# QUELQUES OBSERVATIONS MICROBIOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LA CROISSANCE ET LA NODULATION DES LEGUMINEUSES EN BASSE COTE D'IVOIRE

Yves BERLIER
Maître de Recherches de l'O.R.S.T.O.M.

RESUME

*Abordée plus récemment que dans les régions tempérées, l'étude de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique chez les Légumineuses tropicales a fait néanmoins l'objet de nombreux travaux. Entre autres, Bonnier et Seeger (6) ont donné récemment un aperçu détaillé sur la symbiose Rhizobium-Légumineuses au Congo (Yangambi), et ont entrepris une série de travaux analogues à ceux déjà effectués sur les Légumineuses des régions tempérées.*

*En Côte d'Ivoire forestière, nous nous sommes également livré à une prospection du système radiculaire des Légumineuses cultivées et des Légumineuses spontanées de forêt et de savane.*

## PREMIERE PARTIE

### GENERALITES SUR LA NODULATION DES DIFFERENTES ESPECES DE LEGUMINEUSES

#### Légumineuses cultivées et subspontanées

La plupart des Légumineuses cultivées en basse Côte d'Ivoire, le sont comme plantes de couverture, plus rarement comme plantes alimentaires ou fourragères : les principales plantes de couverture utilisées dans cette région ont fait l'objet d'une étude de H. Botton (7). Beaucoup d'espèces cultivées se développent également à l'état sub-spontané au bord des routes ou dans les jachères. Il existe également de nombreuses Légumineuses rudérales autour des villages.

La présence de nodosités est constante chez toutes les espèces de Papilionacées cultivées et sub-spontanées, mais le degré de nodulation varie souvent pour une même espèce, en particulier avec l'âge du défrichement et les cultures précédentes. Il en est de même dans la sous-famille des Mimosées *(Mimosa, Leucoena)*. Par contre, chez les Césalpiniées, les nodosités sont souvent absentes, comme l'ont signalé Allen & Allen (2). Ainsi, parmi les espèces du genre *Cassia* cultivées sur la station d'Adiopodoumé, seul *Cassia absus* et *Cassia mimosoides* présentent des nodosités.

Les Légumineuses s'étendant spontanément le long des routes, telles que *Pueraria, Centrosema, Calopogonium*, présentent généralement de nombreuses nodosités. Par contre, dans les conditions de culture, la nodulation est souvent plus irrégulière. Sur les parcelles cultivées depuis de nombreuses années et surtout celles ayant déjà porté des Légumineuses de la même espèce, la présence de nodosités est générale. Par contre, sur des parcelles récemment défrichées, la nodulation apparaît comme beaucoup plus sporadique.

#### Légumineuses spontanées

Parmi les Légumineuses spontanées, il convient de distinguer entre espèces de savane, herbacées ou arbustives, et espèces de forêt, arborescentes ou lianescentes.

Dans les savanes de basse Côte d'Ivoire (savanes des régions de Dabou, Cosrou, et savanes du "V" Baoulé), on trouve une assez grande variété d'espèces spontanées de Légumineuses poussant parmi les graminées : *Desmodium, Vigna, Crotalaria, Indigofera*, etc. Toutes ces espèces présentent généralement des nodosités, mais le plus souvent, très peu nombreuses et de très petite

29 AOUT 1974
O.R.S.T.O.M.
Collection de Référence
n° 7027 Pedo.

taille. Parmi les Césalpiniées, deux espèces herbacées sont régulièrement nodulées : *Cassia kirkii et Cassia mimosoides.*

La nodulation des Légumineuses forestières tropicales est beaucoup moins bien connue et n'a fait l'objet que de peu de travaux. Citons en particulier les travaux récents de Bonnier et Seeger (6). Les prospections que nous avons effectuées n'ont porté que sur des sujets jeunes. Nous n'avons d'ailleurs pu observer de nodosités que sur de très jeunes arbres peu enracinés où le système radiculaire peut être obtenu dans son intégrité. Chez les plantes plus âgées, les racines principales prennent une plus grande importance, les ramifications superficielles deviennent plus rares et l'on n'observe pratiquement plus de nodosités. Nos observations n'ont pu porter sur des arbres adultes. D'ailleurs, même limitée aux très jeunes plantes, la nodulation des espèces forestières présente une très grande inconstance. Lorsque des nodosités existent, elles sont toujours en nombre très limité, mais dans la plupart des cas, on n'en trouve pas. Les espèces forestières sur lesquelles nous avons pu observer au moins une fois des nodosités appartiennent aux genres suivants :

Papilionacées : *Baphia, Dalbergia, Ostryoderris, Milletia, Dalbergiella, Baphiastrum, Erythrina.*

Mimosées : *Acacia (pinnata), Albizzia (sassa et zygia), Piptadeniastrum africanum, Pentachletra macrophylla.*

Cesalpiniées : des renflements de la racine ont été observés sur *Cynometra anantha.*

Caractères morphologiques et développement des nodosités

## Caractères morphologiques et développement des nodosités

La forme extérieure des nodosités, ainsi que leur dimension et leur couleur varient beaucoup avec le genre de la Légumineuse : assez souvent caractéristiques, elles sont généralement voisines pour les différentes espèces d'un même genre.

Les caractères morphologiques des nodosités des différentes espèces ont déjà été décrits par plusieurs auteurs, en particulier Bonnier (5), aussi n'insisterons-nous pas sur ce point : ils peuvent se ramener à différents types dont les limites ne correspondent pas exactement avec la classification systématique des Légumineuses. Souvent même, ces caractères semblent liés au mode de végétation de la Légumineuse plus qu'à sa position systématique : ainsi, les espèces forestières, ou plus généralement arborescentes ou lianescentes, qu'elles appartiennent aux tribus des Sophorées ou des Dalbergiées ou à la sous-famille des Mimosées, présentent toutes des nodosités d'un type voisin : de forme allongée, parfois légèrement branchue, atteignant une longueur de 10 à 12 mm, lisses extérieurement, d'une consistance ferme, d'une couleur externe jaune orangé à ocre brun, à chair généralement rosée, peu nombreuses et de répartition assez périphérique sur les racines secondaires. Par contre, chez *Derris elliptica,* Dalbergiée de culture, on trouve des nodosités de forme allongée, mais à surface rugueuse abondamment sillonnée.

Les nodosités apparaissent dès le développement des premières feuilles : elles commencent à être visibles dès l'âge d'une semaine chez les espèces à croissance rapide (*Crotalaria, Pueraria* par exemple), à plusieurs semaines chez les espèces ligneuses. Elles continuent à se former pendant toute la période de végétation de la plante. Sur des plantes cultivées sur milieu artificiel, inoculées et alimentées par une solution nutritive sans azote, on peut encore observer de jeunes nodosités actives au début de la phase de fructification. Mais dès ce stade on voit de nombreuses nodosités en voie de dégénérescence; le contenu verdit puis noircit, puis la nodosité se vide ; en pleine terre, elle finit par disparaître, alors qu'en milieu artificiel les nodosités vides demeurent plus longtemps.

Les conditions saisonnières jouent aussi un rôle important dans l'évolution des nodosités : en saison sèche, on trouve très peu de nodosités sur les plantes de culture, mais le stade végétatif de la plante-hôte est aussi en liaison directe avec la saison. Sur les plantes bisannuelles ou pérennes, le nombre de nodosités diminue considérablement pendant l'intersaison sèche, et de nouvelles nodosités se forment ensuite sur les parties jeunes du système radiculaire.

## Isolement de souches - Caractères culturaux

Des souches bactériennes ont été isolées de la plupart des espèces par les techniques classiques sur le milieu gélosé suivant, à pH 6 :

| | | |
|---|---|---|
| Mannitol | 10 | g |
| Extrait de levure | 100 | ml |
| $KH_2PO_4$ | 0,5 | g |
| $MgSO_4 7H_2O$ | 0,2 | |
| NaCl | 0,1 | |
| $CaCl_2$ | 0,2 | |
| $FeCl_3$ | 0,01 | |
| $Na_2MoO_4$ | 0,01 | |
| $Na_3BO_3$ | 0,01 | |
| $ZnSO_4 7H_2O$ | 0,01 | |
| $MnSO_4 4H_2O$ | 0,01 | |
| $CuSO_4$ | 0,01 | |
| Agar | 18 | g |
| NaOH | 0,10 | N |
| $H_2O$ q. s. p. | 1 000 | ml |

La vitesse de prolifération est variable et les premières colonies apparaissent au bout de 2 à 10 jours. On observe la production d'un mucus de consistance coulante et d'aspect translucide chez les souches à croissance rapide, une consistance épaisse et visqueuse et une teinte laiteuse chez les souches à croissance lente ; parfois, la production se limite à un mucus rare et sec. Ces distinctions dans l'aspect du mucus formé et dans la vitesse de prolifération ne semblent pas toujours liées à la spécificité des souches. Par contre des souches isolées de plantes différentes cultivées sur un même sol forment fréquemment un mucus de même type.

Un caractère est commun à toutes les souches isolées : elles alcalinisent le milieu mannitol-extrait de levure (bleuissement du milieu à pH 6 contenant du bleu de bromothymol) : ce fait a déjà été signalé, notamment par Allen & Allen (1) et par Palacios & Bari (17). Galli (9) l'a également observé pour la plupart des souches spécifiquement tropicales, alors que les souches isolées de Légumineuses des régions tempérées acidifient le milieu. Chez les souches à croissance très rapide, en particulier chez des souches isolées de *Mimosa invisa* et de *Leucoena* sp., on observe à la longue une réacidification du milieu; cette réacidification est parfois très rapide et peut masquer l'alcalinisation initiale; mais elle ne s'accompagne jamais de dégagement gazeux.

Ainsi que l'ont signalé Bonnier & Seeger (6), nous avons également observé que les isolements effectués à partir de nodosités de *Pueraria phaseoloïdes* donnaient deux types de colonies; colonies à développement rapide, à mucus abondant et coulant ; colonies à croissance très lente, à mucus rare, petites et présentant une fluorescence bleutée; en outre, les colonies du premier type acidifient le milieu, tandis que les deuxièmes l'alcalinisent.

L'optimum de croissance se situe à un pH nettement acide. La vitesse de croissance a été déterminée par des mesures turbidimétriques sur des milieux liquides à différents pH ensemencés avec une souche isolée de *Crotalaria striata*. Après deux jours de culture à 29° C nous obtenions la courbe suivante (fig. 1).

La croissance optimum correspond à des pH compris entre 5,3 et 6,5.

### Effectivité de la Symbiose

Les expériences de culture de Légumineuses en conditions aseptiques totalement confinées donnent des résultats généralement peu concluants : les plantes se développent très mal, ce qui atténue considérablement les différences dues aux souches inoculées.

Au contraire, les résultats sont plus satisfaisants avec une culture en pots sur sable stérile à l'air libre, mais cette technique laisse des doutes quant aux contaminations par les germes de l'air. Elle ne peut être utilisée pour comparer l'effectivité de diverses souches. Toutefois, elle peut donner des renseignements sur les possibilités de telle ou telle Légumineuse vis-à-vis de la symbiose : dans ces conditions, diverses Légumineuses *(Crotalaria, Pueraria, Arachis)* inoculées avec une souche spécifique de Rhizobium ont pu être cultivées sans apport d'Azote sur milieu artificiel et se sont développées normalement jusqu'au stade de la fructification : leur nutrition azotée a donc été assurée par la fixation symbiotique.

## DEUXIEME PARTIE

## LA CROISSANCE ET LA NODULATION DES LEGUMINEUSES DANS LES SOLS FORESTIERS DE BASSE COTE D'IVOIRE

En région tropicale, la symbiose entre Légumineuse et Rhizobium est donc bien un fait réel et peut, en conditions favorables, jouer un rôle important. Précisément, les conditions offertes à la symbiose par les sols tropicaux ont été jusqu'à présent assez peu étudiées. Bonnier et Seeger (6) signalent l'importance du facteur sol sur la symbiose et insistent sur les conditions généralement très défavorables que rencontrent les Rhizobium dans les sols tropicaux. En particulier, les sols forestiers tropicaux posent à cet égard un double problème :

1. Les Légumineuses forestières, dont les représentants sont nombreux dans la forêt tropicale, sont-elles nodulées et quelle place la symbiose peut-elle prendre dans leur développement ?

2. Lorsqu'un sol forestier est défriché et mis en culture, quelles sont les conditions d'installation et de maintien des Rhizobium spécifiques de telle ou telle espèce de Légumineuse que l'on veut y cultiver ?

Ce problème revêt donc un aspect théorique et un aspect pratique.

### I — Les possibilités de nodulation des Légumineuses forestières

Il est connu que les Légumineuses de la forêt tropicale (arbres, arbustes et lianes) sont généralement dépourvues de nodosités, et que, même lorsqu'elles existent, leur nombre est toujours très restreint. Bonnier (5) et Bonnier et Seeger (6) ont prospecté les Légumineuses de la région de Yangambi, dans la cuvette congolaise et n'ont toujours trouvé que très peu de nodosités, et encore celles-ci n'existaient-elles que dans quelques situations particulières.

#### 1. Observation des Légumineuses forestières dans les conditions naturelles et en cultures en pots

Différents types de forêt ont été prospectés : forêts de la zone côtière (sols sur sables néogènes), notamment les forêts d'Adiopodoumé, du Banco, de l'Anguédédou ; forêts de l'intérieur, notamment celles de Yapo et du Téké, avec des sols sur schistes, ainsi que des forêts de montagne des régions de Man et de Sérédou (Guinée). Au cours de ces prospections, ont été examinés les systèmes radiculaires de jeunes Légumineuses forestières.

Notons en premier lieu que les Légumineuses forestières poussant hors de la forêt, en terrain découvert, présentent des nodosités : tel est le cas de *Baphia nitida* et *Albizzia adianthifolia*.

Bonnier (5), au Congo, a noté que les Légumineuses poussant en lisière de forêt et au bord des routes et chemins forestiers présentent des nodosités alors même qu'elles en sont dépourvues à l'intérieur de la forêt. En basse Côte d'Ivoire, le même phénomène a pu être observé. De plus, très souvent, le long des chemins forestiers ombragés, et même parfois, dans les sentiers et layons étroits, on trouve une Légumineuse rampante. *Desmodium adscendens*, qui porte toujours de petites nodosités. La présence de *D. adscendens* n'est pas constante : dans la forêt sur sol sableux degradé, type Adiopodoumé ou Banco, on la trouve exclusivement le long des routes et chemins très passants, mais jamais dans les petits sentiers. Au contraire, dans la forêt sur schistes du type Téké et surtout Yapo, on trouve cette Légumineuse assez loin le long des sentiers et layons forestiers et en taches plus importantes que dans la forêt sur sable. Dans la forêt de montagne de Sérédou, l'extension de *D. adscendens* est encore plus importante et on la retrouve parfois même hors des sentiers dans la forêt, où elle est également nodulée.

L'examen des Légumineuses arbustives ou lianescentes confirme cette remarque : dans la forêt sur sable, on ne trouve de jeunes plantes nodulées que dans quelques emplacements privilégiés, et encore très rarement : ces emplacements sont, en dehors des lisières, bords de route, sentiers et layons, déjà cités, des zones de bas-fonds conservant leur humidité toute l'année. Dans la forêt sur schiste, on en rencontre davantage, et surtout en ces mêmes emplacements.

Des Légumineuses arbustives *(Baphia, Albizzia)* cultivées en pots sur sols forestiers (sols de Yapo, du Banco, d'Adiopodoumé) présentent une nodulation plus abondante que les plantes poussant in situ, mais encore irrégulière. Au contraire, sur sol de culture (ferme d'Adiopodoumé, défriche de 4 ans) la présence de nodosités est constante.

## 2. Examen des causes possibles de la déficience en nodosités

Ces observations effectuées sur le terrain ou sur des plantes poussant en pots, montrent que les Légumineuses forestières sont susceptibles de porter des nodosités au même titre que les espèces cultivées ; si les conditions sont favorables, la nodulation peut être relativement abondante. Il ne s'agit donc pas d'une inhibition spécifique, sauf dans le cas particulier de la plupart des Césalpiniées qui, comme l'ont observé plusieurs auteurs, notamment Allen & Allen (1) ne portent jamais de nodosités.

### Facteur éclairement

Il s'agit donc d'une inhibition d'ordre écologique. D'après Bonnier (5), la faible luminosité de la forêt tropicale pourrait expliquer la faible nodulation des Légumineuses ; effectivement, on sait que la nodulation et la fixation symbiotique d'azote sont sous la dépendance directe de l'assimilation chlorophyllienne. Toutefois, suivant Richards (18), Kramer & Kozlowski (13), les plantes forestières tropicales ou tempérées présenteraient leur optimum de photosynthèse pour une intensité lumineuse atténuée : leur point de compensation serait plus faible que celui des plantes de lumière ; de même Lemée (14) a montré que chez le cacaoyer, en Côte d'Ivoire, le maximum de photosynthèse correspondait à une intensité de 25 % environ de l'insolation maximum.

Une expérience de culture en pots de *Baphia nitida* dans des conditions variées, mais naturelles de luminosité nous a montré que le maximum de croissance et de nodulation n'avait pas lieu pour le maximum d'insolation mais pour une luminosité plus faible (environ 1/10 de l'insolation maximum) : par contre les *Baphia* cultivés dans les conditions d'éclairement de la forêt présentaient une croissance très retardée et pratiquement pas de nodosités (tableau 1).

TABLEAU 1

| Intensité lumineuse approximative (en Lux) par une journée moyennement ensoleillée | Insolation maximum 40 000 | Galerie couverte 4 000 | Sentier forestier 250 | Sous forêt 180 | p.p.d.m.s. (1) |
|---|---|---|---|---|---|
| Système foliaire : Poids sec moyen (mg) | 593,3 | 654,6 | 285,8 | 154,8 | 135,1 |
| Nodosités : Poids sec moyen (2) | 19,1 | 25,9 | 2,1 | 0 | 2,1 |

(1) plus petite différence moyenne significative
(2) pour deux plantes, huit répétitions.

Cette expérience réalisée dans des conditions naturelles d'éclairement, donc très mal définies, n'a évidemment pas une valeur absolue. Elle tend cependant à montrer qu'il existe un seuil d'éclairement à partir duquel les nodosités commencent à se former, mais surtout que le maximum de nodulation se produit pour un optimum d'éclai-

rement, correspondant sans doute, bien que la différence entre le poids du système foliaire pour 4 000 et 40 000 Lux ne soit pas significative, à l'optimum de photosynthèse. D'ailleurs, d'après Aubréville, la plupart des Légumineuses forestières sont en fait des espèces de lumière, et il est probable qu'elles se développent à la faveur de clairières et chablis. Il n'est donc pas sûr que les jeunes plantes que l'on déterre en forêt poussent dans les conditions les plus favorables de luminosité. Quant aux arbres ayant atteint leur plein développement, il est en pratique impossible d'examiner leur système radiculaire.

### Facteur Rhizobium

Nous avons vu que des *Baphia* cultivés en pots dans des conditions normales d'éclairement présentaient en sols forestiers une nodulation beaucoup plus irrégulière et en général moins abondante qu'en sol de culture, dans les mêmes conditions. Ce caractère irrégulier, presque accidentel de la nodulation en sol forestier, pourrait être dû à une déficience en Rhizobium.

Le dénombrement des Rhizobium présents dans le sol offre de très grandes difficultés : le milieu de culture n'étant pas sélectif, les méthodes d'isolement direct du sol ne peuvent donner que des renseignements d'ordre qualitatif, mais non une idée de la richesse du sol en ces germes. L'isolement par l'intermédiaire d'une plante-hôte piège cultivée dans des dilutions successives de sol, technique que nous avons employée, ne peut fournir que des éléments de comparaison entre divers sols, mais non une valeur absolue du nombre de Rhizobium.

La plante-piège utilisée a été *Arthrosamanea altissima* (ex *Pithecoelobium altissimum*), mimosée poussant sur les berges de lagune, cultivée sur milieu sable-vermiculite imprégné d'une solution nutritive sans azote et inoculé par des dilutions croissantes de sol correspondant à des poids de sol allant de $5.10^{-1}$ à $5.10^{-7}$ g. Cette expérience qui a porté sur divers sols de forêt, de savane et de culture a donné les résultats suivants :

| | Dilution-limite ayant provoqué la nodulation de la plante-piège |
|---|---|
| Forêt de Yapo | $5.10^{-2}$ à $5.10^{-3}$ |
| Forêt du Téké | $5.10^{-1}$ ou pas de nodulation du tout |
| Forêt du Banco | $5.10^{-1}$ à $5.10^{-2}$ ou pas de nodulation |
| Bosquets de la savane (Dabou) | $5.10^{-1}$ à $5.10^{-3}$ |
| Savane | $5.10^{-1}$ à pas de nodulation |
| Sol de culture (Azaguié) | $5.10^{-3}$ (sol n'ayant jamais porté de Légumineuses) |
| | $5.10^{-6}$ (sol couvert de *Centrosema pubescens*) |

Bien que ces résultats ne présentent aucune valeur absolue, on peut cependant en conclure que les sols forestiers, ainsi que les sols de savane sont beaucoup moins riches en Rhizobium que les sols cultivés, surtout lorsqu'ils sont défrichés depuis plusieurs années. Les Rhizobium ne présentent d'ailleurs pas un cas particulier et il a été observé par ailleurs (2) que les germes nitrificateurs étaient également très rares en sol forestier, dont la flore est surtout riche en champignons et germes cellulolytiques. Cette conclusion semble d'ailleurs évidente a priori, car la densité de Légumineuses en forêt, comme d'ailleurs en savane, est infiniment plus faible que dans une parcelle défrichée où elles s'installent en général plus ou moins spontanément à la longue, et a fortiori dans une parcelle cultivée en Légumineuses. Une plantule de Légumineuse germant sous forêt a donc assez peu de chances d'avoir ses racines colonisées par des Rhizobium.

Cependant, diverses autres expériences sur des Légumineuses de culture ou de forêt cultivées en pots de sol forestier ont montré que, même dans le cas d'inoculation du sol par une souche pure de Rhizobium spécifique, les résultats demeuraient toujours irréguliers et peu concluants. La pauvreté du sol en Rhizobium n'est donc certainement pas le seul facteur en cause pour expliquer la rareté des nodosités sur les Légumineuses forestières.

## II — Mise en évidence en sol forestier d'un phénomène d'inhibition sur la croissance et la nodulation des Légumineuses

Une Légumineuse de couverture, *Crotalaria usaramoensis* et une Légumineuse arbustive, *Arthrosamanea altissima*, ont été cultivées en pots sur quatre sols différents :

Sol I : ferme d'Adiopodoumé défriché depuis 4 ans (sable tertiaire)
Sol II : forêt d'Adiopodoumé (sable tertiaire)
Sol III : forêt du Banco (sable tertiaire)
Sol IV : forêt du Téké (schiste)

Les pots ont été placés sous la galerie du laboratoire où l'intensité lumineuse par une journée moyennement ensoleillée est de 4 000 lux environ.

Nous donnons ci-après (tableau 2) les résultats concernant les différents sols avec, en regard, la plus petite différence moyenne significative (ppdms).

TABLEAU 2 (moyennes de 10 résultats)

| | Sol I | Sol II | Sol III | Sol IV | ppdms |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. Crotalaria usaramoensis : | 20 plantes par pot ; récolte à 1 mois | | | | |
| Poids sec moyen de nodosités par plante : mg | 2,13 | 0,16 | 0,40 | 0,29 | 0,85 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg par plante | 88 | 22 | 25 | 23 | 19,6 |
| 2. Arthrosamanea altissima : | 5 plantes par pot ; récolte à 2 mois | | | | |
| Poids sec moyen de nodosités par plante : mg | 10,5 | 3,0 | 2,7 | 0,9 | 2,3 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg par plante | 122 | 113 | 65 | 120 | 26,1 |

Les résultats sont donc très différents suivant que l'on considère la Légumineuse de culture, ou la Légumineuse arbustive.

Sur *Arthrosamanea altissima,* le poids de nodosités dans les trois sols forestiers est significativement plus faible que le poids de nodosités obtenu avec le sol de culture. Par contre, à l'exception du sol III, on ne note pas de différence significative en ce qui concerne le poids du système foliaire de la plante entre le sol de culture et les sols de forêt. Nous avons donc dans ce cas "inhibition" de la nodulation, sans "inhibition" de la croissance.

Sur *Crotalaria usaramoensis,* par contre, la différence est significative à la fois sur la nodulation et sur la croissance entre les sols forestiers et le sol de culture, et l'on constate ainsi une double "inhibition".

## III — Recherche de la nature de ces phénomènes d'inhibition

### 1. Effet de l'apport au sol d'une solution nutritive sans azote

Le phénomène d'inhibition précédemment décrit pouvant être dû à une carence, nous avons dans une première série d'expériences, étudié l'effet sur la croissance et la nodulation de diverses Légumineuses, de l'apport d'une solution nutritive complète, sans azote, à des cultures en pots sur sols forestiers.

Dans les essais ci-après, nous avons employé un sol forestier d'Adiopodoumé, de pH 5,04, en pot de 1 litre. La solution nutritive utilisée a été la suivante, à pH 5, afin d'éviter de modifier le pH du sol :

| | | | |
|---|---|---|---|
| $KH_2PO_4$ | 0,250 g | $MgSO_4\ 7H_2O$ | 0,200 |
| $K_2HPO_4$ | 0,250 | $Ca(H_2PO_4)_2\ H_2O$ | 0,200 |
| KCl | 0,350 | $CaHPO_4\ 2H_2O$ | 0,133 |
| NaCl | 0,050 | $ZnSO_4\ 7H_2O$ | 0,005 |
| $CaSO_4\ 2H_2O$ | 0,067 | $MnSO_4\ 4H_2O$ | 0,005 |
| $Fe_2(SO_4)_3$ | 0,027 | $CuSO_4$ | 0,005 |
| $NaBO_2$ | 0,005 | $H_2O$ q.s.p. | 1 000 ml |
| $Na_2MoO_4\ 2H_2O$ | 0,005 | | |

Dans l'essai n° III (tableau 3), cette solution a été répartie à raison de 200 ml par pot avec les dilutions suivantes : O (c'est-à-dire eau pure), 1/64, 1/16, 1/4 1/1 (c'est-à-dire solution pure). La plante cultivée est *Crotalaria usaramoensis,* à raison de deux plantes par pot, récoltées à l'âge de quatre semaines. L'essai comportait aussi d'autres traitements (inoculation, apport d'azote ou non) dont il n'est pas tenu compte :

TABLEAU 3 (moyennes de 12 résultats)

| Dilutions..... | 0 | 1/64 | 1/16 | 1/4 | 1/1 | ppdms |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Poids sec moyen de nodosités : mg pour 2 plantes | 1,26 | 0,80 | 0,97 | 1,05 | 4,96 | 1,02 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg pour 2 plantes | 36,0 | 27,7 | 27,3 | 34,3 | 79,5 | 10,7 |

Seule la dilution 1/1 (solution pure) a produit un effet significativement différent des autres dilutions, à la fois sur la nodulation et sur la croissance de la Légumineuse.

L'essai n° IV (tableau 4) a confirmé sur *Crotalaria usaramoensis* les résultats du précédent. Le substrat est constitué par le même sol d'Adiopodoumé, à raison de 1200 g par pot de 1 litre. La solution nutritive est la même que précédemment, mais employée seulement aux dilutions O (c'est-à-dire eau pure ou s) et 1 (c'est-à-dire solution pure ou S); deux plantes par pot avec récolte à 4 semaines. De plus l'essai a été renouvelé après la première récolte sur les mêmes pots et dans les mêmes conditions, mais sans nouvel apport.

TABLEAU 4 (moyennes de 12 résultats)

| Solution..... | | S | s | ppdms |
|---|---|---|---|---|
| Poids sec moyen de nodosités : mg pour 2 plantes | 1ère récolte | 2,86 | 0,30 | 0,75 |
| | 2ème récolte | 2,29 | 0,73 | 0,69 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg pour 2 plantes | 1ère récolte | 95,0 | 24,6 | 19,8 |
| | 2ème récolte | 67,6 | 37,2 | 5,9 |

L'apport de solution nutritive sans azote augmente donc significativement la croissance et la nodulation de *Crotalaria usaramoensis.*

L'essai n° V (tableau 5) a porté cette fois sur une autre Légumineuse de couverture, *Pueraria phaseoloides :* sur cette plante rampante, l'inhibition de la croissance se traduit par une absence d'élongation : la plante n'émet pas de stolons, ses entre-nœuds restent courts, les feuilles petites et anormalement vertes. Le protocole suivi est le même que dans l'expérience précédente, mais les deux séries sont groupées dans les résultats du tableau suivant :

TABLEAU 5 (moyennes de 24 résultats)

| Solution..... | S | s | ppdms |
|---|---|---|---|
| Poids sec moyen de nodosités : mg pour 2 plantes : | 12,42 | 0,74 | 3,45 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg pour 2 plantes | 434,6 | 183,7 | 64,6 |

Là encore, l'apport de solution nutritive a eu un effet significatif sur la croissance et la nodulation de *Pueraria phaseoloides.*

Les deux essais suivants, groupés sous le n° IV, ont porté sur une Mimosée arbustive, *Albizzia sassa* (espèce de lumière). Le protocole est le même que lors des expériences précédentes, mais les plantes ont été récoltées dans la première à l'âge de huit semaines, dans la seconde à l'âge de quinze semaines.

TABLEAU 6 (moyennes de 12 résultats)

| Solution..... | | S | s | - ppdms |
|---|---|---|---|---|
| Poids sec moyen de nodosités : mg pour 2 plantes | 1ère expér. | 9,13 | 1,55 | 3,31 |
| | 2ème expér. | 35,95 | 8,03 | 18,53 |
| Poids sec moyen du système foliaire : mg pour 2 plantes | 1ère expér. | 271,1 | 146,0 | 100,7 |
| | 2ème expér. | 555,3 | 44,1 | 160,8 |

Dans toutes les expériences précédentes, l'apport d'une solution nutritive complète, mais sans azote, a produit le même effet positif sur la croissance et la nodulation des Légumineuses étudiées : il est donc possible de conclure que le phénomène d'inhibition est causé, au moins en partie, par une carence en un ou plusieurs éléments.

## 2. Recherche de l'élément responsable. Mise en évidence d'une déficience en Phosphore

A la suite des essais précédents, a été mise en place une expérience (n° VII) différenciant les éléments de la solution nutritive primitive en quatre groupes :

— Solution 1 =
$K_2SO_4$ à 3,485 g/litre, apportant K et S
— Solution 2 =
$MgSO_4\ 7H_2O$ à 4,930 g/litre apportant Mg et S
— Solution 3 =
$(PO_4H_2)_2Ca$ à 5,042 g/litre apportant Ca et F
— Solution 4 =
Oligoéléments : B, Mo, Zn, Mn, Cu.

Toutes ces solutions ont été ajustées vers pH 5,5.

L'essai a été effectué en pots de 1 litre avec 1200 g de sol forestier d'Adiopodoumé par pot. Il a porté sur *Pueraria phaseoloïdes* cultivé à raison de 2 plantes par pot et récolté à l'âge de deux mois.

Les traitements comportent les combinaisons suivantes des différentes solutions employées seules ou mélangées en parties égales :

— Traitement 0 :
250 ml d'eau
— Traitements 1, 2, 3, 4 :
250 ml de l'une des solutions 1, 2, 3 ou 4 diluée à 10%
— Traitements 12, 13, 14, 23, 24, 34 :
250 ml du mélange 2 à 2 des solutions 1, 2, 3, 4 diluées à 20%
— Traitements 123, 124, 134, 234 :
250 ml du mélange 3 à 3 des solutions 1, 2, 3, 4 diluées à 30%
— Traitement 1234 :
250 ml du mélange des 4 solutions 1, 2, 3 et 4 diluées à 40%.

TABLEAU 7 (moyennes de 8 résultats)

| Traitements (+ ou -) | - 1 | + 1 | - 2 | + 2 | - 3 | + 3 | - 4 | + 4 | ppdms |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Poids sec moyen de nodosités pour 2 plantes | 6,10 | 6,59 | 5,02 | 7,67 | 0,90 | 11,79 | 7,21 | 5,49 | 3,79 |
| Poids sec moyen du système foliaire | 538 | 572 | 605 | 506 | 271 | 840 | 507 | 604 | 216 |
| Teneur en P% du système foliaire | 0,173 | 0,239 | 0,195 | 0,216 | 0,091 | 0,321 | 0,178 | 0,234 | 0,061 |

Seul le traitement 3 (Ca + P) augmente de façon hautement significative le poids de nodosités et le poids du système foliaire. Les autres traitements n'ont pas d'action significative.

On voit également que la teneur en Phosphore du système foliaire (ainsi que celle du système radiculaire que nous ne donnons pas dans ce tableau) est, elle aussi, significativement accrue par le traitement 3, ce qui prouve que c'est bien l'élément Phosphore, et non le Calcium, qui agit. Notons également que le traitement 1 (K + S) cause lui aussi une augmentation de la teneur en P, mais à la limite de la signification. Enfin, les seules interactions significatives sont entre les traitements 1 + 4 et 2 + 4 qui, associés, augmentent la teneur en Phosphore.

Nous avons alors effectué également un dosage du Phosphore sur les *Crotalaria* de la 2ème récolte de l'essai n° IV qui nous a donné les résultats suivants en P% du poids sec :

TABLEAU 4 bis

| (essai n° IV) (moyennes de 12 résultats) | | | |
|---|---|---|---|
| Solution..... | S | s | ppdms |
| P% du poids sec du système foliaire | 0,436 | 0,192 | 0,065 |

Donc l'apport d'une solution minérale complexe augmente également la teneur en Phosphore des plantes, ce qui confirme l'existence d'une déficience en Phosphore assimilable.

Dans les expériences suivantes, l'apport de phosphore minéral a été réalisé au moyen de la solution suivante :

| | |
|---|---|
| $KH_2PO_4$ | 84,860 g |
| $Na_2HPO_4$ $10H_2O$ | 7,785 g |
| $H_2O$ qsp | 1 000 ml |
| pH | 5,2 |

à raison de 250 ml de cette solution diluée au 1/100 par pot de 1 200 g de sol.

L'expérience VIII a porté sur *Pueraria phaseoloïdes* (2 plantes par pot, récoltées à 4 semaines) toujours sur sol forestier d'Adiopodoumé, avec apport (P) ou sans apport (p) de la solution de phosphates ci-dessus.

TABLEAU 8 (moyennes de 24 résultats)

| | P | p | ppdms |
|---|---|---|---|
| Poids de nodosités : mg pour 2 plantes | 9,70 | 0,95 | 2,81 |
| Poids du système foliaire : mg pour 2 plantes | 363,7 | 133,6 | 67,7 |
| Teneur en P% (système foliaire) | 0,152 | 0,064 | 0,010 |

L'apport de phosphore minéral, sous une autre forme que dans l'essai n° VII produit donc également un effet significatif sur la croissance, la nodulation et la teneur en P de *Pueraria*.

## 3. Extension à d'autres types de sols forestiers

L'inhibition de la croissance et de la nodulation des Légumineuses de couverture a été trouvée sur divers types de sols forestiers, mais les résultats précédents concernant la déficience en phosphore ont été obtenus avec le sol d'Adiopodoumé, c'est-à-dire, un sol sur sable tertiaire assez pauvre. On peut donc se demander si d'autres types de sols forestiers présentent également cette même déficience en phosphore vis-à-vis des Légumineuses. D'autres essais ont été effectués, toujours dans les conditions de l'essai n° VIII, sur *Pueraria phaseoloïdes* et divers types de sols forestiers :

Essai n° XIII (tableau 13)
Sol A = Forêt d'Adiopodoumé sur sables néogènes
Sol S = Forêt de Singrobo sur dolérites
Sol T = Forêt du Téké sur schistes
Essai n° XIV (tableau 13)
Sol LM1 = Forêt de La Mé sur sables néogènes

L'essai n° XIII a été renouvelé après la première récolte, dans les mêmes pots et dans les mêmes conditions, mais sans nouvel apport.

Le protocole de l'essai est le même que précédemment.

TABLEAU 13 (moyennes de 20 résultats)

| | | Sol | P | p | ppdms |
|---|---|---|---|---|---|
| Poids de nodosités : mg pour 2 plantes | XIII-1 | A | 4,72 | 1,78 | 4,27 |
| | | S | 13,42 | 0,11 | 4,27 |
| | | T | 13,8 | 0,98 | 4,27 |
| | XIII-2 | A | 3,39 | 0,53 | 2,76 |
| | | S | 8,53 | 1,04 | 2,76 |
| | | T | 6,96 | 0,48 | 2,76 |
| | XIV | LM1 | 18,62 | 4,81 | 9,84 |
| Poids du système foliaire : mg pour 2 plantes | XIII-1 | A | 129,2 | 105,6 | 64,6 |
| | | S | 447,2 | 143,8 | 64,6 |
| | | T | 305,6 | 123,6 | 64,6 |
| | XIII-2 | A | 170,0 | 93,2 | 47,9 |
| | | S | 322,8 | 124,3 | 47,9 |
| | | T | 305,6 | 101,0 | 47,9 |
| | XIV | LM1 | 328,9 | 228,4 | 87,1 |
| Teneur en P% du système foliaire | XIII-1 | A | 0,520 | 0,169 | 0,048 |
| | | S | 0,366 | 0,117 | 0,048 |
| | | T | 0,446 | 0,107 | 0,048 |
| | XIII-2 | A | 0,338 | 0,044 | 0,028 |
| | | S | 0,259 | 0,038 | 0,028 |
| | | T | 0,346 | 0,033 | 0,028 |
| | XIV | LM1 | 0,430 | 0,172 | 0,043 |

Notons que, pour le sol A 1ère récolte, l'apport de P n'a pas causé une augmentation significative du poids des des nodosités ni du poids du système foliaire de la plante. Par contre, dans tous les autres cas, l'effet de l'apport de phosphore minéral a confirmé de façon extrêmement significative la déficience phosphorée trouvée d'abord dans le sol forestier d'Adiopodoumé. L'effet de l'apport de P sur les sols S et T, plus riches par ailleurs, est encore plus spectaculaire que sur le sol d'Adiopodoumé.

## 4. Comparaison entre sol forestier et sols défrichés

Ce phénomène d'inhibition de la croissance et de la nodulation des Légumineuses, ramené par la suite à une carence en phosphore, se manifeste surtout dans les sols forestiers, et beaucoup moins dans un sol de culture. On peut donc prévoir que le défrichement du sol forestier conduise à une évolution du sol au cours de laquelle cette déficience disparait. Pour déterminer s'il en est bien ainsi, une expérience en pots (exp. XIV) a été réalisée sur trois sols de la station I.R.H.O. de La Mé :

LM 1 : sol forestier

LM 2 : sol défriché depuis 7 mois, brûlé depuis 4 mois

LM 3 : sol défriché depuis 5 ans

aucun de ces sols n'ayant reçu d'apport de phosphates depuis le défrichement. L'expérience a porté sur *Pueraria phaseoloïdes* dans les conditions habituelles. Le tableau 14 résume les résultats.

TABLEAU 14 (moyennes de 20 résultats)

| | 1 | | 2 | | 3 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | P | p | P | p | P | p | ppdms |
| Poids de nodosités mg pour 2 plantes | 18,62 | 4,81 | 29,75 | 2,56 | 15,84 | 36,96 | 9,84 |
| Poids du système foliaire : mg pour 2 plantes | 328,9 | 228,4 | 415,7 | 146,9 | 344,0 | 364,7 | 87,1 |
| P% (système foliaire) | 0,430 | 0,172 | 0,360 | 0,122 | 0,298 | 0,360 | 0,043 |

L'apport de Phosphore minéral provoque un effet significatif à la fois sur les plantes poussant dans le sol forestier et sur celles poussant dans le sol récemment défriché. Sur le sol défriché anciennement, l'apport de P n'a aucun effet sur la croissance de la plante; par contre, il semblerait avoir un effet négatif sur la nodulation ainsi que sur la teneur en P, pour une raison encore inexpliquée.

## 5. Aspect de la carence sur le terrain

Afin de déterminer si cette carence en phosphore s'observe également sur le terrain, l'essai suivant a été mis en place à la station de La Mé.

Parcelles

E 51 (sol LM 2 de l'essai XIV) : défrichée en octobre 1960, brûlée en janvier 1961.

E 62 (sol LM 3 de l'essai XIV) : défrichée en avril 1956, brûlée en janvier 1957.

Traitements (mai 1961)

Dans la parcelle E 51 l'interligne 1 a reçu 115 kg de phosphate bicalcique (soit environ 150 kg/ha) ; l'interligne 2 a été conservé comme témoin.

Dans la parcelle E 62, les interlignes 1 et 3 ont reçu 100 kg de phosphate bicalcique ; les interlignes 2 et 4 ont été conservés comme témoin.

La parcelle E 51 a été ensemencée en *Pueraria phaseoloïdes* en mai 1961.

Dans la parcelle E 62 le *Pueraria* semé en 1957 a été simplement recépé.

En janvier 1961, des observations et des prélèvements de sol et de matériel végétal ont été effectués et le matériel végétal a été analysé. Nous résumons ci-après les résultats de ces observations d'analyses :

a) Sur la parcelle E 51 (défrichée en 60-61) pas de différences visibles du développement du *Pueraria* entre les interlignes 1 et 2. Par contre, dans l'interligne 1, la partie proche de la forêt présente un développement médiocre du *Pueraria*.

b) Des feuilles de *Pueraria* ont été prélevées à raison de cinq prélèvements de 10 feuilles dans chaque interligne (prélèvements par couples en vis-à-vis de la 7ème feuille à partir de l'extrémité du stolon). Les poids secs suivants ont été notés pour 10 feuilles :

TABLEAU 1 A

| Prélèvements | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| Interligne 1 (P) | 6,67 | 7,49 | 6,45 | 4,94 | 4,31 |
| Interligne 2 (sans P) | 4,71 | 4,57 | 5,09 | 4,62 | 6,31 |

Les prélèvements de l'interligne 1 ont un poids légèrement supérieur à ceux de l'interligne 2, à l'exception du prélèvement n° 5, correspondant à la zone où nous avions noté un développement médiocre du *Pueraria*. Si on élimine le prélèvement 5, aberrant, on est à la limite du seuil de signification.

c) Le diagnostic foliaire ne révèle aucune différence dans la teneur en P entre les prélèvements des interlignes 1 et 2.

d) Des tranchées ont été effectuées aux emplacements des prélèvements précédents. Des prélèvements de sol ont été effectués aux bords de ces tranchées, avec les racines de *Pueraria*.

Après tamisage des échantillons de sol et pesée des racines et des nodosités recueillies, nous avons obtenu les résultats suivants en mg de poids sec rapportés à 1 kg de sol.

TABLEAU 2 A

| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Interligne 1 | Nodosités | 0,13 | 0,29 | 0,51 | 0,16 | 0,30 |
| | Racines | 0,37 | 1,39 | 1,43 | 0,56 | 1,13 |
| | N/R | 0,34 | 0,21 | 0,35 | 0,29 | 0,26 |
| Interligne 2 | Nodosités | 0,02 | 0,08 | 0,06 | 0,02 | 0,75 |
| | Racines | 0,25 | 0,47 | 0,47 | 0,42 | 0,55 |
| | N/R | 0,09 | 0,18 | 0,13 | 0,05 | 1,36 |

L'analyse statistique n'a pas été possible : toutefois, en dehors du prélèvement n° 5 du 2ème interligne nettement aberrant, on note une augmentation sensible du poids de nodosités dans les parcelles ayant reçu l'apport de Phosphate.

Cette observation a été confirmée par un essai en pot effectué sur les sols de ces deux interlignes dans les conditions déjà décrites, c'est-à-dire :

1200 g de sol par pot de 1 l : sol prélevé sur l'ensemble de la parcelle sauf à l'emplacement du prélèvement 5 précédent ;

Apport ou non de P à raison de 250 ml de solution à 0,2 g de P par litre.

5 répétitions, disposées en blocs :

TABLEAU 3 A

| | 1er interligne | | 2ème interligne | | ppdms |
|---|---|---|---|---|---|
| | P | p | P | p | |
| Poids de nodosités : mg pour 2 plantes | 27,78 | 22,54 | 20,48 | 0,60 | 5,64 |
| Poids du système foliaire : mg pour 2 plantes | 410,2 | 238,2 | 189,2 | 119,0 | 111,0 |
| P% | 0,430 | 0,320 | 0,376 | 0,117 | 0,088 |

Dans le prélèvement effectué dans le premier interligne, on n'observe donc plus de différence significative dans le poids de nodosités entre les traitements P et p, alors que la différence reste seulement significative pour le 2ème interligne.

Notons en plus que les différences entre les interlignes 1 et 2 sont significatives pour toutes les données du tableau, ce qui serait une action bénéfique de l'épandage de phosphate.

Sur la parcelle E 62, par contre, le *Pueraria* présente un développement très médiocre avec des plages importantes envahies par des graminées. Le diagnostic foliaire a donné des teneurs en N, P et K bien inférieures à celles de la parcelle E 51, mais les résultats ne sont pas comparables pour les deux raisons suivantes : les *Pueraria* de E 62 sont plus âgés que ceux de la parcelle E 51 ; d'autre part, nous n'avons pu prélever les feuilles d'un rang déterminé, les stolons étant tous coupés par les pratiques culturales.

De plus, les teneurs en P entre les feuilles des interlignes traités et non traités ne révèlent aucune différence. Cette parcelle ne nous a donc apporté aucun renseignement valable.

En résumé, nous pouvons conclure que l'apport de P à la parcelle récemment défrichée a eu un effet bénéfique, révélé surtout par l'essai en pots. Les conditions de l'expérimentation sur le terrain ne permettent pas de constater des différences vraiment significatives mais cet essai tend à confirmer l'influence de P sur l'activité des Rhizobium dans le sol (poids de nodosités) et sur la croissance du Pueraria (poids des feuilles), mais non sur les teneurs en P de celui-ci. Il serait à reprendre dans des conditions expérimentales plus rigoureuses.

## 6. Etude des causes possibles de cette déficience en Phosphore

Teneur en Phosphore total et assimilable des sols forestiers

Au cours de l'expérience XIII, l'analyse des trois sols A, S, T a été effectuée : TABLEAU 4 A

| | P total o/oo | P ass. ppm |
|---|---|---|
| A | 0,040 | 6,35 |
| S | 0,047 | 7,05 |
| T | 0,023 | 7,31 |

Malgré des réserves en P à peu près normales, ces trois sols contiennent des quantités très faibles de phosphore assimilable.

Différentes formes de Phosphore

Une analyse des différentes formes de Phosphore dans les sols de La Mé (LM 1, 2 et 3) a été effectuée au laboratoire de Chimie des Sols du C.S.T.- Bondy par B. Dabin sur des échantillons prélevés en janvier 1962 :

TABLEAU 5 A

| | LM 1 (forêt) | LM 2 (parcelle E 51) 1 (+P) | 2 (sans P) | LM3 (parcelle E 62) 1 (+P) | 2 (sans P) |
|---|---|---|---|---|---|
| Phosphore minéral utilisable (p.p.m.) | 52,5 | 115 | 57,5 | 135 | 147,5 |
| Phosphate de fer d'inclusion (p.p.m.) | 120 | 130 | 140 | 150 | 150 |
| Phosphore organique (p.p.m.) | 85 | 55 | 40 | 45 | 65 |
| Phosphore total (p.p.m.) | 257,5 | 297,5 | 237,5 | 330,0 | 362,5 |

On a donc une augmentation de la teneur en P utilisable dans la parcelle E 62 (défriche de 7 ans) sur laquelle l'apport de phosphate n'a d'ailleurs pas marqué ; au contraire, la teneur en P utilisable de la parcelle E 51 (défriche récente) est très voisine de celle du sol forestier dans l'interligne témoin ; par contre elle a augmenté avec l'apport de phosphate. Quant au phosphore organique, c'est sous forêt que sa teneur est la plus élevée. Cette analyse confirme donc les observations de l'essai n° XIV : la carence phosphorée existant dans le sol forestier LM 1 et le sol LM 2 a disparu dans le sol LM 3.

Evolution de P assimilable en cours d'incubation

Des poids de 20 g de chacun de ces sols ont été mis en boîte de Pétri et humectés
1) avec de l'eau distillée
2) avec une solution de phosphates apportant 75,69 ppm de Phosphore aux 20 g de sol.
5 répétitions.

Puis ces boîtes de Pétri ont été mises à incuber un mois à l'étuve à 30° C.

Le phosphore assimilable a alors été dosé par la méthode de Truog : le tableau 15 donne les teneurs initiales et finales en P assimilable.

TABLEAU 15

| | P initial p.p.m. (moyenne des 5 répétitions) | P final p.p.m. (pour chaque répétition) |
|---|---|---|
| Sol A 1) - P | 6,35 | 38,72 — 44,88 — 8,80 — 8,80 — 7,04 |
| 2) + P | 82,05 | 51,04 — 57,20 — 55,44 — 24,64 — 23,76 |
| Sol S 1) - P | 7,05 | 34,32 — 25,52 — 26,40 — 29,92 — 24,64 |
| 2) + P | 82,75 | 29,92 — 35,20 — 36,96 — 33,44 — 36,08 |
| Sol T 1) - P | 7,31 | 9,68 — 41,36 — 37,84 — 41,36 — 41,36 |
| 2) + P | 83,01 | 45,76 — 46,64 — 22,00 — 48,40 — 44,88 |

Il semble donc qu'il se produise une évolution de la teneur en P assimilable du sol, tendant à un même équilibre, quelle que soit la teneur initiale. Cette évolution est d'ailleurs irrégulière dans le sol d'Adiopodoumé, et dans le sol du Téké : partant de la teneur initiale du sol, sans adjonction de Phosphore, trois échantillons sur les dix correspondant à ces deux sols n'ont pratiquement pas évolué ; au contraire, partant de la teneur initiale augmentée par l'apport de phosphore, la rétrogradation de P assimilable est beaucoup plus complète dans trois échantillons également sur les dix. Cette évolution semble plus régulière pour le sol de Singrobo où les cinq échantillons se sont comportés de façon semblable dans les deux cas.

Ces phénomènes, notamment celui de la rétrogradation, permettent d'expliquer certaines irrégularités observées au cours de nos expériences : pour certaines répétitions en effet, le phosphore apporté ne marquait pas ou marquait très peu.

Cette évolution, de par son irrégularité même, et le caractère discontinu de cette irrégularité est très certainement de nature biologique. Il est à remarquer que cette évolution s'apparente à la loi du "tout ou rien", comme s'il y avait à un certain moment une modification brutale et totale de la flore microbienne du sol forestier : lorsque cette modification a lieu, on a augmentation de la teneur en P assimilable; sinon, cette teneur ne varie pas. L'apport de P minéral semble seulement accélérer cette évolution lorsqu'elle a lieu, pour atteindre un nouvel équilibre ; sinon, on tend vers l'équilibre initial. La teneur en P assimilable ne serait d'ailleurs qu'un aspect d'une évolution plus générale, telle qu'une minéralisation de l'humus

forestier par exemple. Une étude spéciale serait nécessaire pour en déterminer les conditions exactes. Ces problèmes de la minéralisation du phosphore organique du sol ont été évoqués par divers auteurs, notamment Moreau (15) et Roche & de Barjac (19). Gerretsen (10) a également établi une influence des microorganismes sur l'assimilabilité du phosphore par les plantes.

D'autres faits, demandant à être confirmés ou approfondis, sont à signaler :

Dans les expériences de culture en pots de *Pueraria* sur sol forestier, il arrive dans certains cas, si on laisse la plante en pot suffisamment longtemps, que l'on observe un démarrage de celle-ci, sans apport de Phosphore : ce démarrage, toujours assez brutal, coïncide avec l'apparition de nombreuses nodosités sur les racines. Par rapport à une plante de même âge n'ayant pas "démarré", on observe une teneur supérieure en phosphore des parties aériennes de la plante, et surtout des jeunes feuilles et des bourgeons terminaux, sans qu'on puisse déceler de différences notables dans les teneurs en phosphore assimilable des pots correspondants. Ce démarrage des *Pueraria* semble d'ailleurs se produire de manière constante en plein champ, même sur un sol récemment défriché (cas du sol LM 2).

Notons enfin que si l'on repique en sol forestier des *Pueraria* prénodulés sur milieu artificiel, après une période d'adaptation de quinze jours environ, ils ne présentent plus le phénomène d'inhibition de croissance, caractérisé, nous l'avons vu, par de petites feuilles anormalement vertes. Au contraire, des Pueraria également prénodulés, mais auxquels on a supprimé les nodosités, présentent après repiquage en sol forestier cette inhibition. Tout se passe comme si la présence sur la plante de nodosités favorisait également la nutrition phosphorée de la plante.

Il est certain qu'il existe une relation entre la nutrition azotée et phosphorée des végétaux : c'est ce qui résulte notamment des travaux de Williams (21), Nightingale (16), Atanasiu (3), Helder (11), Eaton (8); il est donc possible que la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, qui est une véritable "source interne" d'azote pour les Légumineuses, ait une influence sur l'absorption du phosphore, mais les expériences que nous avons tentées pour expliquer ces faits ont jusqu'à présent donné des résultats irréguliers et parfois même contradictoires.

Il semble bien que l'apport de phosphore favorise surtout le démarrage des jeunes Légumineuses et que par la suite, cette carence s'atténue : des essais effectués à la station de la Mé par M. Ruer (communication personnelle) confirment également ce fait.

De plus cette carence se fait moins sentir en pleine terre que dans les cultures en pots, ce qui est normal, puisque, lorsque la plante est développée, ses racines drainent une masse de sol bien plus considérable. Elle affecte alors surtout la nodulation du *Pueraria*, mais assez peu sa croissance.

Il est à signaler que la carence phosphorée est assez rare dans les sols de basse Côte d'Ivoire, du moins sur les plantes de culture. C'est ainsi qu'à la station de La Mé, elle n'a jamais été observée sur le palmier à huile. Si elle s'observe sur les Légumineuses de couverture, deux raisons peuvent être évoquées :

a) Une plus grande exigence des Légumineuses : en effet, à La Mé les teneurs en P (0,20 à 0,30 %) du *Pueraria* sont toujours plus élevées que celles du palmier (en moyenne 0,178 %). Van Schreven (20) a signalé par ailleurs l'exigence des Légumineuses en Phosphore, en relation avec leur teneur élevée en protéines.

b) Une forte teneur en Fer des feuilles des Légumineuses 400 à 1 000 ppm pour *Pueraria* contre 90—100 ppm en moyenne chez le Palmier (communication personnelle de M. Ruer, La Mé). Il se pourrait que la forte teneur en Fer chez les Légumineuses provoque un blocage du phosphore au niveau des racines, et une capacité d'assimilation plus faible de cet élément (suggestion de M. le Professeur P. Prévot).

Si la carence phosphorée n'est pas très fréquente en basse Côte d'Ivoire, et n'affecte pas directement les cultures principales, l'apport de Phosphore peut avoir un effet favorable indirect si l'on veut employer des Légumineuses comme plantes de couverture, surtout sur des sols récemment défrichés : en augmentant la croissance et la nodulation des Légumineuses l'apport de Phosphore peut renforcer leur effet améliorant et la fixation d'azote atmosphérique. Les causes réelles de cette carence et son importance dans les conditions de culture demandent à être précisées par des études ultérieures : il semble bien, comme chaque fois que l'on a affaire à la symbiose Rhizobium-Légumineuse, que les recherches doivent être orientées à la fois du côté de la microbiologie du sol et de la physiologie de la plante-hôte si l'on veut saisir toutes les données du problème.

## RESUME

Après un aperçu général sur les conditions de la nodulation des Légumineuses dans la forêt tropicale, l'auteur cherche à élucider les causes de la rareté avec laquelle elle se manifeste. La faible luminosité sous forêt, et la pauvreté des sols forestiers en Rhizobium peuvent l'expliquer en partie, mais ne semblent pas les seules raisons. Le sol forestier lui-même présente un effet inhibiteur sur la nodulation des Légumineuses. Chez les espèces de culture, le sol forestier inhibe également la croissance. Après avoir constaté que l'apport au sol d'une solution nutritive minérale sans azote levait cette inhibition, il obtient le même résultat avec l'apport d'une solution de phosphates : l'inhibition serait donc due à une déficience en phosphore. Cependant d'autres faits laissent entrevoir une évolution dans le sol forestier ou une particularité physiologique de la Légumineuse nodulée, permettant à celle-ci de se développer dans le sol forestier même sans apport de Phosphore.



## SUMMARY

After a general survey on the conditions of Legumes nodulation in tropical forest, the author tries to explain the reasons for the infrequency of its appearance. The reduced light under forest, and the deficiency of Rhizobium in forest soils partly explain it but do not seem the only reasons. The forest soil shows by itself an inhibitory effect on Legume nodulation. On cultivated species, the forest soil inhibates the growth too. After having noticed that bringing to forest soil a mineral solution, complete but for Nitrogen, suppress this inhibition, he comes to the same result by bringing a phosphate solution : a phosphorus deficiency would be the cause of this inhibitory effect. Nevertheless, it seems from ether facts that an evolution in forest soil or a physiological particularity of nodulated Legume would let it develop on a forest soil, even without bringing Phosphorus.

## BIBLIOGRAPHIE


1 — Allen E.K. & Allen O.N.
Biological and symbiotic properties of the Rhizobium
Bact. Rev. 14, 1950, pp. 273.

2 — Allen O.N. & Allen E.K.
Plants of the subfamily Caesalpinoideae observed to be lacking nodules.
Soil Sci. 42, 1936, pp. 87-91

3 — Atanasiu N.
Zur Werkung von schwerlöslichen N-formen auf die Phosphataufnahme durch höhere Pflanzen.
Phosphorsaüre, 21, 1961, 221-224.

4 — Aubréville A.
Flore forestière de la Côte d'Ivoire
C.T.F.T. Nogent-sur-Marne, 1959.

5 — Bonnier C.
Symbiose Rhizobium-Légumineuses en région équatoriale.
Publ. INEAC, Série Scientifique, 72, 1957.

6 — Bonnier C. & Seeger J.
Symbiose Rhizobium-Légumineuses en région équatoriale (2ème communication)
Publ. INEAC, Série Scientifique, 76, 1958.

7 — Botton H.
Les plantes de couverture en Côte d'Ivoire
J. Agr. trop. et Bot. appl. IV, 1957 et V, 1958.

8 — Eaton S.V.
Effect of phosphorus deficiency on growth and metabolism of soybean.
Bot. Gaz., 111, 1950, 426-436.

9 — Galli F.
Caractères culturais das bacterias dos nodulos de algumas leguminosas tropicais.
An. Esc. sup. Agric. Luiz de Queiroz XVI, 1959, pp. 113-122.

10 — Gerretsen F.G.
The influence of microorganisms on the phosphate intake by plants.
Plant and Soil 1, 1948, 51-81.

11 — Helder R.J.
Growth as a determining factor for the intake of anions by the maize plants.
Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch, 54, 1951, 275-286.

12 — Jacquemin H. & Berlier Y.
Evolution du pouvoir nitrifiant d'un sol de basse Côte d'Ivoire sous l'action du climat et de la végétation.
6ème Congrès International de la Science du Sol
Paris, 1956, III, 58.

13 — Kramer & Kozlowski
in Physiology of Trees.
Mc Graw-Hill, London, 1960.

14 — Lemée G.
Recherches éco-physiologiques sur le cacaoyer.
Rev. Gén. Bot., 63, 1956, 41-94.

15 — Moreau R.
Sur la libération biologique dans les sols de phosphates solubles à partir de composés phosphorés insolubles.
C.R. Acad. Sci. (Paris) 1959, t. 249, n° 18, pp. 1 804-6.

16 — Nightingale G.T.
Nitrogen nutrition of green plants II
Bot. Rev. 14, 1948, 185-221.

17 — Palacios G. & Bari A.
The physiology of Indian nodule bacteria.
Proc. Ind. Acad. Sci. 3 B, 1936.

18 — Richards
The tropical rain-forest. An ecological study.
Univ. Press. Cambridge, 1952.

19 — Roche A. & de Barjac H.
Solubilisation de Phosphates naturels par les germes du sol.
Ann. Inst. Pasteur, 1959, 96, pp. 781-789.