

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
المدرسة الوطنية العليا للعلوم الفلاحية
Ecole Nationale Supérieure Agronomique
El-Harrach, Alger



Ecole Doctorale de Biotechnologies Végétales

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de Magister en

Biotechnologies Végétales

Sujet

Caractérisation de la variabilité génétique associée à la fixation symbiotique de l'azote et à la biodisponibilité du phosphore chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.)

Par : KRAIMAT Mohamed

Soutenu à l'ENSA, le : 17 / 09 / 2012 devant le jury composé de :

Président : M. KHELIFI L. prof.

Directeur de Thèse : M. OUNANE S.M. prof.

Co-Directeur de Thèse : Mme. DJEBARA M. CC.

Examineurs : Mme. ALKAMA N. MCA.

M. BOUZNAD Z. Prof.

2011-2012

Remerciements

Je tiens à exprimer ma plus profonde gratitude, ma plus chaleureuse amitié ainsi que mon plus grand respect à M. OUNANE SM., professeur à l'ENSA, directeur de cette thèse pour tous ses encouragements, son aide ainsi que ses conseils précieux durant la réalisation de ce modeste travail.

J'adresse mes sincères remerciements à Mme. DJEBARA M., chargée de cours à l'USTHB, pour avoir accepté de co-diriger ce travail tout au long de sa réalisation, pour ses interventions précieuses et les conseils qu'elle a bien voulu consacrer à cette thèse.

Mes vifs remerciements vont également à M. KHELIFI L., professeur à l'ENSA, pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider le jury de la thèse.

Je tiens également à remercier M. BOUZNAD Z., Professeur à l'ENSA, pour avoir accepté d'examiner ce modeste travail.

Je dois tout autant de remercier Mme. ALKAMA N., maître de conférences A à l'Université Mouloud Mammeri (Tizi ouzou), aussi pour avoir examiné ce travail.

Ce travail n'aurait pu être mené à terme sans l'aide directe ou indirecte de nombre d'amis et de collègues de l'ENSA. Je citerai plus particulièrement M. Nourredine, responsable du Laboratoire d'analyse du sol pour ses nombreuses orientations durant la réalisation de ce travail.

Je n'aurai garde d'oublier les collègues de l'Agence Nationale pour la Conservation de la Nature, Unité de Conservation et de Développement de Laghouat pour leurs précieux conseils.

Merci à ma famille et mes amis, pour leur participation précieuse à mon équilibre par leur présence, leur confiance et leur soutien, depuis déjà bien avant ma thèse.

Dédicaces

*A mes chers parents, en témoignage de ma
Fidèle affection et de ma reconnaissance pour
votre amour, vos sacrifices et vos encouragements*

A mes sœurs : Houria, Samia, Nacira, et mes frères:

*Nesreddine, Bouhafs, Abdessalam,
en reconnaissance de leur encouragement, de leur aide
et de leur patience au cours de mes longues années d'étude.*

A mes collègues de L'UCD de Laghouat

A tous mes amis et mes collègues

Je dédie ce travail

Mohamed

Résumé :

Dans les régions méditerranéennes, la production agricole et les rendements des cultures sont largement dépendant de la disponibilité en eau et en éléments minéraux au moment opportun. Parmi ces éléments minéraux, Le phosphore limite la production végétale dans de nombreux sols. C'est le cas de la plupart des sols méditerranéens, carbonatés en particulier. L'arachide est une légumineuse qui peut se compter sur la fixation symbiotique de l'azote pour satisfaire ses besoins en azote. Cependant, la faible disponibilité du phosphore dans les sols méditerranéens réduit fortement les rendements de cette culture. Les résultats obtenus durant les deux stades de développement des cultures (Floraison et récolte), ont confirmé l'effet positif de l'apport du TCP sur les caractères: agro-morphologiques (biomasses sèches, ramification, surface foliaire et rendement), physiologiques (assimilation de nitrate, fixation de N₂ et accumulation du P dans les organes) et les caractéristiques chimiques de la rhizosphère des populations d'arachide cultivées. Nous avons pu distinguer parmi les cinq écotypes testés, l'efficacité des écotypes du sud d'utiliser le TCP en présence de la souche BR01, après un criblage des cinq écotypes locaux étudiés, en tenant compte essentiellement des paramètres d'efficacité d'utilisation du P (PUE) et d'accumulation des biomasses aériennes.

Mots clefs : biodisponibilité du phosphore, rhizosphère, *rhizobium*, légumineuse, arachide, TCP.

Abstract :

In Mediterranean areas, agricultural production and crop yields are highly dependent on the availability of water and nutrients at the convenient period time. Among these mineral nutrients, phosphorus limits plant production in many soils. This is true of most Mediterranean soils, especially carbonated. The peanut is a legume that can rely on symbiotic nitrogen fixation to meet its nitrogen requirements. However, the low availability of P in Mediterranean soils greatly reduces the yields of this crop. The results obtained during the two stages of crop development (flowering and harvest), confirmed the positive effect of the contribution of TCP on the characters: agro-morphological (dry biomass, branching, leaf area and yield), physiological (assimilation of nitrate, N₂ fixation and P accumulation in organs) and chemical characteristics of the rhizosphere populations of cultivated peanut. We are able to distinguish among five ecotypes tested, ecotypes of efficiency of the South ecotypes to use TCP in the presence of strain BR01 after a screening of five local ecotypes studied, with phosphorus use efficiency (PUE) and shoot biomass accumulation.

Key words: Phosphorus bioavailability, rhizosphere, *Rhizobium*, leguminous, peanut, TCP.

المخلص:

يعتمد الإنتاج الزراعي في مناطق البحر الأبيض المتوسط اعتمادا كبيرا على توفر المياه والمواد الغذائية في الوقت المناسب. من بين هذه العناصر المعدنية يحد الفوسفور من الإنتاج النباتي بأنواع متعددة من التربة. وهذا ينطبق على معظم أنواع التربة البحر الأبيض المتوسط ، خصوصا الكلسية. يعتبر الفول السوداني من البقوليات التي تعتمد على تثبيت الأزوت لتلبية احتياجاتها من هذا العنصر . ومع ذلك، فإن قلة توافر الفوسفور في تربة البحر الأبيض المتوسط يقلل بدرجة كبيرة من انتاج هذا المحصول. أكدت النتائج التي المتحصل عليها خلال مرحلتي نمو المحاصيل (فترة الإزهار والحصاد) على الأثر الإيجابي للبكتيريا العقدية و إضافة الفوسفور المركب الحروف: الزراعية والمورفولوجية (الكتلة الحيوية الجافة، والمتفرعة، ومساحة الورقة والمر دودي) والفسولوجية (الاستيعاب النترات، تثبيت الأزوت و إنتاج الكتلة الحيوية الجافة)، والخصائص الكيميائية للأنواع الخمسة من الفول السوداني المزروعة. بعد فحص هذه الأنواع تبين فعالية أنواع الجنوب في استخدام الفوسفور ثلاثي الكالسيوم في وجود سلالة البكتيريا العقدية BR01 و التي تمثلت في فعالية الاستخدام الفوسفور وإنتاج الكتلة الحيوية الجوي.

الكلمات الأساسية : الوفرة البيولوجية للفوسفور، ريزوسفير، البكتيريا العقدية ، البقوليات، الفول السوداني، الفوسفور ثلاثي الكالسيوم.

Listes des figures

Figure	Page
Figure 1. Evolution des superficies d'arachides cultivées en Algérie	8
Figure 2. Dialogue moléculaire entre les <i>rhizobia</i> et les Légumineuses	11
Figure 3. Mécanisme de réduction de l'azote moléculaire en ammoniac	13
Figure 4. Vue générale du dispositif expérimental	24
Figure 5. Procédure d'une analyse d'image en utilisant l'ImageJ	27
Figure 6. Photographie du « Chlorophyll Mètre »	29
Figure 7. Variation de la biomasse aérienne des populations d'arachide au stade de floraison en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	34
Figure 8. Variation de la biomasse aérienne des populations d'arachide au stade de récolte en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	35
Figure 9. Variation de la biomasse racinaire des populations d'arachide au stade de floraison en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	36
Figure 10. Variation de la biomasse racinaire des populations d'arachide au stade de récolte en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	37
Figure 11. Variation de la biomasse nodulaire des populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	37
Figure 12. Variation de la surface foliaire chez les plantes d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	38
Figure 13. Variation de la hauteur de la tige principale en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	39
Figure 14. Variation du nombre de ramifications en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	39
Figure 15. Variation du nombre de gousses/plant chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	40
Figure 16. Variation du rendement en g/plant chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	41
Figure 17. Variation de la teneur en sucres solubles en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	44

Figure 18. Corrélation entre le développement de la surface foliaire et l'accumulation des sucres solubles	44
Figure 19. Variation des teneurs relatives en chlorophylles en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	46
Figure 20. Variation de l'activité réductrice d'acétylène en fonction de l'apport du TCP	47
Figure 21. Variation de l'activité nitrate réductase chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	49
Figure 22. Variation des quantités de P accumulées dans les tissus aériennes chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	51
Figure 23. Variation des quantités de P prélevées par les racines chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation	51
Figure 24. Variation des teneurs en P des graines en fonction du TCP et de l'inoculation	52
Figure 25. Sections photographiques des gynophores de trois génotypes d'arachide [ICGV 87358 (A), Kintoki (B) et Wasedairyu (C)]	55
Figure 26. Variation des valeurs de RPAE chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	56
Figure 27. Variation des valeurs de PUE chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	57
Figure 28. Corrélation entre les valeurs de RPAE et les biomasses aériennes	57
Figure 29. Teneurs en phosphore assimilable (P_2O_5) des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	59
Figure 30. Teneurs en phosphore assimilable (P_2O_5) des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	60
Figure 31. Quantités de phosphore assimilable (P_2O_5) dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques inoculés et traités avec le TCP	60
Figure 32. Teneurs en nitrate (NO_3^-) des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	61
Figure 33. Teneurs en nitrate (NO_3^-) des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	61

Figure 34. Variation du pH des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	62
Figure 35. Variation du pH des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation	63
Figure 36. Comparaison du pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques inoculés et traités au TCP	63
Figure 37. Représentation des variables sur le plan factoriel	67
Figure 38. Représentation des individus sur le plan factoriel	68

Liste des tableaux

Tableau	Page
Tableau I. Classification et principales caractéristiques des arachides cultivées	4
Tableau II. Besoins de l'arachide en éléments minéraux	7
Tableau III. Production des arachides en Algérie (1995-2009)	8
Tableau IV. Caractéristiques et filiation des groupes majeurs de <i>Rhizobia</i>	9
Tableau V. Caractéristiques des populations d'arachide utilisées	23
Tableau VI: caractéristiques physico-chimiques du sol	33

Liste des abréviations

ACP : Analyse en composantes principales

ANR : Activité nitrate réductase

ARA : Activité réductrice d'acétylène

CPG : Chromatographie en phase gazeuse

Fd red : Ferrédoxine réduite

GOGAT : Glutamine 2-oxoglutarate aminotransférase

GS : Glutamine synthétase

HATS : Height affinity transport system

LATS : Low affinity transport system

NiR : Nitrite réductase

NR : Nitrate réductase

PGPR : Plant growth promoting rhizobacteria

PSB : Bactéries solubilisatrices du phosphore

PUE : Phosphorus utilization efficiency

RPAE: Root phosphorus absorption efficiency

TCP : Tricalcium phosphate

YEMB : Yeast mannitol Broth

YMA: Yeast mannitol agar

RuBP: Ribulose bisphosphate

QTL : Quantitative trait locus

PPM: Partie par million

Sommaire

Introduction.....	1
Chapitre I : Revue bibliographique.....	4
1. La symbiose Arachide- <i>rhizobia</i>	4
1.1. L'arachide	4
1.1.1. Origine et classification.....	4
1.1.2. Morphologie et développement de la plante.....	4
1.1.3. Exigences écologiques et climatiques de la plante.....	6
1.1.4. Situation de la culture de l'arachide en Algérie.....	7
1.2. Le microsymbionte.....	8
1.2.1. Définition	8
1.2.2. Taxonomie.....	8
1.3. Mise en place de la nodulation chez les légumineuses.....	10
1.4. Nutrition azotée des légumineuses.....	11
1.4.1. Réduction des nitrates.....	12
1.4.2. Fixation biologique de l'azote.....	12
2. Le phosphore.....	16
2.1. Le phosphore dans le système sol-plante.....	16
2.1.1. Le phosphore dans le sol.....	16
2.1.2. Le phosphore dans la plante.....	19
2.1.2.1. Prélèvement du phosphore par la plante.....	20
2.2. Déficience du sol en P et les stratégies du prélèvement par la plante.....	20
Chapitre II : Matériels et méthodes.....	22
1.1. Matériels biologiques.....	22

1.1.2. Matériel végétal.....	22
1.1.3. Souche bactérienne.....	22
1.1.4. Milieu de culture.....	22
1.1.5. Préparation de l'inoculum.....	22
2. Méthodes.....	24
2.1. Analyses physico-chimiques du sol.....	24
2.2. Dispositif expérimental.....	24
2.3. Caractères étudiés.....	25
2.4. Méthodes de détermination des paramètres agro-morphologiques.....	25
2.4.1. Surface foliaire	25
2.4.2. Hauteur et nombre de ramifications des plants.....	27
2.4.3. Nombre de gousses.....	27
2.4.4. Nombre de graines.....	28
2.4.5. Poids de matière sèche.....	28
2.5. Analyses biochimiques et physiologiques des échantillons végétaux.....	28
2.5.1. Dosage de l'activité nitrate réductase (ANR).....	28
2.5.2. Détermination des teneurs relatives en chlorophylles.....	28
2.5.3. Dosage des sucres solubles.....	29
2.5.4. Détermination de la teneur en phosphore des plantes.....	30
2.5.5. Mesure de l'activité réductrice d'acétylène (ARA).....	30
2.6. Analyses physico-chimiques des sols rhizosphériques et non rhizosphériques.....	31
2.6.1. Mesure du pH.....	31
2.6.2. Dosage du nitrate.....	31

2.6.3. Dosage du phosphore assimilable.....	31
2.7 Calcul de la RPAE et de la PUE.....	32
2.8. Analyses statistiques.....	32
Chapitre III : Résultats et discussions.....	33
1. Résultats des analyses physico-chimiques du sol.....	33
2. Effet de l'apport du TCP et de l'inoculation sur les caractères agromorphologiques	34
2.1. Biomasse aérienne.....	34
2.2. Biomasse racinaire.....	35
2.3. Biomasse nodulaire.....	37
2.4. Surface foliaire.....	38
2.5. Hauteur de la tige principale et nombre de ramifications.....	38
2.6. Nombre de gousses/plant et rendement en g/plant.....	40
3. Effet de l'apport du TCP et de l'inoculation sur les caractères physiologiques.....	43
3.1. Sucres solubles.....	43
3.2. Teneurs relatives en chlorophylles.....	45
3.3. Fixation symbiotique de l'azote.....	46
3.4. Activité nitrate réductase.....	48
3.5. Quantité de P prélevée et statut phosphaté des plantes.....	50
4. Effet sur l'efficacité d'absorption du P par les racines (RPAE) et l'efficacité d'utilisation du P (PUE) par les plantes.....	55
5. Comparaison de la composition en nutriment (P_2O_5 et NO_3^-) et du pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques au stade de floraison.....	59
5.1. Disponibilité du P_2O_5 dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques.....	61
5.2. Teneurs en nitrate dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques.....	61
5.3. pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques.....	62

6. Regroupement des populations d'arachide.....	66
Conclusion.....	70
Références bibliographiques.....	72
Annexes.	90

Introduction

Introduction

L'intérêt des légumineuses réside dans leurs richesses en protéines qui représentent 20 à 25 % de leur poids sec, soit 2 à 3 fois plus que dans la majorité des céréales. Elles constituent donc un excellent complément alimentaire à la plupart des céréales pour assurer l'équilibre protéique à l'organisme. Elles sont aussi une source importante d'huiles végétale dont plus de 35% proviennent de légumineuses avec en tête le soja et l'arachide (**Graham et Vance, 2003**). Bien que, leur intérêt comme source de protéines pour l'alimentation humaine (haricot, pois, fève,...) soit capital, elles sont aussi indispensables à la production animale en termes de fourrages grâce à leur système végétatif, producteur de matière verte (luzerne, trèfle, sainfoin,...) (**CORPEN, 1999**). Les surfaces allouées à leur culture représentent 12 à 15% des terres cultivables dans le monde et leur production représente 27% de la production mondiale des cultures (**Graham et Vance, 2003**).

L'intérêt pour les légumineuses à graines, dans le bassin méditerranéen, a considérablement augmenté durant ces dernières années pour la sécurité alimentaire en protéines certes mais également pour la diversification des systèmes de production céréalière (**Drevon, 2009**). En effet, les légumineuses sont capables de fixer l'azote atmosphérique par un processus biologique réalisé grâce à l'association symbiotique avec des micro-organismes dits fixateurs d'azote ou diazotrophes. L'association *rhizobia*-légumineuses est la plus efficace et la plus étudiée. Elle conduit à la formation d'un organe racinaire, le nodule, à l'intérieur duquel les bactéries se multiplient et se transforment en bactéroïdes. Ces derniers sont capables de réaliser, grâce à la nitrogénase, la réduction de l'azote atmosphérique en ammoniac directement assimilable par la plante. Par ailleurs, les cultures succédant aux légumineuses peuvent aussi bénéficier indirectement de l'azote fixé par l'entremise des résidus laissés par la légumineuse (**Chalck, 1998 ; Bado, 2002**).

La plupart des travaux montrent que les effets de la culture des légumineuses sont remarquables après 2 à 3 années. Ces effets sont observables même en l'absence d'engrais et quel que soit le type de fumure utilisée. Elles peuvent augmenter les rendements de la culture suivante de 70 à 100% comparativement à la monoculture (**Bado et al., 2002**). Une rotation jachère-sorgho peut permettre de doubler par exemple les rendements du sorgho mais des essais de longue durée ont révélé que les rotations avec l'arachide ou le niébé permettaient de tripler ou même de quadrupler les rendements de la culture venant après la légumineuse

Ainsi, une rotation jachère-céréale produit des rendements plus élevés que la monoculture mais elle demeure moins efficace qu'une rotation légumineuse-céréale (**Bado et al., 2002**). La fixation symbiotique de l'azote moléculaire fournit chaque année, à l'échelle de la planète, une quantité d'azote assimilable équivalente à celle synthétisée par voie chimique dans l'industrie des engrais (**Dénarié et Joly, 1994**) et confère aux légumineuses 40 à 80% de leurs besoins en azote, selon les espèces. Elle introduit chaque année dans les cycles biologiques 120 millions de tonnes d'azote soit plus du double de l'apport dû aux bactéries libres (**Davet, 1996**). Le point fort des légumineuses est donc, leur faible coût énergétique et leur faible contribution aux gaz à effets de serre, directement liés à l'absence de fertilisation azotée (**Pinochet et al., 2006 in Cheaib, 2006**). La réduction de la fertilisation azotée et l'amélioration des coûts et bilans énergétiques représentent aujourd'hui un objectif commun à plusieurs filières agricoles dans la perspective non seulement d'améliorer une compétitivité économique, mais surtout de réduire les impacts environnementaux liés à la pratique intensive des cultures.

La symbiose qui nous intéresse est l'association *Rhizobia-Arachis hypogaeae* L. L'arachide est particulièrement cultivée dans les régions arides et semi-arides d'Afrique. Des travaux indiquent que l'arachide fixerait environ 10 à 16 kg ha⁻¹ dans l'atmosphère soient 37 à 47% de son azote total (**Rusli et al., 1998 ; Bado, 2002**). Cependant, le phosphore constitue un autre facteur limitant majeur. En effet, le phosphore intervient dans toutes les réactions qui exigent de l'énergie. Il entre également dans la composition des lipides membranaires et des acides nucléiques ainsi que dans les phosphoprotéines qui sont impliquées dans la photosynthèse (RUBP soit bi-phosphate Ribulose) ou encore la respiration (Glucose-6-Phosphate) (**Fardeau et Morel, 2002**). Le problème de cette déficience peut être résolu par l'application des fertilisants phosphatés inorganiques. En Algérie, les sols cultivés notamment les zones céréalières sont pour la plupart alcalin en raison de la présence de roches calcaires et du climat semi aride. Dans ce type de sol, le phosphore est souvent immobilisé par les carbonates de calcium (**Wissuwa et Ae, 1999 ; Oburger et al., 2010**). En effet, environ 80% du phosphate apporté au sol est rapidement complexé par le calcium et devient donc non disponible pour les plantes (**Matar et al., 1992; Hoffland, 1989**). Les résultats obtenus par diverses études, montrent que les plantes de façon générale et les légumineuses en particulier réagissent différemment au phosphate contenu dans le sol selon les espèces et les variétés auxquelles elles appartiennent. Cela pourrait être expliqué par les modifications

morphologiques et physiologiques des racines ayant pour conséquences des modifications des caractéristiques rhizosphériques permettant d'augmenter la biodisponibilité de cet élément (Nagarajah *et al.*, 1970 ; Gardener *et al.*, 1981 ; Subbarao *et al.*, 1997 ; Bar-Yosef, 1991 ; Hinsinger, 2001a; Vadez et Drevon, 2001 ; Alkama, 2010).

Ce problème d'insuffisance de P pourrait donc être allégé si des cultivars d'arachide qui peuvent utiliser une grande partie de ce large et insoluble pool de P, pouvaient être identifiés ou améliorés. De tels cultivars qui se comporteraient non seulement mieux en l'absence de la fertilisation, mais qui devraient en outre être plus efficaces aux engrais phosphatés quand la fixation des engrais phosphatés est un problème et quand les formes de phosphate insoluble doivent être utilisées (Bekele *et al.*, 1983).

Dans ce contexte, nous nous sommes proposés :

- L'étude des réponses agro-morphologiques, physiologiques et biochimiques de cinq populations d'arachide vis-à-vis du phosphore insoluble ainsi que l'impact de l'inoculation d'une souche rhizobienne spécifique à l'arachide en l'occurrence la souche *Bradyrhizobium* sp sur ces réponses
- L'étude des caractéristiques chimiques du sol rhizosphérique et non rhizosphérique dans chaque cas.

Chapitre I: Revue bibliographique

1. La symbiose Arachide-*rhizobia*

1.1. L'arachide

1.1.1. Origine et classification

L'arachide cultivée (*Arachis hypogaea* L.) est une légumineuse herbacée annuelle originaire de l'Amérique tropicale. Elle appartient à la sous-famille *Papilionoideae* de la famille de *Fabaceae*. Sa dissémination s'est faite à partir de la côte Péruvienne en direction de l'Extrême-Orient d'une part, et à partir de la côte Brésilienne en direction de l'Afrique de l'Ouest d'autre part. De nos jours, la culture de l'arachide est plus importante dans les régions tropicales et subtropicales de l'Asie et de l'Afrique que dans les régions d'où elle est originaire (Gillier et Silvestre, 1969 ; Clavel et Gautreau, 1997 ; Schilling, 2003).

L'ensemble des variétés cultivées est généralement classé en fonction de critères bien déterminés conduisant aux trois grands groupes, dont les caractéristiques et la position taxonomique sont données dans le tableau I (Schilling, 2003).

Tableau I. Classification et principales caractéristiques des arachides cultivées

Genre	<i>Arachis</i>		
Espèce	<i>Hypogaea</i>		
Sous-espèces	<i>Hypogaea</i>	<i>Fastigiata</i>	
Variétés	<i>Hypogaea</i>	<i>Vulgaris</i>	<i>Fastigiata</i>
Types	Virginia	Spanish	Valencia
Port	Erigé/rampant	Erigé	Erigé
Ramification	Alternée	Séquentielle	Séquentielle
Fleurs sur tige principale	Non	Oui	Oui
Couleur feuillage	Vert foncé	Vert clair	Vert clair
Cycle	120-150 j	90 j	90 j
Dormance	Oui	Non	Non
Gousses (cavités)	2c.	2c.	3-4c.

(Schilling, 2003)

1.1.2. Morphologie et développement de la plante

Dans toutes les variétés cultivées, la tige principale est toujours érigée et les deux ramifications primaires qui peuvent atteindre 20 à 70 cm de long (selon les variétés et les

conditions du milieu), sont celles qui commandent le port de la plante (érigé ou rampant) **(Gillier et Silvestre, 1969 ; Schilling, 2003)**.

Le système racinaire, formé d'un pivot qui peut s'enfoncer à plus de 1,30 m de profondeur, est particulier. Les racines n'ont pas d'épidermes ni de poils absorbants, l'absorption des éléments nutritifs et de l'eau se fait directement par le parenchyme cortical. Ces racines portent comme beaucoup de légumineuses des nodules, mais qui ne se forment qu'à l'aisselle des racines secondaires et non après contamination de poils absorbants **(Gillier et Silvestre, 1969 ; Aueuvre, 1973)**.

Les feuilles sont composées de deux paires de folioles opposées, elliptiques, subsessiles et de couleur verte plus ou moins foncée. Elles sont portées par un pétiole de 4 à 9 cm de long environ enserré à sa base par deux stipules larges, longues et lancéolées. A l'aisselle de chaque feuille prend naissance un rameau végétatif ou une inflorescence **(Gillier et Sylvestre, 1969 ; Schilling, 2003)**.

Les inflorescences de l'arachide se présentent comme des épis de trois à cinq fleurs. Elles prennent naissance sur les rameaux végétatifs à l'aisselle d'une feuille complète ou rudimentaire et comportent à chacun de leur nœud une feuille rudimentaire (cataphylle). Les fleurs sont jaunes ou oranges striées de rouge, papilionacées et sessiles. Elles sont distribuées sur les rameaux latéraux chez le type Virginia, tandis que chez les types Valencia et Spanish, les fleurs se trouvent à la base et au milieu du plant **(Gillier et Silvestre, 1969)**.

La fécondation a lieu avant l'épanouissement des fleurs (Cleistogamie) bien qu'il existe un certain pourcentage d'allogamie de 1 à 4 %. Après la fécondation, la base de l'ovaire s'allonge pour donner naissance à un organe appelé gynophore qui porte l'ovaire vers le bas. Sous l'effet d'un géotropisme positif, le gynophore se développe verticalement et s'enfonce dans le sol pour donner naissance à une gousse composée d'une coque indéhiscente contenant de 1 à 4 graines. Ces graines sont de dimension, de forme et de couleur différentes selon les variétés **(Wissuwa et Ae, 1999 ; Gillier et Sylvestre, 1969)**.

Chez les variétés de type Virginia, les graines présentent une période de dormance de un à quatre mois. Tandis que celles des groupes Spanish et Valencia, peuvent regermer immédiatement après maturité **(Gillier et Sylvestre, 1969)**. Après semis, la graine lève au bout de 3 à 5 jours ; la plante aura un développement végétatif limité jusqu'au début de la

floraison (25 à 30 jours après le semis), suivi d'un développement végétatif intense avec émission de fleurs puis formation des gousses. La floraison dans les conditions de croissance normale passe par un maximum entre 40 et 60 jours après semis pour ensuite décroître sans cesser totalement jusqu'à la récolte. Une plante émet de 400 à 1000 fleurs dont 10 à 20 % donneront des gousses qui ne parviendront pas toutes à maturité : seules les premières gousses formées, correspondant à la floraison « utile », pourront s'enterrer et mûrir (**Schilling, 2003**).

Dans les conditions optimales des cultures pluviales, l'arachide achève son cycle en 90 jours pour les variétés hâtives, en 120 jours pour les semi-tardives et en 140 jours pour les tardives (**Schilling, 2003**).

1.1.3. Exigences écologiques et climatiques de la plante

L'arachide est une plante adaptée aux régions de climats tropicaux à tempérés et chauds. Elle est cultivée dans les régions comprises entre 40° de latitude Nord et Sud, depuis les plus basses altitudes jusqu'aux altitudes qui ne dépassent pas 1800 m. Sa croissance est favorisée par des températures journalières oscillant entre 27 °C et 33 °C, les minima et les maxima étant respectivement de 15 °C et 45 °C, bien qu'elle a besoin de températures (32-34 °C) élevées pour germer. Malgré sa résistance à la sécheresse, la plante doit recevoir au moins 500 mm de pluies bien distribuées pendant les 3 à 5 mois nécessaires à son développement végétatif. Du fait que ses fruits sont produits sous terre et qu'elle requière des sols bien drainés et aérés, les sols de texture légère à pH neutre (pH 6.5-7.2) sont favorisés pour sa culture. Au stade de la germination, la lumière freine la vitesse d'imbibition des graines, le développement des racines et diminue la vitesse d'élongation de l'hypocotyle. Ainsi qu'au stade de la fructification, l'exposition des gynophores à la lumière retarde leur croissance, les fruits ne peuvent se développer qu'à l'obscurité (**Gillier et Silvestre, 1969**).

L'arachide est une plante qui répond bien aux engrais azotés, aux ajouts de matière organique, de Calcium, de Soufre et de Cobalt, ces deux derniers oligo-éléments favorisant la nodulation bactérienne. Cependant, son système racinaire particulier et son aptitude à prélever dans un milieu très pauvre, les éléments minéraux nécessaires font que la plante a des exigences faibles en produits minéraux (tableau II) (**ITDAS, 1993**).

Tableau II. Besoins de l'arachide en éléments minéraux

Nature	Nombre d'unité (U/Ha)
N	33
P	67
K	50

(ITDAS , 1993)

1.1.4. Situation de la culture de l'arachide en Algérie

La culture de l'arachide en Algérie est menée durant la période estivale pratiquement dans toutes les régions d'Algérie. Ce sont essentiellement des variétés de bouche. Les surfaces dédiées à cette culture sont principalement localisées au Nord-Est (El-Tarf, Skikda), au Sud-Est dans les Oasis (Ghardaïa) et au Sud (Adrar, El-Oued) où la nature des sols et le régime thermique répondent le mieux aux exigences de l'arachide.

Selon les statistiques du MADR (tableau III), on constate que la production d'arachide est en fluctuations continue d'une année à une autre. A partir de l'année 2005, la production a subi une diminution nette, due à un rétrécissement presque de moitié des superficies réservées à cette culture par rapport aux autres années. Alors que le rendement dépasse toujours les 10 quintaux par hectare (figure 1)

Tableau III. Production des arachides en Algérie (1995-2009)

Année	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Superficie (ha)	2260	2880	2290	3380	4260	4020	4250	3750	3380	4081	2837	2718	2683	2840	2574
Pro. (qx)	30 930	30 780	23 830	41 350	47 490	38 940	46 210	46 160	38 420	42 690	33 040	29 950	33 190	32 222	30 570
Rdt. (qx/ha)	11,7	10,7	10	12,2	11,1	9,7	11	12,3	11,4	10,4	11,6	11	12,4	11,3	11,9

(MADR, 2009)

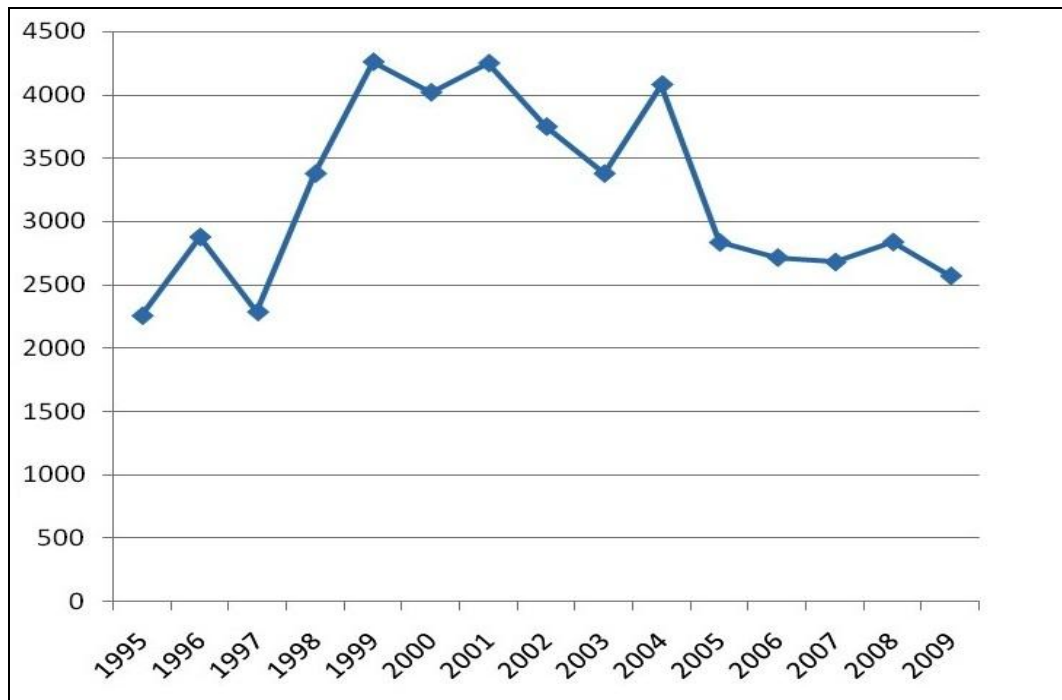


Figure 1. Evolution des superficies d'arachides cultivées en Algérie.

1.2. Le microsymbionte

1.2.1. Définition

Les *Rhizobia* sont des bactéries d'abord définies par leur capacité à vivre à l'intérieur des nodules des légumineuses hôtes et à réduire l'azote atmosphérique en ammonium assimilable par la plante. Ce sont des bactéries en forme de bâtonnets de 0.5 à 0.9 sur 1.2 à 3.0 μm , Gram négatif et aérobies. Ils sont généralement mobiles par une ciliature polaire ou péritriche. Ils forment des colonies incolores, blanches ou de couleur crème, sur milieu de culture contenant du mannitol et de l'extrait de levure (Prescott *et al.*, 2003 ; Duhoux et Nicole, 2004).

1.2.2. Taxonomie

L'interaction entre les *Rhizobia* et les légumineuses est chez la majorité des légumineuses tempérées spécifique. Cela a permis d'établir une première classification basée sur la spécificité d'hôte. Cependant, des essais de nodulation systématique de plus en plus nombreux réalisés avec les légumineuses tropicales et les non légumineuses, suggèrent une dissociation entre la taxonomie des *Rhizobia* et les propriétés symbiotiques. La plus grande illustration de celle-ci est donnée par la souche *Sinorhizobium* sp NGR234 qui nodule avec au moins 35 genres de légumineuses et une non légumineuse *Parasponia* sp. La vitesse de

croissance, l'origine des gènes symbiotiques (plasmidiques ou chromosomiques) ainsi que la position des nodules (racinaires ou caulinaires) permet de distinguer en première approximation quatre groupes majeurs de *Rhizobia* (Tableau I). Des techniques moléculaire basées sur l'hybridation ADN/ADN, ARN r16s/ ADN et le séquençage de l'ARN r16s) ont apporté cette dernière décennie une base solide à la taxonomie et à la phylogénie chez les *Rhizobia* (Elkan, 1992 ; Perret *et al.*, 2000). Sur cette base, un certain nombre de genres et espèces de *Rhizobia* ont été reconnus. Les légumineuses tropicales telles que l'arachide, en Afrique sub-saharienne, sont nodulées par le genre *Bradyrhizobia* sp (Zhang *et al.*, 1999). Malgré leur importance dans la fertilité des sols, aucune espèce n'a été définie jusqu'à présent. Les souches sont désignées par le non du genre suivi du non de la plante. Exemple : *Bradyrhizobium* sp (arachide).

Tableau IV. Caractéristiques et filiation des groupes majeurs de *Rhizobia*.

Genre	Caractéristiques	Relation phylogénique
<i>Rhizobium</i>	Croissance rapide sur YMA et gènes symbiotiques d'origine plasmidique excepté pour R.loti.	<i>Agrobacterium</i>
<i>Bradyrhizobium</i> spp	Croissance lente sur YMA et gènes symbiotiques d'origine chromosomique	<i>Rhodopseudomonas palustris</i> bactérie photosynthétique
<i>Azorhizobium</i>	Isolés des nodules de la tige de <i>Sesbania rostrata</i> qui possède des sites prédéterminés à l'infection (ébauches de racines adventives). Croissance lente sur YMA et gènes symbiotiques d'origine chromosomique. Capable de fixer l'azote à l'état libre.	<i>Aquabacter spiritensis</i>
<i>Burkholderia</i>	Nodulant essentiellement les mimosoidées	<i>Ralstonia</i> sp

Il est intéressant de noter que certaines espèces de *Rhizobia* sont très proches de bactéries pathogènes comme *Agrobacterium tumefaciens* (α -protéobactérie) ou *Ralstonia solanacearum* (β -protéobactérie). Bien que les *Rhizobia* soient étudiés depuis plus de 100 ans, des symbiontes ont été identifiés pour moins de 10 % des 720 genres de légumineuses. Il est donc probable que de nouveaux genres de *rhizobia* soient découverts parmi les sous-classes α et β protéobactéries et peut-être même parmi d'autres taxons (Vernie *et al.*, 2008).

1.3.3. Mise en place de la nodulation chez les légumineuses

Pour initier une symbiose, les bactéries et leur plante hôte doivent d'abord se reconnaître. Il s'agit donc tout d'abord d'un échange de signaux entre la plante hôte et son futur symbionte. Ce dialogue moléculaire fait intervenir chez la plante des flavonoïdes induisant l'expression de gènes chez la bactérie, conduisant notamment à la production de composés lipochito-oligosaccharidiques, les facteurs Nod à l'origine de nombreux changements développementaux observés lors des premières étapes du développement nodulaire chez la plante hôte (Brencic et Winans, 2005 ; Vernie *et al.*, 2008) (figure 2).

Lorsque la bactérie est reconnue par la plante, deux mécanismes contrôlés par la plante se mettent en place conjointement : l'infection par les *rhizobia* et la formation d'un nouvel organe, le nodule, dans lequel les bactéries, enfermées dans des symbiosomes, se différencient pour fixer l'azote atmosphérique.

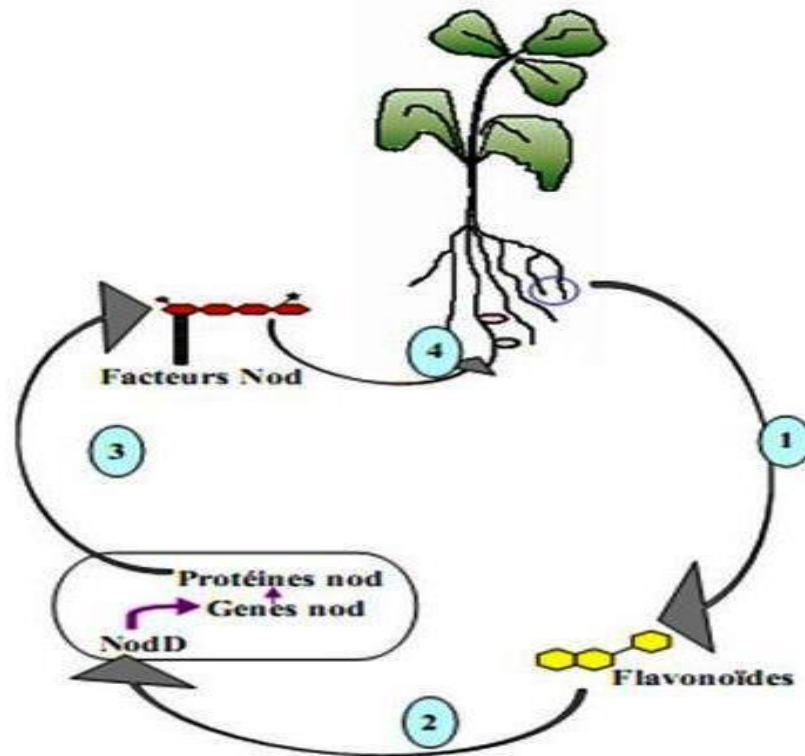


Figure 2. Dialogue moléculaire entre les *rhizobia* et les Légumineuses (Brencic et Winans, 2005).

(1) Les racines de la plante hôte sécrètent des flavonoïdes. (2) Les flavonoïdes sont perçus par les rhizobia et activent la protéine NodD à l'origine la transcription des gènes *nod*. (3) Les gènes *nod* permettent la synthèse et l'excrétion des facteurs Nod. (4) Les facteurs Nod sont perçus par les racines de la plante et induisent les premières réponses morphogénétiques à l'origine de la formation des nodules.

1.4. Nutrition azotée des légumineuses

Pour la plupart des légumineuses, la nutrition azotée se fait soit par assimilation des nitrates du sol, par la nitrate réductase de la plante, soit par fixation biologique d'azote atmosphérique par le biais de la nitrogénase de la bactérie. Au cours du cycle de croissance de la plante, ces deux voies sont complémentaires ou concurrentes suivant les conditions du milieu et les stades phénologiques de la plante (CORPEN, 1999 ; Ndèye – Guéné, 2002).

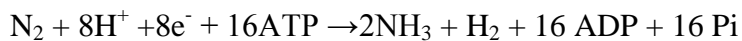
1.4.1. Réduction des nitrates

Comme la quasi- totalité des végétaux, les légumineuses absorbent l'azote dans le sol sous forme de nitrates (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+), dans une proportion qui varie suivant les espèces et des conditions du milieu. Néanmoins, dans les conditions naturelles, c'est surtout le nitrate qui est utilisé comme source d'azote minéral (**Prasard et Power, 1997 ; Lazrek - Ben Friha, 2008**).

Les études des cinétiques d'absorption du nitrate ($^{15}\text{NO}_3^-$) en fonction de la concentration en nitrate externe ont mis en évidence dans les racines deux systèmes de transport, l'un à haute affinité (HATS) fonctionnant à de faibles concentrations en nitrate dans le sol ($C < 1 \text{ mM}$) et l'autre à basse affinité (LATS) fonctionne pour des concentrations supérieures à 1-2 mM (**Morot-Gaudry *et al.*, 2009**).

1.4.2. Fixation biologique de l'azote

Le processus de la fixation biologique de l'azote consiste en la réduction de l'azote atmosphérique N_2 sous forme ammoniacale (NH_3) selon la réaction suivante (**Morot-Gaudry *et al.*, 2009**).



Cette réaction est catalysée par un complexe enzymatique appelé nitrogénase d'origine bactérienne (**Downie, 2005**).

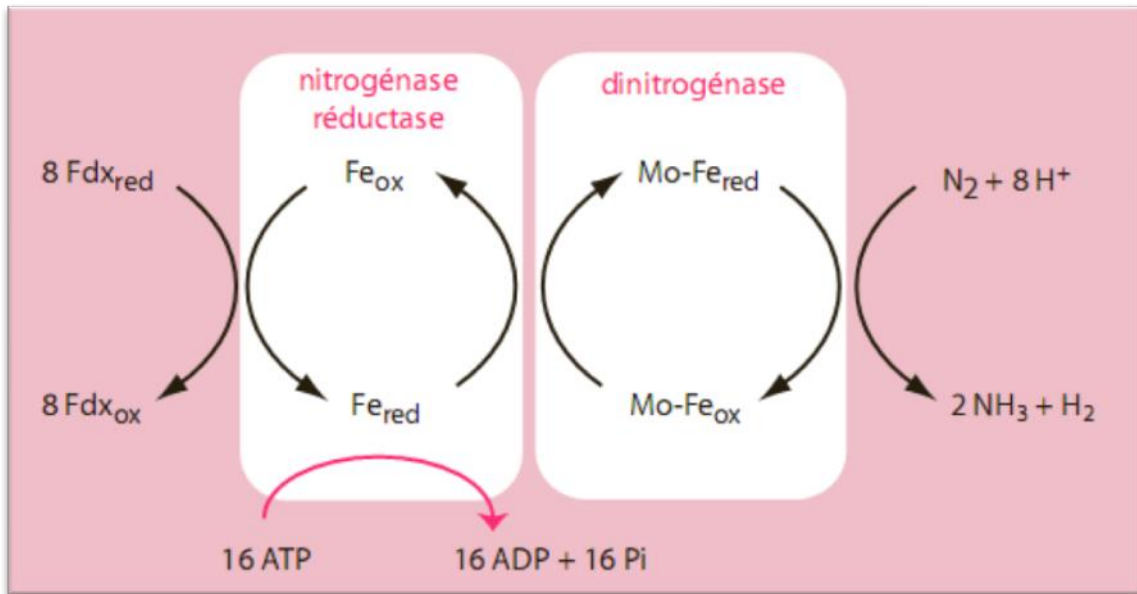


Figure 3. Mécanisme de réduction de l'azote moléculaire en ammoniac

La nitrogénase est un complexe enzymatique formé de deux métalloprotéines: la dinitrogénase ou composant I, protéine tétramérique de 200 à 270 kDa et la dinitrogénase réductase ou composant II, ferroprotéine dimérique d'environ 65 kDa. Cette dernière porte un cofacteur peptidométallique : le FeMoCo, qui est le site actif impliqué dans le processus de réduction du diazote (Figure 3) (Kneip *et al.*, 2007).

L'un des problèmes les plus cruciaux auxquels les organismes fixateurs d'azote doivent faire face est la sensibilité de la nitrogénase à l'oxygène moléculaire. Cependant, la présence de leghémoglobine, chromoprotéine synthétisée par la plante hôte, capable non seulement de piéger avec une très forte affinité, toute trace d'oxygène qui aurait pu pénétrer dans le nodule, protégeant ainsi les nitrogénases de son effet toxique tout en assurant l'apport d'oxygène aux oxydases situées en fin de la chaîne d'oxydoréduction des bactéroïdes (Hopkins, 2003 ; Kneip *et al.*, 2007 ; Duhoux et Nicole, 2004 ; Wajcman, 2002).

Quelques bactéries fixatrices d'azote produisent des nitrogénases sans molybdène (nitrogénases alternatives) dans certaines conditions de croissance. Ces nitrogénases contiennent soit du vanadium et du fer, soit du fer seul à la place du molybdène.

Les nitrogénases alternatives ne sont pas synthétisées lorsque suffisamment de molybdène est présent et elles fonctionnent comme une sauvegarde assurant que la fixation de l'azote atmosphérique peut toujours se produire quand le molybdène est limitant dans un habitat (Madigan *et al.*, 2007).

L'ammonium formé est rapidement incorporé par la glutamine synthétase au glutamate pour former la glutamine, source de l'azote aminé. Les légumineuses produisent soit des amides, glutamine et asparagine dans les nodules indéterminés (cas du lupin), soit des uréides (molécules riches en azote) dans les nodules déterminés (cas du haricot et du soja) (**Barsch *et al.*, 2006 ; Morot-Gaudry *et al.*, 2009**).

L'absorption de l'azote minéral intervient essentiellement avant la floraison. Elle cède progressivement le pas à la fixation symbiotique dont l'intensité semble étroitement liée aux capacités de croissance et de nodulation de la légumineuse. L'absorption peut redevenir prépondérante en fin du cycle. Elle joue un rôle régulateur dans la croissance et la production de graines par les légumineuses quand la fixation est déficitaire (**CORPEN, 1999**).

On peut décrire la régulation de la nutrition azotée chez une légumineuse comme suit :

- en début de cycle, la fourniture d'azote est assurée par la semence : l'autonomie est d'autant plus grande que celle-ci est grosse ;
- à partir de la levée, l'absorption d'azote nitrique commence à prendre le relais, elle est prépondérante au début de la croissance. Le niveau maximum d'absorption nitrique est plus ou moins précoce selon les espèces ;
- la disponibilité en azote minéral du sol favorise le démarrage de la croissance en permettant de réserver suffisamment de nutriments à la formation des nodosités : il y a donc un effet bénéfique sur la croissance et une amélioration de la fixation. Toutefois, une disponibilité trop importante d'azote dans le sol a un effet inverse sur la fixation ;
- au cours de la croissance, la nodulation se met en place. Sa vitesse d'installation est très variable d'une espèce à l'autre : très précoce chez la luzerne et le pois, beaucoup plus tardive chez le soja, l'arachide et le haricot. la fixation symbiotique commence à être prépondérante ensuite avec l'augmentation de l'activité photosynthétique et l'accroissement de la masse nodulaire. Il a été montré que les deux processus peuvent être concurrents lors d'un apport d'azote nitrique, qui augmente l'activité de la nitrate réductase tout en diminuant celle de la nitrogénase ;
- au début du remplissage des graines, la fixation décroît. Cette baisse est interprétée comme une conséquence de la compétition pour les nutriments carbonés issus de la photosynthèse, exercée par les gousses au cours de leur remplissage aux dépens des nodosités les plus âgées dont l'activité décroît rapidement. Chez certaines espèces la

fixation chute très rapidement et l'absorption peut de nouveau redevenir prépondérante (CORPEN, 1999 ; Wery *et al.*, 1984 ; Evans, 1982 ; Felix *et al.*, 1981).

2. Le phosphore

2.1. Le phosphore dans le système sol-plante

Le phosphore constitue l'un des trois éléments majeurs indispensables à l'alimentation des cultures. Il est considéré, avec l'azote (N) et le potassium (K), comme un facteur qui peut sérieusement limiter la production agricole (**Lilia, 2004**). La quantité de phosphore présente dans le sol est une conséquence directe de la roche mère. Cependant leurs teneurs naturelles sont faibles dans les sols et elles sont généralement inférieures à 1 % (**Vanden Boossche, 1999**).

2.1.1. Le phosphore dans le sol

Le phosphore dans le sol existe sous deux formes principales (minérale et organique) qui se répartissent selon deux phases : phase liquide (le P en solution) ; phase solide ou particulaire (le P lié à la phase solide). Entre les ions de la solution du sol et les ions maintenus à la surface des adsorbants existent des échanges constants qui aboutissent à un état d'équilibre (**Vincent, 2005**).

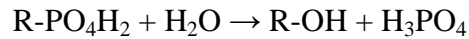
La physico-chimie du phosphore dans la plupart des sols minéraux est assez complexe, ceci étant dû à l'existence de séries de réactions instantanées et simultanées telles que dissolution, précipitation, rétention et oxydation/réduction (**Black, 1968**).

a) Le phosphore organique

Le phosphore organique est constitué des composés chimiques bien identifiés qui sont impliqués dans les nombreux processus biologiques indispensables à la vie comme la respiration, les transferts d'énergie ou la reproduction (ADN, ARN, les formes phytiques dans les graines des végétaux), puis des formes organiques présentes dans les structures cellulaires des animaux et des végétaux qui sont restituées au sol après leur mort et enfin, des ions phosphates liés avec des molécules organiques par adsorption ou par précipitation (**Lilia, 2004**).

La fraction organique du phosphore varie largement suivant les types de sol et les pratiques agricoles. Elle représente environ 50 % du phosphore total, sachant que cela peut varier de 15 à 80 %. Généralement, cette fraction augmente avec l'incorporation de la matière organique dans le sol (**Lilia, 2004 ; Alkama, 2010**).

La participation du phosphore présent dans des molécules organiques à la nutrition des plantes ne peut intervenir qu'après minéralisation par des micro-organismes du sol et par des phosphatases extracellulaires. La minéralisation est assurée par l'hydrolyse des liaisons phosphates, grâce à diverses phosphatases, suivant la réaction (Lilia, 2004) :



Il est à noter que comme c'est le cas pour l'azote, la minéralisation et l'immobilisation du phosphore se produisent simultanément (Alkama, 2010).

b) le phosphore minéral adsorbé et précipité

Le phosphore minéral du sol provient de l'altération de la roche mère par hydrolyse, solubilisation ou par des réactions d'oxydoréduction. C'est la fraction incluse dans de divers minéraux comme les apatites et dans tous les composés d'oxyhydroxydes de fer et d'aluminium ainsi que les phosphates tricalciques (Mathieu et Pieltain, 2003).

***) Le phosphore échangeable**

Il constitue l'ensemble des ions adsorbés essentiellement sur les argiles du sol. Cette adsorption se fait soit directement sur la surface des argiles par les sites positifs du réseau cristallin, soit par l'intermédiaire de cations polyvalents, tel que Ca^{++} qui accroît les possibilités d'adsorption de l'argile vis-à-vis des ions phosphoriques (Morel et Fardeau, 1991). Généralement le phosphore échangeable est la principale source du phosphore pour les plantes dans les sols neutres à alcalins (Wang et al., 2007).

***) Le phosphore insoluble ou difficilement échangeable**

Cette forme de phosphore se rencontre dans les sols dont la réaction du sol favorise la fixation des ions phosphoriques par différents types d'ions en leur donnant des formes précipitées telle que :

- **Précipitation par les ions Fe et Al**

En sols acides, à pH inférieur à 4.5, les ions phosphoriques précipitent à cause de l'abondance des ions Al^{3+} et Fe^{3+} qui provoquent la formation de phosphates de fer (FePO_4) et de phosphates d'aluminium (AlPO_4) insolubles et donc inassimilables (Soltner, 2003).

- **Précipitation par les ions Ca^{2+}**

En sols calcaires, à pH supérieur à 8, les ions phosphates ont tendance à se combiner, de plus en plus, au calcium : il y a formation de phosphate monocalcique CaHPO_4 , puis de phosphate tricalcique $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ et enfin sous forme de cristaux d'apatite (**Soltner, 2003**).

- **Cristallisation et inclusion**

Ces processus correspondent à l'insolubilisation lente mais progressive du phosphate fixé par la réorganisation des molécules des colloïdes qui évoluent vers des formes cristallines.

Les ions PO_4^{3-} sont emprisonnés par ces formes à la suite de :

- La diminution de l'écartement des feuilles des argiles gonflantes
- Leur inclusion dans la Gibbsite résultant de la cristallisation d' $\text{Al}(\text{OH})_3$ dans les sols ferrallitiques ou dans les concrétions d'oxyde de fer (Goetite) dans le cas des sols podzoliques.
- La réorganisation apatitique en milieu calcaire, lorsque le pH du sol dépasse 8. Ici le phosphore prend une forme progressivement moins soluble et plus cristalline.

Sans fertilisation phosphatée, le phosphore non labile peut devenir progressivement disponible pour les plantes, quoique la proportion de la contribution dépend du type du sol et autres conditions environnementales (**Wang et al., 2007**).

c) Le phosphore soluble

C'est le phosphore dissous dans la solution du sol. Il est assimilé directement par les plantes et se présente sous différentes formes minérales et organiques.

Une grande partie du P labile est principalement présente sous forme H_2PO_4^- et HPO_4^{2-} dont la disponibilité est liée directement au pH du sol. Le pH acide favorise les ions H_2PO_4^- tandis que celui basique favorise les ions HPO_4^{2-} (**Vincent, 2005**).

H_2PO_4^- : domine en sols acides, pH compris entre 3 et 6

HPO_4^{2-} : domine en sols neutres ou basiques, pH compris entre 7 et 10

Quant à l'anion PO_4^{3-} , il n'est présent qu'à pH compris entre 10 et 14.

La concentration du phosphore soluble dans la solution du sol est généralement comprise entre 0,05 et 0.1 mg/l (**Morel, 2002**).

D'autres formes dissoutes portant un groupement phosphate pourraient être liées à d'autres molécules dissoutes, sous formes de complexes ou chélates, ou autres composés organiques dont le phosphate ne serait disponible pour la plante qu'après passage dans la solution au niveau de la rhizosphère (**Hocking et al., 2000**). Des composés organiques contenant du phosphore comme le phytate peuvent également être présents dans la solution suivant le produit de solubilité de ces produits.

Le phosphore dissous peut être sous différentes formes minérales et organiques. Il y a bien sûr des ions orthophosphates mais également d'autres espèces et molécules et des colloïdes minéraux et/ou organiques contenant des groupements phosphates (**Lilia, 2004**).

2.1.2. Le phosphore dans la plante

Le phosphore est un constituant essentiel des végétaux, il représente de 0,5 à 1% de la matière sèche. Les grains, organes de réserve par excellence peuvent atteindre 5000 mg/kg de matière sèche (**Fardeau et Morel, 2002**). Chez les plantes, les transporteurs de phosphate sont de deux catégories et présentent des cinétiques distinctes selon que cet élément est en faible (de l'ordre du μM) ou en forte concentration (de l'ordre du mM) dans le milieu extérieur, comme il l'a précédemment été décrit dans le cas de l'azote.

A la différence du nitrate et du sulfate, le phosphate n'est pas réduit dans les plantes mais reste sous sa forme oxydée la plus élevée (**Zapata et Roy, 2004**). Il 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. Le phosphore s'accumule d'abord dans les jeunes tissus pour se concentrer ensuite dans les organes de reproduction et les graines où il est stocké principalement sous forme de phytates et constitue environ 50% de P total dans les graines des légumineuses et de 60% à 70% dans les grains des céréales (**Vincent, 2005 ; Alkama, 2010**).

Le P est un élément fondamental, qui intervient dans la majorité des grands cycles biochimiques. Il participe également à de nombreuses réactions métaboliques de la plante, comme la respiration et la photosynthèse. De même il stimule la croissance des racines et améliore la fixation de l'azote des légumineuses (**Zapata et Roy, 2004**).

2.1.2.1. Prélèvement du phosphore par la plante

Les racines sont capables d'absorber les phosphates bien qu'ils se trouvent en très basses concentrations dans la solution du sol (**Asher et Loneragan, 1967 ; Raghothama, 1999**). Plus que tout autre élément minéral, l'absorption du phosphore est un processus métabolique par excellence. Généralement la concentration en phosphate dans les cellules racinaires et la sève du xylème est 100 à 1000 fois plus élevée que dans la solution du sol (**Russel et Barber, 1960 ; Furihata et al., 1992**). Cela montre que la nutrition des plantes en P suppose un mécanisme de prélèvement actif par la racine, il y a par conséquent, un gradient de concentration en P dans la solution du sol à proximité des racines. Ce gradient est le moteur d'une diffusion depuis les zones non rhizosphériques vers les racines qui constitue un flux diffusif de P pouvant assurer l'essentiel des besoins de la plante (**Alkama, 2010**).

Le prélèvement des plantes doit être compensé par la libération de P dans la solution. Il y a ainsi un transfert depuis la phase solide vers la solution (**Fardeau et Morel, 2002**). En effet, les mécanismes impliqués (dissolution, désorption) conditionnent la nutrition des végétaux (**Tang et al., 2004**). Néanmoins, le transfert du P de la phase solide vers la solution dépend des mécanismes physiques, chimiques et biologiques, développés par la racine. Parmi les plus importants : l'interception racinaire, le flux de masse ou « advection » et la diffusion (**Guivarch, 2001 ; Fardeau et Morel, 2002**).

2.2.2. Déficience du sol en P et les stratégies du prélèvement par la plante

Plusieurs études portant sur l'efficacité du prélèvement du phosphore par les plantes, (notamment celles de **Li et al., 2003 ; Tang et al., 2004 ; Ström et al., 2005 ; Djadjaglo et Richter, 2008**), ont montré que les plantes réagissent différemment au phosphate contenu dans le sol selon les espèces et les variétés auxquelles elles appartiennent. Parmi tous les éléments nutritifs présents dans la rhizosphère, le phosphate a le plus faible taux de solubilité (**Gerke, 1995**). Pour faire face à cette insuffisance, les plantes ont développé plusieurs stratégies pour le rendre disponible :

1. elles peuvent stocker le phosphore dans les racines lors des périodes d'abondance pour ensuite le redistribuer dans les parties aériennes lors des périodes de déficience ;
2. elles développent leur biomasse racinaire, certaines même produisent des racines spéciales appelées racines protéoïdes. Ces dernières sont constituées de touffes de radicules à croissance

limitée (2 à 50 mm de long) alignées de manière contiguë selon 3 à 4 génératrices disposées en face des pôles ligneux de la racine (Duhoux, 2000). D'après Shun *et al.* (2007), les fonctions des racines protéoïdes peuvent être caractérisées par une augmentation remarquable de la surface racinaire pour favoriser le prélèvement des éléments nutritifs ; une mobilisation plus grande de P par l'exsudation accrue de grandes quantités des carboxylates accompagnée d'une acidification simultanée de la rhizosphère par l'exsudation de protons H⁺ une sécrétion des phosphatases acide pour l'hydrolyse du P organique ainsi qu' une libération des composés phénoliques et des mucilages.

3. elles peuvent modifier les propriétés physico-chimiques ainsi que la composition biologique de la rhizosphère par une chaîne de mécanismes incluant l'acidification par excrétion de protons H⁺ et d'acides organiques ;

4. elles peuvent sécréter d'avantage des phosphatases, enzymes qui stimulent l'hydrolyse du phosphate complexe et par conséquent le prélèvement rapide du phosphore ;

5. elles ont la capacité de développer des adaptations principales pour acquérir la quantité nécessaire du P par l'induction des gènes spécifiques tels que les gènes codant pour les transporteurs à haute affinité et les gènes sensibles aux facteurs de transcription

(Rhaghothama, 1999 ; Li *et al.*, 2003; Tang *et al.*, 2004 ; Ström *et al.*, 2005 ; Djadjaglo et Richter, 2008, Alkama, 2010, Yang *et al.*, 2011).

Chapitre II: Matériels et méthodes

1. Matériels

1.1. Matériels biologiques

1.1.2. Matériel végétal

Le matériel végétal étudié est constitué de cinq (05) écotypes locaux d'arachide dont trois proviennent de la région d'El-Kala située au Nord-Est d'Alger et deux de la région de Ghardaïa située au sud. Les régions de provenance, les caractéristiques des écotypes ainsi que leurs dénominations sont présentées dans le tableau V.

1.1.3. Souche bactérienne

Nous avons retenu une souche bactérienne à croissance lente, hautement efficace avec l'arachide en l'occurrence *Bradyrhizobium* sp dénommée dans la présente étude souche BR01.

1.1.4. Milieu de culture

Nous avons utilisé le milieu YEMB pour la multiplication des *rhizobia* et la préparation de l'inoculum (annexe 1).

1.1.5. Préparation de l'inoculum

L'inoculum est obtenu après ensemencement de la souche BR01 dans un milieu de culture YEMB et incubation sous agitation rotative à 200 trs/min à 28°C pendant sept jours. L'inoculation est effectuée par l'enrobage des semences avec la gomme arabique à 40%, séchage puis enrobage une seconde fois avec un mélange tourbe stérile –inoculum.

Tableau V. Caractéristiques des populations d'arachide utilisées

Ecotypes	Origine	Pérennité	Port	Type	Dormance	Précocité	Gousses
Berrihane	El-Taref	Annuelle	Erigé	Spanish	Absence	Hâtive	Monograines ou bigraines
Boumalek	El-Taref	Annuelle	Erigé	Spanish	Absence	Hâtive	Monograines ou bigraines
Tonga-Ouest	El-Taref	Annuelle	Erigé	Spanish	Absence	Hâtive	Monograines ou bigraines
Metlili	Ghardaïa	Annuelle	Erigé	Virginia	Présence	Tardive	Monograines ou bigraines parfois trigraines
Sebseb	Ghardaïa	Annuelle	Erigé	Virginia	Présence	Tardive	Monograines ou bigraines parfois trigraines

2. Méthodes

2.1. Analyses physico-chimiques du sol

L'essai est mené en pot de 10kg rempli d'un sol provenant de la région de Staoueli. Les analyses physico-chimiques ont été effectuées au département de phytotechnie selon Les méthodes de **Mathieu et Pielain (2003)** (annexe 2).

2.2. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est en bloc aléatoire complet à deux facteurs (figure 4) :

Facteur 1 : population d'arachide

Facteur 2 : traitement (souche \times TCP), en utilisant la souche BR01 et le phosphate tricalcique à raison de 0,7g/10kg du sol.

La culture est conduite sous serre, en pots de 10 kg contenant le sol déficient en phosphore. La quantité du phosphate insoluble est apportée de façon que le mélange sol-phosphate tricalcique soit homogène. Les graines sont semées à raison de 3 graines par pot à une profondeur de 3 cm. L'effet de la différence génétique du phosphore contenu dans les graines (réserves) a été minimisé par découpage des résidus cotylédonaires après l'émergence de la première tri-foliolle. Un éclaircissage est effectué après la levée à partir duquel seul le meilleur plant a été retenu. L'irrigation est assurée manuellement à l'aide d'un arrosoir de 10 l et d'une manière régulière.



Figure 4. Vue générale du dispositif expérimental

2.3. Caractères étudiés

Le prélèvement des échantillons pour chaque mesure a été effectué à deux stades de la culture. Le premier est réalisé 56 jours après le semis donc, en pleine floraison alors que, le deuxième a été effectué à la fin du cycle végétal soit 148 jours après le semis.

Nous avons procédé au stade de floraison au dosage de l'ANR, de l'ARA et des teneurs relatives en chlorophylles. Après avoir calculé la hauteur de la tige principale et la surface foliaire, les plantes sont déterrées et le sol rhizosphérique (1-4 mm près de la racine) et non rhizosphérique ont été séparés et collectés pour la mesure du pH, du phosphore assimilable et du nitrate. Les plantes ont été par la suite séparées en parties aériennes, racines et nodules. Les racines et les parties aériennes sont séchées et les sucres solubles et le phosphore ont été déterminés suivant les méthodes décrites ci-dessous.

Le phosphore des graines est mesuré à la récolte, après avoir déterminé le rendement en gousses pour chaque plant.

2.4. Méthodes de détermination des paramètres agro-morphologiques

2.4.1. Surface foliaire

Pour chaque plante, une feuille du même étage végétatif a été photographiée à l'aide d'un appareil photographique numérique, en prenant pour chaque prise une distance connue. La surface foliaire est ensuite calculée après analyse de l'image scannée en utilisant le programme « ImageJ » selon les démarches de **Reinking (2007)** (figure 5) :

- 1- Sélectionner *file* → *Open* et importer le fichier image à analyser (figure 5.A)
- 2- Convertir l'image à une pellicule grise : *Image* → *Type* → *8-bit* (figure 5.B)
- 3- Tracer à l'aide de l'outil polyligne une ligne à distance connue et mentionner l'unité de mesure : *Analyze* → *Set Scale* et cocher "*Global*" (figure 5.C)
- 4- Ajuster la nouvelle image d'une manière manuelle : *Image* → *Adjust* → *Threshold* et utiliser le glisseur de façon à inclure toute la feuille dans le rouge et sélectionner "*Apply*" (figure 5.D et 5.E)

5- Entourer la feuille à l'aide de l'outil de la sélection rectangulaire : *Analyze* → *Analyze Particles*, entrer la distance particulière minimale, basculer "*Show Outlines*" et sélectionner "*Display Results*" puis "*OK*" (figures 5.F, 5.G et 5.H).

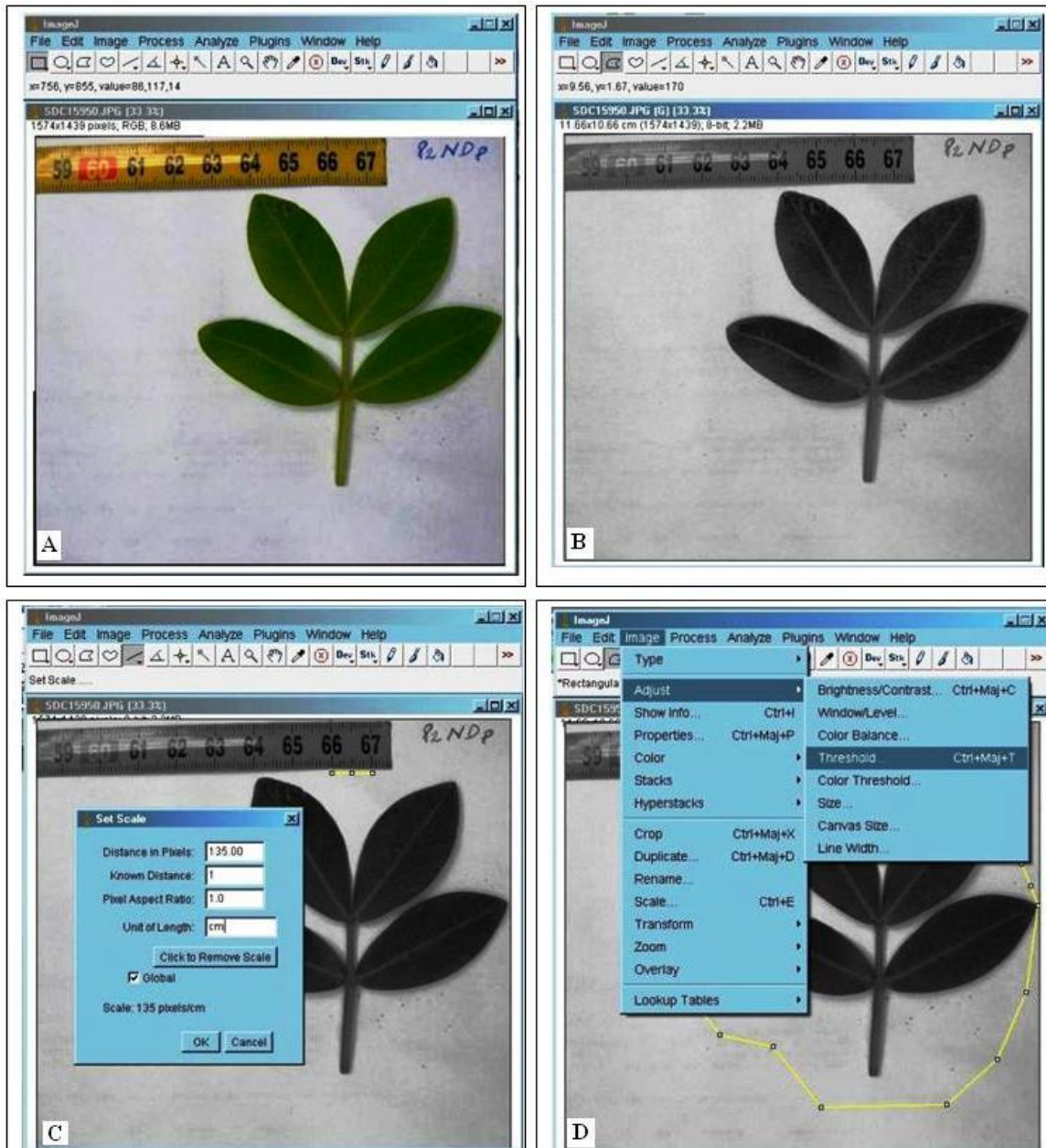


Figure 5. Procédure d'une analyse d'image en utilisant l'ImageJ

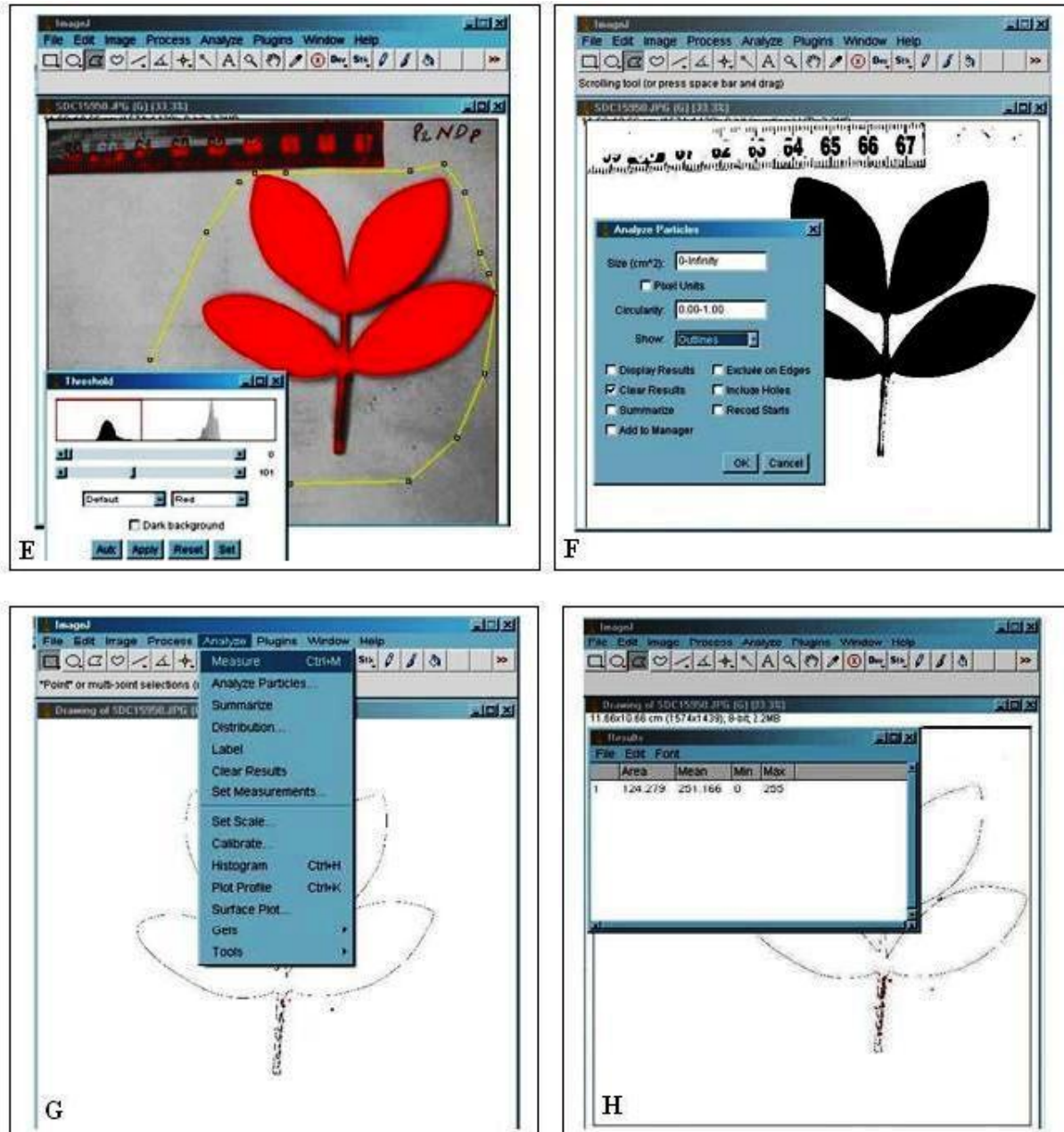


Figure 5. Procédure d'une analyse d'image en utilisant l'ImageJ (suite)

2.4.2. Hauteur et nombre de ramifications des plants.

La hauteur de la tige principale, mesurée à l'aide d'une simple règle graduée, et le comptage des ramifications principales sont déterminées pour chaque plant.

2.4.3. Nombre de gousses

Ce paramètre est déterminé par comptage des gousses récoltées sur chaque plant à la fin du cycle du végétal.

2.4.4. Nombre de graines

Ce paramètre correspond au nombre de graines contenu dans les gousses récoltées sur chaque plant

2.4.5. Poids de matière sèche

Les mesures des biomasses sèches des plants ont été réalisées au stade de floraison et à la récolte. Les différentes parties de la plante (partie aériennes et racinaire) ont été séparées, séchées à l'étuve à 80 °C pendant 36 h environ puis pesés pour déterminer le poids de matière sèche.

2.5. Analyses biochimiques et physiologiques des échantillons végétaux

2.5.1. Dosage de l'activité nitrate réductase (ANR)

Une des deux feuilles entièrement formées de la plante, est enlevée après 6h d'éclairement environ, puis placée dans un tube venoject de 13 ml contenant 0,5 ml de KNO_3 (0,2 N). L'anoxie est réalisée en introduisant deux aiguilles creuses de seringues dans les tubes hermétiquement fermés, permettant le balayage de l'azote gazeux sous pression de 1,5 bar. Le balayage est interrompu après une minute par retrait simultané des deux aiguilles. L'obscurité est assurée par une feuille d'aluminium entourant le tube.

Après 30 min d'incubation, l'extraction du nitrite est réalisée par addition de 4 ml d'eau distillée et passage au bain marie à 100°C pendant 10 min.

Le nitrite produit est alors révélé en ajoutant 2 ml de Sulfanilamide (10g/l) et 2 ml de N-Naphtyl Ethylène Diamine Dichlorure (0,2g/l). Après 10 min de réaction, la coloration est lue au spectrophotomètre à 540 nm (**Robin *et al.*, 1983**).

2.5.2. Détermination des teneurs relatives en chlorophylles

Les teneurs relatives en chlorophylles sont déterminées de manière non destructive avec un « Chlorophyll Mètre » (portable Chlorophyll mètre, Spad) (figure 6). Trois mesures consécutives sont effectuées, en pleine activité photosynthétique, au même endroit sur chaque feuille, et trois feuilles de même rang par plante sont analysées.



Figure 6. Photographie du « Chlorophyll Mètre »

L'appareil utilise deux longueurs d'onde pour mesurer les chlorophylles en éliminant les variations des propriétés optiques des feuilles (réflectance). Le « Chlorophyll Mètre » fournit un indice de teneur en chlorophylle sans unité : le « Chlorophyll content index » (CCI). Cette valeur est obtenue par le rapport entre l'absorption à 655 et 940 nm (Jana, 2009).

2.5.3. Dosage des sucres solubles

La technique utilisée pour le dosage des sucres solubles est celle de Fales (1951). C'est une méthode colorimétrique basée sur la déshydratation intramoléculaire des oses en milieu acide (H_2SO_4 concentré) à chaud. La coloration est obtenue après condensation des dérivés furfuraliques avec l'anthrone. .

Un poids connu du matériel végétal sec et broyé est mis dans 10 ml d'eau distillée et porté à 100°C pendant 2 h puis centrifugé, après refroidissement, à 4000 tr/min pendant 20 min. Le culot est repris dans 10 ml d'eau distillée. Cette opération est répétée 3 fois de suite. Les surnageants sont additionnés et le volume obtenu est ajusté à 50 ml.

Un volume de 0,5 ml de l'extrait glucidique est ajouté à 4,5 ml du réactif d'anthrone (annexe 3). Après agitation au vortex et passage au bain-marie à 100°C, la coloration vert-bleu développée est dosée au spectrophotomètre à 620 nm.

La gamme étalon est établie à partir d'une solution mère de glucose pur à raison de 0,1g/l.

2.5.4. Détermination de la teneur en phosphore des plantes

Les échantillons de plante prélevés sont lavés à l'eau distillée et séchés dans une étuve ventilée à 80°C pendant 36 heures. Les échantillons secs sont ensuite broyés manuellement dans un mortier et la poudre obtenue est tamisée par passage à travers un tamis dont le diamètre des mailles est de 0,3 à 0,5 mm. L'oxydation des tissus végétaux est réalisée par une attaque triacide du type $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{SO}_4\text{-HClO}_4$ suivant la méthode de minéralisation par voie humide décrite par **Wissuwa et Ae (1999)** dans l'ordre suivant :

-Prédigestion des échantillons :

Une quantité de matière sèche (1g pour les feuilles ; 0,5 g pour les racines et 1g pour les graines) est placée dans un erlen dans lequel est ajouté 5 ml d'acide nitrique concentré (HNO_3) par g de matière sèche. Les échantillons sont incubés pendant 1 heure dans un bain-marie à 25°C.

-Digestion des échantillons par le mélange triacide $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{SO}_4\text{-HClO}_4$:

Le mélange triacide est préparé selon le rapport 10/1/4, soit 100 ml de HNO_3 concentré + 10 ml de H_2SO_4 + 40 ml de HClO_4 à 60%. Un volume de 5 ml du mélange triacide est ajouté à chaque échantillon qui sera ensuite placé dans un bac à sable à 180 °C.

Après filtration, le phosphore contenu est dosé par colorimétrie à 460 nm, en utilisant le réactif vanadomolybdique (**Murphy et Riley, 1962**).

2.5.5. Mesure de l'activité réductrice d'acétylène (ARA)

La méthode utilisée est une adaptation de la méthode « in-situ » de **Balandreau et Dommergues (1971)**. La partie racinaire est isolée de la partie aérienne de la plante, en couvrant le pot par un sac en plastique bien étanche au niveau du collet. A l'aide d'une seringue, un volume de 10 ml d'acétylène est injecté dans le pot à travers le sac en plastique.

Après 30 min d'incubation, un volume de 5 ml du mélange gazeux est prélevé et stocké dans des tubes venoject. L'éthylène produit est dosé par chromatographie en phase gazeuse (CPG).

2.6. Analyses physico-chimiques des sols rhizosphériques et non rhizosphériques

Au stade de floraison, le sol rhizosphérique (sol à 1-4 mm près de la racine) et non rhizosphérique (Bulk soil) (**Pan *et al.*, 2008**), ont été collectés pour servir à la mesure du pH, au dosage du nitrate et du phosphore assimilable.

2.6.1. Mesure du pH

Le pH de la suspension de sol dans l'eau distillée à un rapport de 1/5, est mesuré après une nuit de décantation par lecture directe de la valeur affichée sur le pH mètre.

2.6.2. Dosage du nitrate

Une prise de 10 g de sol frais et 20 ml de sulfate de potassium à 0,5 mol.l⁻¹ sont placés dans une bouteille soumise à une agitation pendant 30 min. Un volume de 1 ml de la solution d'acide salicylique (5%) est rajouté à 0,5 ml du filtrat. Après 30 min de repos, 10 ml de solution d'hydroxyle de sodium est additionné au complexe. La coloration prend environ une heure pour se développer. L'intensité de la coloration est mesurée au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 410 nm.

Des solutions étalons de 0, 2, 4, 6, 8, 10 µg.ml⁻¹ ont été préparées à base d'une solution de nitrate de potassium (**Mathieu et Pieltain, 2003**).

2.6.3. Dosage du phosphore assimilable

La détermination de la quantité de phosphore assimilable a été réalisée suivant la méthode d'Olsen décrite par **Mathieu et Pieltain (2003)**.

L'extraction des formes de phosphore soluble est réalisée dans une solution de bicarbonate de sodium 0.5N ajusté à pH= 8,5 dans un rapport prise d'essai/volume d'extraction (m/v = 1/20). Le complexe phospho-molybdique, sous l'effet de la chaleur et en présence d'acide ascorbique développe une coloration bleue dont l'intensité est proportionnelle à la concentration de la solution en orthophosphates.

Une masse de 5 g de terre fine est ajoutée à 100 ml de NaHCO₃ (0,5N), une pincée de charbon actif est ajoutée jusqu'à l'obtention d'une solution claire. Un volume de 3 ml du réactif chloro-sulfo-molybdique est ajouté à 5 ml du filtrat. Après dégagement du CO₂, un

volume de 15 ml d'acide ascorbique est ajouté , puis porté au bain marie à 80 °C pendant 5 mn, jusqu'au développement d'une couleur bleue ; l'absorbance est mesurée à 660 nm.

La gamme étalon est établie à base d'une solution de potassium dihydrogénophosphate (KH_2PO_4).

2.7. Calcul de la RPAE et de la PUE

Deux paramètres sont utilisés pour évaluer l'efficacité du phosphore chez les populations d'arachide testées. L'efficacité d'absorption du P par les racines (**RPAE : The P absorption efficiency by root**), reflétant la capacité de la racine à absorber le P du sol et l'efficacité d'utilisation du P par la plante (**PUE : P utilization efficiency**), indiquant l'efficacité de la plante à utiliser le P absorbé. Ceux-ci ont été également présentés et calculés dans cette étude selon les formules décrites par **Pan et al. (2008)**:

$$RPAE = \frac{P \text{ contenu dans la plante entière (mg)}}{\text{Poids sec de la racine (g)}}$$

$$PUE = \frac{\text{Poids sec de la plante entière (g)}}{P \text{ contenu dans la plante entière (g)}}$$

2.8. Analyses statistiques

Les résultats quantitatifs recueillis pour l'ensemble des caractères étudiés ont fait objet d'une analyse de la variance à l'aide du programme SAS 9.0. L'ANOVA permet de détecter les différences entre les traitements par comparaison des moyennes avec le test de Newman-Keuls à un seuil de significativité de 0,5%. Les courbes de corrélations entre un certain nombre de caractères ont été aussi élaborées en utilisant le programme STATISTICA 6. L'analyse des composantes principale (ACP) a été effectuée à l'aide du programme XLSTAT 2012.

Chapitre III : Résultats et discussions

1. Résultats des analyses physico-chimiques du sol

Les résultats des caractéristiques physico-chimiques du sol ayant servi à l'expérimentation sont reportés dans le tableau VI.

Tableau VI: caractéristiques physico-chimiques du sol

Analyses physico-chimiques		Valeurs	Caractéristiques
Granulométrie	Argile	14,5 %	Sol sablo-limono-argileux
	Limon	20,5 %	
	Sable	65 %	
pH eau		7,7	Sol légèrement alcalin
pH KCl		6,7	
Calcaire total (CaCO ₃)		3,75 %	Sol non calcaire (absence du calcaire actif)
Azote total (N)		0,11 %	Sol moyennement pauvre en azote
Carbone organique (C)		0,62 %	/
Matière organique (MO)		1,07 %	Sol légèrement pauvre en matière organique
Phosphore assimilable (P ₂ O ₅)		17,2 ppm	Sol pauvre en phosphore assimilable
Potassium échangeable (K ₂ O)		223 ppm	Sol riche en potassium échangeable
Nitrate (NO ₃ ⁻)		7,2 ppm	/
Conductivité électrique (CE _{0,25})		0,27	Salinité faible
Rapport (C/N)		5,64	Bonne décomposition de la matière organique

2. Effet de l'apport du TCP et de l'inoculation sur les caractères agro-morphologiques

2.1. Biomasse aérienne

L'analyse de variance réalisée sur les biomasses prélevées montre un effet significatif de l'apport du TCP et de l'inoculation sur la production des biomasses aux deux stades d'échantillonnage (floraison et fin du cycle) au seuil de 0,05.

Au stade de floraison, les réponses des populations d'arachide en matière de production de biomasse aérienne à l'inoculation et à l'ajout du TCP sont positives mais variables. En effet, l'ajout du TCP seul entraîne une augmentation moyenne de la biomasse aérienne de 22,29% pour les cinq populations d'arachide. La population de Metlili présente le taux d'augmentation le plus bas, évalué à 18,67%, alors que l'augmentation la plus élevée, soit 29,03%, est enregistrée chez la population de Boumalek. Par ailleurs, cette réponse est plus importante en présence de la souche BR01 où le taux d'augmentation moyen atteint la valeur de 85,11% , avec un taux minimal de 57,50% pour la population de Metlili et un taux maximal de 122,01% pour celle de Tonga-Ouest comme il est représenté dans la figure 7.

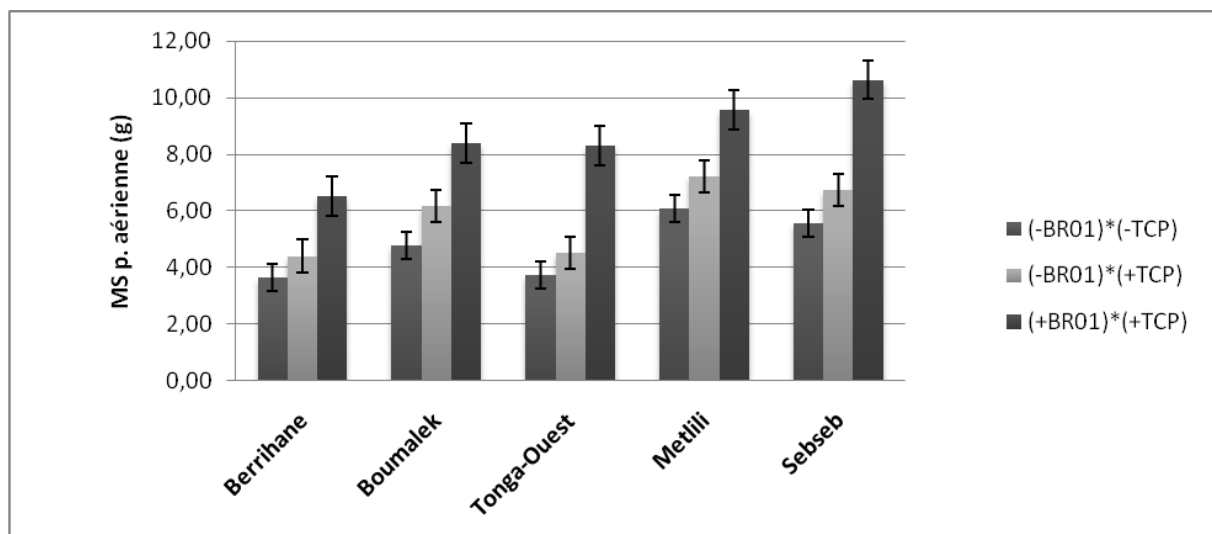


Figure 7. Variation de la biomasse aérienne des populations d'arachide au stade de floraison en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

L'ensemble des données relatives à la production de biomasse aérienne récoltée à la fin du cycle sont pratiquement identiques à celles enregistrées au stade de floraison. L'apport du TCP augmente la production de biomasse aérienne de 33,36% en moyenne alors que l'effet de l'interaction TCP-BR01 a augmenté ce taux de 97,70% avec une augmentation

minimale de 79,54% constatée chez la population de Metlili et un taux maximal de 132,78% enregistré chez celle de Tonga-Ouest (figure 8).

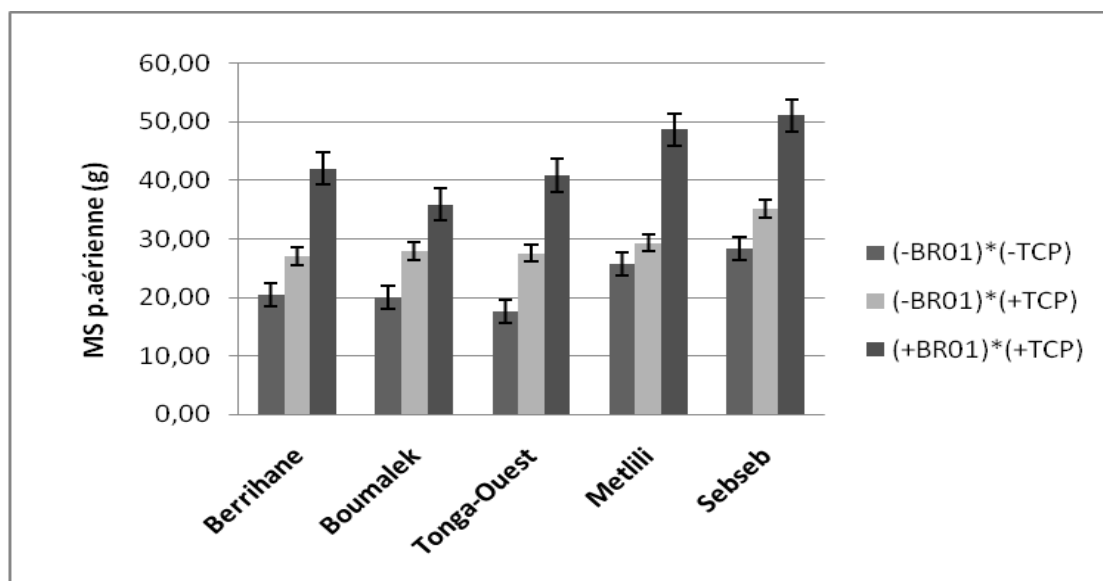


Figure 8. Variation de la biomasse aérienne des populations d’arachide au stade de récolte en fonction de l’apport du TCP et de l’inoculation.

2.2. Biomasse racinaire

Les biomasses racinaires obtenues au stade de floraison montrent une réponse significativement variable au seuil de 5% entre les populations d’arachide testées à l’ajout du TCP et à l’inoculation.

L’apport du TCP seul a entraîné une diminution de 11,62% pour la totalité des populations d’arachide. La diminution la plus basse est notée chez la population de Metlili avec un taux de 18,90% par rapport à un taux de 8,37% enregistré chez celle de Sebseb. Avec l’inoculation, le taux de diminution moyen atteint les 61%, avec 102,71% et 83,55% chez les populations de Sebseb et Metlili respectivement et 73,90%, 23,13% et 21,70% pour Tonga-Ouest, Boumalek et Berrihane (figure 9).

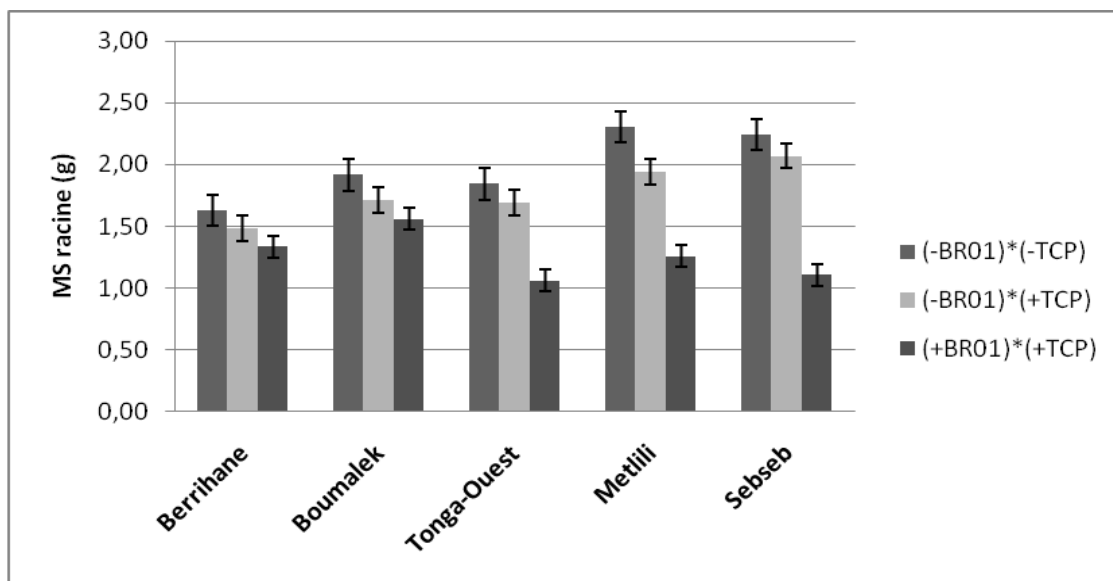


Figure 9. Variation de la biomasse racinaire des populations d’arachide au stade de floraison en fonction de l’apport du TCP et de l’inoculation.

Les données de la figure 10 montrent la variation de la biomasse racinaire des populations d’arachide au stade de récolte en fonction de l’ajout du TCP et de l’inoculation. Comme au stade de floraison, l’apport du TCP entraîne une réduction dans l’accumulation de la biomasse racinaire de 16,97% en moyenne chez les cinq populations d’arachide comparées aux témoins. Nous avons enregistré le taux de réduction le plus élevé soit 28,64% chez la population de Metlili et un taux minimal évalué à 6,11%, chez la population de Boumalek. La production de biomasse racinaire a davantage diminué (76,60% en moyenne) en réponse à l’inoculation chez tous les plants d’arachide avec un taux maximal de 107,27% pour la population de Metlili, et un taux minimal de 37,68% pour celle de Boumalek.

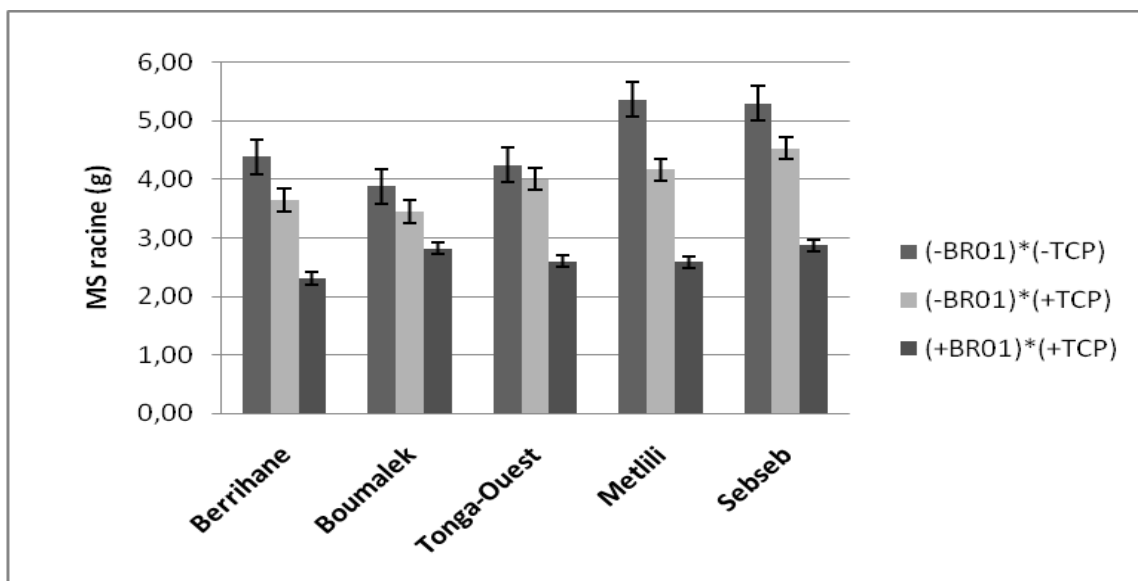


Figure 10. Variation de la biomasse racinaire des populations d'arachide au stade de récolte en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

2.3. Biomasse nodulaire

L'apport du TCP a entraîné une augmentation de la biomasse sèche nodulaire pour les cinq populations d'arachide au stade de floraison. Le taux d'augmentation moyen est évalué à 29,58%. Il est de 37,84% chez la population de Tonga-Ouest et 19,87% chez la population de Sebseb (figure 11).

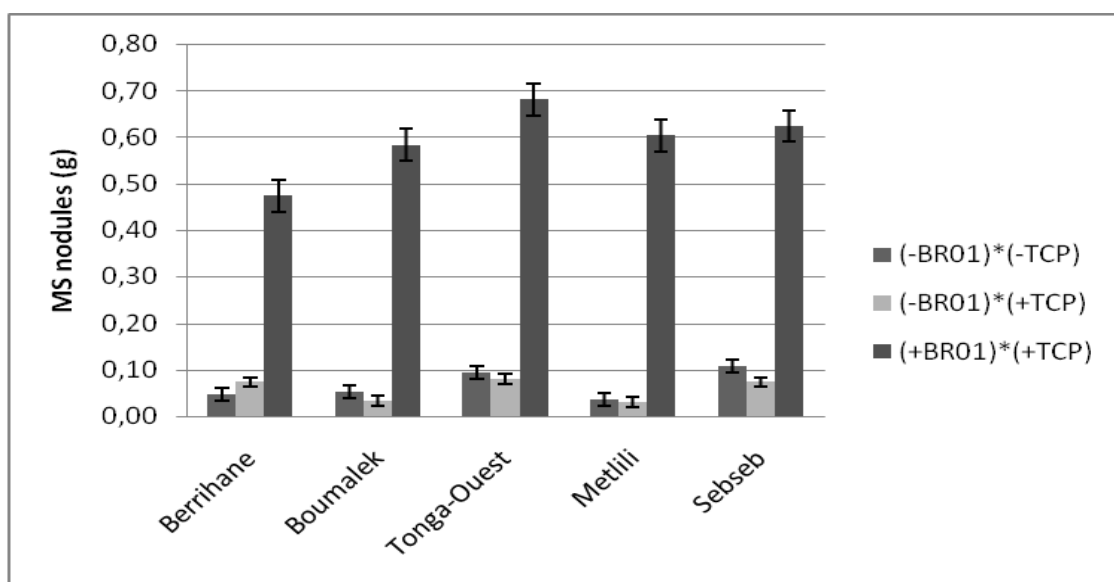


Figure 11. Variation de la biomasse nodulaire des populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

2.4. Surface foliaire

Les valeurs de la surface foliaire chez les cinq populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation sont présentées dans la figure 12. Une différence significative au seuil de 5% a été révélée après l'analyse statistique de ces données. Ces résultats révèlent que l'application du P sous forme de TCP a augmenté la surface foliaire chez toutes les populations d'arachides échantillonnées au stade de floraison. Cette augmentation est d'autant plus accentuée quand les plantes sont inoculées. En effet, nous avons enregistré une augmentation moyenne de 46,13% résultant de l'effet de l'interaction TCP-BR01, comparée au taux de 9,89% noté chez les populations non inoculées. En effet, chez le couple Tonga-Ouest-BR01, la valeur moyenne de la surface foliaire est de 20,51cm², soit 63,27% d'augmentation, alors que le couple Sebseb-BR01 a indiqué une surface foliaire de 18,22 cm², soit un taux d'augmentation de 36,80% par rapport aux témoins (figure 12).

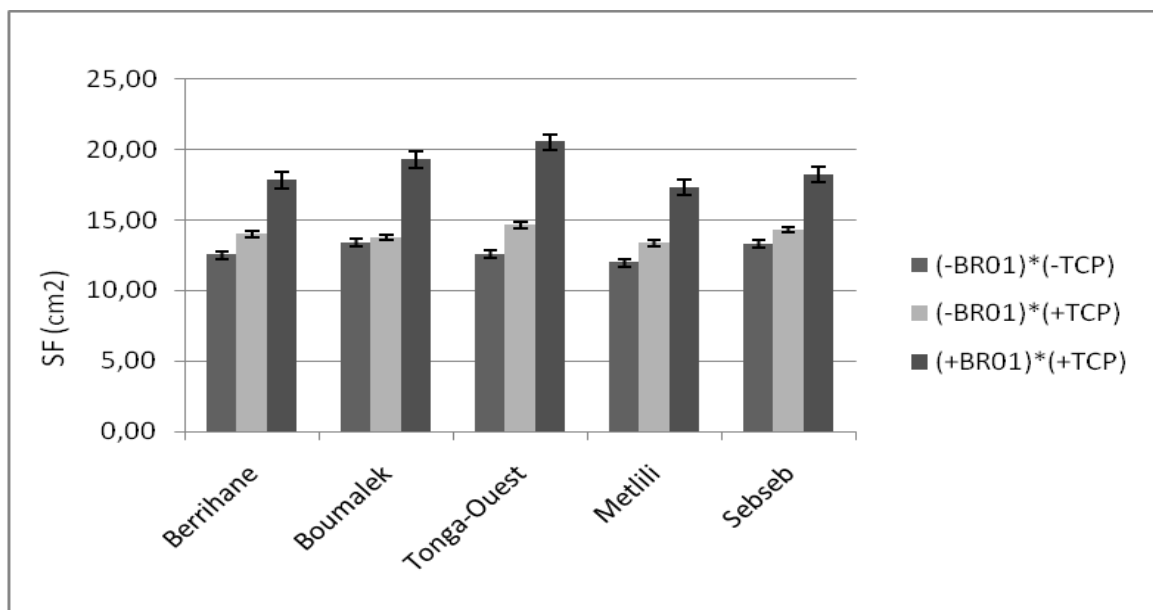


Figure 12. Variation de la surface foliaire chez les plantes d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

2.5. Hauteur de la tige principale et nombre de ramifications

La hauteur de la tige principale de l'ensemble des populations d'arachide étudiées a considérablement augmenté en présence du TCP. Une augmentation moyenne de 11,61% est observée. Néanmoins, la réponse de la population de Boumalek à l'ajout du TCP n'était pas fortement significatif par rapport aux autres populations, vu la faible augmentation notée

(5,92%). Cependant, l'effet de l'interaction TCP-BR01 a considérablement augmenté cette hauteur, jusqu'à 37,34% pour la population de Tonga-Ouest et 34,24% et 31,19% pour les écotypes de Metlili et Sebseb respectivement alors que les autres populations d'El-Taref ont présenté un taux d'augmentation moyen oscillant aux alentours de 28% (figure 13).

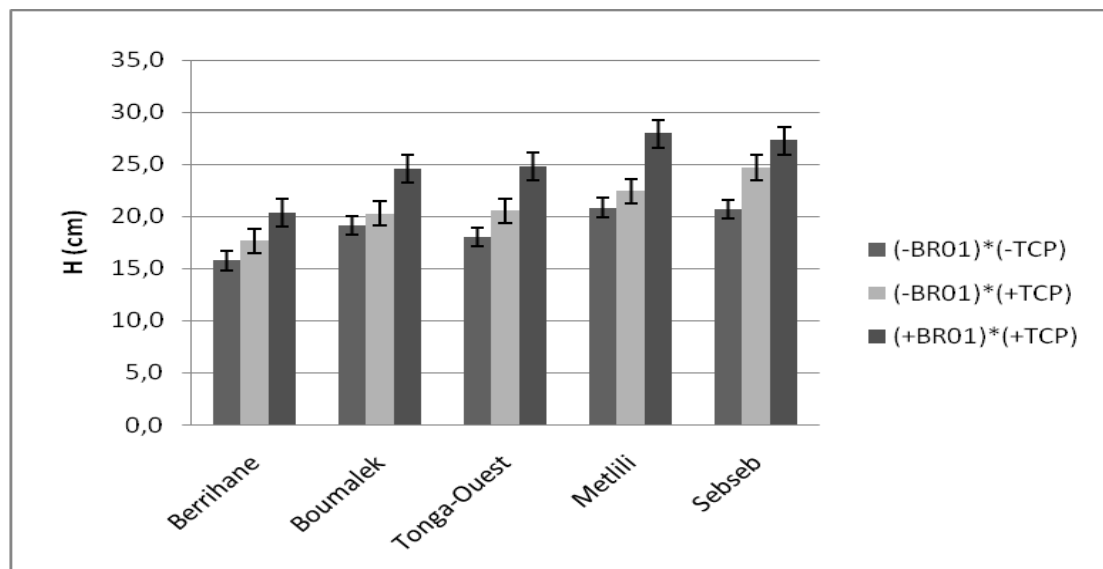


Figure 13. Variation de la hauteur de la tige principale en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

La différence du nombre de ramifications n'est pas significative au seuil de 0,05 pour les populations d'arachide testées en réponse aussi bien à l'ajout du TCP qu'à l'inoculation (figure 14).

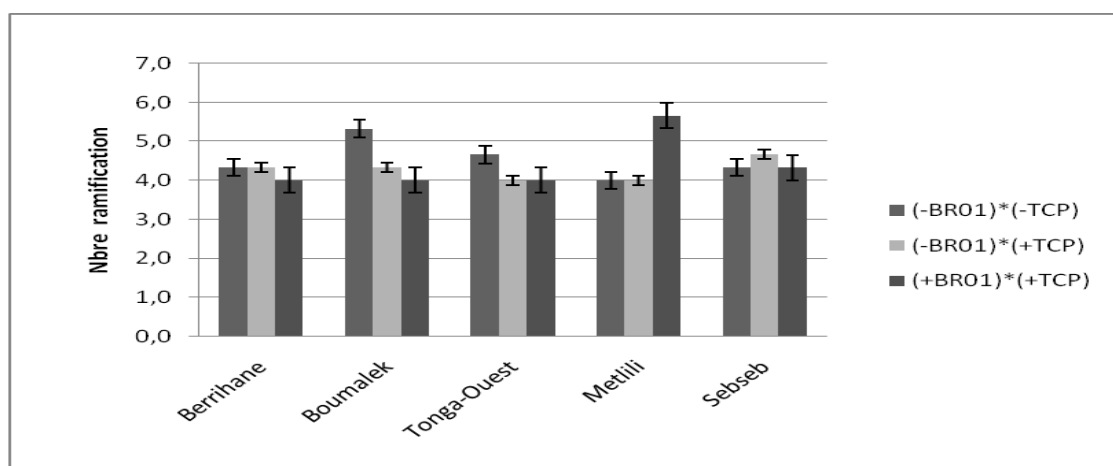


Figure 14. Variation du nombre de ramifications en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

2..6. Nombre de gousses/plant et rendement en g/plant

La variation du nombre de gousses/plant chez les cinq populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation est présentée sur la figure 15. L'analyse statistique a révélé une différence significative au seuil de 5% entre les différents traitements. Le rendement en gousses/plant est augmenté de 19,98% en moyenne pour la totalité des populations étudiées en réponse à l'ajout du TCP. En effet, nous avons noté une augmentation de 40,79% pour la population de Boumalek et de 10% pour celle de Tonga-Ouest.

L'effet combiné du TCP et de l'inoculation a considérablement augmenté ce paramètre d'un taux moyen qui dépasse les 54%. L'augmentation du rendement la plus élevée est de 79,49% chez la population de Sebseb, tandis que la valeur la plus faible soit 22,45%, est obtenue avec la population de Tonga-Ouest. Néanmoins, le nombre de gousses/plants chez les populations sahariennes (Metlili et Sebseb) est inférieur à celui des populations d'El-Taref (Berrihane, Boumalek et Tonga-Ouest) (figure 33). En effet, les populations d'origine saharienne sont caractérisées par un grand calibre des gousses, comparées aux populations d'El-Taref.

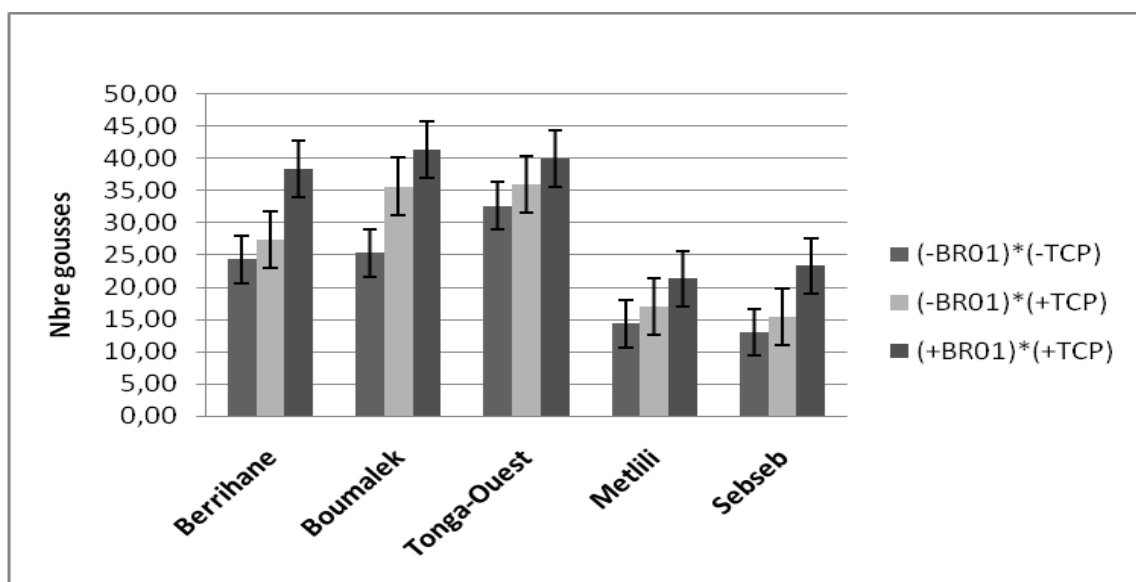


Figure 15. Variation du nombre de gousses/plant chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

La figure 16 montre la variation des quantités de rendement (g/plant) en fonction de l'apport phosphorique sous forme de TCP et de l'inoculation. L'allure générale des histogrammes montre un effet favorable de l'inoculation sur le rendement chez les cinq populations d'arachide quand on les compare avec les populations non inoculées. Cet effet varie de 20,57% pour la population de Tonga-Ouest à 69,54% pour celle de Boumalek. L'effet de l'interaction TCP-inoculation a fortement augmenté le rendement en g/plant chez la population de Sebseb dont on a notée une augmentation de 124,75% au contraire de la population de Tonga-Ouest qui présente un taux d'augmentation faible (32,76%) par rapport aux témoins (-BR01)*(-TCP).

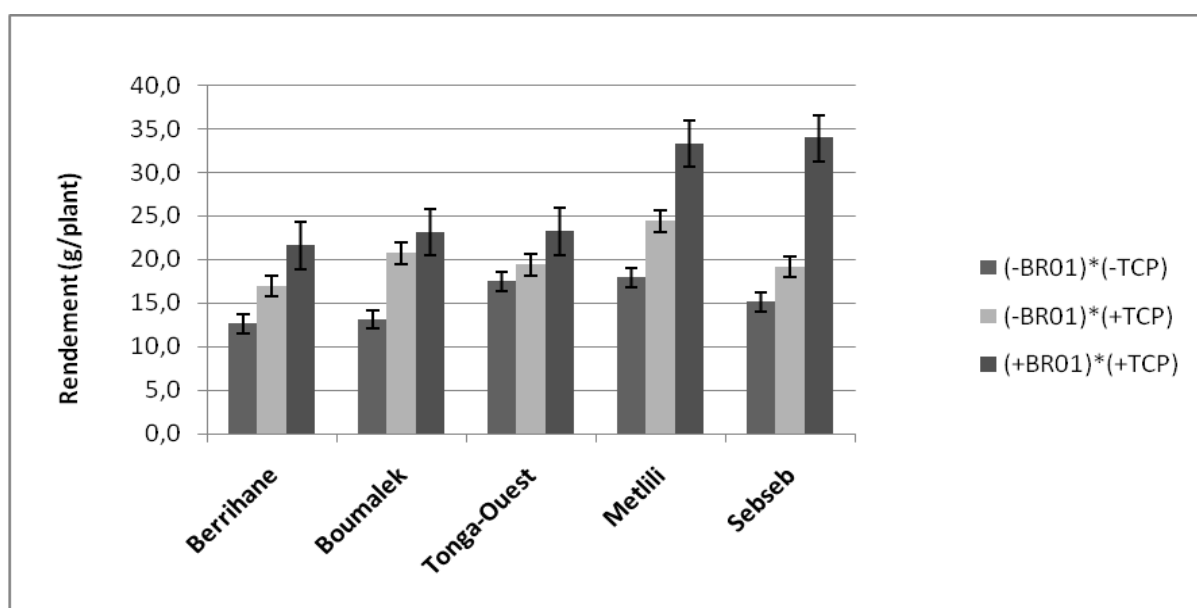


Figure 16. Variation du rendement en g/plant chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

Discussion

Les réponses des populations d'arachide en matière de production de biomasse aérienne à l'ajout du TCP sont positives mais variables entre les populations. Cette réponse est plus importante en présence de la souche BR01. Ces résultats sont en accord avec ceux acquis par **Taurian et al. (2010)** dans des conditions similaires

Par ailleurs, nos résultats montrent une réduction de la production de la biomasse racinaire en présence de TCP. Ils sont en désaccord avec ceux obtenus sur le pin maritime (**Mollier, 1999**), le haricot (**Rychter et Randall, 1994**), l'orge (**Stryker et al., 1974**), le maïs

(Drew et Saker, 1978) et le soja (Tang *et al.*, 2009) où un allongement total des racines et une augmentation de la production de la biomasse racinaire en situation de déficience en P sont rapportés. Néanmoins, les effets absolus de la carence en P sur l'allongement des racines et l'accumulation de biomasse racinaire sont controversés. En effet, il existe de nombreux travaux qui relatent une augmentation de la longueur et la biomasse racinaire avec une augmentation de l'offre en P. Cela a été démontré aussi bien *in situ* qu'en hydroponie sur un grand nombre d'espèces végétales (Atkinson, 1973; Tennant, 1976; Fitter, 1982; Amijee *et al.*, 1989; Bruce *et al.*, 1994; Hajabbasi et Schumacher, 1994; Rosolem *et al.*, 1994; Vadez et Drevon, 2001 ; Alkama *et al.*, 2010).

Les effets d'une déficience en P sur la mise en place de la surface foliaire sont largement étudiés sur de nombreuses espèces. Une étude détaillée de la croissance foliaire du maïs sous déficience en P, réalisée par Mollier (1999), a montré que la réduction de la surface foliaire causée par la carence en P a pour origine un retard d'apparition des feuilles et une réduction de leur surface finale en même temps qu'un dessèchement des feuilles du bas de la plante. De même Rodriguez *et al.* (1998), ont montré qu'une déficience en P a retardé l'apparition des feuilles sans réduire leur nombre, et a diminué le taux d'expansion des feuilles de blé cultivés en pots sous serre.

Les résultats obtenus par Chaudhary *et al.* (2008), suggèrent que le développement de la surface foliaire chez le soja (*Glycine max* L.) est l'une des réponses les plus sensibles de la croissance des cultures à la déficience en P. Néanmoins, les populations d'arachide étudiées dans notre étude ont révélé une résistance du développement de la surface foliaire aux conditions limitées en P. Il est intéressant de noter qu'ils sont en accord avec ceux obtenus chez les cultivars de *Vigna aconitifolia* et de *Vigna radiata* en réponse à la déficience en P (Chiera *et al.*, 2002)

Nous avons constaté que l'apport du TCP seul et l'inoculation des plantes d'arachide accompagnée d'un apport de TCP a significativement augmenté la longueur de la tige principale. Les travaux relatant l'effet du P sur la hauteur des plants de légumineuses sont rares. Néanmoins, le nombre de ramifications, leur ordre chez *Medicago sativa* L. semblent plus affectés par le niveau d'éclaircissement et par le stress hydrique que par la disponibilité en P (Chabouti, 1999). Par ailleurs, chez le pin maritime (*Pinus pinaster* L.) cultivé dans des

conditions de limitation en P, la vitesse d'allongement ainsi que la longueur de la tige principale et des tiges secondaires sont significativement réduites (**Cheib, 2006**).

Un effet positif du TCP seul a été révélé pour l'ensemble des géotypes étudiés sur le rendement. Le taux d'augmentation du rendement le plus élevé a été noté pour la population de Metlili. Nos résultats sont confirmés par **Otani et Ae (1996)** qui ont constaté que l'arachide a prélevé plus de P lorsqu'il a été cultivé en présence de Fe-P, et Al-P comparé à d'autres cultures telles que le sorgho. Cette faible sensibilité du rendement de l'arachide à la déficience en P, est attribué à sa capacité exceptionnelle d'extraire le P (**Ae et al., 1996**). La réponse positive au TCP est renforcée par l'inoculation de la souche BR01. En effet, l'action favorable des bactéries fixatrices d'azote sur le rendement des cultures des légumineuses a été signalé par de nombreux auteurs (**Algawadi et Gaur, 1988; Gupta, 2004; Zaidi et Khan, 2006**).

3. Effet de l'apport du TCP et de l'inoculation sur les caractères physiologiques

3.1. Sucres solubles

La figure 17 montre la variation de la teneur en sucres solubles chez les cinq populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation. L'analyse statistique révèle une différence significative entre les différents traitements au seuil de 5%.

En présence de TCP, nous notons une diminution de l'accumulation des sucres solubles dans les feuilles à un taux moyen de 17,69%. Cette teneur passe de 16,56 mg/g de MS à 12,95 mg/g de MS chez la population de Berrihane, soit une diminution de 27,84%, alors que chez celle de Sebseb, cette teneur passe de 14,36 mg/g de MS à 12,87 mg/g de MS, soit une diminution de 11,61%. L'inoculation a diminué la concentration en sucres solubles d'un taux moyen de 46,30%. La population de Metlili est celle qui marque la diminution la plus élevée, évaluée à 60,54% par rapport à la population de Sebseb dont le taux est de 27,14%.

La figure 18 montre qu'il existe une corrélation négative ($R = -0,82$) entre le développement de la surface foliaire et l'accumulation des sucres solubles.

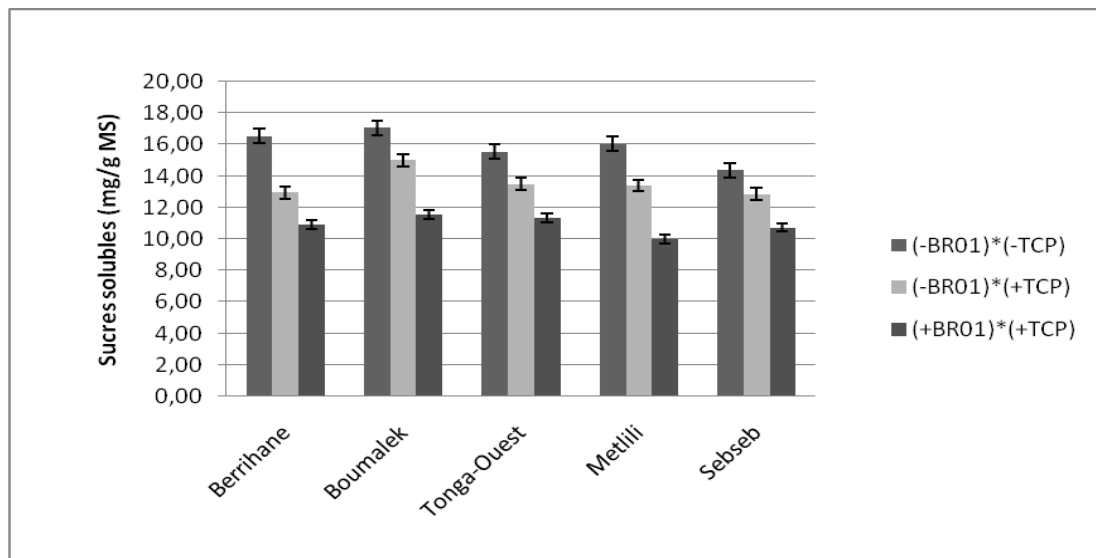


Figure 17. Variation de la teneur en sucres solubles en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

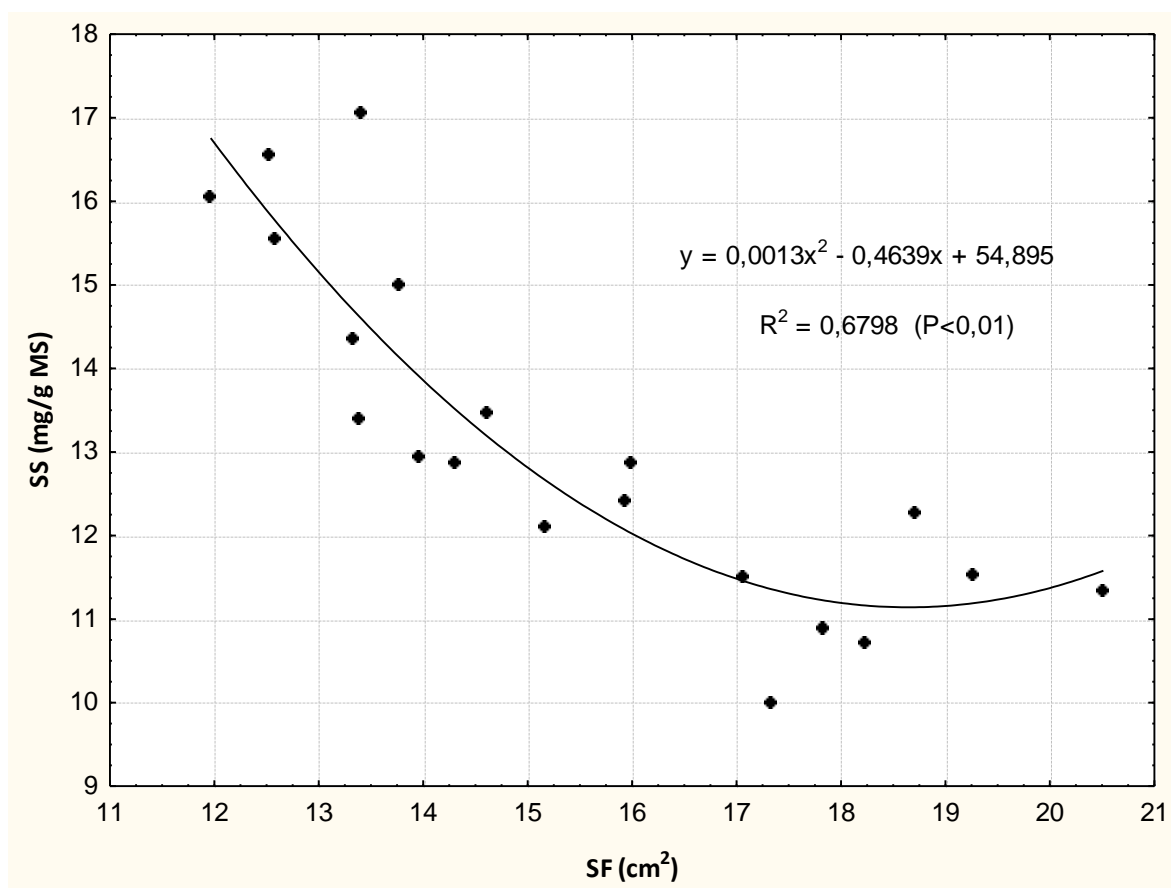


Figure 18. Corrélation entre le développement de la surface foliaire et l'accumulation des sucres solubles.

Discussion

Le TCP a considérablement diminué le contenu des sucres solubles chez les cinq populations d'arachide cultivées en absence et en présence de la souche BR01. Pourtant, de nombreux auteurs ont signalé l'effet stimulant de la déficience en P sur la biosynthèse de sucrose dans les feuilles, notamment chez *Arabidopsis thaliana*, *Phaseolis vulgaris*, *Hordeum vulgare*, *Spinacea oleracea* et *Glycine max* (Foyer et Spencer, 1986; Cakmak *et al.*, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Ciereszko et Barbachowska, 2000; Morcuende *et al.*, 2007; Müller *et al.*, 2007). Ciereszko *et al.* (2005), ont suggéré que l'accumulation des sucres dans les feuilles est une réponse hâtive à la déficience en P avant qu'il y ait une translocation de ces carbohydrates du phloème vers les racines. De plus, Bingham *et al.* (1996) ont constaté que dans l'apex racinaire les processus consommateurs d'énergie sont associés à la division et à l'expansion cellulaires dont la régulation est contrôlée par le taux de respiration. Des coupes histologiques réalisées sur les cellules corticales de la région méristimatique des racines de *Brassica nigra* déficientes en P montrent le développement de grandes vacuoles et des caractéristiques d'invagination du plasmalemme (Fife *et al.*, 1990). D'après Wanke *et al.* (1998), il semble que l'augmentation de la concentration en sucres ainsi que la taille du compartiment vacuolaire (différents types de vacuoles), les modifications dans l'ultra-structure des mitochondries et les changements des facteurs contrôlant le taux respiratoire sont des réponses typiques à l'insuffisance de phosphate dans le tissu méristimatique de la racine.

Il existe une corrélation négative ($R = -0,82$) entre le développement de la surface foliaire et l'accumulation des sucres solubles. La même corrélation est signalée par Cheaib (2006) dans ses investigations sur le pin maritime et qui a pu démontrer que le taux de sucres solubles dans les feuilles ne sont pas corrélés avec leur vitesse d'allongement d'autant plus qu'à faible disponibilité en P dont les feuilles sont plus riches en sucres solubles et sucres structuraux que les feuilles à forte disponibilité en P.

3.2. Teneurs relatives en chlorophylles

Les résultats portant sur la variation des teneurs relatives en chlorophylles montrent une diminution de 8,65% en moyenne en réponse à l'apport du TCP seul. L'interaction TCP-BR01 par contre a significativement diminué les teneurs relatives moyennes en chlorophylles de 30,71% avec un taux maximal de 35,57% noté pour la population de Boumalek et un taux minimal de 23,51% enregistré chez celle de Metlili (figure 19).

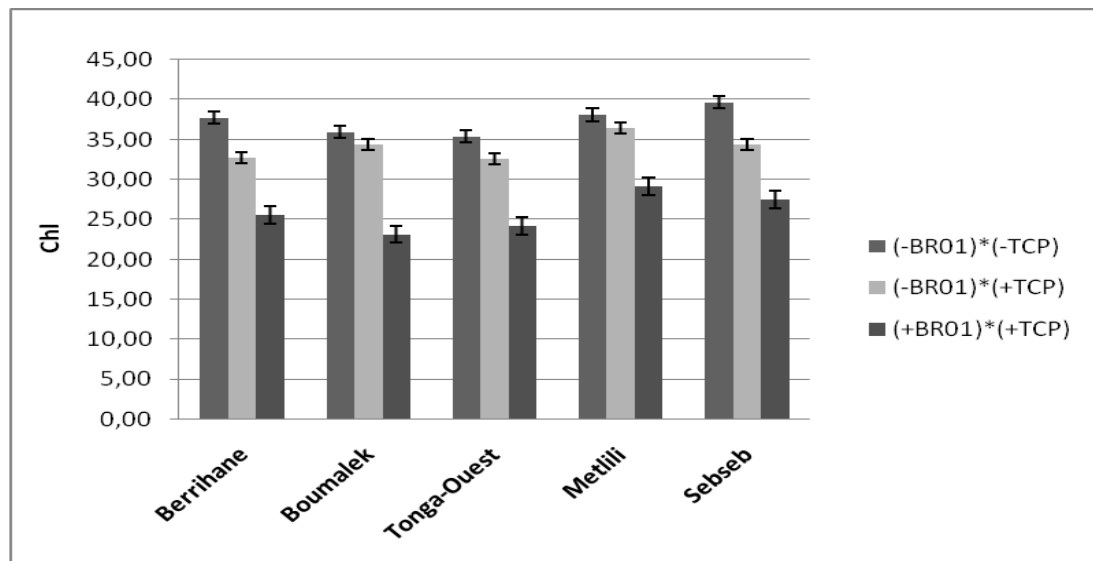


Figure 19. Variation des teneurs relatives en chlorophylles en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

Discussion

La teneur relative en chlorophylle diminue en réponse à l'apport du TCP et de l'inoculation. Les résultats obtenus par **Tombesi *et al.* (1969)** affirment que la déficience en P a diminué l'activité photosynthétique et le taux de formation d'ATP et de NADPH dans les chloroplastes de la betterave (*Beta vulgaris* L.). Cette réduction de l'activité photosynthétique est aussi obtenue par **Spencer et Possingham. (1960)** qui ont indiqué que la production d'ATP et de NADPH a été réduite en réponse à la carence en P chez les chloroplastes de la tomate (*Lycopersicon esculentum* L.). Cependant, il paraît que la déficience en P n'a pas affecté la photosynthèse à partir des chlorophylles, car la quantité de P n'a aucun effet sur la concentration des tissus foliaires en chlorophylles (**Terry et Ulrich, 1973**). En effet, la réduction de la photosynthèse sous le déficit phosphaté est attribué à une réduction de l'exportation de Triose-P à partir des chloroplastes vers le cytosol via le translocateur Pi (**Leegood *et al.*, 1985**) et une réduction de RuBP (**Rao et Terry 1995**).

3.3. Fixation symbiotique de l'azote

La figure 20 montre la variation de l'activité réductrice d'acétylène en fonction du TCP chez les populations d'arachide étudiées. Cette activité enzymatique mesure la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les nodosités. L'analyse statistique des données obtenues révèle une différence significative entre les différents traitements au seuil de 0,05.

L'allure générale de l'histogramme montre bien l'effet positif du complexe TCP sur l'activité fixatrice d'azote. L'apport du TCP a augmenté la valeur moyenne de l'activité réductrice d'acétylène de 60,79%. Il est 104,89% chez la population de Berrihane qui a enregistré une valeur de 77,93 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h}/\text{plant}$ par rapport à la population de Metlili qui n'a enregistré que 37,19 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h}/\text{plant}$, soit un taux d'augmentation de 4%.

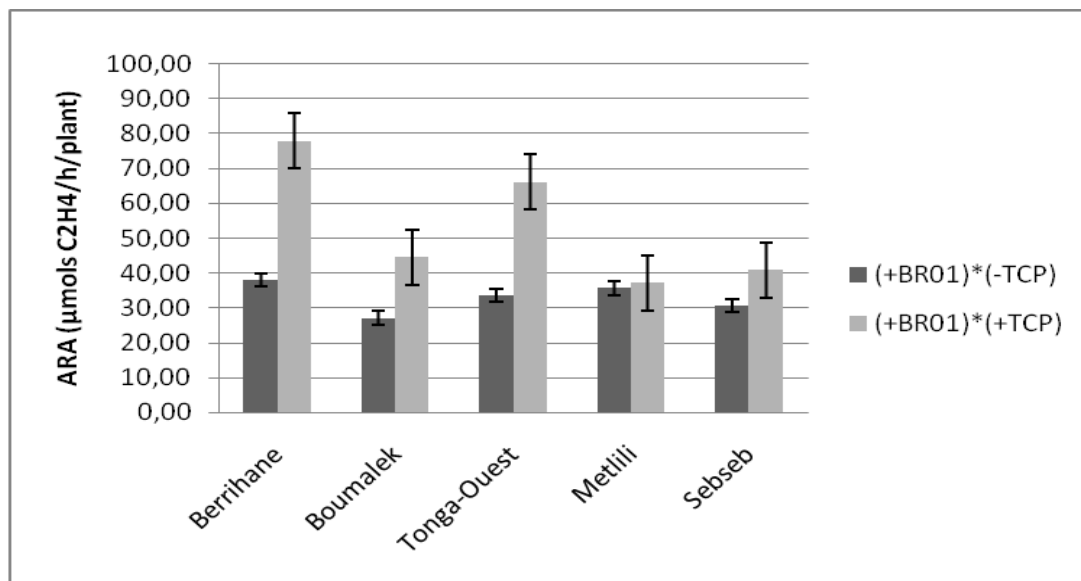


Figure 20. Variation de l'activité réductrice d'acétylène en fonction de l'apport du TCP.

Discussion

Nos résultats révèlent une activité réductrice d'acétylène en présence de TCP et de la souche BR01. Pourtant, la sensibilité de l'activité spécifique de la nitrogénase à la déficience en P a été signalée par plusieurs auteurs chez de nombreuses espèces, notamment chez *Medicago truncatula* L. (Tang *et al.*, 2001), *Cajanus cajan* L. (Adu-Gyamfi *et al.*, 1989), *Phaseolus vulgaris* L. (Lynch *et al.*, 1991 ; Djadjaglo et Richter, 2006 ; Kouas *et al.*, 2009), *Pisum sativum* L. (Geneva *et al.*, 2006) et *Glycine max* L. (Pan *et al.*, 2008).

Le rôle spécifique que joue le phosphore dans le fonctionnement des nodules a été indiqué par Tang *et al.* (2001). En effet, l'activité de la nitrogénase a été doublée quand la concentration du P externe a augmenté de 1 à 8 μM . Cet effet inhibiteur de la carence en P sur l'activité de la nitrogénase était plus grand que sur d'autres composants de la symbiose.

Chez les légumineuses, les effets directs de la déficience en P sont composés d'un ensemble d'effets indirects qui peuvent se résumer dans la réduction de la fixation symbiotique de l'azote, la biomasse nodulaire et l'activité de la nitrogénase (**Adu-Gyamfi et al., 1989 ; Lynch et al., 1991**). Néanmoins, d'après **Kouas et al. (2005)** les caractéristiques intrinsèques des nodules (biomasse individuelle et dimensions, concentration de P, efficacité de la fixation de l'azote), ne sont pas dépendant de la disponibilité du P. En effet, le phosphore est beaucoup plus exigé pour le fonctionnement normal des bactéries fixatrices d'azote et a un effet favorable sur la formation correcte, le nombre et le poids des nodules (**Zarrin et al., 2007**).

L'application du P a considérablement augmenté le taux de la fixation d'azote en conséquence au développement correct des nodules du Soja (**Miao et al., 2007**). Cependant, l'altération des fonctions des nodules sous une carence phosphatée pourrait avoir résulté de l'inhibition des réactions énergétiques dans les cellules bactériennes liées à la diminution des biomasses nodulaires (**Sa et Israel, 1991**) et par conséquent, l'augmentation générale de la fixation symbiotique d'azote en réponse à l'application de P suggère que le P est un facteur limitant de la fixation de N₂ des légumineuses (**Tauro et al., 2010**).

De plus, **Sa et Israel (1991)** rapportent dans leur étude que plusieurs propriétés physiologiques et métaboliques ont été associées à la diminution de l'activité spécifique de la nitrogénase des nodules déficients en P. C'est surtout la masse des bactéroïdes par unité de masse des nodules, la concentration de l'azote des bactéroïdes, les concentrations en ATP des cellules végétales et la charge d'énergie qui étaient sensiblement réduites dans les nodules des plantes déficientes en P.

3.4. Activité nitrate réductase

Les résultats de la variation de l'activité nitrate réductase chez les différents traitements sont illustrés sur la figure 21. L'analyse de la variance a révélé une différence significative entre les différents traitements au seuil de 5%. Chez la population de Berrihane nous avons enregistré la valeur la plus élevée estimée à 0.127 μmols NO₂⁻/h/MVF, alors que chez la population de Tonga-ouest elle ne dépassait pas les 0.092 μmols NO₂⁻/h/MVF.

L'apport du phosphate tricalcique a entraîné une augmentation de 33,31% des valeurs moyennes de l'ANR chez les populations non inoculées. L'effet de l'inoculation est bien marqué pour toutes les populations cultivées dans lesquelles, les quantités de l'ANR ont été

doublées (126,28% en moyenne). En effet, dans ces conditions la valeur de l'ANR la plus importante est celle notée chez la population de Boumalek avec une valeur de 0,303 $\mu\text{mol NO}_2^-/\text{h/MVF}$, soit une augmentation de 167,81%, comparée à la population de Tonga-ouest qui a enregistré le taux d'augmentation le plus faible soit 92,06%.

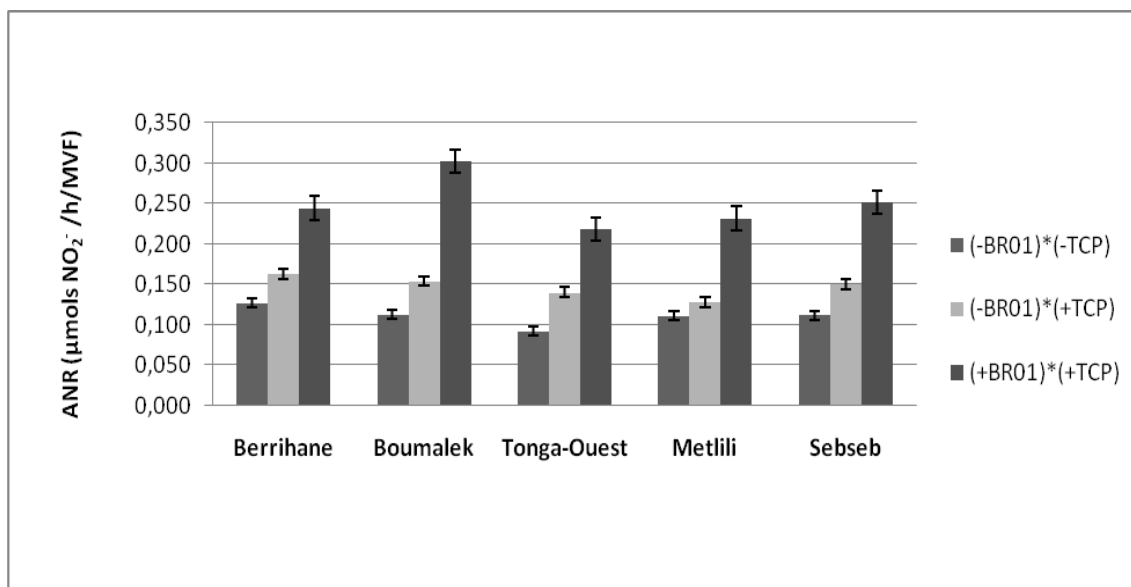


Figure 21. Variation de l'activité nitrate réductase chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

Discussion

Nous avons constaté que l'activité de nitrate réductase est fortement augmentée par l'ajout du TCP et de la souche chez tous les génotypes testés. La réduction de l'assimilation des nitrates sous des conditions de carence en P a été rapportée par plusieurs auteurs (Schjorring, 1986 ; Rufty *et al.*, 1990 ; Pilbeam *et al.*, 1993 ; Jeschke *et al.*, 1997). En effet, la déficience en P a provoqué une inhibition du prélèvement des ions nitrates (NO_3^-) et de leur transport via le xylème et encore une grande dépression de l'activité réductrice des nitrates dans les racines de *Ricinus communis* L. (Jeschke *et al.*, 1997). Cependant, Le faible prélèvement du nitrate résultant de la faible disponibilité en phosphore, également observé par Schjorring (1986) et Pilbeam *et al.* (1993), est probablement liée à la faible demande en ions NO_3^- due à la croissance ralentie des plantes déficientes.

Comme le suggère un certain nombre d'auteurs (Engels *et al.*, 1992; Muller et Touraine, 1992; Touraine *et al.*, 1994), cette régulation est attribuée à la différence dans les

signaux entre la racine et la partie aérienne, ce qui constitue un feedback négatif pour le maintien des acides aminés dans le phloème ou à la stimulation de la translocation des acides organiques du phloème (Muller et Touraine, 1992). En outre, Rufty *et al.* (1990) considèrent que la principale cause de la translocation restreinte du substrat de NO_3^- pour la synthèse des acides aminés, est sans doute la diminution de l'activité réductrice des ions NO_3^- disponibles dans les tissus aériens. Ceci peut notamment s'expliquer par l'effet négatif de la diminution dans le pool de PO_4 sur la disponibilité des NADPH nécessaires pour la réduction du nitrate (Jeschke *et al.*, 1997).

Les résultats obtenus par Rufty *et al.* (1990), montrent qu'il y aurait des altérations multiples dans les voies d'assimilation de NO_3^- des plantes du tabac (*Nicotiana tabacum* L.) cultivées sous une carence phosphatée. L'analyse isotopique de la nutrition azotée en utilisant des $^{15}\text{NO}_3^-$ a révélé que le prélèvement du NO_3^- par les racines et sa translocation vers la tige ainsi que l'activité nitrate réductase de la partie aérienne sont réduits en réponse à la carence phosphatée.

3.5. Quantité de P prélevée et statut phosphaté des plantes

Les quantités totales de P prélevées par les plantes sont représentées sur les figures 22 et 23. Pour les deux paramètres analysés (P partie aérienne et P racine) il y a eu des différences significatives entre les différents traitements au seuil de 0,05.

La quantité de P a considérablement augmenté en réponse à l'ajout du TCP que ce soit dans les parties aériennes (37,65%), que dans les racines (55,17%). L'effet de l'interaction se manifeste par une augmentation plus élevée de l'acquisition du P soit 112,59% dans les parties aériennes et 135,09% dans les racines. La population de Metlili montre la valeur la plus élevée du P acquis dans la partie aérienne. Elle est de 4,66 mg/g MS, soit 228,36% d'augmentation tandis que la valeur la plus faible est obtenue avec la population de Berrihane soit 2,67 mg/g MS ou 32,28% (figure 22). Au contraire, le taux moyen du P acquis par les racines est plus élevée pour la population de Metlili soit 116,47% pour une quantité de P de 5,12 mg/g MS par rapport à celui de Sebseb dont le taux est de 93,27% pour une quantité de P de 7,11mg/g MS (figure 23) .

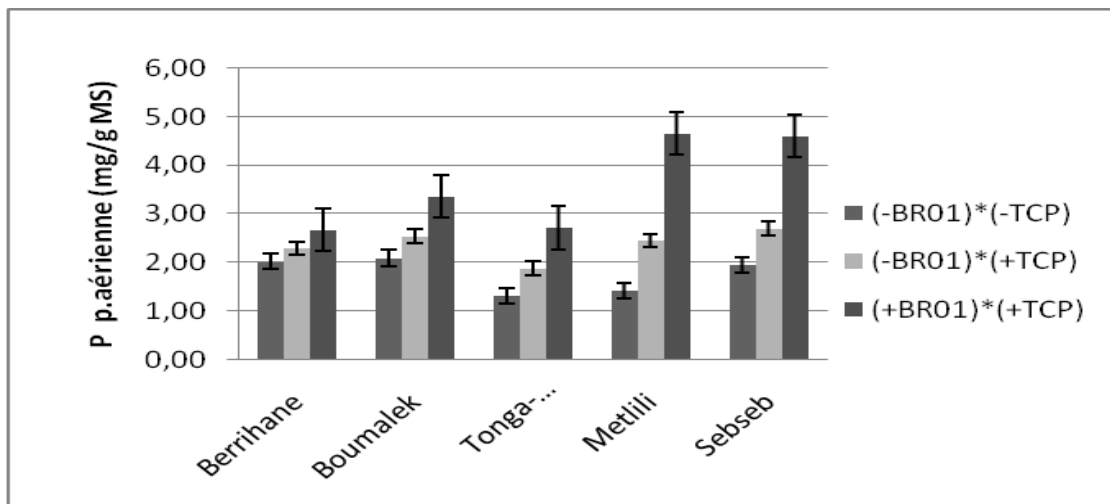


Figure 22. Variation des quantités de P accumulées dans les tissus aériennes chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

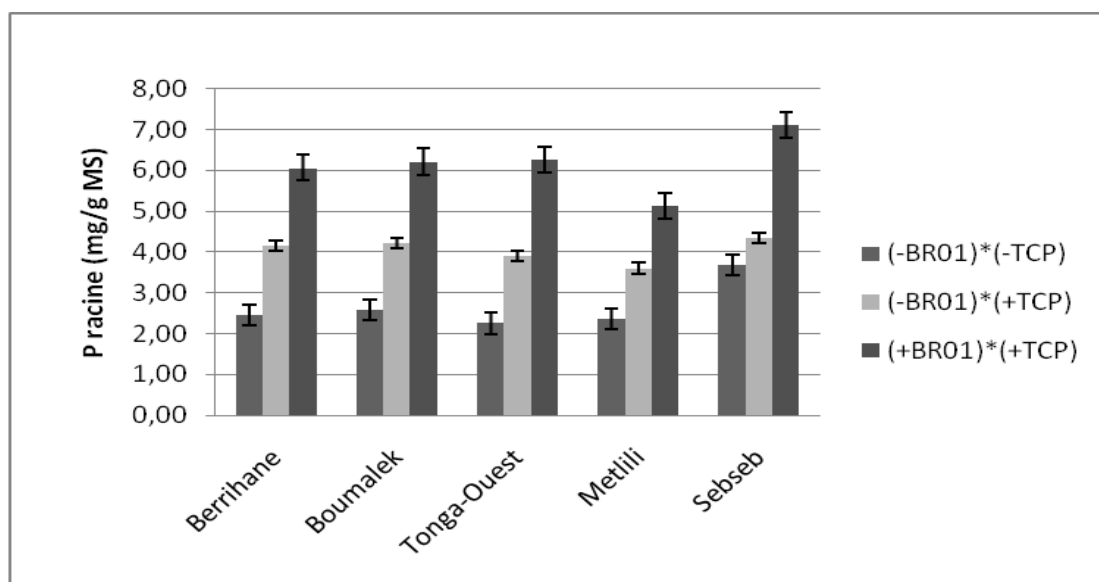


Figure 23. Variation des quantités de P prélevées par les racines chez les populations d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation.

La figure 24 représente la variation des teneurs en P des graines d'arachide en fonction de l'apport du TCP et de l'inoculation. La différence statistique est significative au seuil de 0,05 entre les différents traitements. L'apport du phosphore sous forme de TCP a augmenté le contenu en P dans les graines de 2,73% en moyenne alors que l'effet de l'interaction phosphore-inoculation est considéré comme plus significatif avec un taux d'augmentation moyen qui dépasse les 9,5%. En revanche, le taux d'augmentation le plus élevé, estimé à

13,32%, est noté pour la population de Metlili, soit 1,96 mg/g par rapport à la population de Tonga-Ouest pour laquelle l'augmentation la plus faible est notée soit 6,04% correspondant à 1,35 mg de P/g de MS).

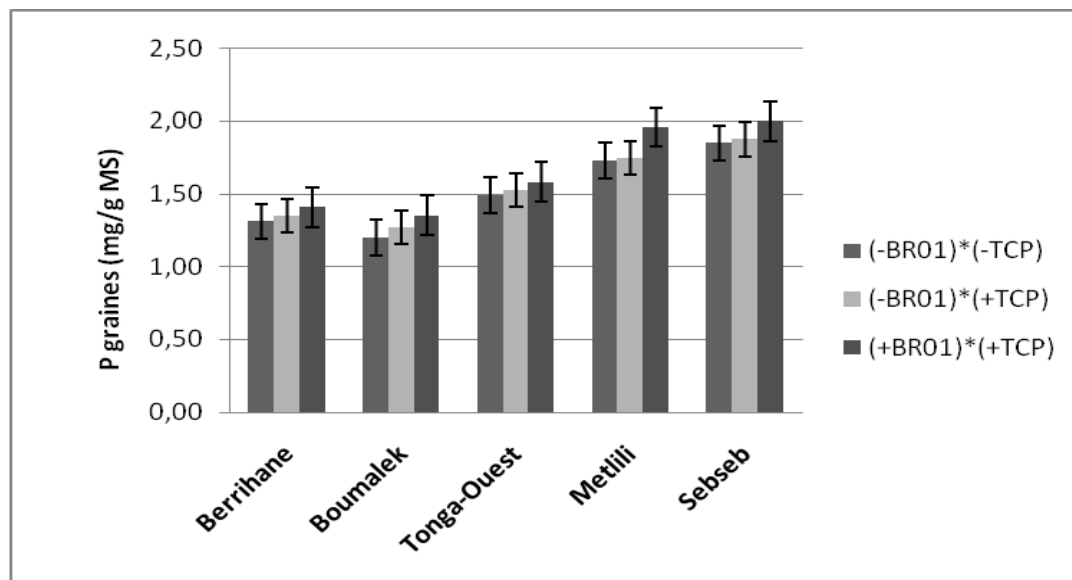


Figure 24. Variation des teneurs en P des graines en fonction du TCP et de l'inoculation.

Discussion

Les données spécifiques au prélèvement du phosphore par les tiges et les racines des plants d'arachides au stade de floraison (après 56 jours de culture) montrent que les quantités de P accumulé par unité de biomasse a considérablement augmenté en réponse au TCP. En outre les valeurs moyennes du P accumulé dans les racines sont plus élevées par rapport à celles accumulées dans les tiges. Ces résultats rejoignent ceux obtenus sur de nombreuses espèces cultivées dans des conditions optimales de P, telles que *Glycine max* (Pan *et al.*, 2008 ; Li *et al.*, 2010), *Phaseolus vulgaris* (Vadez et Drevon, 2001 ; Tang *et al.*, 2001 ; Djadjaglo et Richter, 2008), *Arachis hypogaea* (Wissuwa et Ae, 1999), *Lolium multiflorum* (Starnes *et al.*, 2008), *Vigna unguiculata* (Sanginga *et al.*, 2000), *Sorghum bicolor* (Djadjaglo et Richter, 2008).

Dans des études portant sur la comparaison de trois génotypes d'arachide cultivés sur deux milieux différents : l'un constitué d'oxydes de Fe insolubles (Fe-P) et l'autre constitué d'une terre végétale riche en humus, Wissuwa et Ae (1999), ont constaté que concernant le prélèvement du phosphore par les racines, les différences génotypiques n'étaient pas

significatives pendant les premiers 85 jours de croissance et que tous les génotypes ont montré une diminution semblable dans les quantités du phosphore prélevées durant la période de 50-85 jours cultivés en présence de Fe-P, comparés à ceux mis en culture dans la terre végétale. Cependant, après 85 jours de culture, la différence génotypique dans les quantités du P prélevées par les racines était significative. L'augmentation observée pour certains génotypes ne peut pas être expliquée par la différence dans le développement racinaire mais probablement par l'augmentation du prélèvement de P par unité de longueur racinaire ou encore à une autre voie de prélèvement alternative (Wissuwa et Ae, 1999).

Alors que **Tong et Yan (1999)** in **Pan et al. (2008)**, ont démontré que les génotypes de soja efficaces facilitent l'accumulation des biomasses, la croissance racinaire, l'utilisation du P par les tiges sous des conditions de déficience en P. En effet, les résultats de criblage montrent que le poids sec de la partie aérienne ainsi que le poids sec relatif en cas de carence phosphatée constituent des indicateurs effectifs et simples pour l'évaluation de la tolérance des génotypes du soja à la déficience en P (**Pan et al., 2008**).

D'après **Loneragan (1978)** et **Adu-Gyamfi et al. (1991)**, les plantes cultivées dans un milieu de culture déficient en P avaient une haute capacité de translocation du P des sites inactifs vers les sites actifs. Néanmoins, la translocation séquentielle du P absorbé de la tige vers les pétioles des feuilles peut être utilisée comme un indicateur de sélection d'espèces efficace dans l'utilisation du P.

Chaudhary et al. (2008), ont rapporté que le prélèvement du P^{32} par la plante entière est plus élevé chez le soja (*Glycine max* L.) que le niébé (*Vigna aconitifolia* L.) sous conditions de stress phosphaté, ce qui suggère que l'activité d'absorption du P par les racines de soja est stimulée par la déficience en P mais réprimée dans les plantes du niébé. A la lumière de ces résultats **Chaudhary et al. (2008)** ont déduit qu'il existerait un phénomène de translocation du P entre les différentes parties de la plante. En effet la carence en P a provoqué une réduction substantielle dans la translocation du P de la racine vers d'autres organes de la plante, cette réduction est plus prononcée pour les plants de niébé suggérant que les organes qui sont déficients en P empêchent la translocation du P vers d'autres organes de la plante.

Adu-Gyamfi et al. (1989), ont rapporté que chez les plants de pois cajan et de soja déficientes en P, la proportion du Pi diminue mais celle des composés phosphoriques organiques augmente. En effet, sous une déficience phosphatée le Pi peut être le responsable de la synthèse de nouveaux composés qui réduisent le pool inorganique du P. De plus, la grande capacité de translocation du P des racines de soja vers les tiges (plus particulièrement vers les feuilles) peut être considéré comme l'un des facteurs déterminants de la tolérance aux conditions de stress phosphaté.

Récemment, les gènes exprimés en réponse aux applications sub-optimales du P ont été identifiés (**Liu et al., 2005; Sanchez-Calderon et al., 2006**). Ces études suggèrent que les gènes impliqués dans la tolérance à la déficience en P peuvent agir aux différents fonctionnements physiologiques de la plantes.

La teneur en P dans les graines augmente à l'ajout du TCP et de l'inoculation avec des différences significatives entre les populations d'arachide étudiées

Les expériences de **Wissuwa et Ae (1999)** effectuées sur trois génotypes d'arachides (ICGV 87358 , Kintoki et Wasedairyu) ont démontré qu'il n'y avait pas une différence significative entre ces trois génotypes en matière de prélèvement du P durant les 50 et les 85 jours de culture. Néanmoins, les analyses effectuées après 115 jours ont montré la capacité du cultivar Wasedairyu de former plus de gousses sous une nutrition limitée en P et sa capacité d'augmenter le prélèvement du P pendant la phase de formation des gousses.

La régulation de la formation des gousses chez le cultivar Wasedairyu peut être expliqué par le taux de translocation élevé du P à partir des racines vers les parties aériennes et dans ces dernières de feuilles âgées vers les organes reproducteurs (fleurs et gynophores) ce qui explique la faible quantité du P des racines, comparée aux autres cultivars (**Wissuwa et Ae, 1999**).

De même, puisque les gousses d'arachide se forment dans le sol donc il est possible que le prélèvement du P élevé soit due en partie au prélèvement direct du P par les fruits. En effet, il est bien établi qu'une portion de calcium appliqué dans le sol est directement absorbé par les gynophores et les gousses (**Harris, 1949; Skelton et Shear, 1971**). Le nombre de

racines protéoïdes élevé dans les gynophores de Wasedairyu tel que nous l'observons dans la figure 36 explique pourquoi le prélèvement direct du P par ces organes peut contribuer à la majeure partie du P total prélevé par Wasedairyu (Wissuwa et Ae, 1999) (figure 25).

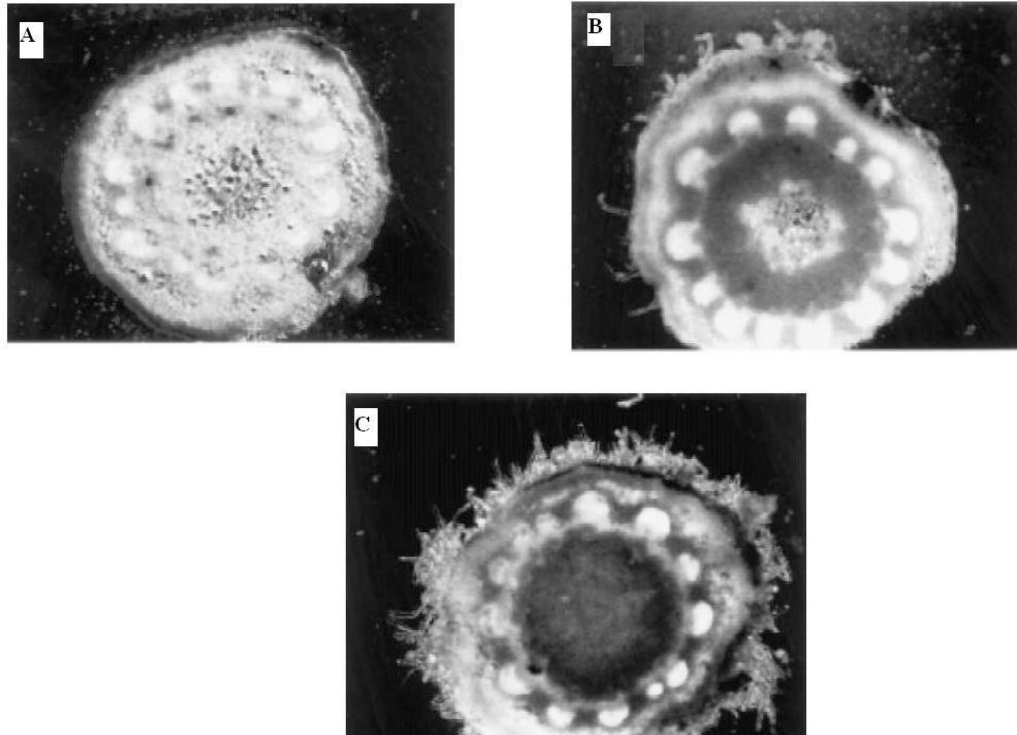


Figure 25. Sections photographiques des gynophores de trois génotypes d'arachide [(ICGV 87358 (A), Kintoki (B) et Wasedairyu (C)] (Wissuwa et Ae, 1999).

4. Effet sur l'efficacité d'absorption du P par les racines (RPAE) et l'efficacité d'utilisation du P (PUE) par les plantes

La figure 26 représente la variation des valeurs de RPAE chez les cinq populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation. L'analyse de la variance a révélé des différences significatives entre les différents traitements au seuil de 0,05 pour l'effet du TCP seul mais pas pour l'effet de l'interaction entre ces deux facteurs. La valeur de l'efficacité d'acquisition du P par les racines la plus élevée appréciée à 10,61 mg/g, est enregistrée chez la population de Sebseb inoculée en présence de TCP, soit un taux

d'augmentation de 311,96% . Cependant, le taux d'augmentation le plus important (426,88%) est obtenu avec celle de Metlili mais avec une RPAE qui ne dépasse pas les 8,70 mg/g. Alors que pour la population de Berrihane nous avons enregistré l'augmentation la plus faible estimée à 135,34%.

En termes d'efficacité d'utilisation du P nous avons considéré que l'effet du phosphore est significatif au seuil de 5% mais pas lorsqu'il est en interaction avec la souche BR01. Pour les cinq populations d'arachide testées, les valeurs de PUE les plus élevées ont été enregistrées sous conditions de déficience en P avec une valeur maximale de 2337,05 g/g notée chez la population de Metlili et une valeur minimale de 1190,95 g/g enregistrée pour celle de Berrihane comme nous le montre la figure 27.

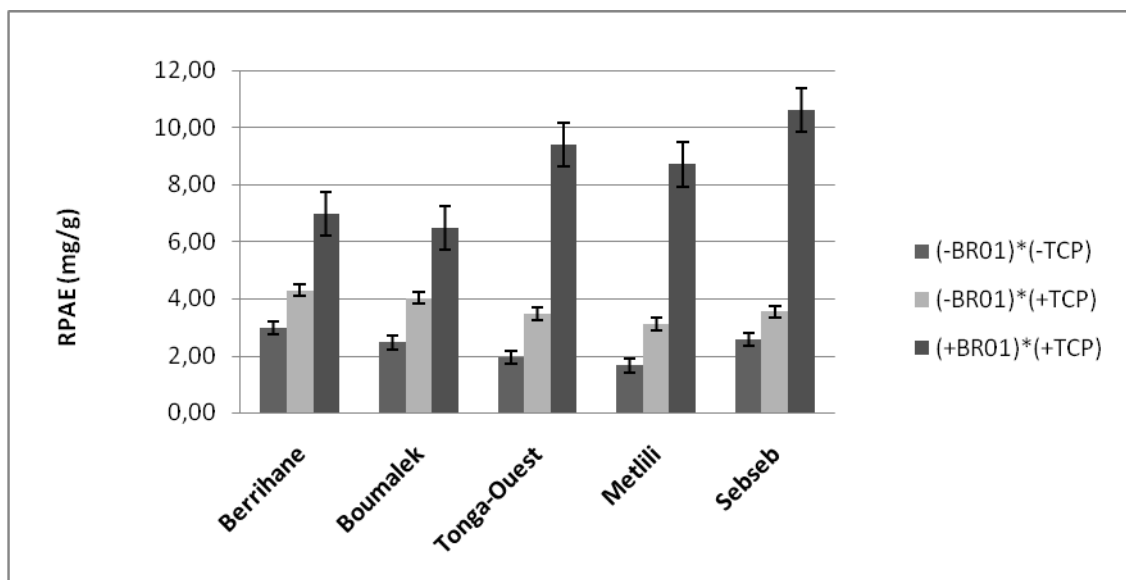


Figure 26. Variation des valeurs de RPAE chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

Il y a lieu de noter qu'il existe une corrélation positive entre les valeurs de RPAE et les biomasses aériennes sèches ($R= 0,76$) (figure 28).

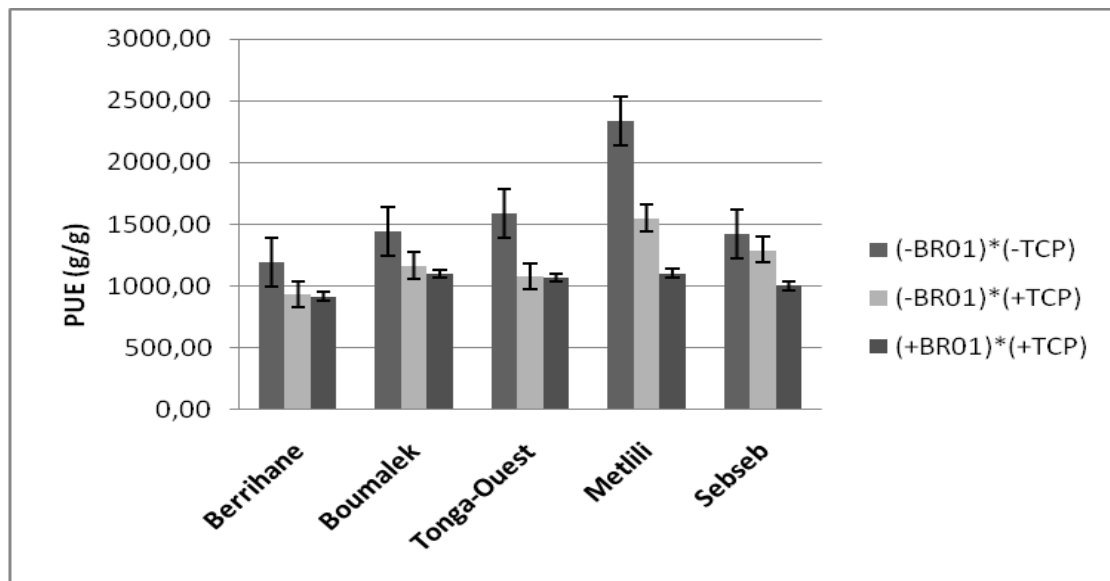


Figure 27. Variation des valeurs de PUE chez les populations d'arachide en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

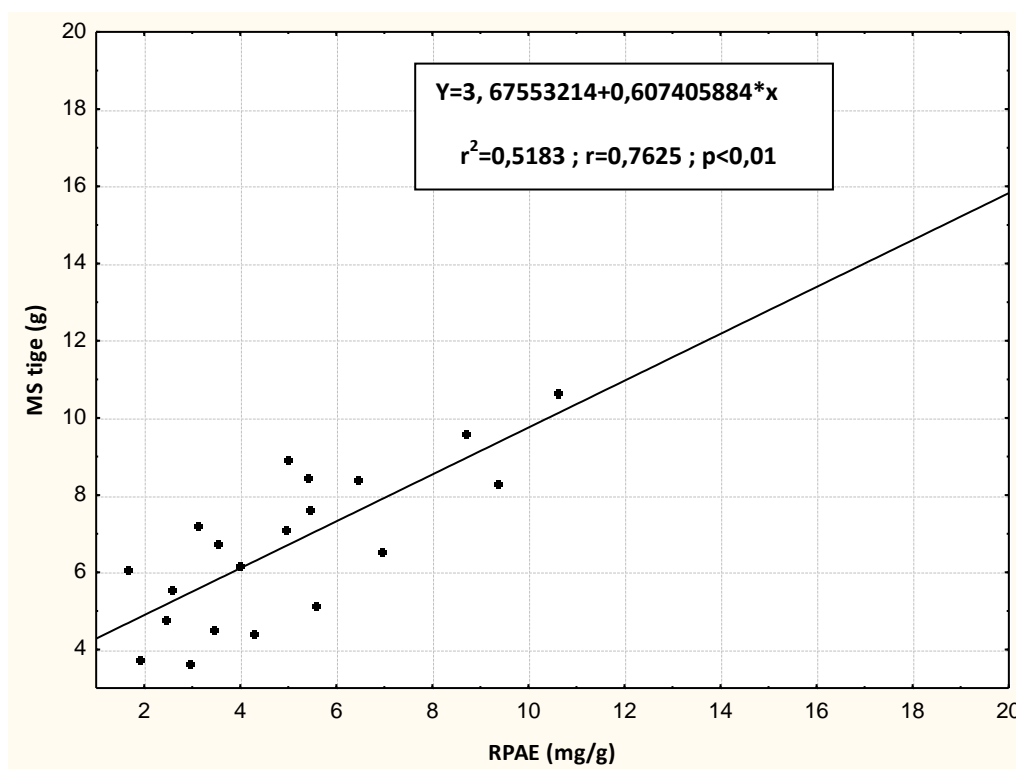


Figure 28. Corrélation entre les valeurs de RPAE et les biomasses aériennes.

Discussion

L'efficacité d'utilisation du P (PUE) a reçu de nombreuses définitions. Cependant, **White et Hammond (2008)** ont répertorié les quatre définitions les plus utilisées : (1) l'augmentation de rendement par unité du P du sol fait référence à l'efficacité agronomique du P (APE), (2) le rapport entre la quantité du P contenue dans la racine et le poids sec racinaire constitue l'efficacité d'acquisition du P (PAE), (3) la quantité du P contenue dans la plante entière divisée par le P contenu dans le sol fait référence à l'efficacité de prélèvement du P (PUPE) et (4) le rapport entre le rendement de culture et la quantité du P contenue dans la plante constitue l'efficacité physiologique d'utilisation du P (PUtE).

Des travaux ont suggéré que les différences génotypiques observées pour la fixation symbiotique d'azote des lignes de haricot sous la déficience en P sont probablement liées aux différences enregistrées dans la capacité à utiliser le phosphore. Ceci est expliqué par la haute fixation d'azote des lignes tolérantes (trois fois plus) par rapport aux lignes sensibles cultivées sous les mêmes conditions de P (**Vadez et al., 1999**). De nombreux travaux révèlent effectivement que la fixation biologique de l'azote est liée principalement à la répartition du P dans les organes (**Vadez et Drevon, 2001**).

Pan et al. (2008), ont démontré que les génotypes du soja provenant de sols neutres et alcalins ont différencié sensiblement dans la croissance des plantes, la morphologie des racines, la nodulation et l'efficacité d'utilisation du P dans des sols déficients en P.

Selon **Yun et Kaeppler (2001)**, l'efficacité d'utilisation du P est liée à un complexe de caractères affecté par plusieurs facteurs morphologiques et biochimiques impliqués dans l'acquisition et l'utilisation du P. Chez le riz, trois (03) QTLs codant pour le poids sec, quatre (04) pour le prélèvement du P, trois (03) pour l'efficacité d'utilisation du P et trois (03) pour le nombre de tiges, ont été identifiés sous conditions de sevrage du P. Ces QTLs appelés *Pup1* sont situés sur le chromosome 12 (**Wissuwa et al., 1998, 2002 ; Heuer et al., 2009**). Ces QTLs associés à l'accumulation du poids sec, au P contenu dans les tiges et à l'efficacité d'utilisation du P sont groupés dans les chromosomes C1, C3 et C7 chez *Brassica oleracea*, (**Hammond et al., 2009**) et sur les chromosomes C1, C3 et C6 chez *Brassica napus* (**Yang et al., 2011**).

5. Comparaison de la composition en nutriment (P_2O_5 et NO_3^-) et du pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques au stade de floraison

5.1. Disponibilité du P_2O_5 dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques

Les représentations graphiques des teneurs en phosphore assimilable des sols rhizosphériques montrent une différence significative entre les différentes populations en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation (fig. 29). La disponibilité du phosphore assimilable est considérablement affectée par l'ajout du TCP et l'inoculation dans les sols rhizosphériques. Chez les traitements $[(-BR01)*(+TCP)]$ nous avons enregistré une valeur moyenne de P assimilable de 13,74 ppm. Par ailleurs cette quantité est considérablement affectée chez les traitements $[(+BR01)*(+TCP)]$ pour lesquels nous avons observé un épuisement de cet élément pour les cinq populations d'arachide testées soit 11,89 ppm en moyenne, comparativement aux témoins $[(-BR01)*(-TCP)]$ dont la valeur moyenne est de 18,79 ppm.

A la différence des sols rhizosphériques, aucune différence significative n'est observée entre les quantités de P_2O_5 assimilable des sols non rhizosphériques chez les différents traitements. Cela indique que la valeur moyenne de P_2O_5 reste relativement stable au cours de la période d'expérimentation et qui oscille aux alentours de 16,47 ppm (figure 30).

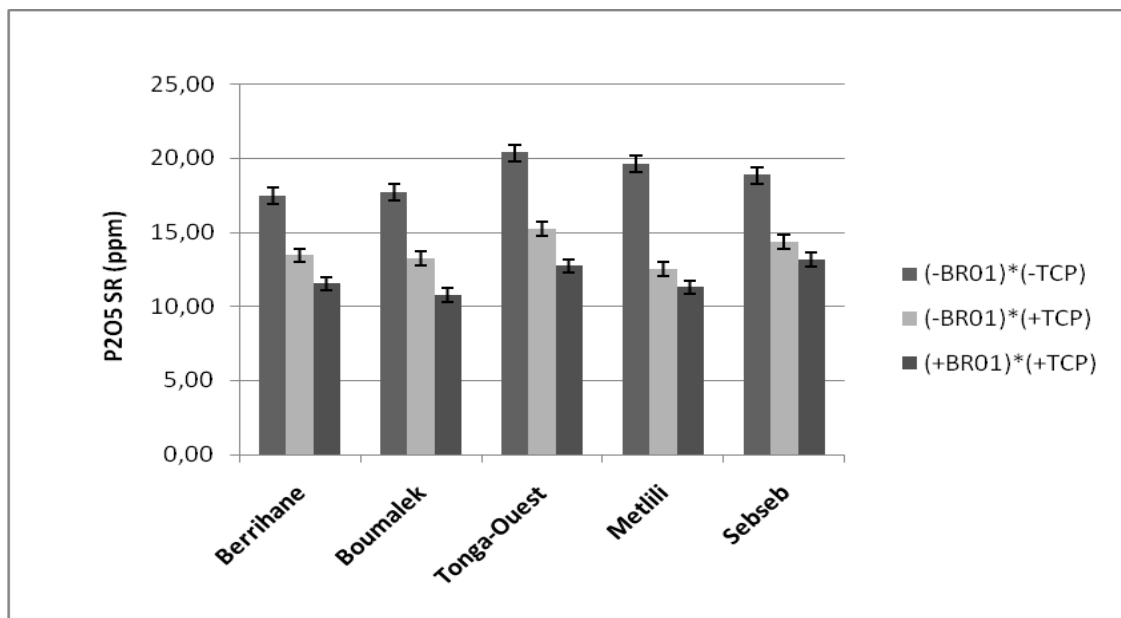


Figure 29. Teneurs en phosphore assimilable (P_2O_5) des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

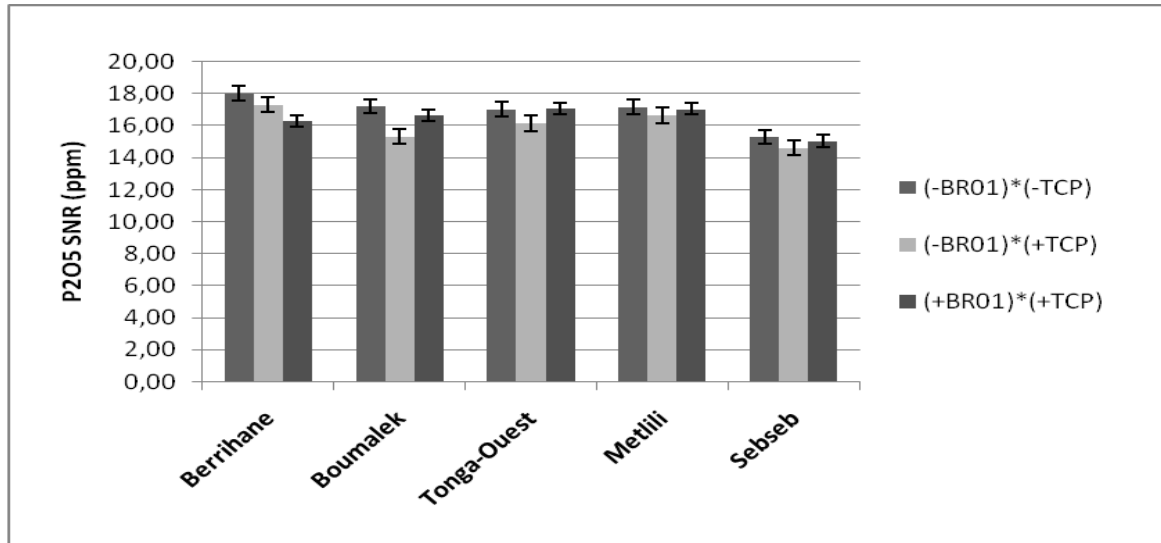


Figure 30. Teneurs en phosphore assimilable (P₂O₅) des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

La comparaison entre les teneurs en P₂O₅ des sols rhizosphériques et non rhizosphériques chez les traitements (+BR01)*(+TCP) a montré une diminution dans les quantités de P₂O₅ assimilable dans les sols rhizosphériques, comparées aux sols non rhizosphériques. Cette diminution est plus marquée chez les populations de Boumalek et Metlili qui ont enregistré des valeurs de réduction de 5,89 et 5,75 ppm respectivement. En revanche chez la population de Sebseb, nous n'avons noté qu'une valeur de 1,89 ppm (figure 31).

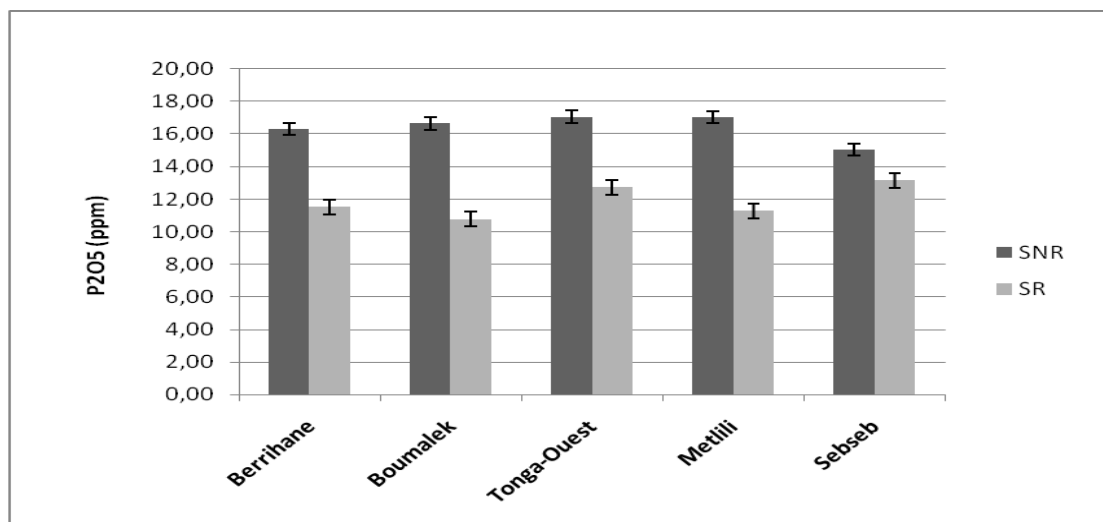


Figure 31. Quantités de phosphore assimilable (P₂O₅) dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques inoculés et traités avec le TCP .

5.2. Teneurs en nitrate dans les sols rhizosphériques et non rhizosphériques

Les analyses statistiques effectuées sur les quantités de NO_3^- ne mettent en évidence aucune différence significative entre les différents traitements pour les deux types de sol analysé (sol rhizosphérique et sol non rhizosphérique). Cependant, les teneurs moyennes en NO_3^- enregistrées dans les sols rhizosphériques (0,127 ppm) et non rhizosphériques (0,119 ppm) semblent très faibles par rapport à la teneur initiale analysée avant l'installation de la culture (7,2 ppm) (figures 32 et 33).

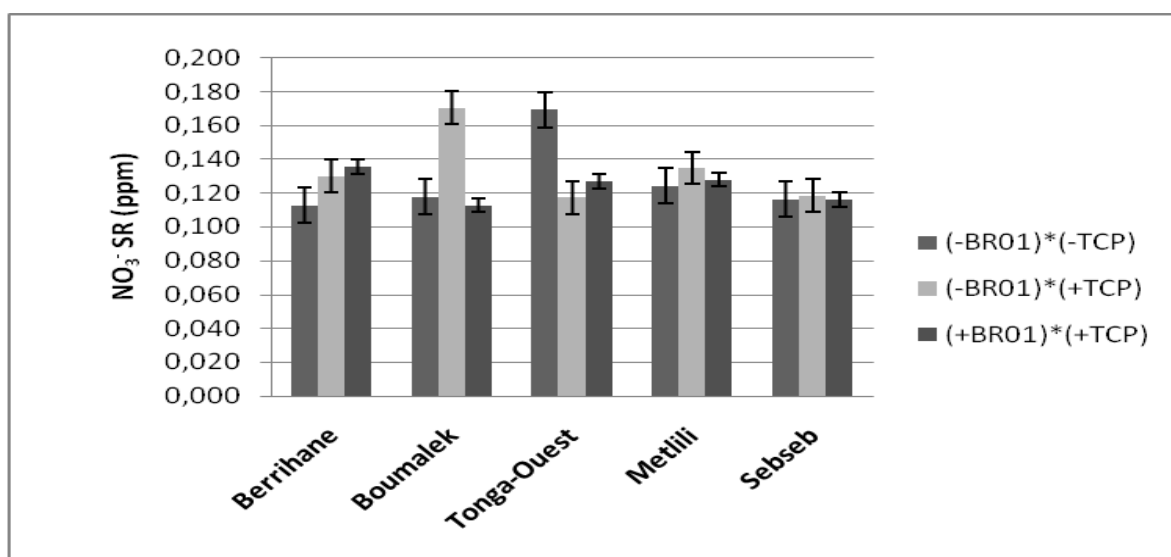


Figure 32. Teneurs en nitrate (NO_3^-) des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

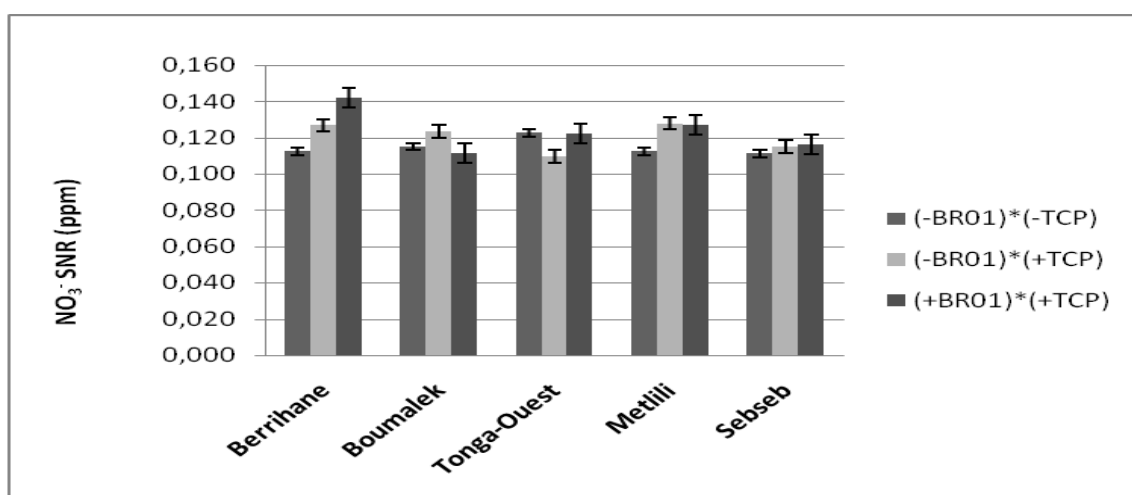


Figure 33. Teneurs en nitrate (NO_3^-) des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

5.3. pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques

Les données relatives à la variation du pH des sols rhizosphériques sont représentées sur la figure 34. L'analyse de la variance a révélée une différence significative entre les différents traitements au seuil de 5%. L'allure générale des histogrammes montre bien l'effet de l'inoculation sur l'acidification des sols rhizosphériques pour les cinq populations d'arachide cultivées en présence de TCP. En effet, nous avons constaté que le pH diminue de 0,47 unité en moyenne pour le traitement (+BR01)*(+TCP) par rapport au témoin (-BR01)*(-TCP). En comparaison avec les autres populations, celle de Sebseb a donné la plus grande diminution soit 0,67 unité de pH.

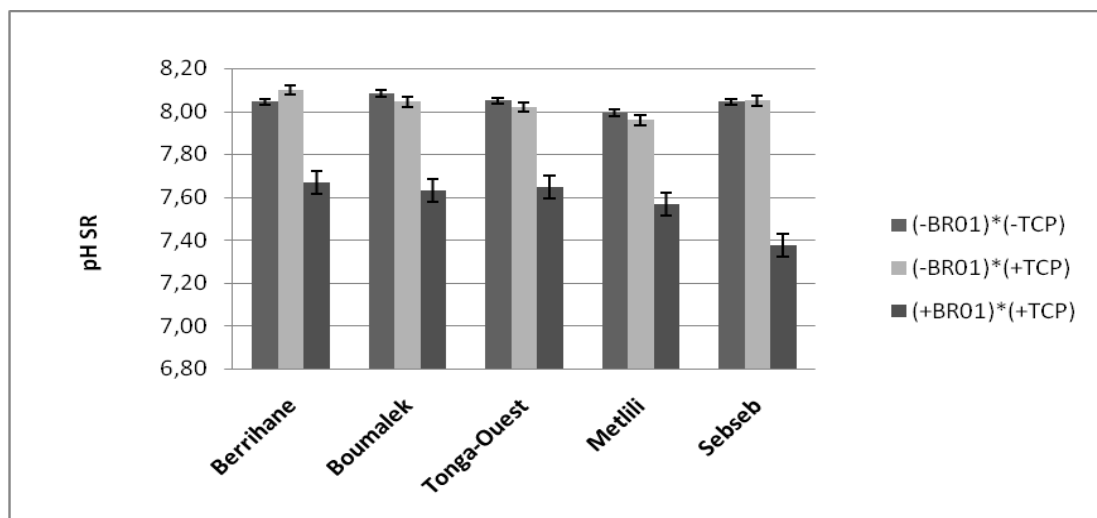


Figure 34. Variation du pH des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

En revanche, les mesures moyennes du pH des sols rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation ne montrent pas de différence significative entre les différents traitements mais les valeurs moyennes du pH restent toujours supérieures à celles des sols rhizosphériques (figure 35).

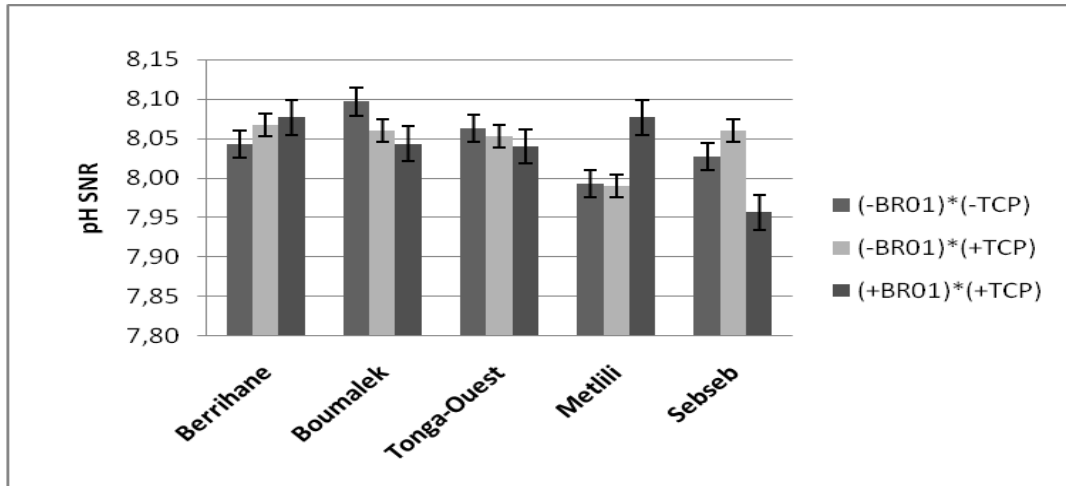


Figure 35. Variation du pH des sols non rhizosphériques en fonction de l'apport phosphorique et de l'inoculation.

La comparaison du pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques chez les traitements (+BR01)*(+TCP) a montré une réduction moyenne de 0,46 unité dans le pH des sols rhizosphériques, comparés aux sols non rhizosphériques. Cette acidification du milieu est plus marquée chez les populations sahariennes (0,58 unité pour la population de Sebseb et 0,51 unité pour celle de Metlili), par rapport aux populations d'El-Taref (figure 36).

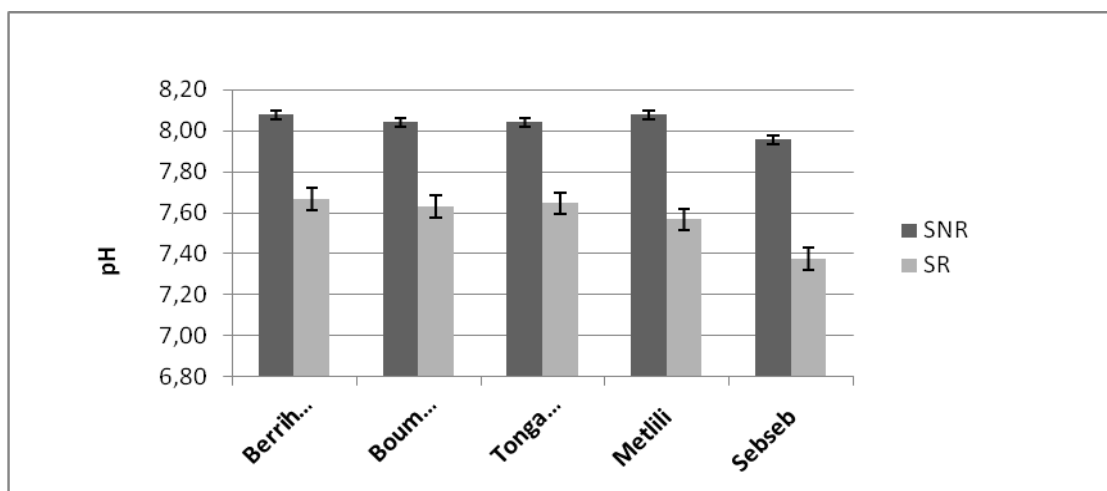


Figure 36. Comparaison du pH des sols rhizosphériques et non rhizosphériques inoculés et traités au TCP.

Discussion

Les résultats obtenus portant sur les quantités du P assimilable mettent en évidence la capacité de la population de Metlili à solubiliser le phosphate inorganique (TCP) dans

l'interface rhizosphérique même si en absence de l'inoculation. Cela est vérifié par la forte acidification produite dans l'interface sol-racine de cette population et qui semble avoir un effet direct sur la biodisponibilité du P dans la rhizosphère. Alors que les faibles teneurs en NO_3^- notées pour les deux types de sol (rhizosphérique et non rhizosphérique), laissant supposer un prélèvement par les plantes ou une lixiviation des ions NO_3^- qui sont très mobiles et vont rapidement être lessivés par les eaux de pluies particulièrement dans les sols drainant (**Duwig *et al.*, 2000**).

La biodisponibilité du P inorganique est donc affectée par les variations de pH de la rhizosphère. **Hinsinger (2001)**, a constaté que la quantité de phosphates acquise et accumulée est en relation directe avec la diminution du pH dans la rhizosphère. Les racines interviennent dans les changements de pH de la rhizosphère, ces changements ont une influence sur la biodisponibilité de nutriments et d'éléments minéraux, et par conséquent ils influent également sur la physiologie des racines et des microorganismes de la rhizosphère (**Hinsinger *et al.*, 2003; 2009**).

D'après **Hinsinger *et al.* (2003)**, le pH de la solution du sol est un élément déterminant pour une bonne dissolution des éléments nutritifs et surtout pour une absorption efficace de ces éléments nutritifs par les plantes, car il permet d'harmoniser les échanges électriques entre les racines et l'environnement dans lequel elle se développe. En effet, le principal mécanisme responsable de changements du pH de la rhizosphère semble être l'excrétion d'ions H^+ ou $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ qui contrebalance l'entrée de cations ou d'anions. Les racines sécrètent également des exsudats composés de sucres et d'acides organiques (**Neumann *et al.*, 2000**), en quantité et en composition très variables, mais leur contribution aux variations de pH reste controversée (**Hinsinger, 2001**). En général, la quantité d'acides et d'anions organiques excrétés augmente lorsque le stress en P augmente (**Hinsinger *et al.*, 2003**).

Chez les légumineuses, le processus de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique acidifie typiquement la rhizosphère (**Hoffland *et al.*, 1989; Tang *et al.*, 2004**). Cependant, certains auteurs ont constaté qu'il y a eu une augmentation du pH rhizosphérique chez de nombreuses légumineuses en réponse à la déficience en P, vraisemblablement due au prélèvement préférentiel de NO_3^- comme une source d'azote. Il y a lieu de noter le rôle que joue l'azote dans les changements du pH rhizosphérique (**Rose *et al.*,**

2010). A cet effet, **Jaillard et Hinsinger (1993)** ont constaté qu'un apport d'azote sous forme de nitrate (NO_3^-) entraîne une alcalinisation de la rhizosphère et par contre un apport d'azote sous forme d'ammonium (NH_4^+), entraîne une acidification de la rhizosphère.

Par ailleurs, les rhizobactéries associées aux plantes sécrètent des acides organiques et des phosphatases pour convertir les phosphates insolubles en ions monobasiques (H_2PO_4^-) et dibasique (HPO_4^{2-}) solubles, un processus désigné sous le nom de la solubilisation minérale du P (**Taurian et al., 2010**). L'action des microorganismes conduisant à la solubilisation des complexes minéraux est souvent divisée en deux modes d'action : d'une part l'activité enzymatique des microorganismes à travers l'utilisation des complexes minéraux comme des substrats pendant leur croissance mènent à la solubilisation de ces complexes constitue le mode d'action directe, et d'autre part la production de quelques métabolites pendant la période de solubilisation telles que les acides organiques constitue le mode d'action indirecte (**Xiao et al., 2009**).

L'augmentation de la biodisponibilité du P en réponse à l'application des bactéries PGPR uniques ou combinées aux complexes phosphatés insolubles, a été rapportée par plusieurs auteurs (**Omer, 1998; Wahid et Mehana, 2000; Lin et al., 2002; Park et al., 2003; Anith et al., 2004, Pan et al., 2008; Taurian et al., 2010**), alors que les expériences de **Supanjani et al. (2006)**, ont montré que les effets synergétiques de la co-inoculation par les bactéries solubilisatrices de P et de K intégrée à l'application des complexes de P et de K n'étaient pas différents en terme de disponibilité de P et de K comparés aux parcelles de poivron traitées par les fertilisants industriels.

Quoi qu'il en soit, il est difficile de prévoir en quelle mesure et en quel sens la biodisponibilité du P va répondre à un changement du pH, mais il est certain que ce facteur a une très grande importance (**Hinsinger et al., 2003, 2009**). De même le rôle des exsudations de molécules organiques est sujet à controverse. Ces acides et anions organiques une fois relâchés dans la rhizosphère s'adsorbent sur les constituants du sol entre autres sur des oxydes métalliques de la même façon que les ions P mais avec une affinité moindre. Cette adsorption conduit malgré tout à la désorption d'une partie des ions P par une réaction d'échange de ligands, et contribue à l'augmentation de la biodisponibilité du P dans le sol (**Hinsinger, 2001**).

Néanmoins, **Otani et al. (1996)** ont rapporté que les arachides n'ont pas excrété une quantité substantielle d'exsudats racinaires sous des conditions de carence phosphatée, vu leur haute capacité à extraire le P lié aux complexes Fe-P.

6. Regroupement des populations d'arachide

Une analyse des composantes principales a été réalisée sur les caractères morphologiques, biochimiques, chimiques et agronomiques pour les plants inoculés et traités au TCP. Cette méthode d'analyse peut être considérée, d'après **Pan et al. (2008)**, comme une méthode optimale parce qu'elle simplifie non seulement les paramètres contrôlés vers plusieurs composantes principales importantes, mais fournit également les taux de contribution proportionnels de différentes composantes principales.

La première composante principale représentée par l'axe 1 sur le plan factoriel retient 51,78% de l'inertie totale. Pour repérer les contributions significatives des variables étudiées, nous avons procédé à une comparaison des valeurs de la colonne F_1 , coordonnées du premier axe factoriel, présentées sur le tableau « vecteurs propres » (annexe 5) à la racine de la contribution moyenne qui est égale à 27%. Tandis que pour le repérage des contributions significatives des individus, nous avons comparé les valeurs de la colonne F_1 représentées sur le tableau « coordonnées des individus » à la racine carrée de la première valeur propre. En effet, la première composante principale est corrélée positivement avec les variables : MS PA, MS R, MS Nod, PS PA, Ph PA, Ph graines, PUE et Re, comme elle est corrélée négativement l'ANR. Ces variables sont bien représentées sur le plan factoriel ainsi que les individus Metlili, Sebseb et Berrihane (figures 37 et 38).

La deuxième composante principale représentée par l'axe 2 sur le plan factoriel retient 20,98% de l'inertie totale. Les contributions significatives des variables peuvent être attribuées en comparant, cette fois-ci, les valeurs de la colonne F_2 représentées sur le tableau des vecteurs propres à la contribution moyenne (27%). Alors que pour le repérage des contributions significatives des individus, nous avons comparé les valeurs de la colonne F_2 représentées sur le tableau « coordonnées des observations » à la racine carrée de la deuxième valeur propre. Cette deuxième composante principale est corrélée positivement avec les variables : MS Nod, SF, Ph R et PS R comme elles est corrélée négativement avec l'ARA. Il

y a lieu de noter que ces variables ainsi que les individus Tonga-Ouest et Metlili, sont bien représentés sur le plan factoriel (figures 37 et 38).

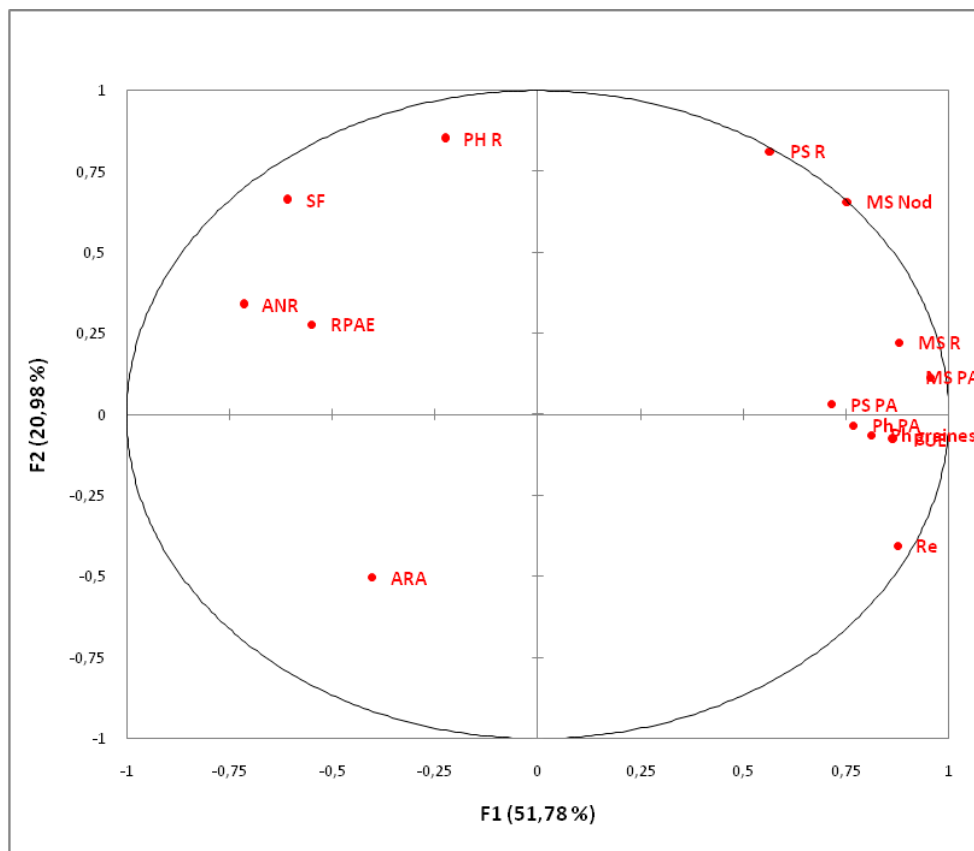


Figure 37. Représentation des variables sur le plan factoriel (axe1*axe2)

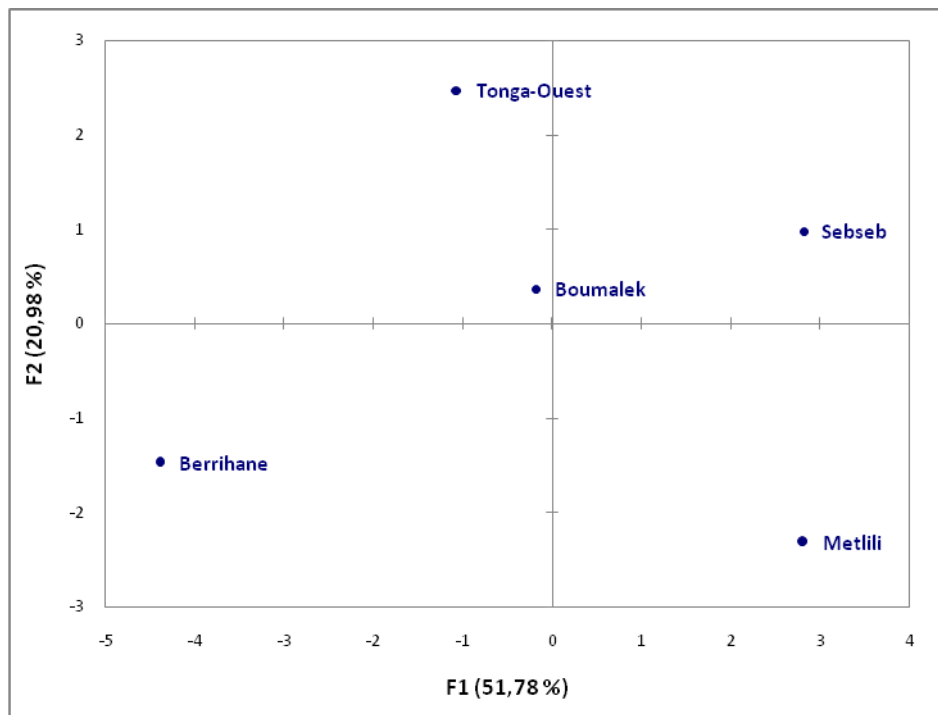


Figure 38. Représentation des individus sur le plan factoriel (axe1*axe2).

l'ACP effectuée sur 14 variables étudiées nous a permis de classer les populations d'arachide en trois catégories:

- Un premier groupe inclue les populations sahariennes (Sebseb et Metlili) efficient à l'utilisation du TCP, caractérisé par:

- Une bonne accumulation de biomasses aérienne, racinaire et nodulaire au stade de floraison ainsi qu'une biomasse importante au stade de récolte;
- Des teneurs élevées en P dans les parties aériennes et dans les graines;
- Une efficacité d'utilisation du P importante;
- Un meilleur rendement en g/plant.

Toutefois, ce groupe est caractérisé par une faible assimilation du nitrate traduite par sa faible activité de nitrate réductase.

- Un deuxième groupe intermédiaire incluant les populations de Tonga-Ouest et Boumalek (dans une moindre mesure), caractérisé par:

- Un bon développement de surface foliaire, biomasse nodulaire au stade de floraison;
- Une faible activité réductrice d'acétylène;

- Une accumulation importante de biomasse racinaire au stade de récolte;
- Un prélèvement élevé du P par les racines.

- Un troisième groupe formé d'une seule population (Berrihane) et qui semble être la moins efficace. Elle est caractérisée par une faible efficacité d'utilisation du P et une accumulation moins importante de biomasses mais avec une bonne activité de nitrate réductase.

Conclusion

Conclusion

Ce travail a pour objectif l'étude de l'adaptation de cinq écotypes locaux d'arachide à la carence en phosphore en absence et en présence de la souche *Bradyrhizobium* sp., souche BR01.

Les résultats obtenus durant les deux stades de développement des cultures (Floraison et récolte), ont confirmé l'effet positif de l'apport du TCP sur les caractères: agromorphologiques (biomasses sèches, ramification, surface foliaire et rendement), physiologiques (assimilation de nitrate, fixation de N₂ et accumulation du P dans les organes) et les caractéristiques chimiques de la rhizosphère des populations d'arachide cultivées.

Les populations du sud en l'occurrence les populations de Sebseb et Metlili ont révélé une grande capacité d'accumuler les biomasses sèches, le P dans les parties aériennes et dans les graines et de fournir un bon rendement en g/plant par leur meilleure efficacité d'utilisation du P.

Les populations de Tonga-Ouest et Boumalek constitue un groupe intermédiaire, caractérisé par un développement important de la surface foliaire, une faible activité réductrice d'acétylène et un prélèvement important du P par les racines.

L'écotype de Berrihane est caractérisé par une faible efficacité d'utilisation du P, une accumulation moindre de biomasses et constitue donc, l'écotype le moins efficace en terme d'adaptation au TCP.

Ces résultats confirment les conclusions des auteurs **Ding et Li, 1998; Vadez et al., 1999; Tong et al., 2000; Vadez et Drevon, 2001; Pan et al., 2008**, concernant le choix des paramètres d'efficacité d'utilisation du P (PUE) et d'accumulation des biomasses aériennes (MS PA) pour le criblage des populations d'arachide efficaces vis-à-vis de l'utilisation du TCP seul qu'en présence de l'inoculation.

A ces adaptations morphologiques s'ajoutent probablement d'autres mécanismes d'adaptation à la faible disponibilité en P non étudiés dans ce travail, à savoir, la symbiose mycorhizienne, la mobilisation chimique du P provoquée par l'activité enzymatique des plantes (phosphatases), le développement des formations particulières (racines protéoïdes) et la modification des architectures racinaires. L'étude de ces mécanismes dans des travaux

complémentaires est proposée pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans l'adaptation de l'arachide au TCP.

En fin, une approche moléculaire serait intéressante afin de caractériser, dans le cadre génétique, les QTLs responsables de l'expression de l'efficacité d'utilisation du P chez les populations d'arachides tolérantes et les intégrer dans les futurs programmes de sélection et d'amélioration de la productivité de cette culture.

Bibliographie

Bibliographie

Adu-Gyamfi J.J., Fujita K. and Ogata S., 1989. Phosphorus absorption and utilization efficiency of pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Mill sp.) in relation to dry matter production and dinitrogen fixation. *Plant Soil* 119, 315–324.

Adu-Gyamfi Y., Said A., Chowdhary U.M., Abomelha A., Sanyal S.K., 1991. Anaesthetic-induced ventricular tachyarrhythmia in Jervell and Lange-Nielsen syndrome. *Can J Anaesth.* 38(3), 345-346.

Ae N., Otani T., Makino T. and Tazawa J., 1996. Role of cell wall of groundnut roots in solubilizing sparingly soluble phosphorus in soil. *Plant Soil*, 186: 197–204.

Algawadi A.R. and Gaur A.C., 1988. Associative effect of *Rhizobium* and phosphate solubilizing bacteria on the yield and nutrient uptake of chickpea. *Plant and Soil* 105, 241-246.

Alkama N., 2010. Adaptation de la symbiose rhizobienne chez le haricot à la déficience en phosphore : détermination de la réponse de la plante en terme d'échanges gazeux et de flux minéraux échangés avec la rhizosphère. Thèse de doctorat, ENSA, El-Harrach, Alger, 169 p.

Amijee F., Tinker P.B. and Stribley D.P., 1989. Effects of phosphorus on morphology of VA mycorrhizal root system of leek (*Allium porrum* L.). *Plant and Soil* 119, 334-336.

Anith K.N., Momol M.T., Kloepper J.W., Marois J.J., Olson S.M. and Jones J.B., 2004. Efficacy of plant growth-promoting *rhizobacteria*, acibenzolar-*S*-methyl, and soil amendment for integrated management of bacterial wilt on tomato. *Plant Dis.* 88, 669–673.

Antoun H., Beauchamp C.J., Goussard N., Chabot R. and Lalande R., 1998. Potential of *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* species as plant growth promoting rhizobacteria on non-legumes: effect on radishes (*Raphanus sativus* L.). *Plant and Soil* 204, 57-67.

Asher C.J. and Loneragan J.F., 1967. Response of plants to phosphate concentration in solution culture. Growth and phosphorus content. *J. Soil. Sci.* 103, 225-233.

Atkinson D., 1973. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. *New Phytologist* 72, 101-111.

Aufeuvre M.A., 1973. Cytologie végétale : cytologie et évolution de *Rhizobium cowpea* dans le nodule d'Arachide (*Arachis hypogaea*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 8p.

Bado B.V., 2002. Rôle des légumineuses sur la fertilité des sols ferrugineux tropicaux des zones Guinéenne et Soudanienne du Burkina Faso. Thèse de doctorat (PhD), Université Laval, Québec, 197p.

Bado B.V., Bationo A., Lompo F., Sedogo M.P., Cescas M.P., Sawadogo A et Thio B., 2002. Rôle des légumineuses sur la fertilité des sols et la productivité des systèmes de cultures, *in* Synthesis of soil, water and nutrient management research in the Volta Basin. Université Laval, Québec, 127-141.

Balandreau J. et Dommergues Y., 1970. Mesure *in situ* de l'activité nitrogénase. C. R. Acad. Sci. 273, 2020-2023.

Barsch, A., Carvalho, H.G., Cullimore, J.V. and Niehaus, K., 2006. GC-MS based metabolite profiling implies three interdependent ways of ammonium assimilation in *Medicago truncatula* root nodules. J Biotechnol 127, 79-83.

Bar-Yosef O., 1991. The Early Neolithic of the Levant : Recent Advances. Review of Archaeology 12, 1-18.

Bekele T., Cino B.J., Ehlert P.A.I., Van Der Maas A.A., Van Diest A., 1983. An evaluation of plant-borne factors promoting the solubilization of alkaline rock phosphates. Plant and Soil 75, 361–378.

Bibliographie

Bieleski R.L. and Ferguson I.B., 1983. Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In A Lauchli, RL Bieleski, eds, Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 15a. Springer Verlag, Berlin, 422-449.

Bingham I.J., Panico A. and Stevenson E.A., 1996. Extension rate and respiratory activity in the growth zone of wheat roots: Time course for adjustments after defoliation. Physiologia Plantarum 98, 201-209.

Black C.A., 1968. Methods of soil analysis, Am. Soc. Agron. Inc. Publ., Madison, USA, 1367–1376.

Bottrill, D.E., Possingham J.V. and Kriedeman-N P.E., 1970. The effect of nutrient deficiencies on photosynthesis and respiration in spinach. Plant Soil 32, 424-438.

- Brencic, A. and Winans, S.C. (2005).** Detection of and response to signals involved in host-microbe interactions by plant-associated bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 69, 155-194.
- Bruce A., Smith S.E. and Tester M., 1994.** The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. *New Phytologist* 127, 507-514.
- Burdman S., Volpin H., Kigel J., Kapulnik Y. and Okon Y., 1996.** Promotion of nod gene inducers and nodulation in common bean (*Phaseolus vulgaris*) roots inoculated with *Azospirillum brasilense* Cd. *Appl. Environ. Microbiol.* 62, 3030-3033.
- Cakmak I., Hengeler C. and Marschner H., 1994.** Partitioning of shoot and root dry-matter and carbohydrates in bean-plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium-deficiency. *Journal of Experimental Botany* 45, 1245–1250.
- Chabouti A., 1999.** Effet du stress hydrique sur le comportement et la production de semences chez trois espèces de luzernes annuelles : *Medicago aculeata*, *Medicago orbicularis* et *Medicago truncatula*. Thèse magister, INA, El-Harrach, Alger, 125p.
- Chalal R.S. and Virmani S.M., 1973.** Uptake and translocation of nutrients in groundnut(*Arachis hypogaea* L.). II. Phosphorus. *Oleagineux* 28, 579–581.
- Chalck P.M., 1998.** Dynamics of biologically fixed N in legume-cereal rotations: a review. *Aust. J. Res* 49, 303-316.
- Chaudhary M.H., Adu-Gyamfi J.J., Saneoka H., Nguyen N.T., Suwa R., Kanni S., El-Shemy H.A., Lighfoot D.A. and Fujita K., 2008.** The effect of phosphorus deficiency on nutrient uptake, nitrogen fixation and photosynthetic rate in mashbean, mungbean and soybean. *Acta Physiol Plant* 30, 537-544.
- Cheaib A., 2006.** Effets de la limitation croisée en phosphore et en lumière sur la croissance et la morphogenèse aérienne et racinaire de jeunes plants de pin maritime. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I, France, 270 p.
- Chiera J., Thomas J. and Ruffy T., 2002.** Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. *J. Exp. Bot.* 53, 473-481.

Ciereszko I. and Barbachowska A., 2000. Sucrose metabolism in leaves and roots of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during phosphate deficiency. *Journal of Plant Physiology* 156, 640–644.

Ciereszko I., Gniazdowska A., Mikulska M. and Rychter A.M., 1996. Assimilate translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) during phosphate deficiency. *Journal of Plant Physiology* 149, 343–348.

Ciereszko I., Johansson H. and Kleczkowski L.A., 2005. Interactive effects of phosphate deficiency, sucrose and light/dark conditions on gene expression of UDP-glucose pyrophosphorylase in *Arabidopsis*. *Journal of Plant Physiology* 162? 343–353.

Clavel D. et Gautreau J., 1997. In Charrier André (ed.), Jacquot Michel (ed.), Hamon Serge (ed.), Nicolas Dominique (ed.). *L'amélioration des plantes tropicales*. Montpellier, CIRAD, 61-82.

CORPEN, 1999. Fertilisation azotée de trois légumineuses : le haricot, la luzerne et le pois protéagineux. L'écho des nitrates et des phytos. Ed. CORPEN, 48p.

Davet P., 1996. Vie microbienne du sol et production végétale. Editions INRA, Paris, France, 145-161.

Dénarié J., Debelle, F., et Prome, J.C. 1996. *Rhizobium* lipo-chitooligosaccharide nodulation factors: signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. *Annu Rev Biochem* 65, 503-535.

Deubel A., Gransee A. and Merbach W., 2003. Tricalcium-phosphate solubilizing efficiency of rhizosphere bacteria depending on the P-nutritional status of the host plant. *First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization*, 257–260.

Ding H. and Li S.X., 1998. Genetic differences in tolerance to low phosphorus and response to phosphorus fertilizer for soybean varieties. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 4: 257-263.

Djadjaglo D. et Richter R., 2008. Efficacité de prélèvement du phosphore par les plantes *Sorghum bicolor* (L.) Moench et *Phaseolus vulgaris* L. *Rev. Agrosolutions* 19, 6p.

Downie J.A., 2005. Legume haemoglobins: symbiotic nitrogen fixation needs bloody nodules. *Curr Biol* 15, 6p.

Doyle, J.J., 1998. Phylogenetic perspectives on nodulation: evolving views of plants and symbiotic bacteria. *Trends Plant Sci* 3, 473-478.

Drevon J.J., 2009. Efficacité d'utilisation du phosphore et fixation symbiorhizobienne d'azote dans la culture du haricot. *Compte rendu de missions, INRA, Paris*, 6p.

Drew M.C. and Saker L.R., 1978. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increases in growth of lateral roots and in rates of phosphorus uptake in response to a localized supply of phosphate. *Journal of Experimental Botany* 29, 435-451.

Duan H.Y., Shi L., Ye X.S., Wang Y.H. and Xu F.S. 2009. Identification of phosphorous efficient germplasm in oilseed rape. *J. Plant Nutri.* 32, 1148–1163.

Duhoux E. et Nicole M., 2004. Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes. Edition DUNOD. Paris, France, 1-20.

Duwig C., Becquer T., Vogeler I., Vauclin M. and Clothier B., 2000. Water dynamics and nutrient leaching through a cropped Ferralsol in the Loyalty Islands (New Caledonia). *Journal of Environmental Quality* 29, 1010-1019.

Elkan C., 1992. Reasoning about action in first-order logic. In *Proc. of the Canadian Conf. on Artificial Intelligence 1992*.

Engels C., Monkle L. and Marschner H., 1992. Effect of root zone temperature and shoot demand on uptake and xylem transport of macronutrients in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* 43, 537-547.

Evans J., 1982. Symbiosis, nitrogen and dry matter distribution in chickpea (*Cicer arietinum* L) *Exp. Agric.* 18, 339-351.

Fales F.W., 1951. The assimilation and degradation of carbohydrates by yeast cells. *Department of Physiology, Stanford University School of Medicine, California*, 12p

Fardeau J.C. et Morel R., 2002. Le phosphore (Agricole et environnemental), ses relations avec le vivant. *Agronomie. INRA.* 13p.

Felix J.F., Obaton M., Messiaem C.M. and Salsac L., 1981. Nitrate reductase and nitrogenase activities of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from different geographic locations. *Plant and Soil* 63, 427-438.

Fife C.A., Newcomb W. and Lefebvre D.D., 1990. The effect of phosphate deprivation on protein synthesis and fixed carbon storage reserves in *Brassica nigra* suspension cells. *Canadian Journal of Botany* 68, 1840-1847.

Fitter A.H., 1982. Morphometric analysis of root system: Application of the technique and influence of soil fertility on root system development in two herbaceous species. *Plant, Cell and Environment* 5, 313-322.

Foyer C., Spencer C., 1986. The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves. Effects on intracellular orthophosphate distribution, photosynthesis and assimilate partitioning. *Planta* 167, 369–375.

Furihata T., Suzuki M. and Sakurai H., 1992. Kinetic characterization of two phosphate uptake systems with different affinities in suspension-cultured *Catharanthus roseus* protoplasts. *Plant Cell Physiology* 33, 1151-1157.

Gardener, W.K., Parbery, D.G. and Barber, D.A. 1981. Proteoid root morphology and function in *Lapinus albus*. *Plant and soil* 60. 143-147.

Geneva M., Zehirov G., Djonova E., Kaloyanova N., Georgiev G and Stancheva I., 2006. The effect of inoculation of pea plants with mycorrhizal fungi and *Rhizobium* on nitrogen and phosphorus assimilation. *Plant soil environ.* 52 (10), 435–440.

Gerke J., 1994. Kinetics of soil phosphate desorption as affected by citric acid. *Z Pflanz Bodenkunde*, 157:17–22

Gillier P., Silvestre P., 1969. L'arachide, techniques agricoles et productions tropicales. Ed. G.P. Maisonneuve et Larousse, Paris, 289p.

Glick B.R., 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Can. J. Microbiol.* 41,109–117.

Graham, P.H., and Vance, C.P., 2003. Legumes: importance and constraints to greater use. *Plant Physiol* 131, 872-877.

Guivarch A., 2001. Valeur fertilisante à court terme du phosphore des boues de stations d'épuration urbaines. Thèse de doctorat de l'institut national polytechnique de Lorraine, 274 p.

Gupta S.C., 2004. Response of gram (*Cicer arietinum*) to types and methods of microbial inoculation. Ind. J. Agric. Sci. 74, 73-75.

Hajabbasi M.A. and Schumacher T.E., 1994. Phosphorus effects on root growth and development in two maize genotypes. Plant and Soil 158, 39-46.

Hammond J.P., Broadley M.R., White P.J., King G.J., Bowen H.C., Hayden R., Meacham M.C., Mead A., Overs T., Spracklen W.P. and Greenwood D.J., 2009. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in Brassica oleracea and correlates with root architecture traits. J. Exp. Bot. 60 (7), 1953–1968.

Harris H.C., 1949. The effect on growth of peanuts of nutrient deficiencies in the root and the pegging zone. Plant Physiol. 24, 150–161.

Heuer S., Lu X.C., Chin J.H., Tanaka J.P., Kanamori H., Matsumoto T., De Leon T., Ulat V.J., Ismail A.M., Yano M. and Wissuwa M. 2009. Comparative sequence analyses of the major quantitative trait locus phosphorus uptake 1 (*Pup1*) reveal a complex genetic structure. Plant Biotechnol J. 7, 456–471.

Hinsinger P., 2001a. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced-chemical changes: a review. Plant and Soil 237, 173-195.

Hinsinger P., 2001b. How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. Advances in Agronomy 64, 225-265.

Hinsinger P., Bengough A.G., Vetterlein D. and Young I.M., 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. Plant and Soil 321, 117-152.

Hinsinger P., Plassard C., Tang C.X. and Jaillard B. 2003. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. Plant and Soil 248, 43-59.

Hocking J.P., Randall P.J., Delhaize E., Keerthisinghe G. 2000. The role of organic acids exuded from roots in phosphorus nutrition. In Management and conservation of tropical acid soils for sustainable crop production. Proceedings of a consultants meeting organized by the

Joint FAO/IAEA Division of nuclear Techniques in Food and Agriculture and held in Vienna, 1-3 March 1999; 61-70.

Hoffland E., Findenegg G.R. and Nelemans J.A., 1989. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant Soil* 113, 161–165.

Hopkins W.G., 2003. *Physiologie végétale*. Editions DeBoeck Université, 493 p.

Igual J.M., Valverde A., Cervantes E. and Velázquez E., 2001. Phosphate-solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use of updated molecular techniques in their study. *Agronomie* 21, 561–568.

ITDAS., 1993. Fiche technique, ITDAS, Biskra

Jaillard B., Hinsinger P., 1993. Alimentation minérale des végétaux dans le sol. *Techniques agricoles* 1210, 6p.

Jeschke W.D., Kirkby E., Peuke A.D., Pate J.S. and Hartung W., 1997. Effects of P deficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Journal of Experimental Botany* 48 (306), 75-91.

Khan M.S., Zaidi A. and Wani P.A., 2006. Role of phosphate-solubilizing microorganisms in sustainable agriculture - A review. *Agron. Sustain. Dev.* 27, 29–43.

Kloepper J.W., Hume D.J., Scher F.M., Singleton C., Tipping B., Laliberte M., Frawley K., Kutchaw T., Simonson C., Lifshitz R., Zalesua I. and Lee L., 1988. Plant growth promoting bacteria on canola (rape seed). *Plant Dis.* 72, 42–46.

Kneip, C., Lockhart, P., Voss, C. and Maier, U.G., 2007. Nitrogen fixation in eukaryotes: new models for symbiosis. *BMC. Evol. Biol.* 7, 55p.

Kouas S., Debez A., Plassard C., Drevon J.J. and Abdelly C., 2009. Effect of phosphorus limiting on phytase activity, proton efflux and oxygen consumption by nodulated-roots of

common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). African Journal of Biotechnology Vol. 8 (20), 5301-5309.

Kouas S., Labidi N., Debez A. and Abdely C., 2005. Effect of P on nodule formation and N fixation in bean. Agron. Sustain. Dev. 25, 389–393.

Lagrange A., 2009. Etudes écologique et microbiologique des espèces du genre *Costularia* (Cyperaceae), pionnières des sols ultramafiques en Nouvelle-Calédonie: application à la restauration écologique. Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Nouvelle-Calédonie, 243p.

Lazrek - Ben Friha F., 2008. Analyse de la diversité génétique et symbiotique des populations naturelles tunisiennes de *Medicago truncatula* et recherche de QTL liés au stress salin. Th.Doct, Université Toulouse III, France, 254p.

Leegood R.C., Walker D.A. and Foyer C.H., 1985. In: Chaudhary M.H., Adu-Gyamfi J.J., Saneoka H., Nguyen N.T., Suwa R., Kanni S., El-Shemy H.A., Lighfoot D.A., Fujita K., 2008. The effect of phosphorus deficiency on nutrient uptake, nitrogen fixation and photosynthetic rate in mashbean, mungbean and soybean. Acta Physiol Plant, 30: 537-544.

Li C.J., Pang X. and Zhang F.S., 2003. Comparison on responses of different phosphorus efficient wheat varieties to phosphorus deficiency stress. Acta Botanica Sinica 45, 936-943.

Li H., Shen J., Zhang F., Marschner P., Cawthray G. and Rengel Z., 2010. Phosphorus uptake and rhizosphere properties of intercropped and monocropped maize, faba bean, and white lupin in acidic soil. Biol. Fertil. Soils. 46, 79–91.

Lilia R.R., 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar. Thèse de doctorat, université d'Antananarivo, Madagascar, 213 p.

Lin Q.M., Rao Z.H., Sun Y.X., Yao J., Xing L.J., 2002. Identification and practical application of silicate-dissolving bacteria. Agr. Sc. China 1, 81–85.

Liu J., Samac D.A., Bucciarelli B., Allan D.L., Vance C.P., 2005. Signalling of phosphorus deficiency-induced gene expression in white lupin requires sugar and phloem transport. Plant J., 41: 257–268.

Lynch J., Lauchli A. and Epstein E., 1991. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. *Crop Sci.* 31, 380–387.

Madigan M. et Martink J., 2007. Brock Biologie des microorganismes 11^e édition. Edition Person Education France, 599-601..

Matar A., Torrent J., and Ryan J., 1992. Soil and Fertilizer Phosphorus and Crop Responses in the Dryland Mediterranean Zone. *Adv. Soil Sci.*, 18: 89-146.

Mathieu C. et Pieltain F., 2003. Analyse chimique des sols – Méthodes choisies. Editions Lavoisier, Tec et Doc, Paris, 389 p.

Miao S.J., Qiao Y.F., Han X.Z. and An M., 2006. Nodule formation and development in soybeans (*Glycine max* L.) in response to phosphorus supply in solution culture. *Pedosphere* 17(1), 36-43.

Mollier A., 1999. Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore : étude expérimentale et modélisation. Thèse de doctorat en sciences, Université Paris XI Orsay, France, 200 p.

Moorby H., White R.E. and Nye P.H., 1988. The influence of phosphate nutrition on H⁺ ion efflux from the roots of young rape plants. *Plant Soil* 105, 247–256.

Morcuende R., Bari R. and Gibon Y., 2007. Genome-wide reprogramming of metabolism and regulatory networks of *Arabidopsis* in response to phosphorus. *Plant, Cell and Environment* 30, 85–112.

Morel C., 2002. Caractérisation de la phytodisponibilité du phosphore du sol par la modélisation du transfert des ions phosphates entre le sol et la solution. Considérations théoriques et analyses du cycle de P et du comportement des plantes dans les parcelles de grandes cultures. Mémoire d'HDR à l'Institut National Polytechnique de Lorraine, 80 p.

Morel, C. and Fardeau J.C., 1991. Phosphorus bioavailability of fertilizers: a predictive laboratory method for its evaluation. *Fertilizer Research* 28, 1-9.

Morot-Gaudry F., Moreau F., Prat R., Maurel C. et Sentenac H., 2009. Biologie végétale : nutrition et métabolisme. Ed. Dunod, Montpellier, France, 227p.

Muller B. and Touraine B., 1992. Inhibition of NO_3^- uptake by various phloem-translocated amino acids in soybean seedlings. *Journal of Experimental Botany* 43, 617-623.

Müller R., Morant M., Jarmer H., Nilsson L. and Nielsen T.H., 2007. Genome-wide analysis of the *Arabidopsis* leaf transcriptome reveals interaction of phosphate and sugar metabolism. *Plant Physiology* 143, 156–171.

Murphy J. and Riley J.P., 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31-36.

Nagarajah, S.A., Posner M. and Quirk J.P., 1970. Competitive adsorption of phosphate with polygalacturonate and others organic anions on kaolinite and oxide surfaces. *Nature* vol. 228, 83 –84.

Ndèye-Guéné F.D., 2002. Utilisation des inoculums de *rhizobium* pour la culture du haricot (*Phaseolus vulgaris*) au Sénégal. Thèse de doctorat Université Cheikh Anta Diop Dakar, Sénégal, 112p.

Neumann G., Massonneau A., Langlade N., Dinkelaker B., Hengeler C., Römheld V. and Martinoia E., 2000. Physiological aspects of cluster root function and development in phosphorus-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.). *Annals of Botany* 85, 909-919.

Oburger E., Jones D.L. and Wenzel W.W. 2010. Phosphorus saturation and pH differentially regulate the efficiency of organic acid anion-mediated P solubilization mechanisms in soil. *Plant Soil*, 341:363–382.

Omer S.A., 1998. The role of rock-phosphate-solubilizing fungi and vesicular arbuscular mycorrhiza (VAM) in growth of wheat plants fertilized with rock phosphate. *World J. Microb. Biot.* 14, 211–218.

Otani T., Ae N. and Tanaka H., 1996. Phosphorus (P) Uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status II. Significance of organic acids in root exudates of pigeon pea. *Soil Sci. Plant Nutr.* 42, 553–560.

Pan X.W., Li W.B., Zhang Q.Y., Li Y.H and Liu M.S., 2008. Assessment on phosphorus efficiency characteristics of soybean genotypes in phosphorus-deficient soils. *Agricultural Sciences in China* 7(8), 958-969.

- Park M., Singvilay O., Seok Y., Chung J., Ahn K. and Sa T., 2003.** Effect of phosphate solubilizing fungi on P uptake and growth to tobacco in rock phosphate applied soil, Korean J. Soil Sci. Fert. 36, 233– 238.
- Parmar N. and Dadarwal K.R., 1999.** Stimulation of nitrogen fixation and induction of flavonoid-like compounds by rhizobacteria. J. Appl. Microbiol. 86, 36–44.
- Perret X., Staehelin C. and Broughton W.J., 2000.** Molecular basis of symbiotic promiscuity. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 64, 180-201.
- Pilbeam D.J., Cakmak I., Marschner H. and Kirkby E.A., 1993.** Effect of withdrawal of phosphorus on nitrate assimilation and PEP carboxylase activity in tomato. Plant and Soil 154, 111-117.**Rao and Terry 1995).**
- Prasard, R. and Power, J.F., 1997.** Soil fertility management for sustainable agriculture. CRC Press LLC, Lewis Publisher, Florida, 356 p.
- Prescott L.M., Harley J.P et Klein D.A. 2003.** Microbiologie. Ed DeBoek et Larcier S.A., Paris, 1137p.
- Raghothama K.G., 1999.** Phosphate acquisition. Annu. Rev. Plant Physiol. 50, 665-693.
- Rao I.M. and Terry N., 1995.** Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet IV: Changes with time following increased supply of phosphate to low-phosphate plants. Plant Physiol. 107, 1313–1321.
- Rao I.M., Friessen D.K. and Hoorst W.J., 1999.** Opportunities for germplasm selection to influence phosphorus acquisition from low phosphorus soils. Agrofor. For. 9(4), 13–16.
- Reinking L., 2007.** ImageJ Basics. Biology 211 Laboratory Manual. Department of Biology, Millersville University, 3p.
- Robin P., Conejero G., Tranchant JP., Passama L. et Salsac L., 1983.** Mesure de la réduction du nitrate dans les feuilles intactes. Physiol Vég. 21, 123-128.
- Rodriguez D., Keltjens W.G., Goudriaan J., 1998.** Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. Plant and soil 200, 227-240.

- Rose T.J., Hardiputra B. and Rengel Z., 2010.** Wheat, canola and grain legume access to soil phosphorus fractions differs in soils with contrasting phosphorus dynamics. *Plant Soil* 326, 159–170.
- Rosolem C.A., Assis J.S. and Santiago A.D., 1994.** Root growth and mineral nutrition of corn hybrids as affected by phosphorus and lime. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25, 2491-2499.
- Rufty Jr. T.W., MacKown C. and Israel D.W., 1990.** Phosphorus Stress Effects on Assimilation of Nitrate. *Plant Physiol.* 94, 328-333.
- Rusli I., Harun A.R., Rahman K.A., Shamsuddin S. and Rahim K.A., 1998.** Evaluation of yield and N₂ fixation of mutant lines of groundnut in Malaysia. International Atomic Energy Agency, Vienna, 87-94.
- Russel R.S., Barber D.A., 1960.** The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 11, 127-140.
- Rychter A.M., Randall D.D., 1994.** The effect of phosphate deficiency on carbohydrate metabolism in bean roots. *Physiologia Plantarum* 91, 383-388.
- Sa T.M. and Israel D.W., 1991.** Energy status and functioning of phosphorus-deficient soybean nodules. *Plant Physiol.* 97, 928-935.
- Sanchez-Calderon L., Lopez-Bucio J., Chacon-Lopez A., Gutierrez-Ortega A., White P.J. and Hammond J.P., 2008.** Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In: White PJ, Hammond JP, eds. *The ecophysiology of plant-phosphorus interactions*. Dordrecht, The Netherlands Springer, 51–81.
- Sanginga N., Lyasse O. and Singh B.B., 2000.** Phosphorus use efficiency and nitrogen balance of cowpea breeding lines in a low P soil of the derived savanna zone in West Africa. *Plant and Soil* 220, 119–128.
- Schilling R., 2003.** L'arachide : Histoire et perspective, résumé de la conférence donnée à Agropolis Mesueum, 14p.
- Schjorring J.K., 1986.** Nitrate and ammonium absorption by plants growing at a sufficient or insufficient level of phosphorus nutrition. *Plant and Soil* 91, 313-318.

- Semiani M., 1997.** Etude de l'effet du stress hydrique sur quelques processus de développement et de croissance de deux variétés de blé tendre (*Triticum eastivum* L.). Recherche Agronomique INRA 501, 43-52.
- Shun-lin H, Sun Q., Wang Q, Liu Y., Wu Y., Liu X., 2007.** Rescue and Preliminary Application of a Recombinant Newcastle Disease Virus Expressing Green Fluorescent Protein Gene. *Virologica Sinica*, 22 (1):34-40
- Skelton B.J. and Shear G.M., 1971.** Calcium translocation in the peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Agron. J.* 63, 409–412.**Spencer et Possingham. (1960)**
- Soltner D., 2003.** Les bases de production végétale-Tome I : Le sol et son amélioration. Sciences et tech.agri., 472p.
- Spencer D. and Possingham J.V., 1960.** The effect of nutrient deficiencies on the Hill reaction of isolated chloroplasts from tomato. *Aust. J. Biol. Sci.* 13, 441-455.
- Starnes D.L., Padmanabhan P. and Sahi S.V., 2008.** Effect of P sources on growth, P accumulation and activities of phytase and acid phosphatases in two cultivars of annual ryegrass (*Lolium multiflorum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry* 46, 580-589.
- Ström L., Owen A.G., Godbold D.L. and Jones D.L., 2005.** Organic acid behaviour in a calcareous soil: sorption reactions and biodegradation rates. *Soil Biol. Biochem.* 33, 2125-2133.
- Stryker R.B., Gilliam J.W. and Jackson W.A.. 1974.** Nonuniform transport of phosphorus from single roots to the leaves of *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*, 30:231–239.
- Subbarao, G. V., N. Ae et T. Otani., 1997.** Genotypic variation in iron and aluminium-phosphate solubilizing activity of pigeonpea root exudates under P deficient conditions. *Soil science and plant nutrition* 43(2), 295-305.
- Sundara B., Natarajan V. and Hari K., 2002.** Influence of phosphorus solubilizing bacteria on the changes in soil available phosphorus and sugarcane yields. *Field Crops Res.* 77, 43-49.
- Supanjania, Han H.S., Jung J.S. and Lee K.D., 2006.** Rock phosphate-potassium and rock-solubilising bacteria as alternative, sustainable fertilizers. *Agron. Sustain. Dev.* 26, 233-240.

- Tang C., Drevon J.J., 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.
- Tang C., Han X.Z., Qiao Y.F. and Zheng S.J., 2009.** Phosphorus deficiency does not enhance proton release by roots of soybean (*Glycine max* (L.) Murr.). *Environmental and Experimental Botany* 67, 228-234.
- Tang C., Hinsinger P., Drevon J.J. and Jaillard B., 2001b.** Phosphorus deficiency impairs early nodule functioning and enhances proton release in roots of *Medicago truncatula* L. *Annals of Botany* 88, 131-138.
- Tang C., Hinsinger P., Jaillard B., Rengel Z. and Drevon J.J., 2001a.** Effect of phosphorus deficiency on the growth, symbiotic N₂ fixation and proton release by two bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Agronomie* 21, 683-689. 4
- Taurian T., Soledad A.M., Angelini J.G, Tonelli M.L., Ludueña L., Pena D., Ibáñez F. and Fabra A., 2010.** Phosphate-solubilizing peanut associated bacteria: screening for plant growth-promoting activities. *Plant Soil* 329, 421-431.
- Tauro T.P., Nezomba H., Mtambanengwe F. and Mapfumo P., 2010.** Population dynamics of mixed indigenous legume fallows and influence on subsequent maize following mineral P application in smallholder farming systems of Zimbabwe. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 88:91–101.
- Tennant D., 1976.** Root growth of wheat. I. Early patterns of multiplication and extension of wheat roots including effects of levels of nitrogen, phosphorus and potassium. *Australian Journal of Agricultural Research* 27, 183-196.
- Terry N. and Ulrich A., 1973.** Effects of phosphorus deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet. *Plant Physiol.* 51: 43-47.
- Tombesi L., Calis M. T. and. Tiaorni B. 1969.** Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer on the assimilation capacity of *Beta vulgaris* chloroplasts (I). *Plant Soil* 31, 65-76.
- Tong X.J., Lu Y.G. and Yan X., 2000.** Studies on the characteristics of phosphorus efficiency of native soybean (*Glycine Max* (L.) Merr.) germplasm: Differences in

characteristics of phosphorus efficiency of shoot and root among soybean genotypes and correlation analysis. *J. of Chinese Oil Crops* 22, 48-53.

Touraine B., Clarkson D.T. and Muller B., 1994. Regulation of nitrate uptake at the whole plant level. In: Roy J. and Gamier E., eds. A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. The Hague SPB Academic Publishing by, 11-30. **Vadez et al. (1999)**

Vadez V. and Drevon J.J., 2001. Genotypic variability in phosphorus use efficiency or symbiotic N₂ fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Agronomie* 21, 691–699.

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

Vanden Boossche P., 1999. Devenir du phosphore apporté sur les sols et risque des contaminations des eaux de surface : Cas des boues de station d'épuration. Thèse doctorat, université de Renne I, 338p.

Vincent M., 2005. Evaluation expérimentale d'un modèle de prélèvement du phosphore par une culture de maïs irriguée sur un sol sableux landais. Rap. Stag. Rech., INRA, France, 43p.

Wahid O.A., Mehana T.A., 2000. Impact of phosphate-solubilizing fungi on the yield and phosphorus uptake by wheat and faba bean plants. *Microbiol. Res.* 155, 221–227.

Wajcman, 2002. L'hémoglobine, des microorganismes à l'homme : un motif structural unique, des fonctions multiples. Edition Scientifiques et médicales Elsevier SAS, 1159-1174.

Wang M., Wu M. and Huo H., 2007. Life-cycle energy and greenhouse gas emission impacts of different corn ethanol plant types . *Environ. Res. Lett.* 2, 13p.

Wanke, M., Ciereszko, I., Podbickowska, M., Rychter, A.M., 1998. Response to phosphate deficiency in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Respiratory metabolism, sugar localization and changes in ultrastructure of bean root cells. *Ann. Bot.* 82, 809-818.

- Webb A.J. and Hansen A.P., 1989.** Histological changes of the peanut (*Arachis hypogaea*) gynophore and fruit surface during development, and their potential significance for nutrient uptake. *Annals Bot.* 64, 351-357.
- Wery J., Turc O. et Soussana JF., 1984.** Utilisation des mesures enzymatiques de la fixation et de l'assimilation d'azote chez la luzerne (*Medicago sativa* L.). *Actes Proceeding.* Vol. 4, 1413-1428.
- White P.J and Hammond J.P ., 2008.** Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In White J P and Hammond PJ, eds, *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions*, Springer, Dordrecht, 51-81.
- Wissuwa M and Ae N., 1999.** Genotypic variation for phosphorus uptake from hardly soluble iron phosphate in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant and Soil* 206, 163-171.
- Wissuwa M., Wegner J., Ae N. and Yano M., 2002.** Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil. *Theoretical and Applied Genetics* 105, 890-897.
- Wissuwa M., Yano M. and Ae N. 1998.** Mapping of QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 97, 777-783.
- Xiao et al., 2009**
- Xiao C.Q., Chi R.A., He H. and Zhang W.X., 2009.** Characterization of tricalcium phosphate solubilization by *Stenotrophomonas maltophilia* YC isolated from phosphate mines. *J. Cent. South Univ. Technol.* 16, 0581–0587.
- Xie J., 2008.** Screening for calcium phosphate solubilizing *Rhizobium leguminosarum*. Thesis Master of Science, University of Saskatchewan, Saskatoon, 97p.
- Yang M., Ding G., Shi L., Xu F. and Meng J., 2011.** Detection of QTL for phosphorus efficiency at vegetative stage in *Brassica napus*. *Plant Soil* 339, 97-111.
- Yun S.J. and Kaeppler S.M., 2001.** Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation. *Plant and Soil* 237, 109-115.
- Zaidi A. and Khan M.S., 2006.** Co-inoculation effects of phosphate solubilizing microorganisms and *Glomus fasciculatum* on green gram-*Bradyrhizobium* Symbiosis. *Turk. J. Agric. For.*, 30: 223-230

Zaidi A., Khan M.S. and Aamil M., 2004. Bioassociative effect of rhizospheric microorganisms on growth, yield, and nutrient uptake of greengram. J .Plant Nutr. 27: 601–612.

Zaidi S., Usmani S., Singh B.R. and Musarrat J., 2006. Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea*. Chemosphere 64:991–997.

Zapata E. et Roy R.N., 2004. Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. Bulletin FAO : engrais et nutrition végétale 13, 25-29.

Zarrin F., Muhammad Z. and Chaudhary M.F., 2007. Interactive effect of *Rhizobium* strains and P on soybean yield, nitrogen fixation and soil fertility. Pak. J. Bot., 39 (1): 255-264.

Zhang Y., Fan W., Kinkema M., Li X. and Dong X., 1999. Interaction of NPR1 with basic leucine zipper protein transcription factors that bind sequences required for salicylic acid induction of the PR-1 gene. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 96:6523– 6528.

Annexes

Annexe 1. Composition du milieu YEMB (Vincent, 1970)

NaCl	0,1 g
K ₂ HPO ₄	0,4 g
MgSO ₄	0,2 g
Extrait de levure	0,5 g
Mannitol	10 g
Eau distillée	1000 ml

Annexe 2. Méthodes d'analyses physico-chimiques du sol (Mathieu et Pieltain, 2003)

Type d'analyse	Méthode
Analyse granulométrique	Méthode de sédimentation ou méthode internationale à la pipette de Robinson
pH	Méthode électrométrique au pH mètre sur une suspension sol/eau de 1/5
Calcaire total	Méthode volumétrique avec le Calcimètre de Bernard
Phosphore assimilable	Méthode Olsen
Potassium échangeable	Extraction par l'acétate d'ammonium
Azote total	Méthode de Kjeldhal
Nitrate	Méthode colorimétrique
Conductivité électrique	Méthode au Conductimètre
Matière organique	Méthode d'Anne (par titrimétrie)

Annexe 3. Préparation du réactif de l'anthrone

0,2 g d'anthrone dans 100 ml d'acide sulfurique à 91 %, le tout est versé dans un erlen contenant 60 ml d'eau distillée et 15 ml d'éthanol à 95%.

Annexe 4. Tableaux d'analyse de la variance

1. Matière sèche aérienne (floraison)

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	135.2890333	45.0963444	144.53	<.0001
Bloc	2	4.9516433	2.4758217	7.93	0.0023
Population	4	77.5525900	19.3881475	62.14	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	0.8057567	0.1342928	0.43	0.8513
Population*BR01_TCP	12	11.1565833	0.9297153	2.98	0.0110
Bloc*Population	8	11.6748400	1.4593550	4.68	0.0015
Résidus	24	7.4886267	0.3120261		
Total	59	248.9190733			

2. Matière sèche racinaire (floraison)

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	4.22385833	1.40795278	37.90	<.0001
Bloc	2	0.64269000	0.32134500	8.65	0.0015
Population	4	1.20585667	0.30146417	8.12	0.0003
Bloc*BR01_TCP	6	0.14961667	0.02493611	0.67	0.6737
Population*BR01_TCP	12	1.31791667	0.10982639	2.96	0.0115
Bloc*Population	8	2.15414333	0.26926792	7.25	<.0001
Résidus	24	0.89148333	0.03714514		
Total	59	10.58556500			

3. Matière sèche nodulaire

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	1.33939333	0.44646444	87.36	<.0001
Bloc	2	0.03909000	0.01954500	3.82	0.0362
Population	4	0.11624333	0.02906083	5.69	0.0023
Bloc*BR01_TCP	6	0.03497667	0.00582944	1.14	0.3696
Population*BR01_TCP	12	0.03362333	0.00280194	0.55	0.8608
Bloc*Population	8	0.12547667	0.01568458	3.07	0.0158

Résidus	24	0.12265667	0.00511069		
Total	59	1.81146000			

4. Hauteur de la tige principale

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	307.7245000	102.5748333	25.77	<.0001
Bloc	2	147.5903333	73.7951667	18.54	<.0001
Population	4	322.9443333	80.7360833	20.29	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	10.5190000	1.7531667	0.44	0.8444
Population*BR01_TCP	12	20.5796667	1.7149722	0.43	0.0348
Bloc*Population	8	81.0296667	10.1287083	2.55	0.0366
Résidus	24	0.12265667	0.00511069		
Total	59	1.81146000			

5. Nombre de ramifications

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.58333333	0.19444444	0.26	0.8557
Bloc	2	4.13333333	2.06666667	2.73	0.0854
Population	4	2.10000000	0.52500000	0.69	0.6037
Bloc*BR01_TCP	6	2.66666667	0.44444444	0.59	0.7372
Population*BR01_TCP	12	10.83333333	0.90277778	1.19	0.3422
Bloc*Population	8	5.70000000	0.71250000	0.94	0.5021
Résidus	24	18.16666667	0.75694444		
Total	59	44.18333333			

6. Teneurs relatives en chlorophylles

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	1188.685259	396.228420	60.38	<.0001
Bloc	2	23.906333	11.953167	1.82	0.1834
Population	4	157.995074	39.498769	6.02	0.0017
Bloc*BR01_TCP	6	71.936185	11.989364	1.83	0.1361
Population*BR01_TCP	12	42.242704	3.520225	0.54	0.8693
Bloc*Population	8	138.115704	17.264463	2.63	0.0318
Résidus	24	157.491407	6.562142		
Total	59	1780.372667			

7. Sucres solubles

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.00020559	0.00006853	45.08	<.0001
Bloc	2	0.00031264	0.00015632	102.82	<.0001
Population	4	0.00001627	0.00000407	2.68	0.0563
Bloc*BR01_TCP	6	0.00001080	0.00000180	1.18	0.3478
Population*BR01_TCP	12	0.00001286	0.00000107	0.70	0.3270
Bloc*Population	8	0.00009031	0.00001129	7.43	<.0001
Résidus	24	0.00003649	0.00000152		
Total	59	0.00068495			

8. ANR

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.16212281	0.05404094	180.52	<.0001
Bloc	2	0.00412052	0.00206026	6.88	0.0043
Population	4	0.01230544	0.00307636	10.28	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	0.00301481	0.00050247	1.68	0.1696
Population*BR01_TCP	12	0.00923751	0.00076979	2.57	0.0236
Bloc*Population	8	0.00346254	0.00043282	1.45	0.2288
Résidus	24	0.00718461	0.00029936		
Total	59	0.20144825			

9. Surface foliaire

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	31012.27103	10337.42368	34.11	<.0001
Bloc	2	5413.79487	2706.89744	8.93	0.0013
Population	4	2788.50074	697.12518	2.30	0.0880
Bloc*BR01_TCP	6	1483.59747	247.26624	0.82	0.5682
Population*BR01_TCP	12	2114.18682	176.18223	0.58	0.0357
Bloc*Population	8	16469.74613	2058.71827	6.79	0.0001
Résidus	24	7272.61673	303.02570		
Total	59	66554.71379			

10. Phosphore des parties aériennes

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	27.51732076	9.17244025	54.23	<.0001
Bloc	2	8.68850302	4.34425151	25.68	<.0001
Population	4	10.70576671	2.67644168	15.82	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	0.88989626	0.14831604	0.88	0.5264
Population*BR01_TCP	12	7.94404522	0.66200377	3.91	0.0022
Bloc*Population	8	4.94718361	0.61839795	3.66	0.0064
Résidus	24	4.05969391	0.16915391		
Total	59	64.75240948			

11. Phosphore des racines

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	97.23459789	32.41153263	36.09	<.0001
Bloc	2	45.27429794	22.63714897	25.21	<.0001
Population	4	25.26029856	6.31507464	7.03	0.0007
Bloc*BR01_TCP	6	4.75580281	0.79263380	0.88	0.5225
Population*BR01_TCP	12	22.23209875	1.85267490	2.06	0.0633
Bloc*Population	8	22.86830544	2.85853818	3.18	0.0132
Résidus	24	21.5513641	0.8979735		
Total	59	239.1767654			

12. Phosphore assimilable du sol rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	397.3459823	132.4486608	40.41	<.0001
Bloc	2	21.2766141	10.6383070	3.25	0.0565
Population	4	45.0623178	11.2655794	3.44	0.0234
Bloc*BR01_TCP	6	11.7672151	1.9612025	0.60	0.7287
Population*BR01_TCP	12	14.1998156	1.1833180	0.36	0.0231
Bloc*Population	8	138.0814857	17.2601857	5.27	0.0007
Résidus	24	78.6567236	3.2773635		
Total	59	706.3901541			

13. Phosphore du sol non rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	59.88163775	19.96054592	14.31	<.0001
Bloc	2	16.83812222	8.41906111	6.03	0.0075
Population	4	52.11045435	13.02761359	9.34	0.0001
Bloc*BR01_TCP	6	8.20506845	1.36751141	0.98	0.4601
Population*BR01_TCP	12	6.58855532	0.54904628	0.39	0.9525
Bloc*Population	8	82.08432130	10.26054016	7.35	<.0001
Résidus	24	33.4860883	1.3952537		
Total	59	259.1942476			

14. Nitrate du sol rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.00141676	0.00047225	0.80	0.5083
Bloc	2	0.00274652	0.00137326	2.31	0.1205
Population	4	0.00094465	0.00023616	0.40	0.8081
Bloc*BR01_TCP	6	0.00582999	0.00097167	1.64	0.1802
Population*BR01_TCP	12	0.01349983	0.00112499	1.90	0.0882
Bloc*Population	8	0.00314353	0.00039294	0.66	0.7189
Résidus	24	0.01424255	0.00059344		
Total	59	0.04182383			

15. Nitrate du sol non rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.00068039	0.00022680	1.36	0.2795
Bloc	2	0.00084458	0.00042229	2.53	0.1009
Population	4	0.00078400	0.00019600	1.17	0.3475
Bloc*BR01_TCP	6	0.00021950	0.00003658	0.22	0.9669
Population*BR01_TCP	12	0.00221558	0.00018463	1.11	0.3997
Bloc*Population	8	0.00142999	0.00017875	1.07	0.4157
Résidus	24	0.00400957	0.00016707		
Total	59	0.01018360			

16. pH du sol rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	2.51333333	0.83777778	138.60	<.0001
Bloc	2	0.00508333	0.00254167	0.42	0.6615
Population	4	0.16827667	0.04206917	6.96	0.0007
Bloc*BR01_TCP	6	0.08059667	0.01343278	2.22	0.0759
Population*BR01_TCP	12	0.14155000	0.01179583	1.95	0.0789
Bloc*Population	8	0.06098333	0.00762292	1.26	0.3088
Résidus	24	0.14507000	0.00604458		
Total	59	3.11489333			

17. pH du sol non rhizosphérique

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.00089333	0.00029778	0.06	0.9810
Bloc	2	0.03312333	0.01656167	3.25	0.0565
Population	4	0.03604333	0.00901083	1.77	0.1684
Bloc*BR01_TCP	6	0.00291667	0.00048611	0.10	0.9962
Population*BR01_TCP	12	0.05675667	0.00472972	0.93	0.5365
Bloc*Population	8	0.01537667	0.00192208	0.38	0.9225
Résidus	24	0.12238333	0.00509931		
Total	59	0.26749333			

18. RPAE

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	310.7657671	103.5885890	34.33	<.0001
Bloc	2	4.3674312	2.1837156	0.72	0.4953
Population	4	8.3272035	2.0818009	0.69	0.6061
Bloc*BR01_TCP	6	3.5962023	0.5993670	0.20	0.9740
Population*BR01_TCP	12	33.8576103	2.8214675	0.93	0.0303
Bloc*Population	8	51.4051782	6.4256473	2.13	0.0728
Résidus	24	72.4237005	3.0176542		
Total	59	484.7430932			

19. PUE

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	2623336.438	874445.479	16.21	<.0001
Bloc	2	47169.580	23584.790	0.44	0.6509
Population	4	2335531.689	583882.922	10.82	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	498385.218	83064.203	1.54	0.2080
Population*BR01_TCP	12	1089536.304	90794.692	1.68	0.0134
Bloc*Population	8	1035117.502	129389.688	2.40	0.0465
Résidus	24	1294566.673	53940.278		
Total	59	8923643.403			

20. Matière sèche aérienne (récolte)

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	3630.942353	1210.314118	40.09	<.0001
Bloc	2	268.622386	134.311193	4.45	0.0227
Population	4	973.241715	243.310429	8.06	0.0003
Bloc*BR01_TCP	6	32.854243	5.475707	0.18	0.9793
Population*BR01_TCP	12	143.110216	11.925851	0.40	0.0518
Bloc*Population	8	654.083850	81.760481	2.71	0.0280
Résidus	24	724.473789	30.186408		
Total	59	6427.328551			

21. Matière sèche racinaire (récolte)

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	32.60915055	10.86971685	44.89	<.0001
Bloc	2	14.57971913	7.28985956	30.10	<.0001
Population	4	5.97402737	1.49350684	6.17	0.0015
Bloc*BR01_TCP	6	2.59391568	0.43231928	1.79	0.1448
Population*BR01_TCP	12	4.76754379	0.39729532	1.64	0.0145
Bloc*Population	8	13.26019166	1.65752396	6.84	0.0001
Résidus	24	5.81176787	0.24215699		
Total	59	79.59631605			

22. Nombre de gousses

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	1022.983333	340.994444	43.60	<.0001
Bloc	2	62.633333	31.316667	4.00	0.0316
Population	4	4169.233333	1042.308333	133.27	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	16.966667	2.827778	0.36	0.8959
Population*BR01_TCP	12	164.100000	13.675000	1.75	0.0117
Bloc*Population	8	419.366667	52.420833	6.70	0.0001
Résidus	24	187.700000	7.820833		
Total	59	6042.983333			

23. Phosphore des graines

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	0.18008500	0.06002833	188.74	<.0001
Bloc	2	0.00901333	0.00450667	14.17	<.0001
Population	4	3.66937667	0.91734417	2884.23	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	0.00480000	0.00080000	2.52	0.0495
Population*BR01_TCP	12	0.03175667	0.00264639	8.32	<.0001
Bloc*Population	8	0.01575333	0.00196917	6.19	0.0002
Résidus	24	257.333333	10.72222		
Total	59	16524.58333			

24. ARA

Source	DDL	SCE	CM	Test F	Pr > F
BR01_TCP	3	1549.70508	1549.70508	504.57	<.0001
Bloc	2	316.02594	158.01297	51.45	0.0539
Population	4	1253.76730	313.44182	102.05	<.0001
Bloc*BR01_TCP	6	51.64259	6.45532	2.10	0.1569
Population*BR01_TCP	12	743.65743	185.91436	60.53	<.0001
Bloc*Population	8	26.42282	13.2114	4.30	0.0539
Résidus	24	24.57094	3.07137		
Total	59	35875.52626			

Annexe 5. Analyse en composantes principales

1. Valeurs propres

	F1	F2	F3	F4
Valeur propre	7,249	2,937	2,098	1,716
Variabilité (%)	51,776	20,980	14,988	12,256
% cumulé	51,776	72,756	87,744	100,000

2. Vecteurs propres

	F1	F2	F3	F4
ANR	-0,266	0,198	-0,313	0,313
MS PA	0,355	0,067	0,114	-0,162
MS R	0,326	0,129	-0,292	-0,023
MS Nod	0,280	0,383	0,018	0,001
SF	-0,226	0,386	0,265	-0,161
ARA	-0,150	-0,293	0,527	-0,027
Ph PA	0,285	-0,019	-0,171	0,451
PH R	-0,083	0,497	0,177	-0,304
RPAE	-0,204	0,162	0,416	0,388
PUE	0,322	-0,045	0,130	-0,349
PS PA	0,266	0,018	0,269	0,443
PS R	0,210	0,475	0,028	0,096
Re	0,326	-0,236	0,085	-0,175
Ph graines	0,301	-0,037	0,353	0,212

3. Coordonnées des variables

	F1	F2	F3	F4
ANR	-0,715	0,339	-0,454	0,410
MS PA	0,956	0,115	0,165	-0,212
MS R	0,878	0,222	-0,423	-0,030
MS Nod	0,754	0,656	0,026	0,002
SF	-0,608	0,662	0,383	-0,211
ARA	-0,403	-0,503	0,764	-0,035
Ph PA	0,767	-0,033	-0,247	0,591
PH R	-0,225	0,852	0,256	-0,399
RPAE	-0,549	0,277	0,602	0,509
PUE	0,866	-0,077	0,189	-0,457
PS PA	0,715	0,032	0,389	0,580
PS R	0,567	0,813	0,041	0,126
Re	0,877	-0,404	0,124	-0,229

4. Corrélations entre les variables et les facteurs

	F1	F2	F3	F4
ANR	-0,715	0,339	-0,454	0,410
MS PA	0,956	0,115	0,165	-0,212
MS R	0,878	0,222	-0,423	-0,030
MS Nod	0,754	0,656	0,026	0,002
SF	-0,608	0,662	0,383	-0,211
ARA	-0,403	-0,503	0,764	-0,035
Ph PA	0,767	-0,033	-0,247	0,591
PH R	-0,225	0,852	0,256	-0,399
RPAE	-0,549	0,277	0,602	0,509
PUE	0,866	-0,077	0,189	-0,457
PS PA	0,715	0,032	0,389	0,580
PS R	0,567	0,813	0,041	0,126
Re	0,877	-0,404	0,124	-0,229
Ph graines	0,811	-0,063	0,511	0,277

5. Contributions des variables (%)

	F1	F2	F3	F4
ANR	7,052	3,909	9,824	9,785
MS PA	12,614	0,449	1,305	2,629
MS R	10,639	1,674	8,518	0,052
MS Nod	7,845	14,663	0,033	0,000
SF	5,108	14,925	6,999	2,592
ARA	2,246	8,606	27,793	0,073
Ph PA	8,125	0,038	2,918	20,323
PH R	0,697	24,689	3,118	9,261
RPAE	4,161	2,613	17,294	15,082
PUE	10,344	0,199	1,702	12,160
PS PA	7,054	0,034	7,228	19,583
PS R	4,429	22,517	0,078	0,928
Re	10,614	5,550	0,730	3,050
Ph graines	9,073	0,135	12,460	4,481

6. Coordonnées des observations

Observation	F1	F2	F3	F4
Berrihane	-4,386	-1,477	0,471	0,925
Boumalek	-0,177	0,363	-2,816	-0,544
Tonga-Ouest	-1,066	2,462	1,297	-1,295
Metlili	2,812	-2,318	0,759	-1,176
Sebseb	2,817	0,969	0,289	2,090

7. Contributions des observations (%)

	F1	F2	F3	F4
Berrihane	53,070	14,848	2,111	9,971
Boumalek	0,087	0,896	75,565	3,452
Tonga-Ouest	3,134	41,286	16,043	19,538
Metlili	21,818	36,575	5,485	16,122
Sebseb	21,891	6,395	0,797	50,918