

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

المدرسة الوطنية العليا للفلاحة - الحراش - الجزائر

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE EL-HARRACH –ALGER

Ecole Doctorale : Biotechnologies végétales

مدرسة الدكتوراه: تقانة حيوية نباتية

Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de :

Doctorat en Sciences Agronomiques

Option : Biotechnologies végétales

LATATI Mourad

Modélisation de la dynamique du carbone et de l'azote dans le système d'association légumineuses-céréales: Rôle fonctionnel de la symbiose rhizobienne dans le contrôle de la biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère

Thèse soutenue publiquement devant le jury composé de :

Président: M. ABDELGUERFI A.....Professeur (ENSA)

Directeur: M. OUNANE S.M.....Professeur (ENSA)

Examineurs: M^{me} ABROUS O.....Professeur (USTHB)

M^{me} ALKAMA N.....MCA(Univ. Tizi Ouzou)

Année universitaire : 2014-2015

Résumé

Cette étude a pour but d'évaluer l'effet bénéfique du système de culture « association légumineuses-céréales » sur l'amélioration de la biodisponibilité du phosphore (P) afin de stimuler la croissance de la plante et l'efficacité de prélèvement de l'azote (N) et d'augmenter les rendements en grains dans les sols calcaires déficients en P. Pour répondre à cet objectif, le haricot (*Phaseolus vulgaris* L. cv. El Djadida) et le niébé (*Vigna unguiculata* L. cv Moh Wali) sont cultivés en association avec le maïs (*Zea mays* L. cv. Filou and cv. ILT) et en monoculture dans plusieurs agroécosystèmes. Les différents flux du carbone (C) et de N qui s'échangent entre l'atmosphère, la plante et le sol sous le système de culture d'association, sont modélisés par la validation du modèle MOMOS (Micro-Organisme et Matière Organique du Sol) sur la base de données CN collectées à partir des essais menés dans l'agroécosystème de Sétif. Une augmentation significative de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère est observée en association et en monoculture par rapport aux parcelles laissées en jachère et aux sols bulk. Cette augmentation est plus prononcée pour la culture en association que pour celle en monoculture. L'augmentation de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère est accompagnée par : (i) un changement significatif du pH rhizosphérique chez le niébé en culture pure et en association, la plus forte acidification de la rhizosphère est constatée en association (-0.73 unités) que dans la monoculture (-0.42 unités) (ii) une augmentation significative (+0.49 unités) du pH dans la rhizosphère du maïs en association comparativement à celui du sol en jachère (iii) une augmentation de la respiration du sol (C-CO₂ de l'activité racinaire et microbienne) dans le système d'association comparativement à la monoculture et à la jachère; (iv) une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le haricot et le niébé lorsqu'ils sont cultivés en association avec le maïs, avec une forte corrélation positive ($r^2=0.71$) entre la croissance des nodules et les teneurs en P assimilable dans la rhizosphère du haricot particulièrement sous l'effet de l'association; et (v) une forte accumulation de N dans la partie aérienne et la graine chez le maïs en culture associée avec le haricot. Par ailleurs, les résultats de modélisation CN ont montré qu'en conditions de limitation du P et N dans le sol, la croissance journalière du maïs en association avec le haricot est positivement corrélée avec la transformation du CN microbien durant le cycle cultural. Ainsi, cette modélisation a bien révélé le rôle fonctionnel assuré par la symbiose rhizobienne dans le maintien de l'équilibre entre les différents échanges de C et N du sol vers l'atmosphère (CO₂) et de l'atmosphère vers le sol (N₂). Dans les systèmes d'association niébé-maïs et haricot-maïs, le niébé et le haricot ont significativement favorisé

l'efficacité du prélèvement du P par le maïs associé en provoquant l'augmentation de la biodisponibilité du P dans rhizosphère *via* certains mécanismes d'échanges rhizosphériques (flux de proton H^+ et respiration nodulaire). En conséquence, cette étude a bien confirmé l'avantage des légumineuses sur l'amélioration du rendement en biomasse et en grains chez les céréales en association dans les sols alcalins ou calcaires déficients en P.

Mots clefs : Association, maïs, niébé, haricot, phosphore, fixation de N_2 , modélisation, agroécosystème.

المخلص:

من خلال الدراسات التجريبية على مستوى الحقول المفتوحة, تهدف هذه الدراسة إلى تقييم ماهية تأثير النظام الزراعي الحبوب- البقوليات على : ارتفاع نسبة التوافر البيولوجي للفوسفور (P) الموافق لنمو النباتات, على تحسين منتوجية المحاصيل الزراعية و كذلك على فعالية امتصاص الأزوت (N) تحت تربة قاعدية أو كلسية منقوصة الفوسفور. وهذا على مستوى بعض الأنظمة الزراعية في الجزائر. للإجابة على هذا, كل من الفاصوليا الخضراء (*Phaseolus vulgaris* L. cv Eldjadida) و فاصولياء النيببي (*Vigna unguiculata* L. cv Moh Wali) زرعوا تحت نظام الزراعة المزدوجة مع الذرى (*Zea mays* L. cv. Filou and cv. ILT) في عدة مناطق زراعية. من جهة أخرى قد تمت نمذجة كل التبادلات الكربونية و الأزوتية بين التربة- الجو- النبات تحت نظام الزراعة المزدوجة المذكور أعلاه, و هذا الأخير قد تم باستعمال النموذج العالمي MOMOS و تطبيقه على جميع النتائج المحصل عليها أثناء التجربة المقام بها. نتائج الدراسة بينت (i) ارتفاع مؤكد في نسبة الفوسفور على مستوى الريزوسفير حيث أن هذا الأخير قد صحب بتغير مؤكد في فرق الكمون (pH) على مستوى تربة الريزوسفير بالنسبة للزراعة الأحادية و المزدوجة و لكن أعلى نسبة لحموضة التربة قد لوحظت تحت نظام الزراعة المزدوجة (-0.73Units) مقارنة بنظام الزراعة الأحادية (ii) 0.42 Units); ارتفاع في فرق الكمون على مستوى ريذوسفير الذرى (+0.49 Units) مقارنة بالتربة البور ; (iii) ارتفاع في تنفس التربة ($C-CO_2$) الذي يمثل النشاط الجذري و الميكروبيولوجي على مستوى الزراعة المزدوجة مقارنة بنظيرتها الأحادية ; (iv) أفضل نجاعة في استعمال التعايش العقدي للفاصولياء خاصة تحت نظام الزراعة المزدوجة حيث رفق هذا الأخير بملاحظة علاقة طردية ($r^2=0.71$) بين نسبة تواجد الفوسفور في الريزوسفير و نسبة النمو لذى العقد البكتيرية (v) ; أكبر نسبة لتخزين الأزوت على مستوى الأوراق و البذرة عند الذرى المزروعة في النظام المزدوج. من جهة أخرى, بينت نتائج نمذجة الكربون و الأزوت علاقة جد طردية بين النمو اليومي للذرى و مختلف تحولات و تبادلات الكربون و الأزوت في مختلف محاور النظام تربة - جو- نبات. كما أظهرت هذه النتائج الأخيرة أهمية الدور الفعال المبذول من طرف التعايش العقدي في تبادلات الأزوت و الكربون من التربة إلى الجو (CO_2) و من الجو إلى التربة (N_2). في الأخير نستطيع القول أن النظام فاصولياء - ذرى و النيببي - ذرة استطاع ان يحسن امتصاص الفوسفور من التربة عن طريق رفع نسبة توافره بواسطة عدة ميكائزومات, على سبيل المثال التنفس العقدي و تحميص الريزوسفير بالبروتونات H^+ . و هذا الأخير قد أدى إلى تحسين المنتج الكتلي و البذري خاصة تحت تربة قاعدية أو كلسية منقوصة من الفوسفور.

الكلمات المفتاحية: الزراعة المزدوجة, الأزوت, الفوسفور, الذرة, الفاصولياء الخضراء, النيببي, التعايش العقدي, نمذجة.

Abstract

Through field experimentations, this study aimed to assess the beneficial effect of the legume-cereal intercropping system in enhancing soil phosphorus availability for plant growth, grain yield and nitrogen (N) uptake in calcareous or alkaline P-deficient soil in Algeria agroecosystem. To address this aim, field experiments, using common bean (*Phaseolus vulgaris* L. cv. El Djadida) and cowpea (*Vigna unguiculata* L. cv Moh Wali) intercropped with maize (*Zea mays* L. cv. Filou and cv. ILT), either in pure stand or intercropping, were conducted in some experimental sites. However, all flow of carbon and nitrogen from the atmosphere to plants and soil were modeled under intercropping system by validation of MOMOS(Micro-Organisme et Matière Organique du Sol) model on CN data which are collected in these fields' experiments. P availability in the rhizosphere was increased in both sole cropping and intercropping systems compared with fallow or sol bulk. It was highest in intercropping. The increase in P availability was associated with: (i) significant pH changes of the rhizosphere of cowpea in sole cropping and intercropping systems, with the rhizosphere acidification significantly higher in intercropping (-0.73 units) than in sole cropping (-0.42 units); (ii) significant increase in the rhizosphere pH of intercropped maize (+0.49 units) compared to fallow; (iii) increased soil respiration (C-CO₂ from microbial and root activity) in intercropping compared with sole cropping and fallow; (iv) higher efficiency in utilization of the rhizobial symbiosis in intercropping than in sole cropped cowpea and common bean, with a significant correlation ($r^2=0.71$) between common bean nodule growth and P availability in the rhizosphere and (v) an enhancement of N uptake by shoot and seed of maize intercropped with common bean. While, CN modeling showed that in low P and N soil; growth of intercropped maize or common bean and the microbial transformations were positively correlated during crop cycle. Thus, the functional role plays by nodule for C and N exchange from the soil to the atmosphere (CO₂) and from the atmosphere to the soil (N₂). With cowpea-maize and common bean-maize intercropping, cowpea and common bean increased the P uptake, by increasing the P availability by some rhizosphérique mechanisms (protons (H⁺) release and nodule permeability). Overall, this study showed that intercropped legumes improved the plant biomass and grain yield of maize in an alkaline or calcareous P deficient soil.

Keywords: Intercropping, maize, cowpea, common bean, phosphorus, N₂ fixation, modeling, Agro-ecosystem

DEDICACE

Avec l'aide d'Allah le tout puissant, j'ai pu achever ce travail que je dédie :

À ma très chère mère et à la mémoire de mon très cher père ALLAH YARAHMOU ainsi qu'à mes sœurs et frères pour leur soutien et affection inconditionnels, pour toutes les privations et sacrifices et pour leurs encouragements infailibles.

Je ne les remercierai jamais assez, pour tout ce qu'ils m'ont fait,

Un grand Merci pour M^{lle} Abir Cheribat Derwich, pour sa présence et son soutien morale durant la rédaction de cette thèse.

À tous mes enseignants en témoignage du respect et de ma profonde et éternelle gratitude que je leur porte,

À mes chers collègues enseignants de l'université de Bordj Bou Arreridj pour leurs très précieux encouragements particulièrement Abedi Malik, Dahou Jamel et Aliat Toufik,

À tous les amis de COLLO, plus particulièrement BAZIZ Manich, GHEMIRED Amine, DJWAMAA Anis, Raouf LBAO et Toufik Sabouaa,

À tous mes amis (Sihem, Katia, Malak, Samia, Amina, Bakaka, Adel, Omar, Belamou, Chouka, Fares, Sabki, Didi, salah et salim) pour leur gentillesse, dévouement, leur inconditionnelle affection et surtout pour leur soutien infailible,

À toutes les personnes qui ont participé, de loin ou de près, à la réalisation du présent travail.

REMERCIEMENT

Je remercie, tout d'abord, ALLAH, le tout puissant, de m'avoir aidé à achever ce travail.

A l'issue de ce travail, je tiens tout particulièrement à remercier MS. OUNANE (Professeur à l'ENSA) pour avoir accepté de diriger avec beaucoup d'attention et de soin cette thèse. Je lui suis très reconnaissant pour sa disponibilité, son soutien permanent, sa gentillesse et surtout ses qualités humaines.

Je tiens à remercier vivement mon très cher enseignant M. ABDELGUERFI A (Professeur à l'ENSA) pour m'avoir fait l'honneur de présider le jury. Merci aussi d'avoir contribué à ma formation durant toutes mes années à l'ENSA.

Mes remerciements vont également à M^mc ABROUS O (Professeur à l'université de BAB EZAOUAR), pour avoir accepté de juger mon travail et d'être rapporteur, malgré ses nombreuses occupations.

Je remercie également M^mc ALKAMA N (Maître de conférences A à l'université de Tizi Ouzou), pour l'honneur qu'elle m'a fait en acceptant de participer au jury de cette thèse dont elle était rapporteur.

Mes remerciements s'adressent également à M. PANSU, Directeur de Recherches à l'IRD. J'ai pu apprécier non seulement sa gentillesse mais également sa participation à ma formation en modélisation. Je lui exprime ma gratitude pour l'attention qu'il m'a accordée tout au long de cette thèse. Merci infiniment Marc.

Je ne saurais oublier D. BLAVET et JJ. DREVON, Directeurs de Recherches à l'INRA-Montpellier (UMR Eco&sols), pour l'intérêt qu'ils ont manifesté pour ce travail. Je leur exprime ma gratitude pour leur aide tout au long de cette thèse.

Je remercie particulièrement, BELAHRECH S, KACI G et ABED N.H (Doctorants à l'université d'Oran Essenia et à l'ENSA) et M. DJENIDI R. Professeur à l'université de BBA, qu'ils trouvent ici l'expression de ma profonde reconnaissance et gratitude pour m'avoir aidé dans la réalisation de cette thèse.

Je remercie également les agriculteurs de Sétif et le directeur de l'ITCM pour leurs collaborations dans la mise en place des essais multilocaux. Grâce à DIEU et à eux que j'ai pu surmonter beaucoup de problèmes sur le terrain qui auraient pu retarder, voir même freiner mon travail. J'adresse un très grand merci à toute l'équipe du Département de Phytotechnie et de Botanique.

Mourad LATATI

LISTE D'ABREVIATION

ANOVA : Analysis of variance

CO₂ : Di-oxyde de carbone

BM : Biomasse microbienne

DW : Poids sec

ES : Erreur standard

EURS : Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobium

FSN : Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

JAS : Jours après le semis

Mg : Millions gramme

MM : Matière Minérale

MO : Matière organique

MOMOS : Micro-organismes et matière organique du sol

MOS : Matière organique du sol

MS: Matière sèche

N₂ : Azote moléculaire

NDW : Poids sec des nodules

NIRS : Spectroscopie en proche infrarouge

ONM : Office nationale de météorologie

RG : Rendement en graine

SAU : Surface agricole utile

SDW : Poids sec de la partie aérienne

TAO : Transformation des Apports Organiques

TOC : Total organic carbon

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Evolution des superficies, du rendement et de la production du maïs en Algérie.....	7
Tableau 2: Répartition des groupes de haricots dans le continent Américain	8
Tableau 3: Production nationale en haricot.....	11
Table 4: Propriétés physico-chimiques du sol des sites expérimentaux S1 et S2. Les valeurs représentent la moyenne de 4 répétitions \pm SE (Erreur standard). Les lettres indiquent une différence significative entre les moyennes à $p < 0,05$	50
Tableau 5: Caractéristiques physico-chimiques du sol initial dans les différents sites multilocaux. Les valeurs représentent la moyenne de 4 répétitions \pm SE (erreur standard). Les lettres a,b...représentent l'effet significatif du traitement site à une probabilité $p < 0.05$	86
Tableau 6: Concentration de l'azote dans la partie aérienne, les racines et les grains chez le maïs et le haricot dans les différents sites multilocaux. Les valeurs représentent la moyenne de 03 répétitions \pm SE (erreur standard). Les lettres (a,b...) représentent le test de signification de l'ANOVA à deux facteurs (site \times modalité) ($p < 0.05$).....	92
Tableau 7: Rendement en grains (tha^{-1}) du haricot et du maïs dans les différents sites sous la monoculture et l'association.....	93
Tableau 8: Paramètres du modèle MOMOS et leurs liaisons proposées à la calibration avec le climat, la qualité des apports et la texture des sols.....	108

LISTE DE FIGURES

Figure 1: Cycle du développement de la variété tardive du maïs	6
Figure 2: Cycle végétatif de développement de la culture du <i>Phaseolus vulgaris</i>	10
Figure 3: Localisation de la culture du niébé en Algérie	12
Figure 4: Cycle du carbone dans le système sol-plante-atmosphère.....	25
Figure 5: Cycle de N dans le sol (Luce <i>et al.</i> , 2011).....	28
Figure 6: Cycle global de N dans le système sol-plante-atmosphère	29
Figure 7: Diagramme relationnel de la Modélisation des Transformations Organiques par les Microorganismes du Sol (MOMOS).....	32
Figure 8: Effets d'un sevrage en P sur la physiologie chez le maïs.....	34
Figure 9: Schéma du cycle simplifié de P dans un écosystème cultivé présentant les flux possibles entre les différents réservoirs de P.....	36
Figure 10: Chronologie hypothétique des gènes impliqués dans la carence en phosphore.....	41
Figure 11: Mécanisme développé par les bactéries solubilisatrices de phosphore pour contrôler la croissance des plantes légumineuses	43
Figure 12: Poids sec des racines (a et b), de la partie aérienne (c et d) et des nodules (e) en monoculture et en association maïs-haricot dans le S1 et le S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions \pm ES. *, ** Différence significative à $p < 0,05$ et $p < 0,01$, respectivement	52
Figure 13: Rendements en grains ($Mg\ ha^{-1}$) du maïs (a) et du haricot commun (b) en monoculture et en association maïs-haricot dans le S1 et le S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions \pm ES. *,** Différence significative à $p < 0,05$ et $p < 0,01$, respectivement.....	53

Figure 14: Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le haricot en monoculture (cercle plein) et en association (cercle ouvert) dans le S1 et le S2. Les équations insérées dans les graphiques décrivent la fonction de régression en association (texte gris clair) et en monoculture (texte gris foncé). Toutes les régressions sont établies à partir de 10 répétitions et les astérisques : *, **, *** indiquent une différence significative à $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$, respectivement..... 54

Figure 14-1: Concentrations en P dans la partie aérienne (c et d), les racines (a et b) et teneurs en P total prélevé (e et f) par le maïs et le haricot en association et en monoculture dans le S1 et le S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions \pm ES. Les valeurs moyennes marquées avec des lettres grecques représentent le niveau de signification à $p < 0,05$ 55

Figure 15: P-Olsen (mg kg^{-1}) dans le sol de la rhizosphère du maïs (a et b) et du haricot (c et d) en association et en monoculture dans les deux sites expérimentaux (S1 et S2). Les données sont les moyennes de 10 répétitions \pm SE. Les valeurs moyennes marquées avec des lettres grecques représentent le niveau de signification à $p < 0,05$ 57

Figure 16: Relation entre la biomasse des nodules et P-Olsen dans la rhizosphère, en association (cercle ouvert) ou monoculture (cercle plein) dans le S1 et le S2. Toutes les fonctions de régression (association: texte gris clair et monoculture: texte gris foncé, respectivement) sont établis à partir de 10 répétitions. Les astérisques; *, **, *** indiquent le niveau de signification à $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$, respectivement..... 58

Figure 17: Schéma du dispositif de mesure de CO_2 (Chevallier *et al.*, 1998 modifié par Latati *et al.*, 2014)..... 68

Figure 18: Poids sec des parties aériennes (a, b) et des racines (c, d) du maïs et du niébé en culture pure et en association. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions. Les barres indiquent l'erreur standard. Pour chaque culture, les lettres montrent des différences significatives entre les différents traitements ($p < 0,05$)..... 70

Figure 19: Rendements en grains (Mg ha^{-1}) du niébé (a) et du maïs (b) en association et en monoculture. Les valeurs sont la moyenne de 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres montrent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$)..... 71

- Figure 20:** Concentration du phosphore dans les parties aériennes (a), les racines (b) et les graines (c) chez le niébé et le maïs en association et en monoculture. Les valeurs sont la moyenne de 4 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$)..... 72
- Figure 21:** Poids à sec des nodules (a) et nombre de nodules (b) chez le niébé en culture pure et en association. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).....73
- Figure 22:** a) Effet de la culture associée sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS). (b) Régression linéaire entre le poids sec et le nombre de nodules chez le niébé en culture pure et en association. Les corrélations sont établies par 10 répétitions pour chaque traitement.....73
- Figure 23:** P-Olsen (a, c) et pH (b, d) dans la rhizosphère du niébé et du maïs en association, en culture pure et en jachère. Les valeurs correspondent à la moyenne calculée avec 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).....75
- Figure 24:** Respiration des racines et du sol ($\text{g C-CO}_2 \text{ m}^2 \text{ jour}^{-1}$) dans les différentes modalités de culture durant le cycle cultural. Les valeurs sont la moyenne de 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards..... 76
- Figure 25:** Localisation des différents sites multilocaux 83
- Figure 26 .**Biomasse sèche de la partie aérienne (a,b) et racinaire (c,d) du maïs et du haricot et biomasse nodulaire du haricot (e) dans les différents sites et pour les différentes modalités de culture. Les valeurs représentent la moyenne de 5 répétitions, les barres indiquent l'erreur standard. Les lettres a,b...représentent la différence significative à une probabilité $p < 0.05$ 88
- Figure 27:** Corrélation de la biomasse aérienne avec la biomasse nodulaire dans les différents sites (S3 (a,b), S2 (c,d) et S1 (e,f))..... 90
- Figure 28:** Variation de la concentration de N dans la rhizosphère du maïs (a) et du haricot (b) dans les différents sites et pour les différentes modalités de cultures. Les valeurs

représentent la moyenne de 3 répétitions. Les barres indiquent l'erreur standard. Les lettres a,b...représentent la différence significative à une probabilité $p < 0.05$	95
Figure 29: Photos de l'appareillage lors de la réalisation de l'analyse NIRS.....	102
Figure 30: Photos des échantillons extraits.....	103
Figure 31: Photos de l'appareil TOC	104
Figure 32: Humidité journalière modélisée et mesurée dans la couche superficielle du sol (wcl2 : 0-15 cm) et celle plus profonde (wcl4:15-30) durant le cycle de culture de l'association maïs-haricot	110
Figure 33: Stock du carbone et d'azote modélisé et mesuré dans les nodules (e) du haricot associé avec le maïs, les racines (b,d) et dans la partie aérienne (a,c) chez le maïs et le haricot en association	112
Figure 34: a) Stock du carbone et de l'azote total modélisés et mesurés dans le sol rhizosphérique, b) Carbone de la biomasse microbienne, c) Azote de la biomasse microbienne sous association maïs-haricot	113
Figure 35: Respiration totale du sol mesurée et modélisée avec les valeurs modélisées de la respiration nodulaire, racinaire et microbienne sous le système de culture d'association maïs-haricot.....	114
Figure 36: Corrélation des valeurs modélisées du C séquestré dans les nodules avec le C séquestré dans la partie aérienne du haricot (a) et du maïs (b), la respiration nodulaire (c) et avec le N fixé par le haricot en association	116

TABLE DE MATIERE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
Chapitre 1 : Synthèse bibliographique.....	4
1. Généralités sur le maïs, le haricot et le niébé.....	4
1.1. Le maïs (<i>Zea mays</i> L.).....	4
1.1.1. Origine et aire de répartition.....	4
1.1.2. Classification botanique.....	4
1.1.3. Caractéristiques agro-morphologiques.....	4
1.1.4. Cycle végétatif.....	5
1.1.5. Importance de la culture.....	6
1.1.6. Production du maïs en Algérie.....	7
1.2. Le haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	8
1.2.1. Origine et extension de la culture du haricot	8
1.2.2. Classification.....	8
1.2.3. Caractéristiques agro-morphologiques.....	9
1.2.4. Cycle végétatif.....	9
1.2.5. Importance de la culture du haricot.....	10
1.2.6. Production du haricot en Algérie.....	11
1.3. Le niébé (<i>Vigna unguiculata</i>).....	12
1.3.1. Origine et aire de répartition.....	12
1.3.2. Classification.....	13
1.3.3. Caractéristique agro-morphologique.....	13
1.3.4. Cycle végétatif	14
1.3.5. Importance du niébé	15

1.3.6. Contraintes et limites de production.....	16
2. L'association légumineuses-céréales.....	16
2.1. Types de l'association des cultures	17
2.2. Avantage de l'association des cultures.....	17
2.2.1. Utilisation efficace des ressources et amélioration du rendement en grains.....	17
2.2.2. Restauration de la fertilité du sol.....	18
2.2.3. Propagation des parasites et des maladies.....	18
2.2.4. Contrôle des mauvaises herbes.....	19
2.2.5. Stabilité et l'uniformité du rendement.....	19
2.2.6. Préservation de la diversité.....	20
2.3. Inconvénients de l'association des cultures	20
2.4. Effet de l'association légumineuses- céréales sur la biodisponibilité de l'azote.....	20
3. Dynamique des cycles du carbone et de l'azote dans le système sol-plante-atmosphère...	21
3.1. Le cycle du carbone.....	21
3.1.1. Généralité	21
3.1.2. Le C dans le pool végétal.....	22
3.1.3. Le C dans le pool sol.....	22
3.1.4. Mécanisme du stockage du C dans le système complexe sol-plante-microorganisme.....	24
3.2. Le cycle de l'azote.....	26
3.2.1. L'azote dans la plante.....	26
3.2.2. L'azote dans le sol.....	26
3.2.3. Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique	27
3.2.4. Processus de transfert et d'assimilation de l'azote	28
3.3. Modélisation des cycles C et N dans le système de production végétale.....	30
3.3.1. III.1. Modèles de décomposition.....	30
3.3.2. Le modèle MOMOS	31

3.3.3. Structure du modèle MOMOS.....	31
3.3.4. MOMOS est un modèle centré sur la biomasse microbienne.....	32
3.3.5. Application de modèle MOMOS dans le système légumineuse-céréales.....	33
4. La déficience en phosphore : aspects physiologiques et agronomiques.....	33
4.1. Le phosphore dans la plante : forme et fonction.....	33
4.2. L'état du phosphore du sol.....	35
4.3. La biodisponibilité de phosphore et son prélèvement par la plante.....	36
4.4. Acidification de la rhizosphère sous déficience en P	37
4.4.1. Les flux de protons.....	37
4.4.2. Flux des anions organiques..... ;.....	38
4.5. Conséquence de la déficience en phosphore sur la plante.....	38
4.5.1. Modification morphologique.....	38
4.5.2. Modification physiologique	39
4.5.3. Modification biochimique.....	39
4.5.4. Modification Moléculaire.....	40
4.6. Fixation symbiotique sous déficience en phosphore.....	41
4.7. Solubilisation du phosphore par les micro-organismes.....	42
4.8. Effet de l'association légumineuses-céréales sur la biodisponibilité du phosphore.....	44

Chapitre 2 : Effet de l'association haricot-maïs sur l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur le prélèvement du P dans un sol calcaire déficient en P.....45

1. Introduction.....	45
2. Matériel et méthodes.....	47
2.1. Sites expérimentaux.....	47

2.2. Dispositif expérimental et conditions de croissance des plantes.....	47
2.3. Echantillonnage des plantes et du sol rhizosphérique.....	48
2.4. Analyses statistiques.....	49
3. Résultats.....	50
3.1. Typologie des sites expérimentaux.....	50
3.2. Variation de la croissance, la nodulation et le rendement en grains.....	51
3.3. Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS).....	53
3.4. Le phosphore total prélevé par la plante.....	54
3.5. Concentration du P (P-Olsen) assimilable dans la rhizosphère.....	56
3.6. La relation entre la nodulation et la teneur en P de la rhizosphère	58
4. Discussion.....	60
5. Conclusion.....	64

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en P: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en graine.....65

1. Introduction.....	65
2. Matériel et méthodes.....	67
2.1. Site expérimental.....	67
2.2. Dispositif expérimental et conditions de croissance.....	67
2.3. Respiration microbienne du sol.....	67
2.4. Autres analyses.....	69
2.5. Analyses statistiques.....	69
3. Résultats.....	70
3.1. La croissance des plantes, le rendement et l'allocation du P dans la plante.....	70
3.2. La croissance des nodules et le rapport partie aérienne / nodule.....	72
3.3. Biodisponibilité du P et variation du pH dans la rhizosphère	74

3.4. Evolution de la respiration du sol.....	75
4. Discussion.....	77
5. Conclusion.....	80

Chapitre 4: Avantage de l’association haricot-maïs sur l’efficacité d’utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur la capacité de prélèvement de l’azote du sol.....81

1. Introduction.....	81
2. Matériel et méthodes.....	83
2.1. Localisation des sites multiloaux.....	83
2.2. Echantillonnage et collectes des données.....	84
2.3. Mesures réalisées.....	84
2.3.1. Dosage de l’azote dans le sol et dans le végétal.....	84
2.3.2. Autres analyses.....	84
2.4. Traitements statistiques des données.....	84
3. Résultats.....	86
3.1. Croissance et nodulation de la plante.....	86
3.2. Caractéristiques physico-chimiques du sol initial	87
3.3. L’azote dans la plante.....	90
3.4. Le rendement.....	92
4. Discussion.....	94
4.1. Augmentation de l’efficacité d’utilisation de la symbiose rhizobienne (EUSR).....	94
4.2. Avantage de l’association maïs-haricot sur le rendement en grains.....	96
5. Conclusion.....	97

Chapitre 5: Modélisation des cycles du C et de N à l’échelle du système de culture haricot-maïs: Validation du Modèle MOMOS sur l’agro écosystème de Sétif.....98

1. Introduction.....	98
2. Matériel et méthodes.....	100
2.1. Site expérimentale.....	100
2.2. Echantillonnage et collectes des données.....	100
2.3. Mesures réalisées.....	101
2.3.1. Dosage du carbone.....	101
2.3.2. Détermination de la fraction stable et la fraction labile (PL) par l'analyse NIR.....	101
2.3.3. Détermination de la biomasse microbienne du sol (l'azote de la biomasse microbienne.....	102
2.4. Autres analyse.....	104
2.5. Modélisation proposée.....	104
2.5.1. Modèle MOMOS.....	104
2.5.2. Formulation mathématique de MOMOS	105
2.6. Traitement des données et outils de calculs..... ;.....	108
3. Résultats.....	110
3.1. Evolution de l'humidité journalière du sol.....	110
3.2. Production de la biomasse et transfert de C et N dans les différents organes de la plante.....	111
3.3. Transfert de C et N dans le sol et vers la biomasse microbienne.....	112
3.4. Le transfert du C par la respiration totale du sol.....	114
3.5. Effet de la croissance nodulaire sur l'accumulation de la biomasse et les échanges C et N entre le sol et l'atmosphère.....	115
4. Discussion.....	117
4.1. MOMOS est un outil exceptionnel pour la caractérisation des systèmes agro-écologiques.....	117
4.2. Répartition de C et N dans les pools du système plante-sol-microorganismes.....	117
4.3. Echange du C <i>via</i> la respiration du sol	119

4.4. Rôle de la symbiose rhizobienne dans les échanges CN entre la plante et l'atmosphère.....	119
5. Conclusion.....	122
CONCLUSION GENERALE.....	123
REFERENCES BLIOGRAPHIQUES.....	126

Introduction générale

Le système de production le plus fréquent en Algérie reste sans conteste le système jachère-blé. La résorption de la jachère (40% de la surface agricole utile) est devenue une nécessité stratégique afin de garantir la sécurité alimentaire en réponse à l'instabilité de l'offre et la persistance de la hausse des prix des produits alimentaires sur le marché mondial. A cet effet, les légumineuses peuvent jouer un rôle important dans cette démarche notamment lorsqu'elles sont cultivées en association avec les céréales (Drevon et Ounane, 2009).

L'introduction des légumineuses dans le système de culture céréalier reste difficile à mettre en œuvre en raison de la faiblesse et de la grande instabilité de leur rendement qui ne sont pas encourageant pour les producteurs. Ce manque d'intérêt s'explique aussi par la localisation de ces cultures dans des zones marginales, où plus de la moitié des sols sont carencés en phosphore (P) (Alkama, 2010). C'est le cas notamment de certaines zones céréalières d'Algérie où le pH alcalin des sols se traduit par une faible biodisponibilité de P (Djili et Daoud, 1999).

La déficience en P est un facteur déterminant de la croissance des légumineuses et du fonctionnement de leurs nodosités, (Alkama *et al.*, 2009; Betencourt *et al.*, 2012). A cet effet, l'utilisation des engrais phosphatés est pratiquée depuis toujours dans le but d'améliorer la production des légumineuses bien que leur efficacité soit limitée dans le temps (Dawson et Hilton, 2011). En effet, la majeure partie du P appliquée au sol se retrouve rapidement sous forme d'ortho-phosphates insolubles dans la solution du sol à cause du pH alcalin et de la présence de calcaire dans le sol (Dyson, 1999). Par ailleurs, il est admis actuellement que les réserves en minerais de phosphate sont en phase d'épuisement dans le monde et que la rupture peut se produire dans une cinquantaine d'année (Cordell *et al.*, 2009). De ce fait, d'autres solutions doivent être proposées pour répondre à cette contrainte avec l'amélioration de l'efficacité d'utilisation du P par la plante.

Des recherches récentes montrent l'avantage de l'association légumineuses-céréales sur le rendement en grains et l'amélioration de l'efficacité d'utilisation des ressources en P et en azote (N) par les légumineuses et les céréales en association (Devau *et al.*, 2011b; Latati *et al.*, 2013, 2014). Ces derniers auteurs ont confirmé que la facilitation des ressources en éléments nutritifs au profit des céréales en association, est assurée *via* la fixation symbiotique

Introduction générale

de l'azote atmosphérique (FSN) par les légumineuses. Dans des conditions de limitation de P dans le sol, Betencourt *et al.* (2012) ont rapporté une meilleure efficacité d'utilisation du P et de N par le blé dur cultivé en association avec le pois-chiche.

L'effet positif de l'association légumineuses-céréales contribue à la stimulation de la croissance et de la production grâce à des mécanismes facilitatifs qui provoquent une altération des facteurs abiotiques et /ou biotiques de l'environnement (e.g. la rhizosphère), et qui favorise l'augmentation de la biodisponibilité des ressources en carbone (C), N et en P dans le sol (Callaway, 1995). Le principe de facilitation et de complémentarité d'utilisation des ressources nutritives dans le système d'association légumineuses-céréales, fait intervenir divers mécanismes rhizosphériques qui sont certainement définis par plusieurs processus biochimiques autour de la zone rhizosphérique (Hinsinger *et al.*, 2011). Parmi ces mécanismes il y a ceux qui sont rapportés dans la littérature, e.g. (i) flux nodulaire de proton H^+ due à la FSN (Tang *et al.*, 1997; Hinsinger *et al.*, 2003; Alkama *et al.*, 2012) (ii) activité enzymatique de phosphatase qui contribue à la solubilisation du P organique dans le sol (Shen *et al.*, 2006) et (iii) la séquestration du C et l'immobilisation de N dans le système sol-plante-microorganismes grâce à la FSN (Ibrahim *et al.*, 2013). La séquestration du C au niveau des microorganismes du sol et des végétaux est considérée actuellement comme un phénomène majeur contre les effets de serre et le réchauffement de la planète. C'est dans cette thématique que s'inscrit notre travail.

La première étape (Chapitre 2) est l'étude de l'adaptation du système de culture d'association légumineuses-céréales vis-à-vis de la déficience en phosphore au niveau des parcelles paysannes des agriculteurs. Notre objectif est de tester pendant deux campagnes agricoles (2011 et 2012), l'effet de cette association sur la croissance, la nodulation, le prélèvement de P et de N et le rendement (Chapitre 4) chez le maïs (*Zea mays*) en association avec le haricot (*Phaseolus vulgaris*).

La deuxième étape du travail consiste à étudier sous conditions contrôlées (essai factoriel), les mécanismes qui peuvent contrôler la biodisponibilité du P dans le système d'association légumineuses-céréales sous déficience en P (Chapitre 3). L'hypothèse de départ est qu'il existerait un lien étroit d'une part, entre l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et l'acidification de la rhizosphère lors de la FSN, et d'autre part, entre cette dernière acidification et la respiration du sol. Enfin, la constitution d'une base de données CN des

Introduction générale

différents compartiments du système sol-plante-microorganismes en culture associée légumineuses-céréales, constitue la troisième étape du travail (Chapitre 5) avec l'intégration de la modélisation mécaniste de la dynamique de C et N. Dans cette dernière partie du travail (Chapitre 5) nous tentons de comprendre certains mécanismes physiologiques pour expliquer l'effet positif de l'association notamment en matière d'échanges rhizosphériques du C (respiration nodulaire) et de N (azote minéral fixé) entre le système sol-plante-atmosphère. Le but étant de contribuer au développement d'une agriculture durable avec moins d'intrants chimiques et de pollutions.

Les travaux de cette thèse s'organisent autour de cinq chapitres :

- ❖ Le chapitre 1 est consacré à une synthèse bibliographique qui positionne la thèse dans son contexte global;
- ❖ Le chapitre 2 porte sur le rôle de l'association maïs-haricot dans l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne et le prélèvement du P dans un sol calcaire déficient en P;
- ❖ Le chapitre 3 traite de l'effet de l'association maïs-niébé sur la biodisponibilité du P dans le sol et sur le rendement du maïs dans un sol alcalin;
- ❖ Le chapitre 4 traite de l'avantage de l'association maïs-haricot sur le rendement et l'efficacité du prélèvement de N dans le Nord-Est de l'Algérie;
- ❖ Le chapitre 5 traite de la modélisation des cycles du C et de N dans le système d'association maïs-haricot dans un sol calcaire déficient en P.

1. Généralités sur le maïs, le haricot et le niébé

1.1. Le maïs (*Zea mays* L.)

1.1.1. Origine et aire de répartition

Le maïs est cultivé depuis des millénaires en Amérique centrale, comme l'attestent les grains trouvés au Mexique. Il aurait été domestiqué dans la région centrale du Mexique appelée Balsas River Valley (Serratos-Hernandez, 2009). A partir de ce centre d'origine, la culture du maïs s'est propagée sur l'ensemble du continent américain, des Andes au Canada, puis à partir du 16^{ème} siècle sur tous les continents, en zone tropicale comme en zone tempérée. Sa présence est signalée au 16^{ème} siècle en Méditerranée, en Asie et dans le golfe de Guinée, et au 17^{ème} siècle dans la région soudanienne africaine. En Europe, la culture du maïs est restée limitée aux régions méridionales jusqu'en 1965, elle se développe alors vers le nord (Marchand *et al.*, 2003).

1.1.2. Classification botanique

Le maïs cultivé *Zea mays* L. est une plante diploïde, son nombre chromosomique est $2n=20$ (Jaritz et Bonnejmater, 1997). C'est une monocotylée annuelle appartenant à la tribu des Andropogoneae de la sous-famille des *Panicoideae* de la famille des *Poaceae* (OECD, 2003). Actuellement, le genre *Zea* comprend cinq espèces réparties sur deux sections : *Zea* et *Luxuriantes*. *Zea mays* L. ssp. *Mays* est la seule espèce du genre à être cultivée et qui détient une place importante dans l'économie mondiale (USDA, 2005).

1.1.3. Caractéristiques agro-morphologiques

Le maïs, *Zea mays*, est une céréale herbacée annuelle (Jaritz et Bonnejmater, 1997). C'est une plante monoïque. Il porte deux types d'inflorescence: les fleurs mâles, groupées sur la panicule terminale ramifiée, et les fleurs femelles associées sur un ou quelques épis insérés à l'aisselle des feuilles. Bien que le maïs soit auto-fertile, l'allogamie est prépondérante, et atteint 95 %. Elle résulte de la monoécie et de la protandrie de la plante (Marchand *et al.*, 2003).

Le maïs présente une large diversité agromorphologique. Son cycle du semis à la maturité varie de deux à onze mois, le nombre de ses feuilles est de 8 à 48, la hauteur de sa tige est de 0,6 à 3 mètres. Contrairement aux autres *Poaceae*, le maïs ne talle pas en général (Pommela *et al.*, 2006). L'épi, long de 2,5 à 30 centimètres, peut comporter huit à plus de vingt rangées de

grains. Le système racinaire est de type fasciculé et adventif. En outre, les racines sont de deux types : séminales et adventives; les séminales sont les premières à se former suivies des adventives, qui prennent la forme de couronnes à partir des entre-nœuds les plus bas de la tige (Soltner, 2005).

1.1.4. Cycle végétatif

Le cycle du maïs s'effectue durant une période allant de 100 à 130 jours suivant la variété et les lieux de la culture, il se divise en trois grandes phases : végétative, reproductrice et maturation du grain.

a) La période végétative

La croissance et le développement commence par la germination de la graine. La germination exige une température minimale de 5°C, mais n'est active qu'à partir de 10°C et demande alors une dizaine de jours. La coléoptile conduit la première feuille jusqu'à la surface, et des racines primaires sont émises de la coléorhize. De la levée au stade 6-8 feuilles, le maïs s'installe. Sa croissance est faible et dépend surtout de la température et de la facilité de réchauffement du sol (Hallauer et Miranda, 1981).

b) La période reproductrice

Du stade 6-8 feuilles à la floraison : Au stade 6-8 feuilles, selon les variétés, l'apex développe en quelques jours la panicule mâle. Huit à dix jours plus tard, un ou deux bourgeons axillaires évoluent en épis femelle, sur lequel (ou lesquels) apparaissent des fleurs femelles et des soies. De la floraison mâle à la fécondation : l'émission du pollen commence quelques jours après l'apparition de la panicule mâle, et dure environ une semaine. Le pollen tombe sur les soies, y germe et va jusqu'à l'ovule pour le féconder (Pommela *et al.*, 2006).

La fécondation est nécessairement croisée : le pollen d'un pied est émis par la panicule avant que les soies n'apparaissent complètement. La fécondation intervient 48 à 72 heures après la pollinisation. La germination des grains de pollen demande des soies suffisamment gorgées d'eau particulièrement dans le cas de manque d'eau (Hallauer et Miranda, 1981).

c) La phase de développement du grain et de maturation

Le grain se gonfle d'abord d'eau puis de réserves au dépend des tiges et des feuilles. Il passe alors par trois stades :Le stade laiteux (80% d'eau), puis le stade pâteux (50% d'eau). Le grain est nettement denté et les spathes commencent à jaunir et enfin le stade rayable à l'ongle dont le grain ne contient plus que 35% à 38% d'eau (Hallauer et Miranda, 1981). Toute pénurie d'eau, d'éléments nutritifs ou de rayonnement solaire excessif au cours des premières semaines du développement des grains affectera ceux situés à l'extrémité de l'épi, en les recroquevillant ou les avortant(Soltner, 2005). Le maïs est très sensible au stress (contrainte) hydrique à ce stade, étant donné ses besoins plus importants en eau (jusqu'à 10 mm par jour dans des conditions très chaudes et sèches).

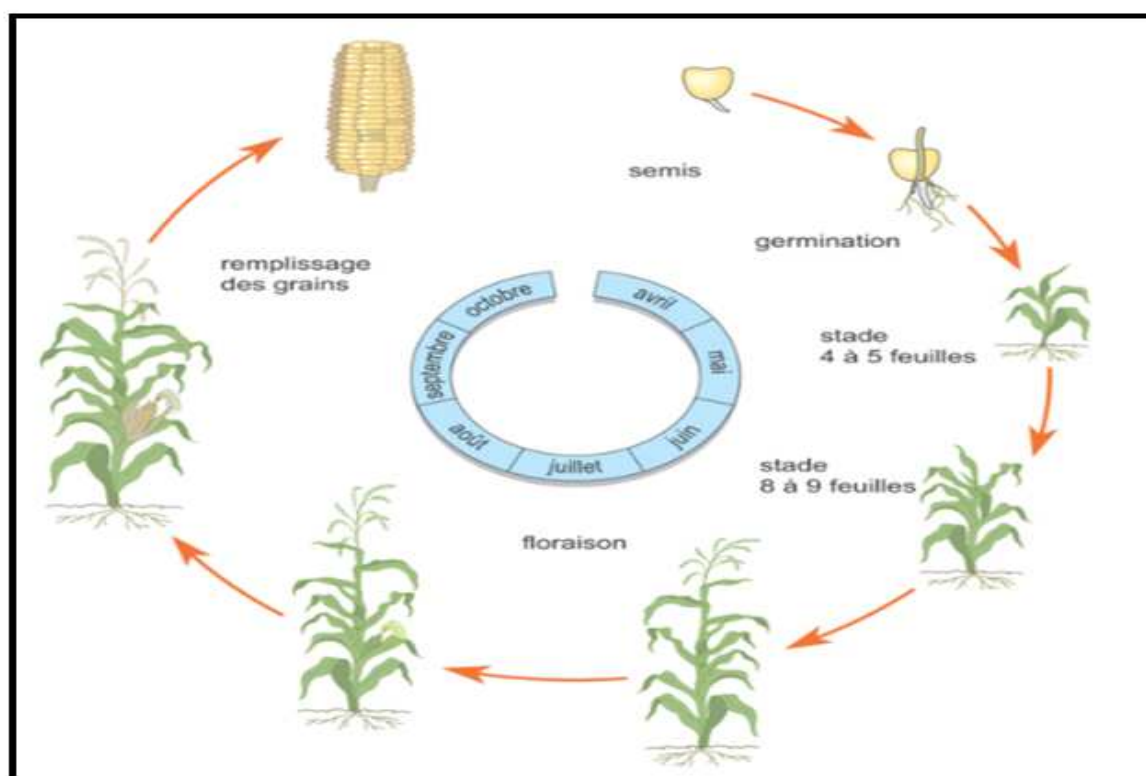


Figure 1: Cycle du développement de la variété tardive du maïs (Soltner, 2005)

1.1.5. Importance de la culture

Dans les pays en voie de développement l'utilisation du maïs est variable. En Afrique comme en Amérique latine, les peuples de la région sub-saharienne, l'une des principales utilisations du maïs est la nourriture. En Asie, il est généralement utilisé pour nourrir les animaux (White, 1994). Dans les pays développés tel que Etats-Unis d'Amérique, le Canada et l'Union

Européenne, le maïs est surtout destiné à l'alimentation animale, que ce soit sous forme de grains pour la volaille et les porcs, ou sous forme de fourrage pour les bovins (Watson, 1988).

C'est également une plante industrielle utilisée dans les industries agro-alimentaire : brasseries, confiseries, huiles, biscuits et corn-flakes, ainsi que dans les industries non alimentaires : papeterie, pharmacie et textile.

1.1.6. Production du maïs en Algérie

A cause de son exigence élevée en eau ainsi que sa grande demande d'attention, la culture du maïs est marginalisée en Algérie (Saïdani, 1977). Cependant, son importance dans plusieurs domaines plus particulièrement en élevage, se traduit par des importations massives.

La période coloniale allant de 1854 à 1878 fut marquée par l'introduction de variétés de maïs françaises et espagnoles avec l'augmentation considérable et rapide des plantations de maïs partant de 5076 ha à 33075 ha. Par la suite, une nette régression fut enregistrée et la culture fut progressivement abandonnée (Laumont, 1950).

Tableau 1. Evolution des superficies, du rendement et de la production du maïs en Algérie (FAOSTAT, 2011)

Années	Superficies (ha)	Rendement (q/ha)	Production (tonnes)
1961	6000	9,746	5689
1971	6210	8,135	5052
1981	2270	10,030	2277
1989	1000	24,000	2400
1990	140	16,500	231
1991	260	19,230	500
1994	410	45,12	185
1997	120	21,416	257
2000	430	36,186	1556
2003	340	28,852	981
2009	168	34,226	575

Cependant, entre les années 1961 et 1989, la surface occupée par la culture du maïs a chuté de 6000 ha à 1000 ha et à partir des années 90, cette culture a fait l'objet d'un désintéressement total et les surfaces emblavées en maïs ont alors atteint 450 ha. En 2009, une surface minuscule de 168 ha lui fut consacrée pour un rendement total de 34,226 quintaux par hectare (Tableau 2).

1.2. Le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.)

1.2.1. Origine et extension de la culture du haricot

Le haricot commun et les haricots du genre *Phaseolus*, sont originaires d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud. Le haricot commun a été domestiqué indépendamment en Amérique centrale (Mexique et Guatemala) et dans les Andes d'Amérique du Sud (principalement le Pérou) pendant plus de 5000 ans et ensuite transporté vers d'autres continents depuis le 16^{ème} siècle (Bernal et Graham, 2001). De nos jours, il a une importance considérable, en particulier en Amérique du Sud et en Afrique. L'espèce est bien établie dans de nombreux pays africains où elle a été introduite par les Portugais au 20^{ème} siècle, et c'est dans la région des grands lacs d'Afrique centrale que sa culture est la plus intensive (Wortmann *et al.*, 1998; Nyabyenda, 2005). Le tableau 3 représente la répartition du haricot dans le continent américain.

Tableau 2. Répartition des groupes de haricots dans le continent américain (Vadez, 1996)

Groupes	Répartition des groupes dans le continent américain
Pool mésoaméricain	Colombie, Equateur et le nord du Pérou.
Pool andin	De l'Argentine jusqu'à l'Equateur.
Pool intermédiaire	Situé en Colombie.

1.2.2. Classification

Le genre *Phaseolus* se classe dans la sous-tribu des *Phaseolinae*, tribu des *Phaseoleae*, famille des *Fabaceae* et ordre des Fabales. Selon l'APG (2003) on attribue au haricot la classification suivante:

Classification classique

Classification phylognétique

Règne : *Plantae*.

Clade : *Angiospermes*.

Sous règne : *Tracheobionta*.

Clade : *Dicotylédones vraies*.

Division : *Magnoliophyta*.

Clade : *Rosdées*.

Classe : *Magnoliopsida*.

Clade : *Fabidées*.

Sous classe : *Rosidae*.

Ordre : *Fabale*.

Ordre : *Fabale*.

Famille : *Fabaceae*.

Famille : *Fabaceae*.

Genre : *Phaseolus*.

Genre : *Phaseolus*.

Espèce : *Phaseolus vulgaris*.

Espèce : *Phaseolus vulgaris*.

1.2.3. Caractéristiques agro-morphologiques

Le haricot est une plante herbacée annuelle à croissance déterminée ou indéterminée (Laumonier, 1979). A la germination, la plante est généralement à racines pivotantes mais peu après des racines adventives longues de 10 à 15 cm qui se développent sur toute la racine principale. Les fleurs sont portées en grappes axillaires et terminales. Elles sont zygomorphes composées de deux pétales en carène, deux pétales latéraux ailés et un pétale standard disposé extérieurement. La couleur de la fleur est généralement indépendante de celle des graines, mais l'association entre fleurs particulières et couleur des graines est connue (Diaw, 2002).

Chez le haricot, la durée des stades de développement varie considérablement en fonction de la variété et des conditions environnementales (Adams *et al.*, 1985).

1.2.4. Cycle végétatif

Chez le haricot, le cycle de végétation se déroule pendant les périodes les plus chaudes de l'année. La durée des stades de développement varie considérablement selon les variétés. En climat méditerranéen le semis s'effectue à partir de la fin avril allant jusqu'à fin mai. Le haricot est une plante très sensible au froid. Les fortes chaleurs de plus de 32 °C sont préjudiciables, faisant avorter les fleurs (Diouf., 1997). Les graines semées germent au bout de 5 à 7 jours alors que la floraison s'effectue entre 24 et 42 jours après le semis selon les conditions climatiques, sa durée est de 5 à 30 jours. Le remplissage des graines dure de 23 à 50

jours, la maturation des graines dure de 60 à 130 jours et qui varie considérablement selon les variétés. La nodulation apparaît 15 à 30 jours après le semis (Diaw, 2002).

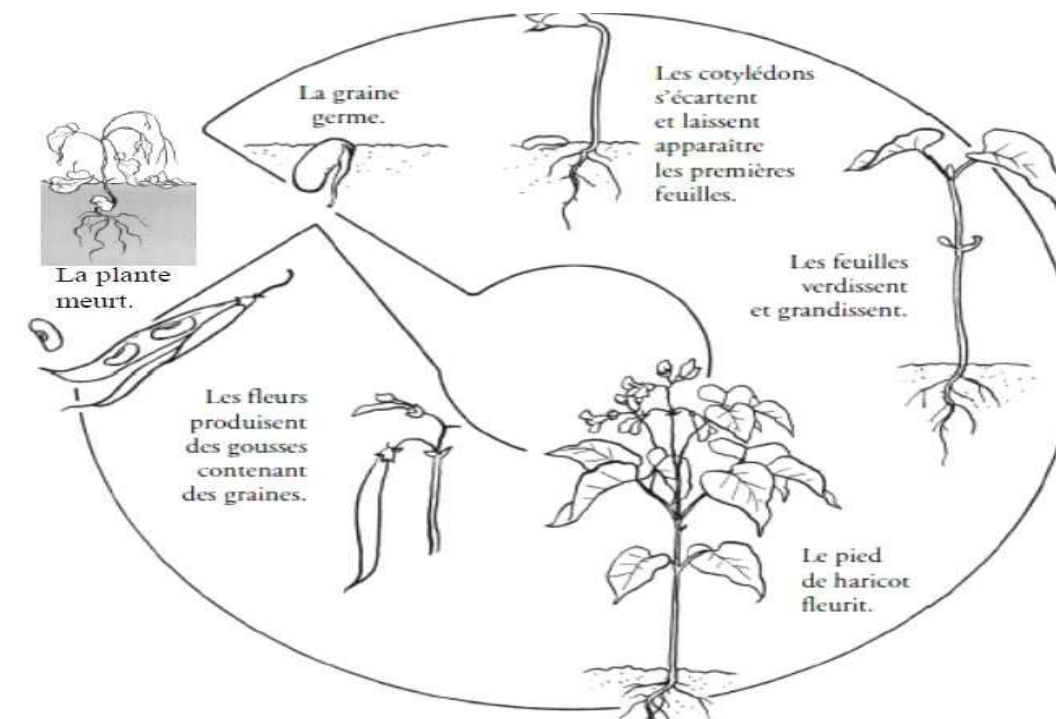


Figure 2: Cycle de développement de la culture du *Phaseolus vulgaris* (Diaw, 2002)

1.2.5. Importance de la culture du haricot

La culture du haricot est destinée à la consommation humaine (les gousses ou graines sont consommées à l'état frais ou les graines à l'état sec) et à l'alimentation des animaux (les résidus de cultures : tiges et gousses). En effet, le haricot constitue un aliment de base pour près de 500 millions d'êtres humains de part sa richesse en protéines (25% environ) (Pujola *et al.*, 2007).

Sur le plan agronomique et en tant que légumineuse, le haricot peut s'intégrer dans les systèmes de production biologique qui utilisent la bio-fertilisation. A cet effet, il est utilisé avec d'autres légumineuses dans les systèmes des rotations et d'associations culturales avec d'autres cultures notamment les céréales dans le but d'assurer la meilleure efficacité d'utilisation des ressources en azote (Canado *et al.*, 2003). Le haricot en tant que légumineuse:

- Possède un système de fixation symbiotique de l'azote plus performant, du fait qu'il associe cette fixation à la photosynthèse (Pochon, 1981);
- Constitue un bon précédent cultural dans la rotation, comme il peut bien s'installer après les Solanacées, les Cucurbitacées et les Brassicacées et il donne un meilleur rendement si il est cultivé après l'orge, le blé ou le maïs (Canado *et al.*, 2003);
- Apporte des masses importantes de résidus fermentescibles pouvant activer la vie microbienne du sol (Abdenour, 1982).

1.2.6. Production du haricot en Algérie

Le tableau 5 montre qu'il y a une augmentation remarquable des superficies destinées à la culture du haricot vert. La production varie indépendamment de 255230 quintaux à 450964 quintaux. Cette variation est accompagnée par des fluctuations imprévisibles des rendements de 42,60 q/ha en 2000 à 50,6 q/ha en 2009, avec un pic enregistré en 2003 de 60,44 q/ha.

Tableau 3. La production nationale en haricot (FAOSTAT, 2011)

Année	Haricot vert			Haricot sec		
	Superficie (ha)	Production (qx)	Rendement (qx/ha)	Superficie (ha)	Production (qx)	Rendement (qx/ha)
2000	5990	255230	42,6	1280	4190	3,27
2001	6000	295270	49,21	1180	7340	6,22
2002	6400	29700	46,48	1190	8640	7,26
2003	6730	406810	60,44	1560	10960	7,02
2004	7530	411000	54,55	1992	15810	7,93
2005	6928	332650	48,1	9240	6660	5,52
2006	7766	355076	45,72	1496	9145	6,11
2007	8532	413220	48,4	1394	9170	6,6
2008	8622	401208	46,5	1040	5441	5,2
2009	8918	450964	50,6	1616	11588	7,2

La culture du haricot peut jouer un rôle important dans les systèmes agricoles en Algérie, bien que sa production reste marginalisée en raison de la faiblesse et de la grande instabilité des rendements dus au déficit hydrique et à la déficience en phosphore, qui caractérisent la

plupart des zones méditerranéennes particulièrement les zones de cultures potentielles du haricot en Algérie (eg. Alkama, 2010).

1.3. Le niébé (*Vigna unguiculata*)

1.3.1. Origine et aire de répartition

Le niébé est une des plus anciennes plantes Néolithiques (Chevalier, 1944). La théorie de son origine est basée sur le degré de diversité observé entre les différents taxons de l'espèce et en fonction de l'aire de distribution des hypothétiques formes spontanées pro-géniteurs des formes cultivées (Venora et Padulosi, 1997). Les premières hypothèses disent que les grecs ont obtenu le niébé à partir de l'Afrique du Nord qui l'ont eux même obtenu par les arabes (Chevalier, 1944), alors que d'autre hypothèses par Burkhil (1953) et Purseglove (1976) expliquent que le niébé a été introduit en Europe à partir du sud-est asiatique. Mais les formes sauvages de cette espèce n'ont été aperçues qu'en Afrique et à Madagascar et non en Asie (Steel, 1972) ce qui rend l'origine africaine du niébé sans aucun doute. Cependant, le centre de domestication reste incertain (Faris, 1963). Le centre de domestication du niébé est le nord-est de l'Afrique dont Coulibaly *et al.* (2002) partagent cette hypothèse en se basant sur les marqueurs moléculaires AFLP qui montrent une grande variabilité génétique des formes spontanées originaires de l'Est de l'Afrique que chez celle de l'Ouest.



Figure 3: Localisation des zones de culture du niébé (●) en Algérie (Chaabena, 1991)

1.3.2. Classification

Le niébé (*Vigna unguiculata* L Walp) est une espèce dicotylédone de la famille des *Fabaceae*, du genre *Vigna* qui est relativement hétérogène et de la section *Catiang* (Verdcourt, 1970). Cette espèce contient 22 chromosomes ($2n=2X=22$) (Ng et Padulosi, 1991). Le niébé se caractérise par une grande variabilité avec la présence des formes cultivées et des formes sauvages annuelles (Pasquet, 1993a). Pour la taxonomie des variétés cultivées plusieurs approches ont été adoptées; l'approche la plus classique est celle de Piper (1912) qui a classé, en rang d'espèces les groupes identifiés sur la base des caractères des graines et des gousses par Linné. D'après Baudoin (2001), la taxonomie du niébé est la suivante :

Embranchement: Angiosperme. **Classe :** Dicotylédone.

Ordre : Léguminosales ou Fabales **Famille :** Papilionacea ou (Fabacea).

Tribu: Phaseoleae. **Sous tribu :** Phaseolinae.

Genre : *Vigna Savi*. **Sous genre :** *Vigna*.

Section : *Catiang*. **Espèce :** *Vigna unguiculata* (L.) Welpers.

Sous-espèce : *Unguiculata*.

1.3.3. Caractéristiques agro-morphologiques

Le niébé est une plante herbacée annuelle ou vivace, grimpante, rampante ou plus ou moins érigée. Une culture de saison chaude qui nécessite des températures d'au moins 18°C avec une température optimale de 28°C (Craufurd *et al.*, 1997). Il est caractérisé par une racine pivotante généralement bien développée portant des bactéries fixatrices d'azote (Mulongoy, 1985), des feuilles alternes sauf les deux premières qui sont opposées, une germination épigée, une croissance indéterminée ou pseudo déterminée dans certains cas de maturité précoce et une inflorescence axillaire (Fery, 1985).

La sensibilité à la photopériode est le facteur de diversité le plus important dont son degré dans certains génotypes est influencé par la température (Steel, 1972). La date de floraison et de maturité sont des aspects adaptatifs importants où la date de floraison détermine la date de récolte (Robert *et al.*, 1993). Les graines et les gousses chez les formes cultivées ont des caractéristiques diverses qui sont utilisées pour décrire les cultivars et identifier les cultigrupes (Piper, 1912).

1.3.4. Cycle végétatif

a) La germination

La germination de niébé est épigée, c'est-à-dire les cotylédons sont soulevés au-dessus de la surface du sol (Stanton *et al.*, 1970).

b) La croissance

La croissance initiale est lente jusqu'au début de la fixation de l'azote (Sinha, 1980). La croissance des racines s'effectue durant les 70 premiers jours. Au cours de sa végétation, le niébé produit de façon constante de nouvelles feuilles alors qu'en même temps les feuilles vieilles sèchent et tombent (Jacquinot, 1967). On distingue deux principaux types de croissance, ce sont les croissances déterminées et indéterminées. Le premier type signifie que le nombre de nœuds d'un rameau est fixe et que celui-ci cesse de croître lorsque ce nombre est atteint, il arrive souvent que les rameaux déterminés se terminent par un groupe de bourgeons floraux. Le deuxième type signifie que le rameau continue à pousser, donnant naissance à de nouveaux embranchements latéraux et à fleurs, c'est le cas des légumineuses rampantes ou grimpantes (Stanton *et al.*, 1970).

c) La floraison

La floraison se déroule en trois étapes : l'évocation, l'initiation et la différenciation. Ces étapes sont influencées par la longueur du jour et de la température (Sinha, 1980). De nombreuses variétés traditionnelles fleurissent en jours courts (Vanderborcht et Baudoin, 2001). Chez les formes cultivées, les fleurs s'ouvrent en général à la nuit pour se fermer en fin de matinée (Pasquet et Baudoin, 1997). Le niébé est une plante autogame et diploïde dont le nombre chromosomique est de $2n = 2x = 22$ (Faris, 1964). Cependant, des études conduites à Bambey ont montré que le taux d'allogamie moyen est de 1,14% (il varie de 0,22 à 2,6%). La déhiscence des anthères se produit plusieurs heures avant que la fleur ne s'ouvre alors que le stigmate est réceptif depuis deux jours (Ladeinde et Bliss, 1997).

d) La maturation

Le niébé peut être récolté en deux stades différents de maturité : soit vert dont les gousses sont destinées au marché frais et sont prêtes pour la récolte 20 jours après la floraison, soit 40 jours pour la récolte en sec (Davis *et al.*, 1991).

1.3.5. Importance du niébé

a) Importance économique

Le niébé est la plus importante légumineuse à graine dans la zone de Savane tropicale d'Afrique, il est cultivé et consommé extensivement dans plusieurs pays (Singh, 2002) comme il représente un important légume vert et une précieuse source de fourrage. L'Afrique est la première région consommatrice et productrice du niébé avec un taux de production de 94% de la production mondiale, cette dernière représentait 5,68 millions de tonnes en 2009 avec une superficie cultivée de 11,8 millions d'hectare dont 10 millions sont réalisés en Afrique (FAOSTAT, 2010).

En Algérie, les superficies cultivées du niébé sont très restreintes, on en y trouve au niveau de certaines exploitations agricoles familiales dans des régions telles que la Kabylie, la zone Ouest de la wilaya d'El Taref et les oasis du Sahara. Les graines du niébé sont produites pour la consommation domestique et le surplus vendus sur des marchés locaux (Ghalmi, 2010)

b) Importance alimentaire

Le niébé est le légume favori des régions d'Afrique, cultivé pour ses grains secs ainsi que ses feuilles, ses gousses et ses graines immatures. (Madamba *et al.*, 2006). Ils procurent les éléments nutritifs déficients chez les céréales. De plus, ses fanes constituent un fourrage précieux pour le bétail en raison de leur haute teneur en protéines (Timko *et al.*, 2007). Il est considéré comme une plante médicinale par l'usage de ses feuilles et graines pour le traitement des enflures et les infections de la peau ainsi d'autres maladies dentaires ou bien des piqûres d'insectes (Madamba *et al.*, 2006).

c) Importance agronomique

L'importance agronomique du niébé se situe dans les systèmes de production animale et céréalière des régions semi-arides. Il est cultivé en association avec le mil, le sorgho, le maïs ou les arachides (Quin, 1997) en raison de l'apport d'azote qu'il peut apporter comme engrais vert avec le maïs particulièrement (Latati *et al.*, 2014), et de l'apport organique pour les céréales. Il empêche ainsi la dégradation des sols cultivés comme il est considéré comme un composant important dans les systèmes de production pour sa grande capacité de fixation d'azote et sa symbiose avec les mycorhizes (Martins *et al.*, 2003). C'est une espèce qui a la capacité de tolérer les sols acides et alcalins ainsi que la sécheresse et la chaleur (Fery, 1990).

1.3.6. Contraintes et limites de production

Le niébé est cultivé principalement dans les régions arides et semi-arides où la sécheresse constitue un facteur limitant de la production ; les dégâts causés par la sécheresse sont plus prononcés lorsque cette dernière coïncide avec la période de remplissage de gousses (Watanabe *et al.*, 1997). La chaleur est une autre contrainte notamment les températures nocturnes supérieures à 20°C (Nielsen et Hall, 1985), et quicombinées aux jours longs pouvant entraîner l'arrêt du développement des bourgeons floraux et retarder la floraison perturbant ainsi la microsporogénèse et la fertilité pollinique (Ahmed *et al.*, 1992).

En plus de ces deux contraintes le niébé est particulièrement sensible à la carence en phosphore, notamment dans les sols calcaires (Pasquet et Baudoin, 1997) ou dans les sols alcalin (Latati *et al.*, 2014). En outre, la production du niébé rencontre plusieurs contraintes biotiques constituées d'un grand nombre de maladies et d'ennemis qui ravagent la plante à tous les stades de son développement et qui peut engendrer occasionnellement la perte totale de la production (Vanderborgh et Baudoin, 2001). Les insectes ravageurs causent des dégâts qui sont parfois tellement sévères qu'il est impossible d'utiliser les graines ni pour les humains ni pour les animaux (Sales *et al.*, 2000).

2. L'association légumineuses-céréales

Dans l'agriculture conventionnelle et dans les systèmes de monoculture, bien que le rendement élevé par unité de surface puisse fournir les besoins alimentaires des populations croissantes dans quelques pays, ces systèmes exigent des coûts élevés de production et une consommation importante en combustibles fossiles. En termes d'écologie et d'environnement, les monocultures ont posé une série de problèmes sérieux qui ne peuvent être résolu que par une activité agricole basée sur des principes écologiques, afin d'aboutir à un écosystème stable (Mazaheri *et al.*, 2006).

L'association des cultures représente une des stratégies pour la restauration de la diversité dans les agroécosystèmes. Elle consiste à cultiver simultanément plus d'une espèce sur le même terrain pendant une saison de culture (Mazaheri *et al.*, 2006). Cependant, beaucoup de travaux de recherche ont montré que ce système de culture permet une exploitation plus efficace de l'ensemble des ressources et une production globale supérieure à celle obtenue grâce à la monoculture (Zhang et Li, 2003; Eskandari, 2012b; Latati *et al.*, 2013).

2.1. Types de l'association des cultures

L'association des cultures inclut : des plantes annuelles avec des plantes annuelles, des plantes annuelles avec des plantes pérennes et des plantes pérennes avec des plantes pérennes (Ghanbari et Lee, 2003). Elle comprend quatre groupes (Eskandari, 2012b) :

- **Cultures associées en sillon** : Il s'agit de cultiver simultanément deux ou plusieurs cultures dans des rangées régulières. Cependant, une ou plusieurs cultures peuvent être plantées simultanément dans la même rangée ou en alternance avec la première culture.
- **Cultures associées en vrac** : Pour ce type d'association deux ou plusieurs cultures sont semées simultanément mais sans ordre défini. ce type est pratiqué en plus pour les associations des légumineuses avec les cultures fourragères.
- **Cultures associées en bandes** : Elle consiste à cultiver deux espèces ou plus suivant différentes bandes suffisamment larges pour permettre une culture indépendante, mais suffisamment étroites pour que les cultures puissent se favoriser mutuellement.
- **Culture associée en relais** : La deuxième culture est installée après que la première ait atteint le stade floraison mais avant qu'elle atteigne le stade maturité.

2.2. Avantage de l'association des cultures

2.2.1. Utilisation efficace des ressources et amélioration du rendement en grains

Le système d'association des cultures contribue considérablement à l'augmentation de la production des cultures par l'utilisation efficace des ressources par rapport au système de monoculture (Zheng *et al.*, 2003). Cette efficacité d'utilisation est due à la différence de consommation des ressources (Eskandari, 2012b). En outre, s'il y a des effets complémentaires entre les cultures associées, la production augmente en raison de la réduction de la compétition spécifique ou interspécifique entre elles (Mahapatra, 2011; Zhang et Li, 2003). Ghanbari *et al.* (2010) ont rapporté que le maïs en association avec le niébé augmente l'interception de la lumière, baisse l'évaporation de l'eau et améliore la conservation de l'humidité du sol en comparaison avec la culture du maïs pure.

Plusieurs études ont montré l'augmentation du rendement des cultures associées; sorgho/soja (Elmore et Jackobs, 1986), maïs/niébé (Li *et al.*, 2001; Latati *et al.*, 2014), maïs/soja (Ghaffarzadeh *et al.*, 1994), blé/pois chiche (Mandal *et al.*, 1996), maïs/ fève (Li *et al.*, 1999), maïs/haricot commun (Latati *et al.*, 2013). La production élevée des cultures associées peut être attribuée à stimuler la croissance, à réduire les mauvaises herbes, les parasites et les maladies, elle contribue également à l'utilisation efficace des ressources nutritives (Eskandari, 2012b)

2.2.2. Restauration de la fertilité du sol

L'association des céréales avec les légumineuses maintient et améliore la fertilité du sol. Les légumineuses fixent l'azote atmosphérique, qui peut être utilisé par les plantes associées ou peut être excrété des nodules dans le sol et être utilisé par d'autres plantes qui poussent tout près (Dahmardeh *et al.*, 2010)

En outre, la décomposition des résidus des légumineuses améliore le sol en azote qui sera disponible pour les cultures de l'année suivante. Dans les sols pauvres en azote les avantages des légumineuses dans une association sont plus considérables par rapport à ceux constatés dans les sols riches en azote (Lunnan, 1989).

L'interactions interspécifique des racines des cultures associées améliore la mobilisation des éléments nutritifs au niveau de la rhizosphère, ce qui permet une meilleure efficacité d'utilisation (Wasaki *et al.*, 2003). La facilitation interspécifique du prélèvement du P par les cultures associées est rapportée chez le lupin blanc qui améliore le prélèvement du P quand il est cultivé en association avec le blé (Grierson, 2000), ce qui est également observé chez le pois chiche lorsque il est cultivé avec le maïs ou le blé (Li *et al.*, 2004). Par ailleurs, l'association blé / pois chiche améliore également la disponibilité d'autres minéraux dans la rhizosphère, telle que le Ca et le Mg (Li *et al.*, 2004)

2.2.3. Propagation des parasites et des maladies

L'association des cultures peut réduire l'apparition des parasites et des maladies. En comparaison avec la monoculture, les cultures en associations sont souvent moins endommagées par les ennemis de cultures (Trenbath, 1993).

Ogenga-Latigo *et al.* (1993) ont enregistré que l'infestation de la culture du haricot par les aphidés noir (*Aphis fabae*), est considérablement réduite lorsque le haricot est en association

avec le maïs et cela grâce aux tiges longues du maïs qui ralentissent la colonisation des aphidés. Une autre étude menée par Fernandez-Aparicio *et al.* (2007) a montré que l'invasion de la culture de la fève ainsi que du pois par *Orobanche crenata*, diminue en association avec l'avoine. Les cultures associées favorisent aussi l'abondance des ennemis naturels des agents pathogènes et par conséquent la diminution de l'utilisation des insecticides chimiques (Lithourgidis *et al.*, 2011).

L'association des cultures retarde également l'apparition des maladies en réduisant la diffusion des spores et en modifiant les conditions environnementales de sorte qu'elles soient moins favorables à la diffusion des agents pathogènes (Fernandez-Aparicio *et al.*, 2007).

2.2.4. Contrôle des mauvaises herbes

Dans les systèmes d'association, la diminution des mauvaises herbes se fait naturellement, en raison de la forte compétition sur les ressources disponibles avec les espèces cultivées (Olorunmaiye, 2010). Cet effet est observé chez le maïs en association avec des légumineuses, qui a réduit considérablement la densité des mauvaises herbes comparé au maïs pure et ce grâce à la diminution de la lumière disponible pour les mauvaises herbes (Bilalis *et al.*, 2010)

2.2.5. Stabilité et l'uniformité du rendement

Pour les agriculteurs qui ont des ressources limitées, le revenu et la stabilité du rendement des systèmes agricoles sont très importants. Quand plusieurs espèces peuvent être cultivées ensembles, l'échec de la production d'une culture pourrait être compensé par celle des autres récoltées. Le risque d'échec dans les systèmes d'association des cultures est largement inférieur aux systèmes des cultures pures (Eskandari *et al.*, 2009a).

La stabilité des cultures en association attribuée à la restauration partielle de la diversité perdue sous la monoculture, fournit une assurance élevée contre l'échec des cultures, particulièrement dans les régions sujettes aux conditions climatiques extrêmes telles que le gel, la sécheresse et les inondations (Lithourgidis *et al.*, 2011).

2.2.6. Préservation de la diversité

L'association est une manière de créer plus la biodiversité dans les agro-écosystèmes. Cependant, plusieurs études indiquent que l'augmentation de la diversité des cultures peut augmenter le nombre des services à fournir à l'écosystème (Russell, 2002).

De plus, l'association des espèces compatibles favorise la biodiversité en fournissant un habitat pour plusieurs espèces d'insectes et de micro-organismes du sol qui ne seraient pas présents dans un environnement de monoculture (Lithourgidis *et al.*, 2011). Cependant, les systèmes naturels stables sont en général divers, contenant de nombreux genres d'espèces végétales, arthropodes, mammifères, oiseaux, et micro-organismes. Par conséquent, les manifestations des parasites sont rares en raison de leur contrôle naturel (Altieri, 1999). En outre, la biodiversité au niveau de l'exploitation agricole peut permettre aux agro-écosystèmes capables de maintenir leur propre fertilité du sol, de régler la protection naturelle contre des parasites et d'améliorer la productivité (Scherr et McNeely, 2008).

2.3. Inconvénients de l'association des cultures

L'association des cultures peut présenter certains inconvénients, par exemple:

- La réduction du rendement à cause de la concurrence pour la lumière, l'eau et les aliments qui peuvent se produire chez certaines cultures associées (Altieri, 1999);
- La gestion pratique difficile, plus particulièrement lorsque les cultures associées exigent différents apports d'engrais, des herbicides et des pesticides;
- Le coût additionnel pour la séparation des grains récoltés ainsi que les pertes pendant la récolte (Lithourgidis *etal.*, 2011).

2.4. Effet de l'association légumineuses-céréales sur la biodisponibilité de l'azote

L'association des cultures améliore la fertilité du sol en facilitant l'acquisition des nutriments y compris l'azote (Morris et Garrity, 1993). L'avantage que procurent les légumineuses concernant la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, est très important et même incontournable dans ces systèmes. De plus, les systèmes de l'association légumineuses / non-légumineuses est bénéfique pour l'environnement en réduisant l'accumulation du NO₃ dans le profil du sol (Li *et al.*, 2001) et en réduisant les entrées de N (Li *et al.*, 2001). Shen et Chu

(2004) rapportent que les légumineuses peuvent transférer le N fixé aux céréales pendant la période de leur association.

L'association avec les légumineuses a pour effet d'augmenter la teneur en N dans les différentes parties de la plante associée (aérienne et souterraine). Betencourt *et al.* (2012) rapportent que la teneur en azote dans les parties aériennes et racinaires du blé dur augmente sous l'effet de l'association avec le pois chiche. Parallèlement, l'association des céréales avec les légumineuses augmente la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par la nodosité des légumineuses (Li *et al.*, 2009).

3. Dynamique des cycles du carbone et de l'azote dans le système sol-plante-atmosphère

3.1. Le cycle du carbone

Le cycle global de C est l'un des cycles les plus importants sur la planète, par son impact direct sur plusieurs systèmes physiques et biologiques ainsi que la variation globale des différents gradients de températures. Le cycle de C est considéré comme le phénomène le plus complexe qui relie les différents compartiments du système sol-plante-atmosphère (Petit *et al.*, 1999). Il s'est accru considérablement au cours des dernières décennies en raison du réchauffement planétaire lié à la hausse des émissions anthropiques de CO₂ dans la couche de l'atmosphère (Denman *et al.*, 2007).

3.1.1. Généralités

Le cycle du C est un processus dynamique fermé dans lequel le C est transféré par des forces identifiables entre des réservoirs distincts selon des flux mesurables, le bilan global des échanges entre les réservoirs étant nul. L'élément C représente environ 0,8% de l'écorce terrestre. Il se présente naturellement sous deux formes, cristalline (pure) et moléculaire. La forme cristalline, le graphite et le diamant, existe en quantité infinitésimale au regard de la forme moléculaire (Renaudat, 2005). Le C se retrouve dans l'ensemble de notre environnement dans l'atmosphère, sur terre, sous terre et dans les océans, sous forme minérale ou organique (vivante et morte). On distingue ainsi les grands réservoirs de C: l'atmosphère, la biosphère, l'hydrosphère, la lithosphère. La biosphère terrestre est formée par la végétation et l'épaisseur de sol impliquée dans le cycle global du C.

3.1.2. Le C dans le pool végétal

La quantité de C assimilée par la photosynthèse des végétaux est appelée productivité primaire brute (PPB) ou gross primary productivity (GPP). Comme tous les organismes vivants, les plantes ont une respiration dite Respiration Autotrophe (RA), résidu des mécanismes de libération d'énergie dans les cellules afin d'assurer leur entretien et leur croissance. Le bilan net entre la productivité primaire brute et la respiration autotrophe est appelé productivité primaire nette (PPN) ou net primary productivity (NPP) (Renaudat, 2005). Chaque saison, une partie de la matière végétale meurt et se décompose dans le sol sous l'action de microorganismes tandis que le reste se répartit en C minéral et organique dont les temps de putréfaction varient de la décennie au siècle.

La quantité nette de C assimilé par la végétation (PPN) est estimée aux alentours de 60 GtC/an si l'on considère la totalité des surfaces continentales (Fung *et al.*, 1987), et parallèlement le sol libère dans l'atmosphère une quantité équivalente de C. La variabilité des écosystèmes est due à la multiplicité des espèces végétales, elles-mêmes combinées aux différents types de sols tandis que le couplage sol/végétation subit à des contraintes météorologiques périodiques qui pilotent (au pas de temps saisonnier) la capacité de stockage des réservoirs, les transferts de C au sein du système sol/végétation ainsi que les échanges avec l'atmosphère (Raich et Schlesinger, 1992).

3.1.3. Le C dans le pool sol

Le carbone organique du sol représente approximativement 2/3 de l'ensemble du C terrestre et il est important dans la détermination des propriétés chimiques et physiques du sol (Schimel *et al.*, 1994; Oelbermann *et al.*, 2006b). Il peut être affecté par le taux de décomposition, le climat, et les caractéristiques du sol. Sa présence en quantité suffisante dans le sol peut réduire les risques d'érosion, renforcer la filtration des éléments polluants avant qu'ils n'atteignent l'eau souterraine, augmenter le rendement et diminuer l'émission de CO₂ dans l'atmosphère (Ghimire *et al.*, 2012). Mais les techniques de gestions des terres affectent considérablement la quantité de carbone organique du sol. Par exemple, dans un agroécosystème complexe, la réduction du travail du sol et une augmentation des résidus végétaux laissés sur le sol, augmentent la teneur en carbone organique du sol et la séquestration de carbone (Diels *et al.*, 2004; Van Groenigen *et al.*, 2011). Une étude menée

par Studdert et Echeverría (2000) montre que le carbone organique du sol au niveau des cultures en rotation de blé, maïs, soja, et tournesol diminue après 11 ans de pratique.

a) Matière organique du sol

La matière organique (MO) du sol est considérée comme un constituant important du sol, mais aussi la principale source d'alimentation et d'énergie pour les organismes vivant du sol. Cette dernière est formée principalement par la décomposition de la matière fraîche des végétaux et des microorganismes. (Gardiner et Miller 2008). Les principales composantes de la MO du sol sont : la fraction légère du sol (LF), le carbone organique du sol (SOC), et l'azote total du sol (TN). LF est considéré comme étant une forme labile de la MO du sol, tandis que le SOC et le TN sont considérés comme des éléments fondamentaux de la MO du sol (Gregorich *et al.*, 2008).

Par ailleurs, la MO a un rôle très important dans le sol. Elle est considérée comme l'indicateur principal de sa qualité, à la fois pour des fonctions agricoles et pour des fonctions environnementales (parmi elles la séquestration du carbone et la qualité de l'air). Cependant, la qualité et la teneur de la MO du sol sont influencées par certains facteurs, comme le pH du sol, la température, l'humidité, la texture, la qualité et la quantité des résidus ajoutés, et spécialement l'activité des microorganismes (Samahadthai *et al.*, 2010).

b) Rôle de la biomasse microbienne dans la séquestration du carbone

La biomasse microbienne (BM) constitue une matrice de transformation pour les matières naturelles organiques dans le sol et agit comme un réservoir labile de nutriments disponibles pour les végétaux (Ladd *et al.*, 1992). C'est un indicateur sensible de la dynamique de la MO, car les changements de la fraction microbienne sont relativement rapides, et peuvent être détectés avant qu'ils se produisent dans la MO totale. Ainsi, la mesure de la BM est un outil précieux pour la compréhension et la prédiction des effets des changements de la fraction microbienne dans les sols.

De plus, la BM est un compartiment à la fois stockeur de constituants essentiels C, N et P et transformateur des nutriments. Elle est donc déterminante dans le cycle des nutriments et la régulation du compartiment sol de l'écosystème (Ladd *et al.*, 1992). Bien que dans le sol la BM ne représente qu'une faible proportion des éléments nutritifs (C microbien généralement dans une fourchette de 0,05 à 5 % de C total), celle-ci est un compartiment essentiel du fonctionnement biologique des sols, selon Jenkinson (1990), le trou de l'aiguille par où doit

passer toute la MO. Elle est caractérisée par un turnover rapide en comparaison avec autres constituants de la MO et souvent associé à la fraction labile de la MO, la BM renseigne sur le fonctionnement biologique du sol et répond rapidement aux changements des pratiques culturales (Pendall et King, 2007).

c) **Respiration du sol**

La « respiration du sol » est la somme des respirations autotrophes (racines) et hétérotrophes (microorganismes de la rhizosphère et du sol et des autres groupes minéralisateurs du sol tels que la macro et la méso-faune du sol) (Raich et Schlesinger, 1992). La dynamique de la matière organique du sol (MOS) selon les modes d'occupation des terres connaît un intérêt grandissant à la fois dans les études de fertilité des sols (Jastrow, 1996) et dans les études du cycle global du carbone (Jensen *et al.*, 1996; Dugas *et al.*, 1999). En effet, la MOS est très souvent reconnu comme un facteur déterminant des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol et participe à l'émission de gaz à effet de serre (N_2O , CH_4 et CO_2) d'origine agricole, soit 20% des émissions gazeuses totales (Pendall et King, 2007). Dans le système complexe sol-plante-atmosphère, la respiration est sous deux formes :

- *La photorespiration* ou respiration à la lumière due à une concurrence entre le CO_2 et l' O_2 qui cherchent tous deux à se fixer sur le ribulose-1,5-diphosphate (RuDP : enzyme de fixation de carbone atmosphérique). Ce mécanisme se traduit par une consommation d'oxygène accompagnée d'un rejet de dioxyde de carbone et réduit donc l'efficacité de la photosynthèse (Maisongrande, 1996).
- *La respiration métabolique* a pour but de subvenir aux besoins métaboliques des plantes, en fournissant l'énergie nécessaire pour assurer les différents flux de matières et leur transformation au sein du végétal. Elle consiste à transférer l'énergie contenue dans les substrats glucidiques dans le but de la restituer sous forme d'ATP (USDA, 2013).

3.1.4. Mécanisme du stockage du C dans le système complexe sol-plante-microorganisme

L'activité photosynthétique des plantes permet l'entrée de C organique dans le sol *via* la litière et les racines de la plante. La respiration des racines des plantes, la minéralisation de C organique par la microflore et la respiration de la méso- et macro- faune du sol sont les causes majeures des émissions de C du sol sous forme de CO_2 vers l'atmosphère. La quantification de

ces émissions reste assez peu documentée. Elles sont surtout très variables dans le temps et l'espace (Beyer, 1991).

Les apports de C exogène dans le sol sont vite minéralisés, par exemple 92 % du C apporté sous forme de feuille de maïs sont minéralisés sur une année (Ayanaba et Jenkinson, 1990). Les racines vivantes et les organismes associés de la rhizosphère (microorganismes, myceliums) contribuent par des effets physiques « effet filet » ou chimiques (production de métabolites secondaires aux propriétés agrégeantes), à l'agrégation du sol (Jastrow *et al.*, 1998). Les entrées de C récentes dans le sol sous forme de débris végétaux ou animaux, plus ou moins transformés par les actions de décomposition des microorganismes, sont progressivement intégrées dans la structure du sol.

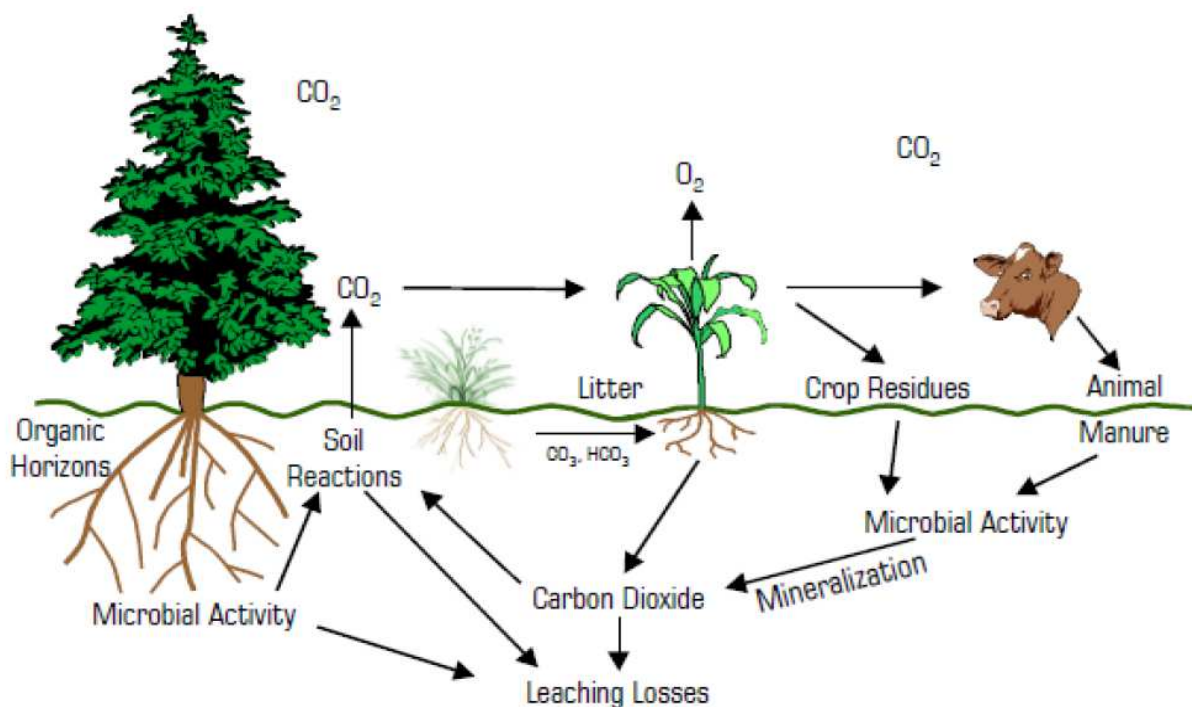


Figure 4: Cycle du carbone dans le système sol-plante-atmosphère (USDA, 2013)

Par ailleurs, d'autres propriétés physiques du sol telles que l'épaisseur et la texture du sol peuvent influencer le stockage du C. Un sol est souvent corrélé positivement à la texture (teneur en éléments fins 0-20 microns). Les sols argileux, de porosité fine, auraient davantage de site de protection du C, le C étant ainsi peu accessible aux décomposeurs du sol serait alors stocké en plus grande quantité que dans un sol sableux (Hassink, 1997).

3.2. Le cycle de l'azote

L'azote se mobilise selon un cycle biogéochimique au cours duquel il se transforme entre la forme organique et celle minérale. La plupart des transformations d'azote impliquent l'oxydation et/ou la réduction de l'atome d'azote par des processus biologiques et physicochimiques. Dans l'atmosphère, l'azote existe principalement sous forme de l'azote moléculaire (N_2) qui correspond à 78% des gaz atmosphériques. La transformation de N_2 en d'autres formes nécessite de l'énergie pour briser la liaison $N=N$ (Jego, 2008). Malgré sa disponibilité dans la nature, les plantes n'ont pas la capacité de l'assimiler directement. Les plantes absorbent l'azote dans le sol sous forme de nitrates (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+), l'importance relative de chacune de ces formes dépendant de l'espèce végétale et des conditions du milieu (Lazrek, 2008).

3.2.1. L'azote dans la plante

La matière sèche de la plante renferme environ 2% d'azote. Un apport adéquat d'azote stimule l'activité photosynthétique, la croissance végétative et la coloration verte foncée des feuilles (Soltner, 2007). L'azote est un constituant essentiel du cytoplasme car il favorise :

- La synthèse des glucides grâce à l'augmentation du nombre de chloroplastes;
- La constitution des réserves azotées dans les graines;
- La multiplication cellulaire donc la croissance des tissus;
- La multiplication des chloroplastes, puisque la chlorophylle est une substance azotée d'où la couleur vert foncée des plantes après un apport d'azote. C'est un facteur de rendement, et parfois de qualité, puisque il augmente la teneur en protéines des céréales et puis il est un des constituants de la chlorophylle qui commande l'opération fondamentale de la photosynthèse.

L'azote est donc nécessaire à tous les stades: jeune, croissance, reproduction et mise en réserve (Soltner, 2007).

3.2.2. L'azote dans le sol

La première source d'azote des sols provient essentiellement de la MO endogène (humifiée), des résidus de récolte, des cultures intermédiaires et des produits organiques exogènes (Jego, 2008). On considère que l'azote organique représente 98% de l'azote total des sols, il varie beaucoup suivant les régions et les types de sol (Nicolardot *et al.*, 2001). L'azote organique est un compartiment clef du cycle biogéochimique de l'azote et joue un rôle très important dans

la nutrition azotée des plantes. L'azote inorganique du sol constitue la fraction disponible pour les cultures. Le sol contient rarement plus de 10 % d'azote inorganique total (Schleper, 2008).

En outre, l'azote joue un rôle clef dans l'équilibre de la rhizosphère puisqu'il s'agit du nutriment le plus prélevé (près de 70% sur la totalité des cations-anions prélevés) par la plupart des espèces végétales (Raoul, 2003). Ainsi, un apport d'azote sous forme de nitrate entraînera une alcalinisation de la rhizosphère. A l'inverse, un apport sous la forme d'ammonium, entraîne une acidification.

3.2.3. Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

La fixation biologique de l'azote est effectuée par des microorganismes soit autonomes soit en symbiose avec des plantes supérieures. C'est un processus qui permet de produire des substances protéiques à partir de l'azote gazeux présent dans l'atmosphère et l'environnement. C'est le processus de réduction enzymatique de N_2 en NH_3 (azote ammoniacal, ou ammoniac). Cette forme d'azote combinée représente la fin de la réaction de fixation et le début de l'incorporation de l'azote fixé dans le squelette carboné. Ce processus est comparable à celui de la photosynthèse qui permet de produire des substances glucidiques à partir du gaz carbonique (CO_2) de l'atmosphère (Bergersen, 1966).

L'interaction Rhizobium-Légumineuse est caractérisée par la spécificité avec laquelle elle s'établit. En général, chaque légumineuse ne peut être infectée que par un nombre restreint de souches de *Rhizobia* et réciproquement, chaque souche de *Rhizobia* ne peut infecter qu'un nombre limité de genres de légumineuses (Tatiana, 2008).



Cette interaction entraîne la formation de structures particulières appelées nodosités ou nodules au niveau des racines, au sein duquel les bactéries fixent l'azote. Selon Downie (2005), le complexe enzymatique d'origine bactérienne appelé nitrogénase, catalyse le processus de la fixation (réduction de N_2 sous forme ammoniacale) comme représente l'équation ci-dessus.

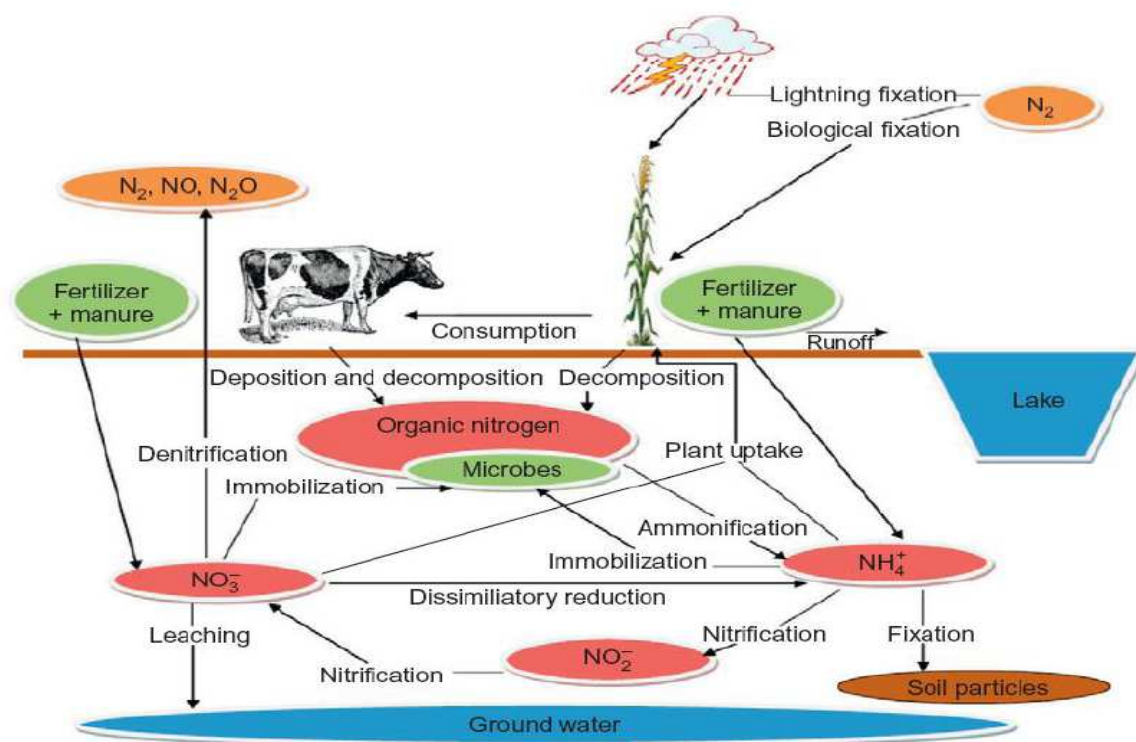


Figure 5: Cycle de N dans le sol (Luce *et al.*, 2011)

3.2.4. Processus de transfert et d'assimilation de l'azote

a) L'ammonification

Cette phase constitue la dégradation des protéines de tous les apports annuels provenant des végétaux et en moindre mesure d'animaux et de micro-organismes telluriques (Andreux et Monrozier, 1981). Les microorganismes comprennent une grande diversité d'espèces (bactéries, d'actinomycètes ou de champignons) de sorte que l'ammonification est un processus sans exigence écologique particulière quelles que soient les conditions de l'environnement (Dommergues, 1968).

b) La nitrification

La nitrification est un ensemble de réactions microbiologiques complexes de nature autotrophe ou hétérotrophe qui consistent en l'oxydation de l'ammoniac en azote nitreux (nitritation ou nitrosation) et dans son oxydation ultérieure en azote nitrique (nitratisation). Il existe deux types de nitrifications :

- **La nitrification autotrophe**: Elle se fait par des bactéries nitrifiantes autotrophes de genres *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* essentiellement. Ces bactéries présentent des exigences

écologiques très strictes ; *in-vitro*, elles sont aérobies et neutrophiles mais dans le sol, ces bactéries se développent à des pH moyens inférieurs à 6.0 ou même de 5.0.

- **La nitrification hétérotrophe**: Elle existe dans le sol sous l'effet des microorganismes nitrificateurs hétérotrophes comme *Aspergillus flavus*, dont les exigences écologiques sont beaucoup moins strictes mais dont le rendement est bien inférieur (Dommergues, 1968).

c) La dénitrification

La dénitrification représente les processus par lesquels les nitrates (et accessoirement les nitrites NO_2^-) sont réduits à l'état de produits gazeux (oxyde nitreux N_2O , azote moléculaire N_2), ainsi perdus pour le sol (Dommergues, 1968). Les conditions d'humidité élevée favorisent cette réduction. Le protoxyde d'azote (N_2O) est émis en général en même temps que N_2 en proportion très variables (Firestone et Davidson, 1989). Deux autres types de processus de réduction des nitrates et qui sont évidemment les processus de dénitrification aboutissant effectivement à la perte d'azote, qui présentent le plus d'enjeux agronomiques :

- La réduction dissimulatrice qui conduit à la formation de nitrites ;
- La réduction assimilatrice qui conduit à la formation d'ammonium, composé qui entre dans la constitution des protéines et autres constituants azotés des organismes vivants.

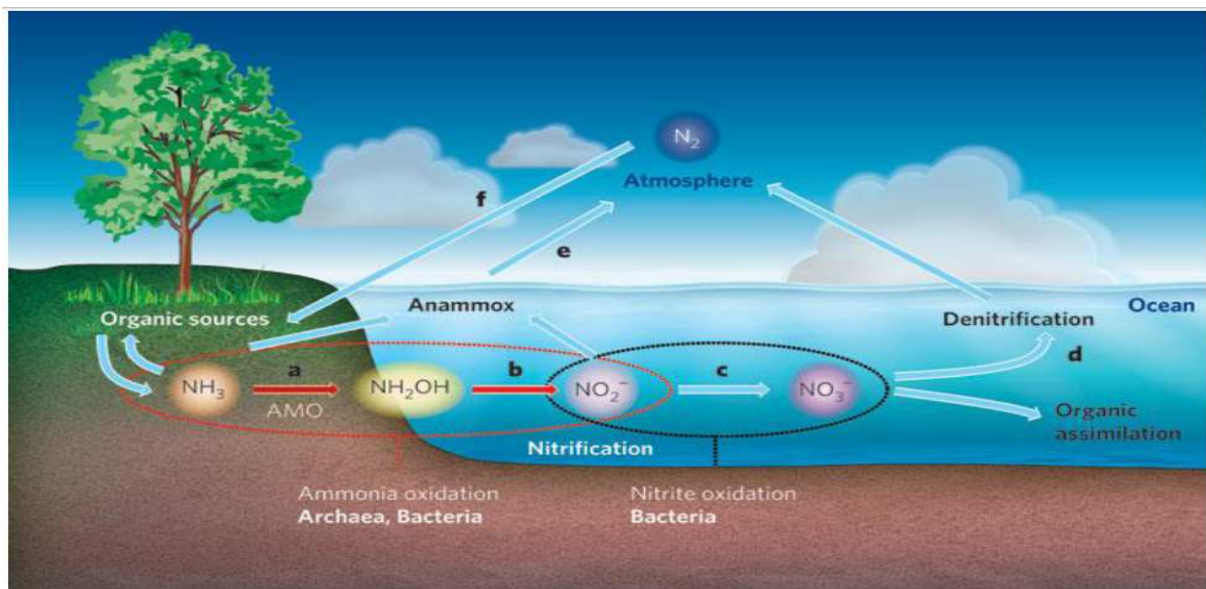


Figure 6: Cycle globale de N dans le système sol-plante-atmosphère (USD, 2013)

3.3. Modélisation des cycles C et N dans le système de production végétale

La dynamique du C et de N influence potentiellement la qualité et la productivité des sols. Elle a été depuis longtemps un des objectifs importants de la science du sol. Avec l'amélioration de la méthodologie expérimentale, les scientifiques ont accumulé de précieux renseignements sur la dynamique du C et de N dans le sol et ils ont amélioré la gestion agronomique des intrants (DeBusket *al.*, 2001). D'après la littérature, les modèles conceptuels qui concernent les cycles du C et N dans les sols sont toujours en développement (Molina and Smith, 1998). L'exemple classique d'un des premiers modèles traitant l'aspect cyclique du C et N par minéralisation potentielle de la MO est celui de Stanford et Smith (1972).

Cependant, parmi les plus grandes révolutions dans l'étude des cycles C et N dans les 30 dernières années apparut le développement des modèles de simulations mécanistes, et la liaison des processus avec l'écosystème. Ceci a été rendu possible par l'introduction de l'outil informatique avec des capacités de calcul et de mémoire suffisantes pour permettre la simulation des systèmes complets et intégrés entre les compartiments sols-plante-atmosphère.

3.3.1. III.1. Modèles de décomposition

La MOS joue un rôle fondamental dans le maintien de la fertilité *via* ses effets sur les propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols. L'importance des pools de MOS dépend des apports de la MO (grâce aux résidus après récolte, au turnover des racines et des mycorhizes et aux exsudats racinaires), et des pertes de C, principalement *via* la respiration hétérotrophe due à la décomposition de la MOS. A cet effet, de nombreux modèles compartimentaux de décomposition des matières organiques ont été élaborés, parmi lesquels on peut classer :

a) Modèle linéaire

Les flux de sortie d'un compartiment sont liés uniquement au contenu de ce compartiment selon une cinétique d'ordre 1. Dans la littérature le plus grand nombre de modèles de décomposition sont de ce type, on peut citer parmi les plus connus Century (Parton *et al.*, 1987), Roth-C (Jenkinson *et al.*, 1987), Daisy (Hansen *et al.*, 1991) ou CO₂Fix (Masera *et al.*, 2003).

Cependant, le flux de respiration est affecté par ces limitations, par contre celui de minéralisation nette d'azote ne l'est pas en général. Le traitement de ces deux flux est

particulier et varie d'un modèle à l'autre. La respiration est proportionnelle à la biomasse microbienne mais dans des modèles ils considèrent une perte lors de chaque flux de décomposition, par contre la minéralisation est liée au rapport C/N.

b) Modèle non linéaire

La sortie de chaque compartiment est proportionnelle à la fois à son contenu et à la croissance des décomposeurs ou de leurs enzymes. Les microorganismes produisent des enzymes extracellulaires qui dégradent la MO. Les microorganismes absorbent le carbone dissous par les enzymes, de ce fait il y a une voie indirecte entre les biomasses microbiennes et la MO du sol. Enfin, la conception de ces modèles de décomposition de matières varie en fonction des objectifs de chaque modèle. Dans les dernières décennies, différents modèles mathématiques avec des niveaux de complexité distincts sont développés pour décrire des processus biogéochimiques dans le sol. La plupart de ces modèles sont basés sur la cinétique et les taux stoechiométriques qui intègre les éléments cycliques au sein du sol, les nutriments, et les échanges de carbone avec la végétation et l'atmosphère (Manzoni et Porporato, 2009).

3.3.2. Le modèle MOMOS

MOMOS (Micro-Organismes et Matière Organique du Sol) est un modèle de décomposition qui explique l'écologie fonctionnelle de la biomasse microbienne. Il a été conçu de manière à limiter les paramètres principalement à des taux de transferts entre les compartiments qui ont pu être ajustés grâce à des expériences d'incubation avec traçage isotopique (Pansu *et al.*, 2006, 2007, 2010), mais aucune application à des systèmes complexes ouverts avec des flux réguliers n'a encore été publiée à l'exception du travail réalisé par Ibrahim *et al.* (2013).

3.3.3. Structure du modèle MOMOS

Le modèle MOMOS est proche des modèles linéaires dans sa structure. Cependant seule l'expression de la respiration microbienne est non-linéaire : elle est fonction du pool de biomasse microbienne au carré ce qui rend le fonctionnement du modèle centré sur le pool de la biomasse microbienne. Cette particularité rend le flux de respiration très sensible aux apports et aux conditions climatiques pour un niveau de biomasse microbienne relativement constant (Pansu, 2004).

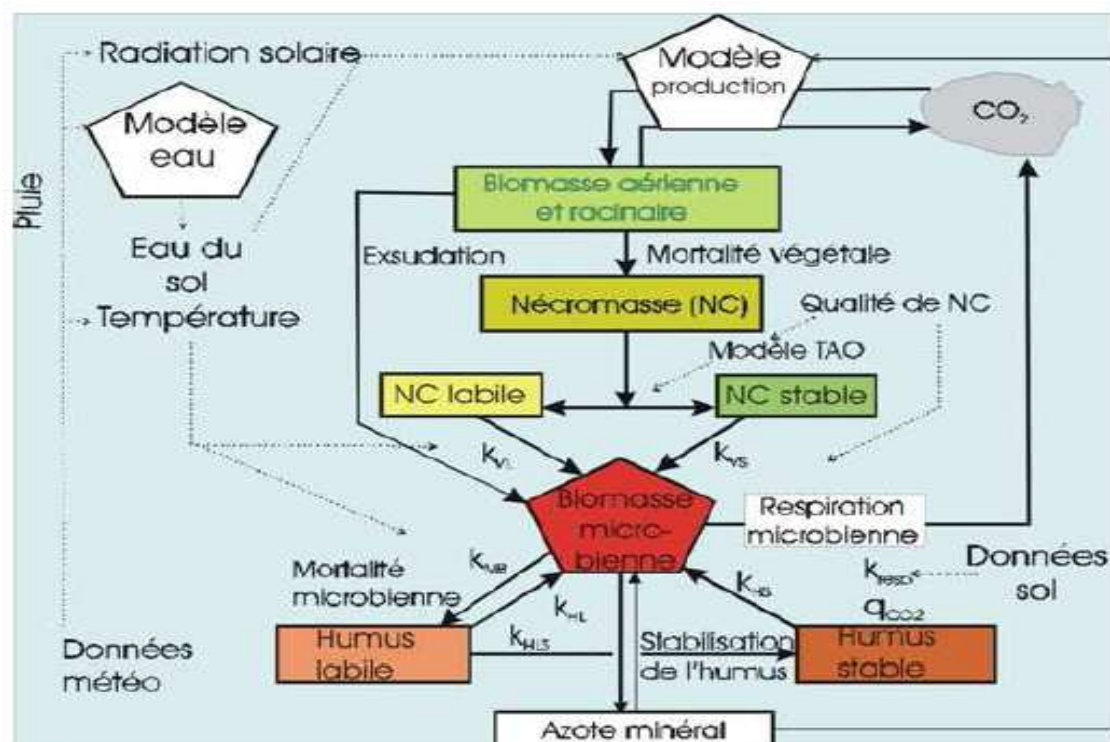


Figure 7:Diagramme relationnel de la Modélisation des Transformations Organiques par les Microorganismes du Sol: MOMOS, (Pansu *et al.*, 2010).

MOMOS est constitué de deux pools de MO fraîche (NC labile et NC stable), de deux pools d'humus (labile et stable). Un pool de biomasse microbienne contrôle la plupart des flux de et vers ces pools. Le modèle TAO (Thuriès *et al.*, 2002) est utilisé pour séparer les résidus végétaux entrants en une fraction labile et une fraction stable. Par ailleurs, le modèle MOMOS est couplé avec le modèle SAHEL qui permet de déterminer l'humidité journalière du sol.

3.3.4. MOMOS est un modèle centré sur la biomasse microbienne

Le modèle définit la croissance microbienne par assimilation des compartiments labiles et stables des résidus végétaux et de l'humus ainsi que des exsudats racinaires (Pansu *et al.*, 2009).

Le modèle couplé visera à prédire simultanément les flux du C et de N de l'atmosphère, respectivement par les stomates des plantes et les rhizobiums, et leur translocation vers les tiges et les racines, les flux de C et N restitués par les plantes aux microorganismes du sol, le flux de C vers atmosphère par la respiration microbienne, les flux de N entre les microorganismes et la phase minérale (minéralisation et immobilisation microbienne),

l'absorption de l'azote minéral par les racines et sa translocation vers les parties aériennes pour chaque plante. Il intégrera les entrées N par restitution et fertilisation ainsi que les pertes éventuelles par les agrosystèmes vers l'atmosphère et les eaux souterraines.

3.3.5. Application de modèle MOMOS dans le système légumineuse-céréales

D'après Ibrahim *et al.* (2013), le modèle MOMOS est utilisé pour clarifier la dynamique de N et C au niveau de l'agro-écosystème céréales-légumineuses, sa validation a pour but de répondre à plusieurs questions de recherche sur le système légumineuses-céréales, à savoir :

- Les légumineuses et les céréales en monoculture ou en association, sont-ils des sources ou des puits de carbone ?
- Les légumineuses fixatrices peuvent-elles constituer des sources suffisantes d'azote pour les céréales en association ou rotation? Dans quelle mesure le phosphore limite-t-il la fixation d'azote ?
- A quelle échelle de temps, les sources en N et C sont-elles disponibles ? comment assurent-elles la fertilité et la durabilité des systèmes ?

4. La déficience en phosphore : aspects physiologiques et agronomiques

L'application des engrais phosphatés est essentielle pour réduire au minimum les pertes de rendement. La fertilisation phosphatée a augmenté de 900 millions de tonnes en 1913 jusqu'à 17000 millions de tonnes dans les années 1980 (Hart *et al.*, 2004). Cette dernière augmentation est due, d'une part, à la croissance de la population mondiale qui devrait atteindre 6 milliards d'habitants d'ici 2020 (Zapata et Roy, 2004) d'autre part, la majeure partie du P appliqué au sol est immobilisée sous formes indisponibles difficilement utilisées par la plante (Hash *et al.*, 2002). Ainsi, certains experts pensent que les ressources en minerais de phosphate risquent de s'épuiser d'ici 60 à 80 années (Liu *et al.*, 2004).

4.1. Le phosphore dans la plante : forme et fonction

La matière sèche de la plante renferme environ 1% de phosphore. Au niveau de la plante, le P se répartit entre un pool métabolique, situé dans le cytoplasme et les chloroplastes et un pool non métabolique dit de réserve, sous forme inorganique au sein des vacuoles (Etchebest, 2000). Ses rôles métaboliques sont :

- ✚ Structural, entrant dans la constitution de phospholipides et acides nucléiques (pont stable entre deux chaînes carbonées, estérifiées sur un groupe hydroxyle d'une chaîne carbonée);
- ✚ Energétique par le haut potentiel que le phosphoryle confère à certaines molécules (ATP) ;
- ✚ Régulateur des voies métaboliques par sa répartition entre chloroplaste et cytoplasme.

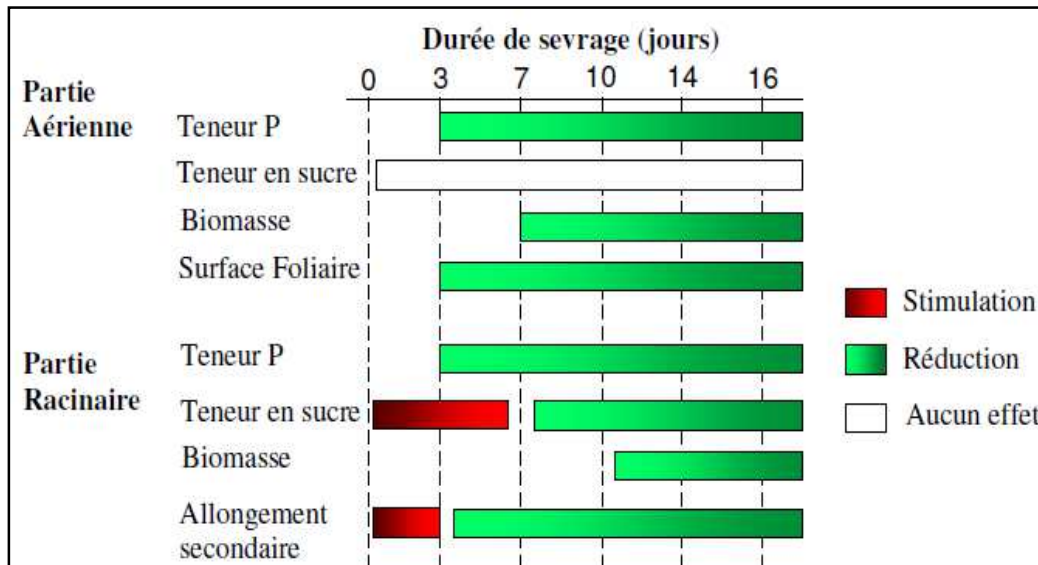


Figure 8: Effets d'un sevrage en P sur la physiologie chez le maïs durant 16 jours (Maire, 2005).

Ainsi, le phosphore permet la formation correcte des graines (des quantités importantes de phosphore sont stockées dans les semences sous forme de phytine) et accélère leur maturation. En effet, le niveau de l'approvisionnement en phosphore pendant les étapes reproductrices règle la partition des photosynthétats entre les feuilles-sources et les organes reproducteurs (Zapata et Roy, 2004). De même il stimule la croissance des racines et améliore la fixation N_2 chez les légumineuses.

Les plantes montrent un retard de croissance sous l'effet de la déficience en P, qui se manifeste souvent par une couleur vert foncé (concentration plus élevée en chlorophylle) et une coloration rougeâtre (augmentation de la production d'anthocyanes) (Zapata et Roy, 2004).

4.2. L'état du phosphore du sol

Le P dans le sol existe sous deux formes principales (minérale et organique) qui se répartissent selon deux phases : phase liquide (le P en solution) ; phase particulaire (le P lié à la phase solide) (Mengel et Kirkby, 2001).

La phase liquide, où les ions sont dissous, correspond à une absence de liaison avec les constituants du sol (Jaillard et Hinsinger, 1993). Sous la dénomination d'ions phosphates, on désigne deux formes d'ions : $\text{H}_2\text{PO}^{(-4)}$ et $\text{HPO}_4^{(2-)}$ qui sont en équilibre ; ce dernier est en fonction du pH. La concentration du P minéral dissous dans la solution du sol est comprise entre 0.08 et 2.31 mg de P par l litre, soit quelques dizaines à quelques centaines de grammes de phosphore par hectare (Morel *et al.*, 2000).

Le phosphore inorganique est très peu soluble dans le sol du fait de l'existence de liaisons de forte énergie. Sa concentration dans la solution du sol est souvent inférieure à 2 à 10 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Jaillard *et al.*, 1993). En conséquence, le phosphore est l'un des 6 macronutriments (N, P, K, Ca, Mg et S) les plus inaccessibles du sol. Plus de 90% du phosphore total est sous forme insoluble (Mengel et Kirkby, 2001).

Dans les sols calcaires, le phosphore est complexé par le carbonate de calcium et de magnésium (Ström *et al.*, 2005). Dans les sols acides le phosphore est complexé par les hydroxydes de fer et d'aluminium (Ligaba *et al.*, 2004).

La minéralisation et l'immobilisation des composés organiques phosphatés sont des processus qui font partie du cycle du P dans les sols qui contiennent des quantités significatives de la MO (Morel *et al.*, 2006).

La prépondérance de la minéralisation de P par rapport à sa mobilisation dépend de la proportion C/P du sol (ou plutôt du ratio C/N/P) selon les rapports suivants:

- Rapport C/P < 200 : minéralisation nette, d'où libération de phosphore organique,
- Rapport C/P = 200 à 300 : absence de gain et perte de phosphore inorganique disponible pour la plante,
- Rapport C/P > 300 : immobilisation nette

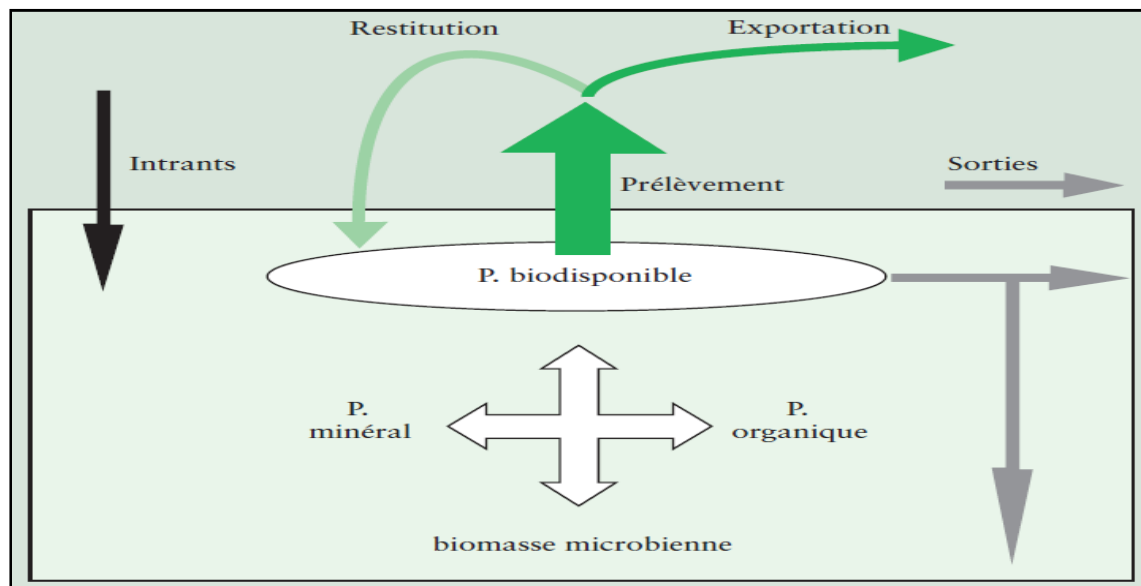


Figure 9: Schéma du cycle simplifié de P dans un écosystème cultivé présentant les flux possibles entre les différents réservoirs de P (Morel *et al.*, 2006).

4.3. La biodisponibilité de phosphore et son prélèvement par la plante

On entend par biodisponibilité du P, la fraction du P susceptible d'être prélevée par la plante. L'évaluation quantitative et mécaniste de cette fraction devient délicate lorsqu'on s'intéresse à la diversité des formes de P ajoutée à la multiplicité, la diversité et l'interactivité des mécanismes impliqués dans la régulation du transfert des ions P dans le système sol-solution-racine (Mollier et Pellerin, 1999). Parmi ces mécanismes, on peut distinguer par ordre d'importance:

- L'abaissement de la concentration des ions P à la surface de la racine suite à son absorption conduisant à la création d'un gradient entre cette surface, la solution du sol et sa phase solide;
- Le déplacement des ions P par diffusion dans la solution du sol suite à l'existence de ce gradient de concentration (Jungk *et al.*, 1993);
- Le flux de convection de l'eau du sol (mass flow) associé à la transpiration des cultures. Ce transport est considéré négligeable compte tenu de la faible concentration du P dans la solution (Jungk et Claasen, 1997);
- Les dissolutions de P précipité par modification du pH et/ou des propriétés rédox et d'autres réactions de complexation par exsudation de composés organiques;

- La production d'enzymes (phosphatases et phytases) par les racines et les micro-organismes capables de dégrader les composés organiques et de libérer ainsi les ions de P dans la solution (Mollier et Pellerin, 1999).

4.4. Acidification de la rhizosphère sous déficience en P

Le phénomène d'acidification est identifié dans le cas du maïs et du lupin blanc (Hinsinger *et al.*, 2003). Il est particulièrement important chez les légumineuses (Alkama *et al.*, 2009; Kouas *et al.*, 2009 et Alkama *et al.*, 2012). Ainsi, le pH dans la rhizosphère peut s'avérer être différent du sol non rhizosphérique (sol bulk), pouvant atteindre une différence de une ou deux unités de pH (Jaillard *et al.*, 2003). Ce phénomène s'avère très intéressant dans les sols calcaires et alcalins (Latati *et al.*, 2014). Par contre dans les sols acides, il peut être nuisible dans la mesure où une acidification trop importante conduit à intensifier la solubilité des ions phyto-toxiques tels que l'aluminium (Hinsinger, 1998). Dans ce cas, le phosphore est rendu biodisponible par échange d'ions OH^- et de HCO_3^- sur les oxy-hydroxydes de fer et d'alumine (Marschner, 1995). D'autre part, le phénomène d'acidification peut être également dû à la libération des acides organiques dans le sol (Raghothama, 1999).

4.4.1. Les flux de protons

L'acidification ou l'alcalinisation du sol par les plantes est directement liée aux taux de prélèvement de cations-anions. Le principe est simple : quand d'avantage de cations sont prélevés, des H^+ sont exsudés par les racines afin de compenser l'excès de charges positives prélevées. Il y'a donc alcalinisation de la cellule. Ce processus entraîne par voie de conséquence une acidification de la rhizosphère. A l'inverse, quand ce sont les anions qui sont majoritairement prélevés, on observe une alcalinisation de la rhizosphère via la libération de OH^- ou de HCO_3^- (Hinsinger, 2001; Hinsinger *et al.*, 2003).

La fixation symbiotique de l'azote est associée à un efflux de protons (Tang *et al.*, 1998) car les racines des légumineuses absorbent plus de cations que d'anions et ont donc un effet acidifiant marqué sur les sols (Tang *et al.*, 1998). Tang *et al.* (2001) et Alkama (2010) ont étudié en détail cette acidification dans la rhizosphère des légumineuses, *Medicago truncatula* et *Phaseolus vulgaris* respectivement, avec la fixation symbiotique d'azote comme seule source d'azote. Ils ont observé que le flux de protons varie largement selon l'espèce végétale considérée, son stade physiologique et son statut symbiotique.

L'azote joue un rôle clef dans cet équilibre puisqu'il s'agit du nutriment le plus prélevé (près de 70% sur la totalité des cations-anions prélevés) par la plupart des espèces végétales (Marschner, 1995). Ainsi, un apport d'azote sous forme de nitrate entraînera une alcalinisation de la rhizosphère. A l'inverse, un apport sous la forme d'ammonium entraîne une acidification. Cette acidification sera d'autant plus forte que les principaux éléments minéraux absorbés par la plante autre que l'azote se trouvent sous forme cationique (K^+ , Ca^{2+}) (Jaillard *et al.*, 1993).

Plusieurs expériences tendent à confirmer ces phénomènes. Ainsi, Tang *et al.* (2004) rapportent que chez le haricot, on observe sous nutrition azotée sous forme de NO_3^- et sous déficience en phosphore, une alcalinisation moindre que celle observée sur les témoins avec phosphore suffisant.

4.4.2. Flux des anions organique

Les acides organiques agissent dans le sol en tant que ligands qui entrent en compétition avec l'anion phosphate. Ils provoquent ainsi la libération du P par sa désorption du P des minéraux (Khiari et Parent, 2003). Ainsi, certains acides organiques sont tout aussi aptes à libérer le P des oxydes d'alumine ou de fer que des complexes calciques. Le malate et le citrate sont principalement exsudés en cas de déficience en P. Il est d'ailleurs intéressant de noter que ces deux acides organiques ne précipitent pas l'ion Ca^{2+} (Jones, 1998).

4.5. Conséquence de la déficience en phosphore sur la plante

En réponse aux niveaux constamment bas de P disponible dans la rhizosphère, la plante développe des mécanismes morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires fortement spécialisés pour acquérir et utiliser le P de l'environnement. Les conséquences finales de ces modifications augmentent la disponibilité de P dans la rhizosphère, ainsi que son prélèvement par la plante (Raghothama, 1999).

4.5.1. Modification morphologique

En général et en conditions de carence en phosphate, plusieurs modifications morphologiques vont permettre à la plante de s'adapter à ces conditions (Raghothama, 1999), parmi ces dernières :

- Augmentation du rapport partie souterraine-partie aérienne;
- Changements de la morphologie et de l'architecture des racines avec une augmentation de nombre des poils racinaires;

- Prolifération ; élongation de poils racinaires;
- Formation des protéides racinaires.

4.5.2. Modification physiologique

a) Influence sur la croissance du système racinaire et aérien

Des travaux montrent que la déficience en P affecte les paramètres de croissance chez le haricot. Bien que, la croissance racinaire est beaucoup moins affectée entraînant en terme de matière sèche, une diminution du rapport parties aérienne /racinaire (Bernal *et al.*, 2005; Alkama, 2010). Ainsi, chez le haricot, ce rapport se baisse de 5 chez les plantes en conditions de suffisance en P, tandis que ce rapport se baisse de 1,9 en cas de déficience.

De même, la carence prolongée en P des racines induit la formation de radicaux libres et la modification de la composition de la membrane cytoplasmique en phospholipides (Tang *et al.*, 2001).

b) Influence sur les nodosités

Les nodosités constituent des puits importants pour le P en lien avec le coût énergétique élevé de la fixation symbiotique de l'azote. En effet, il est bien établi que la biomasse nodulaire est fortement corrélée à la disponibilité en P de la plante (Alkama, 2010). La carence en P diminue le nombre de nodosités par plante (Mullen *et al.*, 1988) et/ou la masse individuelle des nodosités (Gunawardena *et al.*, 1992).

Dans le cas des légumineuses, les plantes symbiotiques exigent plus de P que les non symbiotiques, car environ 20% du P total de la plante est assigné aux nodules (Gunawardena *et al.*, 1992). Par rapport aux autres organes végétaux, la concentration en P dans les nodules reste supérieure et moins affectée par la déficience en P (Graham et Vance, 2003).

4.5.3. Modification biochimique

Les changements dans les processus biochimiques qui se produisent dans les cellules végétales sous déficience en phosphore ont été étudiés (Plaxton, 1996).

L'induction des phosphatases acides sous la déficience en phosphore est une réponse universelle pour les plantes supérieures (Duff *et al.*, 1994), la production des phosphatases

extracellulaires et intracellulaires est considérée comme une partie intégrale de la réponse de la plante à l'insuffisance de P (Goldstein, 1992).

Les phosphatases sont présumés pour libérer le phosphore à partir de matériaux organiques (Goldstein, 1992; Duff *et al.*, 1994). Les niveaux d'ATP et de l'ensemble des nucléotides sont considérablement réduits au cours de stress phosphaté.

Cependant, la limitation de P a également comme conséquence l'activation d'une voie respiratoire alternative provoquant ainsi une diminution du taux de la photosynthèse et de la conductivité stomatique (Hinsinger *et al.*, 2001).

4.5.4. Modification Moléculaire

L'accumulation différentielle des protéines sous la déficience en P est indicative des changements étendus de l'expression de gènes et/ou la synthèse des protéines (Carswell *et al.*, 1997).

Ainsi, la synthèse de plusieurs types de protéines, y compris RNases, phosphatases, transporteurs de Pi et PEP_{Case}, augmente sous la déficience en P, en raison de la synthèse de novo des protéines (Hawkesford et Belcher, 1991).

L'identification des gènes exprimés en réponse à l'insuffisance de Pi a augmenté rapidement. Les végétaux et les microorganismes ont développé des mécanismes à plusieurs facettes de réponse pour acquérir le P dans leur environnement (Raghothama *et al.*, 1998).

Ces mécanismes de réponse sont beaucoup plus complexes chez la plante que dans le cas des micro-organismes unicellulaires tels que les bactéries et la levure (Raghothama, 1999).

Plus de 100 gènes sont impliqués dans l'adaptation des plantes à la déficience en P. Plusieurs de ces gènes peuvent avoir des rôles spécifiques en permettant aux plantes d'acquérir et d'utiliser le P efficacement, tandis que d'autres peuvent être impliqués en réglant l'expression des gènes induits par la déficience en P (Bariola *et al.*, 1994).

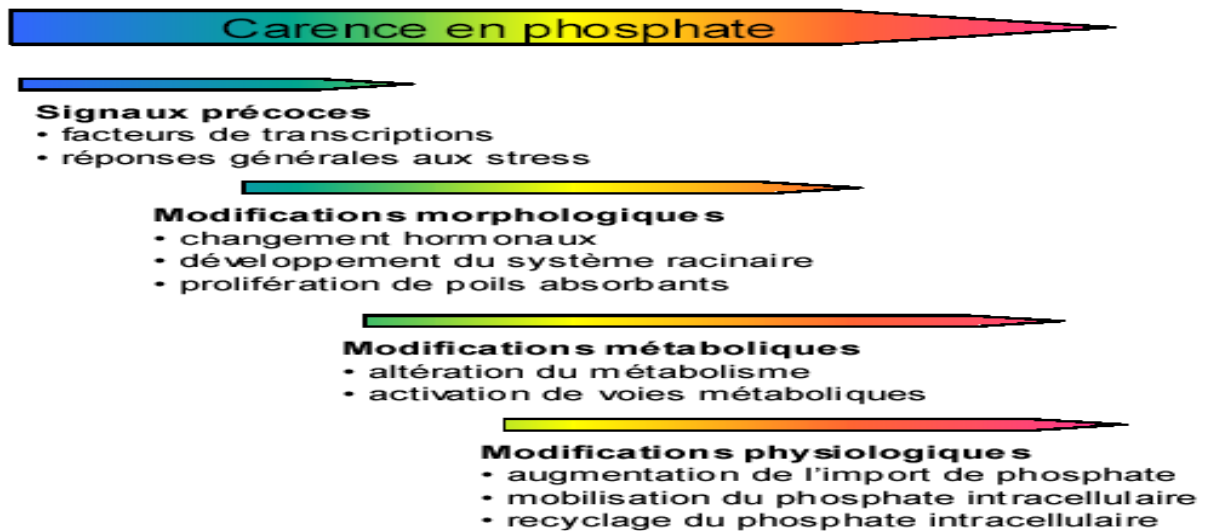


Figure 10: Chronologie hypothétique des gènes impliqués dans la carence de phosphate.

(Hammond *et al.*, 2004).

4.6. Fixation symbiotique sous déficience en phosphore

La disponibilité du P dans le sol et sa mobilisation par les légumineuses ont un effet direct sur leur capacité à fixer l'azote atmosphérique (Raghothama *et al.*, 1998).

Pereira et Bliss (1993) suggèrent qu'il est possible d'améliorer en même temps la fixation de N₂ et l'efficacité d'utilisation du P. En effet, plusieurs travaux indiquent que l'application de P augmente le contenu en azote dans les graines de légumineuses comme la luzerne et le soja (Drevon et Hartwing, 1997).

Dans le même sens, Olivera *et al.* (2004) ont trouvé que 1.5 mM en P est la concentration optimale pour le développement et la croissance de la symbiose *P. vulgaris* – *R. tropici*. Ainsi, l'activité de la nitrogénase varie selon la concentration en P, elle augmente de 10 à 20 fois dans les nodules des plantes cultivées respectivement avec 1.5 mM et 2 mM de P en comparaison avec celle des plantes cultivées sans apport de P.

La culture des légumineuses est confrontée à plusieurs contraintes notamment la faible disponibilité du P dans le sol. Ce dernier constitue un facteur limitant majeur lorsque les légumineuses recourent à la fixation symbiotique de l'azote (Hernandez *et al.*, 2007).

4.7. Solubilisation du phosphore par les micro-organismes

L'évidence de la solubilisation naturelle de phosphore par certains micro-organismes dits solubilisateurs de P (PSM) remonte à 1903 (Khan *et al.*, 2007).

Les communautés microbiennes colonisent le sol ou la rhizosphère jouent un rôle important dans la croissance et le développement des plantes. De ces communautés, les bactéries solubilisatrices de phosphore (PSB) jouent un rôle fondamental dans le cycle biogéochimique de P en transformant le phosphore insoluble en formes solubles par l'acidification, la chélation, les réactions d'échanges et la formation de polymères de substances (Khan *et al.*, 2010).

Parmi les bactéries qui solubilisent le phosphore dans le sol, les rhizobia qui sont connues exclusivement pour leur capacité à former une symbiose avec les légumineuses, elles peuvent également faciliter la croissance des plantes en synthétisant des régulateurs de croissance et en solubilisant le P insoluble (Zaidi *et al.*, 2003). En outre, l'inoculation du sol avec ces bactéries devrait être considérée non seulement pour leur potentiel de fixation du N₂, mais aussi pour leur capacité à solubiliser le P (Zaidi *et al.*, 2009).

Gull *et al.* (2004) ont rapporté que la croissance végétative, les concentrations de P et de N, le poids sec des nodules et l'activité nitrogénase sont significativement augmentées grâce à l'inoculation par des bactéries solubilisatrices de phosphore chez le pois chiche. L'utilisation de ces bactéries dans les pratiques agricoles aide non seulement à excentrer le coût élevé d'engrais phosphatés mais à mobiliser également le P insoluble dans les engrais et dans le sol (Poonguzhali *et al.*, 2008).

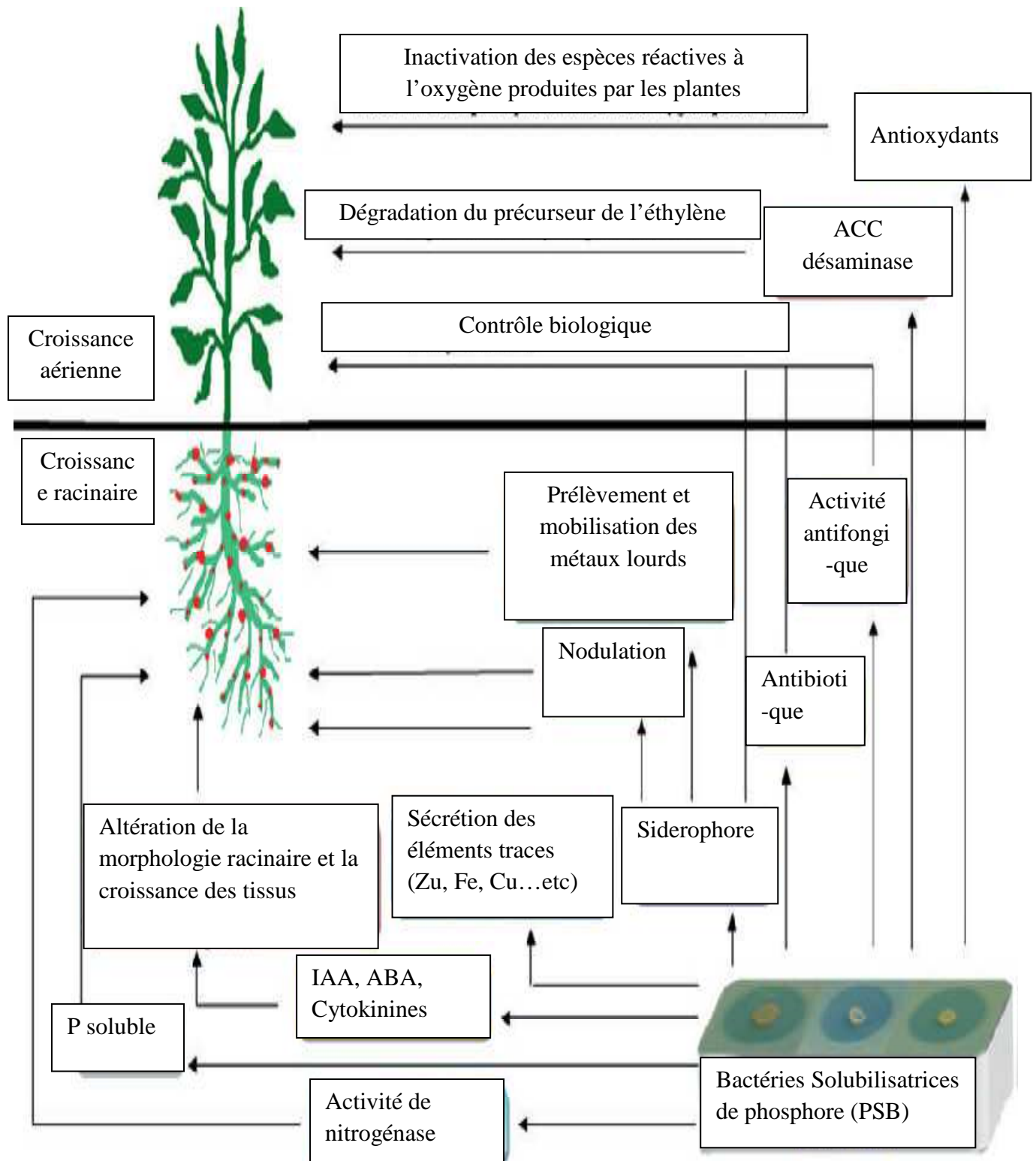


Figure 11: Le mécanisme développé par les bactéries solubilisatrices de phosphore pour contrôler la croissance des plantes légumineuses (Khan *et al.*, 2010).

4.8. Effet de l'association légumineuses-céréales sur la biodisponibilité du phosphore

En culture en association, il est admis qu'il y a une absorption plus élevée du P qu'en culture pure, ce dernier peut être expliqué par une augmentation de l'exsudation d'acides organiques par les légumineuses en augmentant la disponibilité du P dans le sol, avec une facilitation de l'acquisition de ce P par les céréales (Hinsinger *et al.*, 2011). L'augmentation de la concentration du P assimilable dans la rhizosphère sous l'effet de la culture en association est rapportée par Betencourt *et al.* (2012) et Latati *et al.* (2014) dans le système d'association blé dur-pois chiche et maïs-niébé respectivement.

L'utilisation des ressources est donc plus efficace en culture associée qu'en monoculture, il en résulte une meilleure conservation de la fertilité des sols. De plus, l'introduction du niébé peut rendre les éléments NPK plus assimilables pour les cultures céréalières associées, car les légumineuses annuelles contribuent à la fixation de N_2 afin de provoquer une forte disponibilité en P et K. (Dahmardeh *et al.*, 2010). Par ailleurs, le niébé peut faciliter la nutrition en phosphore chez le maïs lorsqu'ils sont cultivés en association *via* l'acidification de la rhizosphère sous l'effet de la compétition interspécifique entre les deux espèces (Latati *et al.*, 2014).

1. Introduction

Le phosphore (P) est un élément nutritif essentiel pour l'amélioration de la production agricole (Raghothama, 1999; Vance, 2001). Il reste cependant une ressource non renouvelable dans la lithosphère (0.1%), et sa teneur varie selon le type de sol et le système de production agricole (Thompson, 1973). L'apport du P par les fertilisants minéraux est souvent pratiqué afin de restaurer la fertilité des sols déficients en P (Dawson et Hilton 2011), mais la disponibilité des engrais phosphatés est de plus en plus limitée à cause de l'épuisement des réserves naturelles du P et de l'accroissement des besoins en agriculture (Dyson, 1999).

Une autre approche est d'optimiser la disponibilité en P qui est souvent limitée dans le sol par l'adsorption du P sur les surfaces de la phase minérale et de la fixation de cations comme Ca^{2+} , Al^{3+} ou Fe^{2+} (Hinsinger, 2001; Richardson *et al.*, 2009). C'est pourquoi l'usage de technologies durables pour une meilleure exploitation des ressources d'éléments nutritifs (eg. P) est un défi de recherche intéressant à prendre en charge. Ainsi, la gestion des pratiques agricoles, y compris l'association légumes-céréales, est de loin l'une des plus importantes composantes de l'agriculture durable (Lambers *et al.*, 2006; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2007; Betencourt *et al.*, 2012). En effet, cette association est définie comme étant la croissance simultanée de plus d'une espèce ou de variété cultivées dans le même champ et au cours de la même période de croissance (Ofori et Stern, 1987; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2007).

Plusieurs études rapportent que l'association légumineuses-céréales, par rapport à la monoculture, aboutit à l'efficacité d'utilisation des sources environnementales pour la croissance des plantes. Les rendements sont ainsi stables en raison de la complémentarité interspécifique, de la facilitation et de la concurrence entre les espèces associées (Jensen, 1996; Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2001; Corre-Hellou et Crozat, 2005). Dans une expérience sur terrain, une augmentation significative par rapport à la monoculture est observée sur le rendement du maïs associé avec l'arachide (Eldessougi *et al.*, 2003), le haricot et la féverole (Li *et al.*, 2003), grâce à l'amélioration de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère. L'avantage principal de l'association légumineuse-céréales est l'apport de l'azote (N) par la fixation de N atmosphérique (N_2) par la légumineuse (Shen et Chu, 2004; Li *et al.*, 2009; Naudin *et al.*, 2010; Latati *et al.*, 2013). En fait l'association de légumineuses avec des céréales peut être une autre manière de fournir, plus aisément le P aux racines des deux

espèces (Dahmardeh *et al.*, 2010; Betencourt *et al.*, 2012). De récentes recherches ont confirmé l'augmentation des teneurs en P dans la rhizosphère des céréales et des légumineuses associées notamment dans les sols déficients en P (Tang *et al.*, 1997; Hinsinger *et al.*, 2003; Devau *et al.*, 2010; Betencourt *et al.*, 2012). Ces derniers auteurs ont confirmé l'avantage de l'association céréales-légumineuses à travers des mécanismes de facilitation assurés par les légumineuses, et qui sont responsables de la forte biodisponibilité du P inorganique. En effet, l'acidification de la rhizosphère durant la fixation du N₂ par les légumineuses est l'un des principaux mécanismes qui contrôlent la biodisponibilité du P dans le sol.

La rotation jachère-céréales est le système de culture le plus répandu pour la production céréalière en Algérie. En fait, le remplacement de la jachère par des cultures de légumineuses dans les systèmes de production agricole en Algérie, est devenu une nécessité stratégique pour la sécurité alimentaire dans un contexte de hausse des prix des produits alimentaires dans le monde (Alkama *et al.*, 2009). Cependant, en plus de la sécheresse, la déficience en P est aussi un facteur limitant de la croissance et de la nodulation des légumineuses, particulièrement dans les zones méditerranéennes (Alkama *et al.*, 2012).

Pour faire face à cette contrainte, l'intégration de l'association légumineuses-céréales dans les systèmes de production peut être considérée comme une pratique agronomique alternative pouvant pallier à la déficience en P. Cet essai de deux années sur terrain dans la région de Sétif avait pour but de vérifier si l'association maïs (*Zea mays* L.)-haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) pouvait compenser l'effet négatif de la déficience en phosphore dans les sols calcaires qui caractérisent cette région. Il est installé dans deux sites expérimentaux (S1 et S2) contrastants dans leurs teneurs en P assimilable.

La biomasse végétale, la nodulation, le rendement en grains et le prélèvement du P par chaque culture sont évalués par rapport à l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et la biodisponibilité du P dans la rhizosphère.

2. Matériel et méthodes

2.1. Sites expérimentaux

Les essais expérimentaux sont réalisés sur deux campagnes agricoles (2011 et 2012). Les deux sites expérimentaux à savoir : Kasr Abtal (S1) et Baida Bordj (S2), sont situés dans l'agro-écosystème de la région de Sétif (300 km nord-est d'Algérie) où les céréales et les légumineuses sont largement pratiqués en monoculture. Ainsi, ces sites ont été choisis parce qu'ils contrastent en terme de teneurs en P assimilable dans le sol (Tableau 4). Ils sont également situés dans la plus grande zone agricole au nord-est algérien, là où l'association maïs- haricot peut être pratiquée au niveau de certaines exploitations familiales. Plus particulièrement, le site S1 (35°58,11'N et 5°14,90'E) est situé au nord, alors que le S2 (35°53,37'N et 5°37,01'E) se trouve au sud de la région de Sétif. La température annuelle moyenne subie par les deux sites se situe entre 14 et 15°C, et la pluviométrie annuelle moyenne se situe entre 450 et 500 mm dont les précipitations maximales sont enregistrées entre Novembre et Février. Le climat méditerranéen de la région de Sétif se caractérise par un hiver froid et un été très chaud, long et sec.

Le sol des sites expérimentaux est caractérisé par un échantillonnage standard sur une couche de 30 cm de profondeur (Profondeur moyenne d'enracinement) à l'aide d'une tarière, au stade semis. Le tableau 4 montre les propriétés physiques et chimiques du sol pour les deux sites expérimentaux (S1 et S2).

2.2. Dispositif expérimental et conditions de croissance des plantes

L'étude est réalisée avec une variété de haricot (*Phaseolus vulgaris*. cv. El Djadida), et une variété de maïs (*Zea mays*. cv. Filou) qui sont cultivées localement dans les champs des agriculteurs depuis plusieurs années. Le maïs et le haricot sont associés dans les mêmes lignes à une fréquence relative de 50 :50. Le dispositif expérimental était un split-plot avec quatre répétitions. Chaque micro-parcelle incluait l'un des traitements suivants : le haricot en culture pure, le maïs en culture pure, et l'association maïs-haricot (3 parcelles × 3 modalités × 4 répétitions). La surface totale de la parcelle expérimentale est de 300 m² avec 20 m x 5 m pour chaque micro-parcelle. La densité de plantation est choisie en fonction de pratiques agricoles locales adoptées par les agriculteurs: 24 ± 5 plants m⁻² pour le haricot commun pur, 15 ± 3 plants m⁻² pour les cultures de maïs pur, 12 ± 3 plants m⁻² pour chaque espèce dans la

culture en association. Les graines sont choisies par rapport à l'uniformité de leur taille avant d'être semées la deuxième semaine de juin (Pour les deux saisons de culture en 2011 et 2012).

Le semis et la culture sont pris en charge par les agriculteurs sans addition de fertilisants. Soixante-quinze jours après le semis (JAS) qui correspond à la phase de la pleine floraison, les plantes sont déterrées et les nodules prélevés. Par la suite, la composante de rendement en grains est estimée au cours de la deuxième récolte (stade de maturité) qui a lieu 110 jours et 140 après le semis pour haricot et le maïs, respectivement.

2.3.Echantillonnage des plantes et du sol rhizosphérique

Au stade de pleine floraison, et pour les deux cultures, les tiges sont séparées des racines au nœud cotylédonaire, séchées à 70 °C pendant 48 heures et pesées. Pour le haricot, que ça soit en association ou en culture pure, les nodules sont séparés des racines, dénombrés, séchés et pesés. Le sol de la rhizosphère a également été soigneusement récupéré à partir des racines de chaque culture dans les trois traitements. Il est considéré comme la fraction de terre adhérant aux racines (1-4 mm) et qu'on peut récupérer délicatement à l'aide d'une brosse. Les échantillons collectés ainsi sont stockés au réfrigérateur à 4 °C pendant trois jours au maximum avant les analyses.

Le rendement en grains de chaque traitement des deux sites est déterminé en 1 m² avec cinq répétitions dans chaque modalité de culture. Les lignes extérieures sont maintenues pour éviter les effets de bordure.

Le rendement des deux espèces est calculé en poids sec après un séchage de 48 heures à 70 °C. La concentration en N dans le sol est déterminée avec à la méthode de Kjeldahl. La concentration totale en P dans les tissus de la plante (partie aérienne et racines) est déterminée par la méthode de Vert de Malachite après digestion par les acides nitrique et perchlorique (Valizadeh *et al.*, 2003). Les teneurs en P assimilable dans le sol sont déterminées à la fois par l'eau et NaHCO₃ (méthode Olsen). La quantité totale de P prélevée par la plante pendant la croissance est calculée comme suit :

$$P \text{ total prélevé par la plante (g plante}^{-1}) = [\text{concentration de P dans la partie aérienne (mg g}^{-1}) \times \text{poids sec de la partie aérienne (g)}] + [\text{concentration de P dans les racines (mg g}^{-1}) \times \text{poids sec des racines (g)}] / 1000 \text{ (Betencourt et al. 2012).}$$

2.4. Analyses statistiques

Les effets du traitement (cultures associées et monocultures) sur la croissance des plantes, la nodulation, le rendement en grain et la teneur en P assimilable (P-Olsen) dans le sol sont testés par l'analyse de la variance (ANOVA) avec un seul facteur (ANOVA ; Statistica 8). Cependant, nous avons utilisé une ANOVA avec deux facteurs pour tester l'effet du site (S1 et S2) et du type de culture sur la concentration de P dans la plante (maïs et haricot en monoculture et en association) et de P total prélevé par la plante. Les moyennes sont comparées à l'aide du test de comparaison multiple de Tukey à 0,05 de probabilité.

3. Résultats

3.1. Typologie des sites expérimentaux

Dans le tableau 4, les propriétés physiques et chimiques du sol de chaque site expérimental sont décrites. Aucune différence significative n'est remarquée entre les deux sites étudiés ($p > 0.05$) concernant les propriétés physiques en terme de proportions d'argile et de sable. Par contre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) est observée dans la teneur en limon; le S2 contient la plus forte proportion de limon.

En ce qui concerne les propriétés chimiques les teneurs en N total, P total et leP-Olsen sont significativement différentes ($p < 0,001$) entre les deux sites expérimentaux.

Tableau 4: Propriétés physico-chimiques du sol des sites expérimentaux S1 et S2. Les valeurs représentent la moyenne de 4 répétitions \pm SE (Erreur standard). Les lettres indiquent une différence significative entre les moyennes à $p < 0,05$.

Sites	Clay (%)	Loam (%)	Sandy (%)	pH	CaCO ₃ (%)	N (g kg ⁻¹)	MO (%)	total-P (mg kg ⁻¹)	Olsen-P (mg kg ⁻¹)
S1	41.6 \pm 0.7 a	31.3 \pm 0.09 b	26.8 \pm 0.2 a	8.1 \pm 0.01 a	24.6 \pm 0.4 a	0.9 \pm 0.03 b	1 \pm 0.08 a	95.7 \pm 2.9 b	5.5 \pm 0.3 b
S2	40.5 \pm 0.3 a	33.2 \pm 0.2 a	26.3 \pm 0.2 a	7.9 \pm 0.07 a	23.9 \pm 0.1 a	2.3 \pm 0.12 a	1.2 \pm 0.05 a	257.3 \pm 8.1 a	21.8 \pm 0.6 a
<i>p value</i>	0.2	<0.001	0.14	0.17	0.19	<0.001	0.25	<0.001	<0.001

Le site expérimental S1 est caractérisé par une faible teneur en N (0,9 g kg⁻¹) et P (95,7 mg P totale kg⁻¹, 5,5 mg kg⁻¹ pour P-Olsen) par rapport à S2 (N: 2,3 g kg⁻¹, P: P 257.3mg P totale kg⁻¹ et 21.8 mg kg⁻¹ pour P-Olsen). La teneur de calcaire total (CaCO₃) dans les deux sites est de 23 à 24% avec un pH relativement élevé de 8,1 à 7,9 dans S1 et S2 respectivement (Tableau 4).

3.2. Variation de la croissance, de la nodulation et du rendement en grains

Les résultats de la Figure 12 montrent que les paramètres de croissance et de rendement varient considérablement en réponse aux traitements des cultures (association ou monoculture) dans les deux sites expérimentaux et ainsi durant les deux campagnes agricoles (2011 et 2012).

Durant la première campagne et dans le S1, le poids sec de la partie aérienne du maïs a significativement augmenté (30%) dans la culture associée par rapport à la monoculture (Fig. 12c). Pendant la deuxième campagne, le poids sec de la partie aérienne et des racines du maïs associé ont significativement augmenté (25 et 54%, respectivement) (Fig. 12 a et c).

Parallèlement, le poids sec des racines du haricot a significativement diminué (35 et 39% respectivement) lorsque le haricot est cultivé en association avec le maïs, dans le S1 et le S2 durant l'année 2011 comparativement à l'année 2012. En revanche, le poids sec des racines du haricot n'a pas montré de différence significative pour les deux sites expérimentaux (Fig. 12b).

La biomasse sèche de la partie aérienne du haricot diminue significativement (Fig. 12d) sous la culture d'association durant la première campagne (2011) particulièrement dans le site S1 (19%) et au cours de la deuxième campagne (2012) dans le S2 (24%).

Le poids sec des nodules du haricot dans les deux sites expérimentaux soit en association ou en monoculture, est rapporté dans la figure 12e. En S1, il est considérablement réduit lorsque le haricot est associé avec le maïs. Cette diminution est observée pendant les deux campagnes agricoles: 2011 (39%) et 2012 (37%).

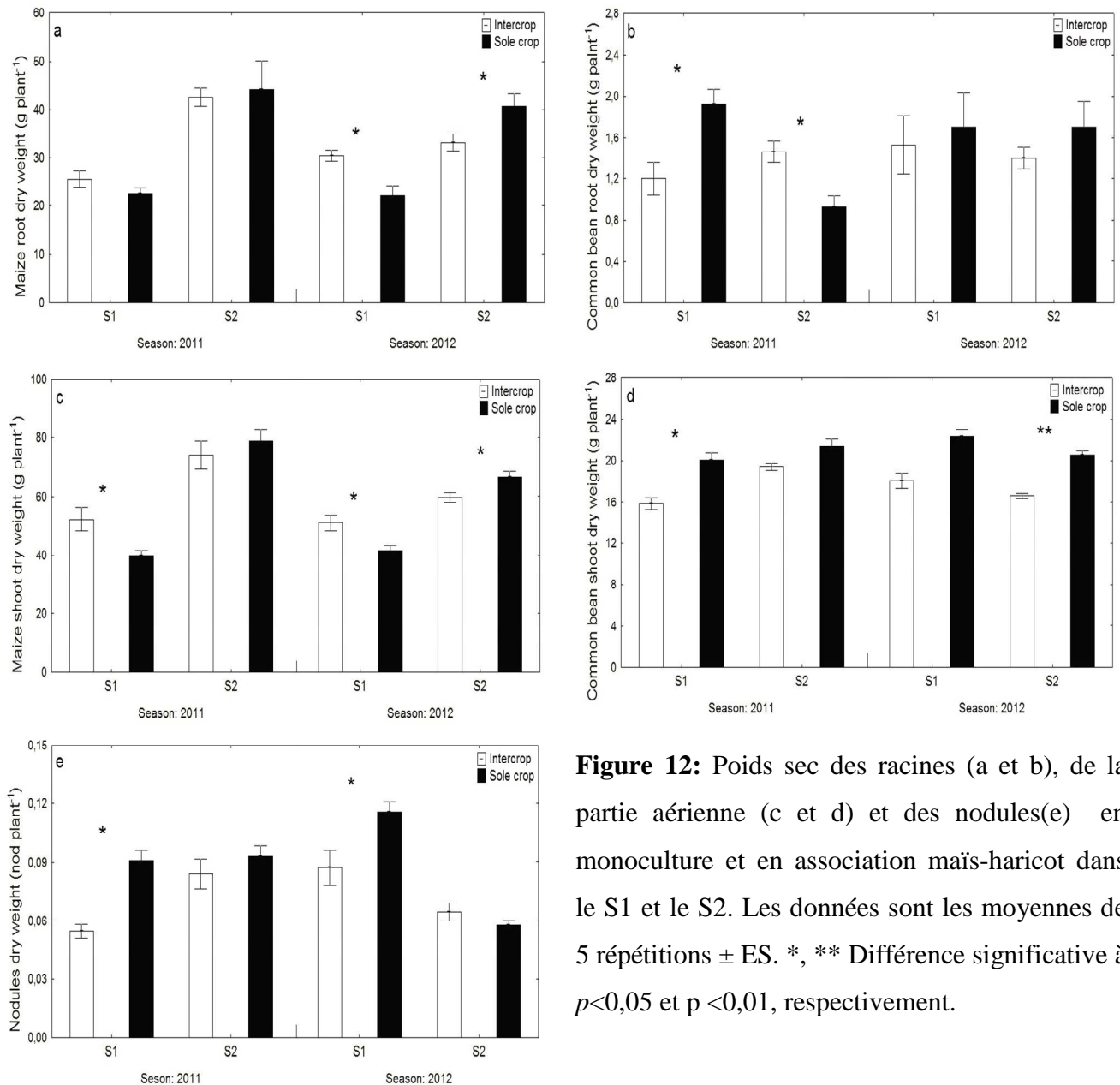


Figure 12: Poids sec des racines (a et b), de la partie aérienne (c et d) et des nodules(e) en monoculture et en association maïs-haricot dans le S1 et le S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions \pm ES. *, ** Différence significative à $p < 0,05$ et $p < 0,01$, respectivement.

La Figure 13 montre la variation du rendement en réponse aux traitements et aux sites expérimentaux durant les deux campagnes (2011 et 2012). Dans le site 1, le rendement en grains du maïs augmente significativement sous l'effet de l'association en 2011 (29%) et en 2012 (16%), alors qu'aucune différence significative n'est observée dans le S2 (Fig. 13a). En parallèle, l'association a permis une augmentation significative (54%) du rendement en grains chez le haricot, particulièrement dans le S1 pendant la saison 2012. Toutefois, ce facteur ne varie pas significativement chez le haricot dans le deuxième site au cours des deux campagnes (Fig. 13b).

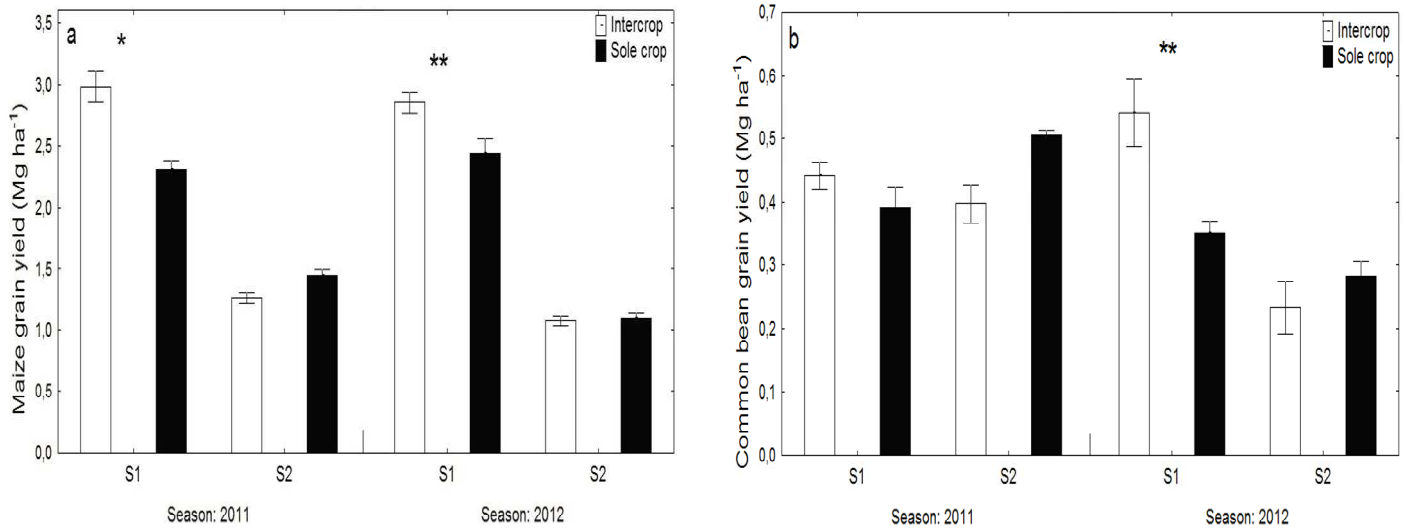


Figure 13: Rendements en grains (Mg ha⁻¹) du maïs (a) et du haricot commun (b) en monoculture et en association maïs-haricot dans le S1 et S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions ± ES. **, * Différence significative à $p < 0,05$ et $p < 0,01$, respectivement.

3.3. Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS)

L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) récemment défini par Devon *et al.* (2011) et Bargaz *et al.* (2012) comme étant la pente des régressions linéaires entre le poids sec des nodules (NDW) et celui de la partie aérienne (SDW), est utilisée dans cette étude pour le haricot dans les deux traitements des cultures et les deux sites étudiés (Fig. 14). La figure 14 montre des différences significatives dans les EURS chez le haricot en monoculture ($r^2 = 0,64$ **, $0,45$ *) et en association ($r^2 = 0,87$ ***, $0,73$ **) en S1 durant les deux campagnes agricoles, respectivement (Fig. 14 a et b). En revanche, il n'y a pas de différence significative de EURS dans le site 2 (Fig. 14 c et d) sauf dans le traitement de cultures en associations lors de la première campagne agricole ($32 \text{ g DW shoot g}^{-1} \text{ DW nodule}$, $r^2 = 0,49$ *).

Dans l'ensemble, le haricot cultivé en association avec le maïs dans le S1 révèle les plus importantes valeurs de EURS au cours de la première et de la deuxième campagne ($153 \text{ g DW shoot g}^{-1} \text{ DW nodule}$, $r^2 = 0,87$ *** et $0,71$ ** $\text{g}^{-1} \text{ DW nodule}$, $r^2 = 0,73$ **, respectivement).

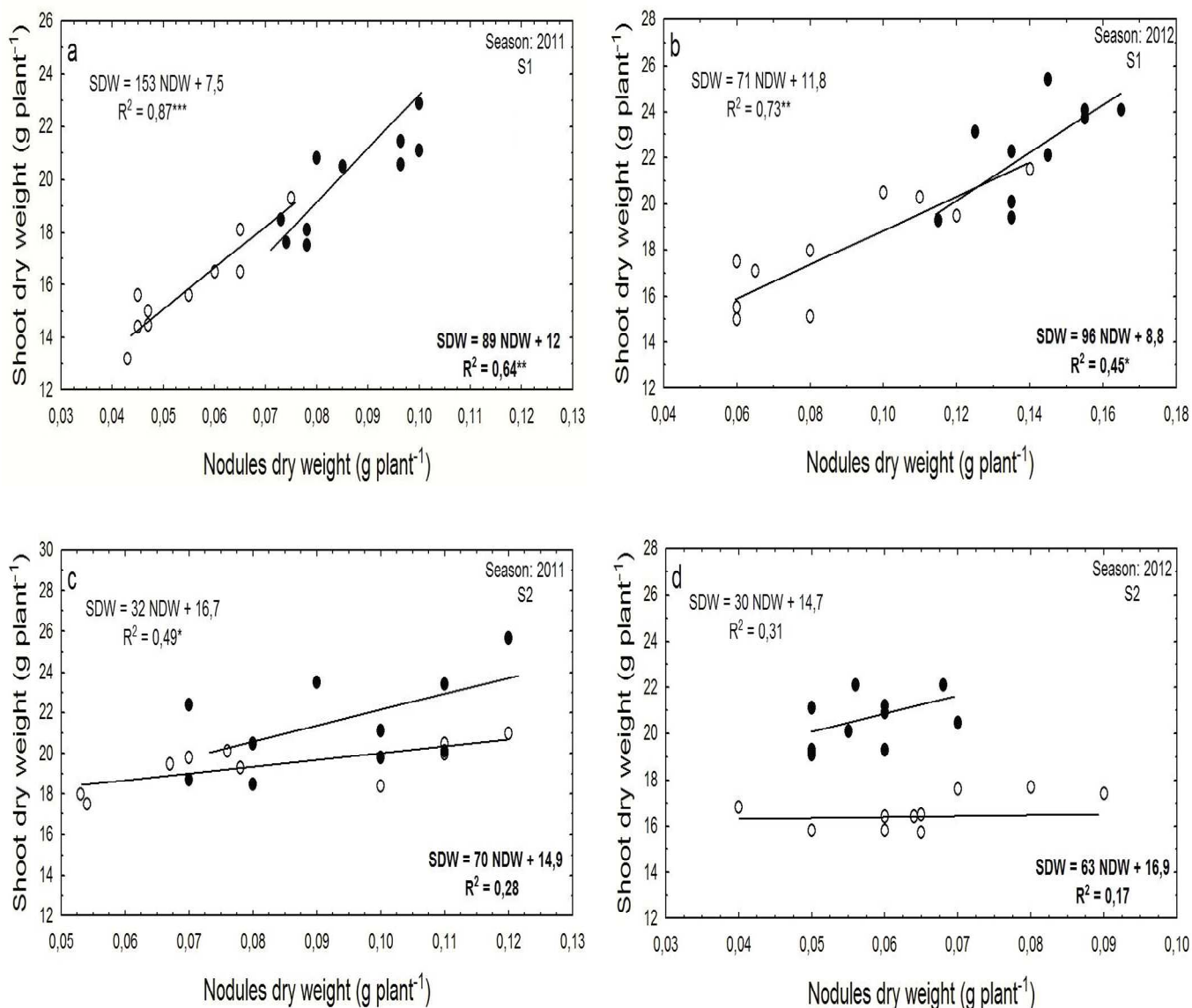


Figure 14: Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le haricot en monoculture (cercle plein) et en association (cercle ouvert) dans le S1 et S2. Les équations insérées dans les graphiques décrivent la fonction de régression en association (texte gris clair) et en monoculture (texte gris foncé). Toutes les régressions sont établies à partir de 10 répétitions et les astérisques : *, **, *** indiquent une différence significative à $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$, respectivement.

3.4. Le phosphore total prélevé par la plante

Le P contenu dans la partie aérienne et les racines ainsi que le P total prélevé soit par le maïs ou le haricot dans le S1 et le S2, sont présentés dans la figure 14-1. D'après l'ANOVA, l'interaction site \times traitement des cultures affecte significativement la concentration du P dans la partie aérienne ($p < 0,01$) et celle des racines ($p < 0,01$). Les teneurs en P total prélevé par le

maïs et le haricot sont significativement influencés ($p < 0,05$) par le traitement site \times traitement des cultures.

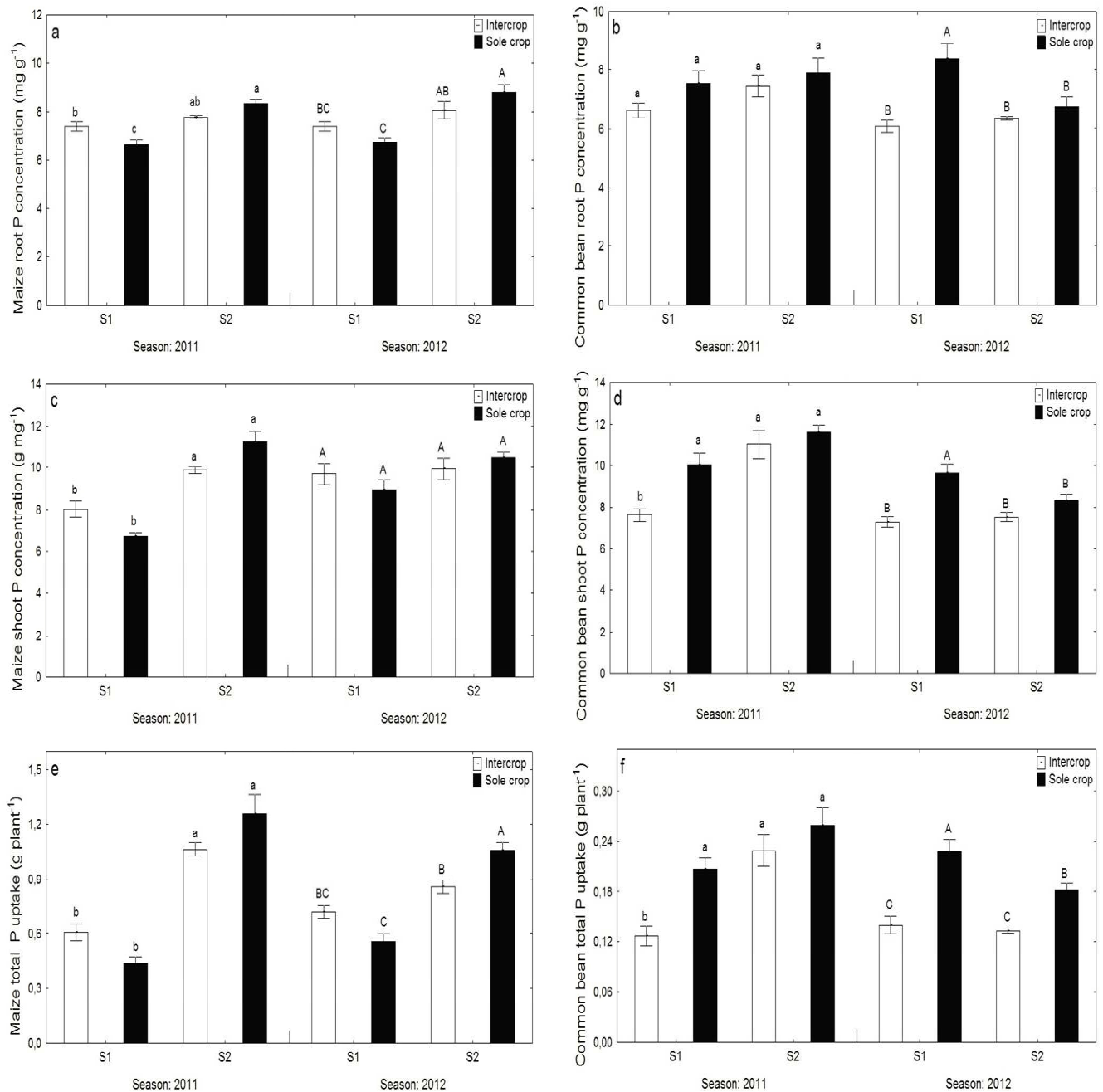


Figure 14-1: Concentrations en P dans la partie aérienne (c et d), les racines (a et b) et teneurs en P total prélevé (e et f) par le maïs et le haricot en association et en monoculture dans le S1 et S2. Les données sont les moyennes de 5 répétitions \pm ES. Les valeurs moyennes marquées avec des lettres grecques représentent le niveau de signification à $p < 0,05$.

Toutefois, une exception est notée chez le maïs durant la campagne agricole 2012, au cours de laquelle aucune variation significative n'est observée (Fig. 14-1c). En monoculture ou en association, la concentration la plus élevée de P et les fortes teneurs de son prélèvement sont enregistrées dans le S2 durant les deux campagnes agricoles. Dans le cas du maïs en association et particulièrement dans le S1, une augmentation est observée dans la concentration de P des racines (12% en 2011 et 9% en 2012) et dans la teneur en P total prélevé par le maïs (40% en 2011 et 29% en 2012). Tandis que l'association dans le S2 a provoqué une baisse de la concentration de P racinaire et de P total prélevé par le maïs (Fig. 14 a et e) durant la campagne 2011 (7 et 16%, respectivement) et la campagne 2012 (9 et 20%, respectivement).

Chez le haricot, la concentration du P de la partie aérienne, des racines et son prélèvement par les racines du haricot sont significativement modifiés ($p < 0,05$) par l'interaction "site \times traitement des cultures", alors qu'aucun effet significatif n'est observé dans la concentration de P racinaire en 2011 dans les deux sites expérimentaux (Fig. 14-1b). A cet effet, les concentrations du P dans la partie aérienne et racinaire chez le haricot en association diminuent considérablement dans les deux sites "S1 et S2" durant la saison 2012. Plus précisément, la dernière baisse est plus prononcée dans le S1 (24 et 27%) par rapport à S2 (12 et 4% pour la biomasse aérienne et racinaire, respectivement). La même tendance est observée pour le P total prélevé par le haricot avec un taux de 42 et 27% en S1 et S2, respectivement.

3.5. Concentration du P (Olsen-P) assimilable dans la rhizosphère

La concentration en P assimilable, dite P-Olsen, est mesurée dans la rhizosphère du maïs (Fig. 15a et b) et du haricot (Fig. 15c et d) afin qu'elle soit comparée à celle du sol bulk (témoin). Les teneurs en P-Olsen de chaque site expérimental sont presque identiques chez les deux espèces. La concentration de P-Olsen est mesurée dans le sol bulk au semis durant la première campagne de culture (2011). Dans le S1, les concentrations en P-Olsen dans la rhizosphère des deux espèces soit en culture pure ou en association augmentent significativement (par rapport à celles du sol bulk) durant les deux campagnes agricoles (Fig. 15 a, b, c et d). Cette dernière augmentation est estimée comme étant deux fois supérieure comparativement aux concentrations du P-Olsen du sol initial (Bulk). Une exception est notée pour le maïs en monoculture en 2012 (Fig. 15b), ce dernier résultat peut être expliqué par une très faible

disponibilité en P dans le sol (fortement en dessous de la valeur critique) et qui se traduit par une forte carence en P (Fig. 15b).

Les taux les plus élevés de l'augmentation des teneurs en P assimilable dans la rhizosphère sont observés en 2011, lorsque le maïs et le haricot sont cultivés ensemble (39 et 110%, respectivement par rapport au sol bulk) plutôt qu'en monoculture (25 et 76%, respectivement par rapport au sol bulk).

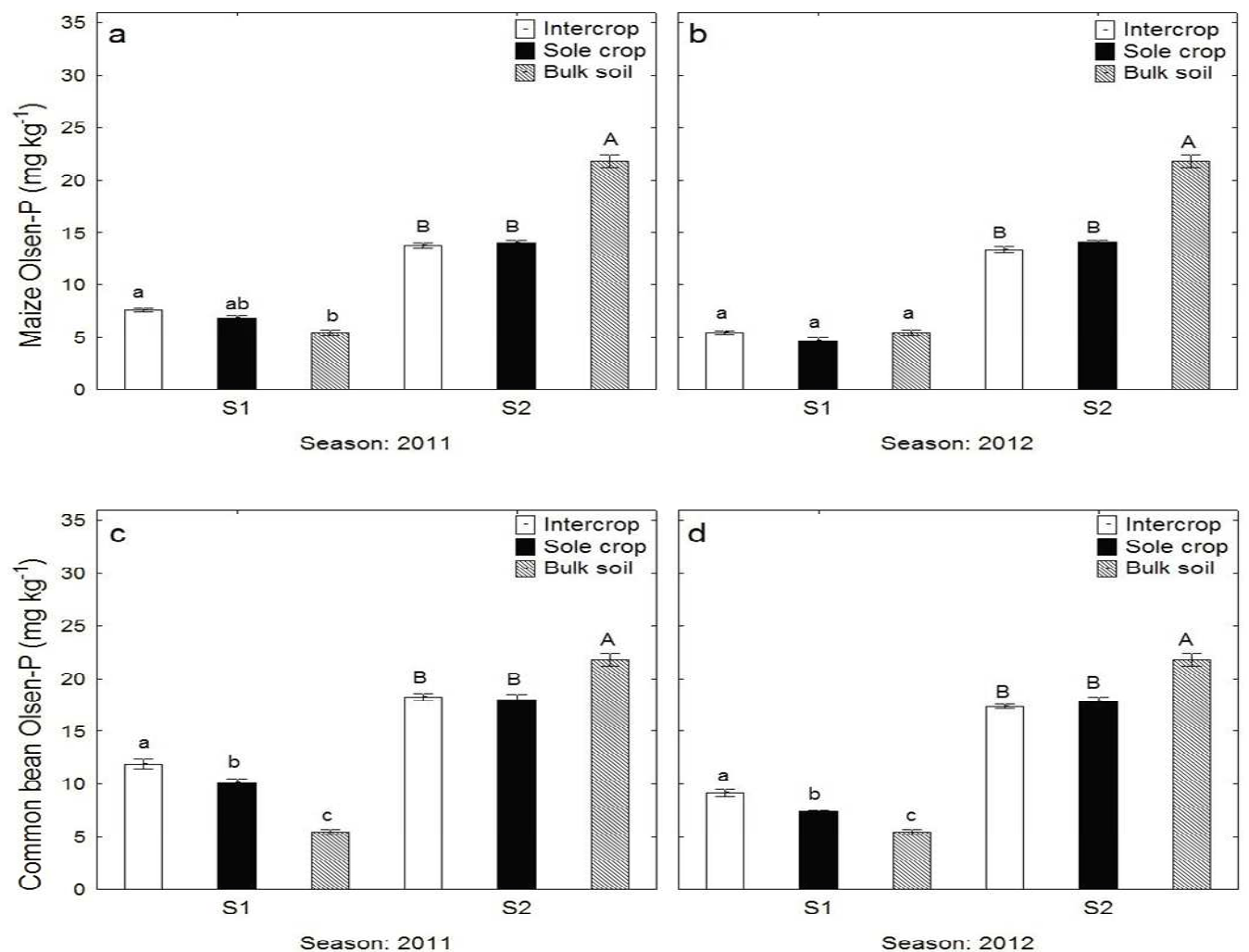


Figure 15: P-Olsen (mg kg⁻¹) dans le sol de la rhizosphère du maïs (a et b) et du haricot (c et d) en association et en monoculture dans les deux sites expérimentaux (S1 et S2). Les données sont les moyennes de 10 répétitions \pm SE. Les valeurs moyennes marquées avec des lettres grecques représentent le niveau de signification à $p < 0,05$.

Sur le site expérimental S2 et durant les deux campagnes agricoles 2011 et 2012, la concentration en P-Olsen dans la rhizosphère chez les deux espèces (en monoculture et en association) a connu une diminution significative comparativement au sol bulk (Fig. 15a, b, c et d). Cependant, il n'y a pas de différence significative dans la concentration en P rhizosphérique chez les deux espèces en culture associée comparativement à la monoculture.

3.6. La relation entre la nodulation et la teneur en P de la rhizosphère

Pour évaluer la relation entre la teneur en P dans la rhizosphère du haricot et le poids sec des nodules, la courbe de la régression de la corrélation entre ces deux paramètres est étudiée dans les deux sites expérimentaux sous la culture d'association et la monoculture (Fig.16).

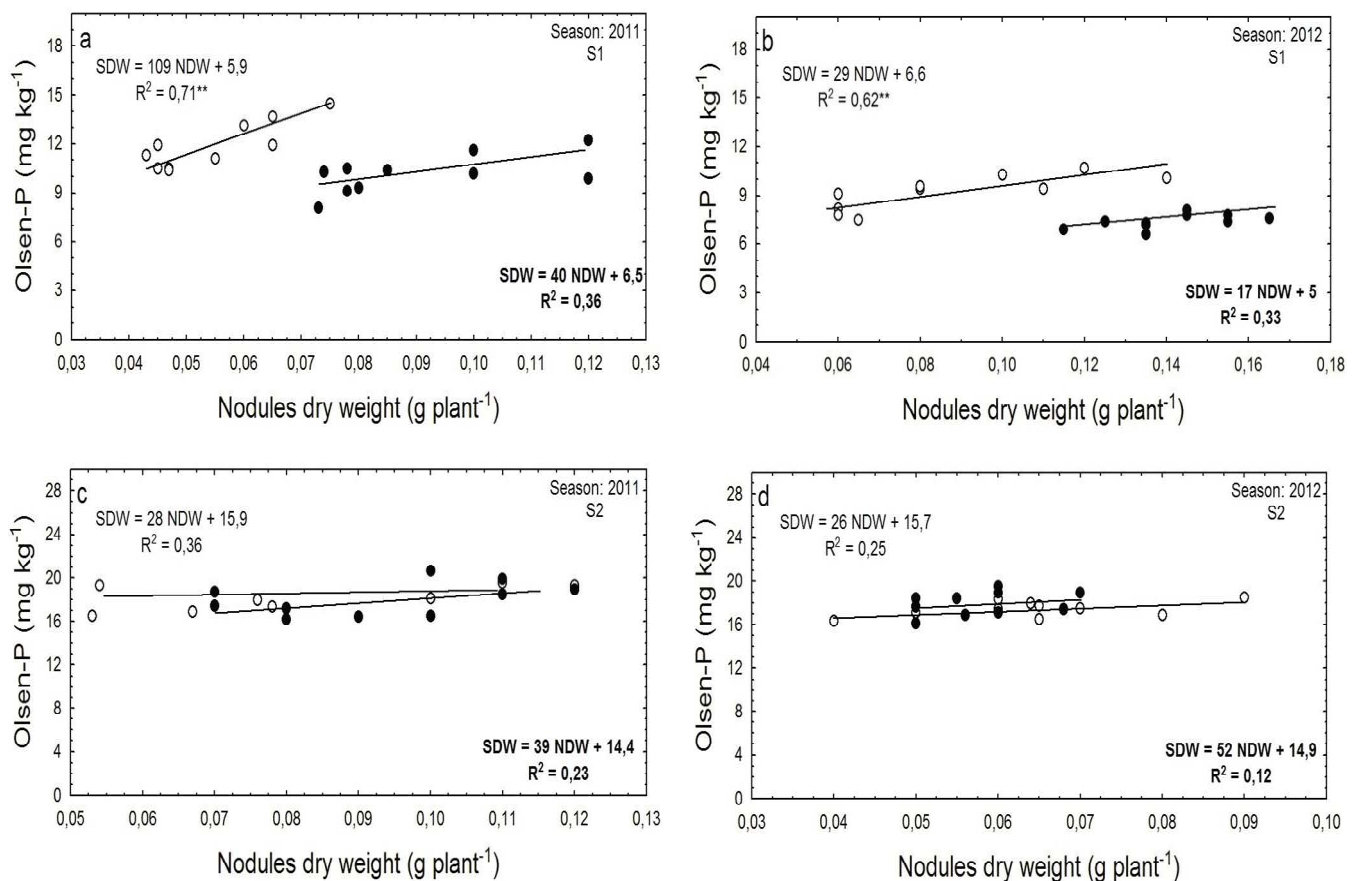


Figure 16: Relation entre la biomasse des nodules et P-Olsen dans la rhizosphère, en association (cercle ouvert) ou monoculture (cercle plein) dans le S1 et le S2. Toutes les fonctions de régression (association: texte gris clair et monoculture: texte gris foncé, respectivement) sont établis à partir de 10 répétitions. Les astérisques; *, **, *** indiquent le niveau de signification à $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$, respectivement.

Des corrélations significativement positives entre la disponibilité du P dans la rhizosphère et la biomasse des nodules sont enregistrées généralement dans les différents traitements. Les fortes corrélations sont constatées chez le haricot cultivé en association avec le maïs notamment dans le S1 (Fig. 16a et b), tandis que le niveau de la corrélation est relativement identique pour les deux campagnes agricoles ($r^2 = 0,71$ ** et $r^2 = 0,62$ ** en 2011 et 2012, respectivement).

4. Discussion

Dans cette étude, l'augmentation de la disponibilité du P (P-Olsen) dans la rhizosphère n'est systématiquement observée que sur le site expérimental S1, dont le sol est caractérisé par une déficience en P. Cette augmentation est beaucoup plus prononcée dans la culture associée comparativement à la monoculture chez le maïs et le haricot (Fig.15). Ces résultats sont similaires aux résultats de certaines études précédentes, qui rapportent une augmentation significative de la disponibilité du P dans la rhizosphère des légumineuses ou des céréales en association par rapport à la monoculture. Ces dernières études confirment ces résultats sous des conditions de déficience en P dans le sol (Deveau *et al.*, 2011; Betencourt *et al.*, 2012).

Dans les sols déficients en P, une forte biodisponibilité du P est constatée dans la rhizosphère du pois chiche associé avec le blé dur (Betencourt *et al.*, 2012). Cependant, une diminution significative (Fig.15) du P assimilable dans la rhizosphère (par rapport au sol bulk) est observée chez les deux espèces cultivées en monoculture ou en association dans le site S2 dont le sol est suffisant en P. Cette dernière constatation est en accord avec les résultats publiés récemment par Devau *et al.* (2011b) et Betencourt *et al.* (2012), qui rapportent une forte biodisponibilité du P sous des conditions de suffisance ou déficience en P dans le sol. Ces derniers auteurs confirment que cette augmentation est d'avantage plus important en P-déficient qu'en P-suffisant.

Les différences observées dans les EURS entre les traitements (Fig. 14) peuvent offrir un indice important dans l'étude des processus clés qui influent sur la disponibilité du P. Ainsi, l'augmentation de P assimilable rhizosphérique dans un sol calcaire déficient en P est probablement lié à l'augmentation de l'EURS surtout quand le haricot est associé au maïs. Les légumineuses, en s'appuyant sur la fixation de N₂, peuvent contribuer à augmenter la disponibilité du P dans la rhizosphère à travers des mécanismes d'acidification de la rhizosphère résultant d'une augmentation de la libération de protons H⁺ par les racines nodulées, des acides organiques ou les acides phosphatases (Tang, 2004; Hinsinger *et al.*, 2003; Alkama *et al.*, 2009; 2012; Bargaz *et al.*, 2012 ; Latati *et al.*, 2014). La plupart des études sur le système d'association céréales-légumineuses ont rapporté une fixation accrue de N₂ chez les légumineuses due à leur interaction positive ou leur compétition interspécifique avec les céréales sur le prélèvement de N (Li *et al.*, 2008; Naudin *et al.*, 2010; Latati *et al.*, 2013).

Nos résultats suggèrent que l'augmentation de la concurrence *via* la répartition du P entre les espèces associées peut avoir eu lieu en raison de la teneur faible de ressources en N dans le sol particulièrement dans le S1 que dans le S2 (la table 4). L'association céréales-légumineuses est bien considérée comme une stratégie efficace qui permet d'optimiser la croissance, avec la possibilité d'augmenter l'apport de N₂ de la fixation symbiotique par les légumineuses (Hauggaard-Nielsen *et al.*, 2007).

L'effet positif de la croissance des nodules sur la modification de la disponibilité de P est confirmé dans notre travail. Nous avons constaté une corrélation significative entre la biomasse de nodules et P-Olsen dans la rhizosphère du haricot associé avec le maïs notamment sous déficience en P (Fig.16). Li *et al.* (2008) et Betencourt *et al.* (2012) suggèrent que l'association légumineuses-céréales modifie indirectement la disponibilité du P dans la rhizosphère à travers la stimulation de l'activité microbienne. De plus, les activités enzymatiques dans le sol sont importantes pour soutenir les activités phosphatases qui sont positivement corrélées avec l'activité microbienne (Moscatelli *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2013). En effet, en cas de déficience en P, nous avons observé une diminution significative de la biomasse des nodules du haricot en association.

Un nombre limité d'études récentes a porté sur l'effet de la culture en association légumineuses-céréales sur la croissance des nodules (Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013, Latati *et al.*, 2014). Dans notre étude, nous avons démontré que la déficience en P (S1) et la compétition interspécifique entre le maïs et le haricot en association, sont responsables de la réduction de la biomasse des nodules (Fig. 12 e). Il est possible que la diminution de la biomasse nodulaire sous la déficience en P, soit partiellement compensée par une augmentation du nombre de nodules, ce qui pourrait être dû à un changement génétique des souches efficaces de rhizobium impliquées dans la nodulation (Depret et Laguerre, 2008).

Dans les essais plein champ et au cours des deux campagnes agricole (2011 et 2012), l'augmentation de la biodisponibilité du P est confirmée dans la rhizosphère du maïs et du haricot. Elle est plus importante dans le sol déficient en P (S1) ainsi que dans le cas de l'association. De ce fait, nous suggérons que les mécanismes facilitant l'acquisition de P sont établis en conditions de limitation de P et de N plus particulièrement dans le S1 par rapport au S2 (tableau 4).

Dans ce travail, une augmentation significative est observée de la biomasse des parties aériennes ainsi que celles des racines du maïs associé au haricot sous déficience en P, alors que ces paramètres diminuent en milieu riche en P assimilable (Fig. 12 a et c). L'amélioration de la croissance des céréales grâce aux légumineuses est rapportée dans la littérature comme dans le cas de système de culture en association blé dur-pois chiche (Betencourt *et al.*, 2012). Nos résultats montrent également que l'amélioration de la disponibilité du P dans la rhizosphère quand les deux espèces sont en association, n'est affectée ni par le P total prélevé ni par sa concentration sauf pour le maïs cultivé sous déficience en P (Fig. 14-1 a et e). Par contre, une diminution significative de ces paramètres est observée dans le sol suffisant en P, lorsque le maïs ou le haricot sont cultivés seuls ou en association (Fig. 14-1 b et f).

Li *et al.* (2004) ont rapporté une amélioration de la croissance du maïs cultivé en association avec le pois chiche *via* la facilitation de la nutrition en P, en revanche aucune amélioration n'est observée pour le pois chiche associé. Ces auteurs suggèrent que l'activité de la phosphatase produite par le pois chiche améliore la minéralisation du P organique qui facilite le prélèvement de P par le maïs associé. Des études antérieures ont indiqué que la limitation de la croissance des racines en raison de l'absorption limitée de N par la plante peut contribuer à diminuer l'absorption de P par les céréales associées avec les légumineuses dans un sol riche en P assimilable (Rubio *et al.*, 2003; Betencourt *et al.*, 2012).

Dans le cas du maïs, la hausse observée dans la teneur en P total prélevé et la biomasse végétale sont accompagnées par une augmentation du rendement en grains en association particulièrement dans le sol déficient en P (Fig. 13 a), mais aucun effet significatif n'est observé dans le sol suffisant en P (S2).

Ces derniers résultats sont bien confirmés au cours des deux campagnes 2011 et 2012. La même tendance est observée pour le haricot associé avec le maïs, mais seulement dans la deuxième campagne de culture (Fig. 13 b). Une augmentation du rendement en grains des céréales cultivées en association avec les légumineuses est rapportée chez le maïs (Dahmardeh *et al.*, 2010) ou le blé dur (Zhang *et al.*, 2003) associés avec le niébé et la féverole, respectivement.

Dans notre étude qui porte sur le système d'association légumineuses-céréales, l'apport du P assimilable dans le sol a influencé certaines interactions entre le maïs cultivé en association

avec le haricot. Selon l'hypothèse de stress gradient, nos résultats suggèrent que la facilitation de la croissance en biomasse, le rendement en grains et le prélèvement du P seraient plus élevés dans les cultures en association notamment sous des conditions de limitations du P dans le sol.

5. Conclusion

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer l'effet de la culture d'une association légumineuse (haricot)-céréale (maïs) sur la biodisponibilité du P dans le sol calcaire déficient en P. Nous nous sommes focalisés sur la disponibilité du P en relation avec l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne des nodules dans deux sols contrastés en matière des teneurs minérales (N et P) dans le sol initial.

Ce travail a permis de montrer que la disponibilité du P augmente dans la rhizosphère du maïs et du haricot sous limitation de P dans le sol ; mais cette augmentation est plus importante lorsque les deux espèces sont cultivées en association. Elle est, dans une certaine mesure, accompagnée par une augmentation de l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne et par une stimulation de la croissance nodulaire et de la fixation de N₂ chez le haricot.

Les résultats obtenus montrent aussi une meilleure efficacité du prélèvement du P par le maïs en association avec le haricot notamment sous déficience en P. En revanche, le P total prélevé par le maïs est relativement faible dans le cas du sol suffisant en P. Par conséquent, dans l'expérimentation en plein champ, les interactions positives entre le maïs et le haricot sous la culture de l'association se traduisent par une augmentation de la biomasse et du rendement en grains du maïs notamment dans le sol déficient en P, et ce pendant les deux campagnes agricoles (2011 et 2012).

En effet, la forte facilitation de la croissance et du prélèvement du P, assurée par le haricot est forcément liée à l'augmentation de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère en raison d'un taux élevé de fixation de N₂ dans les sols calcaires déficients en P. Par ailleurs, la compréhension d'autres facteurs qui peuvent influencer la disponibilité du P dans la rhizosphère est nécessaire pour mettre en évidence d'autres stratégies visant à améliorer l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne chez les légumineuses en association avec les céréales, plus particulièrement dans des conditions de stress telles que la déficience en P.

1. Introduction

La rotation jachère-céréales est le système de culture qu'on retrouve habituellement dans les zones céréalière en Algérie. Dans ce système la jachère occupe plus de 40% de la SAU ce qui se traduit par un manque à gagner considérable susceptible de couvrir la moitié des besoins en céréales de la population. Avec la hausse des prix des denrées alimentaires dans le monde, le remplacement de la jachère par des légumineuses est devenu une nécessité stratégique afin de garantir la sécurité alimentaire (Drevon et Ounane, 2009).

Les légumineuses peuvent atténuer les carences du sol en azote (N) et en phosphore (P) à travers la fixation biologique de l'azote atmosphérique (N_2), en modifiant le pH du sol et de la rhizosphère (Giller *et al.*, 1997; Alkama *et al.*, 2009; Betencourt *et al.*, 2012). La déficience en P est un facteur majeur limitant le développement des légumineuses dans de nombreux sols, en particulier dans les zones méditerranéennes (Alkama *et al.*, 2009). La fertilisation phosphatée est pratiquée pour améliorer les rendements des légumineuses (Dawson et Hilton 2011). Mais à l'avenir, la disponibilité des engrais phosphatés peut devenir de plus en plus limitée à cause de la baisse des réserves de ces engrais dans le monde et de l'augmentation des besoins alimentaires sans cesse croissants (Dyson, 1999). Pour contourner cette contrainte, certaines stratégies agricoles consistent à améliorer la biodisponibilité du P dans les sols. En effet le P est fréquemment mobilisé dans le sol, soit par sa précipitation avec des cations tels que Ca^{2+} , Al^{3+} et Fe^{3+} soit par adsorption sur des particules minérales (Hinsinger *et al.*, 2001). Dans ces conditions la plante ne profite que d'une faible partie du P dans le sol et seule la fraction soluble est assimilée par les racines.

Des recherches récentes rapportent que l'association céréales-légumineuses peut augmenter les rendements et améliorer l'absorption du P et du N par la fixation biologique de N_2 en provoquant des modifications chimiques qui peuvent modifier la biodisponibilité de ces éléments dans la rhizosphère (Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013). Les mécanismes qui contribuent à modifier les échanges rhizosphériques chez les espèces associées sont bien décrits dans la littérature (Zhang *et Li* 2003; Li *et al.*, 2005; Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013), y compris les mécanismes qui contrôlent la biodisponibilité du P en particulier dans les sols déficients en P (Li *et al.*, 2007; Hinsinger *et al.*, 2011a; Betencourt *et al.*, 2012). L'association céréales-légumineuses provoque l'acidification de la rhizosphère par la

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

libération de protons H^+ par les racines nodulées des légumineuses pendant la fixation symbiotique de N_2 (Li *et al.*, 2008). A l'inverse, l'alcalinisation peut également augmenter la biodisponibilité du P dans la rhizosphère dans les sols non calcaires (Hinsinger *et al.*, 2003; Devau *et al.*, 2011a). Dans un sol déficient en P, l'association entre le blé dur et le pois chiche a provoqué une augmentation significative de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère chez les deux espèces (Betencourt *et al.*, 2012). Le dioxyde de carbone (CO_2) émit à la surface du sol est également mesuré comme un indicateur de l'activité microbienne du sol y compris celle de la symbiose rhizobienne des racines nodulées des légumineuses, les différents composants de cette activité peuvent être impliqués dans le contrôle de la biodisponibilité du P.

Cette étude a pour but de répondre à quatre questions de recherche: (i) Est-ce que le niébé en tant que culture pure ou en association avec le maïs, peut provoquer l'augmentation de la biodisponibilité et de la concentration du P dans la plante (ii) Y a-t-il un changement de pH rhizosphérique lié au taux élevé de la fixation de N_2 par le niébé? (iii) Est-ce que l'association du niébé-maïs augmente la croissance et le rendement en grains des deux cultures? (iv) Y a-t-il une différence dans la formation et l'activité des nodules symbiotiques chez le niébé en association et/ou en monoculture?

2. Matériel et méthodes

2.1.Site expérimental

Les essais sur terrain sont menés au cours de la campagne agricole 2013 à l'institut technique des cultures maraîchères et industrielles (ITCMI). La station expérimentale est située dans la région de Staoueli, à 20 km au nord-ouest d'Alger (36° 45'24 "N, 2° 53'8" E). La pluviométrie annuelle est de près de 700 mm et la température moyenne annuelle est de 17,9 ° C. Le sol est caractérisé par un pH alcalin (pH 8,1), avec 1,5% de CaCO₃, 1,4 g N kg⁻¹, avec un taux faible de la matière organique (1,6%). La teneur en P correspond aux conditions agronomiques de déficience en P avec une teneur de 8,7 mg P kg⁻¹ en P-Olsen.

2.2. Dispositif expérimental et conditions de croissance

Le semis est réalisé en utilisant une population de niébé (*Vigna unguiculata* L. cv. Moh Ouali) et une variété de maïs (*Zea mays* L. cv. ILT), qui sont cultivées localement dans l'agro-écosystème céréales-légumineuses en Algérie. Le dispositif expérimental est divisé en quatre blocs (avec quatre répétitions), chaque bloc étant divisé en quatre parcelles. Chaque parcelle est utilisée pour un des quatre systèmes de culture: Niébé en culture pure, maïs en culture pure, maïs en association avec le niébé, et la dernière parcelle est laissée en jachère.

L'expérimentation couvre une superficie de 765 m², chaque parcelle étant de 15 m × 3 m. Le maïs et le niébé sont semés en alternance sur la même ligne avec 25 cm entre deux plants. La densité correspond à: 24 ± 5 plants par m² pour le niébé en culture pure, 15 ± 3 plants par m² pour le maïs en culture pure, et 12 ± 3 plants par m² pour chaque espèce en association. Le sol de la parcelle en jachère est labouré mais non semé selon les pratiques agricoles de la région. Le semis est réalisé le 10 mai 2013. La conduite des cultures est effectuée selon les recommandations des agriculteurs sans fertilisation. Les cultures sont récoltées à sec: le 25 Août pour le niébé et le 10 Septembre pour le maïs.

2.3.Respiration microbienne du sol

Pour cette mesure nous avons utilisé des enceintes en PVC d'environ 16 cm de diamètre et 30 cm de hauteur. Ces cylindres sont enfoncés dans le sol à 10 cm de profondeur (Fig. 17).

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

4enceintes sont installées dans chaque modalité (4*4 répétitions) y compris la jachère, par conséquent.

Cette mesure consiste à piéger le CO₂ qui se trouve à l'intérieur de l'enceinte avec une solution de soude (1M) pendant 24 h d'incubation et elle se fait de la manière suivante :

- La solution de soude est préparée le jour qui précède la mesure;
- Le jour de la mesure, on met 20 ml de soude dans un flacon de 50 ml suffisamment large pour laisser entrer une quantité suffisante de l'air;
- Le flacon est placé rapidement par la suite sur le sol à l'intérieur de l'enceinte;
- Les enceintes sont hermétiquement fermées pour éviter tout piégeage de CO₂ externe;
- Après 24 h d'incubation le flacon de soude est récupéré et fermé hermétiquement;
- La soude est titrée en retour, au laboratoire après précipitation du CO₂ avec du BaCl₂ en excès, par une solution d'HCl (1 M);
- Des blancs, c'est-à-dire des solutions de soude non mises en contact avec le CO₂ émis par le sol, sont dosés afin de mesurer une éventuelle carbonatation de la soude et d'évaluer l'erreur de mesure de la méthode.

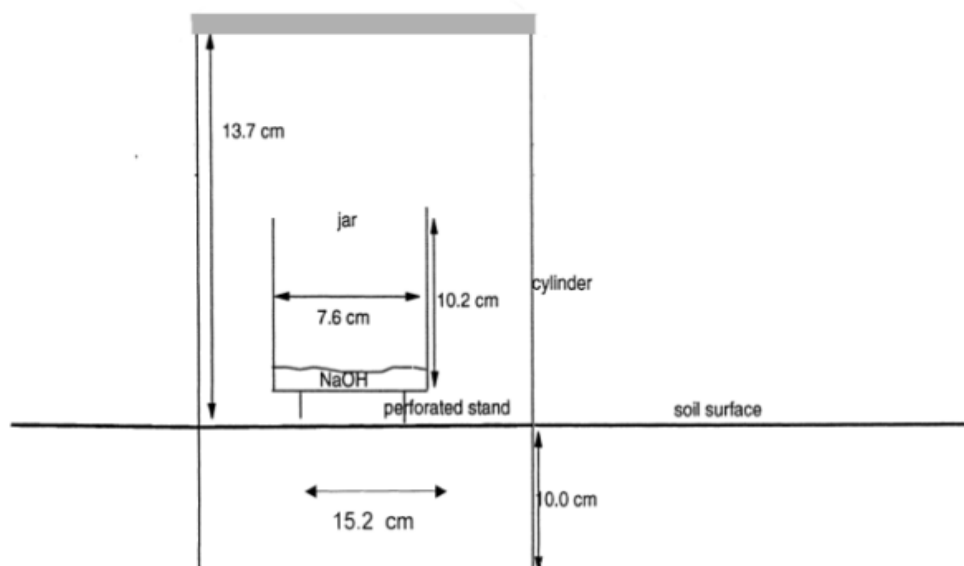


Figure 17: Schéma du dispositif de mesure de CO₂(Chevallier *et al.*, 1998 modifié par Latati *et al.*, 2014).

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

La formule utilisée pour calculer la production de CO₂ par mètre carré et par heure est la suivante:

$$g \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1} = (1/2 \times 44 \times C_{\text{HCl}} \times \Delta V_{\text{HCl}} \times 10000/S) \times (60/t)$$

Où :

-C_{HCl} est la concentration de l'acide (en mole l⁻¹);

-ΔV_{HCl} est la différence de volume de l'acide ajouté pour titrer la soude entre le blanc et l'échantillon (ml), S est la surface de l'enceinte (m²) et t est la durée de l'incubation (minute).

2.4. Autres analyses

Toutes les techniques d'échantillonnage et de collecte de données sont déjà décrites dans le Chapitre 2 ou on retrouve aussi les dosages de N dans le sol, le P-Olsen, la détermination de la concentration du P dans le végétale et l'estimation du rendement théorique.

2.5. Analyses statistiques

Les effets du traitement du type de culture (culture associée et monoculture) sur la croissance des plantes, la nodulation, le rendement en grains et la concentration du P dans la plante sont testés par l'analyse de la variance (ANOVA) avec un seul facteur (ANOVA ; Statistica 8). Cependant, nous avons utilisé aussi une ANOVA avec un seul facteur mais avec 3 niveaux (cultures associée, monoculture et jachère) pour tester l'effet du type de culture sur l'ensemble des variables du sol (pH rhizosphérique, P assimilable et respiration du sol). Les moyennes sont comparées par le test de comparaison multiple de Tukey à 0,05 de probabilité.

3. Résultats

3.1. Croissance des plantes, rendement et allocation du P dans la plante

La biomasse des parties aériennes et des racines du niébé diminue significativement sous l'effet de l'association avec un taux de 48 et 31%, respectivement (Fig. 18). Par contre, la biomasse des parties aériennes du maïs augmente(68%) sous l'effet l'association alors qu'il n'y a pas de changement significatif de la biomasse racinaire.

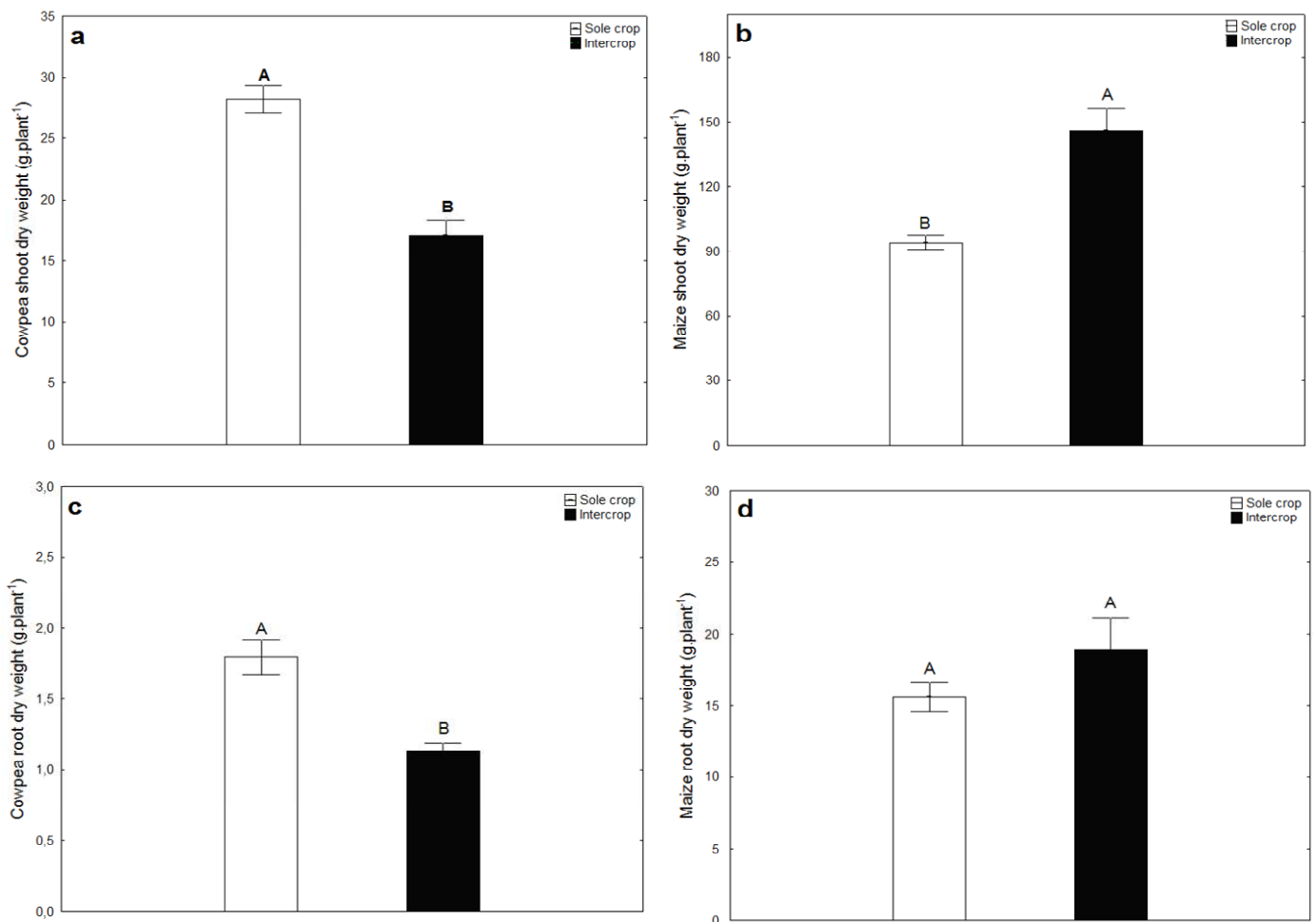


Figure 18: Poids sec des parties aériennes (a, b) et des racines (c, d) du maïs et du niébé en culture pure et en association. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions. Les barres indiquent l'erreur standard. Pour chaque culture, les lettres montrent des différences significatives entre les différents traitements ($p < 0,05$).

L'association provoque aussi une augmentation significative (25%) du rendement en grains chez le maïs cultivé en association avec le niébé, tandis que le rendement de ce dernier enregistre une diminution de 58% sous l'effet de l'association (Fig. 19).

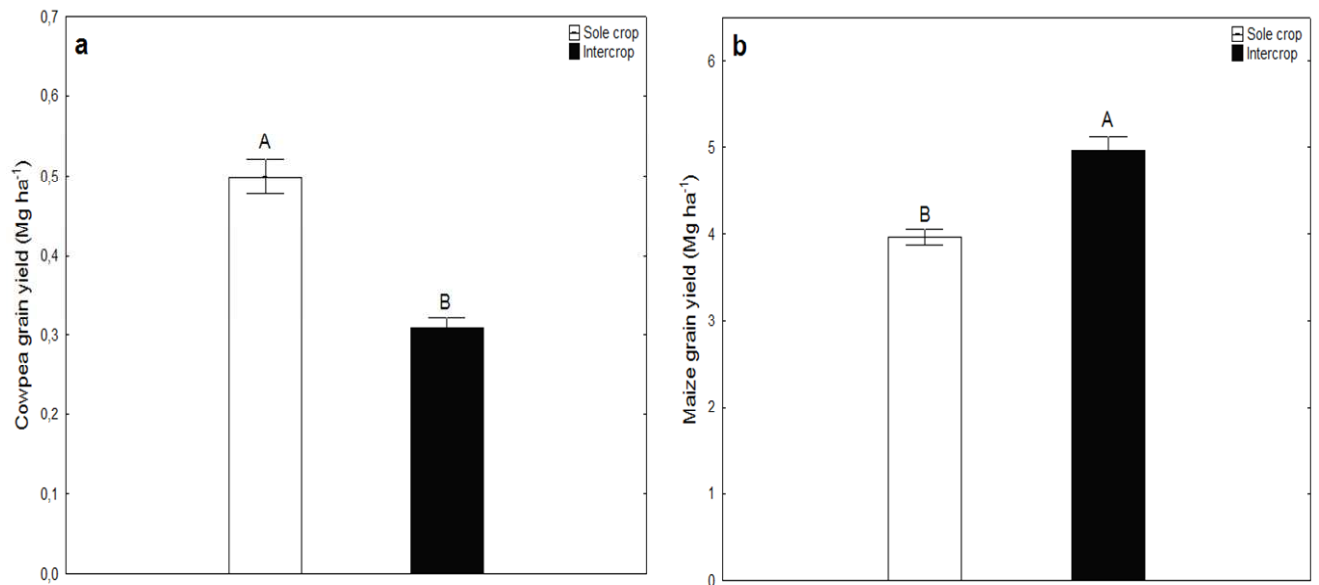


Figure 19: Rendements en grains (Mg ha⁻¹) du niébé (a) et du maïs (b) en association et en monoculture. Les valeurs sont la moyenne de 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres montrent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).

Parallèlement, la concentration moyenne en P dans la partie aérienne et dans la graine du maïs (Fig.20) augmente significativement (73% et 18%, respectivement) dans l'association, alors qu'aucune différence significative n'est enregistrée dans la partie racinaire. En revanche, les concentrations de P des parties aériennes, des racines et des graines sont significativement diminuées lorsque le niébé est cultivé en association avec le maïs (16%, 28% et 34% respectivement) (Fig. 20).

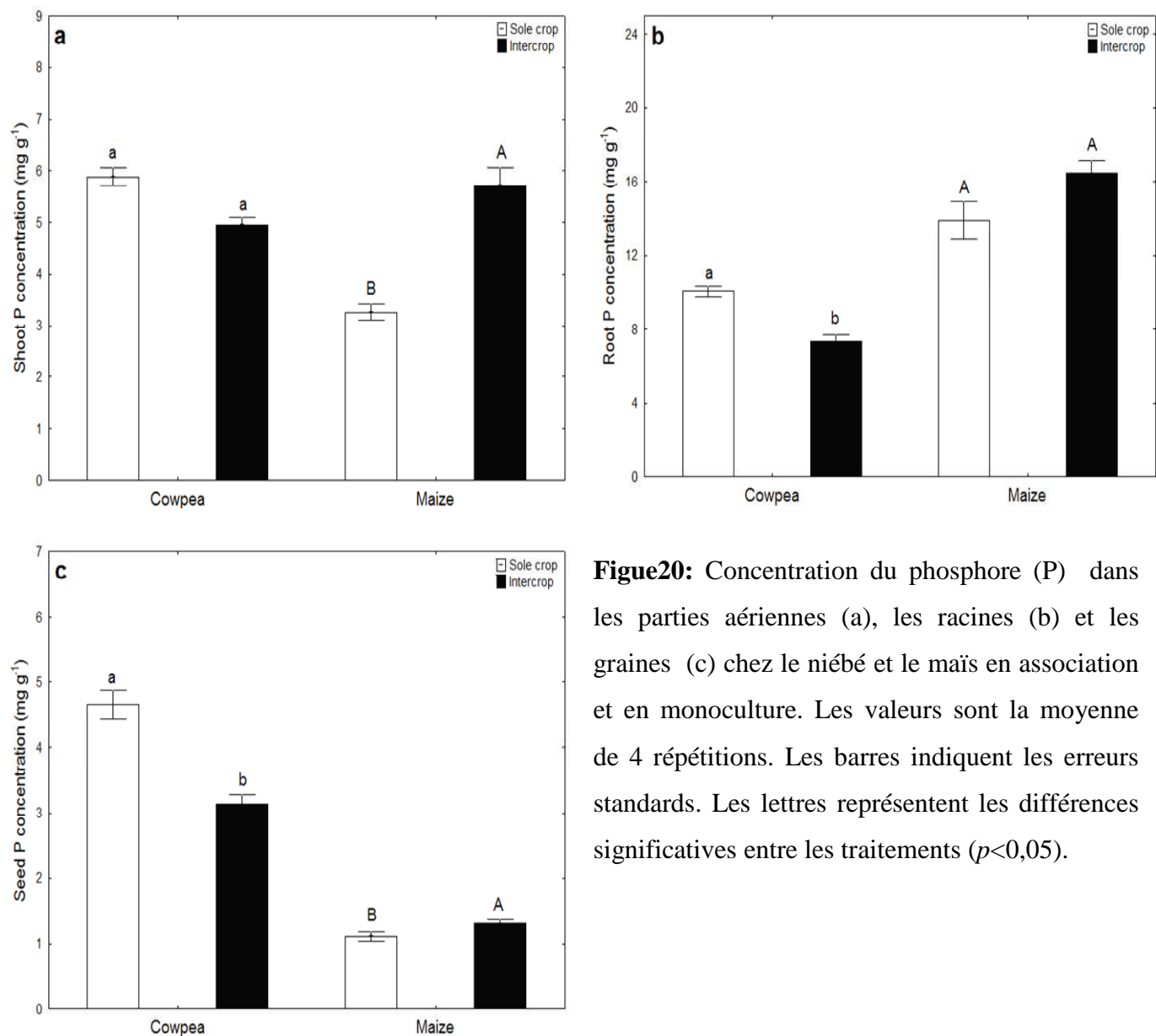


Figure 20: Concentration du phosphore (P) dans les parties aériennes (a), les racines (b) et les graines (c) chez le niébé et le maïs en association et en monoculture. Les valeurs sont la moyenne de 4 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).

3.2. La croissance des nodules et le rapport partie aérienne / nodule

La figure 21 montre que le nombre et la biomasse des nodules sont significativement affectés par l'association comparativement à la monoculture. Lorsque le niébé est associé avec le maïs, la biomasse des nodules par plant diminue de 56% et le nombre de nodule augmente de 26% par rapport à la culture pure.

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

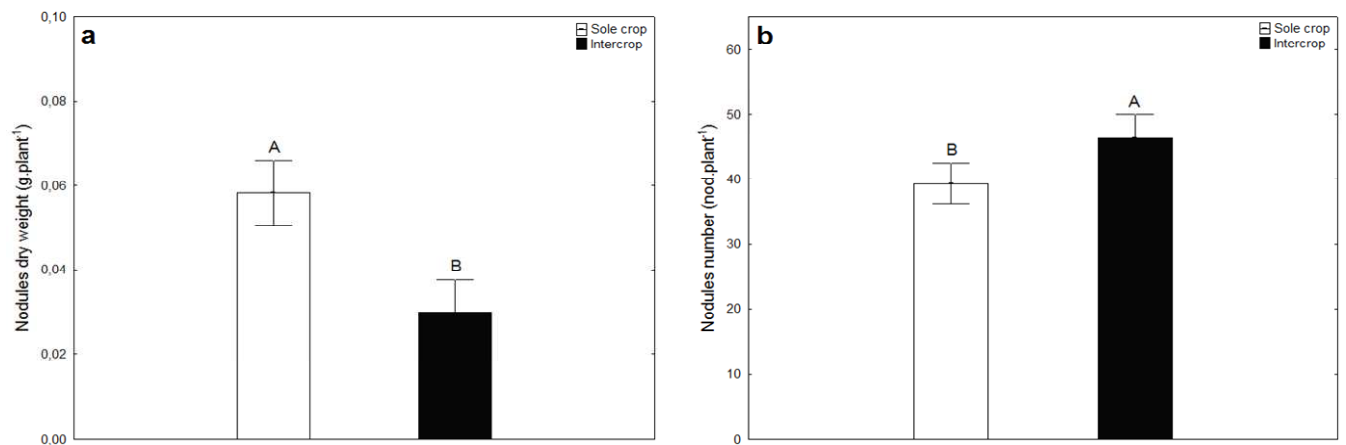


Figure 21: Poids sec des nodules (a) et nombre de nodules (b) chez le niébé en culture pure et en association. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).

L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) est définie comme une relation entre la biomasse aérienne de la plante légumineuse et celle des nodules (Drevon *et al.*, 2011). Pour chaque plant de niébé, la biomasse de la partie aérienne est tracée en fonction de la biomasse des nodules (Fig. 22a).

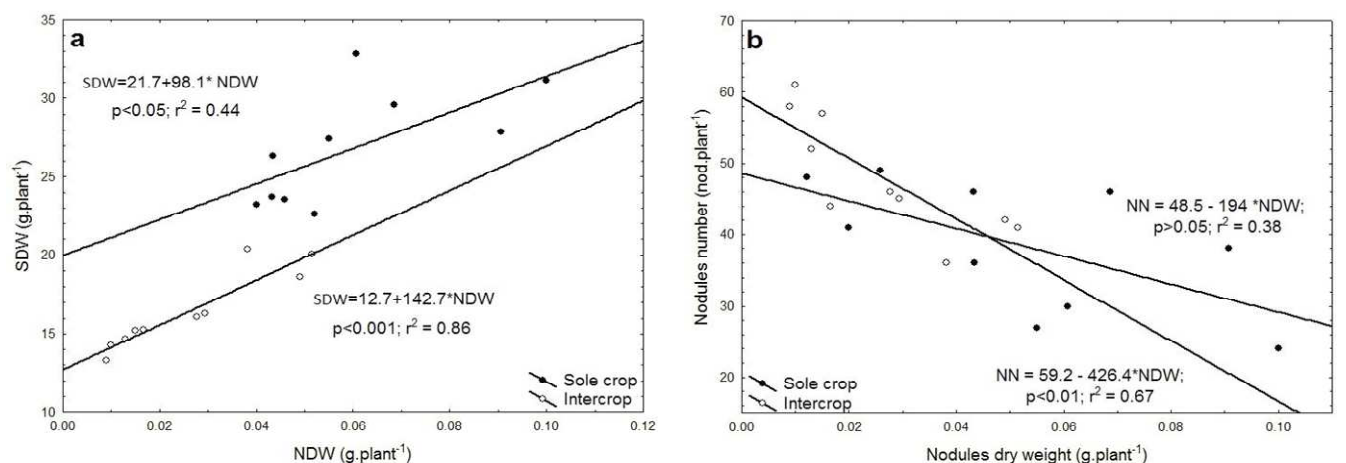


Figure 22: a) Effet de la culture associée sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS). (b) Régression linéaire entre le poids sec et le nombre de nodules chez le niébé en culture pure et en association. Les corrélations sont établies par 10 répétitions pour chaque traitement.

La pente de régressions linéaires entre le poids sec des nodules (NDW) et le poids sec de la partie aérienne (SDW) est une méthode standard d'estimation des EURS. La EURS chez le

niébé en association (143 g DW shoot g⁻¹ DW nodule, r² = 0,86) est plus élevée que dans le niébé en culture pure (98 g DW shoot g⁻¹ DW nodule, r² = 0,44). De façon surprenante, la figure 22b montre une corrélation négative entre le nombre de nodules (NN) et la biomasse de nodules (NDW), particulièrement quand le niébé est associé au maïs (pente = -426,4, r² = 0,67, p<0,05). Cette dernière corrélation est d'avantage plus significative comparativement à celle notée en monoculture (pente = - 194, r² = 0,38).

3.3. Biodisponibilité du P et variation du pH dans la rhizosphère

La concentration du P-Olsen dans la rhizosphère est toujours nettement plus élevée dans les parcelles cultivées en association ou en monoculture que dans la jachère. Pour le niébé; par rapport à la jachère (figure 23a), l'augmentation du P-Olsen dans la rhizosphère est plus élevée dans l'association (62% comparativement à la jachère) que dans la culture pure (23% comparativement à la jachère).

La concentration du P-Olsen augmente également sous l'effet de l'association (24% comparativement à la jachère). Elle est plus importante que celle observée en monoculture (8% comparativement à la jachère) (Fig. 23c).

Les mesures du pH rhizosphérique indiquent une acidification importante du pH de la rhizosphère du niébé en culture pure et en association (fig.23 b). L'acidification de la rhizosphère est significativement plus élevée dans l'association (diminution du pH par 0,73 unités, comparativement à celui mesuré en jachère) que dans la culture pure (diminution du pH par 0,42 unités).

En revanche, chez le maïs (figure 23 d), le pH de la rhizosphère augmente significativement lorsque le maïs est cultivé en association avec le niébé (augmentation du pH par 0,49 unités comparativement à celui mesuré en jachère). Cependant aucun changement significatif de ce facteur n'est observé chez le maïs en monoculture.

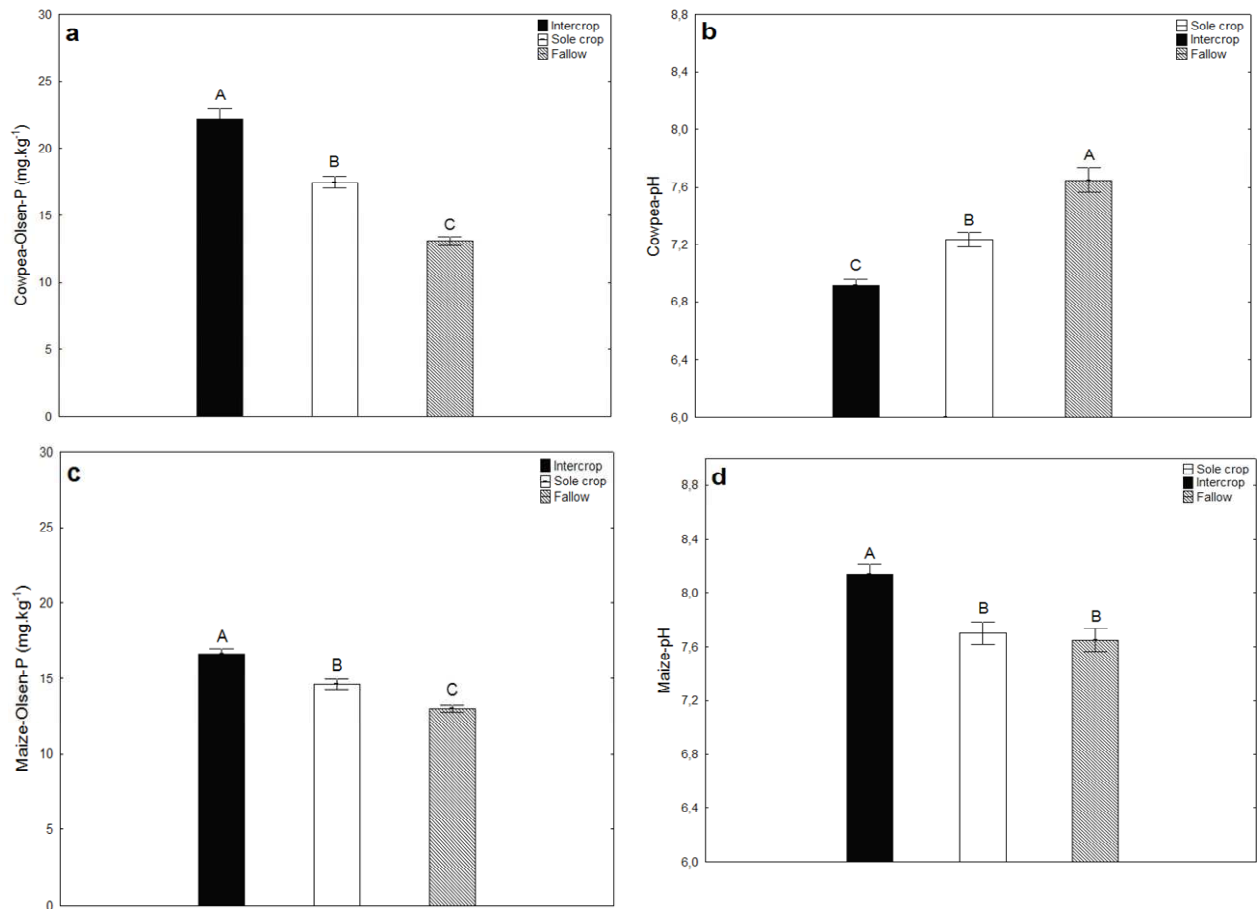


Figure 23: P-Olsen (a, c) et pH (b, d) dans la rhizosphère du niébé et du maïs en association, en culture pure et en jachère. Les valeurs correspondent à la moyenne calculée avec 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements ($p < 0,05$).

3.4. Evolution de la respiration du sol

La figure 24 montre le flux de CO₂ mesuré sur le terrain à partir de la surface du sol, qui provient du CO₂ microbien et de la respiration des racines des deux espèces en association et en monoculture. Le flux du C-CO₂ dépend de manière significative du type de culture (culture en association ou en monoculture). La figure 24 montre une augmentation du flux du C-CO₂ entre 30 et 50 JAS (jours après le semis) pour toutes les modalités de culture, alors que celui de la jachère il est relativement stable. A 50 JAS, il y a une différence très importante dans le flux du C-CO₂ entre l'association (une augmentation de 33% comparativement à la jachère) et les cultures pures du maïs et du niébé (5% et 19%, respectivement). Au stade de

pleine floraison, le flux du C-CO₂ dans la jachère augmente pour atteindre presque le même niveau que celui du niébé et du maïs en culture pure. Le flux du C-CO₂ augmente de manière significative dans l'association et reste nettement supérieur à celui de la jachère (+ 59%).

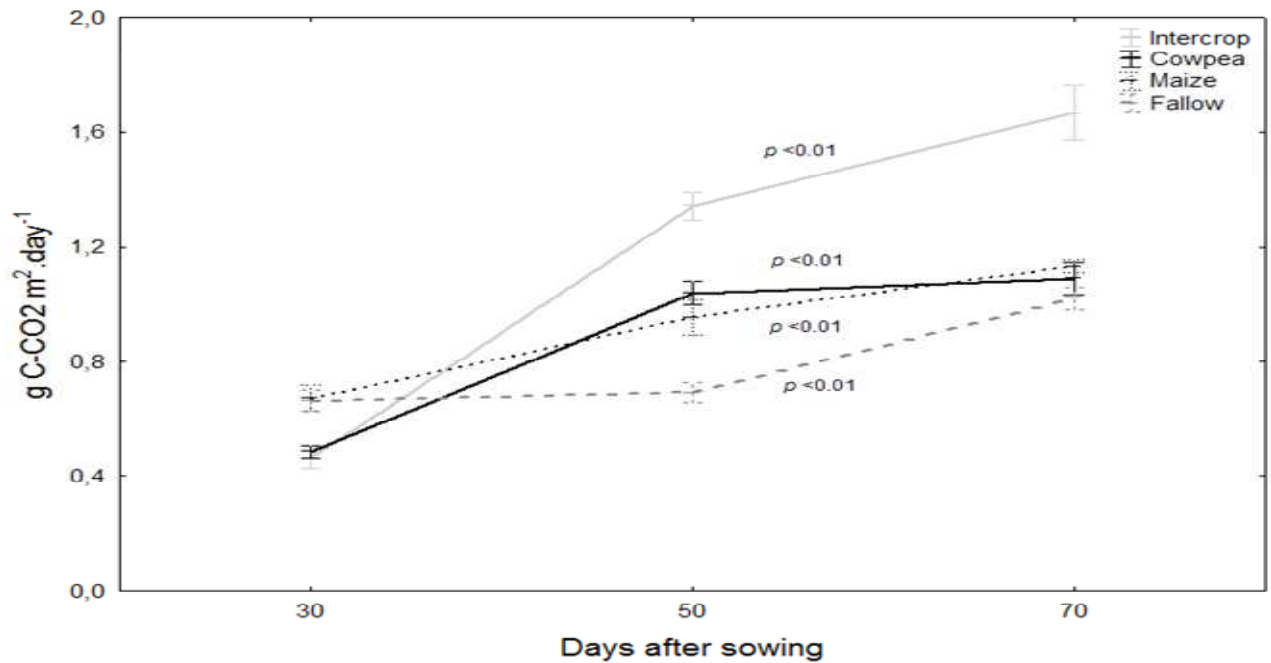


Figure 24:Respiration des racines et du sol (g C-CO₂ m² jour⁻¹) dans les différentes modalités de culture durant le cycle cultural. Les valeurs sont la moyenne de 5 répétitions. Les barres indiquent les erreurs standards.

4. Discussion

La principale conclusion de ce travail est que l'association du niébé avec le maïs augmente considérablement la biodisponibilité du P dans la rhizosphère (Fig. 23a, b, c) ainsi que la concentration du P dans les plantes, des deux espèces (Fig. 20 a, b, c). La plupart des études ont rapporté l'épuisement du P disponible dans la rhizosphère du à son absorption par les racines des plantes pendant le cycle de culture (Hinsinger, 2001, 2011; Pan *et al.*, 2008). Seules quelques études récentes ont montré une augmentation de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère du blé dur en association avec le pois chiche (Devau *et al.*, 2010, 2011b; Betencourt *et al.*, 2012). Cependant, ces études sont réalisées dans des conditions contrôlées et en rhizobox.

L'augmentation de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère du maïs lorsqu'il cultivé en association s'explique par l'acidification de la rhizosphère des légumineuses (niébé) (Betencourt *et al.*, 2012). Dans les sols déficients en P, l'acidification pourrait contribuer à l'augmentation de la biodisponibilité du P par les légumineuses telles que le haricot (Alkama *et al.*, 2009, 2012). L'acidification de la rhizosphère du niébé peut être liée à une absorption plus élevée de cations que d'anions (Tang, 2001a; Hinsinger *et al.*, 2003; Alkama *et al.*, 2009). Les légumineuses qui s'alimentent par la fixation de N₂ absorbent généralement plus de cations que les anions et donc proportionnellement exorbent plus de H⁺ que d'OH⁻ dans l'interface racine-sol afin de compenser les charges électriques positives et réguler le pH dans les cellules végétales (Tang *et al.*, 1997; Tang et Rengel, 2003).

Néanmoins, l'acidification de la rhizosphère du niébé pourrait être directement liée à un déséquilibre de production de H⁺ et à la consommation d'O₂ par les nodules pour satisfaire la fixation du N₂ (Alkama *et al.*, 2012). Ces auteurs ont observé une corrélation entre la libération de H⁺ et la perméabilité des nodules et ont suggéré que la libération des protons H⁺ est lié à la fixation symbiotique du N₂. La perméabilité des nodules contrôle la respiration nodulaire afin de fournir de l'ATP pour la réduction du N₂ catalysé par la nitrogénase bactéroïdale dans la zone infectée des nodules (Hunt et Layzell, 1993; Kouas *et al.*, 2008).

L'alcalinisation de la rhizosphère du maïs en association peut s'expliquer par une interaction positive entre le pH et le Ca. (Fig. 23d). Une telle alcalinisation a été observée sur d'autres céréales en association avec des légumineuses (Zhang *et al.*, 2004; Devau *et al.*, 2011b;

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

Betencourt *et al.*, 2012). Pour le maïs associé aux niébé, l'absorption de Ca par le maïs conduirait à l'alcalinisation de la rhizosphère. Ces résultats sont en accord avec ceux de Betencourt *et al.* (2012). Toutefois, la diminution du pH induite par les racines du niébé peut contribuer à accroître la disponibilité de Ca suite à la solubilisation du carboxylate. Contrairement au maïs, la fixation préférentielle de Ca par le niébé, soit dans l'association ou la culture pure, peut contribuer à l'acidification de la rhizosphère. Cette hypothèse a été confirmée pour le système de culture du pois chiche -blé dur par White et Broadley (2003).

De plus, chez le maïs en association, l'augmentation simultanée de la concentration en P dans les différentes parties de la plante ainsi que la stimulation de la croissance en biomasse (Fig. 20), est forcément due à l'effet positif de niébé sur l'amélioration de la biodisponibilité du P. Li *et al.* (2004), ont rapporté une amélioration de la croissance du maïs associé par l'amélioration de l'assimilation du P. Pour le pois chiche en association, ces auteurs suggèrent que l'activité de phosphatase produite par le pois chiche augmente la minéralisation du P organique et son absorption par le maïs en association. Ainsi, l'augmentation du rendement en grains de maïs en association (Fig. 19b) peut être une conséquence de l'augmentation observée à la fois de l'apport en P et de la biomasse végétale grâce à une augmentation de la biodisponibilité en P dans la rhizosphère.

L'augmentation du rendement en grains des céréales par l'association est signalée chez le maïs (Li *et al.*, 2005; Dahmardeh *et al.*, 2010) et le blé dur (Zhang *et al.*, 2003) qui sont cultivés en association avec le niébé et la féverole respectivement. Les légumineuses fournissent du P et augmentent sa biodisponibilité au profit des céréales en association (Dahmardeh *et al.*, 2010; Betencourt *et al.*, 2012).

Pour le niébé en association, la corrélation est plus importante et plus négative entre le nombre et la biomasse des nodules (Fig. 22 b) ce dernier peut être dû à la concurrence entre le niébé et le maïs, ce qui conduit à une amplification de l'ineffectivité par les *rhizobiums* en augmentant la croissance en nombre des nodules afin de compenser la croissance en biomasse. Seules quelques études récentes ont rapporté l'effet de l'association sur la croissance des nodules (Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013). En outre, la diminution de la biomasse des nodules peut être causée par une carence en P dans le sol. La perte de la biomasse peut être compensée par une augmentation du nombre de nodules. Celui-ci pourrait même être dû à un changement dans la population de *rhizobiums* impliqué dans la nodulation

Chapitre 3: Adaptation de l'association niébé-maïs à la déficience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du P et le rendement en grains.

(Depret et Laguerre, 2008), qui pourrait conduire par la suite à une forte stimulation de la fixation de N₂ grâce à la forte biomasse accumulée de nodules en association.

Les mesures sur le terrain de C-CO₂ (Fig. 8) sont en accord avec ceux rapportées par Ibrahim *et al.* (2013) qui ont montré une plus grande respiration des racines chez les céréales (blé) par rapport aux légumineuses (féverole) en association. Dans cette étude, la forte respiration du sol observée en association (Fig. 24) peut également être due au taux élevé de la fixation de N₂ par le niébé qui est fortement liée à l'activité symbiotique des nodules et leur perméabilité à l'oxygène. En outre, les nodules des légumineuses favorisent la libération de H⁺ à travers la perméabilité nodulaire durant la fixation de N₂ (Tang *et al.*, 1997; Hinsinger *et al.*, 2003; Alkama *et al.*, 2009).

Le taux de C-CO₂ ainsi que la biomasse des nodules les plus élevés sont observés dans la rhizosphère du niébé cultivé en culture pure (Fig. 24). Dans cet essai, la mesure de la C-CO₂ dans la rhizosphère est considérée comme une première approche pour distinguer les mécanismes rhizosphériques induits par les racines et qui peuvent modifier la biodisponibilité du P dans le sol.

Par ailleurs, les flux de CO₂ provenant de la surface du sol sont le résultat de l'activité globale des micro-organismes du sol et des symbiotes des nodules des racines, étant donné que plusieurs composantes de cette activité peuvent être impliquées dans le contrôle de la biodisponibilité du P dans la rhizosphère. A cet effet d'autres recherches sont nécessaires sur des sols caractérisés par différents gradients de carence en P afin de déterminer les mécanismes contrôlant la biodisponibilité du P dans le système d'association légumineuses-céréales.

5. Conclusion

Cette approche de recherche est basée sur les changements chimiques localisés dans la rhizosphère du maïs et du niébé dans un sol alcalin et les modifications résultantes qui peuvent affecter la biodisponibilité du P et le P mesuré dans les tissus des deux espèces. Les résultats montrent que la biodisponibilité du P augmente de manière significative dans la rhizosphère du maïs et du niébé comparativement au sol laissé en jachère. Cependant, cette dernière augmentation est plus importante dans la culture en association.

L'augmentation de la biodisponibilité du P est associée à (i) l'acidification de la rhizosphère du niébé en association ou celui en culture pure, (ii) l'alcalinisation de la rhizosphère du maïs, bien que ce n'était significatif que pour le maïs en association, et (iii) une augmentation de la respiration des racines dans l'association par rapport à la culture pure.

Les résultats suggèrent que la biodisponibilité du P dans la rhizosphère est changée non seulement par des changements de pH rhizosphérique, mais aussi par l'interaction avec d'autres processus induits par les racines ; comme une augmentation de l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobium et le flux de C-CO₂ de l'activité microbienne et racinaire.

Cependant, les interactions entre les deux espèces sont traduites par une augmentation de la croissance en biomasse et du rendement en grains uniquement pour le maïs. Il existe de nombreuses interactions complexes, à la fois positives et négatives permettant d'améliorer la disponibilité du P dans la rhizosphère, mais ne sont pas suffisantes pour augmenter la croissance du niébé en association avec le maïs. En terme de ce travail, les résultats confirment que la biomasse, le rendement en grains et l'amélioration de l'absorption du P sont certainement plus favorisés en association que dans la monoculture, particulièrement dans un sol alcalin déficient en P.

1. Introduction

Plusieurs études confirment l'effet positif du système légumineuses-céréales sur la durabilité de la production agricole grâce à la facilitation de l'utilisation des ressources en éléments nutritifs, à la restauration de la fertilité des sols et à l'augmentation des rendements (Ofori et Stern, 1987; Jensen, 1996).

La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique est une source importante pour les céréales en association avec les légumineuses qui se traduit par l'accumulation de la biomasse et l'augmentation du rendement (Shen et Chu, 2004; Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013). Cet effet positif est confirmé pour les associations niébé-maïs, féverole-blé-dur et haricot-maïs (Zhang et Li., 2003; Li *et al.*, 2005; Dahmardeh *et al.*, 2010; Latati *et al.*, 2013). Cependant, l'augmentation du rendement sous l'effet de l'association n'est pas due uniquement à l'augmentation des ressources en azote pour la céréale en association mais aussi à d'autres mécanismes qui restent inconnus (Betencourt *et al.*, 2012).

Le système de production céréalière occupe une place importante dans la sécurité alimentaire en Algérie (Alkama *et al.*, 2009). Ce système dépend aussi de la variabilité du sol et du climat ainsi que des pratiques culturales, qui le rend instable. Bien que marginalisées, les légumineuses peuvent jouer un rôle important dans la résorption de la jachère. Les systèmes d'association légumineuses-céréales existent déjà localement en Algérie, mais leur gestion mérite d'être améliorée, particulièrement en ce qui concerne les types d'associations plante-plante et plante-microorganismes (Latati *et al.*, 2013).

Ce travail porte sur le système de culture association légumineuses (haricot)-céréales (maïs) à l'échelle multilocale dans l'agroécosystème céréalière de Sétif. Notre approche expérimentale est basée sur des essais multilocaux, pour explorer la variabilité pédoclimatique à travers trois sites multilocaux. En outre, cette étude

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

nécessité la collaboration étroite des agriculteurs de la région qui ont accepté de nous céder leurs parcelles.

La nodulation, la biomasse de la plante et la teneur en azote dans la plante et dans la rhizosphère sont mesurés chez les deux espèces en association et en monoculture afin de comprendre le mécanisme de mobilisation de l'azote dans le système étudié au cours du cycle cultural.

2. Matériel et méthodes

2.1. Localisation des sites multiloaux

L'essai est réalisé dans trois localités de la région de Sétif à savoir, la commune d'El Kharba (S1), Kasr Abtal (S3) et Baida Bordj (S2). Le S1 (3557.82'N) et le S3(3556.24'N) sont situés dans le nord tandis que le S2(3551.13'N) est situé dans le sud de la région de Sétif (Fig.25).

Le choix des sites est justifié par l'étude réalisée par Latati *et al.*, (2012) qui ont sélectionné ces trois sites parmi les 20 sites multiloaux prospectés, comme des sites potentiels dont la fixation symbiotique de l'azote est efficace pour l'accumulation de la biomasse. De plus, la situation géographique des trois sites choisis est caractérisée par une certaine variabilité pédoclimatique. Le dispositif expérimental adopté lors de la mise en place de l'essai ainsi que les variétés choisies sont cités dans le Chapitre 2.

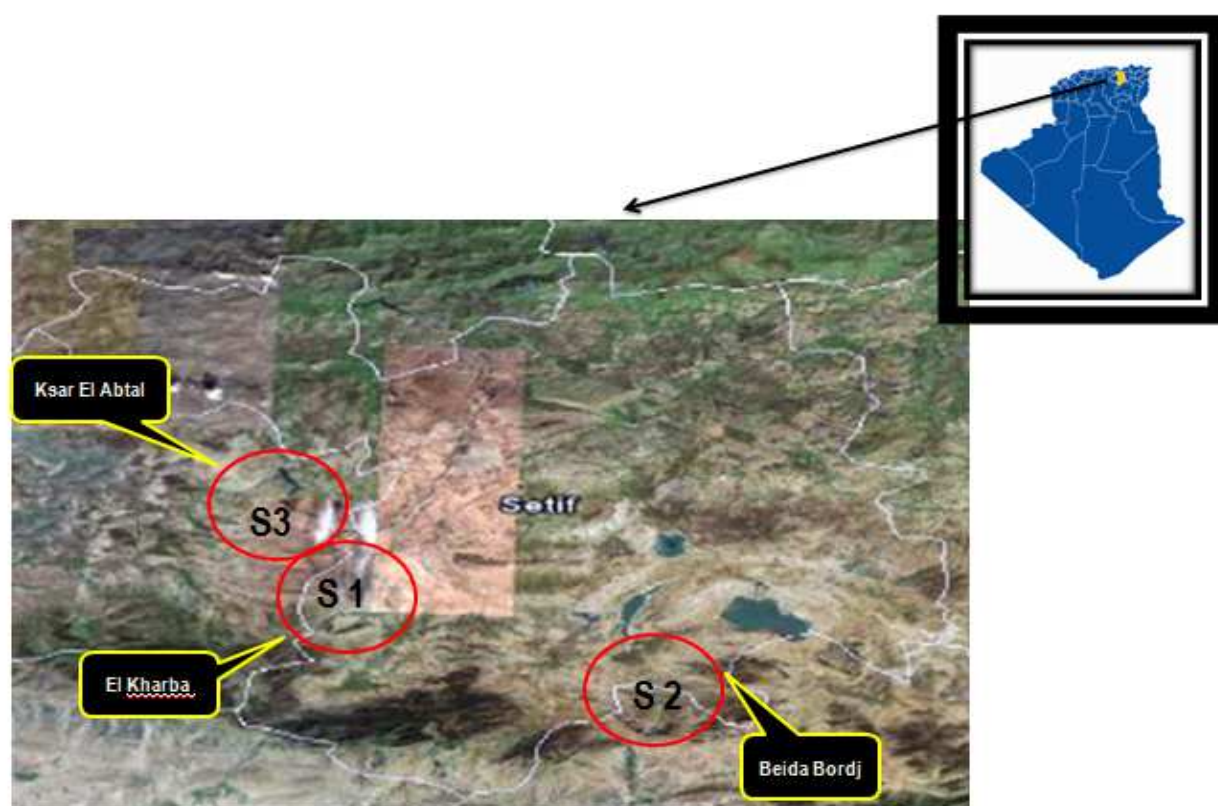


Figure 25: Localisation des différents sites multiloaux.

2.2. Echantillonnage et collecte des données

Les données ont été recueillies durant le stade de pleine floraison (75 jours après le semis). Une caractérisation physico-chimique du sol initial est réalisée avant le semis. Les prélèvements sont effectués de façon aléatoire suivant un trait en zigzag, tout le plant est arraché, pour chaque modalité de culture, et dans chaque bloc, le sol rhizosphérique de toutes les plantes prélevées est regroupé dans le même échantillon.

Pour la modalité « jachère », 5 échantillons de sol à une profondeur d'enracinement de 30 cm sont prélevés de façon aléatoire en suivant les mêmes techniques d'échantillonnages utilisées pour les autres modalités. La préparation des échantillons du sol et du végétal est expliquée dans le Chapitre 2.

2.3. Mesures réalisées

2.3.1. Dosage de l'azote dans le sol et dans le végétal

Pour le dosage de l'azote dans le sol et le végétal, nous avons utilisé la méthode de KJELDAHL décrite par Lambert (1975). Elle s'effectue en trois étapes : la minéralisation de l'échantillon, la distillation de la solution minéralisée et enfin, la titration de la solution distillée par l'acide sulfurique 0,05 N.

2.3.2. Autres analyses

Les différentes mesures de la biomasse sèche des nodules, racines et des parties aériennes ainsi que l'estimation du rendement théorique du maïs et du haricot sont expliqués dans le chapitre 2.

2.4. Traitements statistiques des données

L'analyse de la variance est réalisée à l'aide du logiciel STATISTICA 8.0 pour Windows (StatSoft Inc. Statistica 2007). Une ANOVA avec deux facteurs est effectuée dont le premier facteur porte sur l'effet des sites et le deuxième facteur représente l'effet de la modalité de culture sur la variation de chaque paramètre étudié. Pour tester l'effet du traitement site sur la variabilité des caractéristiques physico-chimiques du sol initial, nous avons réalisé une ANOVA à un seul facteur (le

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

traitement site). Le test de Tukey's est utilisé afin de déterminer la différence entre les moyennes à un seuil de probabilité de 0.05.

3. Résultats

3.1. Caractéristiques physico-chimiques du sol initial dans les différents sites multilocaux

Afin de caractériser le sol initial de chaque site multilocal vis-à-vis de la variabilité pédologique, les principales caractéristiques physico-chimiques qui déterminent le gradient de la fertilité du sol sont mesurées dans chaque site. Les différentes caractéristiques physico-chimiques sont représentées dans le tableau 5.

Tableau 5: Caractéristiques physico-chimiques du sol initial dans les différents sites multilocaux. Les valeurs représentent la moyenne de 4 répétitions \pm SE (erreur standard). Les lettres a,b...représente l'effet significatif du traitement site à une probabilité $p < 0.05$.

Sites	argile (%)	limon (%)	sable (%)	pH	CaCO ₃ (%)	N (g/kg)	C (%)	P-total (mg/kg)	P -assi (mg/kg)
S1	36.6 \pm 0.2 c	32.4 \pm 0.2 b	30.9 \pm 0.3 a	7.9 \pm 0.06 ab	20.6 \pm 0.2 b	0.81 \pm 0.06 b	3.2 \pm 0.05 a	223.2 \pm 3.5 c	21.3 \pm 0.2 b
S2	39.1 \pm 0.16 b	34.4 \pm 0.4 a	26.5 \pm 0.2 b	8.1 \pm 0.1 a	24.2 \pm 0.2 a	1.35 \pm 0.08 a	3.9 \pm 0.2 a	435 \pm 7.1 a	24.7 \pm 0.4 a
S3	40.5 \pm 0.4 a	33.2 \pm 0.3 ab	26.3 \pm 0.3 b	7.7 \pm 0.05 b	23.8 \pm 0.2 a	1.23 \pm 0.06 a	2.8 \pm 0.2 b	258.3 \pm 5 b	21.9 \pm 0.5 b
	argile (%)	limon (%)	sable (%)	pH	CaCO ₃ (%)	N (g/kg)	C (%)	P-total (mg/kg)	P- assi (mg/kg)
	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>
Sites	<0.001	<0.0093	<0.001	0.037	<0.001	0.0038	0.0017	<0.001	0.0013

D'après le tableau 5, les propriétés physico-chimiques du sol initial dans les trois sites sont significativement différentes. L'argile représente la plus grande proportion de la texture du sol dans l'ensemble des sites. Cependant, la plus grande proportion du sable est notée dans le S1, la teneur en CaCO₃ varie entre 20,6 et 24,2%; et confirme la nature calcaire du sol dans l'ensemble des sites. La teneur en azote total varie entre 0,81 et 1,35 g kg⁻¹ dont la valeur la plus élevée est constatée dans le S2, alors que la plus faible teneur en N est enregistrée dans le S1. Le S2 se caractérise par une forte teneur en carbone total (3,9%); ce qui explique sa richesse en matière organique par rapport aux sites 1 et 3. Par ailleurs, la teneur en P total montre une grande variabilité

entre les différents sites, elle varie de 223.2 (S1) à 435 mg kg⁻¹ (S2). Le P total est significativement plus élevé en S2 par rapport à S1 et S3. En revanche, le P assimilable dans le sol varie légèrement entre les trois sites; de 21,3 (S1) à 24,7(S2) mg kg⁻¹, ce dernier peut être justifié par une meilleure solubilisation du P organique dans le S1et S3 par rapport au S2 et par conséquent, une forte biodisponibilité du phosphore dans le sol.

3.2. Croissance et nodulation de la plante

Dans le but d'étudier la croissance en biomasse ainsi que celle des nodosités sous l'effet de l'association dans chaque site multilocal, la biomasse sèche est mesurée pour les différents compartiments de la plante, à savoir, les racines, la partie aérienne et les nodules. Les résultats obtenus sont illustrés dans la figure 26.

Chez le maïs, le traitement site et le traitement modalité de culture ont affecté significativement la biomasse sèche des racines et de la partie aérienne. En revanche, l'interaction entre les deux traitements ne montre aucun effet significatif.

Pour le S2, l'association maïs - haricot augmente significativement la biomasse sèche des racines et celle de la partie aérienne (31,5 et 22,2% respectivement). Tandis que la biomasse sèche racinaire augmentede 7.5 et 5% dans le S1 et le S3 respectivement. De plus, la biomasse de la partie aérienne dans ces deux derniers sites a connu une légère augmentation sous l'effet de la monoculture (Fig.26).

Chez le haricot, le traitement site et le traitement modalité de culture ont changé significativement la biomasse sèche des racines et de la partie aérienne. Alors que l'interaction entre ces deux traitements n'a pas d'effet significatif sur la biomasse des racineset de la partie aérienne dans le S2 et le S3. La biomasse des racines et de la partie aérienne ont connu une diminution significative de 66 et 75 % respectivement, sous l'effet de l'association dans le S3. En revanche, dans le S1, l'association fait augmenter significativement la biomasse racinaire de 74%, tandis que la modalité de culture n'affecte pas la biomasse de la partie aérienne (Fig. 26)

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

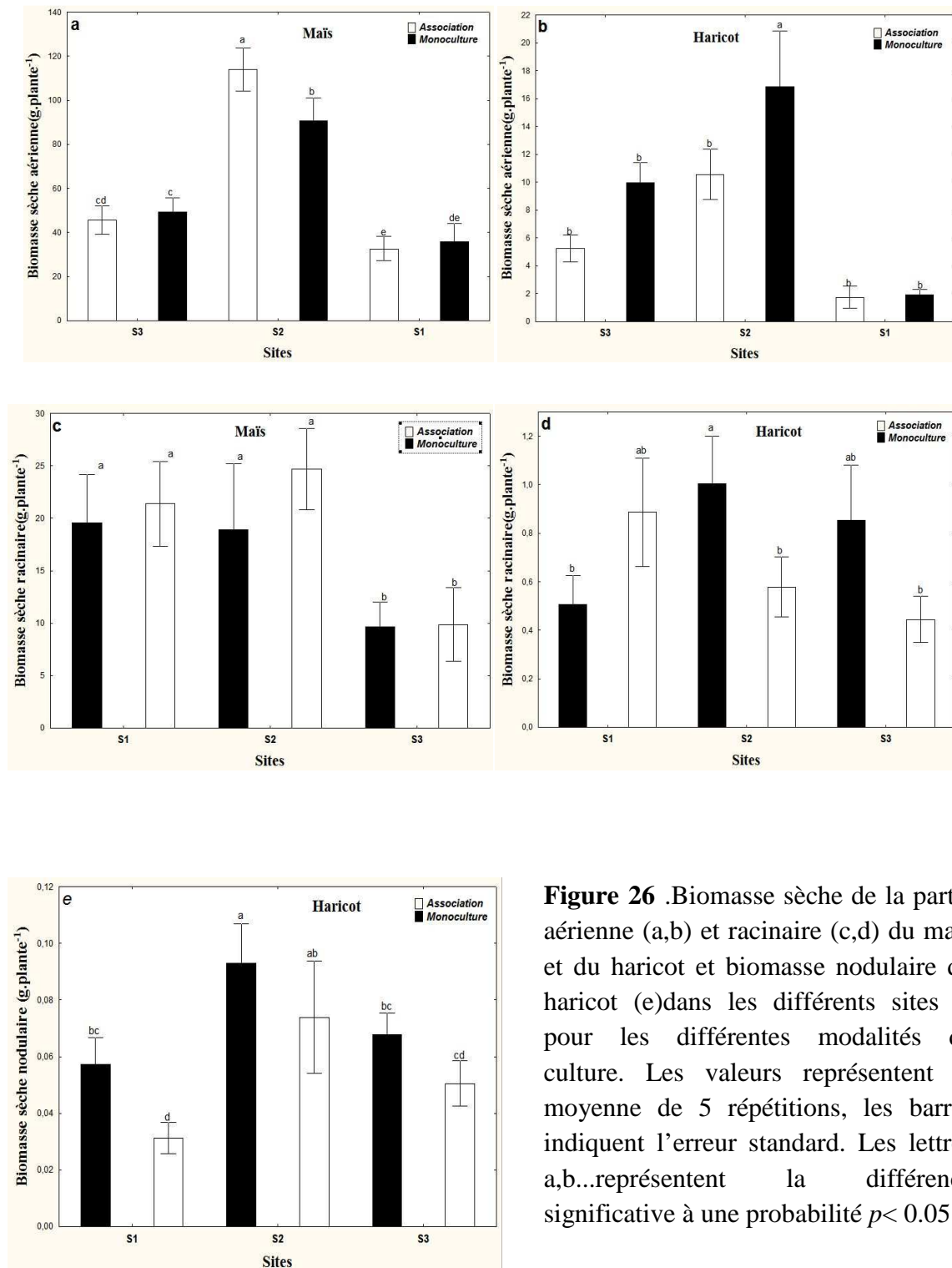


Figure 26 .Biomasse sèche de la partie aérienne (a,b) et racinaire (c,d) du maïs et du haricot et biomasse nodulaire du haricot (e) dans les différents sites et pour les différentes modalités de culture. Les valeurs représentent la moyenne de 5 répétitions, les barres indiquent l'erreur standard. Les lettres a,b...représentent la différence significative à une probabilité $p < 0.05$.

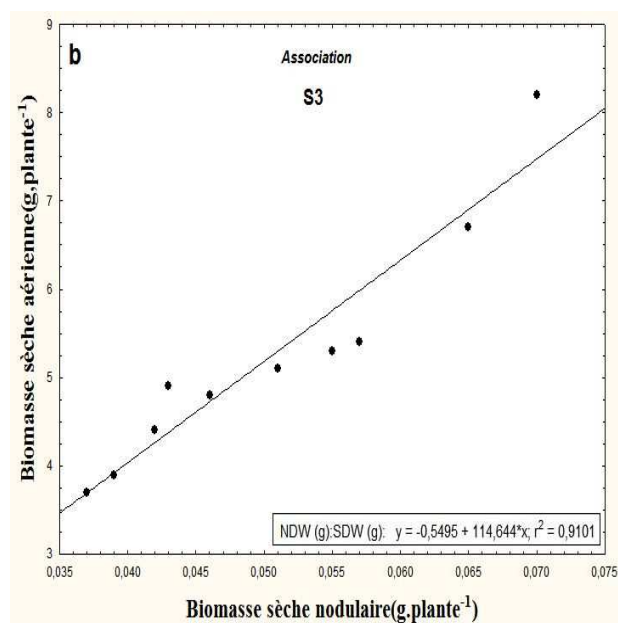
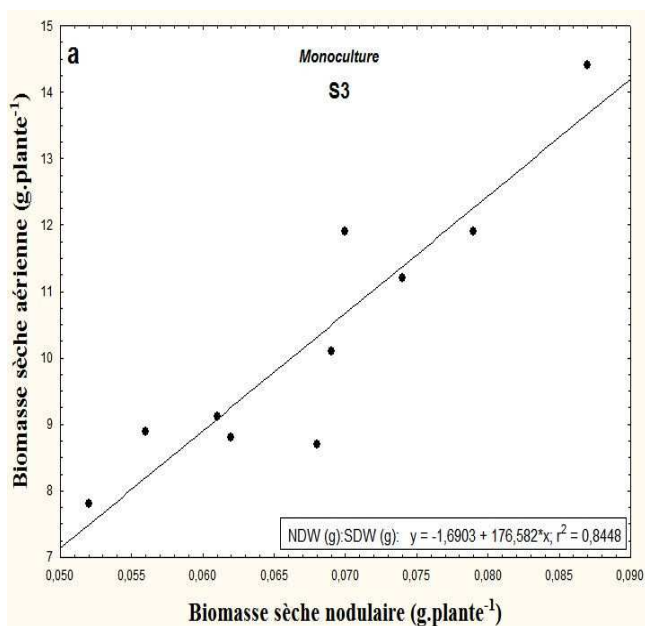
La biomasse nodulaire est significativement changée par l'effet du traitement site et celui de la modalité de culture, tandis que l'interaction entre les deux traitements n'a pas d'effet significatif sur l'augmentation de la biomasse nodulaire. Cette dernière a

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

connu une augmentation sous l'effet de l'association de 65, 23 et 34% dans le S1, S2 et le S3 respectivement.

Pour mieux comprendre l'effet de l'augmentation de la biomasse nodulaire du haricot sous l'effet de l'association, la relation entre la biomasse sèche de la partie aérienne et la biomasse nodulaire est représentée par la régression entre ces deux paramètres. Cette dernière relation a pour but d'évaluer l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) chez le haricot en monoculture et en association. La corrélation de la biomasse nodulaire avec la biomasse de la partie aérienne en culture pure et en association pour chaque site est représentée dans la figure 27.

D'après la figure 27, la forte corrélation entre la biomasse des nodules et celle de la partie aérienne est observée quand le haricot est associé avec le maïs. Cette observation est notée dans les différents sites. Par ailleurs, le S1 a enregistré le taux le plus élevé (17%) de l'augmentation du coefficient de détermination (r^2) sous l'effet de l'association. Cependant, le taux le plus faible (3%) de cette augmentation sous l'effet de l'association est constaté dans le S2.



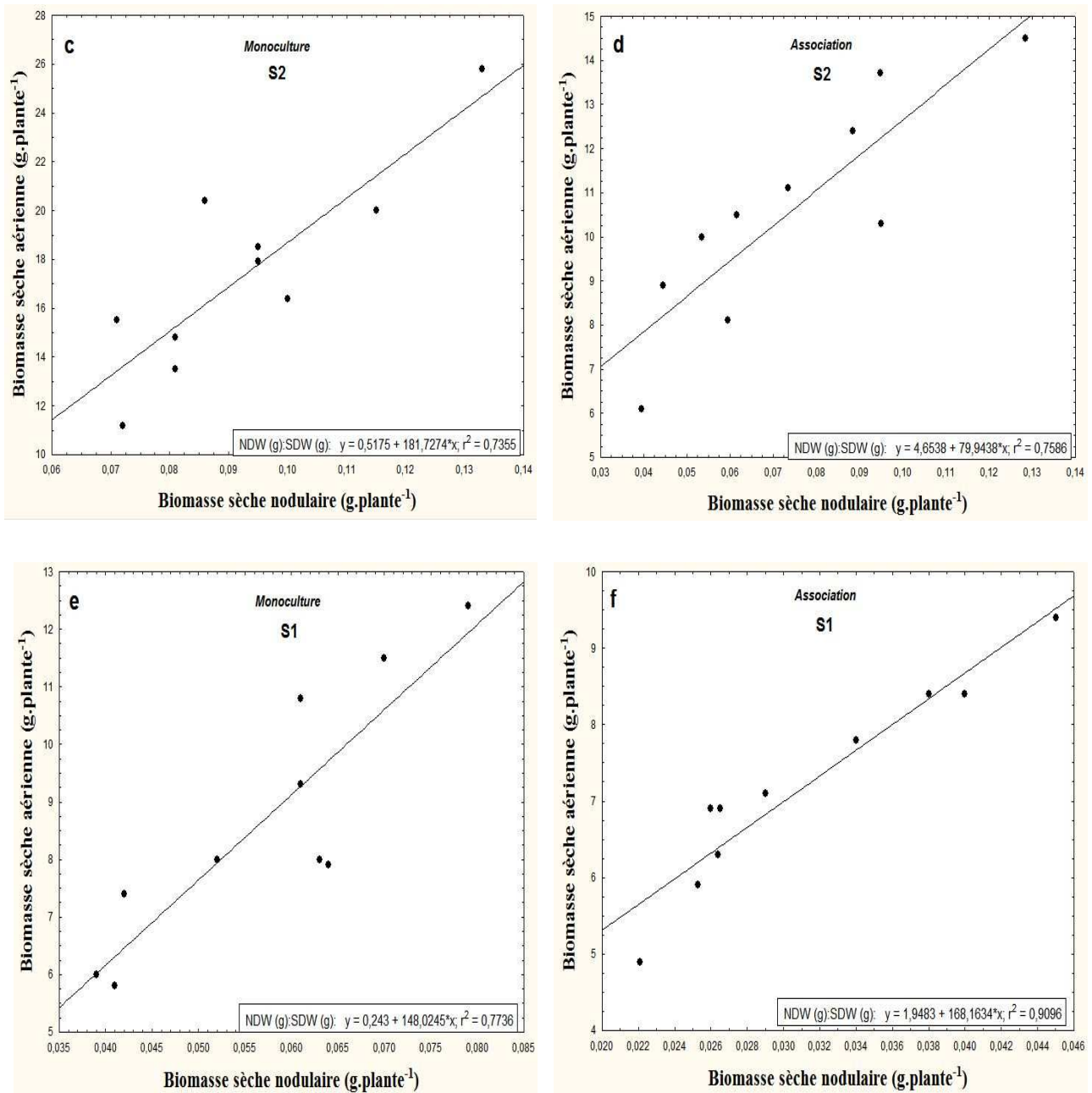


Figure 27: Corrélation de la biomasse aérienne avec la biomasse nodulaire dans les différents sites (S3 (a,b), S2 (c,d) et S1 (e,f)).

3.3. L'azote dans la plante

Pour quantifier les teneurs en azote accumulées dans les différentes parties de la plante particulièrement au stade critique de la fixation symbiotique de l'azote (stade de pleine floraison), ainsi que sa variation en fonction de chaque modalité de culture dans les différents sites, la concentration de l'azote total est mesurée dans les tissus

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

des racines, de la partie aérienne et de la graine. Les résultats obtenus sont regroupés dans le tableau 6.

Selon l'ANOVA, chez le maïs et le haricot, le traitement site et celui de l'interaction site×modalité de culture ont changé de manière très hautement significative ($p \leq 0,001$) la concentration de N dans la partie aérienne et racine au stade de pleine floraison, et dans la graine en stade récolte; à l'exception de l'effet de l'interaction site×modalité sur la concentration de N de la partie aérienne chez le maïs qui n'est pas significatif ($p > 0,05$).

Chez le haricot, la concentration de N dans la partie aérienne augmente de 6,1 et 8,2% dans le site 2 et 3 respectivement, sous l'effet de l'association, tandis qu'elle diminue de 22,1% dans le S1. En outre, la concentration de N dans la graine augmente de 24,6 et 0,85 % dans le S2 et le S3 respectivement et diminue de 8,7 % dans le S1 sous l'effet de l'association.

La teneur en N dans les racines diminue dans le S1 et le S3 sous l'effet de l'association, tandis qu'elle augmente dans le S2 sous l'effet de la même modalité de culture.

Chez le maïs, l'association a provoqué une augmentation significative de la concentration de N dans la partie aérienne pour l'ensemble des sites multilocaux. Cette augmentation est de 14,7, 18,6 et 20,8% dans le S1, S2 et S3 respectivement. Parallèlement, la concentration de N des racines dans le S1 et S3 augmente significativement sous l'effet de l'association alors qu'elle diminue de 31,5% dans le S2.

La teneur en N dans les graines du maïs en association avec le haricot augmente de 28,8 et 33% dans le S1 et S3 respectivement alors qu'elle diminue de 7,7% dans le S2.

Tableau 6: Concentration de l'azote dans la partie aérienne, les racines et les graines chez le maïs et le haricot dans les différents sites multilocaux. Les valeurs représentent la moyenne de 03 répétitions \pm SE (erreur standard). Les lettres (a,b...) représentent le test de signification de l'ANOVA à deux facteurs (site \times modalité) ($p < 0.05$).

Traitement site	Traitement modalité de culture	Haricot commun			Maïs		
		N parties aériennes (mg g ⁻¹)	N racines (mg g ⁻¹)	N graines (mg g ⁻¹)	N parties aériennes (mg g ⁻¹)	N racines (mg g ⁻¹)	N grains (mg g ⁻¹)
S1	association	45.3 \pm 0.1 b	14.2 \pm 0.3 c	54.7 \pm 0.4 d	29.6 \pm 0.2 a	4.1 \pm 0.04 c	23.7 \pm 0.2 b
S1	monoculture	58.2 \pm 0.08 a	17.5 \pm 0.2 b	59.5 \pm 1.1 b	25.8 \pm 0.3 b	3.8 \pm 0.1 c	18.4 \pm 0.6 d
S2	association	38.4 \pm 0.4 d	15.4 \pm 0.1 c	71.3 \pm 0.2 a	30 \pm 0.2 a	5.7 \pm 0.06 b	19.3 \pm 0.08 d
S2	monoculture	36.2 \pm 0.3 e	11.3 \pm 0.6 d	57.2 \pm 0.08 c	25.3 \pm 0.2 b	7.5 \pm 0.08 a	20.8 \pm 0.1 c
S3	association	40.7 \pm 0.06 c	17.1 \pm 0.1 b	58.9 \pm 0.2 bc	23.8 \pm 0.4 c	3.6 \pm 0.1 cd	27.5 \pm 0.08 a
S3	monoculture	37.6 \pm 0.1 d	21.4 \pm 0.2 a	58.4 \pm 0.2 bc	19.7 \pm 0.3 d	3.2 \pm 0.2 d	20.6 \pm 0.1 c
		Shoot N concentration	Root N concentration	Seed N concentration	Shoot N concentration	Root N concentration	Seed N concentration
		<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>	<i>P values</i>
Site		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Modalité		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Site \times modalité		<0.001	<0.001	<0.001	0.34	<0.001	<0.001

3.4. Le rendement

Le rendement en grains (RG) chez le maïs et le haricot est estimé dans chaque modalité de culture dans les trois sites. Les résultats obtenus sont représentés dans le tableau 7.

D'après l'ANOVA, le RG chez le haricot n'a pas été influencé par l'effet de la modalité de culture mais il est hautement significativement changé par le traitement site et l'interaction site \times modalité de culture. La plus grande valeur (7,5 t ha⁻¹) du RG

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

chez le haricot est observée lorsqu'il est associé avec le maïs dans le site 2. Cependant, le RG a connu une augmentation sous l'effet de la monoculture dans le S2 et le S1.

Tableau 7: Rendement en graines (t ha^{-1}) du haricot et du maïs dans les différents sites sous la monoculture et l'association.

Traitement site	Traitement modalité de culture	Haricot commun	Maïs
		Rendement en graines (t ha^{-1})	Rendement en grains (t ha^{-1})
S1	association	2.3 ± 0.3 c	1.51 ± 0.17 c
S1	monoculture	2.9 ± 0.2 bc	1.03 ± 0.11 d
S2	association	7.5 ± 0.7 a	2.43 ± 0.16 a
S2	monoculture	4.4 ± 0.1 b	2.16 ± 0.11 ab
S3	association	2.8 ± 0.6 bc	1.91 ± 0.12 abc
S3	monoculture	4.2 ± 0.3 b	1.6 ± 0.07 bc
		<i>P values</i>	<i>P values</i>
Site		<0.001	<0.001
modalité		0.27	0.003
Site×modalité		<0.001	0.67

Le RG chez le maïs est hautement significativement affecté par l'effet de la modalité de culture et le traitement site, tandis que l'interaction entre les deux traitements n'a pas un effet significatif sur l'augmentation du rendement. L'association provoque une augmentation de plus de 12,5% du RG chez le maïs dans les différents sites multilocaux dont le taux le plus élevé est constaté dans le S1 avec 46,6%.

4. Discussion

4.1. Augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EUSR)

Chez le haricot en association avec le maïs, l'EUSR augmente dans l'ensemble des sites multilocaux. Cette augmentation est plus importante dans le S1 à cause de sa faible concentration en azote total du sol initial (Tableau 7). Il a été démontré que la forte teneur en azote minéral du sol provoque une diminution de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique chez les légumineuses (Gentili et Huss-Danell, 2002, 2003; Ounane, 2004 ; Gentili *et al.*, 2006; Alkama *et al.*, 2009).

L'augmentation de l'EUSR sous l'effet de l'association peut être expliquée par l'effet de la compétition interspécifique du maïs en association avec le haricot, concernant l'utilisation des ressources en azote. Des études en plein champ ont rapporté des résultats similaires aux nôtres concernant l'augmentation de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique chez la féverole associée avec le blé dur (Li *et al.*, 2009; Naudin *et al.*, 2010).

L'augmentation de la concentration de N observée dans la rhizosphère du haricot sous l'effet de l'association confirme les résultats précédents de l'augmentation de l'EUSR. Dans ce contexte, la figure 28 illustre la variation de la concentration de N mesurée dans la rhizosphère du maïs et du haricot en monoculture et en association. Chez le maïs en association, seul le S1 présente une forte accumulation de N au niveau de la rhizosphère. En revanche, malgré l'augmentation de l'EUSR dans le S2 et S3 sous l'effet de l'association, la teneur en N dans la rhizosphère du maïs reste plus importante en monoculture.

Par ailleurs, chez le haricot, le traitement modalité de culture ($p < 0.001$) et celui de l'interaction modalité \times site ($p < 0.05$) ont un effet significatif sur l'augmentation de la concentration de N dans la rhizosphère du haricot en association. Une augmentation de 38,5, 25,1 et 21,7% (par rapport à la concentration de N dans les parcelles en jachère) dans les sites 1, 2 et 3 respectivement est observée quand le haricot est en

Chapitre 4: Avantage de l'association haricot-maïs sur l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et sur l'efficacité du prélèvement de l'azote du sol

monoculture. Cependant, la forte augmentation de N rhizosphérique (88,2, 45,2 et 56,5% dans le S1, S2, S3, respectivement) est notamment observée lorsque le haricot est cultivé en association avec le maïs (Fig. 28). L'azote fixé par les légumineuses est considéré comme étant une source importante pour les céréales en association (Shen et Chu, 2004).

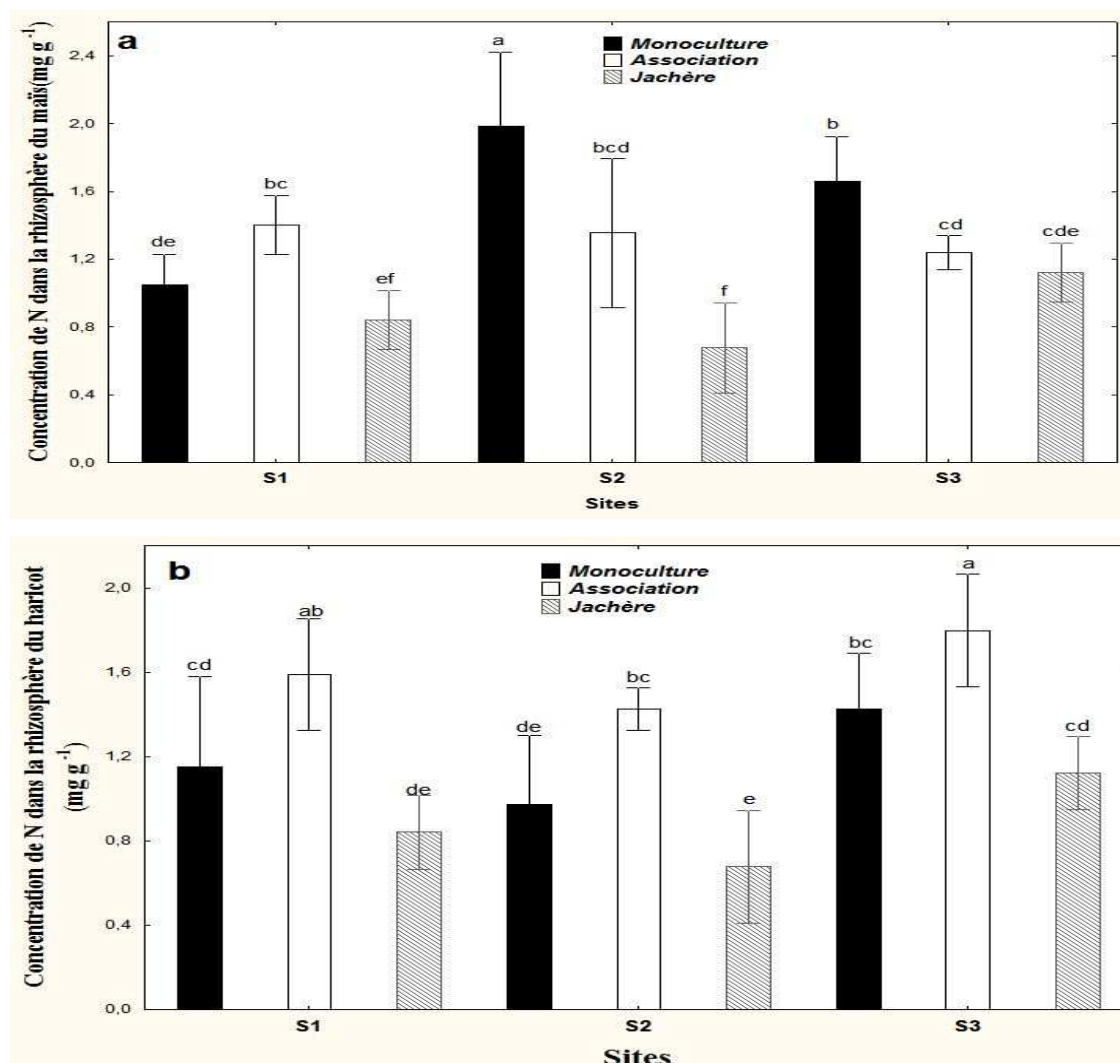


Figure 28: Variation de la concentration de N dans la rhizosphère du maïs (a) et du haricot (b) dans les différents sites et pour les différentes modalités de cultures. Les valeurs représentent la moyenne de 3 répétitions. Les barres indiquent l'erreur standard. Les lettres a,b...représentent la différence significative à une probabilité $p < 0.05$.

L'augmentation de l'EUSR sous l'effet de l'association *via* la fixation symbiotique de l'azote est accompagnée par une augmentation de la teneur en N dans la rhizosphère du haricot. De ce fait, il est suggéré que le maïs en association peut utiliser les ressources en N issues de la fixation symbiotique pour l'accumulation de la biomasse sèche. Cet effet de l'association est confirmé par Dahmardeh *et al.* (2010) qui ont montré une augmentation de la teneur en N dans la rhizosphère du niébé cultivé en association avec le maïs.

4.2. Avantage de l'association maïs-haricot sur le rendement en grains

L'augmentation du rendement des céréales sous l'effet de l'association avec les légumineuses est rapportée dans la littérature chez le maïs (Dahmardeh *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2005) et chez le blé dur (Zhang *et al.*, 2003) quand ces deux espèces sont cultivées en association avec la féverole et le soja respectivement.

D'après les résultats du tableau 7, le mode de culture n'affecte pas significativement le RG chez le haricot, mais il est significativement influencé par l'effet de l'interaction modalité de culture \times sites.

Le RG chez le haricot augmente significativement sous l'effet de l'association dans le S2. En revanche, dans le S1 et le S3, l'association provoque une diminution du RG chez le haricot (Tableau 7), et qui confirme la forte compétition interspécifique sur les ressources en N dans cette association.

Par ailleurs, le RG du maïs augmente significativement sous l'effet de l'association dans l'ensemble des sites multilocaux. Cette augmentation peut être expliquée par la forte fixation symbiotique de N chez le haricot en association permettant ainsi une meilleure accumulation de N dans la rhizosphère du maïs associé.

Haymes et Lee (1999), rapportent une augmentation de 40% du rendement en grains chez le blé associé avec le haricot. L'avantage de ce système de culture est confirmé avec l'association blé-maïs, haricot-maïs (Li *et al.*, 2005) et niébé-maïs (Takim (2012).

5. Conclusion

L'objectif de cet essai était d'évaluer la fixation symbiotique de l'azote dans le système d'association maïs-haricot afin de tester l'effet de l'association sur le rendement en graines et sur l'accumulation de N dans les différents organes du maïs et ceux du haricot.

Les résultats obtenus montrent une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le haricot en association avec le maïs. Cette augmentation est accompagnée par une forte biodisponibilité de N dans la rhizosphère chez le haricot en association, ce qui permet une meilleure accumulation de N dans la biomasse de la partie aérienne et dans la graine chez le maïs cultivé en association avec le haricot, plus particulièrement dans les sites où la teneur en N du sol initial est faible. A cet effet, le haricot a présenté un effet positif sous l'effet de la compétition interspécifique, et qui est traduit par le partage de l'azote issu de la fixation symbiotique avec le maïs en association.

Ce travail confirme l'avantage du système maïs-haricot par rapport à la monoculture et constitue donc une approche pratique pouvant contribuer au développement d'une agriculture durable dans l'agro-écosystème de Sétif.

1. Introduction

A l'instar des échanges sol-plante-atmosphère, les couches superficielles du globe terrestre contiennent la plus grande réserve de carbone organique (Corg) et d'azote (N) potentiellement disponible pour la croissance des plantes, (Ladd *et al.*, 1992).

La matière organique du sol (MOS) joue un rôle primordial dans le maintien de la fertilité par ses effets sur les propriétés physiques, chimiques, biologiques et plus particulièrement sur la séquestration du C dans le sol (Ladd *et al.*, 1992). De même, la biomasse microbienne (BM) constitue une matrice de transformation pour la matière organique (MO) dans le sol et agit comme un réservoir labile de nutriments disponibles pour les végétaux notamment en matière des ressources en carbone (C) et en N (Srivastava et Singh, 1989).

L'importance des pools de MOS dépend des apports de la MO des cultures (résidus de récolte, turnover des racines et des mycorhizes ou des nodules et exsudats racinaires) et des pertes de C. Ces pertes sont causées soit par la respiration hétérotrophe pendant la décomposition de la MOS soit par la respiration autotrophe due à la respiration des bactéries symbiotiques (e.g. Ibrahim *et al.*, 2013).

D'autres études se focalisent sur la production végétale, le cycle de N y compris la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique (N₂) au cours des cycles culturels plus courts (e.g. Robertson *et al.*, 2002; Corre-Hellou *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2011). De plus, certaines études portent sur la définition des liens entre la respiration du sol et la production végétale en fonction de la variabilité pédo-climatique (Yuste *et al.*, 2004; Dornbush et Raich, 2006). Cependant les données de la littérature manquent de précision sur la simulation de la dynamique journalière de C et N transférés entre la plante, le sol et l'atmosphère.

Des pratiques culturales répandues couramment comme la fertilisation, les traitements avec les pesticides et la monoculture, provoquent la dégradation de la fertilité du milieu en réduisant la diversité biologique, et en augmentant la teneur de CO₂ séquestré dans l'atmosphère (Horrigan *et al.*, 2002). La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique est une source importante pour les céréales en association avec les légumineuses qui se traduit

par l'accumulation de la biomasse et l'augmentation du rendement (Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013, 2014). Cet effet positif est confirmé pour les associations niébé-maïs (Latati *et al.*, 2014), pois chiche-blé-dur (Betencourt *et al.*, 2013) et haricot-maïs (Dahmardeh *et al.*, 2010, Latati *et al.*, 2013). Cependant, l'augmentation du rendement sous l'effet de l'association n'est pas due uniquement à l'augmentation des ressources en N pour la céréale en association *via* la fixation symbiotique de N₂, mais aussi à d'autres mécanismes qui restent inconnus (Betencourt *et al.*, 2012).

Pour mieux comprendre la dynamique de N et duC dans les sols méditerranéens, les modèles mécanistes peuvent répondre à plusieurs questions pertinentes. Ils permettent par exemple de distinguer les compartiments d'origine végétale généralement situés dans des fractions grossières du sol, ou d'origine microbienne plutôt situés dans les fractions plus fines (Pansu *et al.*, 2009).

Dans les sols algériens, une première quantification de N, faisant suite à celle de C dans un système de production céréalière au niveau de l'agroécosystème de Sétif, a permis de mettre en évidence une fragilité des réserves, et la nécessité de managements préservatifs des terres et des pratiques agricoles (Latati *et al.*, 2013). Des nombreuses études de modélisation des variations de stocks de C et N sous plusieurs systèmes de production. (Pansu *et al.*, 2004, 2008, 2009, 2010) sont disponibles et permettent de mieux appréhender et adapter les modèles sur plusieurs conditions environnementales

Après avoir confirmé l'avantage de l'association maïs-haricot par rapport à celui de la monoculture sur l'efficacité d'utilisation des ressources en N et P (Latati *et al.*, 2013, 2014), l'objectif de ce présent travail était d'étudier à court terme les cycles de C et N par la validation du modèle MOMOS (Micro-Organismes et Matière Organique du Sol) sur la base de données CN collectées dans l'agro-écosystème céréalière de Sétif. La finalité est de comprendre certains mécanismes physiologiques qui peuvent expliquer l'effet positif de l'association notamment en matière d'accumulation de la biomasse, d'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne et le rendement. Cette partie de thèse comporte un défi majeur qui en consiste à coupler les équations de décomposition de la MOS avec celles de l'eau et de la production végétale afin de prédire la dynamique globale de C et N à l'échelle du système d'association maïs-haricot dans un sol calcaire déficient en P.

2. Matériel et méthodes

2.1.Site expérimental

L'essai a été réalisé dans la région de Sétif dans la commune d'El Kharba; il s'agit du site 1 présenté dans le Chapitre 2. Le site expérimental (35°58,11'N and 5°14,90'E) est situé dans le nord de la région de Sétif. Le choix de ce dernier site est justifié par les résultats de Latati *et al.* (2013) qui ont rapporté une forte efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne et la présence de sols calcaires déficients en phosphore.

Le climat méditerranéen de Sétif est caractérisé par un hiver rigoureux et un été chaud et sec. La température moyenne durant les quatre mois du cycle de culture varie entre 20.7°C et 28.1°C. La température maximale enregistrée durant le mois d'août est de 37.1°C, tandis que la température minimale est de 13.7°C durant le mois de septembre. Le maximum de pluie est enregistré au mois de septembre avec 28.2 mm. Les données climatiques sont collectées à partir de la station météorologique de Sétif.

L'ensemble des caractéristiques physico-chimiques du sol ainsi que le dispositif expérimental adopté dans le site expérimental sont expliqués dans le Chapitre 2.

2.2.Echantillonnage et collecte des données

Les données sont collectées aux stades avant floraison (20 JAS), début floraison (50 JAS), pleine floraison (75 à 80 JAS) et à la maturité (112 JAS). Une caractérisation physico-chimique du sol initial est réalisée avant le semis. Les prélèvements sont effectués de façon aléatoire suivant un trait en zigzag, tout le plant est arraché, et pour chaque modalité de culture le sol rhizosphérique des plants prélevés est regroupé.

Pour la modalité « jachère », 4 à 5 échantillons de sol sur une couche de profondeur de 30 cm sont prélevés de façon aléatoire en suivant les mêmes techniques d'échantillonnage utilisées pour les autres modalités. Les techniques de préparation des échantillons du sol et du végétal sont expliquées dans le Chapitre 2.

2.3.Mesures réalisées

2.3.1. Dosage du carbone

➤ Sur le sol

La teneur en C organique est déterminée par la méthode Anne. Son principe est basé sur l'oxydation par voie humide de la MO par un mélange de $K_2Cr_2O_7$ (8%) et de H_2SO_4 concentré en présence de NaF et de diphénylamine comme catalyseurs. Ensuite, l'excès des ions bichromate est titré par une solution de sels ferreux à 8% (sels de Mohr).

➤ Sur le végétal

La teneur en carbone est obtenue à partir de la MO, cette dernière est exprimée en % de la MS. Elle est obtenue par la différence entre la matière sèche et la matière minérale: (AFNOR, 1985).

$$\text{MO (\%MS)} = \text{MS (\%)} - \text{MM (\%)}.$$

Où :

MO: Matière organique;

MS: Matière sèche;

MM: Matière Minérale.

2.3.2. Détermination de la fraction stable (PS) et la fraction labile (PL) par l'analyse NIRS

Afin de déterminer les différentes fractions labiles et stables (humus labile et humus stable) de la MO dans la partie racinaire et aérienne du maïs et du haricot : une spectroscopie en proche infrarouge (NIRS) est réalisée au laboratoire de l'INRA Sup-Agro de Montpellier à l'aide d'un spectromètre de réflexion NIRS System 6500.

L'analyse NIRS est une méthode non destructive d'analyse physique, basée sur l'absorption sélective des radiations électromagnétiques de certaines longueurs d'onde situées dans le

domaine du proche infrarouge (1100 - 2500 nm) par les composants de la MO qui se relient par des atomes de carbone, hydrogène, oxygène et azote. L'absorbance d'un rayonnement infrarouge par un matériau donné est caractérisée par la superposition des liaisons atomiques qui détermine elle-même la constitution chimique du matériau étudié (Barthès *et al.*, 2008).

En pratique, des échantillons broyés pour du végétal (Poudre végétale) sont passés au spectrophotomètre (NIR System 6500) où ils sont illuminés par des radiations monochromatiques dont la longueur d'onde varie de 400 à 2500 nm. La quantité de radiations lumineuses réfléchies par la surface de l'échantillon est mesurée et l'ensemble de ces mesures permet d'obtenir un spectre d'absorbance avec un pas de 2 nm.



Figure 29: Photos de l'appareillage lors de la réalisation de l'analyse NIRS

2.3.3. Détermination de la biomasse microbienne du sol (C et N de la biomasse microbienne)

➤ Fumigation-extraction

La fumigation-extraction est parmi les techniques fiables de mesures de la taille globale de la biomasse microbienne du sol. Cette méthode fut mise au point par (Vance *et al.*, 1987) et adaptée par Wu *et al.*(1990). Elle consiste à traiter le sol par la vapeur de chloroforme qui lyse les cellules des microorganismes. Les composés provenant des cellules sont extractibles par une solution de K_2SO_4 à 0.05M pour le C et 0.5M pour le N, et la solution $NaHCO_3$ à 0.5M. Chaque 10 mg du sol sont mises dans une boîte de Pétri en verre. Les échantillons à fumer sont ensuite placés dans un dessiccateur. Un bécher contenant 50 ml de chloroforme

(CHCl₃) et de la pierre ponce est placé au milieu du dessiccateur. Le dessiccateur est ensuite vidé de l'air en utilisant une pompe à vide jusqu'à l'ébullition du CHCl₃ pendant 2 minutes.

Ensuite le dessiccateur est placé à l'ombre à 20-25°C pendant 24 h. Après cette opération, la biomasse microbienne est extraite des échantillons fumigés, tandis que l'extraction des échantillons non-fumigés est faite immédiatement après la pesée des échantillons du sol. L'extraction des échantillons fumigés et non-fumigés consiste à :

- ✚ Ajouter 30 ml de K₂SO₄ (0.05 M) à chaque échantillon de sol dans des tubes de 50 ml;
- ✚ Agiter pendant 1 heure;
- ✚ Appliquer une centrifugation des échantillons agités à 4000 TPM (tours par minute) à 10°C pendant 10 min, et filtrer la solution en utilisant des seringues et des filtres à 0.2 µm.



Figure 30: Photos des échantillons extraits

➤ **Lecture TOC**

La détermination de la teneur en N dans la biomasse microbienne est réalisée avec l'appareil TOC au laboratoire de l'INRA Sup Agro de Montpellier (France). Cet appareil est connecté à un ordinateur et programmé avec un logiciel qui donne les résultats du TOC (carbone organique total) et du TN (azote total).

Le stock microbien est calculé à partir de la différence entre les échantillons de sol fumigés et non fumigés :

$$\mathbf{NBM} = [\mathbf{NT} \text{ (fumigé)} - \mathbf{TN} \text{ (non fumigé)}] / \mathbf{kn}$$

L'azote total (NT) est déterminé par la méthode de KJELDAHL, avec un facteur de correction $K_n=0.54$

$$CBM=[C_{Org}(fum)-C_{Org}(non\ fum)]/k_c$$

Le carbone organique (COrg) dans la solution est mesuré par la méthode SHUMADZU, avec un facteur de correction $K_c= 0.45$ (Joergensen, 1996)



Figure 31: Photos de l'appareil TOC

2.4. Autres analyses

Les protocoles de dosage de l'azote dans le sol et le végétal ainsi que les mesures de la respiration du sol (C-CO₂) sont expliqués dans les chapitres précédents (Voir les chapitres 3 et 4)

2.5. Modélisation proposée

2.5.1. Modèle MOMOS

Le modèle MOMOS (Micro-Organismes et Matière Organique du Sol) est un modèle mécaniste de décomposition de la MO définissant l'écologie fonctionnelle de la biomasse microbienne. Il a été conçu de manière à limiter les paramètres du système étudié à des taux de transferts entre les compartiments qui ont pu être ajustés grâce à des expériences

d'incubation avec traçage isotopique (Pansu *et al.*, 2006,2010). Aucune application sur des systèmes complexes ouverts avec des flux réguliers n'a encore été publiée à part celle d'Ibrahim *et al.* (2013).

Le modèle proposé MOMOS est couplé avec les modèles d'eau du sol SAHEL et le modèle de production végétale des jachères FARPROM (Pansu *et al.*, 2009) ; VL et VS représentent respectivement la nécromasse végétale (NC) labile et stable ; HL et HS représentent l'humus labile et stable ; BM représente la biomasse microbienne ; qCO_2 est le quotient métabolique de BM ; k_{resp} est le taux de respiration de BM; k_{VL} , k_{VS} , k_{HL} , k_{HS} sont les taux d'ingestion respectifs par BM de VL, VS, HL et HS ; k_{HLS} est le taux de stabilisation de HL en HS. Le partage de NC en VL et VS est régulé par le modèle TAO (Transformation des Apports Organiques)(Thuriès *et al.*, 2002). La structure diagramatique du modèle MOMOS est représentée dans le Chapitre 1 (figure 7).

2.5.2. Formulation mathématique de MOMOS

Tous les paramètres du modèle MOMOS sont connectés à l'humidité du sol (θ) et la température (T) dont il est probablement l'un des modèles les plus sensibles aux changements climatiques, l'équation générale de MOMOS est:

$$\dot{\mathbf{x}} = f(T) f(\theta) \mathbf{A} \mathbf{x} + \mathbf{B} \quad \dots\dots\dots 1$$

\mathbf{x} est le vecteur de la variable qui représente la concentration de C et N dans les cinq compartiments du modèle (Biomasse aérienne et racinaire, biomasse microbienne, nécromasse, humus stable et l'humus labile), \mathbf{A} est la matrice des paramètres de modèle. \mathbf{B} est le vecteur qui représente les entrées du C et N d'origine des plantes en culture. $f(T)$ est la fonction de la température et qui est donnée par l'équation 2 (Pansu *et al.*, 2008) .

$$f(\theta) = \text{MIN}\left(\frac{\theta}{WHC}, 1\right) \quad \dots\dots\dots 2$$

T est la température du sol à une couche de profondeur de 0-30 cm et qui est simulée à partir de la température de l'aire, **T_{opt}** est la température de décomposition optimale de la MO fixée à 28°C, (Thuriès *et al.*, 2001), **Q₁₀** est la fonction $f(T)$ pour une augmentation de T de 10°C, il est fixé à 2.2 lors de la validation du modèle MOMOS par Pansu *et al.* (2010), $f(\theta)$ est la fonction de l'évolution de l'humidité journalière du sol, elle est définie par l'équation 3 (Pansu *et al.*, 2010).

$$f(\theta) = \text{MIN}\left(\frac{\theta}{\text{WHC}}, 1\right) \dots\dots\dots 3$$

L'humidité du sol est simulée à partir du modèle SAHEL (Penning de Vries *et al.*, 1989), en utilisant des données météorologiques recueillies à la station de l'ONM de la région de Sétif. Les données incluses sont la température de l'air, les précipitations, le rayonnement solaire, la vitesse du vent et l'humidité de l'air. Mais, afin de valider le modèle SAHEL sur le climat de la zone d'étude, certains paramètres physiques du sol, à savoir : le point de flétrissement (PF) à la capacité au champ (PF 2.5) et au point de flétrissement temporaire (PF 4.5). L'humidité du sol est également mesurée au cours des différentes périodes d'échantillonnage. Les mesures du PF et de l'humidité volumétrique du sol sont effectuées au niveau de la couche superficiel du sol (0 à 15 cm) et au niveau de la zone d'enracinement et qui est plus profonde (15 à 30 cm)(Pansu *et al.*, 2009).

La matrice **A** du vecteur **x** (Eq. 1) est représentée ci-dessous :

$$\begin{bmatrix} -k_{VL} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -k_{VS} & 0 & 0 & 0 \\ k_{VL} & k_{VS} & -(q_{CO_2} + k_{MB}) & k_{HL} & k_{HS} \\ 0 & 0 & k_{MB} & -(k_{HL} + k_{HS}) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & k_{HLS} & -k_{HS} \end{bmatrix}$$

Avec **x** :

$$\mathbf{x} = \begin{bmatrix} x_{VL} \\ x_{VS} \\ x_{MB} \\ x_{HL} \\ x_{HS} \end{bmatrix}$$

La teneur enCde chaque compartiment du modèle (\dot{c}) à chaque jour du cycle cultural est donnée par la formule suivante :

$$\dot{c} = \sum_{i=1}^5 \dot{x}_i = -q_{CO_2} x_{MB} \dots \dots \dots 5$$

Où le q_{CO_2} représente le quotient métabolique de la biomasse microbienne et qui est donné par l'équation 6 :

$$q_{CO_2} = k_{resp} \frac{x_{MB}}{C_{MB}^0} \dots \dots \dots 6$$

Le C_{MB}^0 est une estimation initiale de la biomasse microbienne. Cependant, le k_{resp} est le coefficient de respiration ajusté sur une fraction du sol, avec une texture de 0-20 μm (F_{0-20}). Ce dernier paramètre est ajusté par Pansu *et al.* (2010) lors de la validation du modèle MOMOS sur six sites expérimentaux dans l'agro-écosystème des Andes.

Les précédentes études sur la validation du modèle MOMOS (Pansu *et al.*, 2008, 2010) avec l'utilisation des marqueurs isotopiques (^{14}C et ^{15}N) ont permis seulement la quantification de la matrice A représentée dans l'Eq. 1. Cependant, la valeur du vecteur B et qui représente l'évolution des entrées en C et N d'origine de la dégradation de la nécromasse est totalement ignorée ($B=0$) au cours des dernières applications du modèle MOMOS. Par ailleurs, dans la présente étude, l'évolution journalière des différentes entrées de la MO (CN nécromasse) est estimée durant le cycle végétatif, au niveau des quatre compartiments des deux espèces en association (CN dans la racine et la partie aérienne du maïs et du haricot) ainsi que la biomasse nodulaire (CN nodules). A cet effet, l'Eq. 1 est devenue :

$$\dot{\mathbf{x}} = f(T)f(\theta) \mathbf{A} \mathbf{x} + \sum_{j=1}^5 \mathbf{B}j \dots \dots \dots 7$$

L'estimation du vecteur $\mathbf{B}j$ nécessite:

- L'estimation quantitative de chaque entrée en nécromasse pour chaque organe chez les deux espèces (céréale et légumineuse);

- L'estimation quantitative de chaque entrée en nécromasse de la fraction labile et stable de l'humus lors de la décomposition de la MO.

Tableau 8: Paramètres du modèle MOMOS et leurs liaisons proposées à la calibration avec le climat, la qualité des apports et la texture des sols.

Paramètre MOMOS jour-1	Définition du paramètre	Valeurs et relations proposées	Définition des relations
kVL	Taux d'assimilation de VL par BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,65-0,0019/NC, 0,1)$	Climat ($f(T)f(q)$) et rapport C:N de la nécromasse (ηNC)
kVS	Taux d'assimilation de VS par BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,0037-0,000026/NC, 0,00005)$	Climat et rapport C:N de la nécromasse
kMB	Taux de mortalité de BM	$f(T)f(\theta) \text{ MIN}(0,42 -0,0012/NC, 0,8)$	Climat et rapport C:N de la nécromasse
kHL	Taux d'assimilation de HL par BM	$0,05 f(T)f(\theta)$	Climat
kHS	Taux d'assimilation de HS par BM	$0,00005 f(T)f(\theta)$	Climat
Kresp	Taux de respiration de BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,127-0,0021F, 0,01)$	Climat et fraction 0-20 μm du sol (F)
kHLS	Taux de maturation de l'humus	$0,0003 f(T)f(\theta)$	Climat

2.6. Traitement des données et outils de calcul

Toutes les concentrations du C et N et celles de la BM dans le sol (C-total mg g^{-1} et C-BM $\mu\text{g ml}^{-1}$) sont converties en stock de C et N dans la couche de 0 à 30 cm par l'application de l'équation suivante :

$$\text{C ou N total en g C m}^{-2} = 300 \times bd \times (\text{CN})(1-Wp)(1-Cf)$$

$$MB-C \text{ en g C-BM m}^{-2} = 9 \times bd \times MB-CN \times (1-Wp)(1-Cf)/ms$$

D'où : **bd** : Densité du sol ; **wp** : Humidité du sol ; **cf** : Proportion de la fraction grossière du sol ; **CN** : Concentration de C et N totaux (mg g^{-1}) ; **ms** : Poids de l'échantillon de sol utilisé dans la solution d'extraction (10 g).

La simulation de l'humidité journalière du sol est réalisée par le modèle SAHEL. Le modèle SAHEL de gestion de l'eau du sol, est basé sur deux versions de calcul de l'évapotranspiration potentielle selon les données climatiques disponibles collectées au niveau de la station météorologique de Sétif. Dans ce contexte, deux versions du modèle SAHEL sont utilisées : Une version simplifiée utilisant les données des températures maximales et minimales journalières. Ainsi, une autre version plus élaborée prenant en plus en compte la vitesse du vent et la pression de vapeur d'eau (Pansu *et al.*, 2007).

En outre, la simulation de l'humidité journalière du sol est réalisée par le modèle SAHEL (Panning de Vries *et al.*, 1989). Par ailleurs, la prédiction journalière de l'évolution du cycle de C et N durant le cycle végétatif sur le modèle MOMOS couplé avec celui de TAO est établie sur la plate forme de modélisation VENSIM 5.9 (<http://www.vensim.com/>) sous la licence 8082006 CIRAD.

Durant la phase d'optimisation, nous avons utilisé les mêmes valeurs du poids de PAY-OFF (poids de contribution de chaque compartiment de modèle) que celles utilisées dans le système d'association blé dur-féverole par Ibrahim *et al.* (2013). Une exception est faite pour le C de la partie aérienne du maïs dont les valeurs sont relativement grandes par rapport à celles du blé dur. A cet effet, nous avons ajusté le PAY-OFF à des valeurs plus faibles afin d'optimiser les paramètres initiaux du modèle. Par ailleurs, les comparaisons de justesse entre les données simulées et celles mesurées sont établies par des tests F sur les sommes des carrés des résidus entre valeurs mesurées et prédites.

3. Résultats

3.1. Evolution de l'humidité journalière du sol

La figure 32, montre un bon ajustement des valeurs simulées de l'humidité volumétrique du sol avec celles mesurées dans les deux couches du sol (supérieure et inférieure) durant l'ensemble des stades phénologiques du cycle végétatif. De petites différences entre les données mesurées et celles prédites peuvent exister à cause de la différence entre les couches de sol prises en compte lors de l'échantillonnage.

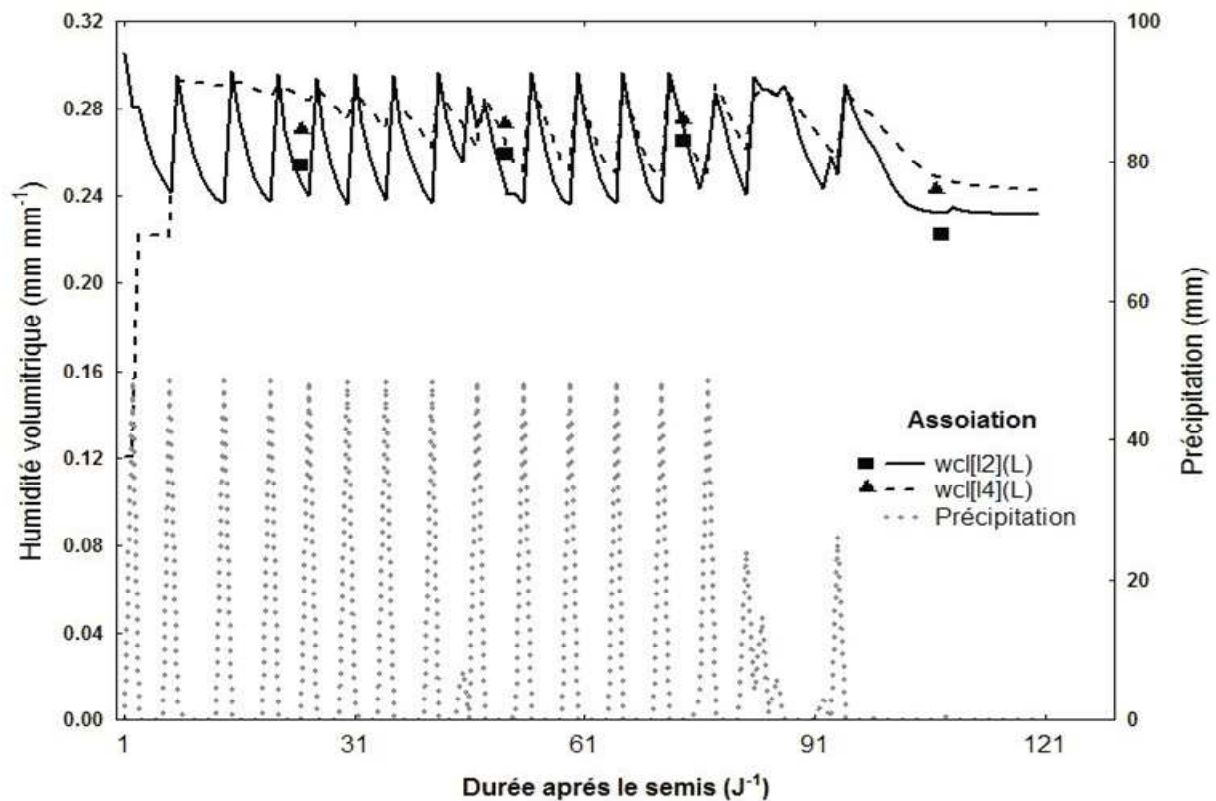


Figure 32: Humidité journalière modélisée et mesurée dans la couche superficielle du sol (w_{cl_2} : 0-15 cm) et celle plus profonde (w_{cl_4} :15-30) durant le cycle de culture de l'association maïs-haricot.

Les données de l'humidité journalière du sol mesurées sur une couche de 0 à 5 cm dans notre expérimentation sont relativement proches des données prédites par le modèle SAHEL sur une couche de profondeur de 0 à 15 cm. Parallèlement, nous avons observé les mêmes

résultats de simulation sur la couche plus profonde (15 à 30 cm) et qui sont bien ajustés avec les données d'humidité collectées sur la couche de 25 à 30 cm. Toutes les simulations de C et N dans les différents compartiments du sol sont effectuées sur une profondeur de 0 à 30 cm par l'utilisation des valeurs moyennes simulées de l'humidité volumétrique sur les deux couches de profondeur 0-15 cm et 15-30 cm.

3.2. Production de la biomasse et transfert de C et N dans les différents organes de la plante

La figure 33 montre un ajustement significatif (Risque inférieur de 5%) d'après le test F entre les valeurs simulées de C et N transférées dans les différentes parties de la plante (racines, partie aérienne et nodules) et celles mesurées chez le maïs et le haricot en association. Cependant, le meilleur ajustement entre les données prédites et celles mesurées est observé pour le CN transfert dans la biomasse aérienne et nodulaire plus particulièrement chez le haricot en association (Fig. 33 a, c et e), tandis que certaines valeurs simulées sont relativement écartées par rapport aux données mesurées dans le cas des racines (Fig. 33b, d).

Le transfert de C et N dans la partie aérienne et racinaire augmente depuis le semis jusqu'à la fin du cycle cultural (récolte). Le taux le plus élevé est constaté durant la période qui s'étale du début de la floraison (51 jours après le semis) jusqu'à fin floraison (71 jours après le semis). Par ailleurs, le CN transfert dans les nodules atteint son optimum ($N-BN=0.88 \text{ g m}^{-2}$ et $C-BN=0.06 \text{ g m}^{-2}$) durant le stade floraison (Fig. 33 e) puis diminue régulièrement jusqu'à la fin du cycle cultural (120 jours).

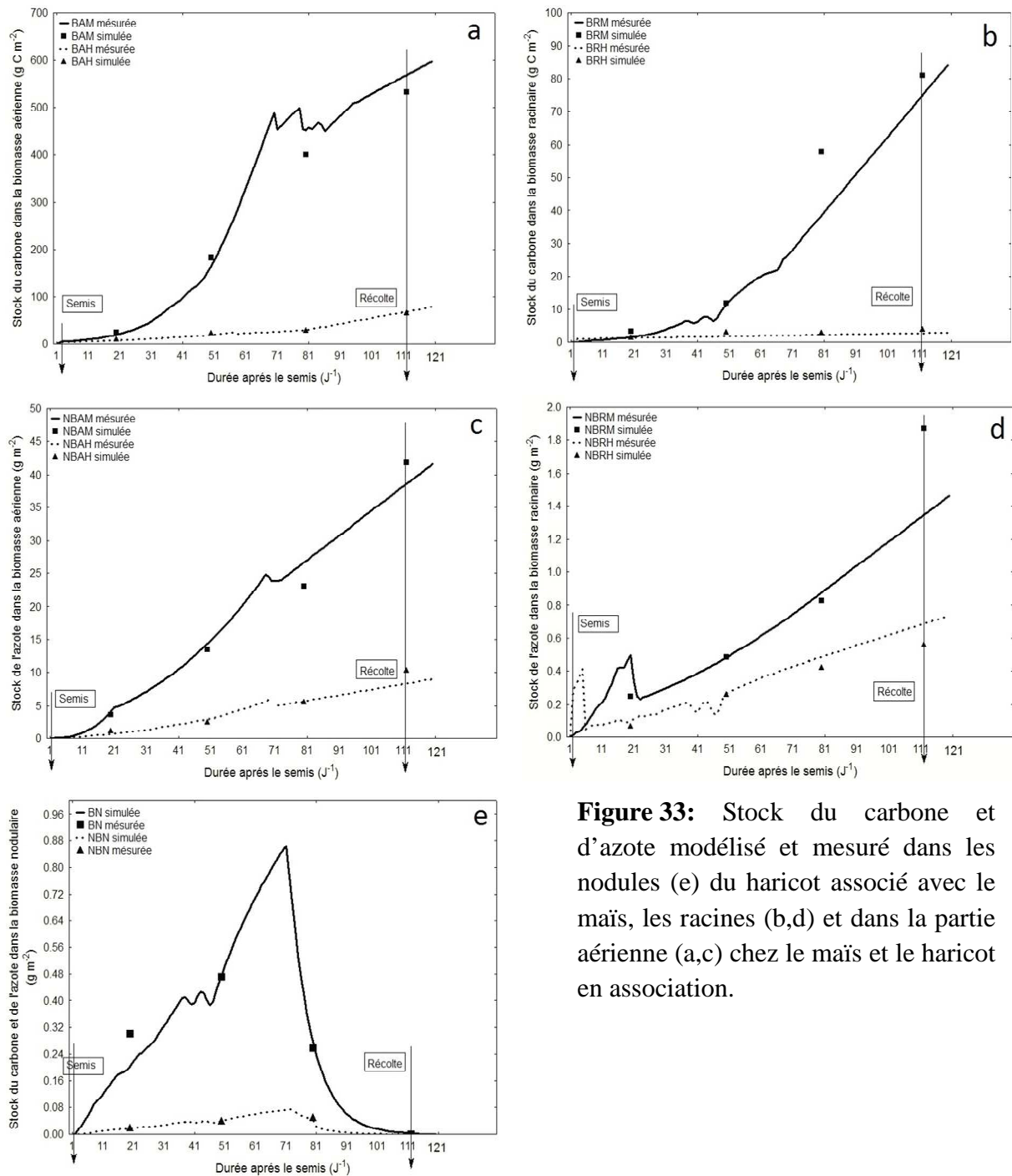


Figure 33: Stock du carbone et d'azote modélisé et mesuré dans les nodules (e) du haricot associé avec le maïs, les racines (b,d) et dans la partie aérienne (a,c) chez le maïs et le haricot en association.

3.3. Transfert de C et N dans le sol et vers la biomasse microbienne

La figure 34 montre que les valeurs CN dans le sol ainsi que celles de la biomasse microbienne sont parfaitement (avec un risque de 2%) ajustées avec les données CN mesurées sur le terrain et qui sont totalement incluses dans l'intervalle de confiance à 95%. En outre, la

dynamique du stock de C et N dans le sol (Fig. 34a) passe par deux phases d'évolution. La première phase est caractérisée par une légère augmentation des stocks en C et N dans le sol durant la période qui s'étale du semis jusqu'à la fin floraison ; alors que la deuxième phase révèle une légère diminution de ces stocks de fin floraison jusqu'à la récolte.

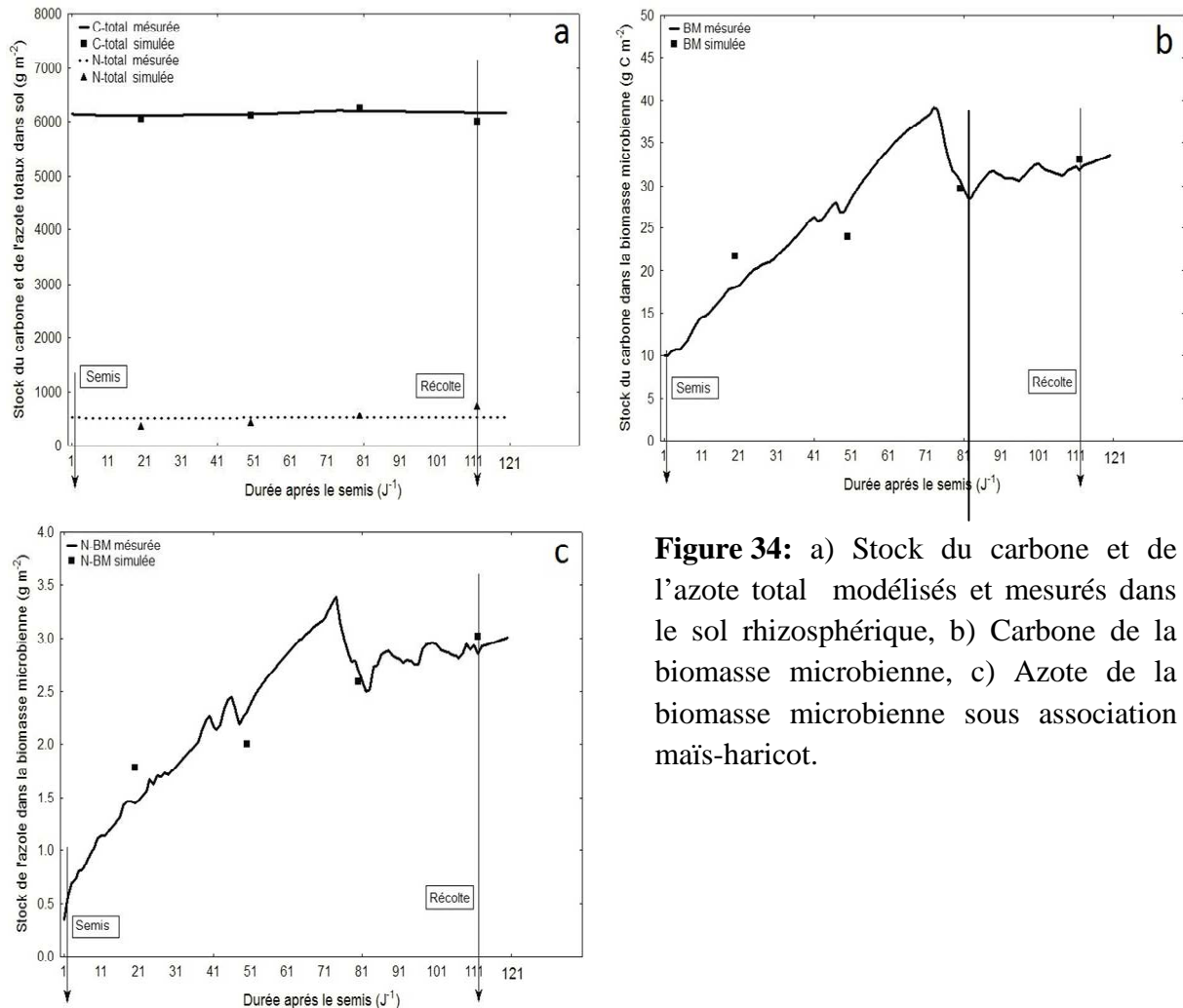


Figure 34: a) Stock du carbone et de l'azote total modélisés et mesurés dans le sol rhizosphérique, b) Carbone de la biomasse microbienne, c) Azote de la biomasse microbienne sous association maïs-haricot.

La diminution du stock en C et N dans le sol chez le maïs et le haricot en association est justifiée par le transfert de ces derniers éléments vers la biomasse de la tige et des racines chez le maïs et le haricot particulièrement en phase de formation et de remplissage des graines. Comparativement à l'évolution plus ou moins stable des stocks CN dans le sol, les stocks CN de la biomasse microbienne dans sol expriment une évolution assez importante et rapide particulièrement au stade floraison qui a enregistré la valeur maximale de C-BM (40 g m⁻²) et

de N-BM (3.5 g m^{-2}). En revanche, le CN de la biomasse microbienne connaît une chute remarquable particulièrement à partir de la fin floraison jusqu'au début formation des graines (83 jours après le semis) et qui est accompagnée par une diminution des stocks CN dans les nodules durant la même période probablement due à la disparition des nodosités après leur sénescence (Fig. 34b).

3.4. Le transfert du C par la respiration totale du sol

La figure 35 montre les données de flux du CO_2 mesurées sur le terrain sous la culture d'association maïs-haricot. L'ensemble des respirations composant cette respiration (respiration des nodules, des racines des deux espèces et la respiration microbienne) sont simulées à partir la respiration totale du sol. Les valeurs mesurées de la respiration totale sont parfaitement ajustées avec les données journalières simulées durant le cycle végétatif.

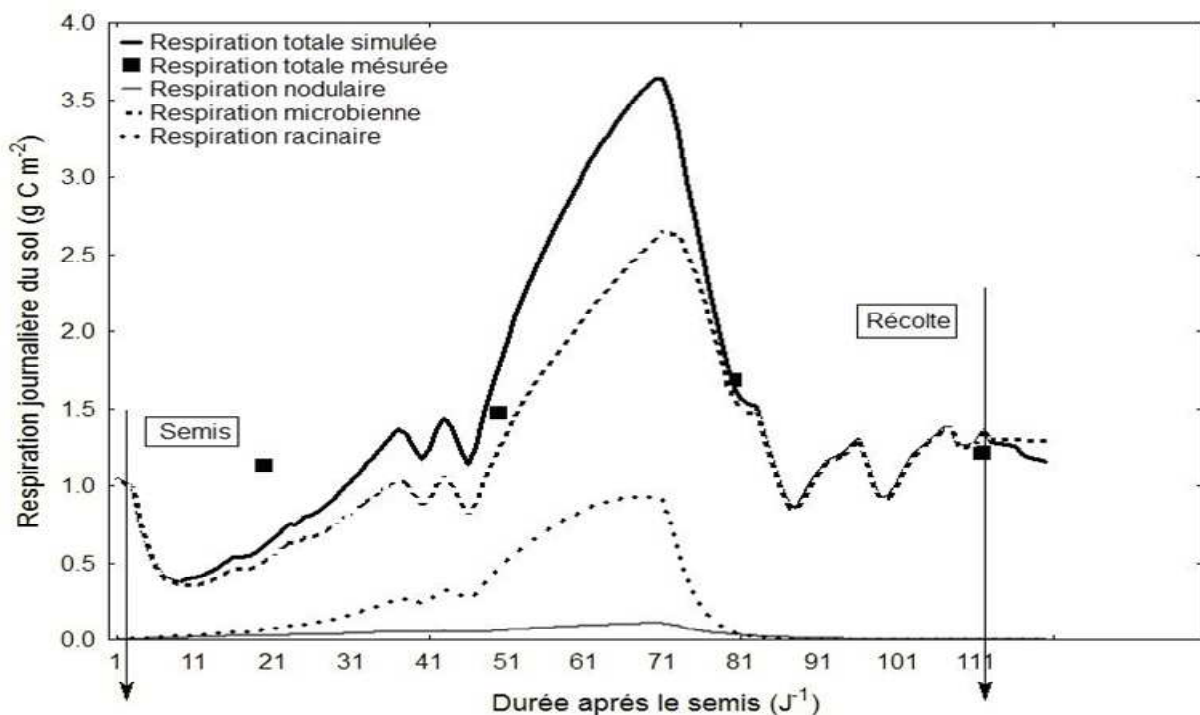


Figure 35: Respiration totale du sol mesurée et modélisée avec les valeurs modélisées de la respiration nodulaire, racinaire et microbienne sous le système de culture d'association maïs-haricot.

Une légère différence de simulation de la respiration totale a pour cause une surestimation des données mesurées durant la première période d'échantillonnage (21 jours après le semis).

Cette différence peut être expliquée par la présence des mauvaises herbes sur le champ expérimental pendant le stade levée.

Par ailleurs, la respiration autotrophe (respiration racinaire et nodulaire) et hétérotrophe (respiration microbienne) augmentent fortement entre le semis et la fin floraison où l'on observe les valeurs maximales de cette activité. En revanche une diminution de la respiration du sol est observée durant la même période (83 jours après le semis) traduisant une baisse des stocks en CN microbiens (Fig. 35.).

La diminution de la respiration totale du sol ainsi que la baisse des stocks du C dans le sol sont accompagnées d'une forte séquestration du C dans la partie aérienne et racinaire du maïs et du haricot sous la culture de l'association particulièrement durant la phase de formation et de remplissage des graines (Fig. 33).

3.5.Effet de la croissance nodulaire sur l'accumulation de la biomasse et les échanges C et N entre le sol et l'atmosphère

Afin de déterminer la nature et le degré de divergence entre les différents pools de C pouvant affecter la fixation de N₂ chez le haricot associé avec le maïs, nous avons étudié les relations entre le C dans le pool nodulaire et celui séquestré dans la partie aérienne du maïs et du haricot en association. Par ailleurs la relation entre le C séquestré dans les nodules et les échanges CN de ces derniers avec l'atmosphère *via* la fixation symbiotique de N₂ et la respiration nodulaire est examinée depuis l'apparition des nodules (21 jours après le semis) jusqu'à la fin floraison (81 jours après le semis).

La figure 36 a et b montre une corrélation significative et positive entre le C séquestré dans les nodules et celui stocké dans la biomasse de la partie aérienne du haricot ($r^2=0.53^*$) et du maïs ($r^2=0.51^*$) en association. Ces corrélations positives confirment d'une part, l'efficacité de la symbiose rhizobienne chez le haricot en association (Voir les chapitres 2, 3 et 4) et d'autre part, la contribution des nodules dans la facilitation des processus de séquestration de C dans la biomasse aérienne du maïs lorsque il est associé avec le haricot (Fig. 36).

Parallèlement, le C séquestré dans la biomasse nodulaire présente une forte corrélation positive très hautement significative ($r^2=0.99^{***}$) avec le flux de C dégagé par respiration

nodulaire (Fig.36c). De même, l'azote fixé est corrélé positivement ($r^2=0.69^{**}$) avec le C séquestré dans les nodosités (Fig. 36d). Cette corrélation confirme l'efficacité de la symbiose rhizobienne chez le haricot dans le système de culture en association et par conséquent l'augmentation des transferts de N dans les différents compartiments (la biomasse microbienne, la tige et les nodules) particulièrement durant la période de floraison (Fig. 33).

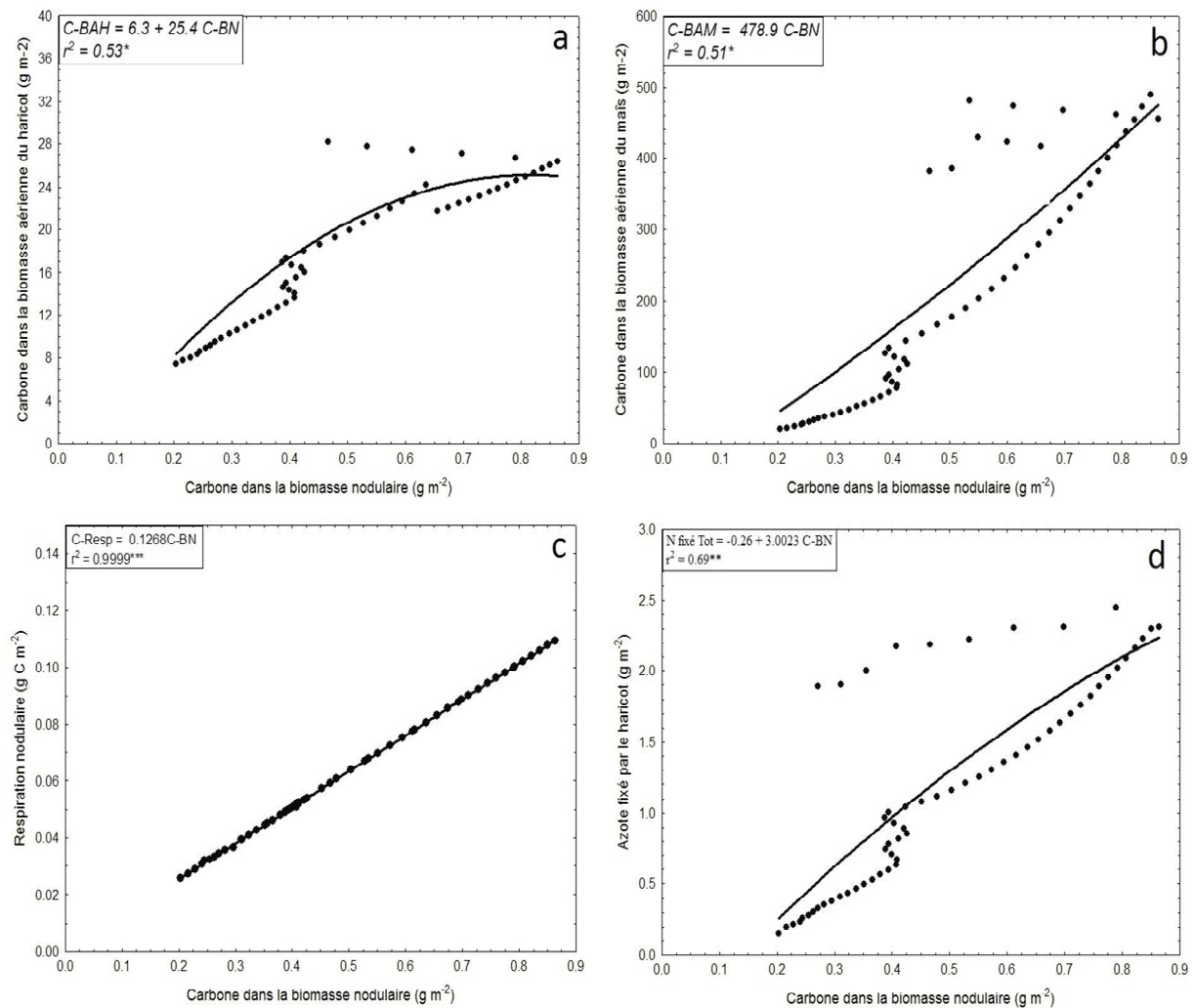


Figure 36: Corrélation des valeurs modélisées du C séquestré dans les nodules avec le C séquestré dans la partie aérienne du haricot (a) et du maïs (b), la respiration nodulaire (c) et avec le N fixé par le haricot en association.

4. Discussion

4.1. Rôle du modèle MOMOS dans la caractérisation de la dynamique de C et N au niveau des systèmes agro-écologiques

Cette étude a démontré la possibilité de prédiction des échanges journaliers de C et N entre les différents organes de la plante, le sol et l'atmosphère, par la modélisation du rôle fonctionnel des micro-organismes notamment les bactéries rhizobiennes fixatrices de N₂. Le modèle MOMOS définit la croissance microbienne par assimilation des compartiments labiles et stables des résidus végétaux et de l'humus ainsi que des exsudats racinaires avec une simulation des flux du C et de N dans les différents pools du système sol-plante-microorganismes (Pansu *et al.*, 2009).

La nouvelle application (validation) du modèle MOMOS sur la base de données CN dans le système de culture d'association maïs-haricot a permis de mettre en relation l'ensemble des paramètres de MOMOS et leurs relations avec le climat, la nature des entrées en C et N et la texture du sol qui caractérisent le système de culture céréalière en Algérie. A cet effet, le modèle MOMOS devient de plus en plus un modèle générique depuis sa première application dans des écosystèmes tropicaux (Pansu *et al.*, 2004, 2010), puis sa validation dans les conditions méditerranéennes sous le système de culture d'association blé dur-féverole (Ibrahim *et al.*, 2013).

Les différents résultats de simulation pour toutes les variables étudiées ont montré un très fort ajustement (le test F a présenté un risque inférieur à 5%) des données mesurées sur le terrain avec celles simulées par le modèle MOMOS. Dans ce contexte, le modèle MOMOS apparaît comme un outil puissant pour collecter et analyser les paramètres éco-physiologiques, qui sont difficiles à obtenir par les méthodes expérimentales dans divers systèmes agro-écologiques.

4.2. Répartition de C et N dans les différents pools du système plante-sol-microorganismes

Après 21 jours du semis et jusqu'au stade floraison et malgré une augmentation des stocks en C et N dans les biomasses de la partie aérienne et racinaire du maïs et du haricot en

association (Fig. 33), le stock de C et N totaux dans le sol reste relativement stable (avec certains légers changements) durant la même période d'évolution. Cette dynamique des flux CN dans les compartiments du sol et de la biomasse est identique à la dynamique rapportée dans d'autres expérimentations décrivant la répartition de C et N assimilé dans la plante et le sol (Butler *et al.*, 2004 ; Ibrahim *et al.*, 2014).

L'augmentation des flux journaliers de CN dans la biomasse est accompagnée par une forte accumulation de ces deux derniers éléments dans la biomasse des nodules (Fig. 33e) et celle des microorganismes du sol (Fig. 34) particulièrement durant le stade floraison. A cet effet, la modélisation journalière des échanges CN entre la plante et le sol a bien révélé le rôle principal joué par les microorganismes du sol dans la stimulation des transferts CN dans les tissus du maïs et du haricot en système d'association. En revanche, les entrées en C et N totaux n'ont pas changé directement les stocks CN au cours du cycle végétatif. La biomasse microbienne renseigne sur le fonctionnement biologique du sol et répond rapidement aux changements des pratiques culturales (Marchand, 2003). Les indicateurs de la qualité des sols, basés sur le dosage de la biomasse microbienne sembleraient plus réactifs que ceux basés sur les caractéristiques physico-chimiques (Jenkinson, 1987).

Les micro-organismes de la rhizosphère exercent également une force de puits importante, attirant le C et le N de la plante. Le C et le N constituent pour les micro-organismes une source d'énergie, qui stimule leur croissance et leur activité. Les micro-organismes en retour stimulent la rhizodéposition et dans ce cas, c'est le C qui est le plus rapidement disponible qui est transféré à la rhizosphère afin qu'il soit assimilé par les micro-organismes (Bret-Harte et Silk, 1994; Bazot *et al.*, 2005a).

Les résultats de simulation des flux journaliers de N durant la période de floraison semblent confirmer la forte concentration de l'azote observée dans les biomasses aériennes et racinaires et dans le sol rhizosphérique chez les deux espèces en association (Latati *et al.*, 2013). Ces auteurs ont signalé une forte stimulation de la croissance du haricot associé avec le maïs grâce à l'activité des bactéries rhizobiennes *via* la fixation symbiotique de N₂.

La biomasse microbienne est caractérisée par un turnover rapide en comparaison des autres constituants de la MO particulièrement le C et le N totaux (Sparling, 1998). C'est un

indicateur sensible de l'évolution des systèmes de cultures en fonction des pratiques culturales appliquées de manière durable notamment dans le système d'association maïs-haricot.

4.3. Echange du C via la respiration du sol

C'est pour sa croissance et sa maintenance que la plante respire le plus (Amthor, 1997). Les résultats obtenus dans la figure 35, montrent une augmentation significative de la respiration totale du sol sous association maïs-haricot. La respiration augmente du fait d'une augmentation de la production de biomasse (Schapendonk *et al.*, 1997; Casella et Soussana, 1997; Aeschlimann, 2003). En revanche, la diminution des différentes composantes de la respiration du sol durant le stade maturité peut être expliquée par la mortalité du système racinaire qui représente la respiration majoritaire de la respiration totale. (Bazote *et al.*, 2005a).

Nos résultats sont en accord avec ceux publiés par Thornton *et al.* (2004), sur la culture de ray grass sous l'hydroaéroponie. Sous un système d'association légumineuse (féverole)-céréale (blé dur), Ibrahim *et al.* (2013) ont rapporté une augmentation de la respiration du sol durant toute la période du cycle cultural, ce qui contredit nos résultats notamment au cours du dernier stade de développement de la culture.

Nos résultats montrent que l'évolution de la respiration microbienne ainsi que celle des nodules est proportionnelles avec l'évolution de la biomasse microbienne durant toute la période de floraison. Le rythme d'évolution identique observé entre la biomasse et la respiration microbienne peut être justifié par l'évolution croissante des différentes communautés de microorganismes y compris celles des *Rhizobia*. Ces derniers résultats confirment ceux rapportés par Pansu *et al.* (2007, 2009) au cours de la validation du modèle MOMOS sur six agro-écosystèmes contrastants vis-à-vis du gradient altitudinal.

4.4. Rôle de la symbiose rhizobienne dans les échanges CN entre la plante et l'atmosphère

Les résultats de simulation montrent une relation positive entre les valeurs prédites de C de la biomasse nodulaires avec le stock de C dans la biomasse aérienne soit du haricot ou du maïs

en association (Fig. 36). Cependant, l'estimation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) définie par le rapport entre le C simulé de la biomasse des nodules et de la partie aérienne, a montré une EURS relativement faible (faible coefficient de détermination, $r^2=0.53$) par rapport à celle mesurée en plein champ (Latati *et al.*, 2013, 2014; Bargaz *et al.*, 2012) et en hydroaéroponie par (Alkama *et al.* 2009). Ces derniers auteurs ont rapporté des corrélations entre la biomasse des nodules et celle de la partie aérienne avec un $r^2>0,7$.

Des recherches récentes ont mis en évidence l'effet positif de la fixation de N_2 par les légumineuses en association avec les céréales. Elle se traduit par l'accumulation de la biomasse et l'augmentation du rendement grâce à la facilitation des ressources en N particulièrement pour la céréale associée (Zhang *et al.*, 2004; Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013).

Plusieurs travaux ont concerné l'interaction entre la perméabilité nodulaire à l'oxygène (respiration nodulaire) et la biomasse nodulaire. Ils ont pu montrer, dans un milieu contrôlé en hydroaéroponie, que la perméabilité nodulaire à l'oxygène est accrue sous déficience en P (Saber *et al.*, 2008; Alkama *et al.*, 2009).

L'application du modèle MOMOS permet la simulation de la respiration nodulaire ainsi que la quantité de N fixé durant la phase critique de fixation symbiotique de N_2 .

Les résultats de simulation montrent d'une part, une forte corrélation ($r^2=0.69$) de N fixé avec le C stocké dans la biomasse nodulaire et d'autre part, une très forte corrélation ($r^2=0.99$) de la respiration nodulaire avec le C de la biomasse nodulaire. Il a été démontré que l'augmentation de la respiration nodulaire dépend de la fixation symbiotique de l'azote. Alkama (2010) rapporte que la respiration nodulaire chez le haricot est corrélée positivement avec la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique. Les mêmes auteurs ont constaté que les racines nodulées du haricot excrètent dans leur rhizosphère une quantité d' H^+ qui est corrélée à la perméabilité nodulaire (respiration des nodules).

La validation du modèle MOMOS sur les données CN du système d'association maïs-haricot dans un sol déficient en P a révélé deux mécanismes, à savoir les processus d'échanges de C (respiration nodulaire) et N (fixation symbiotique de N_2). Ces mécanismes peuvent expliquer le comportement physiologique du maïs et du haricot en association en matière de stimulation

de l'EURS (Latati *et al.*, 2013) et d' acidification de la rhizosphère (Latati *et al.*, 2014) qui sontrelativement liée à la respiration des nodules chez le haricot en association.

5. Conclusion

Ce travail de modélisation est basé sur des essais plein champ dans le système d'association maïs-haricot de l'agro-écosystème céréalier de Sétif. La validation du modèle MOMOS dans un sol calcaire déficient en P, a permis de mettre en évidence certains mécanismes qui contrôlent la séquestration de C et N entre les compartiments du système complexe sol-plante-atmosphère-microorganismes.

MOMOS est également le premier modèle dont les paramètres sont définis comme des taux de décroissance du premier ordre et qui sont liés à la température et à l'humidité du sol, ce qui le rend particulièrement sensible aux changements climatiques. Des fonctions de réponse sont ajustées pour relier le modèle aux données météorologiques, à la nature des apports et au type de sol. En outre, les résultats obtenus permettent de définir certaines relations entre la biomasse microbienne et son alimentation par les compartiments des végétaux (racine, tige et nodules), la nodosité régissant l'échange de CO₂ du sol vers l'atmosphère et l'échange de N₂ de l'atmosphère vers le sol. Nos résultats montrent également le rôle crucial de la symbiose rhizobienne du haricot associé avec le maïs dans le maintien de l'équilibre entre les différents échanges CN particulièrement avec le sol et l'atmosphère.

Il est maintenant prouvé que la justesse du modèle MOMOS est parfaitement adapté dans l'étude de la dynamique de l'azote et du carbone dans les sols méditerranéens notamment les sols algériens qui sont relativement pauvres en MO. MOMOS a permis de prédire la restauration de la fertilité du sol en matière de C et N par le système d'association maïs-haricot, émergeant ainsi comme un outil prévisionnel puissant de premier plan de la durabilité des systèmes de culture.

Conclusion générale

Les résultats obtenus au cours de ce travail ont permis de répondre à notre objectif principal qui consistait à clarifier et vérifier la pertinence des critères d'adaptation du système d'association légumineuses-céréales à la disponibilité du P dans les sols calcaires ou alcalins déficients en P. Sous le système de culture d'association maïs-niébé et maïs-haricot, l'enjeu principal est d'évaluer certains processus rhizosphériques impliqués dans l'adaptation de l'association légumineuses-céréales à la déficience en P. Notre intérêt s'est porté sur le rôle fonctionnel de la symbiose rhizobium-légumineuse y compris les échanges du N₂ et du CO₂ entre le sol et l'atmosphère. En outre, l'intégration de la modélisation mécaniste par la validation du modèle MOMOS sur les données CN collectées durant notre expérimentation a permis de répondre à certaines questions soulevées dans notre problématique de recherche.

En plein champs les résultats obtenus auprès des agriculteurs (Chapitres 2 et 4) montrent une augmentation de la biodisponibilité du P et N dans la rhizosphère des céréales (maïs) en association avec les légumineuses (haricot) notamment sous des conditions de limitation de P dans le sol. Parallèlement, une forte biodisponibilité du P dans la rhizosphère est accompagnée par une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne lorsque le haricot est cultivé en association avec le maïs. En effet, la disponibilité du P dans le sol augmente significativement sous l'effet de la croissance nodulaire dont la biomasse est positivement corrélée ($r^2 = 0.71^{**}$) avec les teneurs en P assimilable dans la rhizosphère.

Les résultats obtenus montrent aussi une meilleure efficacité de prélèvement du P et N par le maïs en association avec le haricot notamment sous déficience en P et N dans le sol. En revanche, le P total prélevé par le maïs est relativement faible dans le cas du sol suffisant en P. A cet effet, l'étude comparative entre le système d'association maïs-haricot et de la monoculture, a mis en évidence l'avantage de l'association par la facilitation du prélèvement du P et N notamment chez le maïs. Cet avantage est probablement dû à la fixation symbiotique de N₂ par le haricot lorsqu'il est cultivé en association avec le maïs. Les interactions positives entre le maïs et le haricot cultivés en association se traduisent par une augmentation de la production de la biomasse (plus de 30%) et du rendement en grains du maïs (plus de 16%) notamment dans le sol déficient en P et ce pendant les deux campagnes agricoles (2011 et 2012).

Conclusion générale

En essai factoriel et sous des conditions relativement contrôlées (Chapitre 3), nos résultats rejoignent ceux obtenus en essais multiloceaux sous le système d'association maïs-haricot, et qui montrent toujours une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le niébé quand il est en association avec le maïs. De plus, une acidification de la rhizosphère du niébé est observée lorsqu'il est cultivé en association ou en monoculture par rapport à la jachère. La plus forte acidification de la rhizosphère est observée dans la culture associée avec une réduction du pH de 0.73 unités. En revanche, le maïs a connu une alcalinisation de sa rhizosphère qui se traduit par une augmentation du pH de 0.49 unités.

Les résultats obtenus dans le Chapitre 3 ont également montré que la biodisponibilité du P dans la rhizosphère est affectée non seulement par des changements de pH rhizosphérique, mais aussi par l'interaction avec d'autres processus induits par les racines, comme l'augmentation de l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (45%) et le flux de C-CO₂ de l'activité microbienne et racinaire (33%).

Parallèlement à l'étude expérimentale en plein champ (Chapitres 2, 3 et 4), la validation du modèle MOMOS avec les données CN collectées dans le système de culture d'association (Chapitre 5) permet de mettre en évidence le rôle fonctionnel des microorganismes y compris celui de la symbiose rhizobienne *via* la stimulation de la respiration nodulaire durant la fixation biologique de N₂. En effet, les résultats obtenus permettent de définir certaines relations entre la biomasse microbienne et son alimentation par les nécromasses de la partie aérienne et des racines, la nodosité régissant l'échange de CO₂ du sol vers l'atmosphère et de N₂ de l'atmosphère vers le sol. Ils montrent également le rôle crucial de la symbiose rhizobienne du haricot associé avec le maïs dans le maintien de l'équilibre entre les différents échanges CN particulièrement avec le sol et l'atmosphère. Cet équilibre qui se traduit notamment par la séquestration du carbone joue un rôle important dans le réchauffement de la planète en minimisant les effets de serre causés par le dégagement de CO₂ dans l'atmosphère.

La modélisation a permis aussi de confirmer les résultats obtenus en expérimentation, notamment chez les légumineuses cultivées en association avec les céréales qui sont capables de sécréter plus d'efflux de protons et de dioxyde de carbone que dans le cas de la monoculture. L'acidification de la rhizosphère et la respiration des nodules apparaissent donc comme des processus majeurs régulant la biodisponibilité de P ainsi que la séquestration du C dans le système d'association des légumineuses avec les céréales implantés sur les sols calcaires ou alcalins déficients en P. De ce fait, le choix du système de culture revêt une

Conclusion générale

importance considérable dans le but de développer une agriculture durable avec moins d'intrant tout en respectant l'environnement. A cet égard, l'association légumineuses/céréales constitue une alternative prometteuse à même de répondre à cette attente puisqu'elle peut fournir durablement l'azote et le phosphore, éléments essentiels pour la production végétale.

Nos conclusions peuvent déboucher sur des perspectives de recherche en rapport avec les différents mécanismes de facilitation des ressources en C, N et P dans le système d'association légumineuses-céréales. En collaboration avec les microbiologistes, l'étude génomique des communautés rhizobiennes en symbiose avec les légumineuses cultivées en association avec les céréales et celles en monoculture permettrait d'envisager l'isolement et la caractérisation moléculaire des souches efficaces de rhizobium impliquées dans la nodulation des légumineuses en association ou en monoculture.

De plus, il est souhaitable, d'orienter les recherches vers d'autres types et modes d'associations, avec d'autres céréales comme le blé et l'orge et d'autres légumineuses à graines ou fourragères.

En matière de modélisation, la validation du modèle MOMOS sur d'autres agro-écosystèmes en Algérie semble primordiale afin de définir et de caractériser la dynamique des cycles de C et de N dans le système de production légumineuses-céréales. Ainsi, l'ajustement du modèle MOMOS par l'intégration du module P avec celui du C et de N est une démarche intéressante pour l'étude des différents transferts du P dans le système complexe sol-plante-atmosphère-microorganismes.

Références bibliographiques

1. Abdenour H (1982) Etude de la fixation de l'azote chez quelques légumineuses. Thèse d'ing. Institut national d'agronomie (INA) de El Harrach, 72p.
2. Adams MW, Coyne DP, Davis JH, Graham PH, Francis CA (1985) Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Ed. In R. J. Summer field and E. H. Roberts, Collins, London, Grain Legume Crops: 433-476.
3. Aeschlimann U (2003) Effects of elevated atmospheric CO₂ on net ecosystem CO₂ exchange in managed grassland. Thèse doctorat, ETH, Zurich, 150 p.
4. AFNOR (1985) Recueil des normes françaises : Méthodes d'analyses françaises et communautaires. AFNOR, Paris, 170 p.
5. Ahmed FE, Hall AE, De Mason DA (1992) Heat injury during floral bud development in cowpea (*Vigna Unguiculata Fabaceae*). American J Bot 79: 784-791.
6. Alkama N, Bolou Bi Bolou E, Vailhe H, Roger L, Ounane SM, Drevon JJ (2009) Genotypic variability in P use efficiency for symbiotic nitrogen fixation is associated with variation of proton efflux in cowpea rhizosphere. Soil Biol Biochem 41: 1814-1823.
7. Alkama, N, (2010) Adaptation de la symbiose rhizobienne chez le haricot à déficience en phosphore : Détermination de la réponse de la plante en termes d'échange gazeux et de flux minéraux échangés avec la rhizosphère. Thèse doctorat, ENSA. El-Harrach, Alger, 174 p.
8. Alkama N, Ounane G, Drevon, JJ (2012) Is genotypic variation of H⁺ efflux under P deficiency linked with nodulated-root respiration of N₂-fixing common-bean (*Phaseolus vulgaris* L.)? J. Plant Physiol 169: 1084-1089.
9. Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agr Ecosyst Environ 74: 19-31.
10. Andreux F et Monrozier JL (1981) Les apports de méthodes de séparation des substances humiques à la connaissance de la réserve organique azotée des sols. C.R. Colloque Humus et Azote. 7-10 juillet. Reims : 107-113.
11. APG (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc 141: 399-436.
12. Ayanaba A, et Jenkinson DS (1990) Decomposition of carbon-14 labeled ryegrass and maize under tropical conditions. Soil Sci Soc America J 54: 112-115.
13. Bargaz A, Ghoulam C, Amenc L, Lazali M, Faghire M, Abadie J, Drevon JJ (2012) A phosphoenol pyruvate phosphatase transcript is induced in the root nodule cortex of

Références bibliographiques

- Phaseolus vulgaris* under conditions of phosphorus deficiency. J. Exp Bot 63 (13): 4723-4730.
14. Bariola PA, Howard CJ, Taylor CP, Verburg MT, Jaglan VD, Green PJ (1994) The Arabidopsis ribonuclease gene RNS1 is tightly controlled in response to phosphate limitation. Plant J 6: 673-85.
 15. Barthès BG, Brunet D, Hien, E, Enjalric F, Conche S, Freschet G, d'Annunzio R, Toucet-Louri J (2008) Determining the distributions of soil carbon and nitrogen in particle size fractions using near infrared reflectance spectrum of bulk soil samples. Soil Biol Biochem 40: 1533-1537.
 16. Baudoin JP (2001) Contribution des ressources phytogénétiques à la sélection variétale de légumineuses alimentaires tropicales. Biotech Agron Soc Env 5 (4) : 221- 230.
 17. Bazot S, Mikola J, Nguyen C, Robin C (2005) Do defoliation-induced changes in C allocation of field-grown Lolium perenne affect C availability, microbes and microbial feeders in soil? Functional Ecology 19 (5): 886-896.
 18. Bergersen FJ (1966) Some properties of nitrogen-fixing breis prepared from soybean root nodules. Biocochemica and Biophysica Acta General Subject 130 (28): 304-312.
 19. Bernal G, et Graham PH (2001) Diversity in the rhizobia associated with *Phaseolus vulgaris* L. in Ecuador, and comparisons with Mexican bean rhizobia. Canadian J Microbiol 47 (6): 526-534.
 20. Bernal L, Coello P, Martinez-Barajas E (2005) Possible role of R1 protein on starch accumulation in bean seedling (*Phaseolus vulgaris* L.) under phosphate deficiency. Plant Physiol 162: 970-976.
 21. Betencourt E, Duputel M, Colomb B, Desclaux D, Hinsinger P (2012) Intercropping promotes the ability of durum wheat and chickpea to increase rhizosphere phosphorus availability in a low P soil. Soil Biol Biochem 46: 21-33.
 22. Beyer L (1991) Intersite characterization and variability of soil respiration in different arable and forest soils. Biol Fertil Soil 12: 122-126.
 23. Bilalis D, Papastylianou P, Konstantas A, Patsiali S, Karkanis A, Efthimiadou A (2010) Weed-suppressive effects of maize-legume intercropping in organic farming. Int J Pest Manag 56: 173-181.
 24. Bliss FA (1993) Breeding common bean for improved biological nitrogen fixation. Plant Soil 152: 71-79

Références bibliographiques

25. Bottner P, Pansu M, Sarmiento L, Hervé D, Callisaya-Bautista R, Metselaar K (2006) Factors controlling decomposition of soil organic matter in fallow systems of the high tropical Andes: a field simulation approach using ^{14}C and ^{15}N labelled plant material. *Soil Biol Biochem* 38: 2162-2177.
26. Bret-Harte MS, Silk WK (1994) Nonvascular, symplasmic diffusion of sucrose cannot satisfy the carbon demands of growth in the primary root tip of *Zea mays* L. *Plant Physiol* 105: 19-33.
27. Burkhill IH (1953) Habits of man and the origins of the cultivated plants of the old World. *Proc. Linn. Soc. Lond* 164 (1): 12-42.
28. Butler JL, Bottomley PJ, Griffith SM, Myrold DD (2004) Distribution and turnover of recently fixed photosynthate in ryegrass rhizospheres. *Soil Biol Biochem* 36: 371-381.
29. Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61: 306-349.
30. Canado IC, Doussinague C, Villena E (2003) *Technicien en agriculture*. Ed. Cultural S. A. Madrid. 519 p.
31. Carswell MC, Grant BR, Plaxton WC (1997) Disruption of the phosphate starvation response of oil seed rape suspension cells by the fungicide phosphonate. *Planta* 203: 67-74.
32. Casella E, et Soussana JF (1997) Long-term effect of CO_2 enrichment and temperature increase on the carbon balance of a temperate grassward. *J. Exp Bot* 48: 1309-1321.
33. Chevallier T, Blanchart E, Albrecht E, Chotte JL, Eschenbrenner V, Voltz M, Mahieu M (1998) Restoration of C content and earth worm population in a vertisol under pasture (Martinique). Presented at the XVI^{ème} Congrès Mondial de Science du Sol, Montpellier, France.
34. Chevalier A (1944) *Le dolique de Chine en Afrique. Son histoire, ses affinités, les formes sauvages et cultivées. Son rôle dans l'alimentation indigène et en agriculture tropicale et sub-tropicale*. *Rev Bot Appl Agric Trop* 24 : 128-158.
35. Connolly J, Goma H.C, Rahim K (2001) The information content of indicators in intercropping research *Agric Ecosyst Environ* 8: 191-207.
36. Cordell D, Drangert JO, White S (2009) The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global Environ Change* 19: 292-305.
37. Corre-Hellou G, et Crozat Y, (2005) Assessment of root system dynamics of species grown in mixtures under field conditions using herbicide injection and ^{15}N natural abundance methods: a case study with pea, barley and mustard. *Plant Soil* 276: 177-192.

Références bibliographiques

38. Corre-Hellou G, Faure M, Launay M, Brisson N, Crozat Y (2009) Adaptation of the STICS intercrop model to simulate crop growth and N accumulation in pea–barley intercrops. *Field Crops Res.* doi:10.1016/j.fcr.2009.04.007.
39. Coulibaly S, Pasquet RS, Papa R, Gepts P (2002) AFLP analysis of the phonetic organization and genetic diversity of *Vigna unguiculata* L. Walp. Reveals extensive gene flow between wild and domesticated types. *Theor. Appl Genet* 104: 358-366.
40. Craufurd PQ, Summerfield RJ, Ellis RH, Roberts EH (1997) Photopériode, température and the growth and development of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In advances in cowpea research. Singh BB, Mohan Raj DR, Dashiell KE, Jackai LEN. Ed Copublication of international institute of tropical agriculture (IITA) and Japan international research center for agriculture science (JIRCAS): 75-88.
41. Dahmardeh M, Ghanbari A, Syahsar BA, Ramrodi M (2010) The role of intercropping maize (*Zea mays* L.) and Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) on yield and soil chemical properties. *African J Agric Res* 5 (8): 631-636.
42. Davis DW, Oelke EA, Oplinger ES, Doll JD, Hamson CV, Putnam DH (1991) Cowpea. Ed. Université de Wisconsin. Madison. 14 p.
43. Dawson CJ, Hilton J (2011) Fertiliser availability in a resource-limited world: production and recycling of nitrogen and phosphorus. *Food Policy* 36: 14-22.
44. DeBusk WF, White JR, Reddy KR (2001) Carbon and nitrogen dynamics in wetland soils. *Modeling Carbon and Nitrogen Dynamics for Soil Management* (pp. 27-53). Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
45. Denman KL, Brasseur G, Chidthaisong A, Ciais P, Cox PM, Dickinson RE, Hauglustaine D, Heinze C, Holland E, Jacob D, Lohmann U, Ramachandran S, Da Silva Dias PL, Wofsy SC, Zhang X (2007) Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry *Climate change 2007: The Physical Science Basis* (pp. 499-587). Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge, UK/New York: Cambridge University Press.
46. Depret G, Laguerre G (2008) Plant phenology and genetic variability in root and nodule development strongly influence genetic structuring of *Rhizobium leguminosarum* biovar viciae populations nodulating pea. *New Phytologist* 179: 224-235.
47. Devau N, Le Cadre E, Hinsinger P, Gérard F (2010) A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Ann Bot* 105: 1183-1197.

Références bibliographiques

48. Devau N, Le Cadre E, Hinsinger P, Gérard F (2011a) Effects of inorganic fertilization and pH on processes and mechanisms controlling dissolved inorganic phosphorus in soils. *Geochim. Cosmochim. Acta* 75: 2980-2996.
49. Devau N, Hinsinger P, Le Cadre E, Gérard F (2011b) Root-induced processes controlling phosphate availability in soils with contrasted P-fertilized treatments. *Plant Soil* 348: 203-218.
50. Diaw NF (2002) Utilisation des inoculums de rhizobium pour la culture du haricot (*Phaseolus vulgaris*) au Sénégal. Thèse doctorat. Université Cheikh Anta Diop. Dakar, 97 p.
51. Diels J, Vanlauwe B, Van der Meersch MK, Sanginga N, Merckx R (2004) Long-term soil organic carbon dynamics in a subhumid tropical climate: 13 C data in mixed C3/C4 cropping and modeling with RothC. *Soil Biol Biochem* 36: 1739-1750.
52. Diouf A (1997) Caractérisation et utilisation des souches rhizobium isolées du haricot vert (*Phaseolus vulgaris* L.) dans la zone des Niayes au Sénégal. Thèse doctorat, UCAD. Dakar, 96p.
53. Djilli K et Daoud Y (1999) Relation entre le pH et la teneur en carbonate de calcium des sols. Cas des sols du Nord Algérien. *Agrochimica* 43 : 173-177.
54. Dommergues Y (1968) La biologie des sols. Presses Universitaires de France, Paris.
55. Dornbush ME, Raich JW (2006) Soil Temperature, Not Aboveground Plant Productivity, Best Predicts Intra-Annual Variations of Soil Respiration in Central Iowa Grasslands. *Ecosyst.* doi: 10.1007/s10021-005-0093-7.
56. Downie JA (2005) Legume haemoglobins: symbiotic nitrogen fixation needs bloody nodules. *Curr Biol* 15: 1-6.
57. Drevon JJ et Hartwig UA (1997) Phosphorus deficiency increases the argon-induced decline of nodule nitrogenase activity in soy bean and alfalfa. *Planta* 201: 463-469.
58. Drevon JJ, Ounane MS (2009) Coopération sur le thème : Efficacité d'utilisation du phosphore et fixation symbiorhizobienne d'azote dans la culture du haricot. Rapport de mission. Relation internationale. INRA, Paris, 6p.
59. Drevon JJ, Alkama N, Araujo A, Beebe S, Blair MW, Hamza H, *et al* (2011) Nodular diagnosis for ecological engineering of the symbiotic nitrogen fixation with legumes. *Proc Env Sci* 9:40-6.
60. Duff SMG, Sarath G, Plaxton WC (1994) The role of acid phosphatase in plant phosphorus metabolism. *Physiol. Planta* 90: 791-800.

Références bibliographiques

61. Dugas WA, Heuer ML Mayeux HS (1999) Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology* 93: 121-139.
62. Dyson T (1999) World food trends and prospects to 2025. *Proc Natl Acad Sci* 96: 5929-5936.
63. El Dessougi H, Dreele A, Claassen N (2003) Growth and phosphorus uptake of maize cultivated alone, in mixed culture with other crops or after incorporation of their residues. *J. Plant Nutr Soil Sci* 166: 254-261.
64. Elmore RW et Jacobs JA (1986) Yield and nitrogen yield of sorghum intercropped with nodulating and non-nodulating soybeans. *Agron J* 78: 780-782.
65. Eskandari H, Ghanbari A, Javanmard A (2009a) Intercropping of cereals and legumes for forage production. *Notulae Scientia Biologicae* 1: 07-13.
66. Eskandari H (2012 b) Intercropping of maize (*Zea mays*) with cowpea (*Vigna sinensis*) and mungbean (*Vigna radiata*): effect of complementarity of intercrop components on resource consumption, dry matter production and legumes forage quality. *J. Basic Appl Scientific Res* 2: 355-360.
67. Etchebest S (2000) Croissance foliaire du maïs (*Zea mays L.*) sous déficience en phosphore. Analyse à l'échelle de la plante et à l'échelle de la feuille. Thèse doctorat, INAPG, Paris. 99 p.
68. FAO STAT (2010) Agricultural production, crop primary database. Food and agricultural organization of the United Nations, Rome. <http://faostat.fao.org/faostat/>.
69. Faris DG (1964) Improved cowpea cultivars for horticultural in industry in the USA. In: S.R. Singh et K.O. Rachie. Cowpea research, production and utilization. Ed. New York, Etats- Unis, Wiley: 105-115.
70. Fernandez-Aparicio M, Sillero JC, Rubiales D (2007) Intercropping with cereals reduces infection by *Orobanche crenata* in legumes. *Crop Prot* 26: 1166-1172.
71. Fery RL (1985) The genetics of cowpea: A review of the world literature. In: Singh SR, et Rachie KO. Cowpea research, production and utilization. Ed. New York- Etats- Unis, Wiley: 25- 62.
72. Firestone MK et Davidson EA (1989) Microbial basis of NO and N₂O production and consumption in soils In: Exchange of trace gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere, Andreae MO et Schimel DS. Ed. J Wileys et Sons Ltd, Chichester: 7-21.
73. Francis CA (1989) Biological efficiencies in multiple cropping systems. *Adv Agron*, 42: 1-42.

Références bibliographiques

74. Ghaffarzadeh M, Prechac FG, Cruse RM (1994) Grain yield response of corn, soybean, and oat grown in a strip intercropping system. *Am. J. Alternative Agric* 9: 171-177.
75. Fung IY, Tucker CJ, Prentice KC (1987) Application of Advanced Very High Resolution Radiometer Index to Study Atmosphere-Biosphere Exchange of CO₂. *J Geophysical Res* 92 (3): 2999-3015.
76. Gardiner DT et Miller RW (2008) *Soils in Our Environment* (11th ed.). Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.
77. Ghalmi N (2011) Etude de la diversité génétique de quelques écotypes locaux de vigna unguiculata (L.) Walp. cultivés en Algérie. Thèse doctorat. ENSA, El Harrach. Alger. 149 p.
78. Ghanbari A, Dahmardeh M, Siah SAR BA, Ramroudi M (2010) Effect of maize (*Zea mays* L.) - cowpea (*Vigna unguiculata* L.) intercropping on light distribution, soil temperature and soil moisture in an environment. *J. Food Agr Environ* 8: 102-108.
79. Giller KE, Beare MH, Lavelle P, Izac AMN, Swift MJ (1997) Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl. Soil Ecol* 6: 3-16.
80. Goldstein AH (1992) Phosphate starvation inducible enzymes and proteins in higher plants. In *Society for Experimental Biology Seminar Series 49: Inducible Plant Proteins*. Ed. JL Wray. Cambridge: 25-44.
81. Graham PH et Vance CP (2003) Legumes: importance and constraints to greater use. *Plant Physiol* 131: 872-877.
82. Gregorich EG, Rochette P, St-Georges P, McKim UF, Chan C (2008) Tillage effects on N₂O emission from soils under corn and soybeans in Eastern Canada. *Canadian J Soil Sci* 88: 153-161.
83. Grierson PF, et Adams MA (2000) Plant species affect acid phosphatase, ergosterol and microbial P in a Jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Sm.) forest in South-western Australia. *Soil Biol Biochem* 32: 1817-1827.
84. Gull M, Hafeez FY, Saleem M, Malik KA (2004) Phosphorus uptake and growth promotion of chickpea by co-inoculation of mineral phosphate solubilizing bacteria and a mixed rhizobial culture. *Exp Agric* 44: 623-628.
85. Gunawardena SFN, Danso SKA, Zapata F (1992) Phosphorus requirement and nitrogen accumulation in *Vigna radiata* L (Welzek) cultivar. *Plant Soil* 147: 267-274.
86. Hallauer AR, Miranda JB (1981) *Quantitative genetics in maize breeding*. Iowa State University Press, Ames, USA.

Références bibliographiques

87. Hansen S, Jensen HE, Nielsen NE, Svendsen H (1991) Simulation of nitrogen dynamics and biomass production in winter wheat using the Danish simulation model DAISY. *Fertilizer Research* 27: 245-259.
88. Hernandez G, Ramirez M, Valdes Lopez O, Tesfaye M, Graham MA, Czechawski T, Schlerdh A, Wandrey M, Erban A, Chennig F (2007) Phosphorus stress in common bean : Root transcript and metabolic responses. *Plant Physiol* 144: 225-265.
89. Hart MR, Quin BF, Nguyen M.L (2004) Phosphorus runoff from agricultural land direct fertilizer effects: review, *J. Environ Qual* 33 (6): 1954-1972.
90. Hash CT, Schaffert RE, Peacock JM (2002) Prospects for using conventional techniques and molecular biological tools to enhance performance of 'orphan' crop plants on soils low in available phosphorus. *Plant Soil* 245: 135-146.
91. Hassink J (1997) The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant soil* 191:77-87.
92. Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen ES (2001) Temporal and spatial distribution of roots and competition for nitrogen in pea–barley intercrops – a field study employing 32P technique. *Plant Soil* 236: 63-74.
93. Hauggaard-Nielsen H, Jørnsgaard B, Kinane J, Jensen ES (2007) Grain legume–cereal intercropping: The practical application of diversity, competition and facilitation in arable and organic cropping systems. *Ren Agric Food Syst* 23(1): 3-12.
94. Hawkesford MJ Belcher AR (1991) Differential protein synthesis in response to sulfate and phosphate deprivation: identification of possible components of plasma-membrane transport systems in cultured tomato roots. *Planta* 185: 323-29.
95. Hinsinger P (1998) How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv Agron* 64: 225-265.
96. Hinsinger, P., (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant Soil* 237(2): 173-195.
97. Hinsinger P, Plassard C, Tang C, Jaillard B (2003) Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. *Plant Soil* 248: 43-59.
98. Hinsinger P, Betencourt E, Bernard L, Brauman A, Plassard C, Shen J, Tang X, Zhang F, (2011). P for two sharing a scarce resource e soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. *Plant Physiol* 156: 1078-1086.

Références bibliographiques

99. Horrigan L, Lawrence RS, Walker P (2002) How Sustainable Agriculture Can Address the Environmental and Human Health Harms of Industrial Agriculture. *Environmental Health Perspectives* 110: 445-456.
100. Ibrahim H, Hatira A, Pansu M (2013) Modelling the functional role of microorganisms in the daily exchanges of carbon between atmosphere, plants and soil. *Proc Env Sci* 19: 96-105.
101. Jacquinot L (1967) Croissances et améliorations minérales comparées de quatre variétés de niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Agronomie tropicale* 22 (6-7): 575 p.
102. Jaillard B et Hinsinger P (1993) Alimentation minérale des végétaux dans le sol. *Techniques agricoles* 1210 : 6p.
103. Jaillard B, Plassard C, Hinsinger P (2003) Measurements of H⁺ fluxes and concentrations in the rhizosphere. In: Rengel Z, Ed. *Handbook of soil Acidity*. New York, USA, Marcel Dekker : 231-266.
104. Jaritz G, et Bonnejmame M (1997) Production et utilisation des cultures fourragères au Maroc. Rebat: 244-253.
105. Jastrow JD (1996) Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biol Biochem* 28: 665-676.
106. Jastrow JD, Miller RM, Lussenhop J (1998) Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol Biochem* 30: 905-916.
107. Jégo G (2008) Influence des activités agricoles sur la pollution nitrique des eaux souterraines. Analyse par modélisation des impacts des systèmes de grande culture sur les fuites de nitrate dans les plaines alluviales. Thèse Doctorat, Université de Toulouse, Paul Sabatier, 211 p.
108. Jenkinson DS, Hart PBS, Rayner JH, Parry LC (1987) Modelling the turnover of organic matter in longterm experiments at Rothamsted. *ZNTECOL Bulletin* 15: 1-8.
109. Jenkinson DS (1990) The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 329:361-368.
110. Jones D (1998) Organic acids in the rhizosphere. *Plant Soil* 205: 25-44.
111. Jungk A, Seeling B, Gerke J (1993) Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere. *Plant Soil* 156: 91-94.
112. Jungk A et Claassen N (1997) Ion diffusion in the soil-root system. *Adv Agron* 61: 53-110.

Références bibliographiques

113. Khan M.S, Zaidi A, Wani PA (2007) Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture. *Agron Sustain Dev* 27: 29-43.
114. Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (2010) *Microbes for Legume Improvement*. Ed. Springer. Wien New York, Printed in Germany, 535p.
115. Khiari L et Parent LE (2003) Les engrais organo-minéraux à valeur ajoutée, pour une meilleure fertilisation intégrée des agroécosystèmes. Colloque de l'Association québécoise des spécialistes en sciences du sol (AQSSS), 17e congré. Université de Sherbrooke.
116. Kouas S, Debez A, Plassard C, Drevon JJ, Abdelly C (2009) Effect of phosphorus limiting on phytase activity, proton efflux and oxygen consumption by nodulated roots of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *African J Biotech* 8 (20): 5301-5309.
117. Ladd JN, Jocteur-Monrozier L, Amato M (1992) Carbon turnover and nitrogen transformations in an alfisol and vertisol amended with [U-14C] glucose and [15N] ammonium sulfate. *Soil Biol Biochem* 24: 359-371.
118. Ladeinde TAO et Bliss F.A (1977) Identification of the bud stage for pollinating without emasculation in *Cowpeaunguiculata* (L.) Walp. *Nigeria Journal of Science* (11): 183-194.
119. Lambers H, Shane MW, Cramer MD, Pearse S, Veneklaas E, (2006) Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Ann Bot* 98: 693-713.
120. Latati M (2012) Adaptation de la symbiose rhizobienne haricot-rhizobium à la défécience en phosphore: Incidence sur la biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère. Thèse magister, ENSA, El Harrach, Alger, 111 p.
121. Latati M, Pansu M, Drevon JJ, Ounane SM (2013) Advantage of intercropping maize (*Zea mays* L.) and common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) on yield and nitrogen uptake in Northeast Algeria. *International J Res Appl Sci* 01: 1-7.
122. Latati M, Blavet D, Alkama N, Laoufi H, Pansu M, Drevon JJ, Gerard F, Ounane SM (2014) The intercropping cowpea-maize improves soil phosphorus availability and maize yields in an alkaline soil. *Plant Soil* 385 : 181-191.
123. Laumonier R (1979) *Cultures légumières et maraichères*. Ed. J.B. Baillière, Paris, 276 p.
124. Laumont P (1950) *Le maïs et sa culture en Algérie*. Séries économique . *Agriculture* 75 : 6p.

Références bibliographiques

125. Lazali M, Bargaz A, Carlsson SG, Ounane SM, Drevon JJ (2013) Discrimination against ¹⁵N among recombinant inbred lines of *Phaseolus vulgaris* L. contrasting in phosphorus use efficiency for nitrogen fixation. *J Plant Physiol* 171: 199-204.
126. Lazrek, BF (2008) Analyse de la diversité génétique et symbiotique des populations naturelles tunisiennes de *Medicago truncatula* et recherche de QTLs liés au stress salin. Thèse doctorat. Université de Toulouse III, France, 254 p.
127. Li H, Shen J, Zhang F, Clairotte M, Drevon JJ, 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.
128. Li L, Yang SC, Li XL, Zhang FS, Christie P (1999) Interspecific complementary and competitive interaction between intercropped maize and faba bean, *Plant Soil* 212: 105-114.
129. Li L, Sun JH, Zhang FS, Li XL, Yang SC, Rengel Z (2001) Wheat/maize or wheat/soybean strip intercropping. I. Yield advantage and interspecific interactions on nutrients, *Field Crops Res* 71: 123-137.
130. Li L, Tang C, Rengel Z, Zhang F (2003) Chickpea facilitates phosphorus uptake by intercropped wheat from an organic phosphorus source. *Plant Soil* 248: 297-303.
131. Li L, Li S.M, Sun JH, Zhou LL, Bao XG, Zhang HG, Zhang FS (2007) Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 104: 11192-11196.
132. Li SM, Li L, Zhang F, Tang C, (2004) Acid phosphatase role in chickpea-maize intercropping. *Ann Bot* 94: 297-303.
133. Li W, Li L Sun J, Guo T, Zhang F, Baob X, Peng A, Tang C (2005) Effects of intercropping and nitrogen application on nitrate present in the profile of an Orthic Anthrosol in Northwest China. *Agric Ecos Env* 105: 483-491.
134. Li X, Mu Y, Cheng Y, Liu X, Nian H (2013) Effects of intercropping sugarcane and soybean on growth, rhizosphere soil microbes, nitrogen and phosphorus availability. *Acta Physiol Plant* 35: 1113-1119.

Références bibliographiques

135. Li YY, Yu C, Cheng X, Li CJ, Sun JH, Zhang FS, Lambers H, Li L (2009) Intercropping alleviates the inhibitory effect of N fertilization on nodulation and symbiotic N₂ fixation of faba bean. *Plant Soil* 323: 295-308.
136. Ligaba A, Yamaguchi M, Shen H, Sasaki T, Yamamoto Y, Matsumoto H (2004) Phosphorus deficiency enhances plasma membrane H⁺-ATPase activity and citrate exudation in greater purple lupin (*Lupinus pilosus*). *Functional Plant Biol* 31: 1075-1083.
137. Lithourgidis AS, Dordas CA, Damalas CA, Vlachostergios DN (2011) Annual intercrops: an alternative pathway for sustainable agriculture. *Australian J Crop Sci* 5 (4): 396-410.
138. Liu Y, Mi G, Chen F, Zhang J, Zhang F (2004) Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes contrasting P efficiency at low availability. *Plant Sci* 167: 217-223.
139. Liu Y, Wu L, Baddeley JA, Watson CA (2011) Models of biological nitrogen fixation of legumes. A review. *Agron Sustain*. doi: 10.1051/agro/2010008.
140. Luce MS, Whalen JK, Ziadi N, Zebarth BJ (2011) Nitrogen Dynamics and Indices to Predict Soil Nitrogen Supply in Humid Temperate Soils. Chapter two in *Advances In Agronomy*: 55-88.
141. Madamba R, Grubben GJH, Asante IK, Akromah R (2006) *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In: PROTA 1: Cereals and pulses/cereals and legumes. Brink M, Belay G. Ed. PROTA. Wageningen. Pays Bas, 327 p.
142. Mahapatra SC (2011) Study of grass-legume intercropping system in terms of competition indices and monetary advantage index under acid lateritic soil of India. *American J of Exp Agric* 1(1): 1-6.
143. Maire V (2005) Evaluation expérimentale d'un modèle de prélèvement du phosphore par une culture de maïs irriguée sur un sol sableux landais. Rapport de stage de recherche. Université Sciences Techniques Bordeaux 1. Ed. INRA. Bordeaux, 43p.
144. Maisongrande P (1996) Modélisation du cycle du carbone dans la biosphère terrestre (Intégration de données satellitaires). Doctorat de l'INP Toulouse. 189 p.
145. Mandal BK, Das D, Saha A, Mohasin M (1996) Yield advantage of wheat (*Triticum aestivum*) and chickpea (*Cicer arietinum*) under different spatial arrangements in intercropping. *Indian J. Agron* 41 (1): 17-21.
146. Manzoni S et Porporato A (2009) Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales. *Soil Biol Biochem* 41:1355-1379

Références bibliographiques

147. Marchand AL (2003) Etude de la rhizodéposition chez le maïs : influence de la distribution des photoassimilats aux racines et de la morphologie racinaire. Thèse INPL/ENSAIA.
148. Marschner A (1995) Minéral nutrition of high plants. Academic press London. 889p.
149. Martims LMV, Xavier GR, Rangel FW, Ribeiro JRA, Neves MCP, Morgado LB, Rumjanek NG (2003) Contribution of biological fixation to cowpea: a strategy for improving seed yield in the semi-arid region of Brazil. *Biol Fertil Soil* 38: 333-339.
150. Masera Omar R, Garza-Caligaris JF, Kanninen M, Karjalainen T, Liski J, Nabuurs GJ, Pussinen A, Jong BHJ, Mohren GMJ (2003) Modeling carbon sequestration in afforestation, agroforestry and forest management projects: the CO2FIX V.2 approach, *Ecological Modelling* 164: 177-199
151. Mazaheri D, Madani A, Oveysi M (2006) Assessing the land equivalent ratio (LER) of two corn (*Zea mays* L.) varieties intercropping at various nitrogen levels in Karaj, Iran. *J. Cent European Agric* 7(2): 359-364.
152. Mengel K et Kirkby E (2001) Principal of plant nutrition. 5^{ème} édition. Klumer Academic Publishers, 849p.
153. Molina JE et Smith P (1998) Modeling carbon and nitrogen processes in soils. *Adv Agron* 62: 253-298.
154. Mollier A et Pellerin S (1999) Maize root system and development as influenced by phosphorus deficiency. *Exp Bot* 50: 487-497.
155. Morel C, Tunney H, Plénet D, Pellerin S (2000) Transfer of phosphate ion between soil and solution : Perspectives in soil testing. *J. Environ Qual* 29: 50-59.
156. Morel C, Le Clech B, Linères M, Pellerin S (2006) Gare à la baisse de la biodisponibilité du phosphore. *Alter Agri* 79 : 21-23.
157. Morris RA et Garrity DP (1993) Resource capture and utilization in intercropping-water. *Field Crops Res* 34: 303-317.
158. Mullen MD, Israël DW, Wollum AG (1988) Effects of Bradyrhizobium japonicum and soybean (*Glycine max* L.) phosphorus nutrition on nodulation and dinitrogen fixation. *Appl Env Microbiol* 54: 2387-2392.
159. Mulongoy K (1985) Nitrogen fixing symbiosis and tropical ecosystem. In Singh SR, et Rachie KO. Cowpea research, production and utilization. Ed. New York, Etats- Unis, Wiley: 307- 315.

Références bibliographiques

- 160.** Naudin C, Corre-Hellou G, Pineau S, Crozat Y, Jeuffroy MH (2010) The effect of various dynamics of N availability on winter pea wheat intercrops: crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crop Res* 119: 2-11.
- 161.** Ng NQ, et Padulosi S (1991) Cowpea gene pool distribution and crop improvement. In crop genetic resources of Africa II. Ng NQ, Perrino P, Attere F, Zeden H. Ed. IITA, CNR, IBPGR and UNEP. IITA, Ibadan, Nigeria : 161-174.
- 162.** Nicolardot B, Recous S, Mary B (2001) Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: a simple dynamic model based on the C:N ratio of the residues. *Plant Soil* 83: 83-103.
- 163.** Nielsen CL et Hall AE (1985) Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) in the field to high night air temperature during flowering. I. Thermal regimes of production regions and field experimental system. *Field crop res* 10: 167-179.
- 164.** Nyabyenda, P (2005) Les plantes cultivées en régions tropicales d'altitude d'Afrique : Généralités, Légumineuses alimentaires, Plantes à tubercules et racines, Céréales. Gembloux : Presses Agronomiques de Gembloux.
- 165.** OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development) (2003) Consensus document on the biology of *Zea mays* L., subsp. Mays (maize). Series on harmonization of regulatory oversight in biotechnology 27: 49 P.
- 166.** Oelbermann M, Voroney RP, Kass DCL, Schlönvoigt AM (2006b) Soil carbon and nitrogen dynamics using stable isotopes in 19- and 10-year-old tropical agroforestry systems. *Geoderma* 130: 356-367.
- 167.** Ofori F, Stern WR (1987) Cereale-legume intercropping systems. *Advance in Agronomy* 41: 41-90.
- 168.** Ogenga-Latigo MW, Baliddawa CW, Ampofo JKO (1993) Factors influencing the incidence of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. on common beans intercropped with maize. *African Crop Sci J* 1: 49-58.
- 169.** Olivera M, Tejera N, Iribarne C, Ocana A, Lluch C (2004) Growth, nitrogen fixation and ammonium assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris*): effect of phosphorus. *Physiol Plant* 121: 498-505.
- 170.** Olorunmaiye PM (2010) Weed control potential of five legume cover crops in maize/cassava intercrop in a Southern Guinea savanna ecosystem of Nigeria. *Australian J Crop Sci* 4: 324-329.

Références bibliographiques

- 171.** Olsen SR, Cole CV, Watanabe WS, Dean LA (1954) Estimation of Available Phosphorus in Soil by Extraction with Sodium Bicarbonate. USDA Circular 939. U.S. Government Printing Office, Washington.
- 172.** Pan XW, Li WB, Zhang QY, Li YH, Liu MH (2008) Assessment on Phosphorus efficiency Characteristics of Soybean Genotypes in phosphorus-deficient Soils. *Agric Sci China* 7: 958-969.
- 173.** Pansu M, Bottner P, Sarmiento L, Metselaar K (2004) Comparison of five soil organic matter decomposition models using data from a ¹⁴C and ¹⁵N labeling field experiment. *Global Biogeochemical Cycles* 18: GB4022.
- 174.** Pansu M, et Gautheyrou J (2006) Handbook of soil analysis - mineralogical, organic and inorganic methods. Springer, Paris, Berlin, Heidelberg, New York, 993 p.
- 175.** Pansu M, Sarmiento L, Metselaar K, Hervé D, Bottner P (2007) Modelling the transformations and sequestration of soil organic matter in two contrasting ecosystems of the Andes. *European Journal of Soil Science* doi :10.1111/j.1365-2389.2006.00867.
- 176.** Pansu M, Martineau Y, Saugier B (2009) A modelling method to quantify in situ the input of carbon from roots and the resulting C turnover in soil. *Plant Soil* 317:103-120.
- 177.** Pansu M, Sarmiento L, Rujano MA, Ablan M, Acevedo D, Bottner P (2010) Modeling Organic transformations by Micro-Organisms of Soils in six contrasting ecosystems: validation of the MOMOS model. *Global Biogeochemical Cycles* 24:GB1008.
- 178.** Parton WJ, Schimel DS, Cole CV, Ojima DS (1987) Analysis of factors controlling soil organic matter levels in great plains grasslands. *Soil Sci Soci America J* 51:1173-1179.
- 179.** Pasquet RS et Baudoin JP (1997) Le niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In: l'amélioration des plantes tropicales. Charrier A, Jacquot M, Hammon S, Nicolas D. Ed. Cirad-Orstom. Montpellier, France: 483-505.
- 180.** Pendall E et King JY (2007) Soil organic matter dynamics in grassland soils under elevated CO₂: Insights from long-term incubations and stable isotopes. *Soil Biol Biochem* 39: 2628-2639.
- 181.** Penning de Vries FWT, Jansen DM, ten Berge HFM, Bakema A (1989) Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Pudoc.
- 182.** Petit JR, Jouzel J, Raynaud D, Barkov NI, Barnola JM, Basile I, Bender, M, Chappellaz J, Davis M, Delaygue G, Delmotte M, Kotlyakov VM, Legrand M, Lipenkov VY, Lorius C, Pépin L, Ritz C, Saltzman E, Stievenard M (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436.

Références bibliographiques

183. Piper CV (1912) Agricultural varieties of the cowpea and immediately related species. USDA. Bureau of plant industry (229). Washington, Government Printing Office : 1-160.
184. Plaxton WC (1996) The organization and regulation of plant glycolysis. *Plant Physiol Mol Biol* 47: 185-214.
185. Pochon N (1981) La prairie permanente à base de trèfle blanc. Ed. Institut technique de l'élevage bovin. Paris, 104p.
186. Pommela B, Gallais A, Coqueb M., Quiller I., Hirel B, Prioul JL, Andrieu B, Floriot M (2006) Carbon and nitrogen allocation and grain filling in three maize hybrids differing in leaf senescence. *Europ. J. Agron* 24: 203–211.
187. Poonguzhali S, Madhaiyan M, Sa T (2008) Isolation and identification of phosphate solubilizing bacteria from chinese cabbage and their effect on growth and phosphorus utilization of plants. *Microbiol Biotechnol* 18: 773-777.
188. Pujola M, Farreras A, Casanas F (2007) Protein and starch content of raw, soaked and cooked beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Food Chemistry* 102: 1034-1041.
189. Pursglove JW (1976) The origin of migrations of crops in tropical Africa. On Origins of African plants domestication. J. Harlan. Ed. Mouton Publishers, The Hague: 291-309.
190. Qiao YF, Tang C, Han X.Z, Miao S (2007) Phosphorus deficiency delays the onset of nodule function in soybean. *J Plant Nutr* 30: 1341-1353.
191. Quin FM (1997) Introduction. In: *Advances in Cowpea research*. Singh BB, Mohan Raj DR, Dashiell KE, Jackai LEN. Ed. Copublication of international institute of tropical agriculture (IITA), Ibadan, Nigeria and Japan international institute research center for agricultural sciences.
192. Raghothama KG, Muchhal US, Kim DH, Bucher M (1998) Molecular regulation of plant phosphate transporters. *See Ref 99*: 271-80.
193. Raghothama KG (1999) Phosphate acquisition. *Annual Rev Plant Physiol Plant Molec Biol* 50: 665-693.
194. Raich JW et Schlesinger WH (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate, *Tellus Series B-Chemical And Physical Meteorology* 44: 81-99.
195. Raoul C (2003) **Le sol propriétés et fonction, constitution et structure phénomène aux interfaces. Ed. Dunod, France agricole, Paris, 455p.**

Références bibliographiques

196. Renaudat J (2005) Le cycle du carbone : une clé pour l'environnement. Mémoire de fin de formation à la haute qualité environnementale, Ecole d'Architecture de Lyon, Lyon. 60p.
197. Richardson AE, Hocking PJ, Simpson RJ, George TS (2009) Plant mechanisms to optimize access to soil phosphorus. *Crop Pasture Sci* 60: 124-143.
198. Robertson MJ *et al* (2002) Simulation of growth and development of diverse legume species in APSIM. *Aust J Agric Res* 53: 429-446.
199. Rubio G, Zhu J, Lynch JP (2003) A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American J Bot* 90: 143-152.
200. Russell AE (2002) Relationship between crop-species diversity and soil characteristics in southwest Indian agroecosystems. *Agr Ecosyst Environ* 92: 235-249.
201. Saber S, Alkama N, Abdely C, Drevon J.J (2008) Proton efflux by nodulated roots varies among common-bean genotypes (*Phaseolus vulgaris*) under phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr. Soil Sci* 171: 242-248.
202. Saïdani M (1977) La culture du maïs. *Céréaliculture* 4: 30 P.
203. Sales MP, Gerhardt IR, Grossi-deSà MF, Xavier-Filho J (2000) Do legume storage proteins play a role in defending seeds against bruchids? *Plant physiol* 124: 515-522.
204. Samahadthai P, Vityakon P, Saenjan P (2010) Effects of different quality plant residues on soil carbon accumulation and aggregate formation in a tropical sandy soil in Northeast Thailand as revealed by a 10-year field experiment. *Land Degradation and Development* 21: 463-473.
205. Schapendonk AHCM, Dijkstra P, Groenwold J, Pot CS, Van de Geijn SC (1997) Carbon balance and water use efficiency of frequently cut *Lolium perenne* L. swards at elevated carbon dioxide. *Global Change Biology* 3: 207-216.
206. Scherr SJ et McNeely JA (2008) Biodiversity conservation and agricultural sustainability : towards a new paradigm of 'eco-agriculture' landscapes. *Philos Trans Royal Soc B* 363: 477-494.
207. Schimel DS, Enting IG, Heimann M, Wigley TML, Raynaud D, Alves D, Siegenthaler U (1994) CO₂ and the Carbon Cycle. In: *Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and An evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios*, J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, J. Bruce, Hoesung Lee, B.A. Callander, E. Haites, N. Harris and K. Maskell (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK: 39-71.
208. Schleper C (2008) Metabolism of the deep. *Nature* 456: 712-714

Références bibliographiques

- 209.** Schulze J, Drevon JJ (2005) P-deficiency increases the O₂ uptake per N₂ reduced in alfalfa. *J Exp Bot* 56:1779-1784.
- 210.** Serratos-Hernandez JA (2009) The origin and diversity of maize in the American continent. Ed. Green Peace, Mexico, 33 P.
- 211.** Shen AL, Li XY, Kanamori T, Arao T (1996) Effect of long-term application of compost on some chemical properties of wheat rhizosphere and non-rhizosphere soils. *Pedosphere* 6: 355-363.
- 212.** Shen QR, Chu GX (2004) Bi-directional nitrogen transfer in an intercropping system of peanut with rice cultivated in aerobic soil. *Biol Fert Soil* 40: 81-87.
- 213.** Shen H, Chen J, Wang Z, Yang C, Sasaki T, Yamamoto Y, Matsumoto H, Yan X (2006) Root plasma membrane H⁺ATPase is involved in the adaptation of soybean to phosphorus starvation. *Journal of Experimental Botany* 57: 1353-1362.
- 214.** Singh BB (2002) Recent genetic studies in cowpea. In: Challenges and opportunities for Enhancing sustainable Cowpea production. Farkun CA, Tarawali SA, Singh BB, Kormawa PM, Tamo M. Ed. IITA, Ibadan, Nigeria: 3-13.
- 215.** Soltner D (2005) Les grandes productions végétales. 20eme Edition. Collection sciences et techniques agricoles. Bressuire, France, 472 p.
- 216.** Soltner D (2007) Les bases de la production végétale. Tome 4. La plante et son amélioration. 7ème édition. Paris , 304 p.
- 217.** Sparling G, Vojvodić-Vuković M, Schipper LA (1998) Hot-water-soluble C as a simple measure of labile soil organic matter: the relationship with microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* 30: 1469-1472.
- 218.** Srivastava SC et Singh JS (1989) Effect of cultivation on microbial biomass C and N of dry tropical forest soil. *Soil Biol Fert Soils* 8: 343-348.
- 219.** Stanford G et Smith SJ (1972) Nitrogen mineralization potentials of soils. *Soil Sci Soc American Proc* 36: 465-472.
- 220.** Stanton WR, Doughty J, Tetteh RO, Steele WM (1970) Les légumineuses à grains en Afrique. Ed. Lavoisier. FAO, Rome, 191p.
- 221.** Ström L, Andrew G, Owen Douglas L, Godbold David L, Jones L (2005) Organic acid behaviour in calcareous soil implications for rhizosphere nutrient cycling. *Soil Biol Biochem*: 1-9.
- 222.** Steele WM (1972) Cowpea in Nigeria. Thèse doctorat, Reading University, England. 78 p.
- 223.** Studdert GA et Echeverría HE (2000) Crop Rotations and Nitrogen Fertilization to Manage Soil Organic Carbon Dynamics. *Soil Sci Soci America* 64: 1496-1503.

Références bibliographiques

224. Takim FO (2012) Advantages of Maize-Cowpea Intercropping over sole Cropping through Competition Indices. *J Agric Biodivers Res* 4: 53-59.
225. Tang C, Mclay CDA, Barton L (1997) A comparison of proton excretion of twelve pasture legumes grown in nutrient solution. *Australian J Exp Agric* 37: 563-570.
226. Tang C, Fang RY, Raphael C (1998) Factors affecting soil acidification under legumes: Effect of phosphorus supply. *Australian J Agric Res* 49: 657-664.
227. Tang C, Hinsinger P, Drevon JJ, Jaillard B (2001) Phosphorus deficiency impairs early nodule functioning and enhances proton release in roots of *Medicago truncatula* L. *Ann Bot* 88: 131-138.
228. Tang C, Drevon JJ, Jaillard B, Souche G, Hinsinger P (2004) Proton efflux of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency. *Plant Soil* 260: 59-68.
229. Tatiana M. (2008) Studies on the characteristics of phosphorus efficiency of native soybean (*Glycine max* L.) germplasm: Differences in characteristics of phosphorus efficiency of shoot and root among soybean genotypes and correlation analysis. *J Chinese Oil Crop* 22: 48-53.
230. Thompson LM, Troeh FR (1973) *Soils and Soil Fertility*. Mc Graw-Hill, Montreal. 495p.
231. Thornton B., Paterson E., Midwood AJ., Sim A., Pratt SM. 2004. Contribution of current carbon assimilation in supplying root exudates of *Lolium perenne* measured using steady-state ¹³C labelling. *Physiol Planta* 120 (3): 434-441.
232. Timko MP, Ehlers JD, Roberts PA (2007) Cowpea. In: *Pulses. Sugar and Tuber crops, Genome mapping and molecular breeding in plants* (3), Kole C. Ed. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 49-67
233. Thuriès L, Pansu M, Feller C, Herrmann P, Rémy JC (2001) Kinetics of added organic matter decomposition in a Mediterranean sandy soil. *Soil Biol. Biochem.* 33:997-1010.
234. Thuriès L, Pansu M, Larré-Larrouy MC, Feller C (2002) Biochemical composition and mineralization kinetics of organic inputs in a sandy soil. *Soil Biol. Biochem* 34:239-250.
235. Trenbath BR (1993) Intercropping for the management of pests and diseases. *Field Crops Res* 34: 381-405.
236. USDA (United Stat Departement of Agriculture), (2005) Germplasm resources information network (GRIN). Base de données en ligne. URL : <http://www.ars-grin.gov/egi-bin/npgs/html/taxon.pl>

Références bibliographiques

237. Vadez V, Rodier F, Payré H, Drevon JJ (1996) Nodule permeability to O₂ and nitrogenase-respiration in bean genotype varying in the tolerance of N₂ fixation to P deficiency. *Plant Physiol Biochem* 346: 871-878.
238. Valizadeh GR, Rengel Z, Rate AW (2003) Response of wheat genotypes efficient in P utilization and genotypes responsive to P fertilisation to different P banding depths and watering regimes. *Australian J Agric Res* 54 (1): 59-65.
239. Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem* 19: 703-707.
240. Vance CP (2001) Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. *Plant nutrition in a world of declining renewable resources. Plant Physiol* 127: 390-397.
241. Vanderborcht T et Baudoin JP (2001) Cowpea. In : *Crop production in tropical Africa*. Raemaekers RH. Ed. DGIC (Directorate General for International Co-operation), Ministry of foreign affairs, External trade and international co-operation, Brussels, Belgium: 334-348.
242. Van Groenigen KJ, Hastings A, Forristal D, Roth B, Jones M, Smith P (2011) Soil C storage as affected by tillage and straw management: An assessment using field measurements and model predictions. *Agric Ecosy Environ* 140: 218-225.
243. Venora G, et Padulosis, S (1997) Karyotypic analysis of wild taxa of *Vigna unguiculata* (L.) Walpers. *Caryologia* 50: 125-128.
244. Verdcourt B (1970) Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the flora of tropical east Africa. IV. *Kew Bull* 24: 507-569.
245. Wasaki J, Yamamura T, Shinano T, Osaki M (2003) Secreted acid phosphatase is expressed in cluster lupin in response to phosphorus deficiency, *Plant Soil* 248: 129-136.
246. Watanabe I, Hakoyama S, Teraso T, Singh BB (1997) Evaluation methods for drought tolerance in cowpea. In: *Advances in cowpea research*. Singh BB, Mohan Raj DR, Dashiell KE, Jackai LEN. Ed. Copublication of international institute of tropical agriculture (IITA) and Japan international research center for agricultural sciences (JIRCAS): 141-146.
247. Watson SA (1988) Corn marketing, Processing and utilization. In. G.F. Sprague and J.W. Dudley ed. *Corn and corn improvement*: 881-940.
248. White PJ (1994) Properties of corn starch. Chapter 2. In: Hallauer A.R., ed. *Specialty corns*. CRC Press Inc Boca Raton, USA: 29-54.
249. White PJ, Broadley MR (2003) Calcium in plants. *Ann Bot* 92: 487-511.

Références bibliographiques

- 250.** Wortmann CS, Kirkby RA, Eledu CA, Allen DJ (1998) Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Africa. CIAT, Cali, Colombia.
- 251.** Wu J, Joergenson RG, Pommerening B, Chaussod R, Brookes PC (1990) Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction : An automated procedure. *Soil Biol Biochem* 22: 1167-1169.
- 252.** Yuste JC, Janssens IA, Carrara A, Ceulemans R (2004) Annual Q10 of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Glob Change Biol* 10: 161-169.
- 253.** Zaidi A, Khan M.S, Amil M (2003) Interactive effect of rhizotrophic microorganisms on yield and nutrient uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Eur J Agron* 19: 15-21.
- 254.** Zaidi A, Khan MS, Ahemad M, Oves M (2009) Plant growth promotion by phosphate solubilizing bacteria. *Acta Microbiol et Immunol Hung* 56: 283-284.
- 255.** Zapata E et Roy R.N (2004) Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. *Bulletin FAO : Engrais et nutrition végétale* 13 : 25-29.
- 256.** Zhang F et Li L (2003) Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency. *Plant soil* 248:305-312.
- 257.** Zhang F, Zhang S, Zhang J, Zhang R, Li F (2004) Nitrogen fertilization on uptake of soil inorganic phosphorus fractions in the wheat root zone. *Soil Sci Soc America J* 68: 1890-1895.
- 258.** Zheng Y, Zhang F, Li L (2003) Iron availability as affected by soil moisture in intercropped peanut and maize. *J. Plant Nutr* 26: 2425-2437.
- 259.** Zingore S, Murwira HK, Delve RJ, Giller KE (2008) Variable grain legume yields, responses to phosphorus and rotational effects on maize across soil fertility gradients on African smallholder farms. *Nutr Cycl Agroecosys* 80: 1-18.