La plupart des auteurs qui ont travaillé sur les sols acides notamment les Ferralsols, ont exploré et exploité toutes les voies possibles afin de valoriser les ressources potentiellement disponibles pour les plantes. Afin de s'adapter aux conditions de déficience azotée ou phosphatée, les plantes peuvent développer deux voies de mécanismes bien distincts qui sont l'amélioration de l'acquisition ou de l'absorption de N et P et la conservation des ressources azotée et phosphatée. La première voie se manifeste par une extension des surfaces racinaires (densité et longueur racinaire), une synthèse et exsudation des acides organiques des phosphatases, une optimisation des gènes transporteurs des ions «phosphate» et azotés, une symbiose mycorhizienne et rhizobienne (Vance, 2001; Bünemann, 2003). La deuxième voie

concerne la remobilisation d'azote et du phosphore, la diminution du taux de croissance végétale, une plus de croissance par unité d'azote ou de phosphore (efficacité d'utilisation des nutriments), et la modification du métabolisme de carbone et de l'azote (Vance, 2001).

L'intégration des légumineuses ayant toutes ces stratégies d'adaptation des plantes serait donc la meilleure alternative pour une bonne gestion du sol et du système de culture tout en permettant d'éviter la dépendance en fertilisants azotés et phosphatés. En effet, ces légumineuses peuvent exploiter les ions «phosphate» des fractions les moins labiles (difficilement accessibles) du sol et les stocker dans leurs biomasses aériennes. Les légumineuses sont reconnues plus efficaces dans l'extraction du P du sol par rapport aux cultures céréalières, efficacités liées par ses divers mécanismes notamment l'acidification de la rhizosphère, l'exsudation d'acide organique (Tang et al., 2004).

Par ailleurs, des recherches complémentaires sur le système de fertilisation organique et minérale ont été également conduites. Sur des sols de haut plateau de la région Sud du Vietnam de type Ferralsol, Pypers et al. (2005) ont réalisé une expérimentation d'incubation au champ sur quatre types de résidus organiques (*Flemingia congesta*, *Mucuna pruriens*, *Pueraria phaseoloides* and *Tithonia. diversifolia*) appliqués à un taux de 45 kg P ha⁻¹ afin de comparer la capacité des ces différents résidus d'engrais vert à modifier la disponibilité du phosphore sur Ferralsols. A l'issue de leur étude, ils ont trouvé que l'application de résidus de bonne qualité, riche en P tel que le tithonia, permet d'augmenter la production culturale en créant des conditions favorables aux sols durant le stade de développement des cultures. En effet, une augmentation importante en P extractible par les résines a été observée (0,67 et 2,06 mg P kg⁻¹ pour les deux sols) chez le traitement avec le tithonia ainsi qu'une réduction de la concentration en Al extractible par KCl jusqu'à 70 et 50% dans les deux sols. Une formation de plus d'ammonium a été notée aussi durant les deux premières semaines d'incubation chez le tithonia (Pypers et al., 2005).

Les résultats de Peterson et Russelle en 1991 ont montré que la rotation de légumineuse-céréale (*Medicago sativa-Zea mays*) aux Etats-Unis peut réduire l'apport des fertilisants jusqu'à 25% sans perte de production. Ainsi, couplés avec un système de gestion et de culture, les engrais verts de légumineuses peuvent remplacer plus de 100 kg ha⁻¹ N pour les cultures céréalières. Par ailleurs, une application de fertilisant minéral TSP à dose de 50kg P ha⁻¹ an⁻¹ a doublé le rendement de maïs dans la région ouest de Kenya. Le même résultat a été obtenu après une saison de culture de légumineuse (*Crotalaria grahamiana*) sans apport de fertilisant (Bünemann et al., 2004). La légumineuse permet également de limiter les pertes en azote par lixiviation et volatilisation, ainsi que la séquestration de carbone. Ainsi, la fixation biologique de 90 mégatonnes d'azote par an (dont 50% par les légumineuses) est équivalent à une séquestration de 770 à 990 mégatonnes de carbone par an (Vance, 2001).

Par ailleurs, certains systèmes tels que les « systèmes de cultures en semis direct, sans travail du sol sous couverture végétale » ou SCV, commencent à trouver sa place comme alternative dans la restauration des sols dégradés des pays tropicaux et par conséquent la productivité végétale. Ces systèmes ont été proposés comme une alternative afin de réduire l'érosion du sol et d'améliorer la fertilité du sol notamment dans la plupart des pays tropicaux comme Madagascar au début des années 1990 (Chapuis-Lardy et al., 2009). Toutefois ces systèmes devraient passer nécessairement par l'utilisation systématique des plantes à forte potentialité notamment les légumineuses ou par l'incorporation des fertilisants minéraux ou organiques pour une meilleure restauration de la fertilité du sol en termes de stock en éléments nutritifs (C, N, P...), de propriété physique et des déterminants biologiques notamment la biomasse et les activités microbiennes. Quelques résultats sur les pratiques des SCV dans les Hautes Terres de Madagascar ont permis d'observer une meilleure teneur en C, en azote ainsi qu'en termes d'indicateur biologique tels que la biomasse et l'activité microbienne (respiration, activités enzymatiques par la phosphatase acide). Des essais du SCV ont permis également de lutter contre l'érosion aratoire en limitant l'érosion hydrique sur les terrains en pente de Madagascar, de Brésil (Collectif, 2008).

METHODOLOGIES

I- Expérimentation *in situ*

Afin de tester la durabilité du système de culture à rotation légumineuse-céréale dans les Hautes terres malgaches, un essai au champ de longue durée a été mis en place dans la station expérimentale du Laboratoire des RadioIsotopes (LRI) à Laniera, une zone périurbaine d'Antananarivo au cours de trois saisons culturales, du 2007 au 2010. Les résultats de cette étude permettent de répondre à l'hypothèse 1. La potentialité du voandzou en termes de biodisponibilité du voandzou *via* son aptitude à la fixation symbiotique de l'azote a été par la suite étudiée au cours d'une expérimentation en pot afin de tester l'hypothèse 2. Cette étude permettrait d'apporter un élément de réponse aux résultats obtenus avec l'essai au champ afin de mieux comprendre l'interaction de voandzou sur la biodisponibilité du phosphore dans les Hautes terres.

Site d'études

L'expérimentation *in situ* et les prélèvements du matériel pour les expérimentations en mésocosmes ont été réalisés sur le site de Laniera. C'est une zone située dans le Fokontany d'Antsahatsimeloka, Commune d'Ambatolampy Tsimahafotsy dans une zone périurbaine d'Antananarivo, à environ 10 km au Nord du centre ville (18° 47' 41 Sud et 47° 30' 41 Est). Avec une altitude de 1261 m sur une pente inférieure à 15 %. La pluviométrie mensuelle se situe entre 200 à 300 mm durant la saison de pluie de la période de culture. Le sol de culture est du type Ferralsol non cultivé depuis plus de dix ans. La végétation était composé essentiellement d'*Aristida sp* appelé communément " bozaka " à Madagascar.

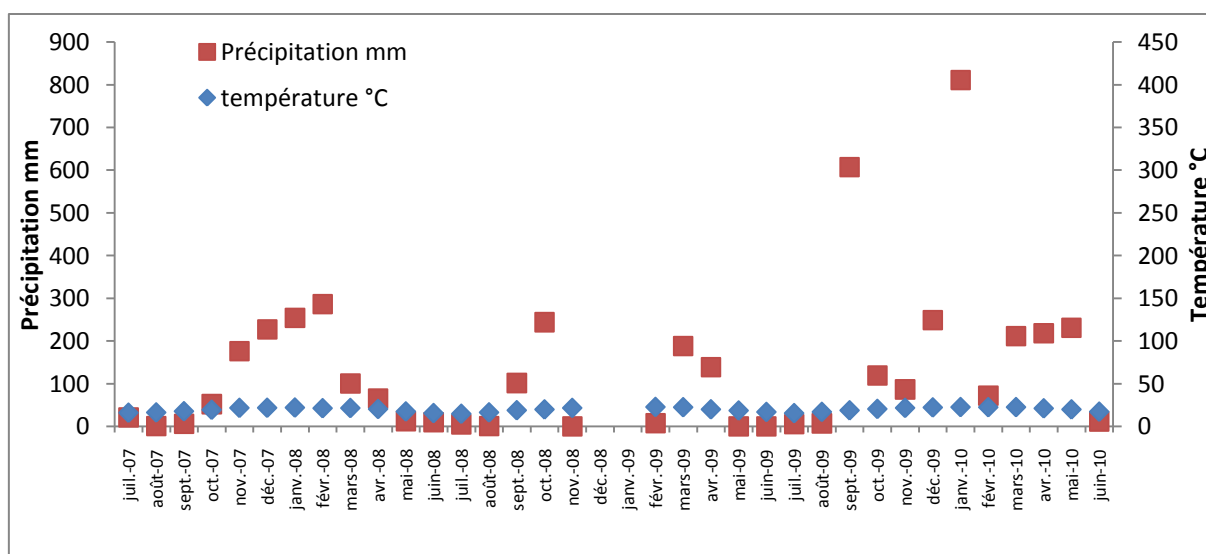


Figure 5: Courbe ombrothermique de Gaussen P = 2T

Source : <http://www.meteociel.fr/climatologie/>

Dispositif expérimental de longue durée

L'expérimentation au champ a été mise en place depuis 2007. Le voandzou (*Vigna subterranea*) cultivé en rotation avec le riz pluvial (*Oryza sativa*) dans un système de fertilisation phosphatée a été testé pendant une période de trois années de saison culturale, 2007-2008 (voandzou); 2008-2009 (riz pluvial); 2009-2010 (voandzou). Une culture permanente de riz pluvial a été mise en place simultanément pour servir de témoin au système de culture à rotation. Trois formes de fertilisants notamment l'engrais organique (fumier), minéral (TSP) et combiné (fumier+TSP) à dose croissante de P : 0, 10, 20, 30 et 50 kg P ha⁻¹ ont été appliquées afin de tester leurs efficacités en termes de rendement et de biodisponibilité du P sous système cultivé dans les Ferralsols.

Expérimentation en pot

L'expérimentation en pot à courte durée sur le voandzou/riz pluvial a été conduite au sein du Laboratoire des RadioIsotopes d'Antananarivo en conditions semi-contrôlées. Le sol utilisé a été collecté dans le dispositif expérimental au champ de longue durée de Laniera. Les facteurs étudiés sont les trois formes de fertilisants organique (fumier), minéral (TSP) et combiné (fumier+TSP) à 4 niveaux d'apport de P : 0, 4.1, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol soient l'équivalent de 0, 10, 20 et 30 kg ha⁻¹ de P au champ. Les mécanismes du fonctionnement rhizosphérique de légumineuse et du riz pluvial ont été étudiés en termes de production végétale, de disponibilité phosphatée et d'indicateurs biologiques notamment nodulation, mycorhization. Les prélèvements et les analyses ont été effectués sur les sols rhizosphériques, sols adhérents aux racines, afin de mieux apprécier l'effet rhizosphérique du sol où a eu lieu un fort échange entre les racines et le sol avec les microorganismes y afférents pour l'acquisition des nutriments du sol.

II- Expérimentations en milieu contrôlé

L'amélioration de la potentialité du voandzou a un impact sur la mobilisation du phosphore dans les Ferralsols et par conséquent sur les rendements en riz pluvial. Ainsi, on a mené une série d'expérimentations sur différents cultivars de voandzou de Madagascar conjointement au laboratoire de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Montpellier et de Bordeaux afin de tester l'hypothèse 3. Une expérimentation en hydroaéroponique suivie de cultures en rhizotron (cultures sur couche mince de sol) ont été conduites sous serre afin d'étudier la variabilité génotypique des légumineuses par la fixation symbiotique de l'azote en termes d'utilisation de phosphore sous déficience et suffisance phosphatée. Les sols rhizosphériques ont été par la suite analysés par la technique isotopique en utilisant la méthode du traçage isotopique avec les ions «phosphate» marqués au ³²P afin d'évaluer les ions «phosphate» isotopiquement échangeables c'est-à-dire les ions susceptibles de participer à l'approvisionnement des ions «phosphate» dans la solution du sol. Cette approche permet

d'étudier la contribution des mécanismes rhizosphériques qui interviennent dans la biodisponibilité du phosphore.

Par ailleurs, des séries d'expérimentations en hydroaéroponique sur le criblage variétal ont été réalisées sur des cultivars et écotypes de Madagascar, de Mali et de Niger afin d'évaluer leurs potentiels de fixation symbiotique sous apport déficient et suffisant de P. L'issue de cette expérimentation nous a permis de différencier et de sélectionner les lignées de voandzou contrastantes (tolérantes et sensibles) dans l'utilisation du P pour la fixation d'azote atmosphérique.



Essai au champ (riz pluvial), comptage du taux de mycorhization, racine nodulée, inoculation des graines de voandzou.

Photos : Andry A.

PARTIE II – Impact de *Vigna subterranea* sur la
biodisponibilité du phosphore et la production
du riz pluvial sur Ferralsols

La compréhension de l'interaction entre le système sol-plante représenté par le Ferralsol-voandzou contribue principalement à la recherche d'une alternative pour la valorisation de « tanety » des Hautes Terres malgaches. La mobilisation du phosphore par les légumineuses notamment le voandzou couplée avec une fertilisation organique et minérale a été étudiée au cours des différentes études qui suivent.

La première étude rapporte l'expérimentation au champ de trois saisons culturales sur le système de culture à rotation légumineuse-céréale *versus* système monoculturel céréalière afin d'étudier l'effet de voandzou sur le rendement rizicole et la mobilisation de phosphore.

La deuxième et troisième études concernent une expérimentation en pots de courte durée avec le voandzou et le riz pluvial séparément dans le but d'apporter un élément de réponse sur les mécanismes de la biodisponibilité de phosphore observés au cours de l'essai au champ.

La contribution des plantes, voandzou et riz pluvial, a été étudiée à l'échelle rhizosphérique à laquelle les différentes analyses ont été menées sur les sols rhizosphériques c'est-à-dire sols adhérents aux racines.

Par ailleurs, l'efficacité d'utilisation du phosphore des fertilisants a été testée et analysée afin de déduire l'éventuelle potentialité de voandzou sur ferralsols en termes de mobilisation de P apporté et de valorisation en rendement.

Chapitre 1 : Productivité et biodisponibilité du phosphore sous système de culture à rotation voandzou–riz pluvial *versus* système monoculturel de riz pluvial.

Une expérimentation au champ a été menée avec le voandzou cultivé en rotation avec le riz pluvial durant trois années successives en comparaison avec une culture permanent de riz pluvial. Le rendement et la mobilisation du phosphore ont été évalués et comparés entre les deux systèmes afin de déduire l'effet de légumineuse dans le cadre de son intégration dans le système de culture paysanne à Madagascar.

« L'apport organique combiné avec le fertilisant minéral est-il plus efficient que le TSP sous système de culture à rotation voandzou–riz pluvial sur un sol de Hautes Terres de Madagascar »

Andry Andriamananjara^{1,3,*}, Dominique Masse², Marie-Paule Razafimanantsoa¹,
Manitrarinina Henintsoa¹, Lilia Rabeharisoa¹

¹LRI-SRA, Laboratoire des Radio-isotopes, UR Disponibilité des éléments, Route d'Andraisoro, BP 3383, 101 Antananarivo, Madagascar.

²UMR Eco&Sols, Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier 34060, France.

³Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, Madagascar.

* Corresponding author. Tel.: 00 261 33 11 782 05. E-mail address: njaraandry@yahoo.fr (A. Andry).

Résumé

De nombreuses recherches ont révélé la déficience en P dans les Ferralsols en Afrique sous climat tropical. Les pratiques paysannes marquées par de système monoculturel avec l'utilisation permanente de fertilisation minérale conduisent à un appauvrissement et une dégradation progressive des sols tropicaux. Des études ont montré l'intérêt de combiner des apports organiques et des cultures de légumineuses pour améliorer les pratiques de fertilisation des sols et augmenter ainsi durablement la production agricole. Cependant, peu d'études ont été réalisées sur des sols acides tels que les Ferralsols. Ainsi à Madagascar, où il est nécessaire de développer la riziculture pluviale sur les terres exondées des Hautes Terres, le système de culture à rotation légumineuse –céréale, représenté par le voandzou (*Vigna subterranea*) et le riz pluvial (*Oryza sativa*) a été testé sur un dispositif au champ de 2007 à 2010. L'expérimentation a été conduite sur trois saisons culturales successives durant lesquelles le système de culture à rotation culturale a été comparé avec le système monoculturel du riz couplé avec une fertilisation organique (fumier), minéral (TSP triple super phosphate) et combiné (fumier + TSP) apportée à dose croissante. Les résultats obtenus ont montré l'efficacité du système de culture à rotation comparée avec le système monoculturel en termes de rendement et de mobilisation de phosphore par une meilleure efficacité d'utilisation en P spécifiquement sous le traitement organique combiné avec le

TSP. Ainsi, l'intégration de voandzou couplée avec l'apport organique (fumier) combiné avec un minimum de fertilisant minéral dans le système de culture paysanne peut être proposée dans l'amélioration et la restauration de la fertilité du sol dans les pays tropicaux comme Madagascar afin d'accroître la productivité agricole.

Mots clés : Voandzou, rotation culturale, fertilisation phosphatée, Ferralsol, Madagascar.

1. Introduction

Dans les hautes terres malgaches, l'agriculture est basée principalement sur la riziculture irriguée dans des bas fonds aménagés ; mais ces zones de bas fonds sont limitées et l'augmentation de la production passe par la recherche de nouvelles terres pour cultiver le riz (Rasoamampionona et al., 2008). La mise en valeur des sols de collines (ou « tanety » en malgache), étant disponible, est de plus en plus sollicitée afin de satisfaire la demande croissante en riz de la population. Mais comment développer le riz pluvial sur les sols exondés ? Ces terres sont généralement couvertes d'une végétation steppique. Environ 45% des hauts plateaux de Madagascar, étant supérieur à 900 m d'altitude, sont potentiellement cultivables avec une pente entre 0 et 10% (Grignan, communication personnelle, 2008). Les Ferralsols selon la classification FAO/UNESCO (1974), généralement de couleur rouge, dont la matrice argileuse est dominée par la kaolinite, présentent des teneurs élevées en sesquioxydes de fer et d'aluminium (Wambeke, 1974; Ségalen, 1995; Sanchez et al., 1997). Ces types de sols sont marqués par une forte teneur en phosphore total mais dont la majorité est fermement fixée sur les constituants du sol limitant ainsi la disponibilité du phosphore vis-à-vis des plantes. La teneur moyenne du phosphore total du sol malgache est de 300 à 1200 mg P kg⁻¹ de sol alors que celle du phosphore assimilable évaluée par la méthode Olsen est inférieure à 10 mg P kg⁻¹ (Rabeharisoa, 2004; Rasoamampionona et al., 2008). La concentration du phosphore dans la solution du sol malgache est de l'ordre de 0.005 à 0.02 mg l⁻¹ selon Rabeharisoa en 2004. Cette déficience en P disponible pour les plantes est un facteur limitant la production végétale (Schachtman et al., 1998) à la fois dans un système de culture à faible utilisation d'intrants, mais également dans un système à fort apport d'intrants chimiques où les propriétés chimiques du sol convertissent le phosphore des fertilisants en une forme moins disponible pour les plantes.

Une solution est d'ouvrir une voie biologique pour mobiliser la réserve en éléments nutritifs du sol, pour les rendre accessibles aux plantes, et améliorer l'efficacité des engrais chimiques susceptibles d'être apportés aux sols cultivés. L'intégration de certains types de plante, telles que les légumineuses, ayant une aptitude à mobiliser le P du sol couplée avec l'utilisation des amendements organiques et minéraux ont présenté un intérêt particulier dans la recherche de système de culture durable pour les sols déficient en P selon Iyamuremye et Dick (1996), Vanlauwe et al. (2000), Horst et al. (2001) (Pypers et al., 2005). Les légumineuses, parfois utilisées dans les systèmes de culture traditionnels, sont proposées comme solution durable en

termes de leur efficacité à fournir de l'azote au sol à partir de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, mais également pour améliorer la disponibilité du P du sol par leur fonctionnement rhizosphérique. Les légumineuses sont connues pour leurs aptitudes à changer chimiquement l'état du P dans la rhizosphère et à mobiliser l'ion phosphate de la fraction la moins labile du sol (Pypers et al., 2005; Pypers et al., 2007). L'exsudation des acides organiques par les racines permet d'augmenter la disponibilité du phosphore dans les sols (Roland et al., 1997). En effet, la complexation des acides organiques avec l'hydroxyde ou l'oxyde de fer ou d'aluminium à la surface des particules d'argile réduit l'immobilisation du P de la solution du sol et permet en même temps de libérer le phosphate fixé sur ces sites (Sanchez et al., 1997; Guppy et al., 2005; Pypers et al., 2005). Des essais d'amélioration des légumineuses, par des cultivars à forte efficacité d'utilisation du phosphore pour la fixation symbiotique de l'azote, réalisés dans quelques pays méditerranéens et tropicaux, avec un système de culture organique, ont montré une augmentation significative du phosphore assimilable du sol dans la rhizosphère (Li et al., 2008). Peu d'études ont cependant concerné des sols tels que les Ferralsols présentant des teneurs en P total élevées et une acidité élevée.

Le voandzou (*Vigna subterranea*) ou communément appelé pois de terre a été proposé dans cette étude comme une plante test dans une expérimentation au champ afin de tester sur une rotation culturale légumineuse-céréale l'effet d'apports organiques associés à des apports minéraux phosphatés. Notre hypothèse générale est que le voandzou (*Vigna subterranea*) est une légumineuse adaptée pour intégrer un système de culture en rotation avec le riz pluvial. Cette étude consiste alors à vérifier au champ si l'apport combiné de fertilisant organo-minéral, à savoir du fumier associé à des phosphates solubles-TSP, peut maintenir le rendement dans le système de culture à rotation légumineuse-riz et si la légumineuse (*Vigna subterranea*) améliore la disponibilité du phosphore dans les sols acides de type Ferralsol.

2. Matériels et méthodes

Une expérimentation a été mise en place au champ depuis l'année 2007 dans le cadre de l'axe de Recherche du Laboratoire des RadioIsotopes à Madagascar sur la biodisponibilité des nutriments notamment l'amélioration de la biodisponibilité du phosphore dans les Ferralsols des hautes terres malgaches afin d'améliorer la nutrition phosphatée et par la suite la productivité agricole.

2.1 Présentation du dispositif au champ

2.1.1- Localisation

Le dispositif expérimental a été mis en place en novembre 2007. La zone d'expérimentation se trouve dans le Fokontany d'Antsahatsimeloka, Commune d'Ambatolampy Tsimahafotsy dans une zone périurbaine d'Antananarivo, à environ 10 km au nord du centre ville. Les coordonnées géographiques sont 18° 47' Sud et 47° 30' Est. Elle est située à une altitude de

1261 m sur une pente entre 10 à 15 %. La pluviométrie moyenne annuelle est de 1350 mm répartie surtout du mois de novembre au mois de mars (environ 90 % des pluies) et les températures correspondant à cette période varient de 17 ° C à 25° C.

2.1.2- Les sols

L'essai de longue durée a été mis en place sur un sol ferrallitique non cultivé depuis plus de dix ans. La végétation était composée essentiellement d'*Aristida sp* appelée communément « bozaka » à Madagascar. Les propriétés physico-chimiques du sol avant culture sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1 Propriétés physico-chimiques du sol en défriche de Laniera à une profondeur de 0-20cm.

Caractéristiques	Valeurs
P total (mg.kg ⁻¹)	422
P Olsen (mg.kg ⁻¹)	3,7
Cp (mg.l ⁻¹)	0,01
pH eau	5
Carbon Organique %	2
Sable %	44
Limon %	22
Argile %	33

Cp : Concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol.

2.1.3- Les facteurs testés

L'expérimentation a été prévue pour tester des apports organiques et minéraux à dose croissante sur une rotation culturale Voandzou-Riz pluvial.

Les facteurs étudiés dans le dispositif expérimental sont

- Quatre niveaux d'apport de P soient l'équivalent de 0, 10, 20 et 30 kg P ha⁻¹,
- Trois formes d'apport de P
 - apport organique seul sous forme de fumier (F) :
 - apport minéral seul sous forme de Triple Super Phosphate (TSP)
 - mélange organo-minéral (F+TSP) : en fixant la dose de TSP à 10kg/ha de P et en complétant par des apports de fumier pour obtenir les deux niveaux d'apport de P (20 et 30 kg P ha⁻¹).

Les traitements ont été résumés dans le tableau qui suit :

Tableau 2: Répartition des traitements de dispositif

Traitements	Fumier (kg P ha ⁻¹)	TSP (kg P ha ⁻¹)
To	0	0
F10	10	0
F20	20	0
F30	30	0
TSP10	0	10
TSP20	0	20
TSP30	0	30
F+TSP20	10	10
F+TSP30	20	10

Les traitements ont été reproduits quatre fois sous forme de bloc et leurs répartitions à l'intérieur du bloc étaient complètement randomisées. Deux systèmes de cultures ont été testés simultanément sur une période de trois années culturales (2007-2008 ; 2008-2009 ; 2009-2010) : l'un se définit comme un système de rotation culturale, voandzou-riz pluvial-voandzou, l'autre en tant que système monocultural, riz pluvial-riz pluvial-riz pluvial. Mais les aléas climatiques ne nous ont pas permis d'avoir de récolte au cours de la première année d'étude (2007-2008) dans le système monocultural de riz pluvial. Le nombre de parcelles élémentaires est donc multiplié par deux. Les parcelles pour chaque système de culture sont au nombre de : 9 traitements x 4 répétitions = 36 parcelles de 20 m² (4 m x 5 m) disposées en 4 blocs. Le fumier utilisé provenait d'une étable où des bœufs sont mis en stabulation sur une litière constituée de paille de riz, d'herbacées séchées (« bozaka »). Le fumier est régulièrement ramassé et stocké à proximité de l'étable avant utilisation par l'agriculteur. A ce stade de maturation, on a des poudrettes avec des débris de végétaux à l'état de décomposition bien avancé, de couleur très sombre, et d'odeur caractéristique. Des échantillons de ce fumier ont été analysés pour déterminer leurs teneurs en N, P et K permettant d'ajuster les quantités apportées. Les apports ont été localisés au niveau du trou de semis. L'engrais phosphaté sous forme minéral est le Triple Super Phosphate (TSP) à 45% de P₂O₅. Des apports de N et K ont été réalisés sur tous les traitements pour limiter les déficiences en ces éléments. Les quantités apportées correspondent aux apports équivalents contenus dans la dose maximale de l'apport organique sous forme de fumier (30 kg P ha⁻¹). L'urée granulée à 46% d'azote et le chlorure de potassium à 60% de K₂O ont été apportés simultanément 20 jours après le semis. L'application des fertilisants est localisée au niveau des poquets de semis. Les plantes cultivées sont le riz pluvial (*Oryza sativa*), variété FOFIFA 154 à cycle végétatif de 160 à 165 jours, et le voandzou (*Vigna subterranea*), variété locale à cycle végétatif de 130 à 150 jours. La densité de semis pour les deux plantes était de 110 trous

par parcelle avec un écartement de 40 cm x 40 cm et en moyenne 6 grains de paddy ou 2 graines de voandzou par trou.

Avant la mise en place des cultures, le sol a été labouré manuellement à une profondeur de 20 cm et retourné aussi juste après la récolte pour enfouir les résidus des cultures. Deux sarclages ont été réalisés, le premier pendant l'apport de N et K c'est-à-dire 20 jours après semis, le deuxième a été effectué parallèlement avec le buttage du voandzou, 3 mois après semis. Deux traitements phytosanitaires avec un insecticide et fongicide à action systémique ont été réalisés sur toutes les parcelles de voandzou suite à une maladie des feuilles.

2.1.4- Echantillonnage des sols

Un échantillon représentatif par bloc a été prélevé pour les analyses physico-chimiques pour évaluer l'état initial des sols de l'expérimentation. Sur chaque bloc, 4 parcelles ont été échantillonnées à raison de 4 prélèvements par parcelle pris en diagonale. Les échantillons ont été rassemblés, puis mélangés afin de constituer un composite représentatif par bloc. A la récolte, la biomasse aérienne et le rendement en grains ont été évalués sur 3 carrés d'une surface correspondant à 12 poquets de semis sur chaque parcelle élémentaire. Les prélèvements des sols après culture ont été réalisés sur les 3 carrés et assemblés en un composite par parcelle élémentaire. Les résidus de culture ont été enfouis durant le labour après récolte.

2.1.5- Analyses chimiques sur les sols et la biomasse végétale

Les grains et graines collectés ont été séchés par la suite à l'air libre puis pesés pour le calcul de rendement. Le rendement du riz (Mg ha^{-1}) a été calculé selon la formule qui suit :

$$\text{Rendement} = \text{Nbre plantes/m}^2 \times \text{Nbre panicule/plante} \times \text{Nbre grain/panicule} \times \% \text{ grain plein} \times \text{poids } 1000\text{g} \times 10^{-6}$$

Le phosphore total des plantes a été déterminé après calcination des matières sèches et dosage colorimétrique des cendres en milieu acide. Les sols ont été analysés en termes de P Olsen, P hydrosoluble Cp, P résine et pH. La teneur en P Olsen a été obtenue après extraction par agitation du sol avec de l'hydrogénocarbonate de sodium 0,5 M à pH 8,5 (NF ISO 11263). La concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol, extraite avec de l'eau (Cp), a été déterminée suivant la méthode colorimétrique au vert de malachite. Par ailleurs, la fraction de P résine a été mesurée en agitant un aliquote de sol sec de 1g dans 30 ml d'eau distillée avec une membrane échangeuses d'anions (31x20mm, 55 164 2S, BDH Laboratory Supplies, Poole, England) préalablement convertie en HCO_3^- . Après 16h d'agitation, le P adsorbé par les résines a été désorbé dans 20ml d'HCl 0,5M durant 4 heures d'agitation (50 revolution par minute). Le P contenu dans l'extrait HCl a été analysé colorimétriquement en utilisant la méthode au vert de malachite. Le pH a été déterminé dans une suspension diluée 1:2,5 (v/v) de sol dans de l'eau.

2.1.6- Analyse des données

Mesure d'indicateur d'efficacité d'utilisation du P

L'efficacité d'utilisation de phosphore a été considérée comme le principal indicateur d'évaluation de la capacité des plantes à bien se développer sous disponibilité limitant ou non en phosphore (Shenoy et Kalagudi, 2005). L'efficacité d'utilisation du P a été évaluée et analysée à partir de ces composantes (Moll et al., 1982) dont:

- Efficacité agronomique ou EA : rendement en grain (fertilisant)-rendement en grain (témoin)/quantité de P appliquée ;
- Efficacité d'utilisation du P ou PUE (kg ha⁻¹): rendement en grain/Pt assimilé ;
- Efficacité d'assimilation du P ou PUEP : P plante/P sol (P Olsen).

Evaluation du bilan de P dans le système sol plante

Le bilan de phosphore total sous système cultivé obtenu à partir de la variation entre l'apport de phosphore et l'exportation de phosphore dans les récoltes a été calculé chaque année. Le bilan phosphaté évalue la quantité théorique de phosphore restant dans le sol et sert surtout d'indicateur dans l'évaluation de la biodisponibilité du phosphore dans le sol.

2.2 Analyse statistique

Les données ont été analysées par l'analyse de variance (seuil de signification retenu $p=0.05$) ; la comparaison des moyennes est obtenue par le test de Newman Keuls. Des méthodes de régression linéaire ont permis d'établir des modèles de relation entre les différents paramètres de production (rendement) et les quantités de P apportés. Les facteurs considérés dans l'analyse sont le mode de fertilisation, organique (F), minéral (TSP) ou combiné (F+TSP) et les quantités de P apportés (4 niveaux). Les calculs ont été réalisés avec le logiciel XLSTAT©ADDINSOFT.



Dispositif expérimental de voandzou et de riz pluvial.

Photos : A. Andry

3. Résultats

3.1 Rendement

Rendements dans le système de culture à rotation

L'apport de fertilisant à dose croissante de P a eu un effet significatif sur le rendement de voandzou en 2007-2008 quel que soit la forme de fertilisant apporté. Par ailleurs, les rendements en graine de voandzou en 2009-2010 ont varié significativement avec l'apport de fertilisant organique ou combiné avec le TSP à dose croissante de P comparés à ceux du fertilisant exclusivement minéral.

La relation linéaire entre le rendement et les doses de P apportées ainsi que la forme apportée s'établit ainsi :

$$\text{Rdt (2008)} = (0,448 \pm 0,103) + (0,020 \pm 0,004) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,40 ; p \text{ value}= 0,0003)$$

$$\text{Rdt (2010)} = (0,889 \pm 0,278) + (0,058 \pm 0,015) * \text{Dose P} + (0,043 \pm 0,021) * \text{Dose P}^F + (0,062 \pm 0,021) * \text{Dose P}^M \quad (R^2=0,79 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

Constantes de régression : 0,448 et 0,889

0,020 et 0,058 : coefficient de la relation linéaire entre rendement et dose P (quel que soit la forme de P apporté)

0,043 : Coefficient de la relation linéaire entre rendement et dose pour le fumier

0,062 : Coefficient de la relation linéaire entre rendement et dose pour le fertilisant combiné

En 2007-2008, les résultats sur les doses 20 et 30 kg P ha⁻¹ ont été significativement différents comparés au témoin sans apport de P ce qui limiteraient le champ d'application du modèle à 0 à 20 kg P ha⁻¹. Il est de même avec le modèle de 2009-2010.

La comparaison des deux modèles a permis de déduire la supériorité du rendement de l'année 2010 par rapport à l'année 2008 dans une situation avec ou sans apport phosphaté et où le fertilisant a été apporté sous forme organique ou combinée avec le TSP.

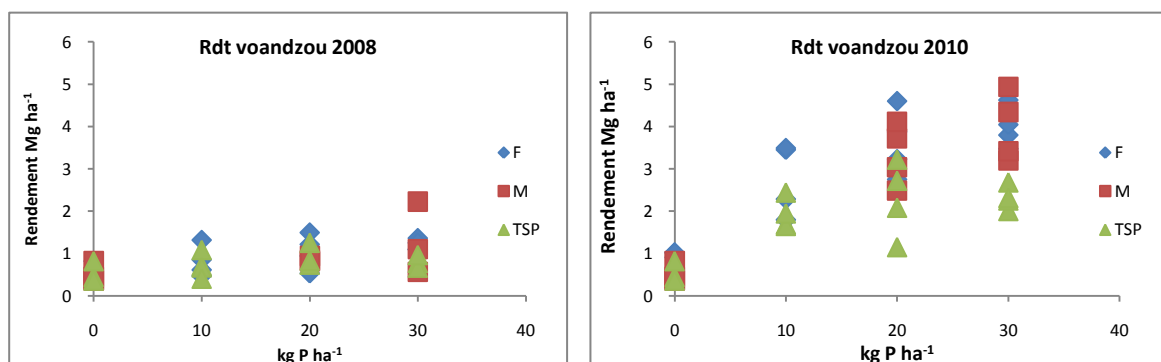


Figure I-1: Rendement en graine de voandzou dans la rotation voandzou-riz-voandzou. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Pour le rendement de riz pluvial en 2008-2009, les rendements obtenus sur les parcelles traitées avec l'apport minéral TSP à dose croissante de P ont été significativement plus élevés comparés aux parcelles ayant reçu des doses croissantes de Fumier.

Les rendements en grain ont été significativement affectés par les doses et ont été modélisés suivant l'équation de régression linéaire comme suit :

$$\text{Rdt (2009)} = (0,979 \pm 0,264) + (0,07 \pm 0,015) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,63 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

L'apport de phosphore a significativement augmenté le rendement du riz comparé au témoin sans apport de P. Toutefois, à partir de doses 10 kg P ha⁻¹, aucune variation significative n'a été observée limitant ainsi l'application du modèle entre 0 et 10 kg P ha⁻¹.

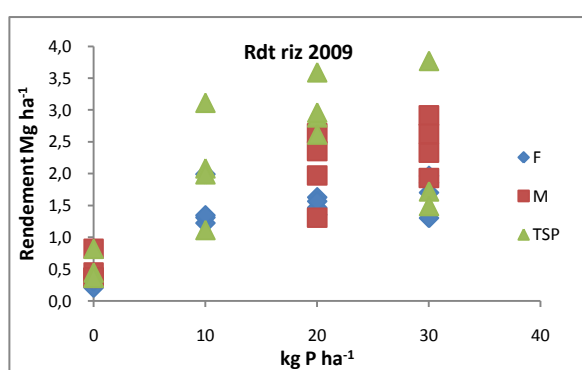


Figure I-2: Rendement en grain de riz dans la rotation voandzou-riz-voandzou.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Rendements chez le système monoculturel

Le rendement du riz pluvial de l'année 2009 et 2010 a été significativement augmenté avec l'apport croissant de P quel que soit le type de fertilisant utilisé. Aucune différence significative n'a été observée entre les formes de fertilisant utilisées. La modélisation de rendement en fonction de dose de P est donnée respectivement par les équations suivantes :

$$\text{Rdt (2009)} = (0,359 \pm 0,222) + (0,067 \pm 0,012) * \text{Dose P} \quad (R^2= 0,81 ; p \text{ Value} < 0,0001)$$

$$\text{Rdt (2010)} = (2,298 \pm 0,761) + (0,099 \pm 0,042) * \text{Dose P} \quad (R^2= 0,51 ; p \text{ Value} = 0,0003)$$

Le modèle 2009 peut être appliqué à chaque niveau de P apporté comparé au modèle 2010 qui regroupe les doses d'apport 10, 20 et 30 kg P ha⁻¹ significativement différentes par rapport au témoin.

La comparaison de ces modèles a montré la supériorité de l'année 2009-2010 par rapport à 2008-2009 que ce soit dans un système d'apport croissant en P ou sans apport de P.

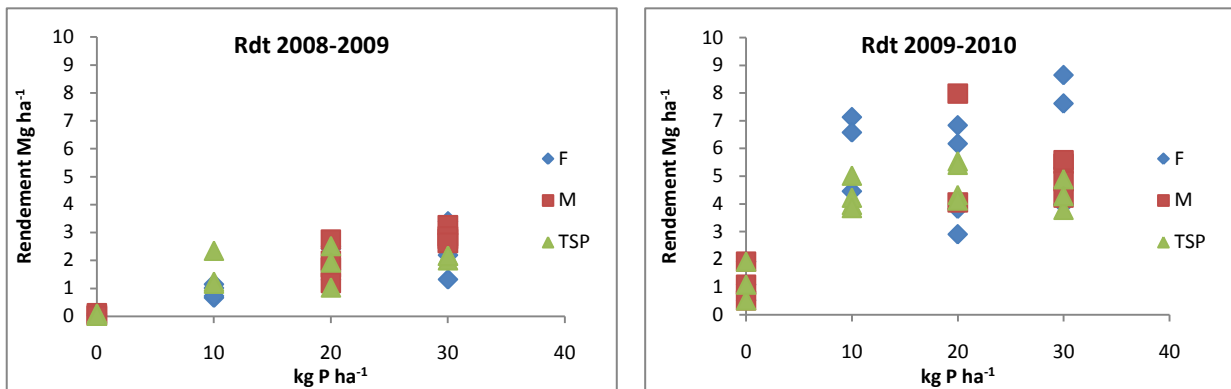


Figure I-3: Rendement en grain de riz dans le système monoculturel riz-riz.

F: Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Si l'on compare les rendements en riz mesurés au cours de la saison 2009, on remarque que le rendement du riz avec un précédent voandzou a été deux fois plus élevé que celui obtenu après un précédent riz.

3.2 Teneur en P des graines

Teneur en P des grains dans le système à rotation culturale

La teneur en P des graines de voandzou en 2007-2008 n'a pas été affectée significativement ni par les doses de P ni les formes de fertilisants apportées, contrairement à celle de l'année 2009-2010 qui a été augmentée significativement par les doses d'apport phosphaté quel que soit le type de fertilisant apporté.

La réponse du voandzou a été modélisée avec l'équation suivante :

$$P \text{ graine (2010)} = (1584 \pm 70) + (10,70 \pm 2,89) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,32 ; p \text{ value}=0,001)$$

L'apport conséquent de P a permis de rehausser d'une manière significative la teneur en P graine spécifiquement entre la dose 30 kg P ha⁻¹ et le témoin définissant ainsi le champ d'application du modèle.

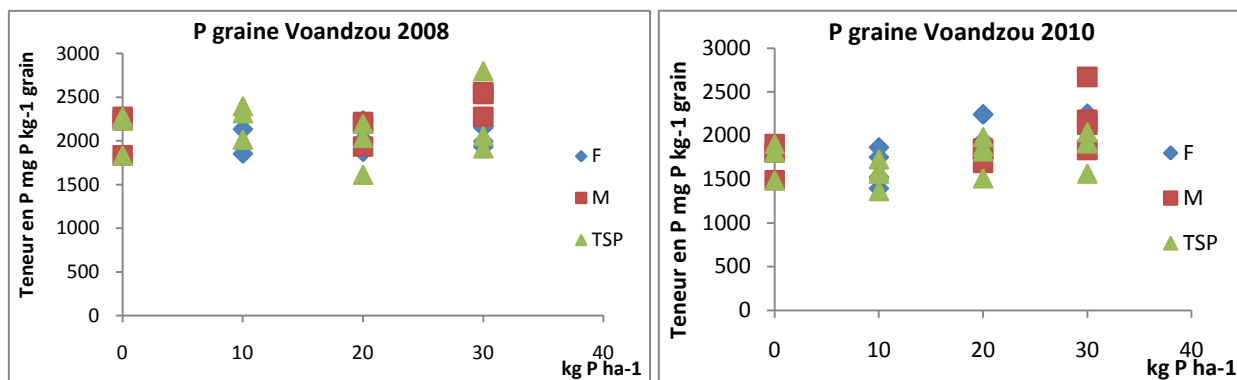


Figure I-4: Teneur en P des graines de voandzou dans la rotation culturale.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

L'apport phosphaté a réduit significativement la teneur en P des grains du riz pluvial à l'année 2008-2009 spécifiquement entre le témoin et la dose 20 kg P ha⁻¹ quel que soit le type de fertilisant appliqué.

L'effet de la fertilisation sur la teneur en P grain est donné par l'équation linéaire qui suit :

$$P \text{ grain (2009)} = (917 \pm 31) - (3,82 \pm 1,65) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,122 ; p \text{ value}=0,025)$$

Ce modèle peut être appliqué entre les doses 0 à 20 kg P ha⁻¹.

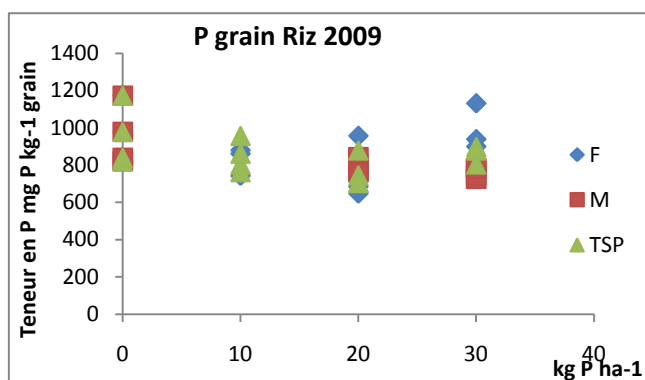


Figure I-5: Teneur en P des grains de riz dans la rotation culturale

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Teneur en P grain dans le système monocultural

La teneur en P des grains de riz a été significativement affectée par l'apport de phosphore à l'année 2009 et 2010 quelle que soit la forme du fertilisant utilisée.

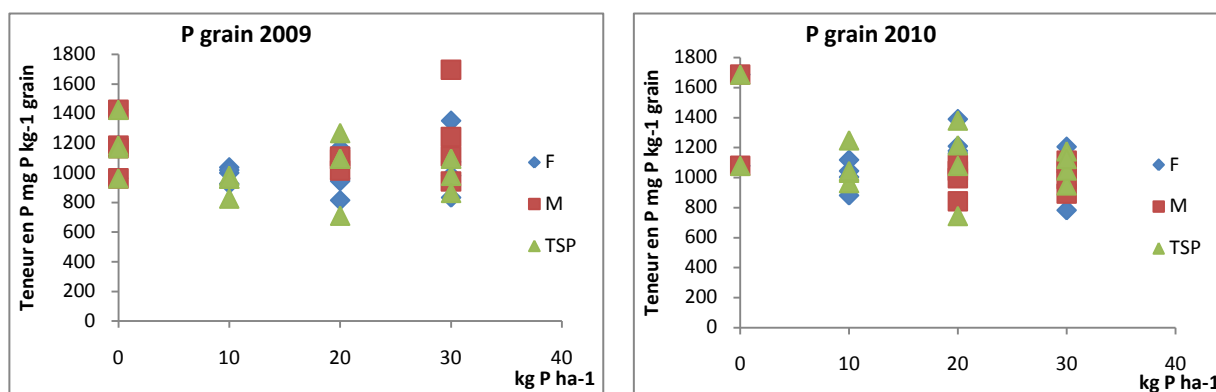


Figure I-6: Teneur en P du grain de riz dans le système monocultural.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

La teneur de P grain suivant la dose de P apporté a été modélisée par les équations suivantes :

$$P \text{ grain (2009)} = (1079 \pm 58) - (2,44 \pm 2,39) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,18; p \text{ value}=0,04)$$

$$P \text{ grain (2010)} = (1269 \pm 65) - (8,62 \pm 3,18) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,17; p \text{ value}=0,01)$$

Les deux modèles peuvent être appliqués entre le témoin sans P et la dose d'apport de 10 kg P ha⁻¹ au-delà de laquelle aucune différence significative n'a été observée.

La comparaison des deux modèles de l'année 2009 entre les deux systèmes de culture a montré la supériorité de la teneur en P dans les grains du riz dans le système monocultural avec ou sans apport de P spécifiquement entre 0 à 10 kg P ha⁻¹.

3.3 Efficience d'Utilisation du Phosphore (EUP)

EUP sous système de culture à rotation

Sous voandzou, la fertilisation n'a pas significativement affecté l'efficacité agronomique (EA) au cours de l'année 2008. Contrairement à l'année 2010 où une augmentation significative de l'EA a été observée avec l'apport organique à dose croissante de P par rapport au TSP. Dans la culture de riz pluvial de l'année 2009, l'apport croissant de phosphore a permis d'améliorer significativement l'efficacité agronomique surtout avec le TSP comparé au traitement combiné et organique.

L'apport phosphaté a augmenté significativement l'efficience d'utilisation de P (PUtE) sous culture de voandzou pendant l'année 2008 et 2010 quelle que soit la forme de fertilisation utilisée. Par ailleurs, l'interaction entre la dose de P et la forme apportée a été significative.

La modélisation à partir d'une droite de régression a été donnée par les équations suivantes :

$$PUtE (2008) = (0,28 \pm 0,05) + (0,010 \pm 0,003) * \text{Dose P}^F + (0,008 \pm 0,003) * \text{Dose P}^M + (0,006 \pm 0,003) * \text{Dose P}^{TSP} \quad (R^2=0,030; p \text{ value}=0,019)$$

$$\text{PUtE (2010)} = (0,74 \pm 0,11) + (0,047 \pm 0,007) * \text{Dose P}^{\text{F}} + (0,043 \pm 0,007) * \text{Dose P}^{\text{M}} + (0,023 \pm 0,007) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (\text{R}^2=0,59 ; \text{p value} < 0,0001)$$

D'après ces modèles, l'interaction entre les doses et la fertilisation organique combinée ou non avec le TSP a amélioré l'efficacité d'utilisation de P chez le voandzou.

Chez le riz pluvial, l'apport de P au-delà de 10 kg P ha⁻¹ a affecté significativement le PUtE quel que soit le type de fertilisant apporté. Toutefois, l'effet de l'interaction entre la dose de P et la forme de fertilisant a été significativement différent et le modèle représentatif a été donné par l'équation qui suit :

$$\text{PUtE (2009)} : (0,67 \pm 0,21) + (0,049 \pm 0,014) * \text{Dose P}^{\text{F}} + (0,090 \pm 0,014) * \text{Dose P}^{\text{M}} + (0,125 \pm 0,016) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (\text{R}^2=0,68 ; \text{p value} < 0,0001)$$

La fertilisation minérale avec les doses croissantes de P a permis d'améliorer le PUtE sous riz pluvial à la deuxième année de rotation culturale.

L'indicateur qui reflète l'assimilation des plantes par rapport à la teneur en P dans le sol, PUPE, a été marqué par une diminution significative suite à l'apport de fertilisant phosphaté au voandzou au cours de l'année 2008 et 2009. Le PUPE de l'année 2010 a été rehaussé significativement en comparaison avec l'année 2008 quelle que soit la forme de fertilisant. L'interaction des différentes formes de fertilisation avec les doses a été significative et la modélisation avec une équation de régression linéaire est donnée comme suit :

$$\text{PUPE (2009)} : (429 \pm 23) - (3,508 \pm 1,590) * \text{Dose P}^{\text{F}} - (10,429 \pm 1,627) * \text{Dose P}^{\text{M}} - (11,195 \pm 1,861) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (\text{R}^2=0,65 ; \text{p value} < 0,0001)$$

$$\text{PUPE (2010)} : (514 \pm 24) - (1,616 \pm 1,665) * \text{Dose P}^{\text{F}} - (6,929 \pm 1,639) * \text{Dose P}^{\text{M}} - (11,272 \pm 1,695) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (\text{R}^2=0,58 ; \text{p value} < 0,0001)$$

Ces modèles nous ont permis de déduire que l'apport de TSP à dose croissante de P a diminué l'efficacité d'assimilation du P d'une valeur en moyenne de 11 points et que l'apport de fertilisant organique l'a amélioré.

Tableau 3: L'efficacité de l'apport organique évaluée par l'efficacité agronomique, l'Efficiencia d'utilisation du P et l'Efficiencia d'assimilation du P sous système de culture à rotation voandzou-riz pluvial.

	Fumier (kg P ha ⁻¹)	TSP (kg P ha ⁻¹)	EA	EA Riz	EA	PUtE	PUtE riz	PUtE	PUPE riz	PUPE
			Voandzou		Voandzou	voandzou		voandzou		voandzou
			2007-2008	2008-2009	2009-2010	2007-2008	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010
Témoin	0	0	-	-	-	0,24ns	0,29d	0,51b	450a	546a
F10	10	0	31ns	133abc	186a	0,41ns	1,94bc	1,68a	299abc	475ab
F20	20	0	27ns	71bc	136ab	0,51ns	2,22bc	1,77a	314abc	475ab
F30	30	0	23ns	50c	103ab	0,59ns	1,89c	1,93a	355ab	478ab
TSP10	0	10	22ns	210a	104ab	0,32ns	2,81bc	1,23a	298bc	310bc
TSP20	0	20	22ns	137ab	70b	0,48ns	3,97a	1,27a	140c	277bc
TSP30	0	30	10ns	65bc	47b	0,36ns	2,60abc	1,24a	175bc	213c
F + TSP20	10	10	18ns	97bc	122ab	-	2,79bc	1,85a	217bc	341bc
F + TSP30	20	10	27ns	76bc	103ab	0,35ns	3,37ab	1,80a	139c	329bc

EA : Efficacité agronomique; PUtE : Efficiencia d'utilisation du P; PUPE : Efficiencia d'assimilation du P

EUP sous système monocultural

L'efficacité agronomique du riz pluvial a été significativement affectée par l'augmentation des doses d'apport en P au cours de l'année 2010 par rapport à 2009. En effet, les fortes valeurs ont été observées avec la dose 10 kg P ha⁻¹; valeurs qui diminuent en fonction de l'augmentation de dose. Par ailleurs, l'effet des différentes formes de fertilisants en interaction significative avec les doses de P sur l'EA a été similaire entre eux marqué par une réduction de l'EA autour de -11 à -13 points respectivement pour F ou M et le TSP.

La dose de P apportée a amélioré significativement l'efficiencia d'utilisation de P durant les deux années 2009 et 2010 quel que soit le type de fertilisant. L'interaction entre la dose et la forme de fertilisant a montré aussi que l'apport organique a permis d'améliorer le PUtE sous riziculture pluviale.

La modélisation avec la droite de régression a été rapportée par les équations suivantes :

$$\text{PUtE (2009)} : (0,17 \pm 0,15) + (0,083 \pm 0,011) * \text{Dose P}^{\text{F}} + (0,078 \pm 0,010) * \text{Dose P}^{\text{M}} + (0,068 \pm 0,011) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (R^2=0,71 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

$$\text{PUtE (2010)} : (1,95 \pm 0,57) + (0,149 \pm 0,036) * \text{Dose P}^{\text{F}} + (0,100 \pm 0,033) * \text{Dose P}^{\text{M}} + (0,099 \pm 0,036) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (R^2=0,39 ; p \text{ value}=0,002)$$

Ces deux modèles ont montré la supériorité de PUtE de l'année 2010 comparée à 2009 avec ou sans fertilisation.

L'efficacité d'assimilation sous traitement organique a été significativement plus élevée par rapport au traitement minéral pour les années 2009 et 2010. Toutefois, l'apport phosphaté a significativement diminué la PUPE comparée au témoin. L'effet de la fertilisation a été plus apprécié à travers l'interaction entre dose de P et forme de fertilisant dont la modélisation a été représentée par les équations suivantes :

$$\text{PUPE (2009)} : (376 \pm 21) - (1,059 \pm 1,431) * \text{Dose P}^{\text{F}} - (4,041 \pm 1,409) * \text{Dose P}^{\text{M}} - (7,713 \pm 1,431) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (R^2=0,46 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

$$\text{PUPE (2010)} : (384 \pm 32) - (3,853 \pm 2,066) * \text{Dose P}^{\text{F}} - (9,725 \pm 1,874) * \text{Dose P}^{\text{M}} - (13,427 \pm 2,245) * \text{Dose P}^{\text{TSP}} \quad (R^2=0,61 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

D'après ces deux modèles, l'efficacité d'assimilation du P a été diminuée par l'apport de TSP tandis que l'apport organique a amélioré l'efficacité du TSP en augmentant la PUPE. Le résultat de l'année 2010 a aussi légèrement dépassé celui de 2009 en tenant compte de ces modèles avec ou sans apport phosphaté.

Tableau 4. L'efficacité de l'apport organique évaluée par l'efficacité agronomique, l'Efficienc e d'utilisation du P et l'Efficienc e d'assimilation du P sous système monocultural riz-riz.

	Fumier (kg P ha ⁻¹)	TSP (kg P ha ⁻¹)	EA Riz		PUtE riz		PUPE riz	
			2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010
Témoin	0	0	-	-	0,04c	0,99b	408a	415a
F10	10	0	83ns	488a	0,88b	6,08a	323abcd	283b
F20	20	0	96ns	188bc	1,60ab	5,07a	379ab	256b
F30	30	0	75ns	174bc	2,28a	6,02a	343abc	213bc
TSP10	0	10	153ns	301b	1,48ab	4,49a	195cd	97c
TSP20	0	20	89ns	180bc	1,65ab	4,58a	234bcd	93c
TSP30	0	30	69ns	103c	1,97ab	4,23a	172d	53c
F + TSP20	10	10	94ns	234bc	1,94ab	5,43a	275bcd	167c
F + TSP30	20	10	94ns	137c	2,85a	4,23a	268bcd	129c

EA : Efficacité agronomique; PUtE : Efficience d'utilisation du P; PUPE : Efficience d'assimilation du P

La comparaison entre ces différents modèles au cours de l'année 2009 sous riz pluvial dans les deux systèmes de culture a révélé la supériorité du système de culture à rotation en termes de PUtE et PUPE.

3.4 Assimilation du Phosphore

Exportation de P sous système de culture à rotation

L'apport phosphaté a significativement augmenté l'exportation phosphatée du voandzou pour les années 2008 et 2010. Le phosphore exporté sous apport organique ou combiné a été significativement élevé par rapport au traitement exclusivement minéral pour l'année 2010 contrairement à la première année 2008 où aucune variation significative n'a été observée entre la forme de fertilisant. La modélisation de l'exportation de phosphore en fonction de dose et type de fertilisant est donnée par les équations suivantes :

$$P \text{ exp (2008)} = (0,91 \pm 0,21) + (0,045 \pm 0,009) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,47 ; p \text{ value}=0,0001)$$

$$P \text{ exp (2010)} = (1,82 \pm 0,54) + (0,093 \pm 0,029) * \text{Dose P} + (0,136 \pm 0,041) * \text{Dose P}^F + (0,144 \pm 0,042) * \text{Dose P}^M \quad (R^2=0,81 ; p \text{ value}=0,0001)$$

La dose de P apporté n'est plus significative au-delà de 20 kg P ha⁻¹ ce qui limite le champ d'application de ces modèles entre 0 à 20 kg P ha⁻¹. L'interaction entre fertilisation organique combiné ou non avec le TSP a amélioré significativement l'exportation du P chez le voandzou à l'année 2010 en comparaison avec le TSP comme référence.

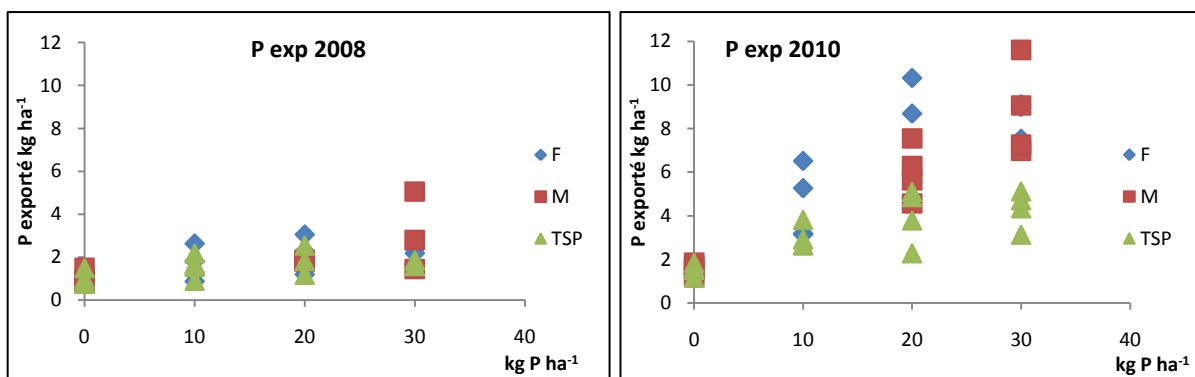


Figure I-7: Quantité de P exporté (kg P ha⁻¹) par le voandzou sous système de culture à rotation.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Chez le riz pluvial, l'exportation en P sous TSP à dose croissante a été significativement élevée comparée aux parcelles ayant reçu de dose croissante de fertilisant organique et combiné. Le phosphore exporté a été significativement affecté par la dose au cours de l'année 2009.

La modélisation de l'exportation avec un modèle de régression linéaire est donnée par l'équation suivante :

$$P \text{ exporté (2009)} = (0,499 \pm 0,161) + (0,055 \pm 0,008) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,51 ; p \text{ value}<0,0001)$$

Le phosphore exporté par le riz n'est plus significativement différent à partir de 10 kg P ha⁻¹ ce qui limite l'application de ce modèle entre 0 et 10 kg P ha⁻¹.

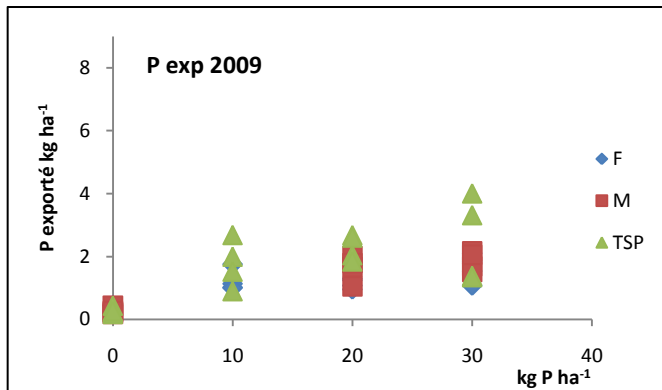


Figure I-8: Quantité de P exporté (kg P ha⁻¹) par le riz pluvial sous système de culture à rotation. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Exportation de P sous système monocultural

Durant les deux années culturales, 2009 et 2010, l'apport phosphaté a augmenté significativement l'exportation de phosphore quel que soit le type de fertilisant apporté.

La modélisation de l'exportation de P en fonction de dose de P apporté est donnée par les équations qui suivent :

$$P \text{ exporté (2009)} = (0,34 \pm 0,26) + (0,067 \pm 0,013) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,45 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

$$P \text{ exporté (2010)} = (2,47 \pm 0,51) + (0,121 \pm 0,026) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,378 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

Les modèles de l'année 2009 et 2010 peuvent être appliqués respectivement entre les doses 0-20kg P ha⁻¹ et 0 à 10 kg P ha⁻¹, doses significatives entre elles. La quantité de P exporté au cours de l'année 2010 a fortement dépassé celle de l'année 2009 avec ou sans apport de P.

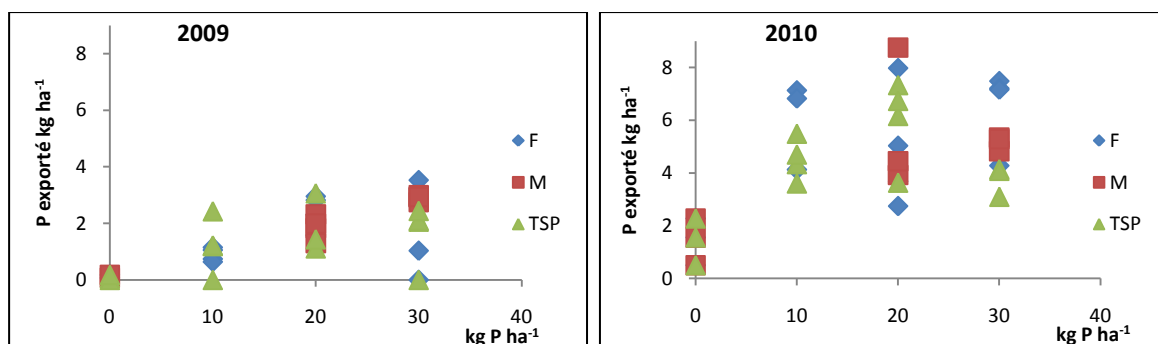


Figure I-9: Quantité de P exporté (kg P ha⁻¹) par le riz pluvial sous système monocultural. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

La comparaison des modèles de l'exportation phosphatée à la deuxième année 2009 entre les deux systèmes culturaux ont montré la supériorité de la quantité de phosphore exportée dans le système à rotation culturale avec ou sans apport de fertilisant phosphaté.

3.5 Bilan phosphaté

Sous l'apport annuel de fertilisant, une augmentation significative de bilan cumulé a été observée chez les deux systèmes de culture quelle que soit la forme de fertilisant apportée. La comparaison des deux modèles ci-après a révélé une légère régression du bilan sous système de culture à rotation. En comparaison avec le TSP, l'interaction de l'apport du fertilisant organique ou combiné avec la dose croissante de P a réduit le bilan de phosphore dans les deux systèmes culturaux comparé au TSP seul, plus marqué dans le système de culture à rotation.

$$\text{Bilan (SC à rotation)} = (-3,8 \pm 0,70) + (2,83 \pm 0,038) * \text{Dose P} - (0,144 \pm 0,053) * \text{Dose P}^{\wedge} \text{F} - (0,159 \pm 0,054) * \text{Dose P}^{\wedge} \text{M} \quad (R^2=0,998 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

$$\text{Bilan (S monocultural)} = (-2,94 \pm 1,08) + (2,884 \pm 0,058) * \text{Dose P} - (0,118 \pm 0,081) * \text{Dose P}^{\wedge} \text{F} - (0,080 \pm 0,083) * \text{Dose P}^{\wedge} \text{M} \quad (R^2=0,995 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

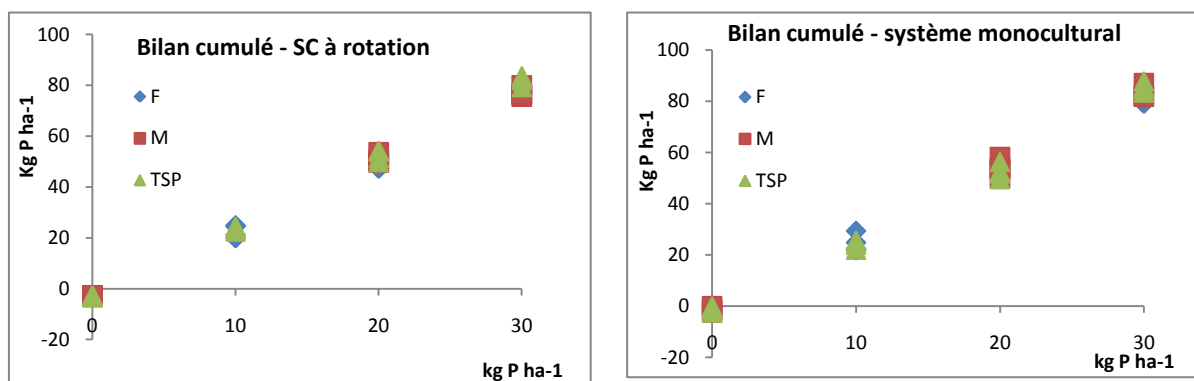


Figure I-10: Bilan cumulé sous système de culture à rotation et sous système monocultural.

F: Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

3.6 Statut phosphate du sol

3.6.1 P Olsen

Teneur en P Olsen sous système de culture à rotation

L'apport croissant de phosphore a significativement augmenté la teneur en P Olsen dans les deux systèmes culturaux et spécifiquement pour le traitement phosphaté ou combiné, significativement différent du traitement exclusivement organique.

La modélisation de la teneur en P Olsen en fonction de dose et de la forme de fertilisant par rapport au traitement TSP est donnée par les équations suivantes :

$$P \text{ Olsen (2009)} = (2,64 \pm 0,37) + (0,076 \pm 0,015) * \text{Dose P} - (1,255 \pm 0,420)[F] \quad (R^2=0,52 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

$$P \text{ Olsen (2010)} = (4,75 \pm 0,56) + (0,122 \pm 0,023) * \text{Dose P} - (2,701 \pm 0,621)[F] - (1,531 \pm 0,671)[M] \quad (R^2=0,55 ; p \text{ value} < 0,0001)$$

Ces deux modèles peuvent être appliqués entre les doses 0 et 20 kg P ha⁻¹ où la différence a été significative entre les doses et où aucune variation significative n'a été observée au-delà du 20 kg P ha⁻¹.

La teneur en P Olsen dans le système de culture à rotation est marquée par la supériorité de l'année 2010 avec ou sans apport de fertilisant. En prenant comme référence la forme de fertilisant TSP, ces modèles ont montré que l'apport de fertilisant organique a abaissé la teneur en P Olsen en moyenne de 1,3 mg P kg⁻¹ de sol en 2009, et de 2,7 mg P kg⁻¹ de sol en 2010 par rapport au TSP. Il en est de même avec l'apport de fertilisant combiné par rapport au TSP en 2010 avec une diminution en moyenne de 1,5 mg P kg⁻¹ de sol.

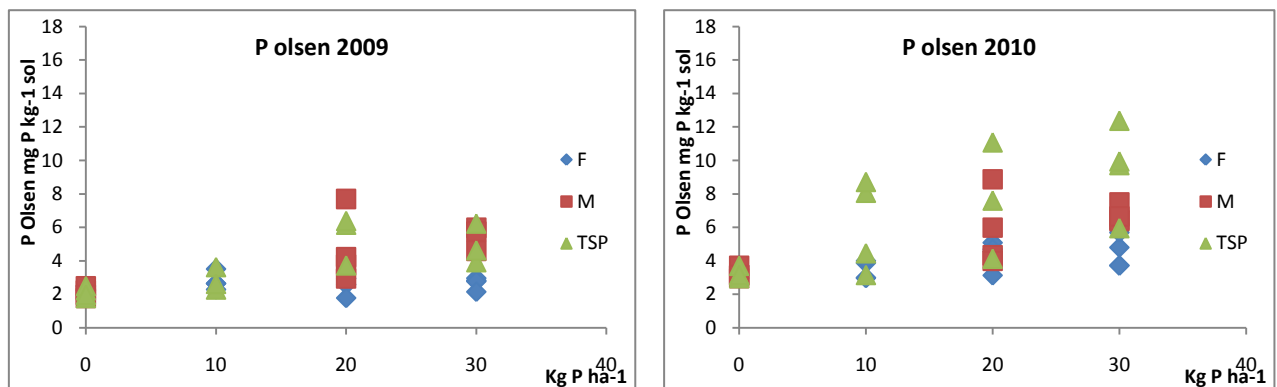


Figure I-11: Effet de système de culture à rotation riz-voandzou sous fertilisation organique, minéral, et combiné sur la teneur en P Olsen dans le système de culture à rotation.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Teneur en P Olsen sous système monocultural

L'effet des doses croissantes de phosphore a été significatif dans les deux systèmes culturaux quelle que soit la forme de fertilisant apportée. Par ailleurs, le traitement exclusivement organique a été significativement inférieur au traitement exclusivement minéral ou combiné avec le fumier.

La teneur en P Olsen a été modélisée en fonction de dose de P apportée et de la forme de fertilisant avec comme fertilisant de référence le TSP, et est donnée par les équations suivantes :

$$P \text{ Olsen (2009)} = (3,94 \pm 0,34) + (0,050 \pm 0,014) * \text{Dose P} - (1,654 \pm 0,376)[F] \quad (R^2=0,45; \text{ p value} < 0,0001)$$

$$P \text{ Olsen (2010)} = (5,98 \pm 0,73) + (0,186 \pm 0,031) * \text{Dose P} - (4,983 \pm 0,837)[F] - (2,741 \pm 0,904)[M] \quad (R^2=0,61; \text{ p value} < 0,0001)$$

Au-delà de 30 kg P ha⁻¹, la différence par rapport au témoin a été significative pour l'année 2009. Cette différence significative a été observée entre 0 et 10 kg P ha⁻¹ pour l'année 2010 marquant aussi la limite d'application de ces modèles.

Les deux modèles ont été marqués par la supériorité de la teneur en P Olsen de l'année 2010 avec ou sans apport de phosphore surtout dans le traitement exclusivement minéral. L'apport de fumier a réduit significativement la teneur de P Olsen en moyenne de 1,7 mg P kg⁻¹ de sol pour l'année 2009 et de 5 mg P kg⁻¹ de sol au cours de l'année 2010 en comparaison avec le TSP. La même observation a été faite avec le traitement combiné avec une diminution moyenne de 2,7 mg P kg⁻¹ de sol.

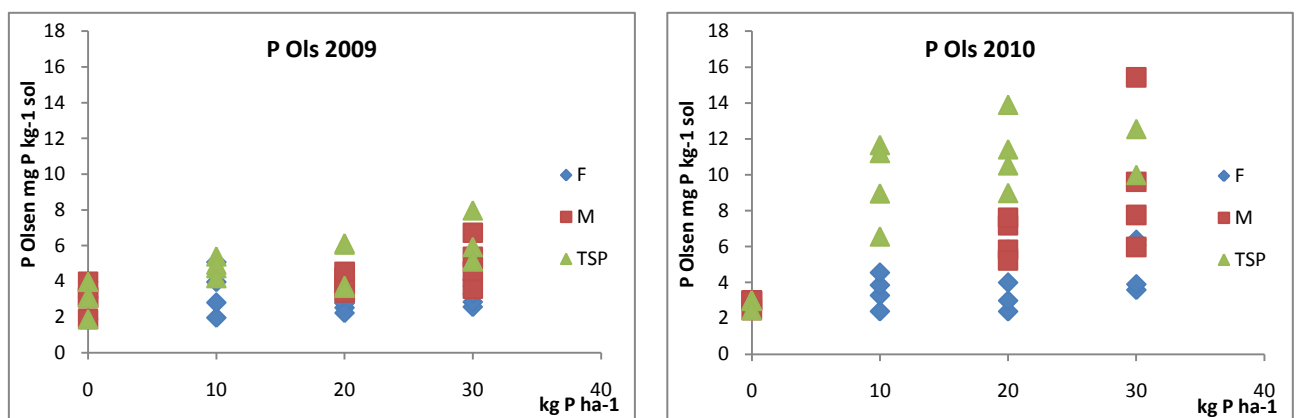


Figure I-12: Effet de système monocultural riz-riz sous fertilisation organique, minéral, et combiné sur le P Olsen.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

La comparaison des deux modèles au cours de l'année 2009 a montré que la teneur en P Olsen dans le système monocultural a dépassé celle du système de culture à rotation avec ou sans apport de phosphore.

3.6.2 Concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol

Cp sous système de culture à rotation

L'apport de phosphore a significativement augmenté la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (Cp) durant l'année 2009 et 2010 quelle que soit la forme de fertilisant utilisée.

L'évolution de Cp en fonction de dose a été modélisée par la droite de régression suivante :

$$Cp (2009) = (0,014 \pm 0,002) + (0,00019 \pm 0,00006) * Dose P (R^2=0,23; p \text{ value}=0,019)$$

$$Cp (2010) = (0,009 \pm 0,001) + (0,00012 \pm 0,00004) * Dose P (R^2=0,21; p \text{ value}=0,021)$$

Au-delà de 30 kg P ha⁻¹, la Cp a été significativement différente du témoin ce qui définit aussi la limite d'application des modèles. La Cp au cours de l'année 2009 a dépassé celle de l'année 2010 avec ou sans apport phosphaté.

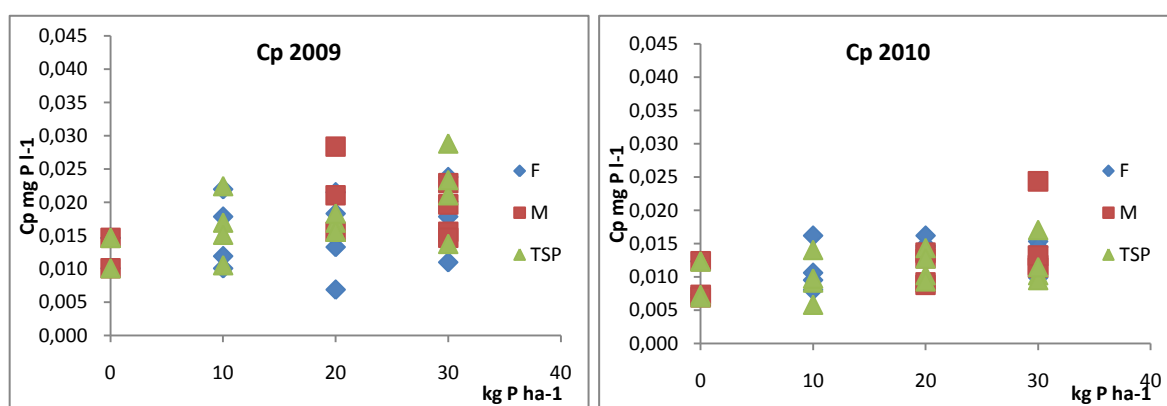


Figure I-13: Variation de la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol sous système de culture à rotation riz-voandzou avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Cp sous système monocultural

La concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol a été significativement affectée par les doses de P apporté pour l'année 2009 et 2010 quel que soit le type de fertilisant utilisé. La modélisation de Cp en fonction de dose de P a été rapportée par les équations suivantes :

$$Cp (2009) = (0,011 \pm 0,002) + (0,00022 \pm 0,00007) * Dose P (R^2=0,22 ; p \text{ value}=0,018)$$

$$Cp (2010) = (0,009 \pm 0,002) + (0,00036 \pm 0,00008) * Dose P (R^2=0,38 ; p \text{ value}=0,0005)$$

La comparaison des deux modèles a montré que la Cp de l'année 2009 a été légèrement supérieure à celle de l'année 2010 sans apport phosphaté ; toutefois aucune variation n'a été observée avec l'apport de phosphore supérieur à 20 ou 30 kg P ha⁻¹, étant les doses significatives par rapport au témoin. Ces doses définissent aussi la limite de ces modèles.

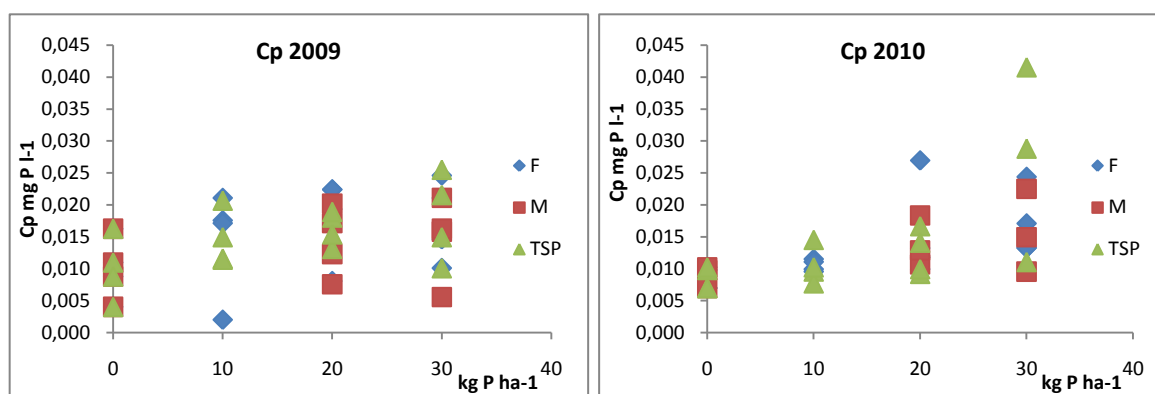


Figure I-14: Variation de la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol sous système monocultural avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Durant l'année 2009, la Cp du système de culture à rotation a dépassé le système monocultural avec ou sans apport phosphaté de 0,014 à 0,011 mg P l⁻¹.

3.6.3 P résine

P résine sous système de culture à rotation

Une augmentation significative de la teneur en P résine a été observée suite à l'apport croissant de fertilisant phosphaté chez l'année 2009 et 2010 quelle que soit la forme de fertilisant utilisée.

La modélisation de la variation de la teneur en P résine en fonction des doses de phosphore apportées et de types de fertilisant est donnée par les équations suivantes :

$$P \text{ résine (2009)} = (0,50 \pm 0,03) + (0,004 \pm 0,001) * \text{Dose P} \quad (R^2=0,25 ; p \text{ value}=0,011)$$

$$P \text{ résine (2010)} = (0,56 \pm 0,09) + (0,022 \pm 0,003) * \text{Dose P} - (0,241 \pm 0,095)[F] \quad (R^2=0,55 ; p \text{ value}<0,0001)$$

Les doses apport au-dessus de 20 kg P ha⁻¹ ont été significativement différentes du témoin sans apport définissant ainsi le champ d'application des modèles. La comparaison de ces modèles a montré la supériorité de la teneur en P résine avec ou sans apport phosphaté. Par ailleurs, au cours de l'année 2010 l'apport du fumier a réduit la valeur moyenne de P résine de 0,241 mg P ha⁻¹ par rapport au TSP comme référence.

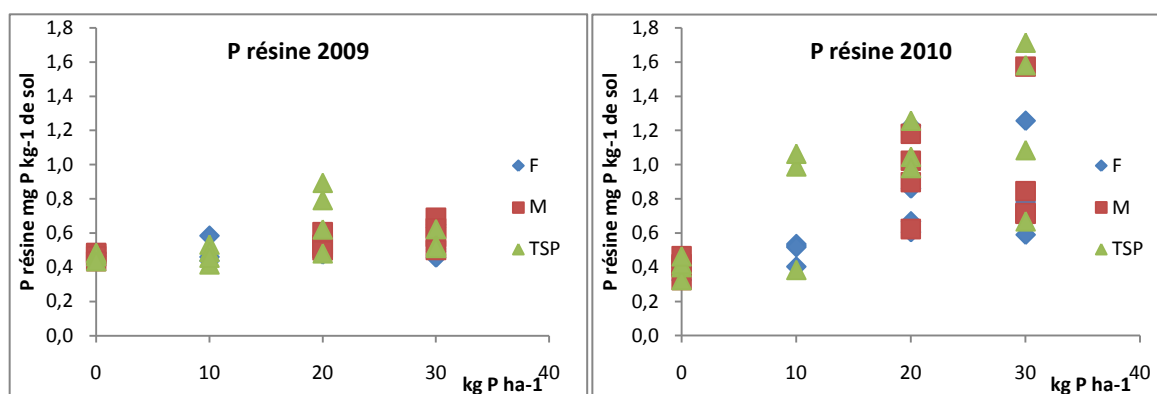


Figure I-15: Variation de la teneur en P résine sous système de rotation culturale riz-voandzou avec fertilisation organique, minéral, et combiné sur le Cp durant deux saisons culturales.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

P résine sous système monocultural

L'apport phosphaté a permis d'augmenter significativement la teneur en P résine pour les années 2009 et 2010. La teneur en P résine a été significativement plus élevée sous fertilisation combinée comparée au traitement organique.

La teneur en P résine a été modélisée avec les équations qui suivent :

$$P \text{ résine (2009)} = (0,28 \pm 0,02) + (0,0008 \pm 0,0006) * \text{Dose P} - (0,039 \pm 0,018)[F] \quad (R^2=0,15) ; p \text{ value}=0,09$$

$$P \text{ résine (2010)} = (0,55 \pm 0,19) + (0,043 \pm 0,008) * \text{Dose P} - (0,480 \pm 0,213)[F] \quad (R^2=0,49) ; p \text{ value}<0,0001$$

Comparée au témoin, la différence est significative au-delà de 20 kg P ha⁻¹. La teneur en P résine de l'année 2010 a dépassé largement celle de l'année 2009 avec ou sans apport de phosphore. Durant l'année 2010, l'apport organique a diminué la teneur en P résine d'une valeur moyenne de 0,48 mg P kg⁻¹ de sol avec le TSP comme référence.

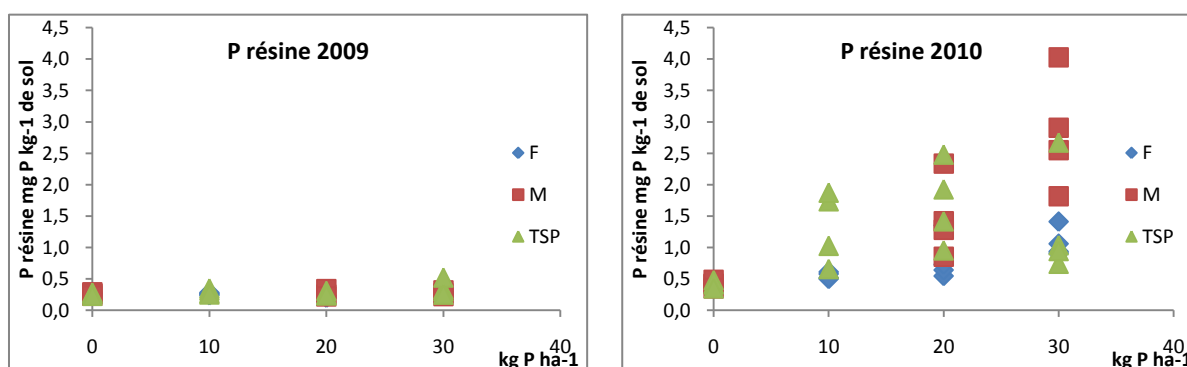


Figure I-16: Variation de la teneur en P résine sous système monocultural riz-riz avec fertilisation organique, minérale, et combinée sur le Cp. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP), M: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

La comparaison des modèles sous riz pluvial au cours de l'année 2009 a permis de déduire la supériorité de la teneur en P résine sous système de culture à rotation avec ou sans apport de phosphore.

3.7 Potentiel Hydrogène (pH)

pH du sol sous système de culture à rotation

Aucune variation significative n'a été observée entre les doses d'apport phosphaté pour l'année 2009 et 2010. Par ailleurs sous fertilisation minérale, l'abaissement de pH a été significatif comparé au traitement organique et combiné au cours de l'année 2010.

Tableau 4: pH des sols sous système de culture à rotation.

Traitement	Dose de P (kg P ha ⁻¹)	pH eau	
		2008-2009	2009-2010
Témoin	0	5,99ns	5,55abc
Fumier	10	6,01ns	5,75abc
Fumier	20	6,07ns	6,03a
Fumier	30	6,06ns	5,80ab
TSP	10	5,76ns	5,48abc
TSP	20	5,84ns	5,23c
TSP	30	5,91ns	5,38bc
F + TSP	20	5,87ns	5,58abc
F + TSP	30	6,02ns	5,88ab
Dose P		0,837	0,300
Forme P		0,130	0,002**
Dose P x Forme P		0,273	0,0004***

Les moyennes dans chaque colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($P=0,05$) par Newman Keuls; ns: non significatif. ** Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,01, ***Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,001.

pH du sol sous système monocultural

La même observation que celle du système de culture à rotation a été faite sur le pH de l'année 2009 contrairement à l'année 2010 où une différence significative a été observée entre les doses et les formes de fertilisants par rapport au témoin. Le fertilisant minéral a été significativement inférieur aux fertilisants organiques et combiné.

Tableau 5: pH des sols sous système monocultural.

Traitement	Dose de P (kg P ha ⁻¹)	pH eau	
		2008-2009	2009-2010
Témoin	0	6,23ns	5,275c
Fumier	10	6,12ns	5,8bc
Fumier	20	6,17ns	6,175a
Fumier	30	6,14ns	6,5a
TSP	10	5,92ns	5,325c
TSP	20	5,99ns	5,525c
TSP	30	5,98ns	5,575c
F + TSP	20	5,87ns	6,15ab
F + TSP	30	6,04ns	6,125ab
Dose P		0,097	< 0,0001***
Forme P		0,320	0,009**
Dose P x Forme P		0,153	< 0,0001***

Les moyennes dans chaque colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($P=0,05$) par Newman Keuls; ns: non significatif. ** Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,01, ***Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,001.

3.8 Variation de stock en phosphore

Dans le système de rotation culturale, la variation de stock de phosphore biodisponible (kg P ha⁻¹) : P résine, P hydrosoluble et P Olsen (calculé à partir des 20 premiers centimètres de sol multiplier la teneur en P (mg P kg⁻¹) sol par 2,4 t ha⁻¹) a été significativement corrélée avec le stock théorique de phosphore dans le sol. En effet, la variation de stock de P biodisponible augmente en fonction du bilan cumulé pour l'année 2009 et 2010.

La même observation a été faite dans le système monocultural de riz pluvial où une corrélation significative a été observée entre la variation de stock en P biodisponible et le bilan cumulé de P dans les deux années excepté la quantité de P résine pour l'année 2009. Les différents paramètres ont été reportés dans le tableau suivant :

Tableau 6: Variation de stock de P biodisponible suivant le bilan cumulé dans les deux systèmes culturaux pour l'année 2009 et 2010.

(r ; p value)	Bilan/P Olsen		Bilan/P résine		Bilan/P hydrosoluble	
	2009	2010	2009	2010	2009	2010
Système de culture à rotation	(0,59 ; 0,0001)***	(0,59 ; < 0,0001)***	(0,45 ; 0,003) **	(0,70 ; < 0,0001)***	(0,53 ; 0,0002)**	(0,42 ; 0,005)**
Système monocultural	(0,44 ; 0,003)**	(0,38 ; 0,010)*	ns	(0,60 ; < 0,0001)***	(0,57 ; < 0,0001)***	(0,42 ; 0,003)**

r : corrélation entre le P biodisponible (P Olsen, P résine, P hydrosoluble) et le bilan cumulé.
 * Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,05, ** Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,01, *** Statistiquement significatif à un niveau de probabilité de 0,001, ns : non significatif à 0,005.

4 Discussion

4.1 Rendement et efficience d'utilisation du phosphore

Dans cette étude, l'hypothèse était faite qu'aucun macroélément n'est limitant pour les cultures. Ainsi, la variation de P sous différente forme de fertilisant a été testée afin d'étudier et d'évaluer l'effet de phosphore en termes de rendement et de biodisponibilité de P. L'efficience d'utilisation du P, étant l'indicateur de l'effet de l'application du phosphore sur le rendement des cultures, a été étudiée à partir des composantes EA, P_UtE et P_UPE (Shah et al., 2001; Alam et al., 2003).

Pour le système de culture à rotation, une augmentation significative du rendement en grain de voandzou et de riz pluvial a été observée suite aux apports à doses croissantes de phosphore. L'effet de la rotation culturale a été observé à partir de la deuxième année culturale notamment chez le riz pluvial en 2009 marqué par la supériorité du traitement minéral en contraste avec le voandzou en 2010 où l'apport organique avec ou sans TSP a été significativement plus élevé par rapport au TSP. Les rendements du voandzou observés dans cette étude ont dépassé largement ceux enregistrés actuellement avec le système de production paysanne de 650-850 kg ha⁻¹, et concordent aux rendements observés dans les parcelles expérimentales de 2000 à 3900 kg ha⁻¹ (Mulila-Mutti and Kanenga, 1996; Misangu et al., 2007). Les données prédictives sur l'éventuel potentiel de production du voandzou se situent autour de 3000 à 4500 kg ha⁻¹ ce qui nous a permis de déduire que le voandzou a pu développer son potentiel de production avec l'apport organique combiné ou non avec le TSP (Ntundu et al., 2006). L'interaction positive entre le fumier et le TSP en termes de rendement spécifiquement à faibles doses montre l'effet synergique sur la croissance des plantes rapporté par les autres auteurs suite à la combinaison du fumier animal avec les fertilisants organiques (Iyamuremye et al., 1996; Nziguheba et al., 1998; Gichangi et al., 2010). Par ailleurs, les rendements riziocoles observés ont été en accord avec ceux obtenus par Nguetta et al. (2006)

en Afrique sur une vingtaine de variétés de riz pluvial avec un apport de 250 kg de NPK variant de 0 à 7 Mg ha⁻¹ (Nguetta et al., 2006) et par Saito au nord de Laos en 2009 suite à un apport de 50 kg P ha⁻¹ de TSP qui sont de 1,7 à 3,2 Mg ha⁻¹ selon les cultivars utilisés (Saito et al., 2006).

La supériorité de rendement rizicole en 2009 avec le TSP pourrait être le résultat de l'arrière effet de la précédente culture, le voandzou. En effet, la faible PUE et PUPE du voandzou en 2008 avec le TSP reflète une mauvaise utilisation à court terme du phosphore soluble apporté sous forme de TSP qui est sujet à la fixation par les constituants du sol, sesquioxydes de Fe et Al, pour n'être libéré qu'après une certaine période voire quelques années (Roland et al., 1997; Sanchez et al., 1997; Smaling et al., 1997). Andriamananjara et al. (2010) ont enregistré une réserve importante de P sous forme de P Olsen chez le voandzou au cours d'une expérimentation en pot avec fertilisation minérale TSP à dose croissante de P (Andriamananjara et al., 2010). Cette forte teneur en P Olsen a fait l'objet d'une hypothèse d'arrière effet pour les cultures ultérieures, notamment l'exemple du riz, qui est justifiée par les résultats obtenus dans cette étude.

Par ailleurs, l'augmentation de rendement avec une forte teneur en P grain chez le voandzou à la troisième année culturale sous système de culture à rotation pourrait être attribuée à l'effet du système de rotation culturale couplant la caractéristique du voandzou et la fertilisation. En effet, le voandzou, étant une légumineuse fixatrice d'azote atmosphérique, est capable de modifier les propriétés physico-chimiques et la composition biologique du sol. Il a été montré que les légumineuses peuvent accroître l'acquisition en P par plusieurs mécanismes notamment l'efflux de proton, la sécrétion des exsudats racinaires telle que les carboxylates, la production des enzymes notamment les phosphatases, les symbioses mycorhizienne et rhizobienne et l'augmentation de la vitesse de l'absorption phosphatée (Hinsinger, 2001; Vance, 2001; Shenoy and Kalagudi, 2005; Li et al., 2008; Lambers et al., 2009; Richardson et al., 2009). Ainsi les plantes bénéficient de ces nutriments, tels que P, qui sont inaccessibles pour les plantes à cause de l'éloignement racinaire, de leur localisation dans les micropores du sol qui peuvent être trop petits pour être accessibles par les racines, ou encore de leurs présences sous des formes non disponibles aux plantes (Lambers et al., 2009). Dans une situation d'augmentation de la teneur en P grain sous voandzou *versus* réduction sous riz pluvial, Zhu et Smith (2001) ont rapporté que les plantes issues des graines ayant une plus grande réserve initiale en P tendent à accumuler plus de P (Zhu and Smith, 2001).

Chez le riz pluvial, l'augmentation de rendement couplée avec la réduction significative de la teneur en P grain dans les deux systèmes culturaux concordent avec les résultats trouvés par Calderini et al. (1995) et Manske et al. (2002) sur les variétés de blé avec une corrélation négative entre le rendement et la concentration en P dans le grain (Calderini et al., 1995; Manske et al., 2001). La productivité végétale peut être aussi tributaire des conditions édapho-

climatiques notamment par un meilleur rendement suite à une meilleure saison de pluie pour l'année 2010 dans les deux systèmes culturaux.

La supériorité de l'efficacité d'utilisation de phosphore en termes de PUE et PUPE sous traitement organique par rapport au TSP observée dans les deux systèmes culturaux exceptée la deuxième année du système de culture à rotation pourrait être expliquée par la nature du fertilisant organique. En effet, comparé au TSP, l'apport organique permet une meilleure rétention hydrique, une augmentation de la capacité d'échange cationique, une amélioration de la structure du sol, un apport des éléments nutritifs aux plantes (Cédric, 2003). Les éléments nutritifs sont libérés progressivement dans la solution du sol après minéralisation des matières organiques à travers l'activité d'enzyme extracellulaire tel que le phosphatase acide, produite principalement par les micro-organismes du sol (Sanchez et al., 1997; Bünemann, 2003). Ainsi, l'azote libéré après minéralisation des matières organiques se trouve principalement sous forme de NH_4^+ en comparaison à la forme NO_3^- issu de l'urée après nitrification rapide de l'engrais minéral (Chaillou and Lamaze, 1997). Chaillou et al. (1986) ont montré que les plantes ayant reçu NH_4^+ contenaient des teneurs plus élevées en P que les plantes ayant reçu NO_3^- (Chaillou et al., 1986). Les expériences de Dan et Hans sur une légumineuse pérenne en 2009 ont montré une meilleure efficacité de légumineuse sous nutrition avec NH_4^+ (Dan and Brix, 2009). Par ailleurs, les anions organiques produits après décomposition des matières organiques peuvent se fixer au niveau du site de fixation des constituants de la phase solide du sol (Hinsinger, 2001 ; Guppy et al., 2005) améliorant ainsi l'efficacité d'utilisation du phosphore du fertilisant organique d'une part et du TSP par la combinaison fumier-TSP d'autre part.

La supériorité de PUE et de PUPE du système de culture à rotation par rapport au système monoculturel a permis de montrer l'efficacité du système de culture à rotation en termes de rendement et de mobilisation de P.

4.2 Mobilisation du phosphore

Le bilan annuel de phosphore, étant la quantité théorique du phosphore dans le sol issu de la variation entre l'apport et l'exportation dans les récoltes (Morel et al., 2007), a été marqué par des bilans excédentaires annuels dans les parcelles avec apports phosphatés en comparaison avec un bilan déficitaire dans les parcelles témoins sans apport de phosphore. Ces bilans négatifs au niveau des parcelles témoins révèlent la fragilité du système de culture sans compensation d'un apport exogène en P et qui dégrade progressivement la fertilité du sol.

La supériorité du bilan dans le système monoculturel en comparaison avec le système de culture à rotation plus spécifiquement sous fertilisation minérale reflète une meilleure mobilisation de phosphore sous rotation culturale. En effet, l'exportation en phosphore du riz pluvial sous système de culture à rotation à la deuxième année, 2009, a été supérieure par rapport à l'exportation sous système monoculturel surtout pour les traitements organique et

combiné. Par ailleurs, la teneur en P Olsen sous riz pluvial dans le système de culture à rotation, inférieure à celle du système monoculturel en 2009, montre l'utilisation de P dans le système de culture à rotation avec le voandzou comme précédente culturale. Dans la rotation culturale, l'enfouissement de résidus couplé avec l'apport d'engrais à la deuxième année 2009 ont largement amélioré non seulement l'efficacité de l'engrais minéral TSP dans le prélèvement phosphaté des plantes mais également la biodisponibilité de P dans le sol par la réduction du site de fixation au niveau des oxyhydroxydes de Fe et Al par les produits de la minéralisation tels que les ligands organiques, conduisant ainsi à un accroissement des ions «phosphate» phytodisponibles (Dabin, 1971; Pypers et al., 2005). L'assimilabilité de P a été évaluée notamment par la teneur en P résine, la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol Cp dans notre étude. En effet, les teneurs en P résine et Cp ont été meilleures pour l'année 2009 sous culture à rotation culturale comparée au système monoculturel. La teneur en P Olsen ne reflète que partiellement la biodisponibilité de P dans le sol étant donné que la méthode d'extraction chimique avec le bicarbonate quantifie non seulement le phosphore assimilable ou la forme échangeable mais également la forme fortement retenue par les constituants du sol jusqu'à 70% P immobile, limitant ainsi l'efficacité de la méthode P Olsen dans l'évaluation de la biodisponibilité de P sous culture (Fardeau and Jappe, 1988).

La forte corrélation significative entre le bilan, et le stock de P biodisponible dans le sol qui représente la quantité réelle du phosphore dans le sol (multiplié par $2,4 \text{ t ha}^{-1}$ pour la conversion en kg ha^{-1} dans les vingt premiers centimètres du sol), reflète la meilleure évaluation de la biodisponibilité de phosphore dans le système cultivé en tenant compte de P du sol et de l'interaction entre les différents constituants du sol conditionnant la biodisponibilité du phosphore dans le sol. Ainsi, l'apport exogène considéré comme un paramètre d'amélioration de la biodisponibilité dans le système de culture est plus efficace dans un système de culture à rotation.

La variation de la biodisponibilité du phosphore en fonction du bilan phosphaté dans le sol et le système de culture utilisé confirment donc l'étude effectuée par Andriamaniraka en 2009.

L'augmentation de l'efficacité d'utilisation du P est liée à l'acquisition de P, remobilisation du P c'est à dire la mobilisation de P immobilisé dans le sol par les constituants organiques, microorganismes ou les constituants minéraux du sol (Shenoy and Kalagudi, 2005). Ainsi, la meilleure efficacité d'utilisation du P du riz en termes d'EA, PutE observée dans le système de culture à rotation indique une meilleure mobilisation du P en comparaison avec le système monoculturel.

Conclusion

A l'issue de notre étude, la supériorité des résultats issus de la fertilisation organique combinée avec le TSP en comparaison avec le traitement minéral sous système de culture à rotation révèle surtout le fonctionnement de l'activité biologique et chimique de la matière organique issu du fertilisant et de la plante elle-même. L'application combinée de fumier avec le TSP

révèle un effet synergique sur le rendement et l'efficacité d'utilisation en P. Cet effet est surtout le résultat d'une amélioration du cycle de P par le fumier à travers la protection de P minéral apporté contre la réaction de fixation dans le sol *via* l'efflux de proton, les anions organiques.... Cette étude conduite sur trois années culturales a permis de confirmer tout l'intérêt que l'on a d'intégrer une légumineuse dans un système de culture sur Ferralsols.

Références bibliographiques

- Alam S M, Azam Shah S and Akhter M 2003 Varietal differences in wheat yield and phosphorus use efficiency as influenced by method of phosphorus application. Songklanakarin J. Sci. Technol. 25(2), 175-181.
- Andriamananjara A, Drevon J J, Razafimanantsoa M P, Rakotoson T, Masse D and Rabeharisoa L 2010 Is phosphorus use efficiency of voandzou higher than upland rice in the ferralsol of the Malagasy highland. In AGRO 2010, the XIth ESA Congress Montpellier. Ed. J Wery. pp 255-256, Montpellier, France.
- Andriamaniraka, J.H., 2009. Etude et modélisation de la biodisponibilité du phosphore dans un sol cultivé de Madagascar en fonction des pratiques culturales., Agriculture. Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Antananarivo, p. 170.
- Bünemann E K 2003 Phosphorus dynamics in a Ferralsol under maize-fallow rotations: The role of the soil microbial biomass. In Swiss Federal Institute of Technology. p. p.154, Zurich, Switzerland.
- Calderini D F, Torres-Leon S and Slaver G A 1995 Consequences of wheat breeding on nitrogen and phosphorus yield, grain nitrogen and phosphorus concentration and associated traits. Annals of Botany 76, 315-322.
- Cédric F 2003 Stabilisation de la matière organique au cours du compostage de déchets urbains: Influence de la nature des déchets et du procédé de compostage - Recherche d'indicateurs pertinents. . In Environnement et Grandes Cultures de Grignan. p. 388. INAPG, UMR INRA INAPG Paris.
- Chaillou S, F. M-G J, Salsac L, Lesaint C and Joilivet E 1986 Compared effects of NO₃- and NH₄⁺ on growth and metabolism of French bean. Physiol. Veg. 24 (6), 679-687.
- Chaillou S and Lamaze T 1997 Nutrition ammoniacale des plantes. In Assimilation de l'azote chez les plantes : aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. I Editions. Mieux comprendre, Paris, France.
- Dabin B 1971 Evolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. ORSTOM 58, 1-14.
- Dan T H and Brix H 2009 Growth responses of the perennial legume *Sesbania sesban* to NH₄ and NO₃ nutrition and effects on root nodulation. Aquatic botany Vol. 91 (3), 238-244
- Fardeau, J.C., Jappe, J., 1988. Valeurs caractéristiques des cinétiques de dilution isotopique des ions phosphate dans les systèmes sol-solution. In: Gachon, L. (Ed.), Phosphore et

- potassium dans les relations sol-plante : conséquence sur la fertilisation. INRA, Paris, pp. 78-99.
- Gichangi E M, Mnkeni P N S and Brookes P C 2010 Goat manure application improves phosphate fertilizer effectiveness through enhanced biological cycling of phosphorus. *Soil Science and Plant Nutrition* 56, 853-860.
- Guppy C N, Menzies N W, Moody P W and Blamey F P 2005 Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. *Australian Journal of Soil Research* 43, 189-202.
- Hinsinger P 2001 Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- Iyamuremye F, Dick R P and Baham J 1996 Organic amendments and phosphorus dynamics: I. Phosphorus chemistry and sorption. *J. Soil Sci.* 161, 426-435.
- Lambers H, Mougél C, Jaillard B and Hinsinger P 2009 Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil* 321, 83-115.
- Li H, Shen J, Zhang F, Clairotte M, Drevon J J, Le Cadre E and Hinsinger P 2008 Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312, 139–150.
- Manske G G B, Ortiz-Monasterio J I, Ginkel M V, Gonzalez R M, Fischer R F, Rajaram S and Vlek P L G 2001 Importance of P uptake efficiency versus P utilization for wheat yield in acid and calcareous soils in Mexico. *Europ. J. Agronomy* 14, 261 - 274.
- Misangu R N, Azmio A, Reuben S O W M, Kusolwa P M and S. M L 2007 Path coefficient analysis among component of yield in Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc) Landraces under Screen House conditions. *Journal of Agronomy* 6 (2), 317-323.
- Morel C, Schaub A, Valentin N and Houot S 2007 Valeur fertilisante de Produits Résiduaire Organiques (PRO): Exemple du Phosphore. In *Retour au sol des produits résiduaire organiques*, Colmar.
- Mulila-Mutti J M and Kanenga K 1996 Towards improved bambara groundnut production in Zambia. In *Proceedings of the International Bambara Groundnut Symposium*. pp 193-200, University of Nottingham UK.
- Nguetta A S P, Lidah J Y, Ebelebe C N M and Guéi R G 2006 Sélection de variétés performantes de riz pluvial (*Oryza sp.*) dans la région subéquatoriale du Congo Brazzaville. *Afrique Science* 2 (3), 352-364.
- Ntundu W H, Shillah S A, Marandu W Y F and Christiansen J L 2006 Morphological Diversity of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) Landraces in Tanzania. *Genetic Resources and Crop Evolution*. Springer Netherlands. 53, 367–378.

- Nziguheba G, Palm C A, Buresh R J and Smithson P A 1998 Soil phosphorus fractions and sorption as affected by organic and inorganic sources. *Plant Soil* 198, 159-168.
- Pypers P, Huybrighs M, Diels J, Abaidoo R and Smolder E 2007 Does the enhanced P acquisition by maize following legumes in a rotation result from improved soil P availability? *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1555-1566.
- Pypers P, Verstraete S, Thi C P and Merckx R 2005 Changes in mineral nitrogen, phosphorus availability and salt-extractable aluminium following the application of green manure residues in two weathered soils of South Vietnam. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 163-172.
- Rabeharisoa L R 2004 Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar. In *Faculté des Sciences - Département de Biologie et Ecologie végétales*. p. 199. Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasoamampionona B, Rabeharisoa L, Andrianjaka A, Duponnois R and Planchette C 2008 Arbuscular Mycorrhizae in Malagasy Cropping Systems. *Biological Agriculture and Horticulture* 25, 327-337.
- Richardson A E, Barea J M, McNeill A M and Prigent-Combaret C 2009 Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 321, 305-339.
- Roland J B, Smithson P C and Hellums D T 1997 Building Soil Phosphorus Capital in Africa. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 111-149.
- Saito K, Linqvist B, Atlin G N, Phanthaboon K, Shiraiwa T and Horie T 2006 Response of traditional and improved upland rice cultivars to N and P fertilizer in northern Laos. *Field crops research*. 96, 216-223.
- Sanchez P A, Shepherd K D, Soule M J, Place F M, Buresh R J, Izac A M N, Mkwunye A U, Kwesiga F R, Ndiritu C G and Woome P L 1997 Soil Fertility replenishment in Africa : An Investment in Natural Resource Capital. In *Replenishing soil fertility in Africa*. Eds. R J Buresh, P A Sanchez and F Calhoun. pp 1-46. SSSA Spec. Publ., Madison, WI.
- Schachtman D P, Reid R J and Ayling S M 1998 Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell. *Plant Physiol*. 116, 447-453.
- Ségalen P 1995 Les sols ferrallitiques et leur répartition géographique: les facteurs de formation et les sols ferrallitiques en Amérique. p. 169p. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.
- Shah P, Kakar K M and Zada K 2001 Phosphorus use-efficiency of soybean as affected by phosphorus application and inoculation. In *Plant nutrition: food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research*. Fourteenth International Plant Nutrition Colloquium., Hannover, Germany.

- Shenoy V V and Kalagudi G M 2005 Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances* 23, 501-513.
- Smaling E M A, Nandwa S M and Janssen B H 1997 Soil fertility in Africa is at stake. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 47-61.
- Vance C P 2001 Symbiotique Nitrogen Fixation and Phosphorus Acquisition. *Plant Nutrition in a World Declining Renewable Resources. Plant physiology* 127, 390-397.
- Wambeke A V Ed. 1974 Management properties of Ferralsols. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Land and Water Development Division., Rome. pp. 129.
- Zhu Y-G and Smith S 2001 Seed phosphorus (P) content affects growth, and P uptake of wheat plants and their association with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant and soil* 231, 105-112.

Chapitre 2 : Mobilisation du phosphore sous culture de voandzou et du riz pluvial sur Ferralsol.

Des cultures de voandzou et de riz pluvial ont été conduites au cours d'une expérimentation en pots de courte durée dans un système de fertilisation phosphatée afin d'étudier et de comparer l'aptitude de voandzou *versus* riz pluvial dans l'utilisation du phosphore et la valorisation en termes de rendements.

“Efficience d'utilisation de phosphore par *Vigna subterranea* et *Oryza sativa* sur un Ferralsols Malagasy.”

Andry Andriamananjara^{1,4,*}, Jean-Jacques Drevon², Dominique Masse³, Marie-Paule Razafimanantsoa¹, Tovohera Rakotoson¹, Lilia Rabeharisoa¹

¹Laboratoire des RadioIsotopes, UR Disponibilité des éléments, Antananarivo, Madagascar BP 3383.

²UMR Eco&Sols, Institut National de la Recherche Agronomique, Montpellier 34060, France.

³UMR Eco&Sols, Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier 34060, France.

⁴Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Antananarivo, Madagascar.

* Corresponding author. Tel.: 00 261 33 11 782 05. E-mail address: njaraandry@yahoo.fr (A. Andry).

Résumé

Les Ferralsols sous climat tropical en Afrique, incluant Madagascar sont P déficients. Comme la fertilisation phosphatée minérale présente une faible efficacité dans ces sols, un risque de pollution environnementale, et un coût souvent prohibitif pour les agriculteurs des pays du Sud, des études ont montré l'intérêt de combiner des apports organiques et des cultures de légumineuses pour améliorer l'efficacité des pratiques de fertilisation des sols et augmenter ainsi durablement la production agricole. Cependant, peu d'études ont été réalisées sur les sols de « *tanety* » où il est nécessaire de développer la riziculture pluviale (*Oryza sativa*) sur les terres exondées des Hautes Terres de Madagascar, avec le voandzou (*Vigna subterranea*) comme une alternative au système monocultural céréalière. Afin de tester si la légumineuse améliore la disponibilité du phosphore, une expérimentation en pots a été réalisée sur Ferralsol avec le voandzou et le riz pluvial en comparant l'efficacité d'utilisation de fertilisant phosphaté et le phosphore du sol avec l'apport organique (fumier), ou le triple superphosphate (TSP) ou combiné (fumier + TSP) à différents niveaux de P. Les effets des traitements ont été analysés en termes de production végétale, teneur en P des plantes, statut phosphaté du sol, nodulation et mycorhization des racines et du pH du sol. Dans tous les traitements, la teneur en P plante et le phosphore du sol chez le voandzou ont excédé ceux du riz, bien que les réponses des plantes aient varié avec les niveaux de P. Le voandzou présente des taux élevés de nodulation rhizobienne et de mycorhization avec le traitement organique combiné avec le TSP par rapport au traitement exclusivement minéral (TSP). La faible

efficience de TSP comparée à l'apport organique seul ou combiné avec le TSP a été montrée. Il est conclu que la légumineuse a utilisé plus efficacement que la céréale, le phosphore contenu dans les sols et les fertilisants que ce soit sous forme minérale ou organique.

Mots clés : Voandzou, rhizosphère, fertilisation phosphatée, ferralsol, Madagascar.

1- Introduction

L'île de Madagascar située dans l'hémisphère Sud fait partie des régions à climat tropical. Le sol malgache, principalement du type ferralsol selon la classification FAO (1974), dont la matrice argileuse est dominée par la kaolinite, présente des teneurs élevées en sesquioxydes de fer et d'aluminium lui conférant son aspect rouge (Ségalen, 1995; Sanchez et al., 1997). Cette richesse en oxy-hydroxyde de fer et d'aluminium confère au ferralsol une propriété spécifique à l'égard des ions «phosphate». En effet, comme les sesquioxydes métalliques sont complexés autour des feuillets d'argile qui sont chargés positivement, les ions «phosphate» chargés négativement vont être fixés autour de ces pôles d'aluminium et de fer (Dabin, 1971; Sanchez et al., 1997; Guppy et al., 2005).

Ainsi les sols malgaches sont marqués par une forte teneur en phosphore total mais dont la majorité est fermement adsorbée et fixée sur les constituants du sol (Chapuis-Lardy et al., 2009), limitant ainsi la disponibilité du phosphore vis-à-vis des plantes. La teneur moyenne du phosphore total du sol malgache est de l'ordre de 300 à 1200 mg P kg⁻¹ de sol alors que celle du phosphore assimilable évaluée par la méthode Olsen est inférieure à 10 mg P kg⁻¹ (Rabeharisoa, 2004; Rasoamampionona et al., 2008). Parmi les principaux éléments, le P est peu mobile et le moins disponible pour les plantes. Seule une partie infime reste dans la solution du sol, de l'ordre de 0.005 à 0.02 mg l⁻¹ dans la plupart des ferralsols malgaches selon Rabeharisoa en 2004. Cette déficience en P assimilable pour les plantes est un facteur limitant la production végétale à la fois dans un système de culture à faible utilisation d'intrant, mais également dans un système à fort apport d'intrants chimiques où les propriétés chimiques du sol convertissent le phosphore des fertilisants en une forme moins disponible pour les plantes (Drevon et al., 2008). Cette caractéristique des sols malgaches incite les paysans sous recommandations des techniciens à apporter continuellement une forte quantité de fertilisants phosphatés sous forme minéraux à leurs cultures de l'ordre de 100 à 300kg ha⁻¹. A part le coût exorbitant de ces fertilisants, leurs épandages sur toute la parcelle avec une certaine profondeur (20 à 30cm) augmentent considérablement les surfaces de contact entre les nutriments et le sol, favorisant de plus en plus le phénomène d'adsorption et de fixation et diminuant par la suite la disponibilité des nutriments pour les cultures (Büll et al., 2004).

Une solution est d'ouvrir une voie biologique pour mobiliser la réserve en éléments nutritifs du sol, de les rendre accessibles aux plantes, et d'améliorer l'efficacité des engrais chimiques susceptibles d'être apportés aux sols cultivés. L'intégration de certains types de plante, telles que les légumineuses, ayant une aptitude à mobiliser le P du sol couplée avec l'utilisation

localisée des amendements organique et minéral ont présenté un intérêt particulier dans la recherche de système de culture durable pour les sols déficients en P selon Iyamuremye et Dick (1996), Vanlauwe et al. (2000), Horst et al. (2001) (Pypers et al., 2005). Les légumineuses, parfois utilisées dans les systèmes de cultures traditionnelles, sont proposées comme solution durable en termes de leur efficacité pour fournir de l'azote au sol à partir de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, mais également pour améliorer la disponibilité du P du sol par leur fonctionnement rhizosphérique et plus particulièrement par une symbiose mycorhizienne. Les légumineuses sont aussi connues pour leurs aptitudes à changer chimiquement l'état du P dans la rhizosphère et à mobiliser l'ion phosphate de la fraction la moins labile du sol (Pypers et al., 2005; Pypers et al., 2007).

L'objectif des travaux menés par le laboratoire des RadioIsotopes (LRI) est de développer les recherches pour comprendre les mécanismes régissant les flux de matières (phosphore, carbone et azote) entre sol et plante pour l'amélioration de la nutrition minérale et plus particulièrement phosphatée afin d'optimiser la productivité agricole dans les Ferralsols des Hautes Terres Malgaches. C'est dans ce cadre qu'ont été mises en place en 2007 des expérimentations sous serre pour tester l'effet d'apports organiques associés à des apports minéraux phosphatés.

Le voandzou (*Vigna subterranea*) ou pois Bambara ou communément appelé pois de terre, occupe une place importante dans la sécurité alimentaire des populations rurales malgaches. C'est une légumineuse indigène Africaine qui présente un important rôle socio-économique dans l'Afrique de l'Ouest et qui est cultivée principalement par les femmes à travers des cultures de subsistance (Massawe et al., 2002; Ntundu et al., 2006; Basu et al., 2007). Les recherches spécifiques (préliminaires) ainsi que les perceptions paysannes ont montré une potentialité des ses propriétés agronomiques et nutritionnelles, en particulier sous les climats atypiques des régions arides et tropicales, et en sols salés (Basu et al., 2007). Cette légumineuse est également capable de croître sur des sols pauvres et un rendement optimal peut être atteint sur des sols fertiles avec une pluviométrie autour de 900-1200mm (Kishinevsky et al., 1996). Les fermiers l'utilisent dans les rotations culturales comme source d'azote résiduel pour les cultures suivantes et ses graines contiennent une teneur élevée en protéine comme la lysine (Ntundu et al., 2006). Le potentiel génétique de l'écotype ou variété de voandzou est mal connu et les quelques travaux déjà réalisés ne sont disponibles que dans les anciennes publications ou de langues peu connues (Dakora and Muofhe, 1995; Heller et al., 1995; Ntundu et al., 2006). Cette légumineuse, une des cultures sous utilisées et négligées par la science (Ntundu et al., 2006; Basu et al., 2007), a été étudiée ici dans ce papier. Notre hypothèse est que l'apport organique dans les Ferralsols a amélioré l'efficacité d'utilisation de P du fertilisant minéral dans le mélange fumier-TSP. Cette interaction serait différente selon la famille des légumineuses ou céréales. Une expérimentation en serre a été conduite

afin d'évaluer l'efficacité d'utilisation de P des deux plantes, voandzou et riz pluvial cultivés sur sols amendés avec différentes formes d'apport phosphaté organique ou minéral.

2- Matériels et méthodes

L'expérimentation a été conduite sous serre, dans un environnement sémi-contrôlé, au sein du Laboratoire des RadioIsotopes en 2008.

2.1- Sol

Le sol étudié est du type Ferralsol selon le système de classification FAO (Wambeke, 1974). Le sol a été collecté (0-20 cm de profondeur) sur un terrain en défriche localisé à Laniera, dans une zone périurbaine d'Antananarivo (18° 47' Sud et 47° 30' Est). Les propriétés physico-chimiques du Ferralsol de Laniera avant culture ont été : 44% de sable, 22% de limon, 33% d'argile, P total : 422 mg.kg⁻¹, P Olsen: 3,7 mg.kg⁻¹, P hydrosoluble: 0,1 mg.kg⁻¹, pH eau: 5, carbone organique : 2%.

2.2 Matériels végétaux

Les plantes testées ont été le riz pluvial (*Oryza sativa*), variété FOFIFA 154 à cycle végétatif de 160 à 165 jours, et le voandzou (*Vigna subterranea*), variété locale à cycle végétatif de 130 à 150 jours. Ces matériels proviennent du centre de recherche agricole FOFIFA.

2.3- Dispositif expérimental

Dans des bacs plastiques, 8 kg de sol sec ont été amendés avec de matière organique ou de phosphore minéral. Le fumier utilisé est un mélange de paille de riz, de " bozaka " utilisés comme litière dans l'étable et des excréments de bœufs. Les caractéristiques chimiques de ce fumier ont été de 0,45% de P₂O₅, 14,99‰ de N total et 1,91‰ de K₂O. Le phosphore minéral utilisé a été le Triple Super Phosphate (TSP) à 45% de P₂O₅. La quantité d'amendement organique ou minéral apportée a été calculée afin d'obtenir trois niveaux de dose de P avec un témoin sans apport: 0, 4.1, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol, soient l'équivalent de 0, 10, 20 et 30 kg/ha de P au champ. Trois formes d'apport de P ont été testées: apport organique seul sous forme de fumier (M), apport minéral seul sous forme de Triple Super Phosphate (TSP), et un mélange organo-minéral (M+TSP). Pour le traitement combiné, la dose de P minéral a été fixée à 4.1 mg P kg⁻¹ de sol et des apports de fumier ont été ajustés pour obtenir les doses de 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol.

Le résumé des traitements utilisés est reporté comme suit :

- *Traitement avec du fumier : 4.1, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol,*
- *Traitement avec du TSP : 4.1, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol,*
- *Traitement combiné (fumier combiné avec du TSP) : 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol,*
- *Témoin : 0 mg P kg⁻¹ de sol.*

Quatre répétitions ont été appliquées pour chaque traitement. La répartition des pots était complètement randomisée. L'urée (46% de N) et le chlorure de potassium (60% de K₂O) ont été apportés 20 jours après semis sur tous les traitements pour éviter les déficiences en ces éléments. La densité de semis pour les deux plantes a été en moyenne de 6 grains de paddy et 2 graines de voandzou par pot. L'arrosage a été régulier pour éviter toute contrainte hydrique. Deux traitements phytosanitaires avec un insecticide et fongicide à action systémique ont été réalisés sur toutes les parcelles de voandzou.

2.4- Analyses des plantes

Après deux mois de culture sous serre, la biomasse aérienne a été coupée, et la biomasse racinaire a été séparée du sol afin de collecter les échantillons de sol rhizosphérique, puis tamisée dans l'eau pour être évaluée. Les biomasses ont été séchées par la suite dans l'étuve (60°C pendant 7 jours), pesées avant d'être analysées en termes de teneur en P plante. Une évaluation du taux de mycorhization des légumineuses a été réalisée. Le niveau de mycorhization des racines est exprimé en % de longueur des racines où le mycorhize est présent. La mesure du taux de mycorhization des racines a été réalisée suivant la méthode Gridline intersect de Giovannetti et Mosse (1980) qui consiste à observer au microscope les racines après coloration avec la fuchsine. L'observation des racines mycorhizées se fait à travers un verre circulaire auquel on a tracé un petit carré de 1.27 cm de côté. Le comptage se fait à chaque intersection de la racine avec la ligne. La nodulation des racines de voandzou a été aussi comptée. Les nodules des racines entières de chaque pot de voandzou ont été entièrement comptées individuellement et à l'œil nu en termes de nodules rhizobiennes. Le phosphore total des plantes est déterminé après calcination des matières sèches et dosage colorimétrique des cendres en milieu acide.

2.5- Analyses du Sol

Les teneurs en P des échantillons de sol rhizosphérique sont déterminées sur les sols séchés à l'air. Le pH eau a été déterminé par la suite. Le P assimilable a été mesuré par la méthode Olsen et hydrosoluble respectivement après extraction par agitation du sol avec de l'hydrogencarbonate de sodium 0,5 M à pH 8,5 (NF ISO 11263) et avec de l'eau. Par ailleurs, la fraction de P résine a été mesurée en agitant un aliquote de sol sec de 1g dans 30 ml d'eau distillée avec une membrane échangeuse d'anions (31x20mm, 55 164 2S, BDH Laboratory Supplies, Poole, England) préalablement convertie en HCO₃⁻. Après 16h d'agitation, le P adsorbé par les résines a été désorbé dans 20 ml d'HCl 0,5M durant 4 heures d'agitation (50 revolution par minute). Le P dans l'extrait HCl a été analysé colorimétriquement en utilisant la méthode au vert de malachite. Le pH a été déterminé dans une suspension diluée 1:2,5 (v/v) de sol dans de l'eau (NF ISO 10390). L'efficacité d'assimilation de P (PUPE) a été calculée par P plante/P dans le sol.

2.6- Analyse statistique

Les tests d'analyse statistique portent sur P Olsen, P résine, Cp, pH, la nodulation et le potentiel mycorhizogène du sol. Les données ont été analysées par l'analyse de variance (seuil de signification retenu $p=0.05$) ; la comparaison des moyennes est obtenue par le test de Newman Keuls. Des méthodes de régression linéaire ont permis d'établir des modèles de relation entre les différents indicateurs et les quantités de P apportés. Les facteurs considérés dans l'analyse ont été le mode de fertilisation, organique (F), minéral (TSP) ou combiné (F+TSP) et les quantités de P apportés (4 niveaux). Les calculs ont été réalisés avec le logiciel XLSTAT©.



Essai en pot de voandzou et du riz pluvial.

Photos : A. Andry

3- Résultats

3.1- Assimilation de P plantes

La teneur en P des plantes varie en fonction des doses apportées. Pour le Voandzou, la teneur en P est à son maximum avec les apports organiques (1017 à 1967 mg kg^{-1} en fonction de la quantité de P apportée), alors que pour les apports associés, organique et minéral, elle varie de 1017 à 1822 mg kg^{-1} . Cette teneur diffère de 1017 à 1608 mg kg^{-1} pour l'apport exclusivement minéral (fig. II-1a). La différence n'est significative qu'entre le témoin et la dose maximale des traitements organiques seuls et combinés avec le TSP.

Pour le riz pluvial, la teneur en P est maximale avec les apports combinés, organique et minéral, (526 à 1576 mg kg^{-1}) suivi des apports de TSP (526 à 1460 mg kg^{-1}) et du fumier (526 à 1422 mg kg^{-1}) (fig. II-1a). Une différence significative existe dans tous les traitements par rapport au témoin, mais elle est nulle entre les traitements eux-mêmes. Ces résultats ont montré que la teneur en P du voandzou est largement supérieure à celle du riz pluvial.

3-2 Biomasse végétale

Quelle que soit la plante cultivée, voandzou ou riz pluvial, la biomasse totale a significativement augmenté avec les apports croissants de phosphore quelle que soit sa forme

organique (F), minéral (TSP) ou associé (F+TSP) (fig. II-1b). Avec le voandzou, les valeurs les plus basses ont été observées avec le fertilisant minéral TSP et une forte production en biomasse a été obtenue avec le fertilisant organique associé ou non à du TSP. Avec les apports organiques, la biomasse du voandzou est multipliée par 4 entre le témoin et la dose maximale de P. Avec des doses croissantes de P sous forme de TSP, cette biomasse n'est multipliée que par deux. La différence est significative entre le témoin et les apports organiques avec ou sans TSP dans toutes les doses apportées contrairement au traitement avec le TSP. Une différence significative existe aussi entre la dose maximale de traitement organique seul ou combiné avec le TSP et le traitement exclusivement minéral.

Concernant le riz pluvial, l'absence d'apport de fertilisant organique ou minéral a un effet très important sur la biomasse produite qui est très réduite. L'apport de fertilisant organique a permis de multiplier par 17 la biomasse produite pour les apports les plus élevés ; ce coefficient multiplicateur n'est que de 13 pour les apports de fertilisant minéral. Les apports organiques associés au fertilisant minéral donnent des résultats équivalents pour des apports de matières organiques seuls. La différence est significative dans tous les traitements à dose élevée d'apport phosphaté par rapport au témoin, ce qui n'est pas le cas entre les trois traitements.

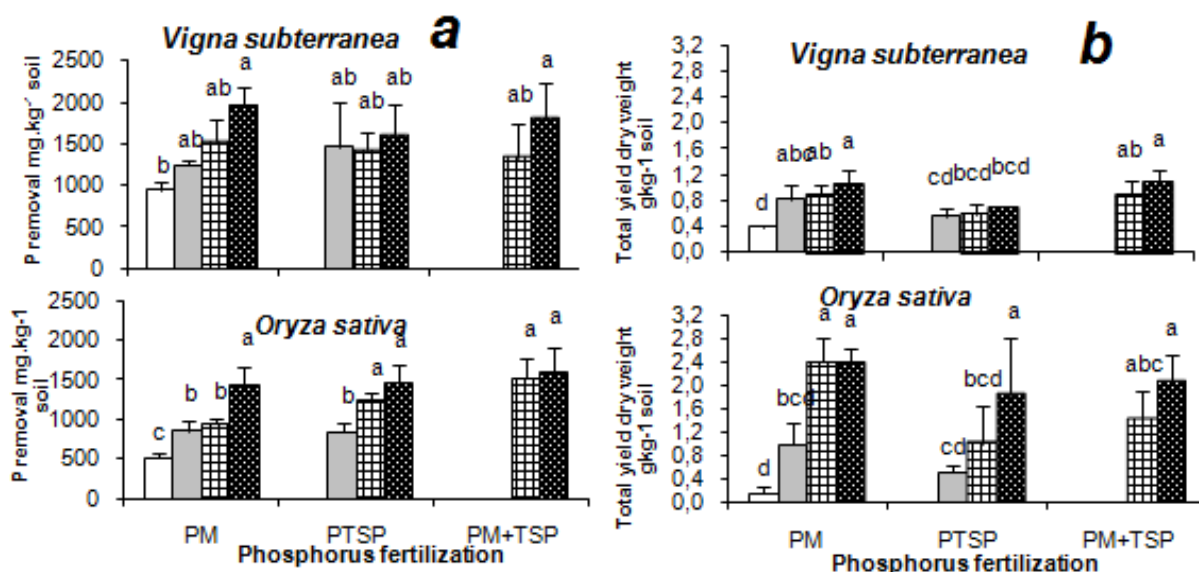


Figure II-1: Teneur en P des plantes (a) et biomasse totale (b) chez le voandzou et le riz.

Les barres d'erreurs représentent les écart types: les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à $p=0.05$.

□ Témoin, ■ 4,1 mg P kg⁻¹ sol, ▨ 8,2 mg P kg⁻¹ sol, ▩ 12,3 mg P kg⁻¹ sol, PM: Fertilisant organique (Fumier), PTSP: fertilisant minéral (TSP), PM+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

3.3- Phosphore et pH du sol

Le P Olsen dans le sol a augmenté significativement avec les apports de TSP chez le voandzou (fig. II-2a). Les apports organiques n'ont pas conduit à l'augmentation du P Olsen de manière significative. Cette tendance des valeurs a été aussi observée chez le riz avec une forte valeur obtenue par le traitement minéral. La différence des teneurs en P Olsen a été significative pour les doses maximales du TSP.

Pour le voandzou, la teneur en P hydrosoluble du sol après environ 2 mois de culture en pot ne varie pas significativement sauf entre l'état initial du sol et la dose maximale pour le fertilisant organique combiné avec le TSP (fig. II-2b). Pour le riz, la différence n'est pas significative dans tous les traitements (fig. II-2b). En revanche, la teneur en P hydrosoluble du sol sous légumineuse est toujours supérieure à celle sous riz pluvial.

Concernant le P résine, aucune variation significative n'a été observée sur les deux cultures exceptée pour la dose maximale de TSP. Ces résultats obtenus ont été marqués par la supériorité de voandzou comparée au riz. Une différence bien marquée a été également observée entre le P résine et P Olsen (fig. II-2c).

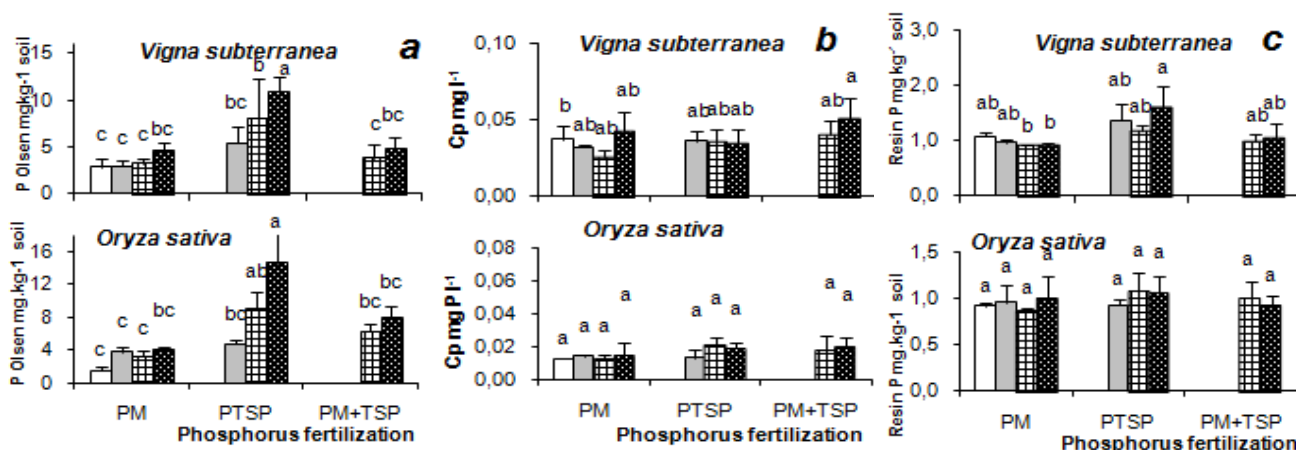


Figure II-2: Statut phosphaté du sol: Effet de l'apport organique et minéral sur P Olsen (a), Cp (b) et P résine (c) chez le voandzou et le riz sous différents niveaux de P.

Les barres d'erreurs représentent les écart types: les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à $p=0.05$.

□ Témoins, ■ 4,1 mg P kg⁻¹ sol, ▨ 8,2 mg P kg⁻¹ sol, ▩ 12,3 mg P kg⁻¹ sol, PM: Fertilisant organique (Fumier), PTSP: fertilisant minéral (TSP), PM+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

Une diminution effective du pH a été observée dans les traitements exclusivement organiques suivie des traitements combinés chez le voandzou (Fig. II-3). Le pH diminue en fonction de l'augmentation de la dose qui est plus marquée avec l'apport organique seul. Par contre pour le traitement minéral, le pH reste plus ou moins stable. Une différence significative existe

entre le pH de la dose maximale du traitement organique seul et tous les traitements minéraux ainsi que le témoin. Par contre, une faible variation de pH a été observée sous culture du riz pluvial dans tous les traitements. Aucune différence significative n'a été observée ni entre les types de fertilisants ni entre les doses (Fig. II-3).

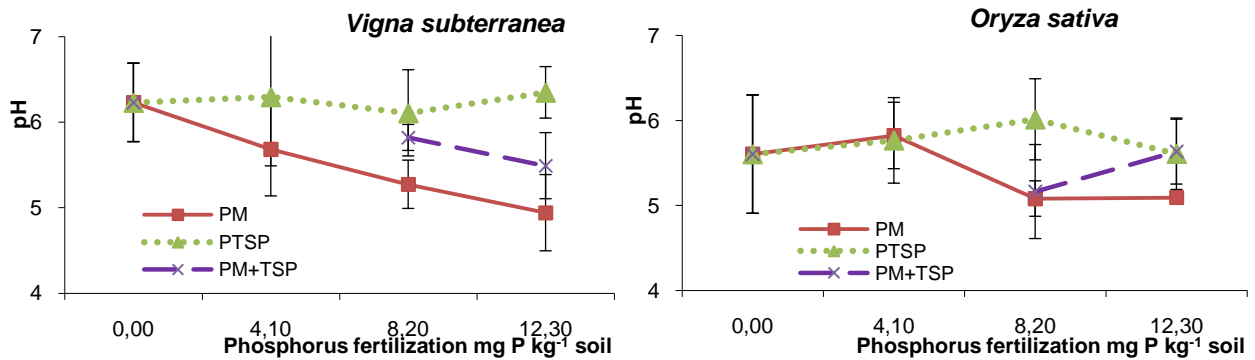


Figure II-3: pH des sols sous voandzou et riz. Les barres d'erreurs représentent les écart types. PM: Fertilisant organique (Fumier), PTSP: fertilisant minéral (TSP), PM+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

3-4 Les associations symbiotiques sur le Voandzou

La symbiose rhizobienne marquée surtout par la nodulation des racines de voandzou a été favorisée dans tous les traitements (fig. II-4). Une augmentation effective du nombre de nodule par rapport à l'apport croissant de P a été observée avec les fertilisants. La nodulation des racines du voandzou a été surtout favorisée dans les traitements organiques avec ou sans TSP suivis de l'apport minéral. Mais le nombre des nodules n'est pas significativement différent dans tous les traitements quelles que soient les doses apportées.

La tendance des résultats sur la symbiose mycorhizienne avec les racines de voandzou a été inversement proportionnelle avec les doses apportées dans tous les traitements. En effet, l'augmentation de la dose a entraîné la diminution du taux de mycorhization sauf pour la dose maximale. La plus grande valeur a été observée sur l'apport minéral d'une manière effective suivie du traitement organique combiné avec le TSP et de l'apport organique seul. Mais la différence n'est pas significative dans tous les fertilisants quelles que soient les doses apportées (fig. II-4).

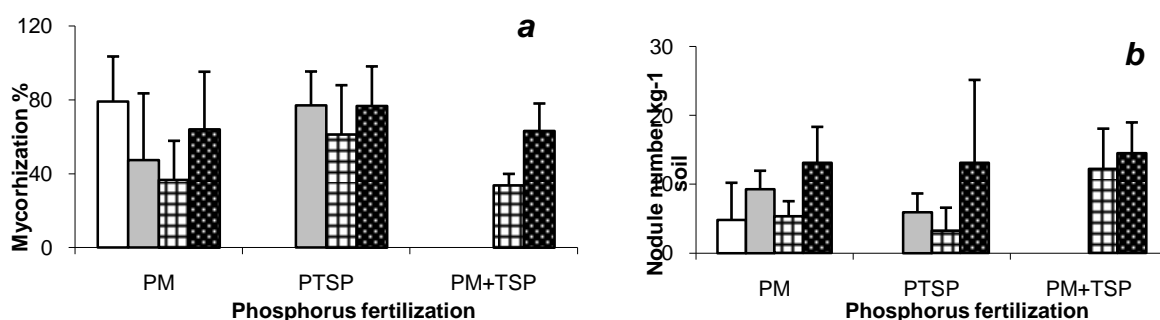


Figure II-4: Association symbiotique, nodulation (a) et mycorhization (b), chez voandzou.

Les barres d'erreurs représentent les écart types.

□ Témoin, ■ 4,1 mg P kg⁻¹ sol, ▨ 8,2 mg P kg⁻¹ sol, ▩ 12,3 mg P kg⁻¹ sol, PM: Fertilisant organique (Fumier), PTSP: fertilisant mineral (TSP), PM+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

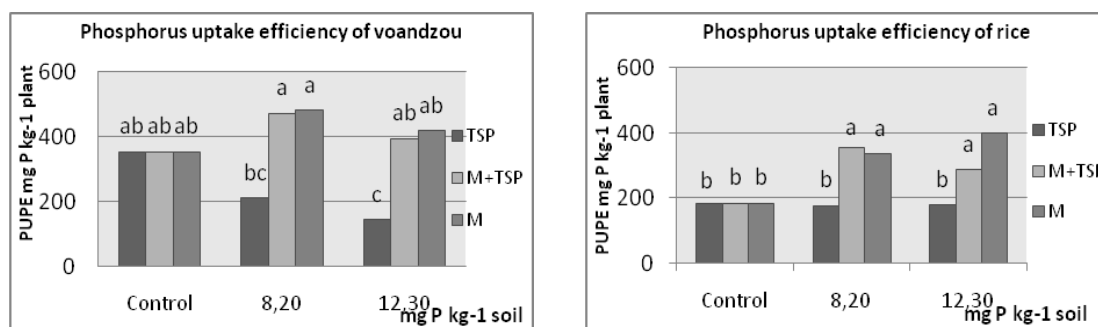


Figure II-5: Efficacité d'assimilation de phosphore (PUPE) chez le voandzou et le riz.

Les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à p= 0.05.

M: Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP), M+TSP: fertilisant combiné (Fumier + TSP)

4- Discussion

4-1 Effet du voandzou et du riz pluvial sur la mobilisation du P sans fertilisation

La supériorité de l'efficacité d'assimilation de P (PUPE) par le voandzou comparée au riz (fig. II-5) suggère que la légumineuse peut mobiliser et utiliser plus efficacement le P du sol dans les Ferralsols sous déficience en P sans fertilisation P. Ce résultat est en accord avec les résultats antérieurs de Ramolemana et al. (2002) pour le voandzou à Botswana, et par Rehman et al. (2006) pour le riz à Maghoki (Hafizabad) au Pakistan. Comme l'assimilation phosphatée des plantes dans leurs environnements se fait exclusivement à partir du P du sol, la légumineuse *via* ses capacités de fixation symbiotique de l'azote peut mobiliser plus de P comparée au riz.

Le mécanisme d'acquisition de P en nutriment se produit dans la rhizosphère, la zone du sol entourant les racines où les plantes interagissent avec les communautés microbiennes du sol pour survivre (Hinsinger et al., 2007). Sous déficience phosphatée, grâce aux réactions en cascade, ils peuvent mobiliser et acquérir le P qu'elles ont besoin pour leurs croissances, à travers les modifications rhizosphériques qui diffèrent entre les espèces de plantes (Jones and Hinsinger, 2008). Ainsi, la fixation d'azote par le voandzou conduit à un efflux de protons H^+ associé avec un net excès de cations sur les anions dans les plantes (Tang, 1998; Tang et al., 2004). Ceci conduit à une réaction de dissolution de phosphore minéral dans le sol (Hinsinger, 2001; Jaillard, 2001) mobilisant ainsi les phosphates non accessibles par les plantes non symbiotiques comme le riz.

Sous déficience phosphatée, la forte mycorhization (fig. II-4) est le résultat d'une augmentation de volume racinaire comme l'un des mécanismes d'adaptation des plantes pour atteindre les ions «phosphate» du sol aussi bien les autres éléments (Schnepf et al., 2008). La symbiose mycorhizienne favorise la production des acides organiques et des protons dans le sol qui influent sur la biodisponibilité par complexation des sites de sorption de P et par dissolution de P minéral qui libère finalement le P assimilable au profit des plantes.

4-2 Effet de l'apport organique sur l'efficacité d'assimilation de phosphore (PUPE)

L'assimilation élevée de P par le voandzou comparé au riz pluvial sous fertilisation organique, et par la suite l'augmentation en PUPE (fig. II-5) sont en accord avec les résultats obtenus par Ramolemana et al. (2000). Les sources P dans les fertilisants organiques sont principalement de formes organiques. Le phosphore organique peut être utilisé par les plantes seulement après minéralisation à travers l'activité phosphatase extracellulaire produite par les plantes et les micro organismes du sol, en association avec la décomposition des matières organiques (Bünemann, 2003). Ainsi, la libération de phosphore inorganique, qui est la seule forme assimilable pour les plantes, est progressive avec la compétition entre l'absorption des racines des plantes et leur adsorption au niveau des surfaces minérales comme l'argile, l'aluminium et les oxy-hydroxides de sol (Sanchez et al., 1997).

L'efficacité de l'apport organique pour la légumineuse peut être expliquée également par les paramètres biologiques notamment la nodulation, la mycorrhization, et le pH (fig. II-4). La forte nodulation de la symbiose rhizobienne peut contribuer à la mobilisation phosphatée du sol par la baisse de pH du sol (fig. II-3). La corrélation inverse entre la mycorhization et l'apport croissant de P (fig. II-4) soutient l'hypothèse d'une contribution de cette symbiose à la mobilisation de P (Rasoamampionona et al., 2008).

4-3 Effet de traitement minéral (TSP) et combiné sur l'efficacité d'assimilation de phosphore

Sous différents apports de P comme le fertilisant minéral, la faible différence en PUPE entre le voandzou et le riz (fig. II-5) est en accord avec les résultats de Ramolemana et al. (2002) pour le voandzou et de Rehman et al. (2006) pour le riz. La faible efficacité de P minéral comparée avec le fertilisant organique est liée à la biomasse et la teneur en P des plantes (fig. II-1), malgré la teneur élevée de P Olsen (fig. II-2), et peut être expliquée par l'inaccessibilité des cultures au fertilisant hydrosoluble appliqué. Avec l'application des fertilisants minéraux, il existe une permanente compétition entre l'absorption racinaire des plantes et les constituants du sol notamment les oxy-hydroxydes de fer et d'aluminium. Ces derniers sont distribués autour des surfaces argileuses du sol qui présentent un excès de charge positive attirant et fixant les ions «phosphate» dans le sol. Ainsi, la plupart de TSP apporté au sol, est fixé et ne pourrait être libéré à la solution du sol qu'après quelques années, ce qui réduit considérablement la quantité assimilable par la plante (Roland et al., 1997; Sanchez et al., 1997; Smaling et al., 1997), comme illustrée avec les valeurs de P résine et le Cp (fig. II-2).

Sous traitement minéral, la biomasse végétale, la teneur en P plante, la nodulation et la mycorhization, le pH du sol et le statut phosphaté du voandzou, suggèrent que la plante s'est développée dans un environnement où le P assimilable n'est pas entièrement disponible par la plante elle-même. Cette déduction est démontrée par une mycorhization élevée comparée avec une faible nodulation et une faible diminution de pH (fig. II-3). Ainsi, la déficience P a un effet direct sur la croissance et la survie des bactéries rhizobiennes, la formation et le développement des nodules ainsi que la croissance des plantes hôtes elles-mêmes (Tang et al., 2001).

La forte amélioration de l'efficacité d'assimilation de P du fertilisant minéral par l'apport organique dans le mélange fumier-TSP pour le voandzou comparé au riz (fig. II-5) est en accord avec les précédents résultats de Bakhsh et al. (1990) par l'ajout de fumier de ferme au fertilisants P, notamment le TSP chez le blé. La décomposition de la matière organique améliore la disponibilité du P en agissant sur les constituants du sol. Iyamuremye et Dick (1996) ont conclu que les anions organiques produits complexent le site de fixation, réduisant temporairement la capacité de fixation de P dans le sol et permettant aux ions «phosphate» d'être disponibles aux plantes et augmentant l'efficacité d'utilisation de P (Sanchez et al., 1997). Ainsi, l'effet de la nodulation sur la mobilisation de P est important sous traitement combiné.

Conclusion

Cette expérimentation montre que la combinaison de fertilisant minéral et organique avec la légumineuse pourrait être bénéfique pour la culture et le sol dans le cadre de l'amélioration de

la fertilité des Ferralsols et par conséquent la production du riz. Le fertilisant minéral seul ne serait par la meilleure solution pour améliorer le système fermier dans les Ferralsols de « tanety » dans les Hautes Terres Malgaches. Les légumineuses représentées par le voandzou, comparées au riz pluvial, favorisent la contribution des fertilisants phosphatés dans les Ferralsols en termes de production de biomasse végétale, teneur en P plante, propriétés chimiques et biologiques du sol dans un système de fertilisation combiné et organique.

Références bibliographiques

- Basu S, Roberts JA, Azam-Ali SN, Mayes S (2007) Voandzou. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. In: Kole C (ed) Pulses, Sugar and Tuber Crops. Springer Berlin Heidelberg, pp 159-173
- Bakhsh, A., Gurmani, A.H., Rehman, H., 1990. Efficiency of phosphatic fertilizers through mixing with farmyard manure using wheat as test crop., Role of phosphorus in crop production. NFDC, Islamabad.
- Büll, L.T., M.C.G. Costa, A. Novello, D.M. Fernandes, and R.L.V. Bôas. 2004. Doses and forms of application of phosphorus in vernalized garlic. Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.) 61:516-521.
- Bünemann, E.K. 2003. Phosphorus dynamics in a ferralsol under maize-fallow rotations: the role of the soil microbial biomass., Georg-August Universität Göttingen.
- Chapuis-Lardy, L., Ramiandrisoa R.S., Randriamanantsoa L., C. Morel, L. Rabeharisoa, and E. Blanchart. 2009. Modification of P availability by endogeic earthworms (Glossoscolecidae) in Ferralsols of the Malagasy Highlands. Biological Fertilisations Soils 45:415-422.
- Dabin, B. 1971. Evolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. ORSTOM 58:1-14.
- Dakora F.D. and Muofhe L.M., 1997. Nitrogen Fixation and nitrogen nutrition in symbiotic voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) and Kersting's bean (*Macrotyloma geocarpum* (Harms) Maréchal. Et Baud). Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), 14–16 November 1995, Harare, Zimbabwe. p. 72-77.
- FAO. 2004. Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. Bulletin FAO Engrais et Nutrition Végétale N° 13, Rome.
- Guppy, C.N., N.W. Menzies, P.W. Moody, and F.P. Blamey. 2005. Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. Australian Journal of Soil Research 43:189-202.

- Haynes, R. J., and M.S. Mokolobate. 2001. Amelioration of Al toxicity and P deficiency in acid soils by additions of organic residues: a critical review of the phenomenon and the mechanisms involved. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 59:47–63.
- Heller, Begemann JF, Mushonga J (1995) Bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237:173-195.
- Hinsinger P., Jaillard B., Le Cadre Edith, Plassard C., 2007. Spéciation et biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère. *Océanis*. Vol. 33 n° 1-2. P. 37-50
- ITAB. 2002. Activités biologiques et fertilité des sols: Intérêts et limites des méthodes analytiques disponibles. ITAB, Paris.
- Jaillard, B. 2001. Flux de protons dans la rhizosphère et acidification des sols Colloque Acidification des sols, INRA Versailles.
- Jones D. L. and Hinsinger P., 2008. The rhizosphere: complex by design. *Plant and Soil*. Volume 312, Numbers 1-2. pp. 1-6
- Kishinevsky B. D., Zur M. ; Friedman Y., Meromi G., Ben-Moshe E., Nemas C., 1996. Variation in nitrogen fixation and yield in Landraces of voandzou (*Vigna subterranea*). *Field crops research*. vol. 48, n°1, pp. 57-64
- Li, H., J. Shen, F. Zhang, M. Clairotte, J.J. Drevon, E. Le Cadre, and P. Hinsinger. 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312:139–150.
- Massawe F. J., Dickinson M., Roberts J. A., Azam-Ali S. N., 2002. Genetic diversity in voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc) landraces revealed by AFLP markers. *National Research Council of Canada, Ottawa, Canada*. Vol. 45, n°6, pp. 1175-1180
- Ntundu W. H., Shillah S. A., Marandu W. Y. F., Christiansen J. L., 2006. Morphological Diversity of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) Landraces in Tanzania. *Genetic Resources and Crop Evolution*. Springer Netherlands. 53: 367–378
- Obaid-ur-Rehman, Zaka M.A., Rafa H.U., Hassan N.M., 2006. Effect of balanced fertilization on yield and phosphorus uptake in wheat-rice rotation. *J. Agric. Res.*, 44(2) p. 105-115
- Pypers, P., S. Verstraete, C.P. Thi, and R. Merckx. 2005. Changes in mineral nitrogen, phosphorus availability and salt-extractable aluminium following the application of green

- manure residues in two weathered soils of South Vietnam. *Soil Biology & Biochemistry* 37:163–172.
- Pypers, P., M. Huybrighs, J. Diels, R. Abaidoo, and E. Smolder. 2007. Does the enhanced P acquisition by maize following legumes in a rotation result from improved soil P availability? *Soil Biology & Biochemistry* 39:1555-1566.
- Rabeharisoa, L. R. (2004). *Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar*. Université d'Antananarivo.
- Raharinosy, R.V. 1983. Etude de l'influence des différentes doses de fumier sur la libération du phosphore d'un sol ferrallitique de Madagascar. *Cahier ORSTOM* 20: 129-146.
- Ramolemana G. M., Maphanyane G. S., Keltjens W. G., Mpuisang T., 2000. Response of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) to Phosphorus Fertilisation in Botswana. *UNISWA Research Journal of Agriculture, Science and Technology Vol. 4 (2): pp 202-207*
- Ramolemana G. M., Keltjens W. G., Wessel M., Maphanyane G. S., 2002. Phosphorus levels in shoots of voandzou in Botswana soils. *Journal of plant Nutrition*. Vol 25. pp. 2035-2049
- Rasoamampionona, B., L. Rabeharisoa, A. Andrianjaka, R. Duponnois, and C. Plenchette. 2008. Arbuscular Mycorrhizae in Malagasy Cropping Systems. *Biological Agriculture and Horticulture* 25:327-337.
- Roland, J.B., P.C. Smithson, and D.T. Hellums. 1997. Building Soil Phosphorus Capital in Africa. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51:111-149.
- Sanchez, P.A., K.D. Shepherd, M.J. Soule, F.M. Place, R.J. Buresh, A.M.N. Izac, A.U. Mokwunye, F.R. Kwesiga, C.G. Ndiritu, and P.L. Woomer. 1997. Soil Fertility replenishment in Africa : An Investment in Natural Resource Capital. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51:1-46.
- Schnepf A, Roose T, Schweiger P. 2008. Impact of growth and uptake patterns of arbuscular mycorrhizal fungi on plant phosphorus uptake—a modelling study. *Plant Soil* 312:85–99
- Ségalen, P. 1995. Les sols ferrallitiques et leur répartition géographique: les facteurs de formation et les sols ferrallitiques en Amérique., p. 169p., Vol. 2, ORSTOM ed. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.
- Smaling, E.M.A., S.M. Nandwa, and B.H. Janssen. 1997. Soil fertility in Africa is at stake. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51:47-61.
- Tang C (1998) Soil acidification under legumes - an Australian viewpoint *Proceedings of 16th World Congress of Soil Science.*, Montpellier, France, pp 1-8

- Tang C, Drevon JJ, Jaillard B, Souche G, Hinsinger P (2004) Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency : New challenges for rhizosphere research at the entrance of the 21st Century. *Plant Soil* 260: 59-68
- Tang, C., P. Hinsinger, J.J. Drevon, and B. Jaillard. 2001. Phosphorus Deficiency Impairs Early Nodule Functioning and Enhances Proton Release in Roots of *Medicago truncatula* L. *Annals of Botany* 88:131-138.
- Wambeke, A.V., (ed.) 1974. Management properties of Ferralsols., Vol. *Soils bulletin* 23., pp. 1-129. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Land and Water Development Division., Rome.
- Wery, and Grignac. 1983. Caractéristique biologiques et agronomiques des légumineuses. Fichier technique de la fixation symbiotique de l'azote.

Chapitre 3 : *Vigna subterranea* et apport phosphaté sous forme organique et minéral

L'effet du système de fertilisation phosphatée organique et minérale sur *Vigna subterranea* en termes de production végétale a été étudié dans ce chapitre.

« Effet de la fertilisation organique et minérale sur le voandzou (*Vigna subterranea*) sur Ferralsols malgaches »

Andriamananjara Andry^{1,2*}, Masse Dominique³, Rasoamampionon Berthe^{1,4},
Razafimanantsoa Marie-Paule¹, Rabeharisoa Lilia¹

¹Laboratoire des RadioIsotopes, Service de RadioAgronomie, UR Disponibilité des éléments, Antananarivo, Madagascar BP 3383. mail : njaraandry@yahoo.fr

²Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Antananarivo, Madagascar.

³UMR Eco&Sols, Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier 34060, France.

⁴Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo 101, Madagascar.

Résumé

Les Ferralsols des Hautes Terres de Madagascar sont marqués par une déficience en phosphore (P) biodisponible. Les pratiques de fertilisation par apport d'engrais minéraux de ces sols montrent de nombreux inconvénients : inefficacité liée au fort pouvoir d'adsorption par la matrice minérale, risque de pollution environnementale et coûts des intrants souvent prohibitifs. Des études ont montré l'intérêt de combiner des apports organiques et des cultures de légumineuses pour une meilleure gestion de la fertilité des sols en vue d'augmenter ainsi durablement la production agricole. Malgré l'utilisation très marquée des légumineuses dans les systèmes de culture traditionnels, peu d'études ont été réalisées sur leurs effets sur les symbioses mycorhiziennes sur Ferralsols malgaches. Cette étude cherche à mettre en évidence l'effet de la fertilisation organique et minérale sur la mycorhization du voandzou qui sert surtout d'indicateur de la richesse du sol notamment en termes de phosphore phytodisponible. Une expérimentation en pot a été conduite avec le voandzou sur Ferralsol en comparant le fertilisant organique (fumier ou F) avec le Triple Super Phosphate (TSP) à dose croissante en phosphore 0, 4.1, 8.2 and 12.3 mg P kg⁻¹ sol. La biomasse, la teneur en P dans les plantes, le P Olsen, le P organique et la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (Cp), la nodulation et le taux d'endomycorhization ont été évalués après deux mois de culture. Les résultats ont montré la supériorité de la biomasse produite sous traitement organique comparé au traitement minéral et au témoin. La mobilisation phosphatée de voandzou a été plus efficace sous fumier marquée par une teneur en P plante et Cp similaire au traitement avec TSP malgré la faible teneur en P Olsen et une meilleure teneur en

P organique assurant principalement les besoins en P du voandzou. La mycorhization, étant liée à la disponibilité de P dans le sol, est plus favorisée sous TSP où le milieu est P limitant comparé au traitement organique étant moins influencé mais avec une nodulation supérieure.

Mots-clés : mycorhization, voandzou, Ferralsols, phosphore, Madagascar.

1- Introduction

Les sols du type Ferralsol selon la classification FAO (1974), qui couvrent 46% de la surface de Madagascar (<http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/counprof/Madagascar/madagascar>), sont caractérisés par des teneurs élevées en sesquioxydes de fer et d'aluminium lui conférant son aspect rouge (Ségalen, 1995; Sanchez et al., 1997). Cette richesse en oxy-hydroxyde de fer et d'aluminium confère au Ferralsol une propriété spécifique à l'égard des ions «phosphate» en termes de fixation et de complexation (Dabin, 1971; Sanchez et al., 1997; Guppy et al., 2005). Ainsi les sols malgaches sont marqués par une forte teneur en phosphore total mais dont la majorité est fermement adsorbée et fixée sur les constituants du sol (Chapuis-Lardy et al., 2009), limitant ainsi la disponibilité du phosphore vis-à-vis des plantes. La teneur moyenne du phosphore total du sol malgache est de l'ordre de 300 à 1200 mg P kg⁻¹ de sol alors que celle du phosphore assimilable évaluée par la méthode Olsen est inférieure à 10 mg P kg⁻¹ avec une faible concentration dans la solution du sol de l'ordre de 0.005 à 0.02 mg l⁻¹ (Rabeharisoa, 2004; Rasoamampionona et al., 2008). Cette déficience en P assimilable pour les plantes est un facteur limitant la production végétale. L'efficacité des apports de P sous forme minérale est limitée. En effet, le P minéral apporté peut se retrouver sous une forme moins disponible du fait des propriétés chimiques de ces sols (Büll et al., 2004; Drevon et al., 2008). Des plantes telles que certaines légumineuses sont connues pour leurs aptitudes à changer chimiquement l'état du P dans la rhizosphère et à mobiliser ainsi le P soluble (Pypers et al., 2005; Pypers et al., 2007). Ces plantes agissent à travers des symbioses au niveau de leur système racinaire avec des champignons mycorhiziens. Les champignons mycorhiziens à arbuscules présentes chez ces plantes émettent leurs mycéliums à l'intérieur et à l'extérieur de la racine constituant ainsi le prolongement du système racinaire afin de puiser les éléments nutritifs dans le sol notamment les ions phosphatés et oligo-éléments et de l'eau. Ces nutriments sont ensuite transportés jusqu'à la racine où ils sont apportés à la plante contre des composés carbonés et des vitamines (ITAB, 2002). Tinker (1975) et Hedley et al. (1995) ont rapporté que les mycorhizes sont les facilitateurs clés pour la capture de P par les plantes dans les sols déficients en P. En effet, la symbiose mycorhizienne facilite la capture des ions «phosphate» par l'accroissement du volume du sol exploité par les racines selon Lajtha et Harrison en 1995 (Roland et al., 1997).

Le *Vigna subterranea* connu sous le nom vernaculaire de voandzou ou pois de bambara en tant que culture indigène Africaine, fait partie des cultures de subsistance souvent négligées

ou sous-utilisées en Afrique (Heller et al., 1995). Il est proposé que cette plante, traditionnellement cultivée à Madagascar, puisse jouer un rôle clé dans les systèmes de culture sur Ferralsol à Madagascar. Il est cependant nécessaire d'approfondir les connaissances sur le rôle du Voandzou aux cycles des nutriments dans les sols cultivés.

Le voandzou, en fixant l'azote atmosphérique, peut améliorer la fertilité du sol. Le voandzou figure parmi les légumineuses cultivées les plus tolérantes à la sécheresse, à la salinité, et au sol infertile (Suwanprasert et al., 2006; Taffouo et al., 2010). Cependant, ces facteurs peuvent être liés à de nombreux paramètres tels que la croissance, le développement, l'assimilation des ressources ainsi que la conversion en rendement (Mwale et al., 2007a; Mwale et al., 2007b). Cette légumineuse est utilisée fréquemment dans la rotation culturale en agissant comme une source d'azote résiduel pour les cultures suivantes à travers la fixation d'azote atmosphérique (Murukumbira, 1985). L'objectif principal de cette étude est d'analyser l'effet de la légumineuse (*Vigna subterranea*) couplée avec la fertilisation phosphatée organique, minérale et combinée sur la croissance et la mycorhization du Voandzou, et sur la disponibilité du P dans le sol. L'hypothèse principale est que la fertilisation influe sur la mycorhization du voandzou en termes de biodisponibilité du phosphore. Une expérimentation de culture en pot de *Vigna subterranea* sur un sol de type Ferralsol a été menée à Antananarivo-Madagascar sur le Ferralsol

2- Matériels et Méthodes

Le sol de type Ferralsol utilisé pour l'expérimentation en pots menée au Laboratoire des Radioisotopes (LRI) en 2008 a été prélevé sur une parcelle en jachère depuis plus de dix ans dont la végétation est dominée par la graminée du genre *Aristida sp* appelée communément « bozaka » à Madagascar. Cette parcelle se situait à proximité d'une expérimentation au champ de longue durée menée par le LRI se trouvant dans le Fokontany d' Antsahatsimeloka, Commune d'Ambatolampy Tsimahafotsy à environ 10 km au Nord du centre ville d'Antananarivo (18° 47' Sud et 47° 30' Est). Elle est située à une altitude de 1261 m sur une pente inférieure à 15 %. Les propriétés physico-chimiques du sol avant culture sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1: Caractéristique physico-chimique du sol à l'état initial.

Caractéristiques	Values
P total (mg.kg ⁻¹)	422
P Olsen (mg.kg ⁻¹)	3,71
Cp (mg.l ⁻¹)	0,01
pH eau	4,96
Carbon Organique (g kg ⁻¹)	20,1
Sable %	44
Limon %	22
Argile %	33

Les facteurs étudiés ont été l'apport à différentes doses de P sous deux formes : une forme organique seule, fumier (F), et une forme minérale : le Triple Super Phosphate (TSP). Pour ces deux traitements F et TSP, les quantités de P total apportées étaient de 4.1, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ de sol. Ces doses correspondaient à des apports équivalents à 10, 20 et 30 kg/ha de P au champ. Un témoin sol sans aucun apport de P a été également inclus dans l'expérimentation. Ces traitements ont été répétés quatre fois. Le dispositif était ainsi constitué de 48 pots disposés de façon aléatoire sur une table sous une serre.

Le fumier utilisé provenait d'une étable où un mélange de paille de riz, de "bozaka" était utilisé comme litière pour bovins. Ce fumier ramassé régulièrement était stocké dans l'étable avant l'épandage sur les champs. Ce fumier se trouvait, au moment du prélèvement, sous forme de poudret est constitué d'un mélange de débris de végétaux et de fèces d'animaux à l'état de décomposition bien avancé, de couleur très sombre, et d'odeur caractéristique. Les teneurs respectives de ce fumier en N (Ntotal%), P (P₂O₅%) et K (K₂O%) étaient de 15%, 0,45% et 1,91%. L'engrais phosphaté sous forme minéral était le Triple Super Phosphate (TSP) à 45% de P₂O₅. Un apport de N et K correspondant aux apports équivalents contenus dans la dose maximale de fumier (12.3 mg P kg⁻¹ de sol) a été réalisé sur les traitements minéraux pour limiter les déficiences en ces éléments. L'urée granulée à 46% d'azote et le chlorure de potassium à 60% de K₂O ont été apportés simultanément 20 jours après le semis. La variété de voandzou (*Vigna subterranea*) utilisée est la variété locale à cycle végétatif de 130 à 150 jours. La densité de semis pour les deux plantes était en moyenne 2 graines de voandzou par pot. L'arrosage a été régulier pour éviter toute contrainte hydrique. Deux traitements phytosanitaires avec un insecticide et fongicide à action systémique ont été réalisés sur tous les pots de voandzou. Après deux mois de culture sous serre, la biomasse aérienne a été séparée de la biomasse racinaire. Ensuite, les racines ont été séparées des sols rhizosphériques, c'est-à-dire les sols adhérant aux racines, après avoir secoué le système racinaire. Les sols rhizosphériques ont été échantillonnés par la suite puis séchés à l'air et conservés à température ambiante pour être analysés en termes de P Olsen, Cp, et pH.

Les biomasses aériennes et racinaires après tamisage dans l'eau ont été séchées à l'étuve (60°C pendant 7 jours), pesées puis analysées en termes de P.

Le comptage des nodules et l'évaluation du taux de mycorhization des légumineuses ont été réalisés. Le taux de mycorhization a été évalué à partir d'une aliquote des racines prélevée pour chaque traitement. La mesure du taux de mycorhization des racines a été réalisée suivant la méthode « gridline intersect » décrite par Giovannetti et Mosse (1980) qui consiste à observer et à compter au microscope les racines mycorhizées après coloration avec 0,05% de la fuchsine acide dans une solution de lacto-glycérol. Le niveau de mycorhization des racines est exprimé en % de longueur des racines où la mycorhize est présente. La nodulation des racines de voandzou a été aussi comptée. Les nodules de l'ensemble du système racinaire de chaque pot ont été entièrement comptés individuellement et à l'œil nu.

Le P assimilable du sol a été mesuré selon la méthode Olsen (extraction par agitation du sol avec de l'hydrogénocarbonate de sodium 0,5 M à pH 8,5). La concentration de P dans la solution du sol (Cp) a été mesurée par l'extraction à l'eau (NF ISO 11263). La teneur en P organique a été mesurée par la méthode de Saunders et Williams (1955). Le phosphore organique a été évalué par la différence de la quantité de P extrait à partir du P minéral d'un échantillon de sol calciné et d'un échantillon de sol non calciné.

Le pH du sol a été déterminé dans une suspension de sol mélangée à l'eau dans des proportions de 1:2,5 (v/v) (NF ISO 10390).

Les traitements considérés dans l'analyse sont : le mode de fertilisation, organique (F), minéral (TSP) et les quantités de P apportés (4 niveaux). L'effet des traitements sur la production de biomasse ou les quantités de P dans le sol ou la biomasse a été testé par l'analyse de variance (seuil de signification retenu $p=0.05$) ; la comparaison des moyennes est obtenue par le test de Newman Keuls. Des méthodes de régression linéaire ont permis d'établir des modèles de relation entre les différents indicateurs et les quantités de P apportés. Les calculs ont été réalisés avec le logiciel XLSTAT©.

3- Résultats

3-1 Production en biomasse

La biomasse produite a été significativement supérieure avec l'apport de F comparé au témoin sans fertilisation et au traitement minéral TSP (Fig. III-1). Cette différence significative par rapport au témoin a été surtout observée pour la dose 12.3 mg P kg⁻¹ sol avec le TSP avec une valeur moyenne allant de 0,39 à 0,69 g kg⁻¹ sol.

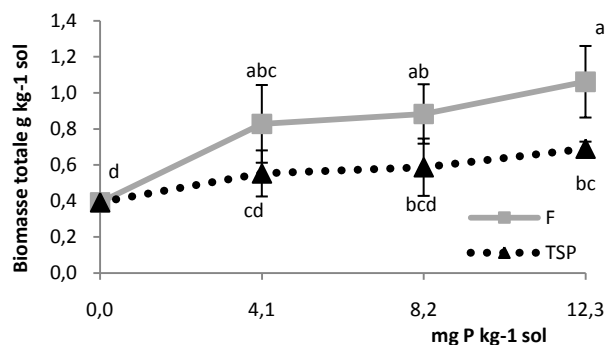


Figure III-1: Effets des traitements organique et minéral sur la biomasse totale du voandzou.

Les barres d'erreurs représentent les écart types : les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à $p=0.05$. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP).

3-2 Assimilation phosphatée de voandzou

L'apport phosphaté a significativement augmenté la teneur en P chez le voandzou dans les deux traitements organique et minéral. Par ailleurs, les teneurs en P avec l'apport organique et minéral ont été significativement différentes du témoin sans apport de P. Toutefois aucune différence significative n'a été observée entre les deux types de fertilisation.

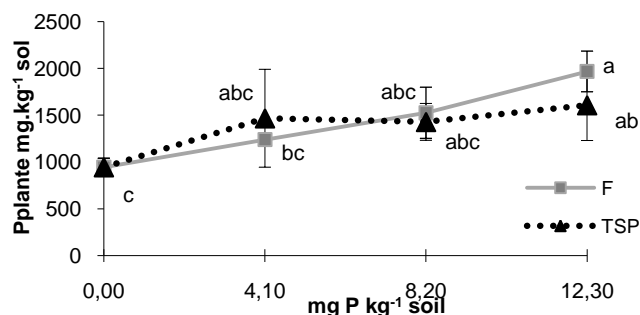


Figure III-2: Teneur en P dans les biomasses de voandzou sous traitement organique et minéral.

Les barres d'erreurs représentent les écart types : les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à $p=0.05$. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP).

3-3 Teneur en P du sol

Le P Olsen dans le sol a augmenté significativement pour le traitement TSP (Fig. III-2A). Ces teneurs ont augmenté avec les quantités de TSP apportées. On n'a pas observé d'augmentation du P Olsen avec l'apport organique F quelle que soit la dose apportée. La concentration en P dans la solution du sol après environ 2 mois de culture en pot n'a pas significativement varié entre les différents traitements (Fig. III-2B). Le sol du traitement TSP a présenté les plus faibles teneurs en P organique, teneur tendant à diminuer pour ce

traitement avec la dose de P apportée (Fig. III-2C). Pour le traitement organique (F), aucune différence n'a été relevée entre les différentes quantités de P apportées.

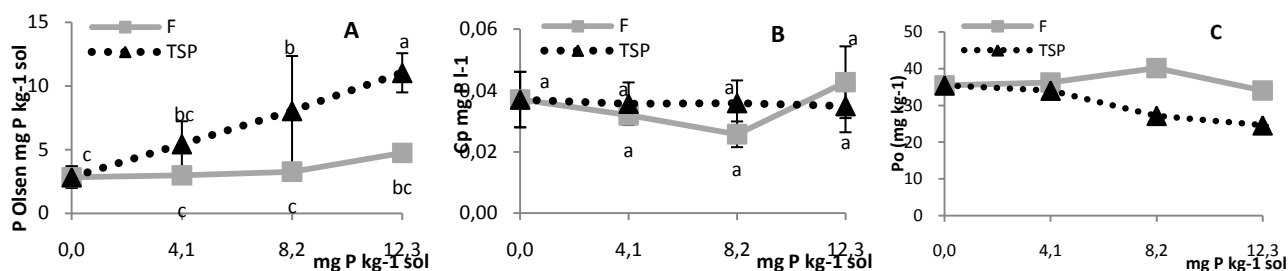


Figure III-3: Teneur en P Olsen (A), Cp (B) et P organique du sol (C) suivant les différents types de fertilisants à doses croissantes.

Les différences statistiques entre les moyennes sont données avec les différentes lettres à $p=0.05$. La teneur en P organique a été obtenue sur un échantillon par traitement sans répétition. F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant minéral (TSP).

3-4 pH du sol

Une nette diminution du pH en fonction de la quantité de P apportée a été observée dans le traitement F avec ou sans apport de TSP (Tab. 2). Pour le traitement TSP, le pH n'est pas modifié par rapport au sol sans apport quelle que soit la quantité de P apportée sous forme de TSP. Une différence significative existe entre le pH des fortes doses, 8.2 et 12.3 mg P kg⁻¹ sol du traitement organique seul et tous les traitements minéraux ainsi que le témoin.

Tableau 2: pH du sol sous traitement organique et minéral.

Traitement	Dose de P	
	(mg P kg ⁻¹ sol)	pH eau
Témoin	0	6,23 ns
Fumier	4,10	5,68 ns
Fumier	8,20	5,27*
Fumier	12,30	4,94*
TSP	4,10	6,30 ns
TSP	8,20	6,11 ns
TSP	12,30	6,35 ns

La différence statistique entre les moyennes est indiquée par * à $p=0.05$. ns : non significative à $p=0.05$.

3-5 Mycorhization et nodulation

Le taux de mycorhization est différent entre F et TSP (Fig. III-4A). Pour TSP, il n'apparaît pas différent du sol sans apport. Pour F, ce taux est inférieur au sol sans apport et inférieur au

traitement TSP quelle que soit la quantité de P apportée. L'augmentation de P sous forme de F ou TSP n'a pas eu d'effet significatif sur le taux de mycorhization.

Le nombre de nodule a été significativement corrélé avec l'apport de P quel que soit le type de fertilisant utilisé ($p\text{-value}=0.048$; $R^2 = 0,14$). Les pentes des droites de régression ont montré que la nodulation sous traitement organique a été supérieure à celle du traitement minéral (Fig. III-4B).

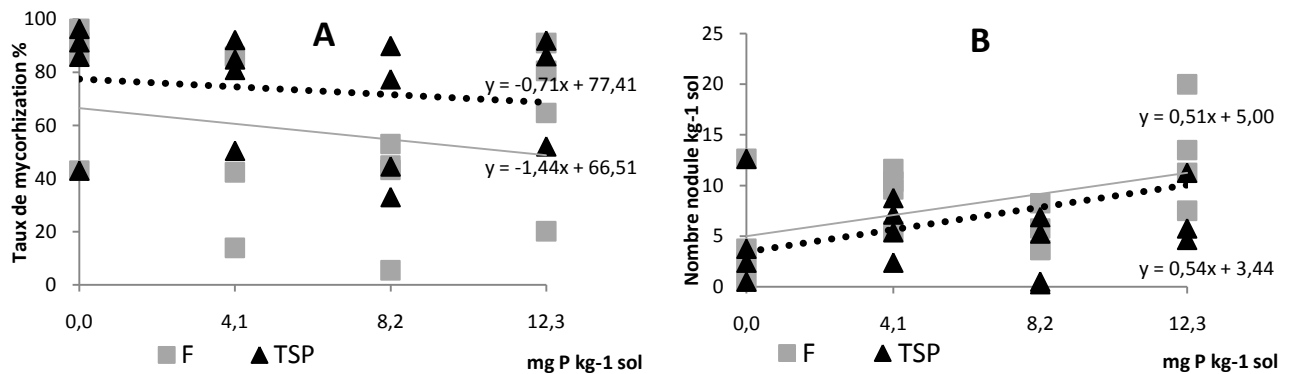


Figure III-4: Effet de la fertilisation phosphatée organique et minérale sur la mycorhization (A) et la nodulation (B) du voandzou.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP).

3-6 Paramètres affectant la biomasse totale et la mycorhization

Une forte assimilation en P par les plantes a significativement induit la production d'une forte biomasse dans le traitement organique ($p\text{-value}=0,007$; $R^2=0,41$) contrairement au traitement minéral (Fig. III-5A). Ainsi, suite à cette mobilisation de P, la teneur en P Olsen a significativement affecté la teneur en P plante dans les deux traitements phosphatés. Toutefois, une forte mobilisation de P a été observée dans le traitement organique ($p\text{-value}=0,002$; $R^2=0,50$) où une faible teneur en P Olsen a été suivie d'une forte assimilation de P comparée au traitement minéral avec une teneur similaire en P plante en réponse à une forte teneur en P Olsen ($p\text{-value}=0,003$; $R^2=0,49$) (Fig. III-5B).

Par ailleurs, la production de biomasse totale a été aussi affectée significativement par le changement de pH du sol avec une corrélation hautement significative sous traitement organique ($p\text{-value}=0,002$; $R^2=0,50$) (Fig. III-5C). Aucune corrélation significative n'a été observée avec le traitement minéral. L'amélioration de la mobilisation phosphatée de la plante sous acidification du sol a été observée sous traitement organique avec une corrélation significative entre la teneur en P plante et le pH ($p\text{-value}=0,010$; $R^2=0,39$) (Fig. III-5D).

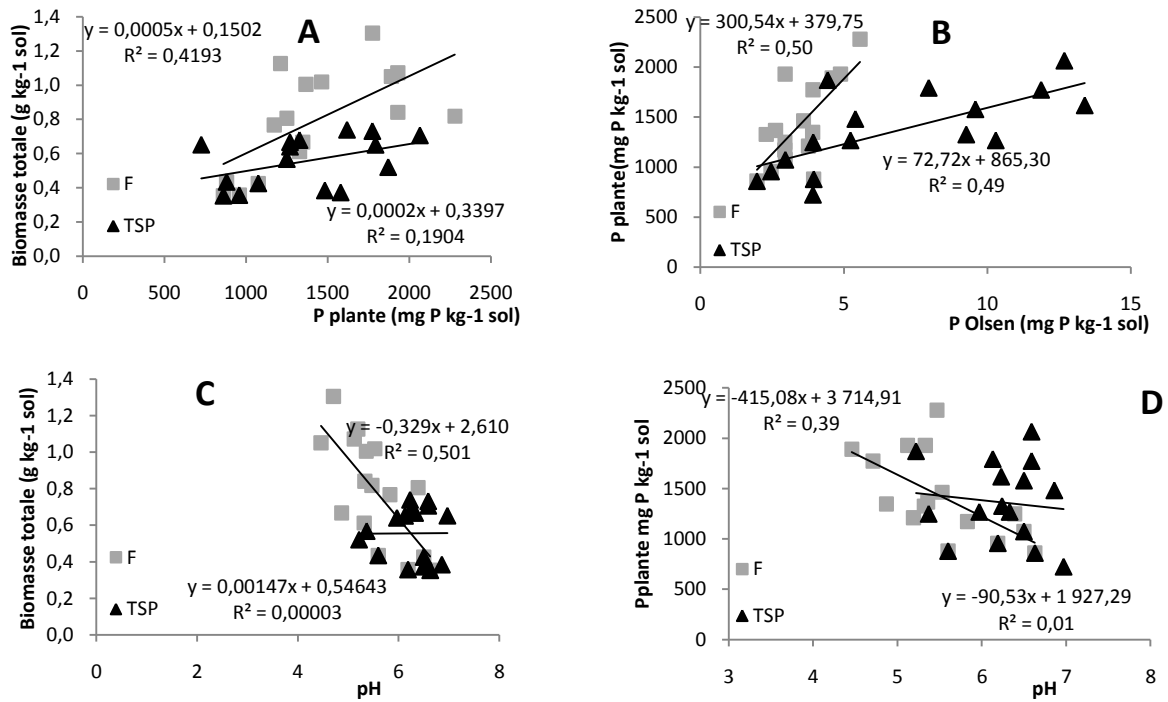


Figure III-5: Variation de la biomasse totale produite sous l'effet de la variation de la teneur en P plante (A) et du pH du sol (C) ainsi que la variation de l'absorption phosphatée des plantes sous l'effet de la variation de P Olsen (B) et du pH du sol (D).

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP).

Le changement de pH a significativement affecté le taux de mycorhization pour tous les traitements avec une forte corrélation avec le TSP (p-value=0,003 ; $R^2=0,51$) comparé au fumier (p-value=0,033 ; $R^2=0,29$) (Fig. III-6A). Contrairement à la biomasse produite où une forte mycorhization n'a pas induit à une augmentation de la biomasse (Fig. III-6B). La nodulation a affecté de manière significative la biomasse totale par une corrélation positive sous traitement organique (p-value=0,014 ; $R^2=0,36$) comparé au traitement exclusivement minéral (Fig. III-6C).

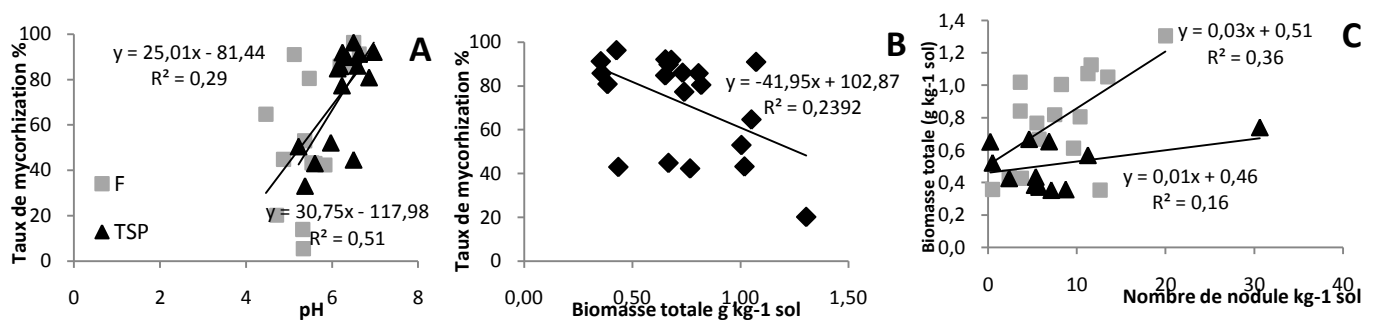


Figure III-6: Variation du taux de mycorhization avec la production de biomasse et le pH du sol ainsi que la variation de la biomasse totale en fonction de la nodulation.

F : Fertilisant organique (Fumier), TSP: fertilisant mineral (TSP).

4- Discussion

La biomasse produite sous traitement organique a été significativement plus élevée comparée au traitement minéral. Bekunda et al. (1997) ont montré que les rendements d'arachide et d'haricot en Afrique ont augmenté sous apport organique comme le fumier en comparaison avec le déclin de rendement sous fertilisation minérale (Bekunda et al., 1997). Cette biomasse produite peut être expliquée en termes de teneur en P plante dont l'augmentation de l'assimilation en P a induit une augmentation de la biomasse produite. (Fig. III-5A). En croisant la teneur en P biodisponible dans le sol avec la teneur en P plante (Fig. III-5B), on peut déduire que la plante a utilisé d'autre source de P afin d'honorer son besoin en P sous traitement organique. En effet, les sources en P dans les fertilisants organiques se trouvent principalement sous formes organiques ce qui justifie les faibles valeurs observées sur l'extraction de P par la méthode Olsen qui ne tient compte que de la fraction minérale. Le P inorganique issu du fertilisant organique est libéré progressivement dans la solution du sol, après minéralisation à travers l'activité d'enzyme extracellulaire : le phosphatase acide produit par les micro-organismes du sol, issus de la décomposition des matières organiques, et par les plantes (Sanchez et al., 1997; Bünemann, 2003). Les éléments libérés par voie de minéralisation sont plus assimilés par les plantes comparés aux éléments apportés notamment comme le cas de l'azote étant donné qu'ils sont libérés progressivement pour être mis à la disposition des plantes. En effet, l'hydrolyse de l'azote sous forme d'urée conduit à la production de NH_4^+ qui sera en étroite compétition entre le prélèvement racinaire et la volatilisation (Recous et al., 1997). La nitrification de l'azote ammoniacal en nitrate est potentiellement rapide dans un système cultivé et peut être impliquée soit dans la nutrition azotée, soit dans le cycle azoté par l'immobilisation microbienne, soit par perte en lessivage (Chaillou and Lamaze, 1997). Parfitt et al., 2005 ont rapporté qu'avec une augmentation de phosphore assimilable, la croissance des légumineuses est augmentée suite à une augmentation de statut de N minéral (Parfitt et al., 2005). Les expériences de Dan et Hans sur une légumineuse pérenne en 2009 ont montré une meilleure efficacité de légumineuse sous nutrition avec NH_4^+ (Dan and Bricx, 2009).

La concurrence entre la nutrition phosphatée des plantes et les constituants des sols fait qu'une partie du P libéré après décomposition et minéralisation de la matière organique est destinée à la nutrition minérale des plantes tandis qu'une autre partie servira à enrichir les différents sites de fixation au niveau de la phase du sol améliorant ainsi l'efficacité du fumier comparé au TSP (Dabin, 1971). Par ailleurs, les résultats de la teneur en P du sol ont révélé une forte teneur en P Olsen du sol sous TSP comparé au traitement organique avec une concentration des ions phosphates dans la solution du sol non significativement différente avec le traitement organique. Ce constat suppose que le milieu sous TSP est un environnement à disponibilité limitant en phosphore et qui peut être confirmé par la teneur en P plante. Les ions phosphates issu du TSP sont sujets à la fixation par les constituants du sol,

oxyhydroxydes de Fe et Al à la surface des particules d'argile, pour être libérés dans la solution du sol après quelques années (Roland et al., 1997; Sanchez et al., 1997; Smaling et al., 1997). Ainsi, une large application de fertilisant phosphaté minéral est devenue inaccessible aux plantes et cette fixation de P est considérée comme le plus important des processus contrôlant la disponibilité de P surtout dans les sols à fort pouvoir fixateur notamment le cas de ferralsol (Sanchez et al., 1997). Le pH du sol, qui est également un paramètre affectant la biomasse totale de plante spécifiquement pour le traitement organique (Fig. III-5C), contribue indirectement à la biodisponibilité des nutriments notamment le P. En effet, le pH du sol conditionne la mobilisation du P surtout avec le fumier (Fig. III-5D) à travers la minéralisation du Po, la dissolution et la désorption de P au niveau des constituants du sol (Hinsinger, 2001b). L'acidification rhizosphérique sous traitement organique peut être due à un net excès des cations assimilés par la plante tel que Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} suivi par un efflux de proton ainsi qu'à des sécrétions racinaires d'acide organique (Hinsinger, 2001; Jaillard, 2001; Tang et al., 2004) contribuant toujours dans la mobilisation de phosphore fortement retenu dans le sol.

Placé dans des mauvaises conditions environnementales limitant son développement, les plantes doivent interagir avec les communautés microbiennes du sol pour survivre et, grâce à des réactions en cascade, arrivent à mobiliser et à acquérir les nutriments qu'elles ont besoin pour leurs croissances (Jones and Hinsinger, 2008). Un des mécanismes d'adaptation de la plante pour accéder aux ions «phosphate» du sol est l'association avec le champignon mycorhizien ou « Arbuscule Mycorhize Fungi » (Roland et al., 1997; Schnepf et al., 2008). Ce champignon est le prolongement racinaire qui permet aux racines d'exploiter les formes de P difficilement accessibles par la plante. Les résultats obtenus ont montré que la mycorhization d'une légumineuse cultivée pendant deux mois sur un Ferralsol était significativement inhibée en présence de matières organiques apportées sous forme de fumier. L'apport d'engrais minéral de type TSP avait un effet moindre sur le taux de mycorhization du voandzou. En effet, la symbiose mycorhizienne est surtout favorisée dans un environnement à faible disponibilité en phosphore assimilable pour les plantes tandis que dans une situation à P non limitant, la plante se contente d'exploiter les phosphores du sol et à réduire ainsi le taux de mycorhization (ITAB, 2002; Rasoamampionona et al., 2008). Sous traitement organique, où la plante dispose assez de P pour sa nutrition phosphatée, l'association mycorhizienne est moins favorisée en comparaison au traitement minéral dont l'accès des racines au P du sol est limité. La baisse du pH du sol a induit aussi un effet inhibiteur du taux de mycorhization pour les traitements organiques (Fig. III-6A). En effet, l'acidification du sol améliore la mobilisation du P dans le sol (Hinsinger, 2001), marquée par une meilleure assimilation en P de plante et une meilleure production en biomasse, induisant l'inhibition du taux de mycorhization surtout dans le traitement organique. On peut déduire donc que le taux de mycorhization est étroitement lié à la disponibilité de P dans le sol.

Ainsi, l'augmentation du taux de mycorhization, expliquée par une disponibilité limitante en P, est marquée par moins de biomasse avec le TSP. Par ailleurs, d'autres facteurs peuvent expliquer également la supériorité de la biomasse produite sous F (étant à une teneur en P plante similaire à celle du TSP) notamment la disponibilité des autres nutriments issus de la minéralisation autres que le P et la nodulation. En effet, la nodulation étant significativement corrélée avec l'apport de P est supérieure avec le F. La formation de la symbiose rhizobienne nécessite une forte consommation d'énergie sous forme d'ATP mais l'azote produit est utile pour la nutrition azotée de la plante ((Espinoza et al., 2005).

Conclusion

Dans les Ferralsols à fort pouvoir fixateur en ion phosphate, le voandzou arrive à mobiliser plus de phosphore sous traitement organique grâce à différents processus rhizosphérique par l'interaction entre la nature du fertilisant, les caractéristiques du sol et les racines des plantes. Le sol sous traitement exclusivement minéral présente un fort potentiel mycorhizogène à cause de la fixation de P inorganique issu du TSP limitant la disponibilité du P. Par ailleurs, la mycorhization a été moins influencée par le traitement organique due probablement à une meilleure disponibilité de P par la plante issue surtout de la fertilisation organique dont la minéralisation permet non seulement au P inorganique d'être libéré mais aussi à d'autres éléments nutritifs susceptibles de contribuer à nutrition minérale de voandzou. La mobilisation phosphatée, très marquée sous traitement organique en termes de P dans le sol avec la teneur en P plante, est surtout matérialisée par une meilleure production en biomasse.

Références bibliographiques

- Bekunda M A, Bationo A and Ssali H 1997 Soil Fertility Management in Africa: A Review of Selected Research Trials. In Replenishing soil fertility in Africa. Ed. R J B e al. pp 63-79. SSSA, Madison, WI.
- Büll L T, Costa M C G, Novello A, Fernandes D M and Bôas R L V 2004 Doses and forms of application of phosphorus in vernalized garlic. *Sci. Agric.* 61, 516-521.
- Bünemann E K 2003 Phosphorus dynamics in a Ferralsol under maize-fallow rotations: The role of the soil microbial biomass. In Swiss Federal Institute of Technology. p. p.154, Zurich, Switzerland.
- Chaillou S and Lamaze T 1997 Nutrition ammoniacale des plantes. In Assimilation de l'azote chez les plantes : aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. I Editions. Mieux comprendre, Paris, France.
- Chapuis-Lardy L, Ramiandrisoa R S, Randriamanantsoa L, Morel C, Rabeharisoa L and Blanchart E 2009 Modification of P availability by endogeic earthworms (Glossoscolecidae) in Ferralsols of the Malagasy Highlands. *Biological Fertilisations Soils* 45, 415-422.

- Dabin B 1971 Evolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. ORSTOM 58, 1-14.
- Dan T H and Brix H 2009 Growth responses of the perennial legume *Sesbania sesban* to NH_4 and NO_3 nutrition and effects on root nodulation. *Aquatic botany* Vol. 91 (3), 238-244
- Drevon J J, Alkama N, Amenc L, Lopez A, L'Taief B, Pernot C, Rodino P and Zaman-Alla M 2008 Participatory assessment of N and P biogeochemical cycles in legume rhizosphere for contribution to sustainability in agriculture.
- Espinoza L, Norman R, Slaton N and Daniels M 2005 The nitrogen and phosphorus cycle in soils. In *Agriculture and natural resources*. Ed. D o Agriculture. pp 1-4.
- Guppy C N, Menzies N W, Moody P W and Blamey F P 2005 Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. *Australian Journal of Soil Research* 43, 189-202.
- Hedley, M.J., J.J. Mortvedt, N.S. Bolan, and J.K. Syers. 1995. Phosphorus fertility management in agroecosystems. p. 59-92. In H. Tiessen (ed.) *Phosphorus in the global environment: Transfers, cycles and management*. Scope 54. John Wiley & Sons, New York.
- Heller, Begemann J F and Mushonga J 1995 Bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.). In *Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*, Harare, Zimbabwe.
- Hinsinger P 2001 Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- ITAB Ed. 2002a *Activités biologiques et fertilité des sols: Intérêts et limites des méthodes analytiques disponibles.*, Paris.
- ITAB 2002b *Activités biologiques et fertilité des sols: Intérêts et limites des méthodes analytiques disponibles*. Ed. 1. pp 1-28. ITAB, Paris.
- Jaillard B 2001 Flux de protons dans la rhizosphère et acidification des sols. In *Colloque Acidification des sols*, INRA Versailles.
- Jones D L and Hinsinger P 2008 The rhizosphere: complex by design. *Plant and Soil* 312 n°1-2, 1-6.
- Murukumbira L M 1985 Effects of the rate of fertilizer nitrogen and previous grain legume crop on maize yields. *Zimbabwe Agr. J.* 82(6), 177-179.
- Mwale S S, Azam-Ali S N and Massawe F J 2007a Growth and development of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) in response to soil moisture. 1. Dry matter and yield. *Europ. J. Agronomy* 26, 345-353.
- Mwale S S, Azam-Ali S N and Massawe F J 2007b Growth and development of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) in response to soil moisture. 2. Resource capture and conversion. *Europ. J. Agronomy* 26, 354-362.

- Parfitt R L, Yeates G W, Ross D J, Mackay A D and Budding P J 2005 Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. *Applied Soil Ecology* 28, 1-13.
- Pypers P, Huybrighs M, Diels J, Abaidoo R and Smolder E 2007 Does the enhanced P acquisition by maize following legumes in a rotation result from improved soil P availability? *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1555-1566.
- Pypers P, Verstraete S, Thi C P and Merckx R 2005 Changes in mineral nitrogen, phosphorus availability and salt-extractable aluminium following the application of green manure residues in two weathered soils of South Vietnam. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 163–172.
- Rabeharisoa L R 2004 Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar. In Faculté des Sciences - Département de Biologie et Ecologie végétales. p. 199. Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasoamampionona B, Rabeharisoa L, Andrianjaka A, Duponnois R and Plenchette C 2008 Arbuscular Mycorrhizae in Malagasy Cropping Systems. *Biological Agriculture and Horticulture* 25, 327-337.
- Recous S, Loiseau P, Machet J M and Mary B 1997 Transformations et devenir de l'azote de l'engrais sous cultures annuelles et sous prairies. In Maîtrise de l'azote dans les agrosystèmes. Ed. INRA. Les Colloques, Reims, France.
- Roland J B, Smithson P C and Hellums D T 1997 Building Soil Phosphorus Capital in Africa. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 111-149.
- Sanchez P A, Shepherd K D, Soule M J, Place F M, Buresh R J, Izac A M N, Mkwunye A U, Kwesiga F R, Ndiritu C G and Woomer P L 1997 Soil Fertility replenishment in Africa : An Investment in Natural Resource Capital. In Replenishing soil fertility in Africa. Eds. R J Buresh, P A Sanchez and F Calhoun. pp 1-46. SSSA Spec. Publ., Madison, WI.
- Schnepf A, Roose T and Schweiger P 2008 Impact of growth and uptake patterns of arbuscular mycorrhizal fungi on plant phosphorus uptake—a modelling study. *Plant Soil* 312, 85–99.
- Ségalen P 1995 Les sols ferrallitiques et leur répartition géographique: les facteurs de formation et les sols ferrallitiques en Amérique. p. 169p. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.
- Smaling E M A, Nandwa S M and Janssen B H 1997 Soil fertility in Africa is at stake. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 47-61.
- Suwanprasert J, Toojinda T, Srinives P and Chanprame S 2006 Hybridization Technique for Bambara Groundnut. *Breeding Science* 56, 125-129.
- Taffouo V D, Wamba O F, E. Y, V. N G and Akoa 2010 Growth, Yield, Water Status and Ionic Distribution Response of three Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.)

- Verdc.) Landraces Grown under Saline Conditions. *International Journal of Botany* 6(1), 53-58.
- Tang C, Drevon J J, Jaillard B, Souche G and Hinsinger P 2004 Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency: New challenges for rhizosphere research at the entrance of the 21st Century. *Plant Soil* 260, 59-68.
- Tinker, P.B. 1975. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth, p. 353-371. *In* F.E. Sanders et al. (ed.) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London.

Conclusion partielle

Ces expérimentations ont montré que la fertilisation organique a affecté d'une manière significative la biomasse et le rendement du voandzou avec une meilleure mobilisation de phosphore par rapport au traitement exclusivement minéral. La combinaison du fumier avec le TSP serait bénéfique pour la plante en termes de biodisponibilité de P et par conséquent de la biomasse produite. L'aptitude du voandzou à travers la fixation symbiotique de l'azote a permis de contribuer à l'amélioration de la fertilité du Ferralsols et par la suite, de la production du riz pluvial dans le cadre du système de culture à rotation.

Partie III Intensification de la biodisponibilité du
phosphore dans un système de rotation riz–
légumineuse : Variabilité génotypique du
voandzou et phytodisponibilité du phosphore

La légumineuse cultivée en rotation avec le riz pluvial a contribué à l'amélioration de la fertilité du Ferralsol et par conséquent de la production du riz pluvial à travers la fixation symbiotique de l'azote. Ainsi, l'amélioration de la potentialité du voandzou influencerait directement sur la fertilité du Ferralsol dans les Hautes Terres malgaches en termes de phytodisponibilité du phosphore.

Les potentialités des quelques espèces de légumineuses telles que les haricots, le niébé, la luzerne, le soja, ... sont liées à des facteurs génotypiques en termes de fixation symbiotique d'azote sous deux niveaux de P : P déficient et P suffisant (Jebara and Drevon, 2001; Krouma et al., 2006; Araújo et al., 2008; Alkama et al., 2009). Comme peu d'études ont été effectuées sur la potentialité de voandzou, des séries de sélection de cultivars contrastants de voandzou ont été conduites dans une expérimentation en milieu contrôlé via une culture hydroaéroponique à travers une approche physiologique. Des expériences en rhizotron couplées avec une approche d'analyse isotopique ont été aussi menées afin d'étudier et de comprendre la contribution d'une légumineuse à mobilisation du phosphore sous l'effet rhizosphérique.

Les cultivars contrastants en termes de l'efficacité d'utilisation en phosphore pour la fixation symbiotique de l'azote serviraient ultérieurement de matériels végétaux dans la valorisation et restauration de Ferralsols malgaches.

Chapitre 1 : Phytodisponibilité du phosphore chez différentes variétés de voandzou

Deux cultivars contrastants de voandzou préalablement sélectionnés ont été testés à l'échelle rhizosphérique en hydroaéroponie suivie d'une culture en rhizotron dans le but de comprendre et d'évaluer leurs effets rhizosphériques en termes de phytodisponibilité en phosphore. Les sols ont été par la suite analysés par la méthode de sorption et de traçage et dilution isotopiques avec ^{32}P afin d'évaluer l'effet de ces cultivars sur le transfert des ions «phosphate» diffusibles de la phase solide vers la solution du sol, un indicateur qui caractérise la phytodisponibilité du phosphore dans le sol.

« Etude rhizosphérique de légumineuse voandzou sur rhizotron utilisant la technique de sorption et de dilution isotopique »

Andry Andriamananjara^{1,2,*}, Lilia Rabearisoa¹, Christian Morel⁴ et Jean Jacques Drevon³

¹ Laboratoire des Radioisotopes-Service de RadioAgronomie, UR Disponibilité des éléments, Route d'Andraisoro BP 3383, 101 Antananarivo, Madagascar.

² Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques. Université d'Antananarivo – Madagascar

³ INRA-IRD-SUPAGRO, UMR1222 Eco&Sols (Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols) Place Viala, 34060 Montpellier cedex 01, France

⁴ INRA Bordeaux UMR 1220, Transfert sol-plante et cycle des éléments minéraux dans les écosystèmes cultivés (TCEM). Domaine de la Grande Ferrade 71, Avenue Edouard Bourlaux BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex France

* Corresponding author. Tel: 00 261 33 11 782 05. E-mail address: njaraandry@yahoo.fr (A. Andry)

Résumé

La disponibilité du phosphore (P) est fortement limitée dans les sols acides à fort pouvoir fixateur en P. La complexité des compartiments phosphatés rend difficile l'évaluation de cette biodisponibilité au niveau de la rhizosphère des plantes ainsi que les mécanismes y afférents. La méthode de sorption et de dilution isotopique ^{32}P a été appliquée dans le sol rhizosphérique issu d'une expérimentation de voandzou (*Vigna subterranea*) en rhizotron afin d'apprécier l'effet induit directement par les racines en termes de mobilisation du P. Deux cultivars avec deux niveaux d'apport de P, 28 et 70 mg P kg⁻¹ de sol, ont été testés. Les résultats ont été marqués par l'existence d'une variabilité génotypique. L'influence de l'effet rhizosphérique a été plus marquée au niveau du cultivar 1 à dose d'apport 28 mg P kg⁻¹ de sol sur la dynamique des ions «phosphate» diffusibles (Pd) entre la phase solide et la solution du sol sous disponibilité limitante en P notamment par une forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en Pd suivant le temps d'échange induisant une meilleure nutrition phosphatée du voandzou. Les différents mécanismes rhizosphériques impliqués dans la mobilisation des ions «phosphate» pour la nutrition phosphatée des plantes, sont la diffusion par le Pd, l'acidification du sol par la baisse de pH, la complexation par les

anions organiques induisant une faible teneur en Al et Fer et la minéralisation de P organique via la phosphatase. Il a été conclu qu'une variabilité génotypique existe entre les lignées de voandzou principalement sous faible apport en P.

Mots clés : Rhizosphère, phosphore, rhizotron, biodisponibilité, voandzou.

1- Introduction

La déficience phosphatée constitue la principale contrainte de la production agricole dans de nombreux sols notamment les sols riches en sesquioxides de fer et d'aluminium. La nutrition phosphatée des plantes se fait exclusivement à partir des ions «phosphate» dans la solution du sol (Barber, 1995). Toutefois, la contribution des ions «phosphate» dans la solution du sol ne représente que 5 à 10% de P total absorbé annuellement par les cultures (Aigner et al., 2002; Grant et al., 2005). Les quantités restantes proviennent donc du P lié aux constituants du sol notamment les sesquioxides et les argiles qui approvisionnent en permanence la solution du sol en ions «phosphate» en présence de l'absorption racinaire (Frossard et al., 2000). La notion de biodisponibilité de P intègre l'existence d'une zone fortement influencée par les racines de plantes au niveau du sol. Cet interface sol-plante est appelé rhizosphère qui se définit comme étant le volume de sol autour des racines vivantes et qui sont soumises à leurs actions (Hinsinger et al., 2007). Ainsi, les plantes adoptent plusieurs systèmes d'adaptation à travers différents mécanismes physico-chimiques et biologiques afin d'acquérir les nutriments notamment les ions «phosphate» qu'elles ont besoin. Selon, les travaux de Morel en 2002, le mécanisme dominant dans de sols sous grande culture labourés et fertilisés de longue durée des régions tempérées, est probablement la diffusion moléculaire dans le transfert des ions P de la phase solide vers la solution du sol. D'autres processus biochimiques contribuent également à la biodisponibilité du P dans le sol notamment les excréments des différents composés, telles que l'efflux de protons/hydroxydes, les sécrétions des acides organiques et des enzymes comme les phosphatases. Ces produits excrétés entraînent différents types de réactions conduisant à la libération des ions «phosphate» telles que la désorption, dissolution de phosphates minéraux, complexation/Chélation des cations en interactions avec les ions «phosphate» et la minéralisation de P organique (Hinsinger et al., 2007; Morel, 2007).

De nombreux auteurs ont développé des dispositifs afin d'étudier de près les mécanismes de la rhizosphère contribuant à la biodisponibilité du phosphore. Le rhizobox ou rhizotron, initialement développé par Kuchenbuch et Jungk (1982), Youssef et Chino (1988) et Hinsinger et Gilkes (1997) a permis d'affiner les études de la rhizosphère en utilisant une couche mince de sol directement au contact avec les racines des plantes donc considéré comme la rhizosphère des plantes. Différentes méthodes ont été utilisées pour évaluer le phosphore biodisponible du sol. Les méthodes conventionnelles utilisant l'extractant chimique sont les plus utilisées dans les analyses de routines jusqu'ici compte tenu leurs

rapidité à mettre en œuvre et leurs coûts accessibles à tous les laboratoires. Cependant, ces extractants chimiques peuvent dissoudre les formes de phosphores aussi bien les formes assimilables que les formes non disponibles pour les plantes (Fardeau and Jappe, 1988; Frossard et al., 2000). Le phosphore extrait avec la membrane échangeuse d'anion ou résine est la plus proche du phosphore absorbé par les plantes jusqu'ici. Cependant elle ne peut pas simuler spécifiquement la réaction de sorption-désorption des ions «phosphate» dans les sols. Les résines anioniques ne sont pas capables de fixer totalement les ions «phosphate» dans le sol (faible capacité de réservoir de Pi) et suivant les ions utilisés sur la surface des membranes (Cl⁻, F⁻, OH⁻, CO³⁻), le pH de la solution du sol peut être altéré.

C'est la raison de notre étude où la technique isotopique a été utilisée pour évaluer la biodisponibilité du P dans la rhizosphère de *Vigna subterranea*. Les traceurs isotopiques sont les outils à privilégier chaque fois que le système, dans lequel on souhaite analyser les transferts, est constitué de nombreux compartiments et que les quantités transférées sont faibles au regard des quantités présentes dans le compartiment receveur (Fardeau and Stengel, 1998). La méthode des cinétiques d'échanges isotopiques consiste à suivre le comportement du transfert des ions «phosphate» entre la phase solide et la solution du sol par des ions marqués au ³²P ou ³³P dans un système solide-solution. Le traçage isotopique permet de quantifier la quantité des ions «phosphate» susceptibles d'être transférées de la phase solide vers la solution du sol qui est la fraction difficilement quantifiable ou appréhendée dans les autres méthodes pour caractériser la biodisponibilité du phosphore (Rabeharisoa, 2004). Les résultats entre le sol rhizosphérique et non rhizosphérique permettent d'apprécier l'effet du mécanisme rhizosphérique vis-à-vis de la biodisponibilité du phosphore.

Les légumineuses ont été étudiées depuis fort longtemps comme une alternative de redressement de la fertilité du sol. Afin d'étudier la contribution des mécanismes rhizosphériques qui interviennent sur la biodisponibilité du phosphore, notre étude sur la légumineuse voandzou (*Vigna subterranea*) inoculée avec le *Bradyrhizobium sp. Vigna CB756*, a commencé par une sélection de lignées contrastantes pour l'efficacité d'utilisation de P pour leur fixation symbiotique de l'azote, puis une culture des deux lignées plus contrastantes en rhizotron pour analyser finalement les sols, rhizosphérique et non rhizosphérique, avec la technique de marquage isotopique par le ³²P. Cette étude a pour objectif d'étudier la contribution des mécanismes rhizosphériques qui interviennent sur la biodisponibilité du phosphore et de tester la variabilité génotypique de voandzou.

2. Matériels et méthodes

Les manipulations ont été conduites dans un environnement totalement contrôlé en 2010. Les cultures en hydroaéroponique et en rhizotron ont été menées au sein du laboratoire de l'INRA-UMR Eco&Sols à Montpellier-France et les analyses des sols avec la méthode du traçage isotopique ont été réalisées au sein du laboratoire de l'INRA-UMR TCEM à Bordeaux-France.

2.1 Dispositif expérimental

Afin d'étudier l'effet du voandzou sur la modification des paramètres biochimiques à l'échelle rhizosphérique, un dispositif expérimental de culture en rhizotron a été mis en place sous serre. Ce dispositif, initié par Kuchenbuch et Jungk (1982) ; Youssef et Chino (1988) et Hinsinger et Gilkes (1997) consiste à séparer une couche mince de sol des racines à travers une membrane poreuse dont la maille permet l'échange de soluté entre le sol et les racines tout en empêchant aux racines de pénétrer dans le compartiment sol. Environ 200 g de sol a été mis dans un sac polyamide 45 cm x 20 cm de maille de 30 μ m (Nytrel 0.2SPN, Fyltis-U.G.B., Lyon, France) pour avoir une couche mince de sol d'environ 1mm d'épaisseur qui servirait de rhizosphère pour la plante entière. En effet, les études ont montré que la modification rhizosphérique apparaît autour de 1 mm de la surface racinaire (Gahoonia et al., 2001). Les racines de plantes ont été étalées sur le polyamide puis enroulées et introduites dans une colonne en PVC de 50 cm de longueur. Un papier filtre assure le lien entre le sol et la solution du sol et la plante est approvisionnée à la base de la colonne. Trois fils conducteurs d'air comprimé à 400ml l⁻¹ min⁻¹ assurent l'oxygénation dans le sol. Les colonnes de rhizotron ont été maintenues verticalement durant la durée de l'expérimentation. Ce dispositif permet un accès facile à la collecte des échantillons rhizosphériques du voandzou en évitant l'altération des racines lors de la séparation avec les sols généralement effectuée par agitation. Le sol étudié est un sol fersiallitique, chromic Cambisol d'après la classification de FAO-UNESCO (1989) prélevé à 0-20cm de profondeur dans la région de Casevieille, France. Ce sol est marqué par sa forte teneur en P total avec une faible teneur en P assimilable (Tab. 1).

Tableau 1: Propriétés physico-chimique du sol étudié.

	Values
Clay %	48,60
Fine silt %	21,80
Coarse silt %	17,80
Fine sand %	11,60
Coarse sand %	3,00
pH H ₂ O	7,20
pH KCl	6,10
β_s ($\mu\text{mol OH}^{-1}(\text{q soil})^{-1}$ (pH unit) ⁻¹)	53,73
CaCO ₃ (g kg ⁻¹)	1,48
Organic matter (g kg ⁻¹)	53,70
Organic Carbon (g kg ⁻¹)	31
CEC (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	25
Ca ²⁺ (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	22,30
Na ⁺ (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	0,12
Mg ²⁺ (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	0,98
K ⁺ (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	0,21
P total (mg kg ⁻¹)	960
P ass (mg kg ⁻¹) (P Dyer)	7,90
P Olsen (mg kg ⁻¹)	5,31
P -CaCl ₂ (mg kg ⁻¹)	0,06
N total (g kg ⁻¹)	2,88
C/N	10,80
Fe (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	<0,005
Fe (g kg ⁻¹) (Ammonium oxalate)	1,63
Mn (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	0,0129
Al (cmol(+) kg ⁻¹) (Cobaltihexamine)	0,0416
Al (g kg ⁻¹) (Ammonium oxalate)	4,58

Sources : Li et al., (2008); Alkama N. et al., (2009); Devau N. et al., (2009)



Dispositif expérimental de culture de voandzou en rhizotron.

Photo : Andry A.

2.2 Conditions de cultures des plantes

Deux cultivars contrastants de voandzou préalablement sélectionnés parmi six cultivars pour leurs aptitudes à la fixation symbiotique de l'azote pour l'efficacité d'utilisation de P, ont été choisis pour une culture en rhizotron. Les deux niveaux de P appliqués pour chaque traitement sont 30 et 75 $\mu\text{moles plante}^{-1}$ semaine⁻¹ correspondant respectivement à 28 et 70 mg P kg⁻¹ de sol. L'essai a été conduit sous serre dans un environnement contrôlé avec une température moyenne de 20°/33°C durant un cycle de 16/8 h de jour/nuit, 400 $\mu\text{moles photons m}^{-2}$ et une humidité relative journalière de 70%.

Les graines ont été stérilisées avec 3% d'hypochlorite de Ca durant 20 min puis rincées 5 fois avec l'eau distillée. Une scarification physique par une petite fente des téguments a été appliquée aux graines après la stérilisation. Ensuite, les graines stérilisées et scarifiées ont été prégermées sur un papier filtre enroulé, humidifié puis déposé dans un bac légèrement incliné et auquel l'humidité a été étroitement contrôlée régulièrement. Le bac a été placé dans une étuve à 28-30 °C.

Après une semaine, les graines germées ont été inoculées par incubation pendant 30 min avec 100 ml de mélange de *Bradyrhizobium sp. Vigna* CB756 contenant 10^9 bactéries ml^{-1} . Elles ont été par la suite soigneusement transférées dans des bacs de 40 l ($0.2 \times 0.4 \times 0.4 \text{m}^3$) à 20 trous/bac contenant une solution nutritive pour être cultivées en hydroaéroponique pendant une période de 4 semaines afin d'obtenir une biomasse racinaire suffisante pour couvrir le sac de polyamide de 45 x 20 cm. Les racines de chaque graine ont été passées dans chaque trou sur le couvercle du bac où un bouchon avec un petit tube y est fixé comme support des jeunes pousses. Chaque graine a été maintenue au niveau de l'hypocotyle. Chaque traitement a été répété quatre fois. La solution a été aérée à travers des petits fils conducteurs d'air comprimé à $400 \text{ml l}^{-1} \text{min}^{-1}$ sur le couvercle du bac. Les solutions nutritives utilisées ont été pour chaque plante : CaCl_2 (1650 μM); $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1000 μM); K_2SO_4 (700 μM); Fe EDDHA (8.5 μM sequestrine Fe); H_3BO_3 (4 μM); $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ (6 μM); $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1 μM); $\text{CuSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1 μM); $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0.1 μM). L'urée (2000 μM) a été apportée durant les deux premières semaines de démarrage. Cette solution a été remplacée toutes les 2 semaines. Le phosphore a été apporté sous forme de KH_2PO_4 selon une distribution exponentielle pour les deux doses : 30 et 75 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{semaine}^{-1}$.

Après quatre semaines de préculture, les plantules ont été transférées dans les colonnes pour la culture en rhizotron. Les deux niveaux, 28 et 70 mg P kg^{-1} de sol, ont été apportés selon les traitements suivant la culture hydroaéroponique. Trois couches minces de sol sans plantes ont été préparées avec les mêmes solutions nutritives afin de servir de sol témoin ou sol non rhizosphérique (« bulk soil »). Les plantes ont été récoltées après 12 jours de contact avec le sol. Les biomasses aériennes, racinaires après séchage à l'étuve à 60°C sont enregistrées puis analysées en termes de P. Le phosphore total des plantes et du sol sont déterminés après calcination des matières sèches et dosage colorimétrique des cendres en milieu acide. Les sols ont été collectés puis mis au réfrigérateur à 4°C afin de les garder frais pour les analyses ultérieures.

2.3 Analyses du sol

Les sols non rhizosphérique et rhizosphérique ont été analysés au frais à 4°C. L'activité phosphatase notamment la phosphomonoesterase libérée par les racines et les microorganismes du sol a été mesurée à partir de l'hydrolyse du para-nitrophényl-phosphate (pNP-PO_4) dans le sol selon la méthode développée par Alef et al. (1995) initialement développée par Tabatabai et Bremer (1969), Eivazi et Tabatabai (1977). Un aliquote de sol

frais, conservé à 4°C, a été immergé dans une solution tampon à pH 6,5 en présence de paranitrophényl-phosphate et incubé à 37°C pendant une heure. Après filtration, l'activité phosphatase acide a été déterminée à partir de la quantité de paranitrophénol produite en solution en mesurant l'absorbance du mélange à 400 nm. Le paranitrophénol étant coloré en jaune alors que le paranitrophényl est incolore. La détermination de pH a été réalisée sur une suspension diluée 1:5 de sol dans de l'eau (AFNOR ISO 10390). Après agitation de deux heures, le pH a été mesuré à l'aide d'une électrode en verre. La concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol a été déterminée suivant la méthode colorimétrique au vert de malachite. Cette méthode fait appel à une réaction de complexation entre le molybdate et le phosphate en milieu acide. Le complexe phosphomolybdate nouvellement formé en présence de vert de malachite est coloré en vert dont l'absorbance sera mesurée au spectrophotomètre à 610 nm.

2.4 Transfert des ions «phosphate» diffusibles de la phase solide à la solution du sol

L'expérimentation a été conduite sur une suspension de sol frais gardée à 4°C à l'état stationnaire. Trois séries de cinq niveaux d'apport croissant de phosphate sous forme de KH_2PO_4 (0, 10, 20, 50, 100 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol ; 0, 40, 50, 80, 130 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol ; 0, 60, 70, 100, 150 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol) ont été ajoutés respectivement sur les suspensions de sol rhizosphérique et non rhizosphérique pour chaque traitement afin d'obtenir une concentration finale entre 0,01 à 5 mg P l^{-1} dans la solution du sol. L'apport de phosphate permet de déterminer le flux des ions «phosphate» diffusibles sous l'effet d'une différence de gradient de concentration dans la solution du sol en fonction du temps. La suspension a été mise en équilibre pendant 40 h d'agitation avec 100 ml de toluène afin d'éviter l'activité microbienne. 0,1 ml d'ion phosphate marqué ^{32}P avec une radioactivité entre 0,1 - 1 10^6 Bq ml^{-1} (R) a été ajouté dans chaque échantillon à $t=0$ puis mise sous agitation. L'agitation a été conduite à 4°C dans un réfrigérateur. Après 4, 40 et 400 mn, environ 5 ml de suspension a été prélevée à l'aide d'une seringue plastique et filtrée à travers un filtre millipore 0,2 μm . La radioactivité restante (r) dans l'extrait liquide de la suspension du sol au temps t a été mesurée par un compteur à scintillation liquide (Tri-Carb 2800TR, Perkin Elmer) avec 0,5 ml de solution et un cocktail de liquide à scintillation. La concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol a été déterminée par la méthode colorimétrique utilisant le vert de malachite.

Les ions «phosphate» isotopiquement échangeable (E) ou P phytodisponible sont calculés à partir de la somme des ions «phosphate» dans la solution du sol (Q_w) et les ions «phosphate» diffusibles liés à la phase solide du sol (Pd) et qui sont susceptibles d'approvisionner la solution du sol. La quantité des ions «phosphate» dans la solution du sol (Q_w) est obtenue en multipliant le rapport volume sur masse par la concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (C_p) : $Q_w = V/M * C_p = 10C_p$ (1). La quantité des ions «phosphate» diffusibles de la phase solide vers la solution du sol (Pd) a été obtenue en appliquant le principe de la dilution isotopique : la composition isotopique (ratio des ions «phosphate» marqués et non

marqués) des ions «phosphate» dans la solution est la même que celle des ions «phosphate» de la phase solide transférés vers la solution ou encore égale à la composition isotopique de l'ensemble de sol. En d'autres termes :

$$r_t/Q_w = (R-r_t)/P_d = R/E_{(t)} \quad (2)$$

Les valeurs de P_r ou de E peuvent être déduites de cette équation tout en sachant aussi que $E_{(t)} = Q_w + P_{d(t)}$ (3).

$$P_{d(t)} = \frac{Q_w}{r_t/R} - Q_w \quad \longrightarrow \quad P_{d(t)} = Q_w \left(\frac{1}{r_t/R} - 1 \right)$$

La variation de P_d en fonction du temps (t) et de la concentration de P (C_p) a été ajustée par la relation mathématique appelée Cinétique de Freundlich qui suit :

$$P_d = v C_p^w t^p \quad \text{avec } P_d < P \text{ minéral}$$

Le paramètre v est la valeur de P_d après une minute de dilution isotopique à une concentration de 1 mg P l^{-1} . Le coefficient w tient compte de la saturation des constituants solides en ions «phosphate» en d'autre terme de l'augmentation de P_d avec le C_p . Le coefficient p est lié à la diffusion dans les constituants du sol et rend compte de la valeur de P_d en fonction du temps t .

2.5 Analyse statistiques

Les cultivars et les effets du traitement sur les caractéristiques du sol ont été analysés par l'analyse de variance à deux facteurs (ANOVA). Les paramètres de cinétique de Freundlich v , w , et p ont été obtenus en utilisant la régression non linéaire avec SAS (Statistical Analysis Software) (SAS, 2001). L'analyse en composante principal a été réalisée sur la teneur en microélément de l'aliquote de sol, les paramètres des sols et plantes afin de mettre en évidence l'effet rhizosphérique chez les cultivars de voandzou sous disponibilité limitante ou non en P .



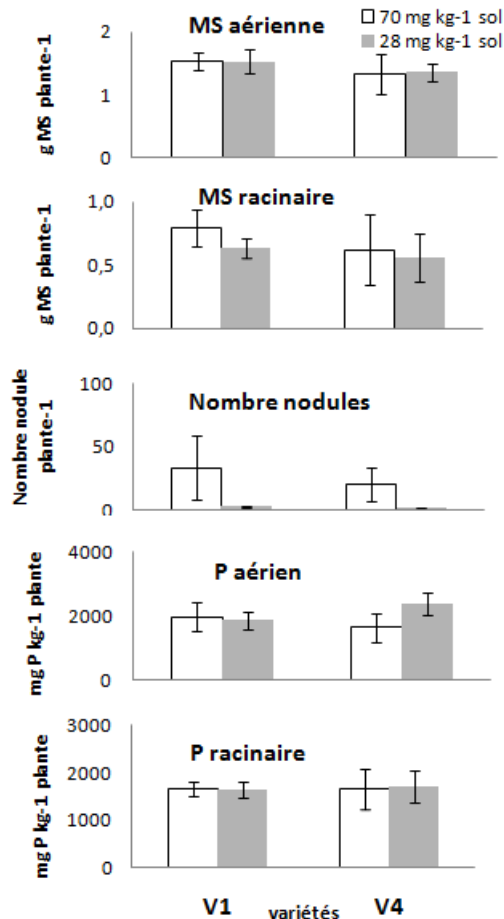
Manipulation isotopique des sols rhizosphériques et « bulk soil ».

Photos : Andry A.

3. Résultats

3.1 Biomasses végétales et teneur en P plantes

Les résultats des biomasses obtenus ne sont pas significativement différents entre les



traitements chez les deux cultivars variant de 1,34 à 1,54 g pour la biomasse aérienne et de 0,56 à 0,79 g pour la biomasse racinaire (Fig. I-1). Toutefois, les valeurs observées chez le cultivar 1 sont légèrement élevées comparées à celle du cultivar 4 pour les deux niveaux d'apport de P. Une tolérance des deux cultivars de voandzou vis-à-vis du faible apport de P peut être déduite de ces résultats.

Par ailleurs, des teneurs en P assez proches ont été observées au niveau des racines, allant de 1600 mg P kg⁻¹ de plante, ainsi que dans la partie aérienne qui se distingue toutefois par une variation légèrement élevée du cultivar 4 à dose 28 mg P kg⁻¹ sol (Fig. I-1). Aucune différence significative n'a été observée sur la teneur en P des plantes.

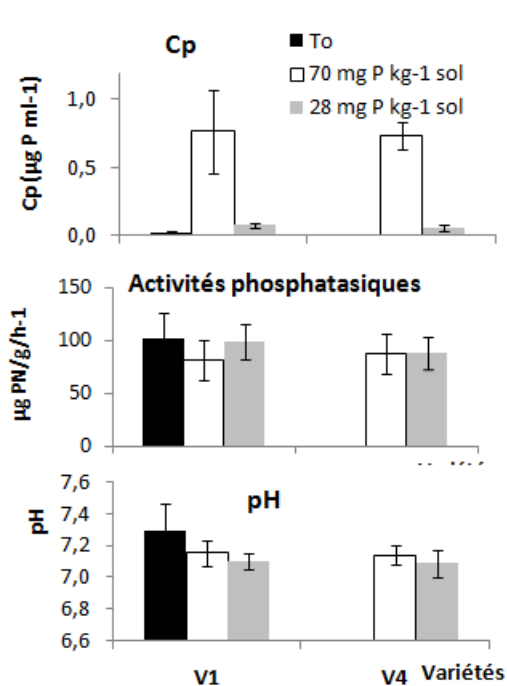
L'apport phosphaté influe de manière significative sur la nodulation des plantes. En effet, une forte dose d'apport en P a induit une forte nodulation spécifiquement pour le cultivar 1.

Figure I-1: Réponses des plantes en termes de biomasse aérienne et racinaire, de nombre de nodule et de la teneur en P dans la partie aérienne et racinaire.

Les données représentent la moyenne des 4 répétitions à 45 j après transfert. Les barres d'erreur représentent les écarts types.

3.2 Cp, pH et activité enzymatique du sol

L'apport conséquent de phosphore a permis d'avoir une réponse significative en termes de concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (Cp) chez les deux cultivars. La concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol pour la dose 70 mg P kg⁻¹ sol a été de dix fois supérieure en comparaison avec l'apport minimal de 28 mg P kg⁻¹ sol chez les deux cultivars (Fig. I-2). Par ailleurs, une différence significative a été observée entre les sols rhizosphériques et les sols non rhizosphériques, ainsi qu'entre les deux niveaux d'apport phosphaté.



Une forte activité phosphatasique a été observée dans le sol non rhizosphérique ou « bulk soil » en comparaison avec les sols rhizosphériques. Par ailleurs, l'activité microbienne a été beaucoup plus marquante sous apport minimal de P, 28 mg P kg⁻¹ sol, par rapport à la dose 70 mg P kg⁻¹ sol dans les sols rhizosphériques spécifiquement pour le cultivar 1 (Fig. I-2).

Les valeurs du pH des sols non rhizosphériques et rhizosphériques ont diminué de 7,29 à 7,09 suivant la dose croissante d'apport phosphaté pour les deux cultivars (Fig. I-2). Cette baisse de pH a été plus marquée à faible niveau d'apport phosphaté, 28 mg P kg⁻¹ sol.

Figure I-2: Paramètres biochimiques du sol rhizosphérique et non rhizosphérique en termes de pH, d'activité phosphatasique et de concentration des ions «phosphate» dans la solution du sol (Cp) sous deux doses d'apport phosphaté.

Les données représentent la moyenne des 4 répétitions à 45 j après transfert. Les barres d'erreurs représentent les écart types.

3.3 Composition des différents éléments dans la solution du sol.

L'analyse de sol sec sur la composition en éléments dans la solution du sol a révélé la supériorité de dose 28 mg P kg⁻¹ sol en termes de N-NO₃, N, Ca, Mg, Na et Cl (Tab. 2). Par ailleurs, la forte dose de 70 mg P kg⁻¹ sol a été plus élevée en termes d'Al, Fe, K, Si et de S de sulfate. Le cultivar 1 a été marqué par de faibles valeurs sur quelques paramètres notamment pH, C organique, C total, N-NH₄, N, Mg, K, Cl, S de sulfate.

Tableau 2: Teneurs en éléments dans la solution du sol.

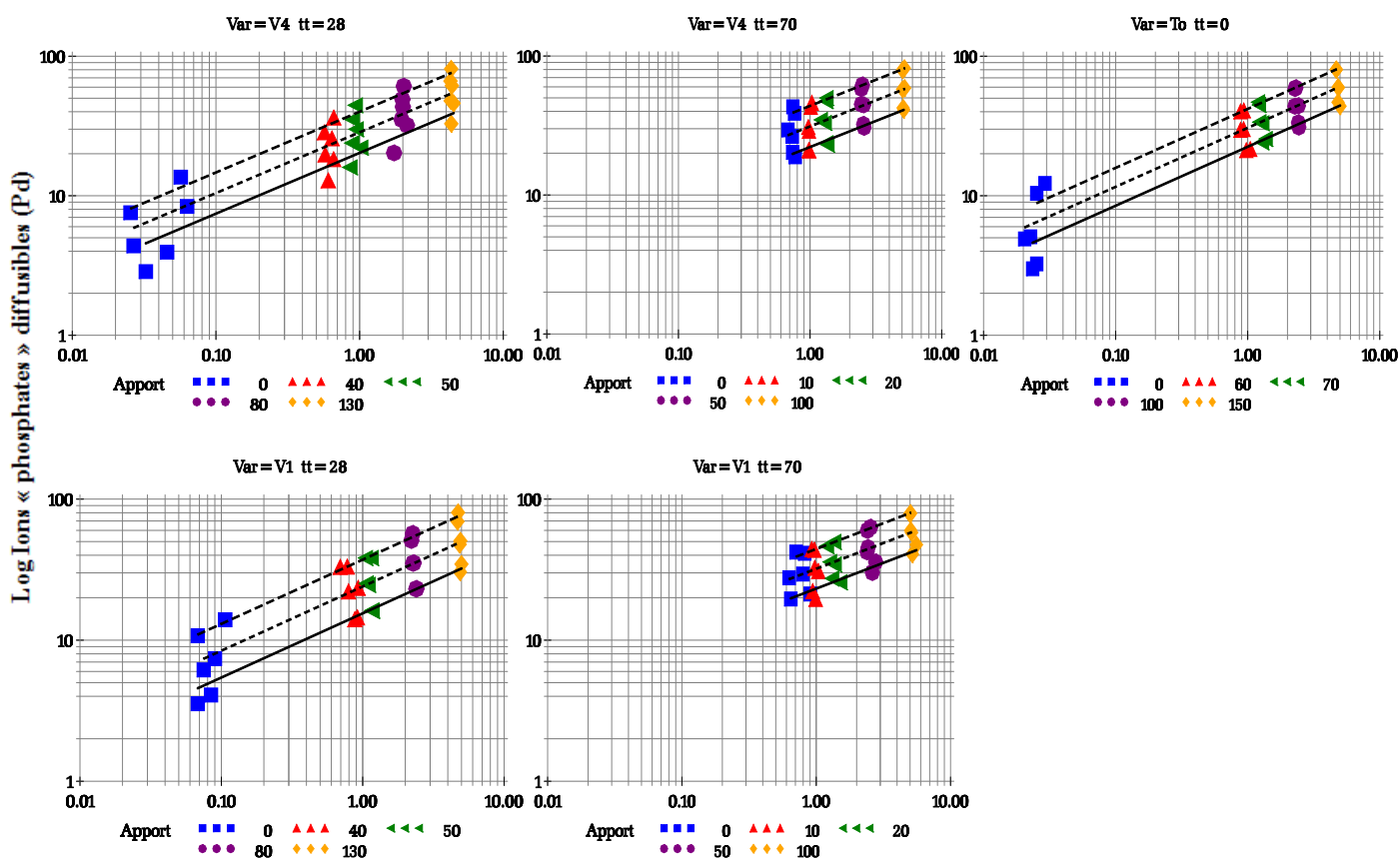
	pH	C org	C total	N de NH4	N de NO3	Azote (N)	Al	Ca	Fe	Mg	K	Si	Na	Cl	N nitrique (N de NO3)	S de sulfate
V1P28	7,56	50,2	58,9	2,09	1,9	6,21	0,259	29,5	0,09	1,32	2,77	0,1	6,21	34,5	3,34	4,91
V1P70	7,49	49,5	59,6	1,74	1,06	5,33	0,63	21,9	0,19	0,91	4,53	0,38	4,2	22,5	3,29	4,41
V4P28	7,77	70,8	79,7	2,48	1,57	6,48	0,097	30,5	0,03	1,51	2,99	0,1	6,01	36,2	3,3	5,24
V4P70	7,68	83,6	92,8	2,39	1,28	6,15	0,412	21,9	0,15	1,03	4,59	0,35	4,03	25	0,05	6,69
TO	7,82	60	70,2	2,45	2,15	6,71	0,37	25,6	0,14	1,43	2,32	0,1	4,25	18,9	3,17	4,36

V1, V4 : Cultivars 1 et 4.

P28, P70 : Dose de P à 28 et 70 mg P kg⁻¹ sol.

3.4 Calibration de la dynamique des ions P diffusibles à l'interface solide-solution du sol par la fonction cinétique de Freundlich

Le transfert des ions «phosphate» isotopiquement échangeable entre la phase solide et la solution du sol est lié à la concentration du P et le temps d'échange isotopique. L'apport croissant de P dans la suspension de sol rhizosphérique et non rhizosphérique a augmenté la C_p chez les deux cultivars. A une même concentration (C_p) correspondant à chaque niveau d'apport, les ions «phosphate» diffusibles (P_d) qui sont transférés de la phase solide vers la solution du sol ont augmenté en fonction du temps (Fig. I-3). Par ailleurs, pour un temps d'échange donné, les valeurs de P_d ont augmenté avec l'augmentation de C_p .



Log concentrations des ions phosphates dans la solution du sol (C_p) mg P l^{-1}

Figure I-3: Variation de P_d en fonction de C_p suivant cinq niveaux d'apport croissant de P à des durées de 4, 40 et 400 mn de dilution isotopique chez les cultivars 1 et 4.

Niveaux d'apport de P pour la détermination du flux des ions «phosphate» diffusibles : 0, 10, 20, 50, 100 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol pour 70 mg P kg^{-1} sol ; 0, 40, 50, 80, 130 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol pour 28 mg P kg^{-1} sol ; 0, 60, 70, 100, 150 $\mu\text{g P g}^{-1}$ sol pour 0 mg P kg^{-1} sol.

Afin d'apprécier l'influence des activités rhizosphériques sur les transferts d'ion phosphate entre la phase solide et la solution du sol, les variations des valeurs entre P_d , C_p et temps

suivant un apport croissant en P ont été paramétrées à travers une fonction de regression appelée fonction cinétique de Freundlich : $Pd = vCp^w t^p$ (Tab. 3).

Tableau 3: Paramètres de la cinétique d'échange isotopique sur sols rhizosphérique et non rhizosphérique.

	v		w		p	
	P ₂₈	P ₇₀	P ₂₈	P ₇₀	P ₂₈	P ₇₀
V4	16,5±1,16	18±0,37	0,436±0,028	0,375±0,009	0,148±0,120	0,148±0,004
V1	11,9±0,40	19,1±0,43	0,455±0,013	0,365±0,010	0,19±0,006	0,14±0,004
To	18,6±0,32		0,423±0,008		0,136±0,129	

v, w, p représentent les paramètres v, w et p.

v : valeur de Pd après une minute de dilution isotopique à une concentration de 1 mg P l⁻¹.

w : tient compte de la saturation des constituants solides en ions «phosphate» en d'autre terme de l'augmentation de Pd avec le Cp.

p est lié à la diffusion dans les constituants du sol c'est à dire Pd en fonction du temps t.

V4 et V1 : cultivars 4 et 1.

P₂₈ et P₇₀ : les doses de P à 28 et 70 mg P kg⁻¹ sol.

Le paramètre v a montré une variation significative entre les sols rhizosphériques et non rhizosphériques marqué par une diminution significativement chez le cultivar 1 à apport phosphaté de 28 mg P kg⁻¹. Aucune variation significative n'a été observée pour les autres paramètres. Toutefois, les valeurs de paramètre w et p pour les faibles apports de P, sol non rhizosphérique et rhizosphérique, ont été supérieures comparées à un fort apport phosphaté spécifiquement chez le cultivar 1.

4- Discussion

La rhizosphère est par définition le volume de couche mince de sol entourant immédiatement les racines de plante et qui est une zone fortement active pour l'activité racinaire grâce à des différents mécanismes chimiques, physico-chimiques et biologiques liés au transfert des éléments nutritifs à l'interface sol/solution (Ma and Manuel, 2006; Jones and Hinsinger, 2008). Le principal mécanisme rhizosphérique qui intervient sur l'acquisition du P est la diffusion (Barber, 1995). Le P susceptible d'être utilisé par les plantes a été évalué à l'aide du P diffusible entre la phase solide et la solution du sol. La modélisation de la dynamique des ions «phosphate» diffusibles à l'interface solide-solution du sol a permis d'identifier les trois paramètres v, w et p dont la comparaison permet d'apprécier l'influence de l'effet rhizosphérique sur les propriétés physico-chimiques du sol.

Ainsi au cours de cette expérimentation, la modification induite par les racines a été plus marquée avec l'apport phosphaté de 28 mg P kg⁻¹ sol spécifiquement chez le cultivar 1. En

effet, les valeurs du paramètre v , qui est la valeur de ions «phosphate» susceptibles d’approvisionner par diffusion la solution du sol après une minute de dilution isotopique à une concentration C_p de 1 mg P l^{-1} , ont été les plus faibles avec la dose d’apport de 28 mg P kg^{-1} sol. Les diminutions de paramètre v chez le cultivar 1 à 28 mg P kg^{-1} sol, cultivar 4 à 28 mg P kg^{-1} sol et le cultivar 4 à 70 mg P kg^{-1} sont respectivement de 36%, 11% et 3% de la valeur de v dans le « bulk soil ». Ces valeurs sont en contraste à celle trouvée dans la rhizosphère de petit pois cultivé en rhizotron qui est de 7% (Morel and Hinsinger, 1999). Cette diminution des ions «phosphate» diffusibles à court terme est principalement due à la nutrition phosphatée des plantes (Hinsinger, 2001).

L’effet du changement de C_p et de la capacité d’échange immédiat des ions «phosphate» a été évalué à travers les valeurs des ions «phosphate» diffusibles de la phase solide vers la solution du sol (Pd) durant une semaine. Le taux d’augmentation de Pd par jour ($\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) a été déduit (Tab. 4).

Tableau 4: Evolution des valeurs de Pd et la cinétique du taux d’échange durant la première semaine dans les sols rhizosphériques et le « bulk soil ».

Cultivars	Apport de P (mg P kg ⁻¹ sol)	Pd $\mu\text{g P g}^{-1}$	Temps d’échange (jours)						
			1	2	3	4	5	6	7
V4	28	Pd(0.052, t)	13,37	14,82	15,73	16,42	16,97	17,43	17,84
V4	28	Taux $\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	13,37	1,44	0,92	0,68	0,55	0,46	0,40
V4	70	Pd(0.73, t)	46,93	52,00	55,21	57,62	59,55	61,18	62,59
V4	70	Taux $\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	46,93	5,07	3,22	2,40	1,93	1,63	1,41
V1	28	Pd(0.08, t)	14,68	16,75	18,09	19,11	19,94	20,64	21,25
V1	28	Taux $\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	14,68	2,07	1,34	1,02	0,83	0,70	0,61
V1	70	Pd(0.77, t)	47,99	52,88	55,97	58,27	60,12	61,68	63,02
V1	70	Taux $\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	47,99	4,89	3,09	2,30	1,85	1,55	1,35
To	0	Pd(0.02, t)	9,44	10,37	10,96	11,39	11,74	12,04	12,29
To	0	Taux $\mu\text{g P g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	9,44	0,93	0,59	0,44	0,35	0,29	0,26

Une augmentation de la valeur de Pd a été observée dans tous les traitements durant la période d’échange d’une semaine en contraste avec une régression très marquée du taux d’augmentation de Pd quotidienne. En effet, le taux d’augmentation de Pd après une semaine a été de 3% de celui enregistré après 1 jour pour tous les traitements excepté le traitement cultivar 1 avec la dose 28 mg P kg^{-1} qui est de 4%. Les mêmes observations ont été réalisées par Morel et Hinsinger (1999) au cours d’une expérimentation avec la rhizosphère de maïs et, de petit pois. Ces résultats ont permis de déduire la forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en ions «phosphate» par le Pd suivant le temps d’échange chez le cultivar 1 à faible apport de P. Cette aptitude du sol rhizosphérique a probablement permis au cultivar 1

d'optimiser son assimilation du P et de maintenir un niveau de biomasse non négligeable malgré le faible apport phosphaté de $28 \text{ mg P kg}^{-1} \text{ sol}$ en comparaison avec la dose de $70 \text{ mg P kg}^{-1} \text{ sol}$. Toutefois, ces variations des valeurs de paramètre et de Pd ne peuvent pas seulement être expliquées par le mécanisme de diffusion des ions «phosphate» mais d'autres mécanismes y contribuent également.

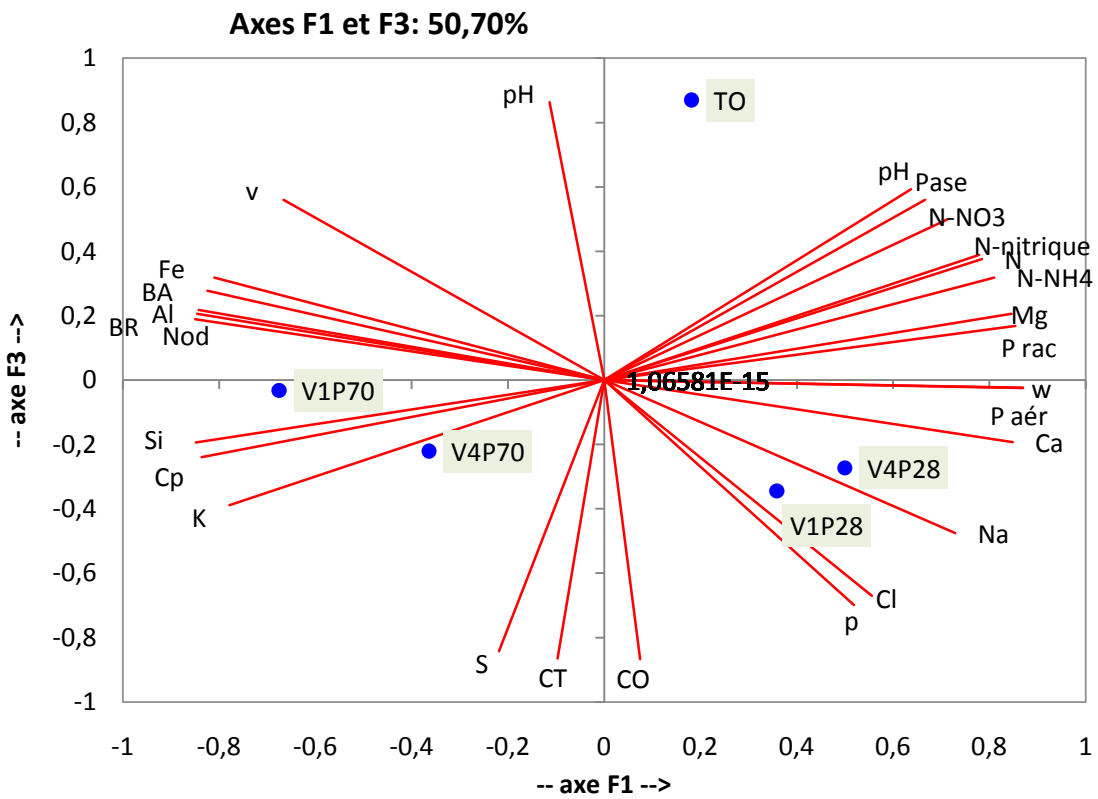
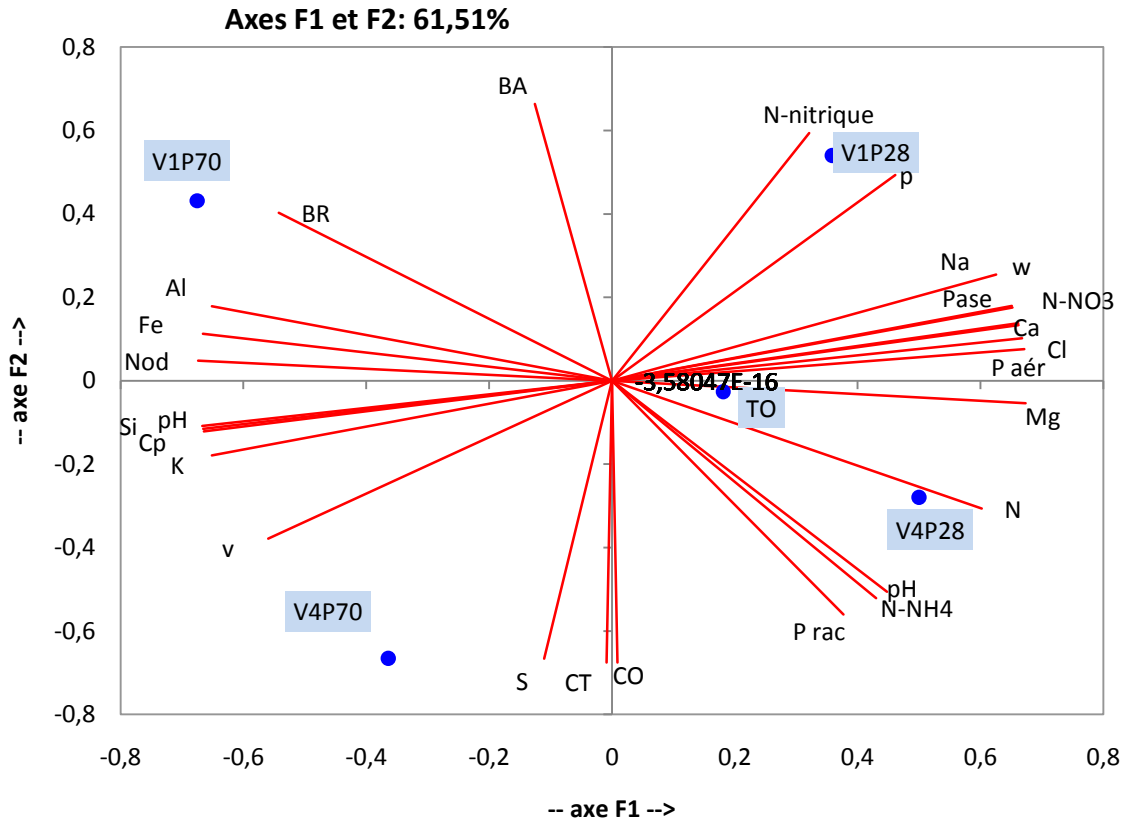


Figure I-4: Analyse en Composante Principale de la teneur en éléments dans la solution du sol.

L'analyse en composante principale des microéléments présents dans la solution du sol rhizosphérique et du « bulk soil » (Tab. 3) avec les différentes mesures effectuées sur les plantes et les sols montre le regroupement de l'apport à faible dose de P notamment 28 mg P kg⁻¹ et le témoin avec les différents indicateurs biologiques des effets rhizosphériques notamment N-nitrique, phosphatase acide, teneur en P dans la biomasse aérienne et la racine, Ca, Na, Cl⁻, Mg. De l'autre côté, la forte dose 70 mg P kg⁻¹ a été associée avec les indicateurs du sol notamment la phase solide du sol tels que Al, Fe, Si, Cp, K, pH, paramètre v, nodulation et les biomasses racinaire et aérienne. En effet, les plantes s'adaptent dans leurs environnements selon la disponibilité en élément nutritif. A faible niveau de P dans la solution du sol, les racines de certaines plantes peuvent développer une capacité à concurrencer avec les phases solides du sol notamment par l'assimilation de P à une très faible concentration de P pour un développement normal de la plante (Hinsinger, 2001). Sous faible Cp, les plantes arrivent à acquérir un niveau assez contrastant en teneur en P dans les biomasses avec une quantité de biomasse proportionnelle entre les deux doses d'apport surtout chez le cultivar 1 (Fig. I-1). Par ailleurs, l'acidification de la rhizosphère par la baisse du pH peut être due à un net excès des cations assimilés par la plante tel que Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ suivi par un efflux de proton ainsi qu'à des sécrétions racinaires d'acide organique (Hinsinger, 2001; Jaillard, 2001; Tang et al., 2004). Les plantes telles que les légumineuses s'adaptent aux contraintes environnementales notamment la faible concentration en phosphore par des excréments racinaires plus importantes modifiant ainsi les différentes propriétés biochimiques du sol (Wrage et al., 2010). Une augmentation de l'exudation des anions organiques (AO) a été montrée par de nombreux auteurs avec des espèces différentes en réponse à la déficience phosphatée. Ces AO tels que le malate, le citrate peuvent se complexer avec Al ou Fe de la phase solide du sol et diminuer ainsi la biodisponibilité de Al soluble tout en augmentant la biodisponibilité du P (Hinsinger, 2001b; Guppy et al., 2005; Lambers et al., 2009; Zhou et al., 2009). Ceci explique la faible valeur de l'Al et de Fe observée aux doses d'apport faible 28 mg P kg⁻¹ en comparaison avec l'apport phosphaté à 70 mg P kg⁻¹.

Dans les sols alcalins où les phosphates de Ca sont présents, l'acidification induite par les racines peut augmenter la biodisponibilité du P inorganique. Sous disponibilité limitant en P, les phosphatases acides excrétés par les racines ont augmenté (Li et al., 1997). Les résultats de l'analyse en phosphatase sont marqués par une forte activité sous disponibilité limitante en P notamment sur le témoin et sur le faible apport phosphaté (Fig. I-2). En effet, le niveau des ions orthophosphates dans le sol peut inhiber les activités des phosphomonoesterases telles que l'hydrolyse de la phytate, le phosphore organique. Selon Juma et Tabatabai en 1978, l'apport de 10 μmol d'orthophosphate g⁻¹ de sol inhibe l'activité de phosphatase acide de 21% à 42% et celle de phosphatase alcaline de 17% à 51% dans les sols étudiés (Juma and Tabatabai, 1978; Vats and Banerjee, 2004). Tandis qu'un abaissement de l'apport de 10 à 1 μmol de PO₄³⁻ g⁻¹ de sol a permis d'augmenter l'activité phosphatase résultant d'un

phénomène de compétitivité cinétique de substrat orthophosphate sur l'hydrolyse enzymatique (Juma and Tabatabai, 1978; Vats and Banerjee, 2004). Une forte activité enzymatique, se traduisant par une importante minéralisation du phosphore organique notamment la phytate dans le sol, fait partie intégrante du mécanisme d'adaptation des plantes dans la mobilisation du P pour sa nutrition dans le cas de sols rhizosphériques spécifiquement chez le cultivar 1 à dose d'apport 28 mg P kg⁻¹ sol.

Conclusion

L'aptitude des plantes diffère d'un cultivar à un autre. Certains cultivars sont capables de mobiliser, d'utiliser et de valoriser plus d'éléments (P) nutritifs que d'autres. C'est le cas du cultivar 1 ici étant capable de mobiliser plus de P sous faible concentration de P afin de produire assez de biomasse que le cultivar 4. L'effet rhizosphérique principalement chez le cultivar 1 a influencé la dynamique des ions «phosphate» diffusibles entre la phase solide et la solution du sol sous disponibilité limitant en P. Les différents mécanismes rhizosphériques susceptibles de contribuer à la mobilisation des ions «phosphate» pour la nutrition phosphatée des plantes sont la diffusion, les acidifications, la complexation et la minéralisation. A l'issue de cette étude, il a été montré qu'une variation génotypique existe dans l'utilisation du P entre le voandzou, une différence qui est particulièrement assez contrastée sous disponibilité limitante en P.

Références bibliographiques

- AFNOR. 1999. Qualité des Sols. Vol 1: Recueil de Normes. AFNOR (Association Française de NORmalisation), Paris.
- Aigner, M., Fardeau, J.C., Zapata, F., 2002. Does the Pi strip method allow assessment of the available soil P? Comparison against the reference isotope method. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 63, 49-58.
- Alef et al., 1995. K. Alef, P. Nannipieri and C. Trasar-Cepeda, Phosphatase activity. In: K. Alef and P. Nannipieri, Editors, *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*, Academic Press, London (1995), pp. 335–336.
- Barber, S.A., 1995. Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. John Wiley, New York, USA.
- Nicolas D., Le Cadre E., Hinsinger P., Jaillard B., Gérard F., (2009) Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry* 24(11): 2163–2174
- Eivazi F. & Tabatabai M.A. (1977) Phosphatases in soils. *Soil Biology Biochemistry*, **9**, 167-172.
- FAO-Unesco (1989). Soil map of the world, revised legend. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen. 138 pp.

- Fardeau JC (1993) Le phosphore assimilable des sols: sa représentation par un modèle fonctionnel à plusieurs compartiments. *Agronomie* 13:317–331
- Fardeau, J.C., Jappe, J., 1988. Valeurs caractéristiques des cinétiques de dilution isotopique des ions phosphate dans les systèmes sol-solution. In: Gachon, L. (Ed.), *Phosphore et potassium dans les relations sol-plante : conséquence sur la fertilisation*. INRA, Paris, pp. 78-99.
- Fardeau JC (1996) Dynamics of phosphate in soils. An isotopic outlook. *Fertil Res* 45:91–100
- Fardeau, J.C., Stengel, P., 1998. Sol et échange avec le couvert végétal. In: Nathan (Ed.), pp. 1-23.
- Frossard E, Sinaj S (1997) The isotope exchange kinetic technique: a method to describe the availability of inorganic nutrients. Applications to K, P, S and Zn. *Isot Environ Health Stud* 33:61–77.
- Frossard, E., Condron, L.M., Oberson, A., Sinaj, S., Fardeau, J.C., 2000. Processes Governing Phosphorus Availability in Temperate Soils. *J. Environ. Qual.* 29, 15-23.
- Gahoonia T.S. & Nielsen N.E. (1991) A method to study rhizosphere processes in thin soil layers of different proximity to roots. *Plant and Soil* **135**, 143–146.
- Grant, C., Bittman, S., Montreal, M., Plenchette, C., Morel, C., 2005. Soil and fertilizer phosphorus: Effects on plant P supply and mycorrhizal development. *Canadian Journal of Plant Science* 85, 3–14.
- Guppy, C.N., Menzies, N.W., Moody, P.W., Blamey, F.P., 2005. Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. *Australian Journal of Soil Research* 43, 189-202.
- Hinsinger P and Gilkes R J 1995 Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupines grown in alkaline soil. *Aust. J. Soil Res.* 33, 477–489.
- Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- Hinsinger, P., Jaillard, B., Le Cadre, E., Plassard, C., 2007. Spéciation et biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère. *Océanis* 33, 37-50.
- Jaillard, B., 2001. Flux de protons dans la rhizosphère et acidification des sols. Colloque Acidification des sols, INRA Versailles.
- Jones, D.L., Hinsinger, P., 2008. The rhizosphere: complex by design. *Plant and Soil* 312 n°1-2, 1-6.
- Juma, N.G., Tabatabai, M.A., 1978. Distribution of phosphomonoesterase in soils. *Soil Sci.* 126, 101-108.
- Kuchenbuch R. and Jungk A., 1982. A method for determining concentration profiles at the soil-root interface by thin slicing rhizospheric soil. *Plant and Soil* 68, 391-394.
- Lambers, H., Mougél, C., Jaillard, B., Hinsinger, P., 2009. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil* 321, 83-115.

- Li, M.G., Osaki, M., Rao, I.M., Tadano, T., 1997. Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus conditions. *Plant and Soil* 195, 161-169.
- Li, H., Shen, J., Zhang, F., Clairotte, M., Drevon, J.J., Le Cadre, E., Hinsinger, P., 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312, 139–150.
- Ma, C.H., Manuel, C.P., 2006. Fertility management of the soil-rhizosphere system for efficient fertilizer use in vegetable production., International Workshop on Sustained Management of the Soil-Rhizosphere System for Efficient Crop Production and Fertilizer Use, Bangkok-Thailand, pp. 1-14.
- Morel, C., 2007. Mobilités et biodisponibilité du phosphore dans les sols cultivés : mécanismes, modélisation et diagnostic. *Océanis* 33 n°1-2, 51-74.
- Morel, C., Hinsinger, P., 1999. Root-induced modifications of the exchange of phosphate ion between soil solution and soil solid phase. *Plant and Soil* 211, 103–110.
- Morel, C., 2002. Caractérisation de la phytodisponibilité du phosphore du sol par la modélisation du transfert des ions «phosphate» entre le sol et la solution. Considérations théoriques et analyses du cycle de P et du comportement des plantes dans les parcelles de grandes cultures. . Institut National Polytechnique de Lorraine, p. 80.
- Rabeharisoa, L.R., 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols férraliques des hautes terres de Madagascar. Faculté des Sciences - Département de Biologie et Ecologie végétales. Université d'Antananarivo, Antananarivo, p. 199.
- Tabatabai and Bremner, 1969. M.A. Tabatabai and J.M. Bremner, Use of *p*-nitrophenol phosphate in assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 1 (1969), pp. 301–307.
- Tang, C., Drevon, J.J., Jaillard, B., Souche, G., Hinsinger, P., 2004. Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency : New challenges for rhizosphere research at the entrance of the 21st Century. *Plant Soil* 260, 59-68.
- SAS Institute. 2001. SAS / STAT software. Release 8.2. SAS Institute, Cary, NC.
- Van Veldhoven, P.P., and G.P. Mannaerts. 1987. Inorganic and organic phosphate measurements in the nanomolar range. *Anal. Biochem.* 161:45–48.
- Vats, P., Banerjee, U.C., 2004. Production studies and catalytic properties of phytases (myo-inositolhexakisphosphate phosphohydrolases): an overview. *Enzyme and Microbial Technology* 35, 3-14.
- Vincent, J.M., 1970. A Manual for the Practical Study of Root-nodule Bacteria. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wrage, N., Chapuis-Lardy, L., Isselstein, J., 2010. Phosphorus, plant Biodiversity and climate change. *Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science, Sustainable Agriculture Reviews* 3, 147-169.

Wenzel Walter W., Wieshammer Gottfried, Fitz Walter J. & Puschenreiter Markus, 2001. Novel rhizobox design to assess rhizosphere characteristics at high spatial resolution. *Plant and Soil* 237: 37–45.

Wrage, N., Chapuis-Lardy, L., Isselstein, J., 2010. Phosphorus, plant Biodiversity and climate change. *Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science, Sustainable Agriculture Reviews* 3, 147-169.

Youssef R A and Chino M 1988 Development of a new rhizobox system to study the nutrient status in the rhizosphere. *Soil Sci. Plant Nutr.* 34, 461–465.

Zhou, L.L., Cao, J., Zhang, F.S., Li, L., 2009. Rhizosphere acidification of faba bean, soybean and maize. *Science of the Total Environment* 407(14), 4356-4362.

Chapitre 2 : Variabilité génotypique du voandzou en termes de la fixation symbiotique de l'azote pour l'efficacité d'utilisation de phosphore.

Quelques cultivars de voandzou ont été cultivés en hydroaéroponie afin de tester l'aptitude de voandzou à interagir avec le rhizobia modèle utilisé pour le genre *Vigna* et d'identifier par la suite les deux niveaux de P déficient et P suffisant chez le voandzou afin de servir de référence à toutes les cultivars étudiés ultérieurement et d'appliquer enfin ces doses au criblage variétal proprement dite.

« Variation génotypique dans l'efficacité d'utilisation du phosphore pour la fixation symbiotique d'azote chez le voandzou (*Vigna subterranea*) »

Andry Andriamananjara^{1,2,*}, Mahamadou Malam Abdou³, Lilia Rabeharisoa¹, Lamia⁴, Laurie Amenc⁵, Hélène Vailhe⁵, Dominique Masse⁴, Jean-Jacques Drevon⁵

¹LRI-SRA, Laboratoire des Radio-isotopes, Université d'Antananarivo, Route d'Andraisoro, BP 3383, 101 Antananarivo, Madagascar ;

²Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques d'Antananarivo, Madagascar ;

³Laboratoire Banques de gènes CERRA / KOLLO, Institut National de Recherche Agronomique du Niger (INRAN), BP 429 Niamey, NIGER;

⁴Institut de Recherche pour le Développement, UMR Eco&Sols, Montpellier-France ;

⁵Institut National de la Recherche Agronomique, UMR Eco&Sols, Montpellier-France ;

*Corresponding author. Tel.: 00 261 33 11 782 05. E-mail address: njaraandry@yahoo.fr (A. Andry).

Résumé

L'identification des cultivars à forte potentialité à la fixation symbiotique de N₂ (FSN) pour l'efficacité d'utilisation du phosphore (EUP) notamment dans le cas d'une déficience phosphatée pourrait être une alternative durable dans les systèmes paysans à faible apport d'intrant. Une variation génétique existe dans de nombreuses espèces de légumineuse alors que le potentiel génétique des cultures négligées comme le voandzou (*Vigna subterranea*) est souvent peu connu. L'objectif de cette étude a été d'évaluer la variation génotypique du voandzou pour la tolérance à la déficience phosphatée. 54 cultivars et écotypes provenant de Madagascar, du Niger et du Mali ont été criblés en culture hydroaéroponique sous P déficient, 30 µmole plante⁻¹ semaine⁻¹, et P suffisant, 75 µmole plante⁻¹ semaine⁻¹. La nodulation, étant plus élevée pour les écotypes de Madagascar (supérieure à 0,2 g plant⁻¹) comparée à celle des écotypes du Niger et du Mali, a permis de cribler et de tester par la suite 10 cultivars-écotypes contrastants pour la FSN. Quatre cultivars-écotypes les plus contrastants en termes de biomasse végétale ont présenté une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne. Une meilleure augmentation de la consommation d'O₂ des racines nodulées sous P déficient a été observée chez l'écotype 7 et le cultivar 4 en réponse à la variation de la concentration en O₂ rhizosphérique. L'analyse d'imagerie de coupe nodulaire de l'écotype 7, le cultivar 4 et cultivar 1 a été marquée par une augmentation de la perméabilité nodulaire à la diffusion en O₂ et un changement de structure des cellules corticales couplé avec une expression de gène phytate sous déficience phosphatée. Ces séries d'expérimentation ont permis de mettre en

évidence la variabilité génotypique de la FSN pour l'EUP chez le voandzou liée surtout aux différents facteurs notamment la perméabilité nodulaire, la respiration nodulaire, l'expression de gène phytate.

Mots clés: Voandzou, EUP, Variabilité génotypique, Perméabilité nodulaire, Déficience P, Gène phytate.

1- Introduction

L'amélioration de la fixation symbiotique de N₂ (FSN) chez les légumineuses permet de pallier à la déficience en azote de nombreux sols, de favoriser la disponibilité de certains nutriments du sol tels que P, et par conséquent d'améliorer la production culturale surtout dans les pays à faible utilisation d'intrant (Barron et al., 1999). Par ailleurs, une variabilité entre les cultivars existe pour certains traits liés à la fixation N₂ (Graham et al., 2004). Dans ce sens, des recherches pour une optimisation de FSN chez différentes espèces de légumineuse ont été entreprises par de nombreux chercheurs (Kumaga, 1994; Kishinevsky et al., 1996; Dakora, 1998; Lindemann and Glover, 2003; Massawe et al., 2005; Drevon et al., 2008; Richardson et al., 2009). Le rapport à l'Institut Thompson Boyce en 1978 a rapporté que les facteurs génétiques impliqués dans la nodulation devraient être utilisés dans la sélection des légumineuses notamment l'optimisation de la nodulation des légumineuses pour des traits de nodulation spécifique (masse, nombre) impliquant l'inoculation de rhizobia adéquat (Herridge and Rose, 2000). Cette conception a été confirmée par l'orientation des recherches effectuées au cours de ces dernières années. La recherche actuelle implique l'intégration du système plante-sol-microorganismes. En effet, la connaissance des aptitudes des légumineuses dans l'utilisation des nutriments sous suffisance ou déficience phosphatée permettrait de mieux adapter ces plantes dans le système de culture paysan pour une amélioration de la productivité. Ainsi, une voie s'ouvre actuellement sur l'étude de la combinaison de légumineuse (génotype)-rhizobia dans l'amélioration de la fixation N₂ (Bourion et al., 2007). En effet, la variabilité génétique dans la fixation symbiotique de l'azote sous déficience ou suffisance phosphatée a fait l'objet de nombreuses études chez de nombreuses espèces de légumineuse notamment *Phaseolus vulgaris* (Barron et al., 1999; Vadez et al., 1999; Christiansen and Graham, 2002), *Vigna unguiculata* (L.) (Alkama et al., 2009), *Glycine max* (Graham et al., 2004), *Vigna subterranea* (Dakora, 1998). L'augmentation de la respiration nodulaire sous déficience phosphatée liée la variabilité génétique a été observée dans les travaux de Ribet et Drevon en 1995 sur le *Glycine max*, Vadez et al. en 1996 sur le *Phaseolus vulgaris*.

Le *Vigna subterranea* connu sous le nom vernaculaire de voandzou ou pois de bambara en tant que culture indigène Africaine, fait partie des cultures de subsistance souvent négligées ou sous-utilisées en Afrique (Heller et al., 1995). Les recherches préliminaires et les perceptions paysannes montrent une potentialité des ses propriétés agronomiques et nutritionnelles, en particulier sous les climats atypiques des régions arides et tropicales, et en

sols salés. Le potentiel génétique est mal connu, et les quelques travaux déjà réalisés ne sont disponibles que dans les anciennes publications ou de langues peu connues (Dakora and Muofhe, 1995; Heller et al., 1995). Une sélection de génotypes de *Vigna subterranea* a été initiée dans des essais multiloaux en Afrique, sur la base de leurs vigueurs, de leurs résistances aux maladies fongiques et de leurs rendements, notamment au Nigéria, Burkina Faso, Cameroun et Botswana montrant un important effet spatial d'une année à l'autre (Drabo et al., 1995; Goli, 1995; Nguy-Ntamag, 1995). La grande variation du rendement de production dans le système paysan allant de 200 à 3000kg/ha (Dakora and Muofhe, 1995; Karikari et al., 1995) et la variabilité spatiale de la production pour un même cultivar a permis d'émettre une hypothèse sur une différenciation dans l'efficacité symbiotique de bradyrhizobia native nodulant le *Vigna subterranea*. Par ailleurs, l'inoculation de *Vigna subterranea* avec la souche de *Bradyrhizobium* sp. a montré une augmentation significative de la production au Togo et Sénégal (Gueye, 1990). Ces observations indiquent la potentialité du *Vigna subterranea* à augmenter sa production via l'optimisation de la fixation symbiotique de l'azote (Dakora and Muofhe, 1995). Dakora et al (1995) ont démontré que la nodulation de *Vigna subterranea* est principalement dépendant de l'azote symbiotique même en milieu riche en NO_3^- .

Le *Vigna subterranea* croisé avec une souche de référence de *Bradyrhizobium* sp. *Vigna* CB756 a été étudié afin d'évaluer le potentiel de fixation symbiotique des différents cultivars et écotypes de voandzou de Madagascar, du Niger et du Mali sous apport déficient et suffisant de P. L'issue de cette expérimentation permettrait de mettre en évidence, de différencier puis de sélectionner les lignées contrastantes de voandzou en EUP pour la FSN.

2- Matériels et méthodes

Les manipulations ont été conduites dans un environnement totalement contrôlé au sein du laboratoire de l'INRA-UMR Eco&Sols à Montpellier-France

2.1- Matériel biologique et culture des symbioses

L'expérimentation a été conduite en culture hydroaéroponique sous serre méditerranéenne pendant une année avec une température moyenne de la serre autour de 20°/33°C jour/nuit couplée avec une intense aération des racines nodulées de 400 $\mu\text{mol photons m}^{-2}$ et une humidité relative journalière de 70%. Ces conditions permettent l'expression optimale du potentiel génétique de fixation d'azote tout en contrôlant d'une manière assez étroite la nutrition minérale principalement pour N et P mais aussi pour les autres éléments.

Dans un premier temps, Six cultivars de voandzou (*Vigna subterranea*) provenant du centre de Recherche de FOFIFA, Madagascar, ont été cultivés durant six semaines dans des bacs recevant quatre (04) niveaux de P, 15, 30, 75 et 250 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$, apportés sous forme de KH_2PO_4 afin d'établir la courbe de réponse à P de la croissance N_2 -dépendante du

voandzou et d'en déduire des apports déficients et suffisants en P. Trois répétitions ont été appliquées pour chaque traitement.

Dans un deuxième temps, 54 matériels végétaux de Voandzou dont 14 écotypes et 2 cultivars provenant du centre de recherche FOFIFA à Madagascar, 36 écotypes issus du Niger et 2 cultivars du Mali ont été préalablement présélectionnés au cours d'une culture hydroaéroponique sous serre. Les graines ont été cultivées dans des bacs recevant deux niveaux de P préalablement identifiés dont P déficient à 30 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ et P suffisant à 75 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$. Dix écotypes et cultivars les plus contrastants, sélectionnés à la base de leurs aptitudes à la FSN pour EUP, ont été choisis pour une culture en hydroaéroponie afin de cribler les écotypes tolérants et sensibles les plus contrastants à l'apport suffisant de P *versus* de l'apport déficient en P.

Les graines ont été stérilisées avec 3% d'hypochlorite de Ca durant 20 min puis rincées 5 fois avec l'eau distillée. Ensuite, les graines stérilisées ont été prégermées sur un papier filtre enroulé, humidifié puis déposé dans un bac légèrement incliné et auquel l'eau distillée a été ajoutée régulièrement pour une humidité suffisante. Le bac a été placé dans une étuve à 28-30 °C. Après germination, l'inoculation a été réalisée en incubant les racines de plantules pendant 20 min dans une suspension de *Bradyrhizobium sp. Vigna* CB756 contenant 10^9 bactéries ml^{-1} .

L'inoculum a été préparé à partir de culture de rhizobia préservée dans des tubes à 4°C sur milieu d'agar YEM (Yeast Extract Mannitol) : 900 ml d'eau distillée ; 100 ml de solution concentrée de Bergensen (qui est préparée avec un mélange de 1 g of KCl; 0.1 g of FeCl_3 ; 0.4 g of CaCl_2 , 4.5 g of $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ and 1 g of $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, d'abord dans 100 ml d'eau distillée, puis ajustée à 1 l) : 1 g d'extrait de levure, 10 g de mannitol et 15 g d'agar (Vincent, 1970). Quelques souches ont été prises à partir d'un de ces tubes préservés, et ont été mises dans 100 ml de liquide YEM (sans agar), et maintenu à 28°C pour 24 h.

Les graines germées ont été par la suite soigneusement transférées dans des bacs de 40 l ($0.2 \times 0.4 \times 0.4 \text{m}^3$) à 20 plants inoculés/bac pour une culture hydroaéroponique. Les racines de chaque graine ont été passées dans chaque trou sur le couvercle du bac à travers un bouchon en caoutchouc avec du coton fixé au niveau de l'hypocotyle. Les solutions nutritives ont été changées toutes les deux semaines : CaCl_2 (1650 μM); $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1000 μM); K_2SO_4 (700 μM); Fe EDDHA (8.5 μM sequestrine Fe); H_3BO_3 (4 μM); $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ (6 μM); $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1 μM); $\text{CuSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (1 μM); $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0.1 μM). 2000 μM d'Urée a été apportée à tous les traitements pendant les deux premières semaines de culture. Le phosphore a été apporté sous forme de KH_2PO_4 selon une distribution exponentielle pour les deux doses : 30 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ et 75 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$.

Trois semaines après la transplantation, les quatre cultivars et écotypes (avec six répétitions) les plus contrastants ont été transférés individuellement dans de bouteille de 1 L enveloppée

dans du papier aluminium afin de maintenir l'obscurité de l'environnement racinaire. Ces bouteilles contenaient les mêmes solutions nutritives précédemment décrites avec 1000 μM d'urée et 1 g de Ca CO_3 par plant pour la mesure oxymétrique.

2.2- Mesure de la consommation des racines nodulées en O_2

L'échange de gaz des racines nodulées a été conduit avec quatre cultivars et écotypes les plus contrastants. La consommation d' O_2 par les racines nodulées (Conr) a été mesurée *in situ* entre 9h00 et 16h00 avec un oxymètre (Abiss, Verpillère, France) à partir de la 6^{ème} semaine après transfert en hydroaéroponique. Le volume de la solution nutritive dans chaque bouteille a été ramené à 1/3 la veille de la mesure pour la mise en contact direct des nodules racinaires avec le gaz. Le dispositif de mesure a été réalisé à l'aide d'un oxymètre relié à un enregistreur et une pompe péristaltique assure la circulation et l'homogénéisation continue des gaz entre les racines nodulées et l'oxymètre avec un flux de 400 ml mn^{-1} (Jebara and Drevon, 2001). L'oxygène consommé est quantifié par rapport à un volume connu de la bouteille à différent niveau d' O_2 : 21, 25, 30 40 kPa O_2 . Conr a été calculé par :

$$\text{Conr} = \Delta p\text{O}_2 (V/24.2)(60/t)$$

avec $\Delta p\text{O}_2 = p\text{O}_2 \text{ initial} - p\text{O}_2 \text{ final}$ en % de la pression atmosphérique;

V en l, volume de la phase gazeuse sous condition expérimentale ;

t en min, temps entre la mesure final et initiale de O_2 ;

24.2 en l, volume 1 mole de gaz pur sous condition expérimentale (Schulze and Drevon, 2005).

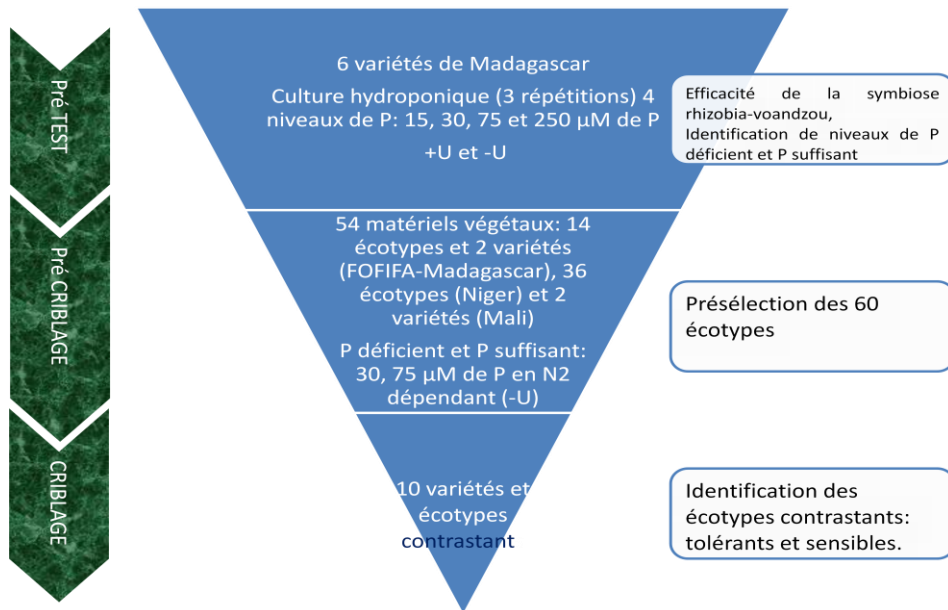
Conr est exprimée en $\mu\text{mole O}_2 \text{ consommé plant}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

2.3- Mesures de biomasse et dosage de P

Les plantes ont été collectées à la fin de la sixième semaine environ au stade de floraison. La partie aérienne a été séparée de la partie souterraine au niveau du cotylédon puis pesée après 48h sous 80°C. Les nodules ont été excisées des racines puis comptées, et pesées.

L'effet de l'apport croissant de P a été apprécié à partir des courbes de réponse des biomasses et où le niveau d'apport de P critique a été déduit avec la croissance maximale correspondant. Afin d'évaluer les changements structuraux des cellules nodulaires et l'expression de gène phytate dans les nodules, la technique *in situ* RT-PCR a été réalisée sur les coupes nodulaires. Les courbes de réponses ont été établies à partir des valeurs de la biomasse traitées avec le logiciel Excel Microsoft Office XP afin de déterminer la contribution de l'apport phosphaté au développement des plantes.

Les effets des génotypes et des traitements de P ont été analysés par l'analyse des variances (ANOVA). L'analyse a été complétée par une analyse de corrélation et de régression.



Culture hydroaéroponique des cultivars de voandzou.

Photos : Andry A.

3-Résultats

3.1- Courbe de réponse de biomasses sous différents niveaux de P

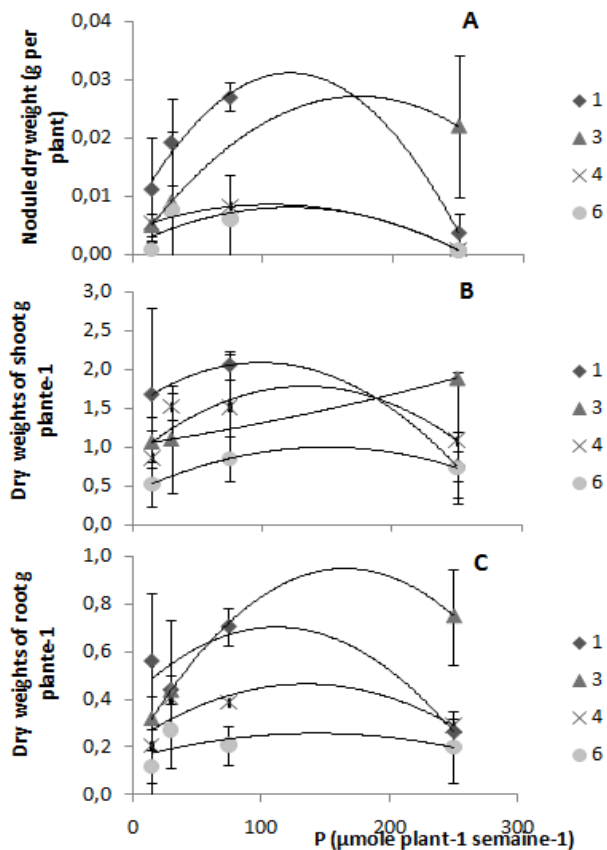


Figure II-1: Courbe de réponse en biomasse nodulaire (a), aérienne (b) et racinaire (c) en fonction de l'apport hebdomadaire de P.

Les données représentent les valeurs moyennes pour 4 cultivars récoltés au 45^{ème} jour après transfert en hydroaéroponique.

Une différence de réponse significative de l'apport de P a été observée chez les cultivars 1 et 3 en termes de nodulations et de biomasses aériennes et souterraines produites comparés aux cultivars 4 et 6 (Fig. II-1A, II-1B, II-1C). Les nodulations maximales ont été de 27 et de 32 mg MS nodule plante⁻¹ pour les cultivars 1, 3 versus 7 mg MS nodule plante⁻¹ pour 4 et 6 (Fig. II-1A). Les points critiques du

niveau de P, où les plantes ont pu exprimer leurs potentiels génétiques en matière de nodulation, différent entre les géotypes: de près de 125 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ pour 1, 4 et 6 *versus* 150 et 175 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ pour 3. L'allure des courbes ont montré une décroissance de la biomasse nodulaire après avoir atteint les points critiques de niveau d'apport phosphaté. Deux niveaux de P ont été choisis à partir des courbes de réponses, 75 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ pour P suffisant *versus* 30 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ pour P déficient.

Le cultivar 1 a été plus sensible à l'apport phosphaté en termes de biomasses nodulaire, aérienne et racinaire tandis que les cultivars 4 et 6 ont présenté une faible pente sur toutes les biomasses enregistrées. Ces deux cultivars 1 et 4 respectivement des cultivars sensible et tolérant ont été choisis comme témoins dans les expérimentations de précriblage.

3.2- Criblage des lignées contrastantes en termes de nodulation sous P suffisant *versus* P déficient

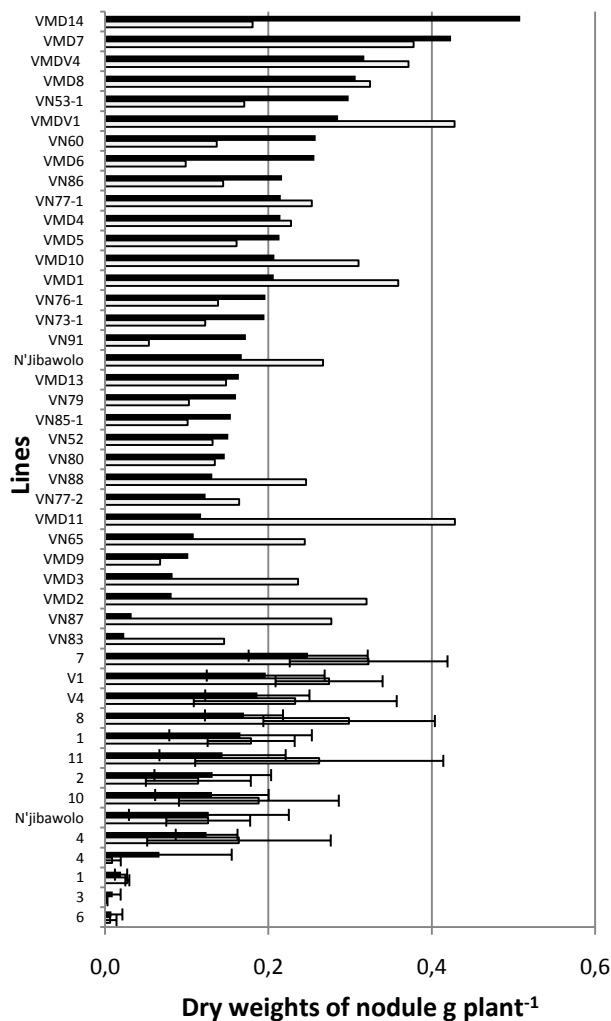


Figure II-2: Croissance nodulaire des cultivars de voandzou sous P suffisant \square *versus* P déficient \blacksquare au 45^{ème} jour après transfert en hydroaéroponie. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

Le premier criblage des 58 cultivars-écotypes de voandzou sans répétition nous a permis de présélectionner des écotypes contrastants, tolérants et sensibles. Les 10 cultivars et écotypes les plus contrastants ont été reproduits par la suite afin de sélectionner les lignées les plus contrastantes comme rapporté sur le même graphe (Fig. II-2). Une forte variabilité a été observée entre chaque cultivar-écotype de voandzou.

Les nodulations obtenues sur les écotypes de Madagascar ont été supérieures à celles observées sur les écotypes de Niger et du Mali. Pour ces écotypes de Niger et du Mali, les

résultats observés sur le milieu à P déficient ont dépassé ceux du P suffisant.

Les cultivars-écotypes à forte capacité de nodulation sous P déficient ont été supérieures à 0,2 g MS nodule plante⁻¹ (Fig. II-2). Sous P déficient, une nodulation significative, correspondant à une forte FSN a été enregistrée chez les écotypes 7, V1, V4, 8 et 1 comparés aux écotypes à faible nodulation notamment les écotypes 2, 10, N'jibawolo, 4 et 11.

Ainsi, le précriblage des cultivars et écotypes de Madagascar, du Niger et du Mali ont pu faire ressortir 10 cultivars et écotypes contrastants en termes de production végétale (biomasse végétale et nodulaire) sous P suffisant. Cinq lignées tolérantes et cinq lignées sensibles ont été sélectionnées. La tolérance à la déficience phosphatée est représentée par un faible écart entre P déficient et P suffisant en termes de biomasse végétale. La sensibilité à la déficience phosphatée est marquée par un important écart entre les doses P déficient et P suffisant.

Les lignées tolérantes ont été le cultivar VMDV4 et les 4 écotypes VMD4, VMD7, VMD8, VMD10, et les lignées sensibles ont été le cultivar VMDV1 et les 4 écotypes VMD1, VMD2, VMD11, N'jibawolo.

3.3- Efficience d'utilisation de symbiose rhizobienne

La fixation symbiotique d'azote est étroitement liée à la biomasse produite durant la culture. Une variabilité génotypique a été observée chez certains cultivars et écotypes où une forte nodulation a été associée avec une importante biomasse aérienne. Les biomasses de l'écotype 7 et du cultivar 1 ont été significativement les plus élevées, avec plus de 4 g MS plante⁻¹ et une nodulation entre 0,2 g et 0,4 g MS nodule plante⁻¹ (Fig. II-3) comparées avec celles des écotypes 8, 11 et 1 et le cultivar 4. La réponse des plantes à la fixation symbiotique de N₂ a été évaluée par la droite de régression des biomasses aériennes en fonction des biomasses nodulaires. Ainsi, l'efficience d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EUSR) entre les différents cultivars et écotypes a été calculée à partir de la pente de régression.

Les lignées contrastantes pour l'EUSR ont été les écotypes 2, 7 et le cultivar 1, avec environ 14 g de MS aérienne g⁻¹ MS nodule sous déficience phosphatée comparées aux autres (Fig. II-3). Toutefois, une faible nodulation avec une faible biomasse de l'écotype 2 ont été compensées par une forte EUSR. Les autres écotypes ont présenté une plus faible EUSR sous P déficient que sous P suffisant. Des cultivars tolérants ont été déduits dans ce groupe notamment V4 et 1.

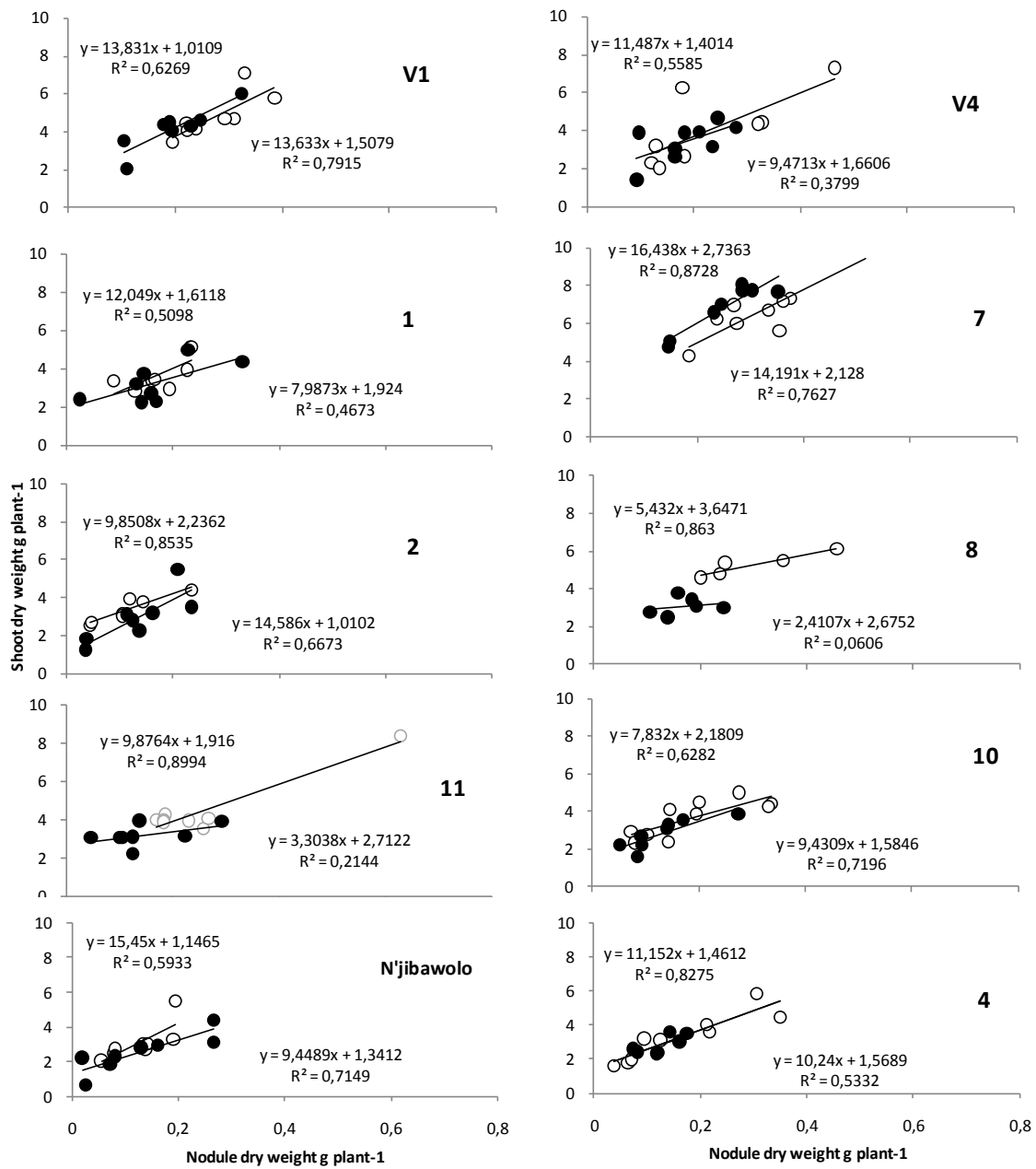


Figure II-3: Efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne sous P suffisant ○ versus P déficient ● chez les 10 cultivars présélectionnés.

3.4- Respiration des racines nodulées.

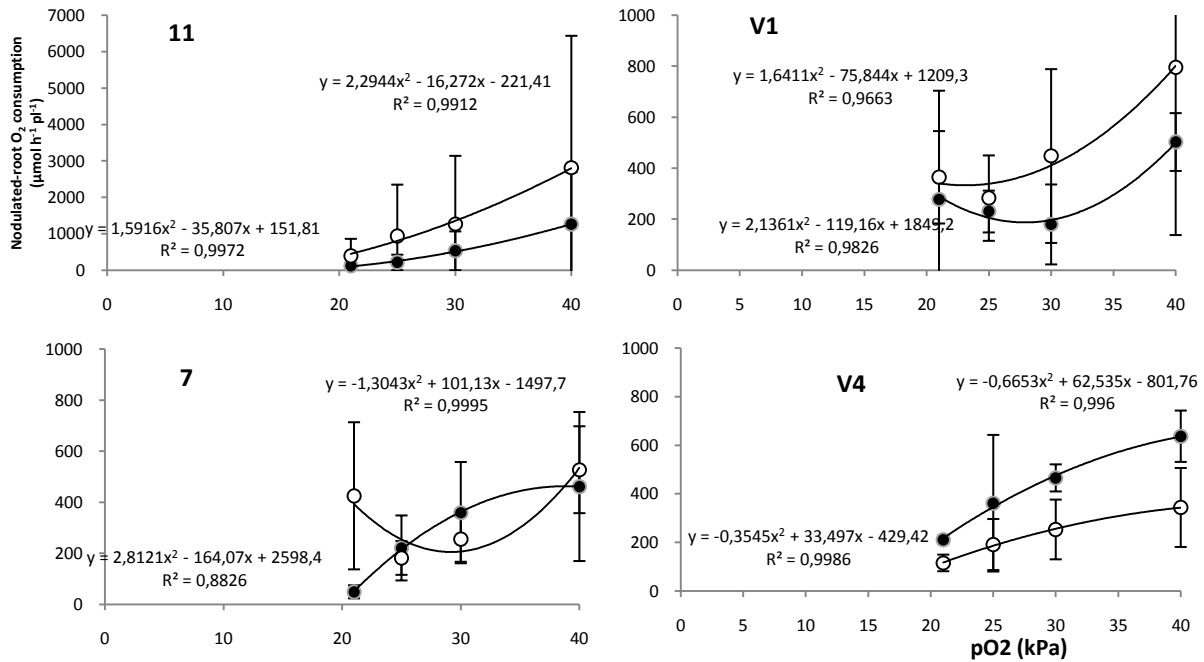


Figure II-4: Consommation en O₂ des racines nodulées suivant l'augmentation de l'O₂ rhizosphérique pour 4 cultivars sous P suffisant ○ et sous P déficient ●

11 : Ecotype 11 ; 7 : Ecotype 7 ; V1 : Cultivar 1 ; V4 : Cultivar 4.

Les données représentent les moyennes des 4 répétitions entre 40 et 44^{ème} jour après transplantation dans les bouteilles.

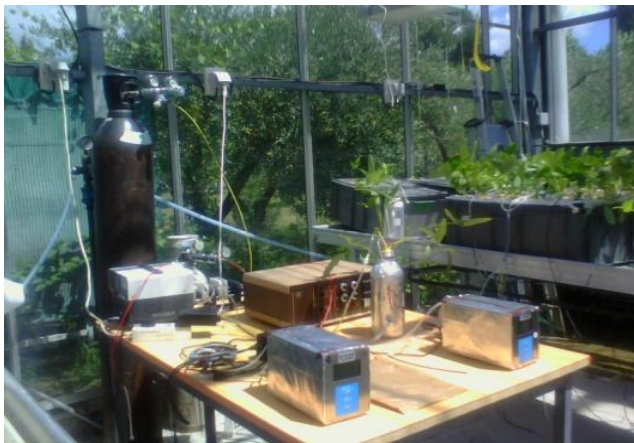
L'augmentation de la concentration en O₂ rhizosphérique (pO₂) en contact avec les racines nodulées a induit une augmentation de la consommation d'O₂ des racines nodulées (Conr) chez tous les cultivars et écotypes (Fig. II-4). La Conr à 21% O₂ a montré que les respirations racinaires et nodulaires pour la croissance et la maintenance des plantes sous P déficient pour V1, 11 et 7 ont été respectivement de 76%, 30% et 11% du P suffisant. Toutefois, la valeur de Conr à 21% O₂ pour le cultivar 4 sous déficience phosphatée a été de 182% à celle de P suffisant (Tab. 1). La même observation a été faite sur Conr à 40% O₂ qui nous révèle la respiration maximale des plantes sous une forte exposition à l'O₂.

Tableau 1: La respiration nodulaire sous pO₂ ambiant et sous pO₂ 40% O₂.

Paramètres	V1		11		7		V4	
	+P	-P	+P	-P	+P	-P	+P	-P
Conr à 21% O ₂	365±181	278±427	391±473	118±86	425±288	49±26	116±34	211±16
Conr à 40% O ₂	795±657	503±113	2813±3627	1262±1430	527±170	461±292	344±162	637±106

Les données représentent les moyennes des 6 répétitions sous P suffisant (+P) et P déficient (-P). +P: 75 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$; -P: 30 $\mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$; V1: cultivar 1; 11: écotype 11; 7 : écotype 7 and V4 : cultivar 4.

La tendance générale des courbes de régression a montré la supériorité de l'écotype 7 et cultivar 4 tolérants sous déficience phosphatée comparée à l'apport de P suffisant en contraste avec l'écotype 11 et le cultivar 1 sensibles. Sous P déficient, la pente reflétant la perméabilité nodulaire a été plus élevée chez l'écotype 7 comparée au cultivar 4 (Fig.4). La perméabilité nodulaire à l' O_2 a été calculée en divisant la pente de régression par les surfaces nodulaires préalablement décrite par Vadez et al., 1996, Jebara et al., 2001 ; Kouas et al., 2008 ; et Alkama et al., 2009. Les perméabilités nodulaires sous déficience phosphatée ont été similaires pour le cultivar 4 et l'écotype 7, respectivement de 0,60 et 0,46 $\mu\text{m s}^{-1}$, qui ont été 4 fois plus élevées comparées au P suffisant.



Dispositif de mesure oxymétrique.

Photo : A. Andry

3.5- Analyse microscopique des nodules

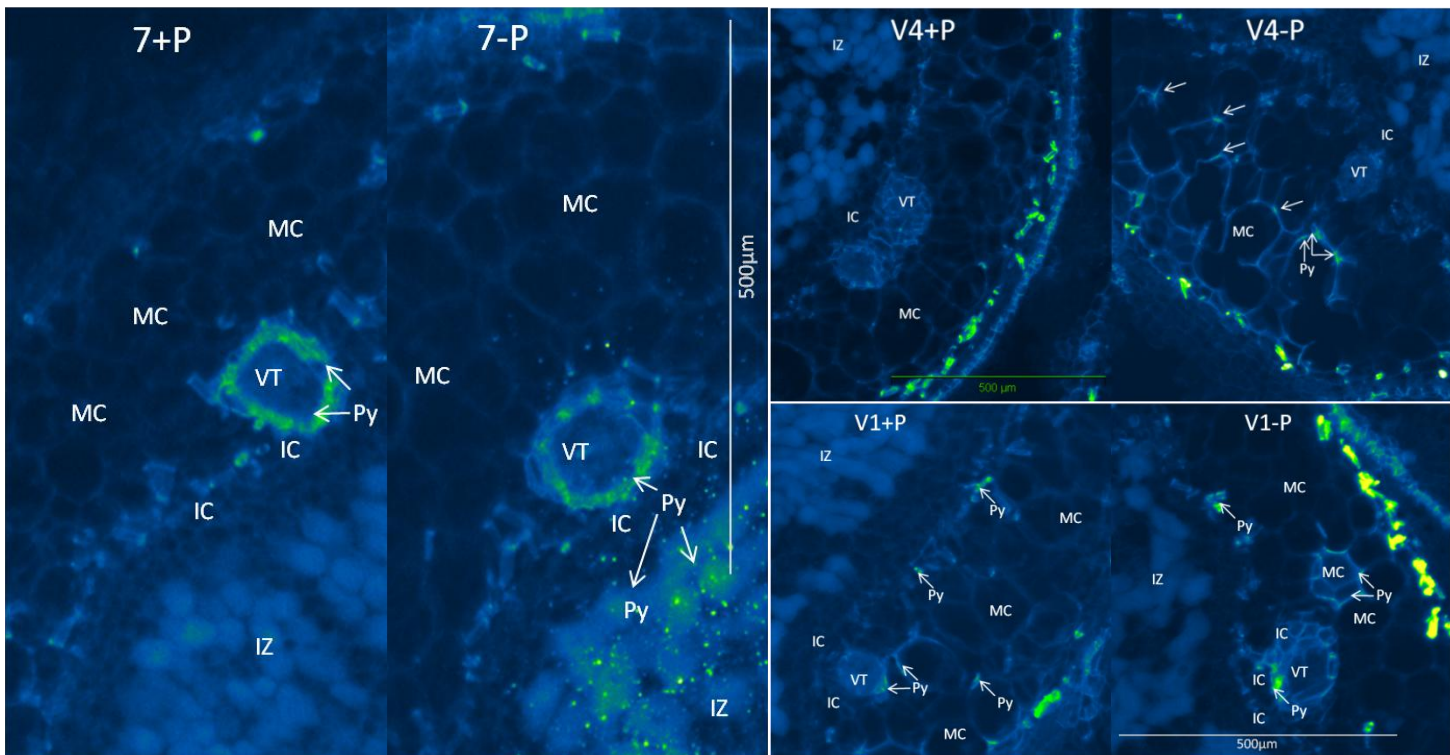


Figure II-5: Coupe transversale des nodules du voandzou. MC: Middle cortex, IC: Inner cortex, VT: Trace vasculaire, Py: expression de gène phytate, IZ: zone infectée. Barre d'échelle: 500µm.

Sous déficience phosphatée, les cellules corticales, « inner cortex » et « middle cortex », ont été plus développées chez l'écotype 7 et cultivar 4 marquées par une différenciation des cellules corticales notamment l'augmentation de la taille cellulaire et de l'espace intercellulaire. La supériorité de Conr sous suffisance phosphatée chez le cultivar 1 peut être expliquée par une plus grande élongation des espaces intercellulaires au niveau du « middle cortex » comparé au P déficient (Fig. II-4). Plus d'expression de gène phytate, traces et points verts brillants, surtout autour de la trace vasculaire, « inner » cortex et les zones infectées a été observée spécifiquement chez l'écotype 7 sous déficience phosphatée (Fig. II-5). L'augmentation de l'expression de gène phytate dans la coupe nodulaire pourrait expliquer la tolérance de ces cultivars à la déficience phosphatée vu à travers les résultats sur les biomasses.

4- Discussion

Cette étude met en évidence des lignées contrastantes chez le Voandzou pour la FSN et la croissance N₂-dépendante sous déficience phosphatée en accord avec Greder et al. (1986) qui ont conclu que la sélection des génotypes sur la base de la masse des nodules est justifiée. Ainsi, la sélection des 54 cultivars et écotypes de voandzou provenant de Madagascar, de Niger et de Mali nous a permis de précribler les cultivars et écotypes avec une nodulation

supérieure à 0,2 g MS nodule plante⁻¹ et une biomasse aérienne au-dessus de 2 g MS aérienne plante⁻¹ sous déficience phosphatée. Les faibles biomasses nodulaires et aériennes des cultivars et écotypes du Niger et du Mali comparées à celles de Madagascar (Fig. II-2) signifient que les potentialités génétiques des différentes sélections de voandzou en termes de biomasses végétales diffèrent selon le lieu d'origine des graines dans différentes régions agro-écologiques dont le développement est influencé par des facteurs environnementaux notamment la température et la photopériode (Brink, 1997). Elles confirment en effet qu'une large variation inter-écotype existe dans les ressources génétiques de voandzou (Jorgensen et al., 2009). De nombreux auteurs ont mis l'accent sur la variabilité des légumineuses fixatrices d'azote sous conditions expérimentales, qui reflète la capacité génétique des différentes espèces de légumineuse pour la fixation d'azote et le rendement sous contraintes environnementales (Herridge and Rose, 2000). Ainsi, le besoin critique en P du voandzou (Fig. II-1) est plus faible que ceux des autres légumineuses notamment soja (Ribet and Drevon, 1995), *Phaseolus vulgaris* (Tang et al., 2001b; Kouas et al., 2008), mais plus élevé que ceux du *Vigna unguiculata* L. Walp. (Alkama et al., 2009) et *Acacia mangium* (Ribet and Drevon, 1996).

L'inoculation du voandzou avec *Bradyrhizobium sp. Vigna* CB756, initialement développé pour le *Vigna unguiculata*, a montré une meilleure expression du potentiel génétique dans l'utilisation du P pour la nodulation et la biomasse végétale chez d'autres lignées notamment chez le cultivar 1 avec une meilleure réponse en P comparé au cultivar 6. Cette variation génotypique peut être attribuée à l'efficacité de la symbiose rhizobia-légumineuse où certains génotypes présentent une sélectivité pour une souche sélectionnée hautement efficace pour la nodulation et par la suite pour une productivité élevée (Herridge and Rose, 2000). Kishinevsky et al. (1996) ont rapporté, d'après leurs expérimentations sur 20 écotypes de voandzou, que les génotypes des plantes et la souche *Bradyrhizobium* peuvent être des facteurs importants à considérer dans les programmes de sélection pour un taux de fixation élevé chez le voandzou (Kishinevsky et al., 1996).

A l'issue de cette présélection, dix lignées contrastantes dont cinq tolérantes (insensibles à l'apport de P déficient ou P suffisant en termes de production végétale et nodulaire), et cinq sensibles (productivité affectée par la déficience en P) ont été criblées (Fig. II-2). Les lignées les plus contrastantes ont confirmé leurs fortes potentialités par une forte FSN en termes de nodulation et de biomasse aérienne notamment les écotypes 7, 11, les cultivars V4 et V1. Cette forte potentialité a été mise en évidence par une meilleure EUSR sous déficience phosphatée chez certaines lignées comme les écotypes 7 et 2 et le cultivar V1 (Fig. II-3). Toutefois, EUSR sous déficience phosphatée a été plus élevée par rapport à celle de P suffisant chez l'écotype 7 et 2 illustrant la tolérabilité de ces lignées à la déficience en P. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Kouas et al. (2008) sur les lignées contrastantes d'haricot et par Alkama et al. (2009) sur le *Vigna unguiculata*. Ils sont en accords avec une

forte limitation de la respiration des racines nodulées sous condition rhizosphérique ambiante pour les cultivars sensibles V1 et 11 que pour les tolérants (Fig. II-4).

L'augmentation de la consommation d'O₂ des racines nodulées (Conr) en réponse à la variation de la concentration en O₂ rhizosphérique chez toutes les lignées révèlent un important besoin en énergie respiratoire pour la FSN. En condition rhizosphérique ambiante notamment sous pO₂ 21% O₂, la respiration des racines et des nodules pour la croissance et la maintenance des plantes est limitée par la déficience en P en comparaison avec la suffisance phosphatée spécifiquement chez les cultivars sensibles V1 et 11. Par ailleurs l'augmentation de la respiration nodulaire, une valeur 4 fois plus élevée de la perméabilité nodulaire sous déficience phosphatée comparée au P suffisant, est en accord avec les résultats de Ribet et Drevon (1995) pour le soja, de Vadez et al. (1996) pour le haricot, et d'Alkama et al. (2009) pour le niébé. La perméabilité nodulaire contrôle la respiration nodulaire qui fournit l'ATP pour la réduction de N₂ dans les zones infectées de nodule (Vadez et al., 1996; Vadez et al., 1999; Kouas et al., 2008).

Une respiration alternative couplée avec une forte consommation d'O₂ par ATP produit sous déficience en P peut expliquer cette augmentation de la perméabilité nodulaire (Ribet and Drevon, 1995; Vadez et al., 1996; Jebara and Drevon, 2001). Ainsi, la condition de P limitant induit une acclimatation sous limitation en O₂ dont l'élévation du niveau d'O₂ augmente la perméabilité nodulaire à la diffusion en O₂ (Ribet and Drevon, 1995; Jebara and Drevon, 2001).

Les résultats d'analyse d'imagerie et des observations histologiques sur les coupes nodulaires peuvent confirmer cette hypothèse où les cellules corticales, « inner cortex » et « middle cortex », sont plus développées sous déficience phosphatée (Fig. II-5).

Ces résultats concordent avec les précédentes associations des augmentations de la taille cellulaire et intercellulaire de l'inner cortex (Ribet and Drevon, 1995; Serraj et al., 1995; Fleurat-Lessard et al., 2005). Ribet et Drevon ont rapporté en 1995 que les ions orthophosphates pourraient être impliqués dans la régulation de la pression osmotique dans les cellules de « l'inner » cortex. Les analyses d'image *in situ* RT-PCR des coupes nodulaires ont montré plus d'expression de gène phytate dans les nodules sous déficience phosphatée et spécifiquement autour du trace vasculaire, dans les « inner » cortex et la zone infectée chez l'écotype 7. L'activité phytate des racines nodulées en termes de l'expression de l'acide phosphatase est en accord avec les résultats de Drevon et al. (2008) dans la lignée contrastante d'haricot dans leur EUP pour la FSN où l'expression de l'acide phosphatase varie parmi les tissus qui sont élevés dans les cellules de « l'inner » cortex. L'expression du gène phytate est lié au changement de la perméabilité nodulaire associé à l'adaptation à la déficience en P spécifiquement chez l'écotype 7 et le cultivar. La perméabilité nodulaire à l'O₂ a été 4 fois plus élevée sous P déficience P suggérant une relation, directe ou indirecte, entre l'activité

phytate et la régulation de la respiration liée au FSN, par la perméabilité nodulaire, comparée avec P suffisant.

Conclusion

A l'issu de ces expérimentations, une variation génotypique de la FSN pour l'EUP a été observée et mise en évidence dans les 54 lignées de voandzou provenant de Madagascar, de Niger et du Mali. Une variabilité liée surtout aux différents facteurs notamment la perméabilité nodulaire, la respiration nodulaire, l'expression de gène phytate.

Ces séries d'expérimentations ont permis de cribler les cultivars-écotypes les plus contrastants en termes d'EUP pour la FSN notamment les plus tolérants : l'écotype 7, le cultivar 4 et le cultivar 1 comme un cultivar sensible. Les approches pratiques de l'augmentation de la fixation d'azote et l'amélioration de la tolérance aux contraintes édaphiques permettraient d'abaisser le cout d'agriculture pour une forme plus durable dans le monde.

Références bibliographiques

Alkama N, Bolou BBE, Vailhe H, Roger L, Ounane SM and Drevon JJ (2009). Genotypic variability in P use efficiency for symbiotic nitrogen fixation is associated with variation of proton efflux in cowpea rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 1814-1823.

Barron EJ, Pasini, R. J., Davis, D. W., Stuthman, D. D. and Graham, P. H. (1999). Response to selection for seed yield and nitrogen fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). *Fields Crops Research* 62, 119-128.

Bourion, V., Laguerre, G., Depret, G., Voisin, A. S., Salon, C. and Duc, G. (2007). Genetic variability in nodulation and root growth affects nitrogen fixation and accumulation in Pea. *Annals of Botany* 100, 589-598.

Brink, M. (1997). Rates of progress towards flowering and podding in Bambara groundnut (*Vigna subterranea*) as a function of temperature and photoperiode. *Annals of Botany* 80, 505-513.

Christiansen, I. and Graham, P. H. (2002). Variation in di-nitrogen fixation among Andean Bean (*Phaseolus vulgaris L.*) genotypes grown at low and high levels of phosphorus supply. *Field Cops Research* 73, 133-142.

Dakora, F. D. (1998). Nodule Function in Symbiotic Bambara Groundnut (*Vigna subterranea L.*) and Kersting's Bean (*Macrotyloma geocarpum L.*) is Tolerant of Nitrate in the Root Medium. *Annals of Botany* 82, 687-690.

Dakora, F. D. and Muofhe, L. M. (1995). Nitrogen Fixation and nitrogen nutrition in symbiotic voandzou (*Vigna suterranea (L.) Verdc.*) and Kersting's bean (*Macrotyloma geocarpum (Harms) Maréch. Et Baud*). In *Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of voandzou (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*, pp. 72-77. Harare, Zimbabwe.

Drabo, I., Sérémé, P. and Dabire, C. (1995). Country reports. Institut d'Etudes et de Recherches Agricoles (INERA). In *Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*, (ed. I. o. P. G. a. C. P. Research), pp. 19-26. Harare, Zimbabwe.

Drevon J. J., Kouas S., Amenc L., Alkama N., Beebe S., Bouhmana L., Lopez A., Plassard C., Rodino P. and Viennois G., 2008. Do nodule phosphatase and phytase link with the phosphorus use efficiency for N₂-dependent growth in *Phaseolus vulgaris*? Biological Nitrogen Fixation: Towards Poverty Alleviation through Sustainable Agriculture Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture, 2008, Volume 42, I, Part 4, 93-94.

Fleurat-Lessard P, Michonneau P, Maeshima M, Drevon JJ, Serraj R (2005) The distribution of aquaporin subtypes (PIP1, PIP2 and g-TIP) is tissue dependent in Soybean (*Glycine max*) root nodules. *Annals of Botany*

Goli, A. E. (1995). Bibliographical review. In *Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*, (ed. I. o. P. G. a. C. P. Research), pp. 4-10. Harare, Zimbabwe.: IPGRI.

Graham, P. H., Hungria, M. and Tlusty, B. (2004). Breeding for better nitrogen fixation in grain legumes: Where do the rhizobia fit in?: *Crop Management*.

Greder, R. R., Orf, J. H. and Lambert, J. W. (1986). Heritabilities and associations of nodule mass and recovery of *Bradyrhizobium japonicum* serogroup USDA 110 in soybean. *Crop Science* 26, 33-37.

Gueye, M. 1990. Effet de l'inoculation avec des souches de *Rhizobium* et de la fertilisation azotée sur le rendement en grains du Voandzou (*Vigna subterranea (L.) Thou.*) au Sénégal. Pp. 34-38 in *Maximiser la Fixation Biologique de l'Azote pour la Production Agricole et Forestière en Afrique* (M. Gueye, K. Mulongoy and Y. Dommergues, eds). Collection Actes de l'ISRA, Vol. 2.

Heller, Begemann, J. F. and Mushonga, J. (1995). Bambara groundnut (*Vigna subterranea (L.) Verdc.*). In *Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*. Harare, Zimbabwe.

Herridge, D. and Rose, I. (2000). Breeding for enhanced nitrogen fixation in crop legumes. *Fiel Crops Research*. 65, 229-248.

Jebara, M. and Drevon, J. J. (2001). Genotypic variation in nodule conductance to the oxygen diffusion in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Agronomie* 21, 667-674.

Jorgensen, S. T., Aubanton, M., Harmonic, C., Dieryck, C., Jacobsen, S. P., Simonsen, H. L., Ntundu, W. H., Stadler, F., Basu, S. and Christiansen, J. L. (2009). Identification of photoperiod neutral lines of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) from Tanzania. In *Climate Change: Global Risks, Challenges and Decisions*: IOP Publishing.

Karikari, S. K., Wigglesworth, D. J., Kwerepe, B. C., Balole, T. V., Sebolai, B. and Munthali, D. C. (1995). Country reports. In *Proceedings of the workshop on Conservation*

and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), (ed. I. o. P. G. a. C. P. Research), pp. 11-18. Harare, Zimbabwe.

Kishinevsky, B. D., Zur, M., Friedman, Y., Meromi, G., Ben-Moshe, E. and Nemas, C. (1996). Variation in nitrogen fixation and yield in Landraces of voandzou (*Vigna subterranea*). *Field crops research*. 48, n°1, 57-64.

Kouas, S., Alkama, N., Abdelly, C. and Drevon, J. J. (2008). Proton release by nodulated roots varies among common bean genotypes (*Phaseolus vulgaris*) under phosphorus deficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 242-248.

Kumaga ED, S. K. A.Zapata, E. (1994) Time-course of nitrogen fixation in two bambara groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc.) cultivars. *Biol Fertil Soils* 18: 231-236

Lindemann WC, Glover CR (2003) Nitrogen Fixation by Legumes. In USDoA cooperating, ed, Vol Guide A-129. College of Agriculture and Home Economics, pp 1-4

Massawe FJ, Mwale SS, Azam-Ali SN, Roberts JA (2005) Breeding in bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.): strategic considerations. *African Journal of Biotechnology* 4 (6): 463-471

Nguy-Ntamag, F. C. (1995). Country reports. In *Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (Vigna subterranea (L.) Verdc.)*, (ed. I. o. P. G. a. C. P. Research), pp. 27-29. Harare, Zimbabwe.

Ribet, J. and Drevon, J. J. (1995). Increase in permeability to oxygen diffusion and oxygen uptake of soybean nodules under limiting phosphorus nutrition. *Physiologia Plantarum* 94, 298-304.

Ribet, J. and Drevon, J. J. (1996). The phosphorus requirement of N₂-fixation and urea-fed *Acacia mangium*. *New Phytology* 132, 383-390.

Richardson AE, Barea JM, McNeill AM, Prigent-Combaret C (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 321: 305-339

Serraj R, Fleurat-Lessard P, Jaillard B, Drevon JJ (1995) Structural changes in the inner-cortex cells of soybean root nodules are induced by short-term exposure to high salt or oxygen concentrations. *Plant, Cell and Environment* 18: 455-462

Schulze, J. and Drevon, J. J. (2005). P-deficiency increases the O₂ uptake per N₂ reduced in alfalfa. *Journal of Experimental Botany* 56, 1779-1784.

Tang, L., Hinsinger, P., Jaillard, B., Rengel, Z. and Drevon, J. J. (2001). Effect of phosphorus deficiency on the growth, symbiotic N₂ fixation and proton release by two bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Agronomie* 21, 683-689.

Vadez, V., Lasso, J. H., Beck, D. P. and Drevon, J. J. (1999). Variability of N₂ fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under P deficiency is related to P use efficiency. *Euphytica* 106, 231-242.

Vadez, V., Rodier, F., Payré, H. and Drevon, J. J. (1996). Nodule permeability to O₂ and nitrogenase-linked respiration in bean genotypes varying in the tolerance of N₂ fixation to P deficiency. *Plant Physiology Biochemistry* 34 (6), 871-878.

Vincent, J.M., 1970. A Manual for the Practical Study of Root-nodule Bacteria. I.B.P. Handbook 15. Blackwell Scientific Publications, Ltd, Oxford.

Conclusion partielle

Ces différentes expérimentations nous ont permis de déduire l'existence de la variabilité génotypique chez le voandzou liée à la fixation symbiotique de l'azote pour l'efficacité de P. Des cultivars et écotypes contrastants ont été mis en évidence spécifiquement en termes de biomasses aérienne et nodulaire, de perméabilité nodulaire, de respiration nodulaire et d'expression de gène phytate. L'expérimentation en rhizotron a montré que certain cultivar est capable de mobiliser plus de P sous faible concentration de P en influençant la dynamique des ions «phosphate» diffusibles entre la phase solide et la solution du sol. Les différents mécanismes rhizosphériques susceptibles de contribuer à la mobilisation des ions «phosphate» pour la nutrition phosphatée des plantes sont la diffusion, les acidifications, la complexation et la minéralisation.

DISCUSSION GENERALE

Hypothèse 1 : La rotation *Vigna subterranea*-riz pluvial est possible et durable sur les terres de « tanety » des Hautes Terres malgaches.

Les résultats sur l'essai au champ au cours des trois saisons successives, ont montré l'efficacité du système de culture à rotation (voandzou-riz pluvial) comparé avec le système monoculturel (riz-riz) en termes de rendement et de l'efficacité d'utilisation de phosphore. Le système de culture à rotation valorise mieux le P apporté par un bilan plus faible et une exportation de phosphore plus importante par rapport au système monoculturel. Les témoins sans apport phosphaté révèlent la fragilité du système de culture auquel sans compensation d'un apport exogène en P dégrade progressivement la fertilité du sol. En effet, l'effet synergique de la culture de voandzou avec l'apport organique et TSP a été marqué par l'amélioration du cycle du phosphore par le fumier à travers la protection du phosphore minéral apporté contre la réaction de fixation des ions phosphate dans le sol.

Dans le système de rotation culturale, le rendement de voandzou à la troisième année a été meilleur comparé à celui de la première année. Par ailleurs, le rendement en riz à la deuxième année de saison culturale dans le système de culture à rotation a été supérieur comparé à celui du système monoculturel marquant surtout l'effet de la précédente culture notamment le voandzou pour le système de culture à rotation. La meilleure efficacité d'utilisation du P du riz en termes d'efficacité agronomique et de l'efficacité d'utilisation du P observée dans le système de culture à rotation indique une meilleure mobilisation du P en comparaison avec le système monoculturel.

La durabilité du système de culture à rotation réside surtout du fait que la légumineuse (voandzou) est capable de mobiliser les nutriments difficilement accessibles par les précédentes culturales via la fixation symbiotique de N_2 et par ses capacités d'associations symbiotiques (mycorhizienne et rhizobienne) et les sécrétions racinaires notamment l'efflux de proton, l'excrétion d'anion organique ; et de les mettre par la suite à la disposition de culture ultérieure. Ainsi, l'intégration de voandzou couplée avec l'apport organique (fumier) combiné avec un minimum de fertilisant minéral dans le cadre du système de culture à rotation permettent d'améliorer et de restaurer la fertilité du sol dans les pays tropicaux comme Madagascar afin d'accroître la productivité.

Ce qui nous amène à confirmer notre hypothèse 1 stipulant que la rotation *Vigna subterranea*-riz pluvial est possible et durable sur les terres de « tanety » des Hautes Terres malgaches.

La potentialité de voandzou en tant que précédent cultural a été étudiée afin d'analyser les mécanismes pouvant contribuer à la mobilisation phosphatée. Ce qui nous a conduits à l'hypothèse 2

Hypothèse 2 : La légumineuse (*Vigna subterranea*) améliore la disponibilité du phosphore dans les sols acides de type Ferralsol.

Les résultats de l'essai en pots mettent en évidence la potentialité de la légumineuse représentée par le voandzou (*Vigna subterranea*) dans la mobilisation du phosphore contenu dans le sol et les fertilisants phosphatés apportés. En effet, les expérimentations en pots conduites sous serre nous ont permis de conclure que la légumineuse représentée par le voandzou a utilisé plus efficacement le phosphore contenu dans le sol ainsi que les fertilisants phosphatés spécifiquement la forme organique ou mélangée avec le TSP en comparaison avec la céréale. Les indicateurs biologiques notamment la nodulation, la mycorhization ainsi que le pH ont montré que le voandzou sous apport organique a pu couvrir ses besoins en éléments nutritifs, principalement le phosphore mais aussi les autres macros et micros éléments pouvant limiter la croissance des plantes à travers les produits de minéralisation. A cet effet, le voandzou a présenté une préférence à la nutrition azotée *via* NH_4^+ produite après minéralisation du fumier par rapport à NO_3^- issu de fertilisant minéral, et qui favorise plus la nodulation qui influe par indirectement à la mobilisation des ions «phosphate» dans le sol par des réactions en cascade au niveau des nodules. Ainsi, le voandzou a influencé fortement la biodisponibilité des nutriments tels que le phosphore à l'échelle rhizosphérique sur Ferralsols. Ces résultats nous ont permis d'affirmer l'hypothèse 2 où la légumineuse (*Vigna subterranea*) améliore la disponibilité de l'azote et du phosphore dans les sols acides de type Ferralsol : la symbiose rhizobienne a un effet sur la disponibilité du P du sol et améliore la nutrition phosphatée de *Vigna subterranea*.

Une des voies d'intensification du système de culture intégrant la légumineuse consiste à travailler sur la potentialité de légumineuse notamment à travers la capacité de voandzou à fixer plus de N atmosphérique afin de mobiliser plus de P du le sol.

Hypothèse 3- Une variabilité génotypique de la FSN pour l'EUP existe chez différents cultivars et écotypes de *Vigna subterranea*.

Les résultats du criblage variétal a permis l'identification des cultivars de voandzou à forte potentialité à la fixation symbiotique de N_2 (FSN) pour l'efficacité d'utilisation du phosphore (EUP) notamment sous déficience phosphatée. En effet, à partir des 54 cultivars-écotypes provenant de Madagascar, de Niger et de Mali, les variations génotypiques de voandzou ont pu être évaluées en culture hydroaéroponique sous deux niveaux de P : $30 \mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ comme P déficient et $75 \mu\text{mole plante}^{-1} \text{ semaine}^{-1}$ en tant que P suffisant. Des lignées contrastantes liées à l'aptitude génotypique pour la fixation symbiotique en termes de nodulation, de biomasse aérienne ont été criblées et sélectionnées. Sous condition limitant en P, quatre lignées contrastantes des 10 lignées précriblées ont présenté une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne. Ces 04 lignées *via* la mesure de la respiration

nodulaire ont présenté aussi une meilleure augmentation de la consommation d'O₂ des racines nodulées en réponse à la variation de la concentration en O₂ rhizosphérique indicateur de la perméabilité nodulaire à la diffusion en O₂ qui fournit l'énergie respiratoire (ATP) pour la FSN. Par ailleurs, les résultats de l'analyse histologique et d'imagerie avec RT-PCR sur les coupes nodulaires ont permis d'observer un changement de structure des cellules corticales, par une élongation cellulaire, couplé avec une expression de gène phytate sous déficience phosphatée. Ces cellules peuvent être impliquées dans la régulation de la pression osmotique dans les cellules de l'« inner » cortex, notamment la perméabilité nodulaire qui est connue jusqu'ici comme le principal mécanisme d'adaptation de légumineuse à la déficience phosphatée. Ces séries d'expérimentations ont permis de mettre en évidence des lignées contrastantes à la FSN pour l'EUP chez différents cultivars et écotypes de voandzou, suite à la variabilité génotypique liée aux différents facteurs, notamment la respiration nodulaire et l'expression de gène phytate.

Par ailleurs, la méthode d'échange isotopique ³²P a été appliquée dans le sol rhizosphérique issu d'une expérimentation de voandzou (*Vigna subterranea*) en rhizotron afin d'apprécier l'effet induit directement par les racines en termes de mobilisation du P. A l'issue de cette expérimentation, l'effet rhizosphérique, principalement chez le cultivar 1, a significativement influencé la dynamique des ions «phosphate» diffusibles (Pd) entre la phase solide et la solution du sol sous disponibilité limitant en P, notamment par une forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en ions «phosphate» par le Pd suivant le temps d'échange induisant une meilleure nutrition phosphatée du voandzou. L'existence de la variabilité génotypique, spécifiquement au niveau du cultivar 1 à faible dose d'apport 28 mg P kg⁻¹, a pu être démontrée en termes des quantités des ions «phosphate» diffusibles de la phase solide à la solution du sol et des différents indicateurs biochimiques du sol et de plante notamment le pH, l'activité de phosphatase acide, la teneur en P dans les plantes ainsi que les éléments dans la solution du sol.

Ce qui nous a permis de confirmer l'hypothèse 3 sur la variabilité des cultivars de *Vigna subterranea* qui se distinguent par leur capacité d'efficience d'utilisation du phosphore du sol.

CONCLUSION GENERALE

Une citation de Catroux et al. citée par Graham en 2004 a mentionné que nous sommes actuellement dans l'ère de biotechnologie nous apprenant de plus en plus sur la croissance et le développement des légumineuses à l'échelle génétique, cependant quelques cas seulement sont capables d'être transposés efficacement au bénéfice de la productivité.

La compréhension du mécanisme de fonctionnement du Ferralsol en termes de biodisponibilité de phosphore nous aide dans la recherche de valorisation de sol de « tanety » malgache et dans l'amélioration des systèmes fermiers traditionnels. Le contexte d'inaccessibilité des fertilisants minéraux par les petits agriculteurs, couplé avec leurs faibles efficacités d'utilisation obligent les chercheurs à orienter leurs recherches pour trouver une alternative à la portée des paysans en commençant par les intrants disponibles localement. L'étude portée sur les légumineuses ont déjà fait l'objet de nombreux programmes de recherche à grande échelle. Toutefois, les espèces étudiées diffèrent d'un pays à l'autre en termes d'utilisation paysanne et le contexte édapho-climatique d'un pays comme Madagascar contraint le choix de l'espèce de légumineuse à identifier auprès des agriculteurs une espèce qui s'adapte bien aux différentes conditions du pays, avec pour finalité, une meilleure adaptation et intégration du système de culture proposé dans le milieu paysan. Le voandzou (*Vigna subterranea*) a été identifié par sa potentialité dans l'amélioration du rendement des cultures ultérieures et non moins par ses graines comestibles ainsi que par son adaptation aux contraintes édapho-climatiques dans le milieu paysan. Cette potentialité a été étudiée en termes de la fixation symbiotique de N₂, de modification rhizosphérique induite par ses racines pour la mobilisation du P, de sa variabilité génotypique afin de cribler des lignées contrastantes à forte potentialité en termes de nodulation et de biomasse végétale, et de l'amélioration physico-chimique et biologique de la rhizosphère et par conséquent de la productivité des plantes à travers la rotation culturale. L'issue de cette étude nous a permis de proposer une technique auprès des agriculteurs dans la valorisation des Ferralsols des hautes terres malgaches via les systèmes de cultures à rotation voandzou-riz pluvial dont l'intégration du voandzou combinée avec l'apport organique qui a induit un effet synergique en termes de rendement et de mobilisation du P biodisponible.

En bref, cette étude nous a permis :

- d'un point de vue scientifique, de préciser les cycles du phosphore dans un système sol-plante dont le sol est de type Ferralsol ;
- d'un point de vue de la recherche-développement :
 - de vérifier l'intérêt d'associer dans un système de culture une légumineuse et une céréale sur un sol acide à l'image des Ferralsols,
 - de proposer un système de culture novateur pour l'exploitation des terres de « tanety » des Hautes Terres Malgaches.

- d'un point de vue institutionnel pour le laboratoire des RadioIsotopes et l'Université d'Antananarivo :

- de former un chercheur sur les interactions sol-plante et un chercheur pour le laboratoire,
- de renforcer les liens extérieurs du LRI avec des laboratoires étrangers.

Tout au long de cette thèse, on a cherché à concilier la recherche fondamentale avec la recherche appliquée en essayant d'apporter notre contribution à la problématique qui subsiste dans le milieu paysan malgache tout en considérant l'avancée technologique de la recherche sur l'étude du système sol-plante. Toutefois, il existe toujours des limites sur l'application des résultats de l'étude. En effet, toutes les conditions d'expérimentation en cultures hydroaéropoïques et en rhizotron ont été réalisées sous serre dans un environnement totalement contrôlé avec un rhizobia hautement sélectionné. Les résultats de cette étude se limitent ainsi à l'utilisation de souche de *Bradyrhizobium sp. Vigna* CB756 comme souche de référence. L'éventuelle application des cultivars ou écotypes contrastants implique la prise en compte de ce paramètre. Les résultats des inoculations avec des rhizobias natifs peuvent entraîner des résultats de types non attendus. La même remarque est aussi appliquée avec le sol utilisé qui provient du sol de Casevieille, étant un sol fersiallitique.

Ce qui nous amène à proposer les perspectives de recherche suivantes :

L'essai au champ devrait être conduit annuellement et évalué déjà à la quatrième année en termes de rendement en riz pluvial dans les deux systèmes culturaux.

Les cultivars et écotypes contrastants devraient faire l'objet d'un essai multilocal dans le milieu paysan malgache afin de les tester sous conditions naturelles au champ et d'identifier les cultivars et écotypes qui ont confirmé leurs potentialités. Ensuite, procéder à l'identification des souches autochtones à forte fixation symbiotique de N₂ en termes de nodulation et de biomasses végétales puis purifier et tester l'effet synergique des rhizobias sélectionnés avec les lignées contrastantes de voandzou dans le cadre d'un essai multilocal de système de culture paysan. Les lignées avec les rhizobias contrastantes seront vulgarisées par la suite.

L'application de la méthode isotopique sur les sols rhizosphériques et non rhizosphériques devrait porter sur ces cultivars et écotypes contrastants sur Ferralsols malgaches. L'analyse isotopique des sols rhizosphériques et « bulk soil » pourrait être conduite sur des sols frais et secs pour une comparaison des résultats afin d'appréhender l'effet de l'humidité du sol sur la dynamique du P diffusible et par la suite la disponibilité du P.

L'étude rhizosphérique des cultures nécessite une conduite expérimentale par des essais en hydroaéroponie et rhizotron qui pourraient être conduits au laboratoire malgache notamment le laboratoire des Radioisotopes dans le cadre du transfert de connaissance entre le laboratoire du pays du Nord et du pays du sud.

REFER ENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Achat, D., 2009. Biodisponibilité du phosphore dans les sols Landais pour les peuplements forestiers de pin maritimes. Université de Bordeaux 1, p. 291.
- Ae, N., J. Arihara, K. Okada, T. Yoshihara, and C. Johansen. 1990. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science* (Washington, DC) 248:477.
- AFNOR. 1999. *Qualité des Sols. Vol 1: Recueil de Normes*. AFNOR (Association Française de NORmalisation), Paris.
- Aigner, M., Fardeau, J.C., Zapata, F., 2002. Does the Pi strip method allow assessment of the available soil P? Comparison against the reference isotope method. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 63, 49-58.
- Alam, S.M., Azam Shah, S., Akhter, M., 2003. Varietal differences in wheat yield and phosphorus use efficiency as influenced by method of phosphorus application. *Songklanakarín J. Sci. Technol.* 25(2), 175-181.
- Alef et al., 1995. K. Alef, P. Nannipieri and C. Trasar-Cepeda, Phosphatase activity. In: K. Alef and P. Nannipieri, Editors, *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*, Academic Press, London (1995), pp. 335–336.
- Alkama, N., Bolou, B.B.E., Vailhe, H., Roger, L., Ounane, S.M., Drevon, J.J., 2009. Genotypic variability in P use efficiency for symbiotic nitrogen fixation is associated with variation of proton efflux in cowpea rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1814-1823.
- Andriamananjara, A., Drevon, J.J., Razafimanantsoa, M.P., Rakotoson, T., Masse, D., Rabeharisoa, L., 2010. Is phosphorus use efficiency of voandzou higher than upland rice in the ferralsol of the Malagasy highland. In: Wery, J. (Ed.), *AGRO 2010, the XIth ESA Congress Montpellier.*, Montpellier, France, pp. 255-256.
- Andriamaniraka, J.H., 2009. Etude et modélisation de la biodisponibilité du phosphore dans un sol cultivé de Madagascar en fonction des pratiques culturales., *Agriculture. Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Antananarivo*, p. 170.
- Araújo, A.P., Plassard, C., Drevon, J.J., 2008. Phosphatase and phytase activities in nodules of common 5 bean genotypes at different levels of phosphorus supply. *Plant Soil* 312 129-138.
- Bakhsh, A., Gurmani, A.H., Rehman, H., 1990. Efficiency of phosphatic fertilizers through mixing with farmyard manure using wheat as test crop., *Role of phosphorus in crop production*. NFDC, Islamabad.
- Barber, S.A., 1995. *Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach*. John Wiley, New York, USA.

- Barbosa Filho, M.P., Yamada, T., 2002. Upland Rice Production in Brazil. *Better Crops International* 16, 43-46.
- Barron, E.J., Pasini, R.J., Davis, D.W., Stuthman, D.D., Graham, P.H., 1999. Response to selection for seed yield and nitrogen fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Fields Crops Research* 62, 119-128.
- Basu, S., Roberts, J.A., Azam-Ali, S.N., Mayes, S., 2007. Voandzou. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. In: Kole, C. (Ed.), *Pulses, Sugar and Tuber Crops*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 159-173.
- Bekunda, M.A., Bationo, A., Ssali, H., 1997. Soil Fertility Management in Africa: A Review of Selected Research Trials. In: al., R.J.B.e. (Ed.), *Replenishing soil fertility in Africa*. SSSA, Madison, WI, pp. 63-79.
- Blanchart, E., Barthès, B., Bernoux, M., Chapuis-Lardy, L., Chotte, J.L., Jean-Marie, D., Falinirina, V., Feller, C., Rabary, B., Randriamanantsoa, R., Ratnadass, A., Razafimbelo, T., Scopel, E., Villenave, C., 2007. Fonctionnement du sol sous SCV au Brésil et à Madagascar: Abondance et rôle des ingénieurs du sol sur la dynamique du carbone du sol., *International Congress Tropical Soils under Direct Seedings, Mulch Based Cropping Systems.*, Antananarivo, Madagascar.
- Boissezon, P.d., 1973. Les matières organiques des sols ferrallitiques. *ORSTOM*, 9-66.
- Boissezon, P.d., 1977. Essai de détermination du rôle des matières organiques dans la capacité d'échange des sols ferrallitiques. *Science du sol* 2, 61-68.
- Bourion, V., Laguerre, G., Depret, G., Voisin, A.S., Salon, C., Duc, G., 2007. Genetic variability in nodulation and root growth affects nitrogen fixation and accumulation in Pea. *Annals of Botany* 100, 589-598.
- Boyer, J., 1982. Les sols ferrallitiques: Facteurs de fertilité et utilisation des sols ferrallitiques. *Initiations-Documentations Technique* 10, 1-386.
- Brink, M., 1997. Rates of progress towards flowering and podding in Bambara groundnut (*Vigna subterranea*) as a function of temperature and photoperiode. *Annals of Botany* 80, 505-513.
- Büll, L.T., Costa, M.C.G., Novello, A., Fernandes, D.M., Bôas, R.L.V., 2004. Doses and forms of application of phosphorus in vernalized garlic. *Sci. Agric.* 61, 516-521.
- Bünemann, E.K., 2003. Phosphorus dynamics in a Ferralsol under maize-fallow rotations: The role of the soil microbial biomass., *Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Switzerland*, p. p.154.
- Bünemann, E.K., Steinebrunner, F., Smithson, P.C., Frossard, E., Oberson, A., 2004. Phosphorus Dynamics in a Highly Weathered Soil as Revealed by Isotopic Labeling Techniques. *Soil Science Society of America*. 68, 1645-1655.

- Bünemann, E.K., Smernik, R.J., Marschner, P., McNeill, A.M., 2008. Microbial synthesis of organic and condensed forms of phosphorus in acid and calcareous soils. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 932-946.
- Calderini, D.F., Torres-Leon, S., Slaver, G.A., 1995. Consequences of wheat breeding on nitrogen and phosphorus yield, grain nitrogen and phosphorus concentration and associated traits. *Annals of Botany* 76, 315-322.
- Cédric, F., 2003. Stabilisation de la matière organique au cours du compostage de déchets urbains: Influence de la nature des déchets et du procédé de compostage - Recherche d'indicateurs pertinents. . *Environnement et Grandes Cultures de Grignan*. INAPG, UMR INRA INAPG Paris, p. 388.
- Chaillou, S., F., M.-G.J., Salsac, L., Lesaint, C., Joilivet, E., 1986. Compared effects of NO₃- and NH₄⁺ on growth and metabolism of French bean. *Physiol. Veg.* 24 (6), 679-687.
- Chaillou, S., Lamaze, T., 1997. Nutrition ammoniacale des plantes. In: Editions, I. (Ed.), *Assimilation de l'azote chez les plantes : aspects physiologique, biochimique et moléculaire*. Mieux comprendre, Paris, France.
- Chang, S.C., Jackson, M.L., 1957. - Fractionation of soil phosphorus. *Soil Sci.*, 84, (2) : 133-134.
- Chapuis-Lardy, L., Ramiandrisoa, R.S., Randriamanantsoa, L., Morel, C., Rabeharisoa, L., Blanchart, E., 2009. Modification of P availability by endogeic earthworms (Glossoscolecidae) in Ferralsols of the Malagasy Highlands. *Biological Fertilisations Soils* 45, 415-422.
- Chatelin, Y., 1974. Les sols ferrallitiques: L'altération. 24, 1-144.
- Christiansen, I., Graham, P.H., 2002. Variation in di-nitrogen fixation among Andean Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes grown at low and high levels of phosphorus supply. *Field Crops Research* 73, 133-142.
- Coale, F.J., 1999. Phosphorus dynamics in soils of the Chesapeake Bay Watershed : A Primer. *Agriculture and phosphorus management. The Chesapeake Bay.*, 43-55.
- Collectif, S.-S., 2008. Sols tropicaux, Pratiques SCV, Services Ecosystémiques., "Les sols tropicaux en semis direct sous couverture végétales", Antananarivo, p. 38.
- Dabin, B., 1971. Evolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. *ORSTOM* 58, 1-14.
- Dakora, F.D., 1998. Nodule Function in Symbiotic Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* L.) and Kersting's Bean (*Macrotyloma geocarpum* L.) is Tolerant of Nitrate in the Root Medium. *Annals of Botany* 82, 687-690.
- Dakora, F.D., Muofhe, L.M., 1995. Nitrogen Fixation and nitrogen nutrition in symbiotic voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) and Kersting's bean (*Macrotyloma geocarpum* (Harms) Maréchal. Et Baud). *Proceedings of the workshop on Conservation and*

- Improvement of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe, pp. 72-77.
- Dan, T.H., Brix, H., 2009. Growth responses of the perennial legume *Sesbania sesban* to NH₄ and NO₃ nutrition and effects on root nodulation. *Aquatic botany* Vol. 91 (3), 238-244
- De Swart PJ, Van Diest A (1987) The rock phosphate solubilizing capacity of *Pueraria javanica* as affected by soil pH, superphosphate priming effect and symbiotic N₂fixation. *Plant and Soil* 100:135-147
- Drabo, I., Sérémé, P., Dabire, C., 1995. Country reports. Institut d'Etudes et de Recherches Agricoles (INERA). In: Research, I.o.P.G.a.C.P. (Ed.), Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe, pp. 19-26.
- Drevon, J.J., Alkama, N., Amenc, L., Lopez, A., L'Taief, B., Pernot, C., Rodino, P., Zaman-Alla, M., 2008. Participatory assessment of N and P biogeochemical cycles in legume rhizosphere for contribution to sustainability in agriculture.
- Drevon, J.J., Kouas, S., Amenc, L., Alkama, N., Beebe, S., Bouhmana, L., Lopez, A., Plassard, C., Rodino, P., Viennois, G., 2008. Do Nodule Phosphatase And Phytase Link With The Phosphorus Use Efficiency For N-2-Dependent Growth In *Phaseolus Vulgaris*? In: Dakora, F.D.C., S.B.M.; Valentine, A.J.; Elmerich, C.; Newton, W.E. (Eds.) (Ed.), Proceedings of the 15th International Nitrogen Fixation Congress and the 12th International Conference of the African Association for Biological Nitrogen Fixation. Springer, pp. 93-94.
- Dubus, I.G., Becquer, T., 2001. Phosphorus sorption and desorption in oxid-rich ferralsol of New Caledonia. *Australian Journal of Soil Research*, 403-414.
- Dufey, J., 2001. Solution du sol et garniture ionique des complexes d'échange : évolution suite à l'acidification et au chaulage., Colloque Acidification des sols., INRA Versailles.
- Duxbury JM, Smith MS, Doran JW, Jordan C, Szott L and Vance E (1989) Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. In: Coleman DC, Oades JM and Uehara G (eds) Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems. University of Hawaii Press, Honolulu, HI, pp. 33–67
- Eivazi F. & Tabatabai M.A. (1977) Phosphatases in soils. *Soil Biology Biochemistry*, **9**, 167-172.
- Espinoza, L., Norman, R., Slaton, N., Daniels, M., 2005. The nitrogen and phosphorus cycle in soils. In: Agriculture, D.o. (Ed.), Agriculture and natural resources, pp. 1-4.
- FAO-Unesco (1989). Soil map of the world, revised legend. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen. 138 pp.
- FAO, 2004. Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. Bulletin FAO Engrais et Nutrition Végétale N° 13, Rome.

- Fardeau, J.C., Jappe, J., 1988. Valeurs caractéristiques des cinétiques de dilution isotopique des ions phosphate dans les systèmes sol-solution. In: Gachon, L. (Ed.), Phosphore et potassium dans les relations sol-plante : conséquence sur la fertilisation. INRA, Paris, pp. 78-99.
- Fardeau JC (1993) Le phosphore assimilable des sols: sa représentation par un modèle fonctionnel à plusieurs compartiments. *Agronomie* 13:317–331
- Fardeau JC (1996) Dynamics of phosphate in soils. An isotopic outlook. *Fertil Res* 45:91–100
- Fardeau, J.C., Stengel, P., 1998. Sol et échange avec le couvert végétal. In: Nathan (Ed.), pp. 1-23.
- Feller, C., Rabeharisoa, L., 2008. Les sols tropicaux en semis direct sous couvertures végétales. *Terre malgache* 26.
- Fleurat-Lessard, P., Michonneau, P., Maeshima, M., Drevon, J.J., Serraj, R., 2005. The distribution of aquaporin subtypes (PIP1, PIP2 and g-TIP) is tissue dependent in Soybean (*Glycine max*) root nodules. *Annals of Botany*.
- Frossard E, Sinaj S (1997) The isotope exchange kinetic technique: a method to describe the availability of inorganic nutrients. Applications to K, P, S and Zn. *Isot Environ Health Stud* 33:61–77.
- Frossard, E., Condron, L.M., Oberson, A., Sinaj, S., Fardeau, J.C., 2000. Processes Governing Phosphorus Availability in Temperate Soils. *J. Environ. Qual.* 29, 15-23.
- Gahoonia T.S. & Nielsen N.E. (1991) A method to study rhizosphere processes in thin soil layers of different proximity to roots. *Plant and Soil* **135**, 143–146.
- Gichangi, E.M., Mnkeni, P.N.S., Brookes, P.C., 2010. Goat manure application improves phosphate fertilizer effectiveness through enhanced biological cycling of phosphorus. *Soil Science and Plant Nutrition* 56, 853-860.
- Giller, K.E., Wilson, K.J., 1991. Nitrogen Fixation in Tropical Cropping Systems. CAB International.
- Giovannetti, M. & Mosse, B. (1980). An evaluation of techniques for measuring vesiculararbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*, **84**, 489–500.
- Goli, A.E., 1995. Bibliographical review. In: Research, I.o.P.G.a.C.P. (Ed.), Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.). IPGRI, Harare, Zimbabwe., pp. 4-10.
- Graham, P.H., Hungria, M., Tlusty, B., 2004. Breeding for better nitrogen fixation in grain legumes: Where do the rhizobia fit in? *Crop Management*.
- Grant, C., Bittman, S., Montreal, M., Plenchette, C., Morel, C., 2005. Soil and fertilizer phosphorus: Effects on plant P supply and mycorrhizal development. *Canadian Journal of Plant Science* 85, 3–14.

- Greder, R.R., Orf, J.H., Lambert, J.W., 1986. Heritabilities and associations of nodule mass and recovery of *Bradyrhizobium japonicum* serogroup USDA 110 in soybean. *Crop Science* 26, 33-37.
- Griffon, M., 2006. Nourrir la planète.
- Gueye, M. 1990. Effet de l'inoculation avec des souches de *Rhizobium* et de la fertilisation azotée sur le rendement en grains du Voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Thou.) au Sénégal. Pp. 34-38 in *Maximiser la Fixation Biologique de l'Azote pour la Production Agricole et Forestière en Afrique* (M. Gueye, K. Mulongoy and Y. Dommergues, eds). Collection Actes de l'ISRA, Vol. 2.
- Guppy, C.N., Menzies, N.W., Moody, P.W., Blamey, F.P., 2005. Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. *Australian Journal of Soil Research* 43, 189-202.
- Harrison, A.F. 1982b. Labile organic phosphorus mineralization in relationship to soil properties. *Soil Biol. Biochem.*, **14**, 343-351.
- Hedley, M.J., Stewart, J.W.B., Hauban, B.S., 1982. - Changes in inorganic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* 46 : 970-976.
- Hedley, M.J., J.J. Mortvedt, N.S. Bolan, and J.K. Syers. 1995. Phosphorus fertility management in agroecosystems. p. 59-92. In H. Tiessen (ed.) *Phosphorus in the global environment: Transfers, cycles and management*. Scope 54. John Wiley & Sons, New York.
- Heller, Begemann, J.F., Mushonga, J., 1995. Bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.). Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe.
- Herridge, D., Rose, I., 2000. Breeding for enhanced nitrogen fixation in crop legumes. *Field Crops Research*. 65, 229-248.
- Hinsinger P and Gilkes R J 1995 Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupines grown in alkaline soil. *Aust. J. Soil Res.* 33, 477-489.
- Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- Hinsinger, P., Jaillard, B., Le Cadre, E., Plassard, C., 2007. Spéciation et biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère = Speciation and bioavailability of phosphorus in the rhizosphere. *Océanis* 33, 37-50.
- Hinsinger, P., Bengough, A.G., Vetterlein, D., Young, I.M., 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant Soil* 321, 117-152.
- Horst, W.J., Kamh, M., Jibrin, J.M., Chude, V.O., 2001. Agronomic measures for increasing P availability to crops. *Plant and Soil* 237, 211-223.

- Hue, N.V. 1991. Effects of organic acids/anions on P sorption and phytoavailability in soils with different mineralogies. *Soil Sci.* 152:463-471.
- Hyland, C., Ketterings, Q., Dewing, D., Stockin, K., Czymbek, K., Albrecht, G., Geohring, L., 2005. Phosphorus Basics – The Phosphorus Cycle. In: Sciences, D.o.C.a.S. (Ed.). Agronomy Fact Sheet Series, p. 2.
- ITAB, 2002. Activités biologiques et fertilité des sols: Intérêts et limites des méthodes analytiques disponibles. In: 1 (Ed.). ITAB, Paris, pp. 1-28.
- Iyamuremye, F., Dick, R.P., Baham, J., 1996. Organic amendments and phosphorus dynamics: I. Phosphorus chemistry and sorption. *J. Soil Sci.* 161, 426-435.
- Jaillard, B., 2001. Flux de protons dans la rhizosphère et acidification des sols. Colloque Acidification des sols, INRA Versailles.
- Jebara, M., Drevon, J.J., 2001. Genotypic variation in nodule conductance to the oxygen diffusion in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Agronomie* 21, 667-674.
- John, P., 2010. Agronomy as the science of primary food production. In: Wery, J. (Ed.), AGRO 2010, the XIth ESA Congress, Montpellier, France, pp. 43-44.
- Jones, D.L., Hinsinger, P., 2008. The rhizosphere: complex by design. *Plant and Soil* 312 n°1-2, 1-6.
- Jorgensen, S.T., Aubanton, M., Harmonic, C., Dieryck, C., Jacobsen, S.P., Simonsen, H.L., Ntundu, W.H., Stadler, F., Basu, S., Christiansen, J.L., 2009. Identification of photoperiod neutral lines of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) from Tanzania., *Climate Change: Global Risks, Challenges and Decisions*. IOP Publishing.
- Juma, N.G., Tabatabai, M.A., 1978. Distribution of phosphomonoesterase in soils. *Soil Sci.* 126, 101-108.
- Karikari, S.K., Wigglesworth, D.J., Kwerepe, B.C., Balole, T.V., Sebolai, B., Munthali, D.C., 1995. Country reports. In: Research, I.o.P.G.a.C.P. (Ed.), Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe, pp. 11-18.
- Khandan-Mirkohi, A., Schenk, M.K., 2008. Phosphorus dynamics in peat-based substrates. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171, 1-6.
- Kishinevsky, B.D., Zur, M., Friedman, Y., Meromi, G., Ben-Moshe, E., Nemas, C., 1996. Variation in nitrogen fixation and yield in Landraces of voandzou (*Vigna subterranea*). *Field crops research.* 48, n°1, 57-64.
- Kouas, S., Alkama, N., Abdelly, C., Drevon, J.J., 2008. Proton release by nodulated roots varies among common bean genotypes (*Phaseolus vulgaris*) under phosphorus deficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 242-248.
- Krouma, A., Drevon, J.J., Abdelly, C., 2006. Genotypic variation of N₂-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in response to iron deficiency. *Plant Physiol.* 163(11), 1094-1100.

- Kucey, R.M.N., 1983. Phosphate-solubilizing bacteria and fungi in various cultivated and Virgin Alberta soils. *Can. J. Soil Sci.* 63, 671 - 678.
- Kuchenbuch, R., and Jungk, A., 1982. A method for determining concentration profiles at the soil-root interface by thin slicing rhizospheric soil. *Plant and Soil* 68, 391-394.
- Kumaga ED, S. K. A.Zapata, E. (1994) Time-course of nitrogen fixation in two bambara groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc.) cultivars. *Biol Fertil Soils* 18:231-236
- Lajtha, K., Harrison, A.F., 1995. Strategies of phosphorus acquisition and conservation by plant species and communities. In: Sons, J.W.a. (Ed.), *Phosphorus in the global environment: Transfers, cycles, and management*. Tiessen, H., Chichester, pp. 139-147.
- Lambers, H., Mougel, C., Jaillard, B., Hinsinger, P., 2009. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil* 321, 83-115.
- Langlade, N., B., Messerli, G., Wesskopf, L., Plaza, S., Tomasi, N., Smutny, J., Neumann, G., Martinoia, Martinoia E., Massonneau, A., 2002. ATP citrate lyase: cloning, heterologous expression and possible implication in root organic acid metabolism and excretion. *Plant, Cell and Environment* (2002) 25, 1561–1569
- Legros, J.P., 2007. *Les grands sols du monde*. Presse Polytechniques et Universitaires Romandes.
- Li, H., Shen, J., Zhang, F., Clairotte, M., Drevon, J.J., Le Cadre, E., Hinsinger, P., 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312, 139–150.
- Li, M.G., Osaki, M., Rao, I.M., Tadano, T., 1997. Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus conditions. *Plant and Soil* 195, 161-169.
- Lindemann WC, Glover CR (2003) *Nitrogen Fixation by Legumes*. vol Guide A-129. College of Agriculture and Home Economics
- Lopez-Hernandez, D., G. Siegert, and J.V. Rodriguez. 1986. Competitive adsorption of phosphate with malate and oxalate by tropical soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50:1460-1462.
- Ma, C.H., Manuel, C.P., 2006. Fertility management of the soil-rhizosphere system for efficient fertilizer use in vegetable production., *International Workshop on Sustained Management of the Soil-Rhizosphere System for Efficient Crop Production and Fertilizer Use*, Bangkok-Thailand, pp. 1-14.
- Manske, G.G.B., Ortiz-Monasterio, J.I., Ginkel, M.V., Gonzalez, R.M., Fischer, R.F., Rajaram, S., Vlek, P.L.G., 2001. Importance of P uptake efficiency versus P utilization for wheat yield in acid and calcareous soils in Mexico. *Europ. J. Agronomy* 14, 261 - 274.

- Massawe, F.J., Dickinson, M., Roberts, J.A., Azam-Ali, S.N., 2002. Genetic diversity in voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc) landraces revealed by AFLP markers. National Research Council of Canada, Ottawa, Canada. 45 n°6, 1175-1180.
- Misangu, R.N., Azmio, A., Reuben, S.O.W.M., Kusolwa, P.M., S., M.L., 2007. Path coefficient analysis among component of yield in Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc) Landraces under Screen House conditions. Journal of Agronomy 6 (2), 317-323.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J and Jackson, W.A., 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. Agronomy J. 74, 562–564.
- Moreaux, C., Boquel, G., 1973. Microbiologie des sols ferrallitiques. In: Techniques, I.-D. (Ed.), Les sols ferrallitiques : 4. La matière organique et la vie dans les sols ferrallitiques. ORSTOM, Paris, pp. 67-106.
- Morel, C., 2002. Caractérisation de la phytodisponibilité du phosphore du sol par la modélisation du transfert des ions «phosphate» entre le sol et la solution. Considérations théoriques et analyses du cycle de P et du comportement des plantes dans les parcelles de grandes cultures. . Institut National Polytechnique de Lorraine, p. 80.
- Morel, C., 2007. Mobilités et biodisponibilité du phosphore dans les sols cultivés : mécanismes, modélisation et diagnostic. Océanis 33 n°1-2, 51-74.
- Morel, C., Hinsinger, P., 1999. Root-induced modifications of the exchange of phosphate ion between soil solution and soil solid phase. Plant and Soil 211, 103–110.
- Morel, C., Schaub, A., Valentin, N., Houot, S., 2007. Valeur fertilisante de Produits Résiduaire Organiques (PRO): Exemple du Phosphore., Retour au sol des produits résiduaire organiques, Colmar.
- Mulila-Mutti, J.M., Kanenga, K., 1996. Towards improved bambara groundnut production in Zambia., Proceedings of the International Bambara Groundnut Symposium., University of Nottingham UK, pp. 193-200.
- Murukumbira, L.M., 1985. Effects of the rate of fertilizer nitrogen and previous grain legume crop on maize yields. Zimbabwe Agr. J. 82(6), 177-179.
- Mwale, S.S., Azam-Ali, S.N., Massawe, F.J., 2007a. Growth and development of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) in response to soil moisture. 1. Dry matter and yield. Europ. J. Agronomy 26, 345-353.
- Mwale, S.S., Azam-Ali, S.N., Massawe, F.J., 2007b. Growth and development of bambara groundnut (*Vigna subterranea*) in response to soil moisture. 2. Resource capture and conversion. Europ. J. Agronomy 26, 354-362.
- Nemery, J., Garnier, J., Morel, C., 2005. Phosphorus budget in the Marne Watershed (France): urban vs. diffuse sources, dissolved vs. particulate forms. Biogeochemistry 72, 35–66.

- Nguetta, A.S.P., Lidah, J.Y., Ebelebe, C.N.M., Guéi, R.G., 2006. Sélection de variétés performantes de riz pluvial (*Oryza sp.*) dans la région subéquatoriale du Congo Brazzaville. *Afrique Science* 2 (3), 352-364.
- Nguy-Ntamag, F.C., 1995. Country reports. In: Research, I.o.P.G.a.C.P. (Ed.), Proceedings of the workshop on Conservation and Improvement of Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.), Harare, Zimbabwe, pp. 27-29.
- Nicolas D., Le Cadre E., Hinsinger P., Jaillard B., Gérard F., (2009) Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry* 24(11): 2163–2174
- Ntundu, W.H., Shillah, S.A., Marandu, W.Y.F., Christiansen, J.L., 2006. Morphological Diversity of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) Landraces in Tanzania. *Genetic Resources and Crop Evolution*. Springer Netherlands. 53, 367–378.
- Nziguheba, G., Palm, C.A., Buresh, R.J., Smithson, P.A., 1998. Soil phosphorus fractions and sorption as affected by organic and inorganic sources. *Plant Soil* 198, 159-168.
- Obaid-ur-Rehman, Zaka, M.A., Rafa, H.U., Hassan, N.M., 2006. Effect of balanced fertilization on yield and phosphorus uptake in wheat-rice rotation. *J. Agric. Res.* 44(2), 105-115.
- Oldham, L., 2003. Phosphorus In Mississippi Soils. In: Agriculture, D.o. (Ed.). Extension Service of Mississippi State University, p. 4p.
- Palm, C.A., Myers, R.J.K., Nandwa, S.M., 1997. Combined Use of Organic and Inorganic Nutrient Sources for Soil Fertility Maintenance and Replenishment. In: Buresh, R.J., Sanchez, P.A., Calhoun, F. (Eds.), Replenishing Soil Fertility in Africa. SSSA Special publication, Madison, Wisconsin, pp. 193-218.
- Parfitt, R.L., Yeates, G.W., Ross, D.J., Mackay, A.D., Budding, P.J., 2005. Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. *Applied Soil Ecology* 28, 1-13.
- Plassard, C., 1996. La mycorhization des plantes forestières en milieu aride et sémi-arides : nutrition minérale en terrains calcaires. *Cahiers Options Méditerranéennes*, 27-32.
- Pypers, P., Huybrighs, M., Diels, J., Abaidoo, R., Smolder, E., 2007. Does the enhanced P acquisition by maize following legumes in a rotation result from improved soil P availability? *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1555-1566.
- Pypers, P., Verstraete, S., Thi, C.P., Merckx, R., 2005. Changes in mineral nitrogen, phosphorus availability and salt-extractable aluminium following the application of green manure residues in two weathered soils of South Vietnam. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 163–172.
- Rabeharisoa, L.R., 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols férrallitiques des hautes terres de Madagascar. Faculté des Sciences - Département de Biologie et Ecologie végétales. Université d'Antananarivo, Antananarivo, p. 199.

- Ramolemana G. M., Maphanyane G. S., Keltjens W. G., Mpuisang T., 2000. Response of voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) to Phosphorus Fertilisation in Botswana. *UNISWA Research Journal of Agriculture, Science and Technology* Vol. 4 (2): pp 202-207
- Ramolemana G. M., Keltjens W. G., Wessel M., Maphanyane G. S., 2002. Phosphorus levels in shoots of voandzou in Botswana soils. *Journal of plant Nutrition*. Vol 25. pp. 2035-2049
- Rasoamampionona, B., Rabeharisoa, L., Andrianjaka, A., Duponnois, R., Plenchette, C., 2008a. Arbuscular Mycorrhizae in Malagasy Cropping Systems. *Biological Agriculture and Horticulture* 25, 327-337.
- Rasoamampionona, B., Rabeharisoa, L., Andrianjaka, A., Michellon, R., Moussa, N., Razafimbelo, T., Plenchette, C., 2008b. Evaluation du potentiel infectieux mycorrhizogène du sol en semis direct du dispositif d'Andranomanelatra de l'ONG TAFE Antsirabe. *Terre malgache* 26, 60-71.
- Recous, S., Loiseau, P., Machet, J.M., Mary, B., 1997. Transformations et devenir de l'azote de l'engrais sous cultures annuelles et sous prairies. In: INRA (Ed.), *Maîtrise de l'azote dans les agrosystèmes*. Les Colloques, Reims, France.
- Ribet, J., Drevon, J.J., 1995. Increase in permeability to oxygen diffusion and oxygen uptake of soybean nodules under limiting phosphorus nutrition. *Physiologia Plantarum* 94, 298-304.
- Ribet, J., Drevon, J.J., 1996. The phosphorus requirement of N₂-fixation and urea-fed *Acacia mangium*. *New Phytology* 132, 383-390.
- Richardson, A.E., Barea, J.M., McNeill, A.M., Prigent-Combaret, C., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 321, 305-339.
- Rigou, L. (1994). Influence de la mycorhization sur les conditions physico-chimiques du sol dans la rhizosphère. Conséquences sur la nutrition phosphatée de la plante-hôte. Thèse de Doctorat, spécialité: Sciences Agronomiques, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- Roland, J.B., Smithson, P.C., Hellums, D.T., 1997. Building Soil Phosphorus Capital in Africa. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 111-149.
- Saito, K., Linqvist, B., Atlin, G.N., Phanthaboon, K., Shiraiwa, T., Horie, T., 2006. Response of traditional and improved upland rice cultivars to N and P fertilizer in northern Laos. *Field crops research*. 96, 216-223.
- Sanchez, P.A., Shepherd, K.D., Soule, M.J., Place, F.M., Buresh, R.J., Izac, A.M.N., Mokwunye, A.U., Kwesiga, F.R., Ndiritu, C.G., Woomer, P.L., 1997. Soil Fertility replenishment in Africa : An Investment in Natural Resource Capital. In: Buresh, R.J.,

- Sanchez, P.A., Calhoun, F. (Eds.), Replenishing soil fertility in Africa. SSSA Spec. Publ., Madison, WI, pp. 1-46.
- SAS Institute. 2001. SAS / STAT software. Release 8.2. SAS Institute, Cary, NC.
- Schachtman, D.P., Reid, R.J., Ayling, S.M., 1998. Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell. *Plant Physiol.* 116, 447-453.
- Schmid Naset, T.-S., Bader, H.-P., Scheidegger, R., Lohma, U., 2008. The flow of phosphorus in food production and consumption - Linköping, Sweden, 1870-2000. *Science of total environment*, 10.
- Schnepf, A., Roose, T., Schweiger, P., 2008. Impact of growth and uptake patterns of arbuscular mycorrhizal fungi on plant phosphorus uptake—a modelling study. *Plant Soil* 312, 85–99.
- Schulze, J., Drevon, J.J., 2005. P-deficiency increases the O₂ uptake per N₂ reduced in alfalfa. *Journal of Experimental Botany* 56, 1779-1784.
- Ségalen, P., 1995. Les sols ferrallitiques et leur répartition géographique: les facteurs de formation et les sols ferrallitiques en Amérique. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération., p. 169p.
- Serraj, R., Fleurat-Lessard, P., Jaillard, B., Drevon, J.J., 1995. Structural changes in the inner-cortex cells of soybean root nodules are induced by short-term exposure to high salt or oxygen concentrations. *Plant, Cell and Environment* 18, 455-462.
- Shah, P., Kakar, K.M., Zada, K., 2001. Phosphorus use-efficiency of soybean as affected by phosphorus application and inoculation., *Plant nutrition: food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research. Fourteenth International Plant Nutrition Colloquium.*, Hannover, Germany.
- Shenoy, V.V., Kalagudi, G.M., 2005. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances* 23, 501-513.
- Smaling, E.M.A., Nandwa, S.M., Janssen, B.H., 1997. Soil fertility in Africa is at stake. *American Society of Agronomy and Soil Science Society of America* 51, 47-61.
- Smith et al., 1993. Smith, R. E., Forrest, S., and Perelson, A. S. (1993). Population diversity in immune system models: Implications for genetic search. In Whitley, L. D., editor, *Foundations of Genetic Algorithms - 2*, pages 153-166. Morgan Kaufman, San Mateo, CA.
- Suwanprasert, J., Toojinda, T., Srinives, P., Chanprame, S., 2006. Hybridization Technique for Bambara Groundnut. *Breeding Science* 56, 125-129.
- Tabatabai and Bremner, 1969. M.A. Tabatabai and J.M. Bremner, Use of *p*-nitrophenol phosphate in assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 1 (1969), pp. 301–307.
- Taffouo, V.D., Wamba, O.F., E., Y., V., N.G., Akoa, 2010. Growth, Yield, Water Status and Ionic Distribution Response of three Bambara Groundnut (*Vigna subterranea* (L.)

- Verdc.) Landraces Grown under Saline Conditions. *International Journal of Botany* 6(1), 53-58.
- Tang, C., 1998. Soil acidification under legumes - an Australian viewpoint. *Proceedings of 16th World Congress of Soil Science.*, Montpellier, France, pp. 1-8
- Tang, C., Drevon, J.J., Jaillard, B., Souche, G., Hinsinger, P., 2004. Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency : New challenges for rhizosphere research at the entrance of the 21st Century. *Plant Soil* 260, 59-68.
- Tang, C., Hinsinger, P., Drevon, J.J., Jaillard, B., 2001a. Phosphorus Deficiency Impairs Early Nodule Functioning and Enhances Proton Release in Roots of *Medicago truncatula* L. *Annals of Botany* 88, 131-138.
- Tang, L., Hinsinger, P., Jaillard, B., Rengel, Z., Drevon, J.J., 2001b. Effect of phosphorus deficiency on the growth, symbiotic N₂ fixation and proton release by two bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Agronomie* 21, 683-689.
- Tiessen, H. E. Cuevas and P. Chacon. 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* 371: 783-785.
- Tinker, P.B. 1975. Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth, p. 353-371. *In* F.E. Sanders et al. (ed.) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London.
- Turner, B.L., 2006. Organic phosphorus in Madagascar rice soils. *Geoderma* 136, 279-288.
- Vadez, V., Lasso, J.H., Beck, D.P., Drevon, J.J., 1999. Variability of N₂ fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under P deficiency is related to P use efficiency. *Euphytica* 106, 231-242.
- Vadez, V., Rodier, F., Payré, H., Drevon, J.J., 1996. Nodule permeability to O₂ and nitrogenase-linked respiration in bean genotypes varying in the tolerance of N₂ fixation to P deficiency. *Plant Physiology Biochemistry* 34 (6), 871-878.
- Van Ittersson, M.K., N., K., 2010. Will the world have enough to eat? *In*: Wery, J. (Ed.), *AGRO 2010, the XIth ESA Congress*, Montpellier, France, pp. 33-34.
- Van Veldhoven, P.P., and G.P. Mannaerts. 1987. Inorganic and organic phosphate measurements in the nanomolar range. *Anal. Biochem.* 161:45-48.
- Vanlauwe, B., Nwoke, O.C., Sanginga, N., Diels, J., Carsky, R.J., Deckers, J., Merckx, R., 2000.
- Vance, C., P., 2001. Symbiotique Nitrogen Fixation and Phosphorus Acquisition. *Plant Nutrition in a World Declining Renewable Resources*. *Plant physiology* Vol 127, p. 390-397.
- Vats, P., Banerjee, U.C., 2004. Production studies and catalytic properties of phytases (myo-inositolhexakisphosphate phosphohydrolases): an overview. *Enzyme and Microbial Technology* 35, 3-14.

- Velly, J., Longueval, C., 1977. Evolution d'un sol ferralitique sur gneiss de madagascar sous l'influence d'apports annuels de paille et d'azote. International Atomic Energy Agency, 69-81.
- Vilain, M., 1993. La production végétale: Les composantes de la production. In: 2 (Ed.). Baillière, p. 438p.
- Vincent, J.M., 1970. A Manual for the Practical Study of Root-nodule Bacteria. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wambeke, A.V., 1974. Management properties of Ferralsols. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Land and Water Development Division., Rome.
- Wenzel Walter W., Wieshammer Gottfried, Fitz Walter J. & Puschenreiter Markus, 2001. Novel rhizobox design to assess rhizosphere characteristics at high spatial resolution. *Plant and Soil* 237: 37–45.
- Wrage, N., Chapuis-Lardy, L., Isselstein, J., 2010. Phosphorus, plant Biodiversity and climate change. *Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science, Sustainable Agriculture Reviews* 3, 147-169.
- Youssef R A and Chino M 1988 Development of a new rhizobox system to study the nutrient status in the rhizosphere. *Soil Sci. Plant Nutr.* 34, 461–465.
- Zhou, L.L., Cao, J., Zhang, F.S., Li, L., 2009. Rhizosphere acidification of faba bean, soybean and maize. *Science of the Total Environment* 407(14), 4356-4362.
- Zhu, Y.-G., Smith, S., 2001. Seed phosphorus (P) content affects growth, and P uptake of wheat plants and their association with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant and soil* 231, 105-112.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Dispositif expérimental de l'essai au champ de Laniera

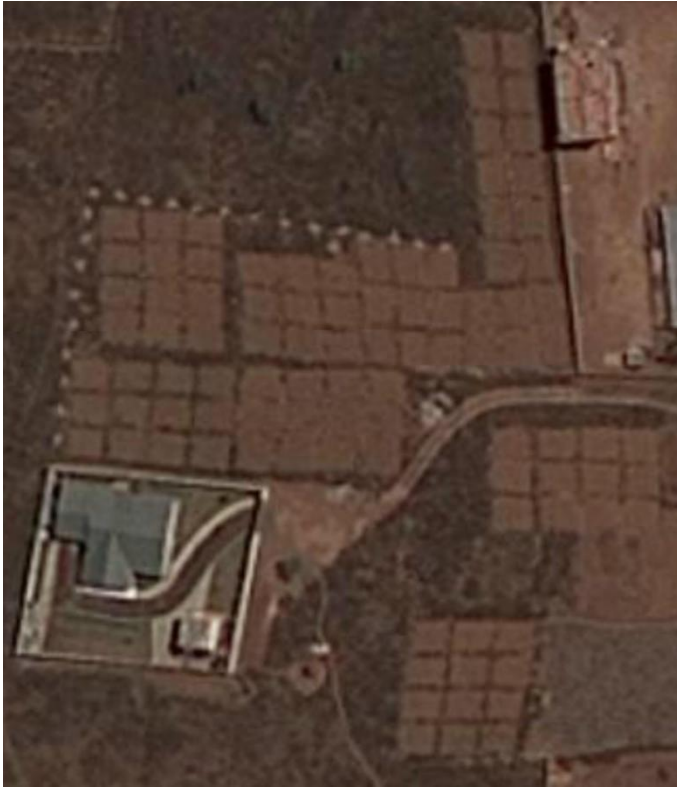


Photo aérienne du dispositif expérimental de l'essai au champ de Laniera

ANNEXE 2 . Résultats de l'essai au champ . Système de culture à rotation : voandzou-riz pluvial

Traitemen t	Fertilisan t P (kg P ha ⁻¹)	Rdt en			P graine			P Olsen (mg P kg ⁻¹)		P résine (mg P kg ⁻¹)		Cp (mg P l ⁻¹)		pH eau	
		voandzou (Mg ha ⁻¹)	Rdt en Riz (Mg ha ⁻¹)	Voandzou (Mg ha ⁻¹)	Voandzou (mg P kg ⁻¹)	P grain de Riz (mg P kg ⁻¹)	P grain de Voandzou (mg P kg ⁻¹)	2007-2008	2008-2009	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010
Témoin	0	0,45	0,37	1,02	2236	1172	1810	2,23	3,12	0,48	0,40	0,010	0,007	5,74	5,4
Témoin	0	0,82	0,23	0,62	1835	978	1904	1,77	2,97	0,48	0,33	0,015	0,007	6,12	5,5
Témoin	0	0,37	0,21	0,91	2277	821	1810	2,49	3,70	0,46	0,42	0,015	0,012	5,84	5,5
Témoin	0	0,37	0,31	1,02		840	1489	1,97	3,16	0,44	0,46		0,012	6,24	5,8
Fumier	10	0,85	1,99	3,45	2136	881	1527	2,64	2,98		0,54	0,012	0,010	5,62	5,7
Fumier	10	0,47	1,22	2,28	1855		1395	2,64	2,98	0,46	0,53	0,022	0,008	6,05	6,1
Fumier	10	0,61	1,31	1,79		862	1753	2,28	3,87	0,58	0,40	0,018	0,011	6,33	5,2
Fumier	10	1,32	1,35	3,49		743	1866	3,51	4,00	0,44	0,52	0,010	0,016	6,03	6
Fumier	20	0,94	1,63	2,75	2016		1734	2,58	3,13		1,23	0,007	0,013	5,73	6
Fumier	20	1,21	1,47	3,87	1875	648	2244	1,78	5,08	0,47	0,67	0,018	0,015	6,33	6
Fumier	20	0,53	1,36	4,60	2236	957	2244		4,56	0,50	0,61	0,013	0,014	5,96	6,1
Fumier	20	1,49	1,57	3,22		686	1942	2,95	4,69	0,54	0,86	0,022	0,016	6,24	6
Fumier	30	1,09	1,70	3,47	1996	900	2168	2,82	4,80	0,65	0,71	0,011	0,012	6,01	5,9
Fumier	30	1,36	1,97	3,79	1935	940	1907	2,96	3,72	0,51	0,59	0,018	0,010	6,11	5,8
Fumier	30	1,10	1,30	4,62	2156	822	1944	2,77	5,69	0,49	0,78	0,024	0,015	6,01	5,6
Fumier	30	1,25	1,86	4,04		1132	2253	2,14	3,71	0,46	1,26	0,020	0,014	6,1	5,9
TSP	10	0,71	1,12	1,69	2397	803	1729	2,28	4,45	0,42	0,99	0,017	0,006	5,69	5,3
TSP	10	1,08	3,11	1,65	2016	862	1602	3,62	8,07	0,53	1,06	0,022	0,009	6,02	5,9
TSP	10	0,67	2,08	1,95	2317	957	1365		8,72	0,49	0,38	0,011	0,014	5,66	5,5
TSP	10	0,41	1,99	2,44		763	1565	2,62	3,16	0,46		0,015	0,010	5,68	5,2
TSP	20	0,74	3,59	1,15	1614	746	1984	3,72		0,62	1,26	0,017	0,014	5,84	5,3
TSP	20	0,83	2,88	3,22	2196	707	1511		11,08	0,48		0,016	0,010		5,7
TSP	20	1,25	2,96	2,72	2036	879	1875	6,16	4,13	0,79	1,05	0,016	0,009	5,57	4,8
TSP	20		2,61	2,08		704	1820	6,38	7,61	0,89	0,98	0,018	0,013	6,1	5,1
TSP	30	0,78	1,72	2,68	2056		1911	3,92	9,73	0,62	1,58	0,021	0,010	6,16	5,4
TSP	30	0,67		2,00	2798	804	1565	4,63	12,38	0,53	0,67	0,023	0,010	5,96	5,3
TSP	30	0,97	1,49	2,25	1915	898	1929	6,23	5,96	0,52	1,71	0,029	0,011	5,87	5
TSP	30		3,77	2,31		879	2038		9,95	0,51	1,09	0,014	0,017	5,66	5,8
F + TSP	20	0,94	2,64	3,72	1935	765	1689	3,78	4,33	0,53	0,90	0,021	0,009	5,86	5,9
F + TSP	20	0,84	1,97	3,04	2216	843	1853	2,94	5,99	0,51	1,18	0,028	0,009	5,99	5,5
F + TSP	20	0,82	1,31	4,11	2196	802	1835	7,69	8,87	0,50	0,62	0,016	0,013	5,71	5,3
F + TSP	20		2,35	2,49		762	1835	4,22	4,00	0,61	1,02	0,016	0,014	5,93	5,6
F + TSP	30	1,10	2,33	4,94	2538	726	1835	5,98	7,50	0,69	1,57	0,023	0,012	6,05	5,8
F + TSP	30	0,57	1,93	3,20	2558	784	2180	4,60	6,45	0,58	0,71	0,016	0,011	5,92	6,1
F + TSP	30	2,23	2,91	3,42	2277	743	2125	5,75	6,37	0,50	0,85	0,015	0,013	5,82	5,5
F + TSP	30		2,62	4,34		782	2671		6,65	0,63	0,72	0,020	0,024	6,27	6,1

Résultats de l'essai au champ : Système monocultural : riz pluvial-riz pluvial

Traitement	Fertilisant P (kg P ha ⁻¹)	Rdt en grain de Riz (Mg ha ⁻¹)		Teneur en P grain de Riz (mg P kg ⁻¹)		P Olsen (mg P kg ⁻¹)		P résine (mg P kg ⁻¹)		Cp (mg P l ⁻¹)		pH eau	
		2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010	2008-2009	2009-2010
Témoin	0	0,07	0,52	963	1079	1,8829	2,98	0,26	0,42	0,004	0,007	6,24	5,2
Témoin	0	0,02	1,09	1426		3,9746	2,97	0,28	0,41	0,011	0,007	6,46	5,7
Témoin	0	0,10	1,92	1185	1688	3,1312	3,01	0,26	0,48	0,016	0,010	6,36	4,9
Témoin	0	0,02		1167		3,0605	2,45	0,23	0,35	0,009	0,010	5,86	5,3
Fumier	10	1,14	7,13	1000	1004	3,9601	2,39	0,26	0,50	0,002	0,010	5,85	6,1
Fumier	10	1,01	4,46	926	1044	1,9616	3,27	0,23	0,61	0,018	0,010	6,41	6
Fumier	10	0,66	6,58	1037	1118	5,0673	3,85	0,25	0,58	0,017	0,011	5,88	5,5
Fumier	10	0,72		1019	881	2,8093	4,54	0,28	0,52	0,021	0,011	6,35	5,6
Fumier	20	2,50	3,82	963	1179	2,5243	2,38	0,22	0,55	0,008	0,012	6,03	6,2
Fumier	20	2,42	6,17	815	1163	2,7829	2,98	0,20	0,64	0,022	0,010	6,45	6,1
Fumier	20	1,65	6,84	1167	1390	2,7948	5,82	0,20	1,35	0,022	0,027	5,99	6,5
Fumier	20	1,31	2,90	944	1210	2,2301	3,99	0,23	0,73	0,019	0,013	6,19	5,9
Fumier	30	3,40	7,62	981	1038	2,5672	3,58	0,25	0,93	0,015	0,013	6,48	6,7
Fumier	30	2,19	8,65	833	1206	2,8450	3,89	0,29	0,91	0,025	0,013	6,29	6,3
Fumier	30		5,30	1352		3,2968	6,37	0,30	1,06	0,021	0,017	6,09	6,4
Fumier	30	1,32	3,98	1074	782	3,7311	6,08	0,26	1,41	0,010	0,024	5,68	6,6
TSP	10	1,24	5,02	827	964	4,7437	6,56	0,31	0,66	0,012	0,010	5,51	5,7
TSP	10	2,35	3,97	962	1033	5,3977	8,96	0,35	1,03	0,015	0,008	5,62	5,4
TSP	10		4,23	981	1249	4,9414	11,66	0,27	1,74	0,011	0,010	6,49	4,6
TSP	10	1,17	3,85	962	1044	4,1829	11,21	0,25	1,87	0,021	0,014	6,04	5,6
TSP	20		4,32	712	1381	6,0633	8,98	0,31	0,95	0,013	0,009	6,09	5,5
TSP	20	2,51	5,54	1269	1216	3,7539	13,90	0,25	1,93	0,018	0,010	6,17	5,5
TSP	20	1,03	5,41	1096	1079	6,1368	11,42	0,24	2,48	0,015	0,017	5,68	5,5
TSP	20	1,93	4,13	1096	744	3,6422	10,52	0,23	1,42	0,019	0,014	6,02	5,6
TSP	30	2,17		1096	949	7,9790	12,55	0,33	1,04	0,010	0,011	5,94	5,5
TSP	30	2,00	4,89	981	1048	5,1229	9,99	0,30	0,74	0,015	0,029	5,95	5,4
TSP	30		3,79	865	1176	5,9294		0,52	0,94	0,025	0,042	6,23	5,6
TSP	30	2,17	4,29	1096	1125	5,1365		0,25	2,67	0,022		5,8	5,8
F + TSP	20	2,75		1017	842	3,3710	5,83	0,25	1,42	0,008	0,011	5,86	5,7
F + TSP	20	1,75	7,98	1093	1045	3,6923	5,23	0,25	0,85	0,020	0,013	5,94	6,5
F + TSP	20	1,20	4,06	1093	1086	4,2231	7,19	0,33	2,33	0,017		5,64	6,4
F + TSP	20	2,00		1112	997	4,5327	7,61	0,22	1,28	0,012	0,018	6,02	6
F + TSP	30	3,26	5,45	942	893	5,3692	5,98	0,31	2,91	0,006	0,010	5,74	5,6
F + TSP	30	2,77	5,58	1696	989	3,5978	9,61	0,22	2,55	0,021	0,022	6,07	6,2
F + TSP	30	2,86	4,82	1112	1047	4,5776	7,76	0,22	1,81	0,016	0,015	6,22	6
F + TSP	30	2,63	4,23	1244	1114	6,7227	15,43	0,27	4,03	0,016		6,12	6,7

ANNEXE 3 : Résultats essai en pots : Voandzou

Fertilisants	Doses	Biomasse aér (g kg ⁻¹ sol)	Biomasse rac (g kg ⁻¹ sol)	P plante (mg kg ⁻¹)	Polsen (mg kg ⁻¹)	P résine (mg kg ⁻¹)	Cp (mg kg ⁻¹)	Nodules (g kg ⁻¹ sol)	Mycorhization %	pH	C org
Témoin	0	0,25	0,11	958	2,46	1,13	0,03	0,50	85,85	6,19	2,21
Témoin	0	0,30	0,14	880	3,95	1,02	0,05	2,38	43,02	5,6	3,12
Témoin	0	0,29	0,14	1074	2,96		0,04	3,75	96,34	6,5	2,93
Témoin	0	0,23	0,12	861	1,97		0,03	12,63	91,30	6,63	1,98
Fumier	4,1	0,46	0,16	1327	2,30	0,93	0,03	9,63	13,92	5,32	2,15
Fumier	4,1	0,88	0,25	1210	3,76	1,01	0,03	11,63		5,19	2,84
Fumier	4,1	0,60	0,17	1171	2,94		0,03	5,50	42,34	5,83	1,97
Fumier	4,1	0,57	0,24	1249	2,95		0,03	10,38	85,84	6,39	2,35
Fumier	8,2	0,63	0,21	1929	2,95	0,93	0,02	3,63	5,49	5,33	2,52
Fumier	8,2	0,66	0,34	1366	2,62	0,90	0,03	8,25	53,04	5,36	2,39
Fumier	8,2	0,49	0,17	1346	3,91		0,03	5,75	44,87	4,87	2,24
Fumier	8,2	0,75	0,27	1463	3,60		0,02	3,63	43,24	5,53	2,18
Fumier	12,3	0,98	0,32	1774	3,92	0,97	0,04	20,00	20,21	4,71	2,13
Fumier	12,3	0,80	0,25	1890	4,60	0,92	0,03	13,50	64,71	4,46	2,93
Fumier	12,3	0,56	0,26	2279	5,57	0,89	0,05	7,50	80,53	5,47	2,81
Fumier	12,3	0,74	0,33	1929	4,89		0,05	11,25	91,00	5,12	1,77
TSP	4,1	0,40	0,25	1793	7,95	1,51	0,03	8,75	84,85	6,13	2,12
TSP	4,1	0,36	0,17	1871	4,43	1,03	0,04	5,38	50,47	5,22	3,06
TSP	4,1	0,24	0,15	1482	5,40	1,54	0,04	2,38	80,91	6,86	2,58
TSP	4,1	0,48	0,18	725	3,92		0,03	7,13	92,16	6,97	1,82
TSP	8,2	0,27	0,10	1579	9,58	1,09	0,04	0,25	44,59	6,5	2,10
TSP	8,2	0,43	0,14	1249	3,93	1,27	0,04	0,50	33,06	5,37	2,82
TSP	8,2	0,51	0,23	1618	13,39	3,55	0,03	5,25	77,36	6,23	2,87
TSP	8,2	0,52	0,15	1268	5,23		0,04	6,88	89,91	6,33	2,25
TSP	12,3	0,49	0,19	1327	9,26	1,28		5,75	91,94	6,24	2,16
TSP	12,3	0,45	0,19	1268	10,29	2,00	0,04	11,25	52,13	5,97	2,82
TSP	12,3	0,50	0,20	2065	12,68	1,50	0,03	30,63		6,59	2,31
TSP	12,3	0,45	0,28	1774	11,87		0,04	4,63	86,07	6,59	
F+TSP	8,2	0,52	0,22	1890	2,94	1,96	0,03	16,50		5,95	1,96
F+TSP	8,2	0,59	0,16	919	5,72	1,09	0,03	4,38	35,48	5,86	3,09
F+TSP	8,2	0,75	0,34	1288	3,95	0,93	0,05	11,00	38,89	5,6	2,94
F+TSP	8,2	0,84	0,21	1249	2,79		0,05	16,88	26,77	5,87	2,09
F+TSP	12,3	0,65	0,22	1424	4,08	0,86	0,00	18,13	81,25	5,39	1,95
F+TSP	12,3	0,78	0,28	1968	4,10	0,98	0,06	17,63	46,59	5,01	3,00
F+TSP	12,3	0,88	0,21	2317	4,59	1,33	0,05	8,50	56,88	5,92	2,65
F+TSP	12,3	0,94	0,36	1579	6,57		0,04	13,75	68,09	5,64	2,39

Résultats essai en pot : Riz pluvial

Fertilisants	Doses	Biomasse aérienne (g kg ⁻¹ sol)	Biomasse racine (g kg ⁻¹ sol)	P plante (mg kg ⁻¹)	Polysaccharides (mg kg ⁻¹)	P résine (mg kg ⁻¹)	Cp (mg kg ⁻¹)	pH	C org
Témoin	0	0,13	0,17	554	2,30	0,94	0,01	6,24	1,78
Témoin	0	0,03	0,06	443	2,79	0,90	0,00	6,17	1,80
Témoin	0	0,06	0,12	591	3,60		0,00	4,98	2,13
Témoin	0	0,00	0,04	443	2,47		0,00	5,02	1,50
Fumier	4,1	0,33	0,48	739	2,30	0,82	0,02	5,30	1,64
Fumier	4,1	0,60	0,64	960	2,14	1,09	0,01	6,24	1,71
Fumier	4,1	0,44	0,91	960	2,47		0,01	5,82	1,91
Fumier	4,1	0,17	0,37	776	3,60		0,02	5,93	1,98
Fumier	8,2	1,34	0,90	960	2,30	0,85	0,01	5,22	1,83
Fumier	8,2	1,79	0,89	887	2,63	0,88	0,01	5,17	2,04
Fumier	8,2	0,91	1,91	887	3,12		0,01	4,77	2,16
Fumier	8,2	0,91	1,09	1034	3,28		0,01	5,16	1,79
Fumier	12,3	0,87	1,44	1774	3,60	0,85	0,01	5,01	2,07
Fumier	12,3	1,02	1,09	1293	3,77	1,27	0,03	5,18	2,31
Fumier	12,3	1,19	1,39	1330	4,90	0,91	0,01	5,05	2,54
Fumier	12,3	1,20	1,45	1293	2,63		0,01	5,13	2,35
TSP	4,1	0,22	0,09	776	4,90	0,99	0,02	5,12	1,98
TSP	4,1	0,49	0,15	960	4,74	0,89	0,02	5,67	1,95
TSP	4,1	0,42	0,10	923	3,93	0,94	0,01	5,96	1,96
TSP	4,1	0,18	0,39	702	3,60		0,00	6,31	1,99
TSP	8,2	0,38	1,47	1080	7,34	0,96	0,00	6,45	1,77
TSP	8,2	0,46	0,77	1320	7,98	1,33	0,03	5,48	1,81
TSP	8,2	0,19	0,27	1280	4,90	1,00	0,02	5,74	2,20
TSP	8,2	0,19	0,32	1240	9,12		0,02	6,38	1,88
TSP	12,3	0,47	2,24	1280	4,25	0,91	0,02	5,88	1,85
TSP	12,3	1,51	1,03	1760	13,50	1,23	0,02	5,59	1,98
TSP	12,3	0,38	1,14	1320	7,66	1,08	0,01	5,02	2,10
TSP	12,3	0,26	0,38	1480	13,18		0,02	5,94	1,85
F+TSP	8,2	0,47	1,22	1640	4,41	0,87	0,01	4,97	1,73
F+TSP	8,2	0,61	1,30	1560	3,60	1,18	0,00	4,66	2,08
F+TSP	8,2	0,53	0,77	1160	4,41	0,99	0,03	5,07	2,18
F+TSP	8,2	0,19	0,63	1720	4,90		0,02	5,95	1,81
F+TSP	12,3	0,79	1,33	1960	6,04	0,88	0,01	5,89	1,97
F+TSP	12,3	0,88	1,80	1640	4,90	0,87	0,02	5,23	1,98
F+TSP	12,3	0,78	0,84	1560	7,34	1,09	0,02	5,39	2,09
F+TSP	12,3	1,14	0,82	1145	4,09		0,03	6,02	1,76

ANNEXE 4 : Résultats de l'essai en hydroaéroponique

Courbes de réponse de voandzou sous quatre niveaux d'apport de P.

Préciblage variétal sous -P et +P

Cultivars	Dose µmol/sem/pl	Traitement	B. aér (g)	Ecart typ	B. rac (g)	Ecart typ	Nbre nodules	Ecart type	Pds nod (g)	Ecart type	Cultivars Ecotypes	Pds nod +P	Pds nod - P
1	15	V1_15	1,68	1,12	0,56	0,28	44,33	3,53	0,011	0,009	VN83	0,15	0,02
1	30	V1_30		0,22	0,44	0,06	75,00	11,79	0,019	0,007	VN87	0,28	0,03
1	75	V1_75	2,06	0,18	0,70	0,08	57,00	55,65	0,027	0,002	VMD2	0,32	0,08
1	250	V1_250	0,76	0,19	0,26	0,06	10,00	6,56	0,004	0,003	VMD3	0,24	0,08
2	15	V2_15	1,43	0,26	0,48	0,08	31,67	19,14	0,006	0,005	VMD9	0,07	0,10
2	30	V2_30	1,57	0,04	0,50	0,08	16,50	16,26	0,002	0,001	VN65	0,24	0,11
2	75	V2_75	2,15	0,11	0,71	0,04	111,67	32,87	0,016	0,007	VMD11	0,43	0,12
2	250	V2_250	1,05	0,37	0,36	0,11	3,33	3,06	0,000	0,000	VN77-2	0,16	0,12
3	15	V3_15	1,06	0,32	0,32	0,10	11,67	1,53	0,005	0,002	VN88	0,25	0,13
3	30	V3_30	1,10	0,69	0,44	0,30	22,67	20,03	0,009	0,010	VN80	0,13	0,15
3	75	V3_75					5,33	2,31			VN52	0,13	0,15
3	250	V3_250	1,89	0,07	0,75	0,20	45,00	5,66	0,022	0,012	VN85-1	0,10	0,15
4	15	V4_15	0,87	0,35	0,21	0,04	26,67	23,80	0,006	0,005	VN79	0,10	0,16
4	30	V4_30	1,52	0,17	0,41	0,07	20,67	7,64			VMD13	0,15	0,16
4	75	V4_75	1,52	0,67	0,39	0,11	19,50	26,16	0,008	0,011	N'Jibawolo	0,27	0,17
4	250	V4_250	1,09	0,74	0,29	0,27	1,50	3,00	0,001	0,002	VN91	0,05	0,17
5	15	V5_15	0,74	0,23	0,17	0,09	23,00	19,84	0,006	0,005	VN73-1	0,12	0,20
5	30	V5_30	1,06	0,64	0,25	0,19	43,40	58,01	0,020	0,027	VN76-1	0,14	0,20
5	75	V5_75	1,12	0,71	0,32	0,23	88,20	82,65	0,021	0,017	VMD1	0,36	0,21
5	250	V5_250	1,11	0,51	0,31	0,15	25,60	25,28	0,016	0,017	VMD10	0,31	0,21
6	15	V6_15	0,53	0,28	0,12	0,07	6,00	5,57	0,001	0,001	VMD5	0,16	0,21
6	30	V6_30		0,57	0,27	0,16	11,25	15,28	0,008	0,013	VMD4	0,23	0,21
6	75	V6_75	0,86	0,30	0,21	0,08	38,67	60,18	0,006	0,008	VN77-1	0,25	0,22
6	250	V6_250	0,74	0,46	0,20	0,15	2,50	3,54	0,001	0,001	VN86	0,14	0,22
											VMD6	0,10	0,26
											VN60	0,14	0,26
											VMDV1	0,43	0,29
											VN53-1	0,17	0,30
											VMD8	0,32	0,31
											VMDV4	0,37	0,32
											VMD7	0,38	0,42
											VMD14	0,18	0,51

ANNEXE 5 : Résultats de culture en rhizotron

Traitements	Plantes										Sols					
	B. Aér	Ecart type	B. rac	Ecart type	Nbre nod	Ecart type	P aérien	Ecart type	P rac	Ecart type	$\mu\text{g PN g h}^{-1}$	Ecart type	pH	Ecart type	Cp ($\mu\text{g P/ml}$)	Ecart type
To											102,26	24,45	7,29	0,17	0,02	0,01
V1_70	1,54	0,13	0,79	0,15	33,33	25,17	1975	440	1662	164	81,93	18,72	7,15	0,08	0,77	0,31
V1_28	1,53	0,19	0,64	0,08	2,67	0,58	1864	264	1635	162	98,70	16,67	7,10	0,05	0,08	0,02
V4_70	1,34	0,32	0,62	0,28	20,00	13,23	1646	434	1649	424	87,83	18,69	7,14	0,06	0,73	0,10
V4_28	1,37	0,14	0,56	0,19	1,00	1,00	2388	346	1692	339	88,09	15,18	7,09	0,09	0,05	0,02

ANNEXE 6 : Résultats de traçage isotopique du ^{32}P du sol

Paramètres de la cinétique d'échange isotopique dans les sols rhizosphérique et non rhizosphérique

P applied ($\mu\text{g P g}^{-1}$ soil)	V1_70				V1_70				V4_70				V4_70			
	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2
0	0,66	0,29	0,11	0,997	0,84	0,35	0,12	0,992	0,72	0,313	0,13	0,99	0,76	0,344	0,12	0,999
10	0,95	0,351	0,11	0,998	1,00	0,406	0,13	0,998	0,99	0,373	0,11	0,999	0,99	0,378	0,11	0,997
20	1,26	0,372	0,09	0,999	1,41	0,436	0,11	0,999	1,29	0,414	0,11	0,979	1,32	0,433	0,11	0,999
50	2,54	0,493	0,09	0,999	2,52	0,535	0,1	0,999	2,50	0,5	0,09	0,999	2,53	0,519	0,09	0,999
100	5,23	0,596	0,07	1	5,11	0,627	0,07	0,999	5,12	0,607	0,07	0,998	5,14	0,622	0,07	0,998

P applied ($\mu\text{g P g}^{-1}$ soil)	V1_28				V1_28				V4_28				V4_28			
	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2
0	0,07	0,225	0,21	0,986	0,09	0,222	0,19	0,999	0,06	0,142	0,2	0,991	0,03	0,144	0,24	1
40	0,79	0,492	0,17	0,999	0,88	0,487	0,15	0,995	0,65	0,31	0,11	0,999	0,58	0,386	0,14	0,998
50	1,09	0,509	0,14	0,999	1,13	0,496	0,12	0,999	0,96	0,38	0,13	0,997	0,88	0,412	0,11	0,998
80	2,32	0,613	0,12	0,994	2,29	0,596	0,11	1	2,06	0,461	0,1	1	1,90	0,529	0,1	0,998
130	4,88	0,691	0,1	0,984	4,81	0,703	0,09	0,999	4,42	0,551	0,07	0,999	4,32	0,638	0,08	1

P applied ($\mu\text{g P g}^{-1}$ soil)	To				To			
	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2	Cp (mg P L $^{-1}$)	r_{1mn}/R	n	r^2
0	0,03	0,102	0,24	0,998	0,02	0,1	0,24	0,998
60	0,94	0,382	0,12	0,988	0,95	0,366	0,11	0,997
70	1,24	0,398	0,10	0,997	1,29	0,416	0,11	0,988
100	2,33	0,5	0,09	0,995	2,39	0,48	0,08	0,992
150	4,84	0,597	0,08	0,999	4,80	0,566	0,06	0,982