

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

المدرسة الوطنية العليا للزراعة - الحراش - الجزائر



ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE - EL HARRACH - ALGER

## Thèse

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat en Sciences Agronomiques

**Spécialité :** Amélioration des productions végétales

**HOUASSINE Djamel**

**Etude de l'effet de l'association féverole (*Vicia faba* L.) – Avoine (*Avena sativa* L.) sur la biodisponibilité du phosphore dans la rhizosphère**

Soutenue le : 24/07/2019

Devant le jury composé de :

<b>Président:</b>	Mme LAOUER Meriem	MCA (ENSA)
<b>Directeur de thèse:</b>	M. LATATI Mourad	MCA (ENSA)
<b>Examineurs :</b>	Mme TELLAH Sihem	MCA (ENSA)
	M. M'HAMMED BOUZINA Mahfoud Pr. (Univ. de Chlef)	
	M. AOUCHE Adel	MCA (ESSAIA)

## **Avant-propos**

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés en partie au niveau de la station expérimentale de l'ITGC (Institut Technique des Grandes Cultures) de Oued Smar à Alger, et au sein du laboratoire département du laboratoire d'amélioration des productions végétales à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'El Harrach.

Ce travail a été soutenu par le projet ARIMNet2 (Coordination de la recherche agricole en Méditerranée; 2014-2017) dans le cadre de la coopération euro-méditerranéenne dans le domaine de la recherche, du développement et de l'innovation (RDI), afin de relever les défis auxquels la région méditerranéenne est confrontée pour le secteur agricole. Ce projet vise l'amélioration de la gestion des ressources naturelles (en particulier les sols, l'eau et la biodiversité) pour faire face au changement climatique et son impact sur la productivité et la durabilité des systèmes agricoles et alimentaires.

## *Dédicaces*

*Je dédie ce manuscrit à la mémoire de mon cher oncle, que dieu l'accueil dans son vaste paradis*

*A mes très chers parents qui de loin m'ont toujours soutenu et encouragé à avancer.*

*A mes sœurs et mon frère pour avoir été toujours présent et sans eux, l'accomplissement de ce travail m'aurait été beaucoup plus difficile.*

*A tous mes amis, qui m'ont été indispensable pour garder le moral, surtout dans les moments difficiles.*

*A toutes les personnes qui ont participé de loin ou de près à la réalisation du présent travail*

## REMERCIEMENTS

A l'issue de ce travail, Je tiens à remercier tout d'abord mon directeur de thèse, le Docteur LATATI M., qui m'a fait confiance dès le début et a pris le grand soin de m'encadrer et me guider tout au long de cette thèse, et avec qui j'ai beaucoup appris. J'ai également beaucoup apprécié ses conseils et ses brillantes intuitions, Qu'il soit aussi remercié pour sa gentillesse, sa disponibilité permanente et pour les nombreux encouragements qu'il m'a prodigué.

Je tiens à remercier vivement Mme Laouar Meriem, Maitre de conférences A à l'ENSA, de m'avoir fait l'honneur de présider le jury de ma thèse.

Mes vifs remerciements s'adressent également à Mme. Tellah Sihem, Maitre de conférences A à l'ENSA pour l'honneur qu'elle m'a fait en acceptant de participer à mon jury de thèse.

Remerciement tout particuliers également à Mr. M'hammedi Bouzina Mahfoud, Professeur à l'université de Chlef, pour l'intérêt qu'il a bien voulu me porter en acceptant de participer au jury.

Ma reconnaissance s'adresse également à Mr Aouiche Adel, Maitre de conférences A à l'ESSAIA d'avoir accepté de faire partie du jury.

Je tiens également à remercier le Docteur Gérard F., chercheur à INRA Montpellier, pour l'intérêt qu'il a manifesté à notre travail et sa très précieuse collaboration.

Mes vifs remerciements s'adressent également à Mr OUNANE MS., Professeur à l'ENSA, qui m'a donné l'occasion et ouvert les portes de L'ENSA où j'ai pu faire mon inscription en doctorat,

Je tiens aussi à remercier l'étudiante encadré en Master Drehmoune S., qui m'a permis de faire avancer mon travail de thèse dont son travail de mémoire faisait partie de cette thèse, et qu'elle a participé à ce travail de recherche (chapitre 3) avec notre équipe de recherche dirigée par le docteur Latati et moi-même en qualité de doctorant. Un grand merci à tout le personnel technique de l'ITGC qui de prêt ou de loin a contribué à la réalisation de cette thèse. Plus particulièrement merci aux stations ITGC de Oued Smar et de Guelma pour leur aide indispensable à la réalisation des différentes expérimentations. Je tiens aussi à remercier Bessai D. et Bentahar D. pour leur précieux aide au laboratoire sol de l'ITGC. Mercie également à toute l'équipe de l'ENSA qui m'a accueilli au niveau des laboratoires de phytotechnie et de pédologie.

## Résumé

Cette étude a pour but d'évaluer l'effet bénéfique du système de culture d'association légumineuse (féverole) – céréale (avoine) sur l'amélioration de l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) afin d'une part; stimuler la croissance des cultures en association et l'efficacité de prélèvement du phosphore (P) et du calcium (Ca) et d'autre part; augmenter les rendements des cultures dans les sols calcaires ou alcalin déficients en phosphore. Pour répondre à cette question de recherche, la croissance, la nodulation et l'acquisition du calcium et du phosphore sont étudiés à une échelle multi sites à travers un diagnostic nodulaire détaillé effectué sur une variété de féverole (*Vicia faba* L. var minor cv, Sidi Aich), cultivée localement dans le Nord-Est de l'Algérie. Cette étude en plein champ est réalisée chez une douzaine de sites d'agriculteurs, choisis pour leur grande variabilité pédoclimatique. Cependant en station expérimentale et en essai factoriel contrôlé, cette variété de féverole est testée en monoculture et en culture d'association avec l'avoine (*Avena sativa* L. cv, Avon) sous conditions de sol déficient en phosphore et en azote.

Les résultats des essais au champ ont montré une augmentation significative (+30%) de l'acquisition du calcium par la féverole, observée dans les sites déficients en phosphore par rapport aux sites plus riche en phosphore. Cette augmentation est plus prononcée sous les conditions de limitation en azote dans le sol. L'augmentation du prélèvement du phosphore par la féverole est accompagnée par : (i) une faible acquisition du phosphore par la plante (ii) une diminution significative du pH rhizosphérique chez la féverole cultivée dans les sites déficients en phosphore, la plus forte acidification de la rhizosphère est constatée durant la première saison ( $\Delta a_{H^+}=1.42.10^{-07}$ ) comparativement à la deuxième saison de culture ( $\Delta a_{H^+}=9.74.10^{-08}$ ) (iii) une meilleure EURS chez la féverole lorsqu'elle est cultivée dans des sols déficients en azote dont les valeurs les plus élevées de l'EURS sont enregistrées dans des conditions de +P (99 et 47g), respectivement durant les saisons 2016 et 2017, comparativement aux conditions de - P (59 et 45 g), respectivement durant les saisons 2016 et 2017. Par ailleurs, les résultats de l'essai factoriel ont montré qu'en conditions de limitation en phosphore et en azote dans le sol, les interactions rhizosphériques dans l'association féverole- avoine sont traduites par une augmentation de la croissance en biomasse totale mixte (+25%), et du rendement en grains de la culture d'avoine uniquement (46%). Parallèlement, la meilleure accumulation du calcium et du phosphore par l'avoine est noté dans le cas de la culture en association comparativement à la monoculture. L'amélioration de la biomasse et de l'acquisition des nutriment chez l'avoine au niveau de la culture en association sont

accompagnées par certains changements rhizosphériques à savoir (i) une acidification de la rhizosphère des deux espèces en association (ii) une augmentation significative de la biodisponibilité du calcium dans la rhizosphère de l'avoine en association avec une réduction de la concentration du Ca dans la rhizosphère de la féverole en association et (iii) une augmentation de la respiration racinaire dans la culture en association par rapport à la culture pure. De plus, ces modifications induites au niveau de la rhizosphère des deux espèces en association sont liées à l'augmentation de l'EURS chez la féverole avec le système d'association avec l'avoine. En effet, la féverole (cv. Sidi Aich) cultivée par les agriculteurs locaux est bien adaptée aux conditions du terrain, comme en témoigne un niveau substantiel de fixation de l'azote atmosphérique N<sub>2</sub> dans les sols calcaire ou alcalin pauvres en phosphore, une plus grande acidification de la rhizosphère, une stimulation de la croissance des racines, et une augmentation dans l'absorption du calcium avec l'ampleur de la déficience en phosphore.

**Mots clés:** Féverole; avoine; symbiose; association, calcium; phosphore; rhizosphère

### **Abstract**

This study aims to evaluate the beneficial effect of intercropping legume (faba bean) –cereal (oats) system on improving the efficiency of the use of rhizobial symbiosis (EURS), in order firstly to stimulate the growth of the plant and the acquisition of phosphorus (P) and calcium (Ca) by plant, and secondly increase crop yields in calcareous or alkaline soils deficient in phosphorus. To answer this research question, growth, nodulation and the uptake of calcium and phosphorus are studied on a multi-sites scale through a detailed nodular diagnosis performed on a variety of Faba beans (*Vicia faba* L. cv, Sidi Aich ), grown locally in northeastern Algeria. This field study is carried out at a twelve farmers' sites, chosen for their great pedoclimatic variability, However, at experimental station and controlled factorial test, this variety of faba beans is tested in monoculture and in intercropping with oats (*Avena sativa* L. cv, Avon) under soil conditions deficient in phosphorus and nitrogen

The field results showed a significant increase (+30%) of Ca uptake by faba bean was observed in deficient phosphorus sites as compared to the riche phosphorus sites. This increase is more pronounced under N limitation conditions of the soil. The increase in P uptake by faba bean was accompanied by: (i) low acquisition of P by the plant, (ii) a significant change in rhizospheric pH for faba bean grown in phosphorus deficient site, the

highest acidification of the rhizosphere is observed during the first season ( $\Delta\text{aH} = 1.42 \cdot 10^{-07}$ ) as compared to the second growing season ( $\Delta\text{aH} = 9.74 \cdot 10^{-08}$ ) (iii) the high values of EURS were observed when faba bean grown under nitrogen deficient soils, with higher values of EURS were recorded under the conditions of + P (99 and 47g, respectively during the 2016 and 2017 growing season) as compared to -P conditions (59 and 45g, respectively during the 2016 and 2017 season). In addition, the results of the factorial experiment showed that, in phosphorus and nitrogen limitation conditions in soil, the rhizospheric interactions in faba bean oats intercropping are reflected by an increase in growth of mixed total biomass (+ 25% ) and only for oats grain yield (46%). At the same time, the highest uptake of calcium and phosphorus by oats is noted in intercropping (3.5 ppm) compared to the monocropping system (2.4 ppm). The improvement of both biomass and nutrients uptake by oat in intercropping was accompanied by some rhizospheric changes such as (i) rhizosphere acidification of the two species in intercropping (ii) a significant increase of the bioavailability of the Ca in the rhizosphere of intercropped oats, with a reduction in Ca concentration in the rhizosphere of intercropped faba bean and (iii) an increase in root respiration in intercropping compared to monocrop system. In addition, these induced changes in the rhizosphere of the two species are associated with the increase in the EURS of faba bean, under intercropping system with oats, Indeed, faba bean (cv Sidi Aich) cultivated by local farmers is well adapted to the conditions of the ground, as evidenced by a substantial level of fixation of  $\text{N}_2$  in calcareous or alkaline phosphorus deficient soils, and by greater acidification of the rhizosphere, stimulation of root growth and an increase in calcium uptake with the extent of phosphorus deficiency.

**Keywords:** Faba bean; oats; symbiosis; intercropping, calcium; phosphorus; rhizosphere

### ملخص

الغرض من هذه الدراسة هو تقييم التأثير المفيد لنظام زراعة مزيج البقوليات (القول) - الحبوب (الشوفان) على تحسين كفاءة استخدام تعايش بالريزوبيا (EURS) من ناحية ؛ تحفيز نمو النبات و كفاءة امتصاص الفسفور (P) والكالسيوم (Ca) وثانيا ؛ زيادة غلات الحبوب في التربة الجيرية أو القلوية التي تعاني من نقص P. للإجابة على هذا السؤال البحثي ، تتم دراسة النمو والعقد واكتساب الكالسيوم و الفسفور على نطاق متعدد المواقع من خلال تشخيص عقدي مفصل. نفذت على صنف من القول (Vicia faba L. cv ، سيدي عايش) ، التي يزرعها عادة المزارعون المحليون في شمال شرق الجزائر. تم إجراء هذه الدراسة على اثنتي عشرة موقع مختارة مع المزارعين لتمثيل تباين كبير في ظروف التربة. على مستوى المحطة التجريبية، زرع هذا النوع من القول في زراعة أحادية أو في خليط مع الشوفان (Avena sativa L. cv ، Avon) في التربة التي تعاني من نقص في الفسفور و النتروجين. وأظهرت نتائج التجارب الميدانية زيادة كبيرة (+30%)

لوحظت في اكتساب الكالسيوم من الفول في المواقع التي تعاني من نقص في الفسفور مقارنة بالمواقع الغنية ب الفسفور. وهذه الزيادة أكثر وضوحا تحت ظروف نقص التربة في الفسفور. تصاحب الزيادة في امتصاص الفسفور من طرف فاصوليا الفول ما يلي: (1) انخفاض اكتساب الفسفور من النبات (2) تغييرا ملحوظا في pH ريزوسفير الفول المزروع في المواقع مع نقص في الفسفور ، لوحظ أقوى معدل حموضة لريزوسفير خلال الموسم الأول ( $\Delta a_{H^+} = 1.42.10^{-07}$ ) بالمقارنة مع موسم النمو الثاني ( $\Delta a_{H^+}=9.74.10^{-08}$ ) (iii) أفضل EURS مع faba bean عندما نمت تحت التربة ناقصة في النتروجين مع أعلى قيم في EURS مسجلة عندما يزرع تحت ظروف P + (99 و 47 غرام ، على التوالي خلال المواسم 2016 و 2017) مقارنة بظروف P- ( 59 و 49 غرام ، على التوالي خلال المواسم 2016 و 2017).الإضافة إلى ذلك ، أظهرت نتائج التجربة في المحطة أنه في ظروف الحد من الفسفور و النتروجين في التربة ، تنعكس التفاعلات بين الشوفان و الفول في زيادة النمو في الكتلة الحيوية المختلطة الإجمالية (+ 25 % ) (المنتجة على مستوى الزراعة المختلطة) ومحصول الحبوب (46 %) فقط للشوفان المزروع مع خليط. في الوقت نفسه، لوحظ أن أفضل تراكم الكالسيوم و الفسفور للشوفان في حالة الزرع في خليط (3.5 جزء في المليون) مقارنة بنظام الزرع الأحادي (2.4 جزء في المليون). إن تحسين الكتلة الحيوية واقتناء المغذيات عند الشوفان المزروع في خليط يرافقه تغيرات في ريزوسفير وهي: (1) تحمض في ريزوسفير النوعين المزروعين معاً (2) زيادة كبيرة في التوافر البيولوجي لل كالسيوم في ريزوسفير الشوفان مع انخفاض تركيز الكالسيوم في ريزوسفير الفول المزروع في خليط و (3) زيادة في تنفس الجذور في نظام الزرع في خليط مقارنة بنظام الزرع الأحادي. في موازاة ذلك ، ترتبط هذه التغييرات المستحثة في ريزوسفير النوعين بالزيادة في EURS مع faba bean. وفقاً لنظام الزرع الأحادي أو المختلط مع الشوفان ، فإن الفول (cv Sidi Aich) الذي يزرعه المزارعون المحليون يتكيف بشكل جيد مع ظروف التربة ، كما يتضح من مستوى كبير من تثبيت N2 في التربة الجيرية أو القلوية الفقيرة من الفسفور ، وزيادة تحمض الجذور ، تحفيز نمو الجذر ، و امتصاص الكالسيوم تحت التربة التي تعاني من نقص الفسفور مقارنة بالتربة الغنية بالفسفور.

**الكلمات المفتاحية:** الفول الشوفان. التعايش. زراعة مزيج . الكالسيوم. الفوسفور. ريزوسفير

## Liste des abréviations

**ANOVA:** Analysis of variance

**AHC:** Ascending Hierarchical Classification

**CR:** Cluster racinaire

**ES:** Erreur standard

**EURS:** Efficiency in use of the rhizobial symbiosis

**FSN:** Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

**LER:** Land Equivalent Ratio

**MO:** Matière organique

**NDW:** Nodule dry weight

**N<sub>2</sub>:** Azote atmosphérique

**RDW:** Root dry weight

**SAU:** Surface agricole utile

**SDW:** Shoot dry weight

**$\Delta a_{H^+}$ :** Différence de l'activité protonique

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1:</b> Evolution de la production de la culture d'avoine durant la période 2005-2016 (Source : MADRP-DSASI).....	11
<b>Tableau 2:</b> Principales propriétés des sols des différents sites (12) collectés .....	43
<b>Tableau 3:</b> Principales propriétés physiques et chimiques des trois clusters de sol A, B et C.....	44
<b>Tableau 4:</b> Différence de l'activité protonique entre sol de la rhizosphère et sol bulk dans le cluster A (riche en P) et C (déficient en P) au cours des deux saisons de croissance.....	49
<b>Tableau 5 :</b> Concentrations de phosphore (P) et de calcium (Ca) dans les parties aériennes et les racines et absorption de P et Ca par la fèveole dans les trois clusters de sol A, B et C.....	50
<b>Tableau 6:</b> Les caractéristiques physiques et chimiques du sol initial.....	64
<b>Tableau 7:</b> Concentration du phosphore au stade pleine floraison dans les parties aériennes, racines et nodules de la fèveole et de l'avoine, au niveau des différentes modalités de culture : association et monoculture.....	70
<b>Tableau 8:</b> Concentration du calcium au stade pleine floraison dans les parties aériennes, racines et nodules de la fèveole et de l'avoine, au niveau des différentes modalités de culture, association et monoculture.....	71

## Liste des figures

<b>Figure 1;</b> Evolution des superficies, productions et rendements de légumineuses alimentaires durant la période allant de 2005 à 2016 (Statistiques MADRP-DSASI).....	17
<b>Figure 2:</b> Evolution des superficies de fourrages durant la période allant de 2005 à 2016 (Statistiques MADRP-DSASI).....	19
<b>Figure 3:</b> Schémas du cycle du phosphore dans le système sol/engrais/plante (Frossard <i>et al.</i> , 2004).....	26
<b>Figure 4:</b> Schéma de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique N <sub>2</sub> au niveau des nodules (Schneider et Huyghe, 2015).....	28
<b>Figure 5:</b> Schéma des réponses morphologiques, physiologiques et biochimiques à la déficience en phosphate (Pi) chez les plantes (Martins <i>et al.</i> , 2017).....	31
<b>Figure 6:</b> Schéma des modes possibles directs et indirects d'absorption accrue de phosphore (P) dans l'association céréales-légumineuses (Xue <i>et al.</i> , 2016).....	35
<b>Figure 7:</b> Localisation des sites des essais en champs chez les agriculteurs de Guelma et Skikda.....	39
<b>Figure 8:</b> Poids sèche des parties aériennes SDW (A), des racines RDW (B) et des nodosités NDW (C) dans les trois clusters de sol (A,B et C) durant les deux saisons de croissance 2016 et 2017.....	45
<b>Figure 9:</b> Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne EURS de la féverole dans les différents sites et au niveau de chaque cluster de sol durant les deux saisons de croissance 2016 et 2017.....	47
<b>Figure 10:</b> pH de sol de la rhizosphère et des sols bulk correspondants dans les différents clusters de sol. (A,B et C) et durant les deux saisons de croissance 2016 (A) et 2017 (B).....	48
<b>Figure 11:</b> Dispositif expérimental de l'essai.....	59
<b>Figure 12:</b> Evolution des températures (saison de croissance 2016-2017) (Source ONM).....	60
<b>Figure 13:</b> Evolution des précipitations (saison de croissance 2016-2017) (Source ITGC).....	60
<b>Figure 14:</b> Schéma du dispositif de mesure du CO <sub>2</sub> (Chevallier <i>et al.</i> , 1998 modifié par Latati <i>et al.</i> , 2014).....	62
<b>Figure 15:</b> Evolution du poids sec des mauvaises herbes (g/m <sup>2</sup> ) dans les différentes modalités de culture (féverole pure, avoine pure, association et jachère) à différents stades phénologiques de la féverole (levée, stade foliaire, début floraison).....	65
<b>Figure 16:</b> Poids sec des parties aériennes (A) et racines (B) des deux espèces (féverole et avoine), le poids sec des nodules de féverole (C), dans les différents systèmes (monoculture et association).....	67
<b>Figure 17:</b> L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne EURS de la féverole dans les différents systèmes en monoculture (A) et en association (B).....	68
<b>Figure 18:</b> Rendement en grains (A) et poids sec de la biomasse mixte totale (féverole + avoine) dans la culture en association et en monoculture (B).....	69

**Figure 19:** Azote assimilable ( $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ) (A) et phosphore assimilable (B), dans le sol de la rhizosphère chez la féverole et l'avoine en association et en monoculture ainsi qu'au niveau de la jachère.....73

**Figure 20:** pH et concentration du calcium (A et B, respectivement) dans le sol de la rhizosphère chez la féverole et l'avoine en association et en monoculture ainsi qu'au niveau de la jachère.....74

**Figure 21:** Respiration totale du sol dans la culture de la féverole et de l'avoine en association et en monoculture, ainsi que dans la jachère.....75

## TABLE DES MATIERES

<b>Introduction générale.....</b>	<b>1</b>
<b>Chapitre 1 : Synthèse bibliographique.....</b>	<b>5</b>
1. Généralités sur l'avoine et la féverole.....	6
1.1. L'avoine commune ( <i>Avena Sativa</i> L.).....	6
1.1.1. Origine et aire de répartition.....	6
1.1.2. Classification Botanique.....	6
1.1.3. Description de la plante.....	7
1.1.4. Cycle de Croissance et de développement.....	7
1.1.5. Intérêts de la culture d'avoine.....	8
1.1.6. Intégration dans les systèmes de cultures.....	9
1.1.7. La culture de l'avoine ( <i>Avena Sativa</i> L.) dans le monde.....	10
1.1.8. La culture de l'avoine ( <i>Avena Sativa</i> L.) en Algérie.....	10
1.2. La féverole ( <i>Vicia faba minor</i> L.).....	11
1.2.1. Origine et évolution.....	11
1.2.2. Classification Botanique.....	12
1.2.3. Description de la plante.....	12
1.2.4. Importance de la production de la féverole à travers le monde.....	13
1.2.5. Importance de la culture de la féverole en Algérie.....	13
1.2.6. Zone de production de la féverole ( <i>Vicia faba minor</i> L.) en Algérie.....	14
1.2.7. Intérêt agronomique de la culture de la féverole ( <i>Vicia faba minor</i> L.).....	14
1.2.8. Place dans la rotation.....	14
2. La production des légumineuses à graines dans le monde et en Algérie.....	15
3. Les cultures fourragères en Algérie.....	18
4. Les associations de culture.....	19
4.1. Définitions.....	19
4.2. Objectifs et bénéfices des associations céréales- légumineuses.....	20
4.2.1. Maitrise des facteurs limitants biotiques.....	20

4.2.2.	Amélioration des rendements et de la qualité des fourrages.....	20
4.2.3.	Autonomie alimentaire des élevages.....	21
4.2.4.	Valorisation de l'azote pour réduire l'utilisation des engrais .....	22
4.2.5.	Amélioration de la performance environnementale.....	22
4.3.	Limites et risques liés à la production des associations.....	22
5.	Absorption des éléments nutritifs par la plante.....	23
5.1.	Absorption des ions minéraux et modification du pH du milieu.....	23
5.2.	Assimilation des composés minéraux de l'azote.....	24
5.3.	L'absorption du phosphore.....	25
5.3.1	Le phosphore dans la plante.....	25
5.3.2.	Le phosphore dans le sol.....	25
5.3.3.	Adsorption du phosphore dans les sols calcaires .....	27
6.	La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique.....	28
6.1.	Effet de la composition chimique du sol sur la fixation symbiotique.....	29
6.2.	Impact de la déficience en phosphore Pi sur la fixation symbiotique de l'azote N2 des légumineuses.....	30
6.3.	Mécanismes ou stratégies d'adaptations des légumineuses sous déficience en phosphore.....	30
6.3.1.	Mécanismes biochimiques.....	32
6.3.2.	Mécanismes physiologiques.....	32
6.3.3.	Mécanismes morphologiques.....	33
7.	Effet de l'association légumineuse - céréale sur la biodisponibilité du phosphore (P) dans le sol.....	34
7.1.	Complémentarité et facilitation interspécifiques pour l'acquisition du phosphore (P).....	35
<b>Chapitre 2-.....</b>		<b>37</b>
<b>Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba minor L.) dans les sols calcaires.....</b>		<b>37</b>
1.	Introduction.....	37
2.	Matériels et méthodes.....	39
2.1.	Caractérisation des sites des essais.....	39

2.2.	Échantillonnage et analyses.....	40
2.3.	Analyses statistiques.....	41
3.	Résultats.....	41
3.1.	Propriétés du sol et clusters.....	41
3.2.	Croissance des plantes et nodulation.....	45
3.3.	Performance de la symbiose et pH de la rhizosphère.....	46
3.4.	Teneurs en phosphore et en calcium au niveau de la fève ( <i>Vicia faba minor</i> L.) .....	49
4.	Discussions.....	51
5.	Conclusion.....	55
<b>Chapitre 3-.....</b>		<b>56</b>
<b>Effet de l'association fève ( <i>Vicia faba minor</i> L.) – avoine ( <i>Avena sativa</i> L.) sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.....</b>		<b>56</b>
1.	Introduction.....	56
2.	Matériels et méthodes.....	57
2.1.	Localisation et caractéristiques du site de l'essai.....	57
2.2.	Conditions de l'essai.....	58
2.3.	Dispositif expérimental.....	58
2.4.	Conditions climatiques.....	60
2.5.	Suivi de la culture.....	61
2.6.	Echantillonnage du sol initial et analyses physico- chimiques.....	61
2.7.	Mesure de la respiration du sol.....	61
2.8.	Mesure de la biomasse des adventices.....	62
2.9.	Echantillonnage et analyses.....	62
2.9.1.	Analyses effectuées sur végétale.....	63
2.9.2.	Analyses du sol de la rhizosphère.....	63
2.10.	Mesures de la biomasse et du rendement en grain.....	64
2.11.	Traitements statistiques des données.....	64
3.	Résultats.....	64

3.1.	Caractéristiques physico-chimiques du sol initial.....	64
3.2.	Effet de l'association féverole ( <i>Vicia faba</i> minor L.) – avoine ( <i>Avena sativa</i> L.) sur la densité des adventices.....	65
3.3.	Evaluation de la croissance des plantes et de la nodulation.....	66
3.4.	L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) chez la féverole ( <i>Vicia faba</i> minor L.) .....	68
3.5.	Effet de l'association féverole ( <i>Vicia faba</i> minor L.) – avoine ( <i>Avena sativa</i> L.) sur le rendement en grain et la biomasse.....	69
3.6.	Effet de l'association féverole ( <i>Vicia faba</i> minor L.) – avoine ( <i>Avena sativa</i> L.) sur l'efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs.....	70
3.6.1.	Effet sur le prélèvement du phosphore.....	70
3.6.2.	Effet sur le prélèvement du calcium.....	71
3.7.	Effet de l'association féverole ( <i>Vicia faba</i> minor L.) – avoine ( <i>Avena sativa</i> L.) sur les échanges rhizosphériques.....	75
3.7.1.	Effet sur la mobilisation l'azote assimilable dans la rhizosphère.....	72
3.7.2.	Effet sur la mobilisation du phosphore assimilable dans la rhizosphère.....	72
3.7.3.	Effet sur la modification du pH de la rhizosphère.....	73
3.7.4.	Concentration du calcium dans la rhizosphère.....	74
3.8.	Flux de C-CO <sub>2</sub> du sol en surface.....	75
4.	Discussion.....	76
5.	Conclusion.....	81
	<b>Conclusion générale.....</b>	<b>83</b>
	<b>Perspectives .....</b>	<b>86</b>
	<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>87</b>
	<b>Annexes.....</b>	<b>103</b>

# ***INTRODUCTION GENERALE***

## **Introduction générale**

En Algérie, la plupart des terres cultivées sont situées dans les zones arides et semi-arides où les contraintes climatiques constituent un frein majeur au développement et à la conduite des cultures. En effet dans ces zones, la pluviométrie y est faible et irrégulière, et les sols sont souvent peu fertiles et à faible réserve hydrique (Tellah *et al.*, 2016).

De plus en ces zones, les agriculteurs sont confrontés à une faible productivité des cultures, liée à un assolement céréales-jachère associé à l'élevage ovin qui est peu performant. Ce système contribue à la fragilité de l'environnement en raison d'une faible restitution organique au niveau du sol (Belaid, 2016).

L'introduction de légumineuses en Algérie peut améliorer la productivité et la durabilité des systèmes céréaliers en améliorant de manière substantielle la fertilité des sols. tout en réduisant l'utilisation des engrais, et dans une certaine mesure la résilience des agroécosystèmes (Latati *et al.*, 2016). Elle contribue aussi à la résorption de la jachère qui représente 40% de la SAU, et donc participer à la satisfaction des besoins nationaux en protéines végétales, car actuellement, la production nationale des légumineuses alimentaires ne couvre que 30 % des besoins de la population qui sont tributaires des importations (Latati *et al.*, 2016 ; ITGC 2016).

D'autre part, l'introduction des espèces de légumineuses fourragères en rotation ou en association, en remplacement de la jachère pâturée peut aussi contribuer à l'intensification des céréales et satisfaire d'autre part, les besoins croissants du cheptel à travers la diversification et l'amélioration de la qualité des fourrages (Alkama, 2012 ; Bellague *et al.*, 2016). En effet, il est noté qu'en Algérie, la production des fourrages est faible, et l'alimentation de l'élevage est surtout basée sur l'exploitation des ressources naturelles (jachère, prairies et parcours), souvent de qualité médiocre; alors que l'alimentation du cheptel bovin laitier est dominée par les fourrages en secs, du foin de vesce avoine et de paille en particulier (Hamrit 1995). Cet état de fait, engendre un recours aux importations pour assurer les besoins de la population et couvrir des déficits estimé à 40% pour le lait et les viandes (ITGC, 2016).

Cependant, la culture de légumineuses alimentaires fait face à plusieurs contraintes, surtout les stress abiotiques tels que la sécheresse, les gelées, les températures extrêmes et sujets à des carences ou toxicités des nutriments minéraux car ces cultures sont souvent cultivées en zones marginales sur des sols pauvres et peu profonds (Khaldoun *et al.*, 1999). Comme ces stress

abiotiques influencent les conditions du sol, la plante et ses partenaires symbiotiques sont également affectés (Martins *et al.*, 2017)

La culture de légumineuses est surtout confrontée à la disponibilité limitée du phosphore (P) dans le sol. c'est le cas avec la plupart des sols du nord de l'Algérie qui sont alcalins (pH entre 7.5 et 8.5) (Alkama *et al.*, 2009), et sont pour la majorité (70 à 80%) moyennement à faiblement riches en calcaire (Djili *et al.*, 1999), Ces sols sont déficients en P et ont une efficacité moindre en ce qui concerne l'utilisation d'engrais phosphatés en raison de leur adsorption sur les surfaces des phases solides du sol (Hinsinger 2001), En effet, la plus grande partie du P appliquée est convertie en formes indisponibles de P qui ne peuvent pas être facilement acquises par les racines des plantes (Callot *et al.*, 2009, Valantin-Morison *et al.*, 2014)

La déficience en phosphore (P) est considérée comme un facteur limitant pour la croissance et la nodulation des légumineuses (Alkama *et al.*, 2012, Betencourt *et al.*, 2012 ; Latati *et al.*, 2014). notamment lors de la phase de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique (FSN) en plein stade de floraison (Hernandez *et al.*, 2009).

Il est donc important d'améliorer l'efficacité de l'utilisation du phosphore dans la production des cultures grâce à une application optimisée des engrais phosphatés et à l'utilisation de phosphore résiduel et autres ressources de phosphore organique et inorganiques insolubles dans les sols (formes stables de P). Par ailleurs, les interactions racine-rhizobia-sol peuvent jouer un rôle clé dans l'utilisation efficace du P (Xue *et al.*, 2016).

Une autre option prometteuse pour réaliser une intensification écologique des agroécosystèmes (Cassman, 1999) est de mieux utiliser la diversité végétale, en particulier la complémentarité interspécifiques des niches et la facilitation qui se produisent dans la rhizosphère des espèces en association (Zhang *et al.*, 2010 ; Bargaz *et al.*, 2018).

L'association des cultures est largement reconnue comme une pratique durable, en raison de son avantage de rendement, de son efficacité élevée d'utilisation de la lumière, des nutriments, de l'eau et du sol en plus de la suppression des ravageurs et des maladies (Li *et al.*, 2014, Xue *et al.*, 2016, Brooker *et al.*, 2015). Plusieurs études suggèrent les associations céréales - légumineuses comme un moyen efficace pour accélérer la production de légumineuses avec la culture des céréales tout en améliorant l'assimilation du phosphore et la FSN dans les sols à

faible teneur en phosphore et azote (Betencourt *et al.*, 2012, Latati *et al.*, 2013, Martins *et al.*, 2017).

En raison du potentiel de rendement supérieur (over yielding), le système d'association féverole - céréales est largement utilisé dans de nombreux pays, des études sur ces associations rapportent une augmentation de 20% de la production dans une association avec maïs sans apports supplémentaires d'engrais et plus de 38% d'augmentation avec un apport supplémentaire de phosphore (Li *et al.* 2003), une augmentation dans l'absorption de l'azote de la culture des céréales avec maïs ou blé par rapport à la monoculture de céréales (Li *et al.*, 2003), une amélioration significative de l'acquisition du phosphore chez le blé et la féverole cultivés en association (Li *et al.*, 2015a). Des études ont également montré que l'engrais phosphaté peut être économisé au moins aux deux tiers par des interactions interspécifiques dans une association féverole- maïs, par rapport à une association blé- maïs (Li *et al.*, 2007). Cela peut réduire l'utilisation d'engrais responsables de la pollution de l'environnement.

Cependant, les associations céréales - légumineuses comme pratique agronomique alternative sont peu adoptées dans l'agriculture algérienne et méritent d'être améliorées, notamment dans le choix des meilleures cultures partenaires (Latati *et al.*, 2013 ; Zeghida, 2003). De plus, Les fourrages cultivés en Algérie restent dominés par l'association vesce-avoine, qui est souvent mal conduite et qui souffre de nombreux problèmes liés au choix des variétés compatibles en association. La vesce souffre également de l'agressivité combinée de l'avoine qui se traduit par la production d'un fourrage de mauvaise qualité. (Hamrit, 1995).

L'introduction de nouvelles cultures d'associations fourragères permet de diversifier la production de fourrage et aussi d'améliorer la qualité du fourrage. La féverole dont le potentiel de rendement est confirmé pour certaines zones peut être introduite en remplacement de la vesce en tant que fourrage en grains dans les zones potentielles. En effet, la féverole peut très bien s'intégrer au système céréalier algérien et s'intégrer facilement dans les systèmes de production des grandes zones en pluviales, en particulier dans les zones favorables. La culture mécanisée de féveroles, qui résiste davantage à l'engrenage, fait un meilleur usage des sols pierreux et calcaires (Hamadache, 2014, Maatougui, 1995).

Le principe de facilitation et de complémentarité d'utilisation des ressources nutritives dans le système d'association légumineuses - céréales, fait intervenir divers mécanismes rhizosphériques qui sont certainement définis par plusieurs stratégies d'adaptation

morphologiques, physiologiques et biochimiques pour faire face au déficit en nutriments (Hinsinger, 2001; Li *et al.*, 2013 ; Latati *et al.*, 2017).

Parmi les mécanismes biochimiques, l'acidification de la rhizosphère favorisée par l'activité de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les légumineuses est l'un des mécanismes susceptibles d'améliorer l'acquisition de l'azote et du phosphore dans l'association légumineuses- céréales dans les sols neutres à alcalins (Latati *et al.*, 2016). La modification du pH de la rhizosphère (Li *et al.*, 2010, Li *et al.*,2013), expliquée par le rôle majeur joué par l'azote (N) dans l'équilibre des cations et des anions absorbés par la plante et, finalement, par le changement du pH de la rhizosphère suite à l'extrusion des protons pour compenser l'excès de cations dans le bilan (Hinsinger *et al.*, 2003). L'acidification du milieu rhizosphérique peut faciliter l'absorption du phosphore par la mobilisation du phosphore peu soluble: et peut augmenter la solubilité des phosphates de Ca dans les sols calcaires (Li *et al.*,2007; Li *et al.*, 2010 ; Gérard *et al.*, 2017)

En plus de la capacité des légumineuses à acidifier le milieu, leur rapport Ca / P élevé devrait rendre ces cultures beaucoup plus efficaces que les céréales pour obtenir du P à partir de minéraux Calcium-phosphore (Ca-P) grâce à la dissolution favorisée par l'extrusion des protons (Gérard *et al.*, 2017). En effet, les légumineuses absorbent beaucoup plus de Ca que les céréales (white et Broadley, 2003), ce qui devrait accélérer la libération de P à partir de l'hydroxyapatite et d'autres minéraux Ca-P. L'alcalinisation de la rhizosphère peut également participer à la mobilisation du P chez certaines plantes alcalinisantes comme le maïs, mais avec moins d'efficacité que l'acidification. Gérard *et al.* (2017) suggèrent que la désorption de  $PO_4$  contrôlait la libération de P avec une alcalinisation de la rhizosphère. C'est dans cette thématique que s'inscrit notre travail pour mieux comprendre ces différents processus.

La première étape (Chapitre 2) est l'évaluation de l'activité symbiotique dans une culture de féverole pour comprendre les changements de pH induits par les racines contrôlant l'acquisition du P et du Ca dans les sols calcaires avec des expérimentations au plein champ chez les agriculteurs au niveau d'une douzaine de sites dans le sud de la wilaya de Skikda et dans la wilaya de Guelma pendant deux campagnes agricoles (2016 et 2017), L'hypothèse de départ est qu'il existerait un lien étroit d'une part, entre l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) et l'acidification de la rhizosphère lors de la fixation symbiotique de

l'azote atmosphérique, et d'autre part, la relation entre la modification du pH et la mobilisation et l'acquisition du phosphore et du calcium.

La deuxième étape du travail consiste à étudier sous conditions contrôlées (essai factoriel), les mécanismes qui peuvent contrôler la biodisponibilité du phosphore dans le système d'association légumineuses- céréales sous déficience en phosphore et azote (Chapitre 3). L'association fourragère féverole – avoine est choisie pour cette étude pour confirmer l'avantage du système d'association légumineuse céréales sur la croissance en biomasse, la nodulation, le rendement et l'accumulation des éléments nutritifs par rapport au système de monoculture. Parallèlement, la relation entre la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique  $N_2$  et la biodisponibilité des nutriments (P, N et Ca) dans la rhizosphère est testée pour clarifier certains mécanismes d'échanges rhizosphériques qui s'effectuent entre les rhizosphères des deux espèces en monoculture ou en culture associée.

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

**Le chapitre 1** est consacré à une synthèse bibliographique qui positionne la thèse dans son contexte global ;

**Le chapitre 2** porte sur une évaluation de l'activité symbiotique dans une culture de féverole pour comprendre le rôle des changements de pH induits par les racines dans le contrôle de l'acquisition du P et du Ca dans les sols calcaires

**Le chapitre 3** traite de l'effet du système d'association légumineuses- céréales (féverole – avoine) sur la biodisponibilité et l'assimilation de quelques nutriments (N, P et Ca) dans un sol déficient en P et N, et aussi de comparer la croissance, la nodulation, et le rendement des deux cultures en associations et en monoculture.

***CHAPITRE I:***  
***SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE***

## Chapitre 1 : Synthèse bibliographique

### 1. Généralités sur l'avoine et la féverole

#### 1.1. L'avoine commune (*Avena Sativa* L.)

##### 1.1.1. Origine et aire de répartition

On pense que l'avoine est principalement d'origine asiatique. Différents types d'avoine provenaient probablement de différentes parties de ce continent ou de l'Europe. Ce n'est que vers le début de l'ère chrétienne que l'on parle d'avoine comme culture cultivée dans la littérature. La culture de l'avoine était vaste en Europe avant la découverte de l'Amérique (Magness *et al.*, 1971).

Elle est aujourd'hui une culture importante dans toutes les régions tempérées du nord, principalement en Europe et en Amérique du Nord. En Afrique tropicale, sa culture existe surtout en Ethiopie et au Kenya. Elle est également cultivée en Afrique du Sud, et au Maghreb.

##### 1.1.2. Classification Botanique

D'après Coffman (1977), l'avoine est une plante annuelle appartenant au genre *Avena* de la famille des Gramineae. Les espèces d'avoine sont classées cytologiquement en fonction du nombre de chromosomes dans leurs cellules: Diploïdes ( $2n = 14$ ), tétraploïdes ( $2n = 28$ ), ou hexaploïdes ( $2n = 42$ ). Les diploïdes et les tétraploïdes sont souvent appelés espèces mineures, parce qu'ils Ils sont principalement d'intérêt botanique, alors que les avoines hexaploïdes présentent un intérêt, économique.

O'Mara (1961), a listé les espèces du genre *Avena* comme suit:

Diploïdes, n= 7	Tetraploïdes, n=14	Hexaploïdes, n=21
<i>A. clauda</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. fatua</i>
<i>A. pilosa</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. sativa</i>
<i>A. longiglumis</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. nuda</i>
<i>A. ventricosa</i>	<i>A. abyssinica</i>	<i>A. sterilis</i>
<i>A. strigosa</i>		<i>A. byzantina</i>
		<i>A. orientalis</i>
		<i>A. ludoviciana</i>

Les cultivars d'avoine commune (*A. sativa*) sont de loin les plus répandus, ils sont cultivés pour la production du grain destiné à l'alimentation des chevaux et des bovins et à la production du foin. L'avoine rouge (*A. byzantina*) est adaptée aux conditions subtropicales plus chaudes, elle est utilisée plutôt comme pâturage car elle produit plus de feuilles que l'avoine commune et présente une certaine tolérance à la sécheresse alors que l'avoine rude (*A. strigosa*) est adaptée aux sols pauvres et aux températures basses d'été, et a été cultivée pour les graines et la paille dans plusieurs parties montagneuses d'Europe du Nord et centrale, où les conditions ne conviennent pas à l'avoine commune.

Les espèces spontanées d'avoine ou folles avoines, comme *Avena fatua*, *Avena ludoviciana* et *Avena sterilis* sont d'excellentes ressources fourragères des jachères pâturées et/ou fauchées mais aussi de redoutables adventices des cultures céréalières (Suttie, 2004). Une gamme réduite de cultivars est disponible pour différentes utilisations en Algérie composée essentiellement des variétés (Amel, Prévision, Noire 912, WW 78, El Caudia et Avon) et de quelques variétés ancienne de différentes origines.

### **1.1.3. Description de la plante**

L'avoine est une plante annuelle de type C3 à croissance déterminée. Elle a des fleurs hermaphrodites (autofécondation). C'est une monocotylédone à tige cylindrique (chaumes) de 25 à 150 cm de haut, au port dressé. Les feuilles glabres font 2 à 10 mm de large et engainent les tiges. Elles présentent une ligule blanche de 2 à 5 mm au niveau de leur insertion sur la tige. Les inflorescences sont des panicules lâches. Elles mesurent entre 8 et 30 cm de long, portant des épillets de deux à trois fleurs, mesurant 20 à 25 mm de long (Suttie, 2004). L'avoine possède un système racinaire fasciculé est relativement puissant, pouvant s'enraciner jusqu'à plus de 1,5 m. Le fruit est un caryopse (grain), de 0.5 à 1 cm de long, étroit, à bords presque parallèles, poilu, sillonné longitudinalement sur la face (Housson et al., 2012).

### **1.1.4. Cycle de Croissance et de développement:**

L'avoine commune est une espèce annuelle des jours longs comme le blé. Elle est adaptée aux zones tempérées, peu photosensible, mais elle est sensible aux hautes températures, durant la phase épiaison maturité. La réponse de l'avoine à la photopériode est affectée par la température ; une température basse peut retarder la floraison. Elle tolère un niveau d'ensoleillement plus bas que le blé, mais elle est moins tolérante au froid.

La période de floraison a lieu 4 à 5 mois après semis, selon les variétés et en fonction des zones agro-écologiques, et dépend de la date d'installation. La période de floraison est surtout importante dans le choix de la date de semis. Une floraison trop précoce en février mars, peut réduire la production de matière sèche alors qu'une floraison trop tardive en avril, peut exposer la culture aux risques de gel tardif au niveau de certaines régions comme celles des hauts plateaux (Housson *et al.*, 2012).

Les différences de maturité entre variétés d'avoine cultivées sont dues essentiellement aux différences entre la durée de la période végétative (levée-épiaison) plutôt qu'à la durée de la période du remplissage du grain (floraison- maturité physiologique).

#### **1.1.5. Intérêts de la culture d'avoine**

L'avoine est beaucoup cultivée comme fourrage dans les pays tempérés et subtropicaux. Elle convient aussi dans les tropiques à hautes altitudes. L'avoine est très utilisée en alimentation animale ainsi que pour la consommation humaine, le pâturage et la conservation (Suttie, 2004).

##### **1.1.5.1 Intérêts agronomiques**

L'avoine est considérée comme une plante rustique en raison de sa tolérance à une fertilité du sol médiocre et au gel, et de ses faibles besoins en intrants, Elle s'adapte à une large gamme de sols et répond bien à la fertilisation azotée. Elle possède un système racinaire fasciculé relativement puissant qui lui permet de se développer sur sol modérément compacté et d'en améliorer la structure. L'avoine est connue pour être un bon précédent cultural pour rompre le cycle évolutif de certaines maladies du blé tel que le piétin échaudage (Hamadache, 2016).

De plus, elle est utilisée comme plante de couverture ou encore comme engrais vert, avec un bon rapport C/N (Salgado *et al.*, 2008). Elle bénéficie ainsi aux cultures qui lui succèdent, en particulier pour les légumineuses. L'avoine peut servir d'une culture abri comme pour la culture de la luzerne durant son année d'installation (Hamadache 2016).

En outre, L'avoine est une excellente plante nettoyante (DUKE, 1983), qui permet de contrôler un grand nombre d'adventices. Au-delà de l'effet d'ombrage procuré par la couverture, l'avoine a des facultés allélopathiques très marquées, que ce soit en végétation ou lors de sa décomposition. En conséquence, les cultures installées sur résidus d'avoine peuvent

généralement être conduites sans utilisation d'herbicide. L'avoine exploitée comme fourrage est aussi un moyen efficace de lutte non chimique contre les adventices, notamment pour certaines espèces qui présentent des résistances aux herbicides.

### **1.1.5.2. Intérêt pour l'alimentation animale**

L'avoine en grains était autrefois très utilisée pour l'alimentation des chevaux, à cause de son pouvoir excitant, qui stimule les animaux de trait (Salgado et al 2008).

L'avoine est surtout semée en automne pour le foin, et peut être exploitée aussi comme ensilage et foin (Hamadache 2016). Dans la culture à coupe simple, elle doit être fauchée une fois que les graines sont formées, tandis que les types à plusieurs coupes doivent être fauchés juste avant la floraison, et la coupe finale doit être effectuée lorsque les graines sont bien formées. (Suttie, 2004).

L'avoine comme les autres graminées fourragères est une source riche en fibre hautement digestibles (plus que la luzerne) (Hamadache 2016). Cependant, La valeur nutritive des fourrages d'avoine est élevée, comparable à celle du ray-grass: ils sont riches en protéines (environ 20% MAT) et en énergie (0,80 UF). Des rendements de fourrage entre 5 à 10 t/ha tonnes de matière sèche (MS) sont obtenus dans plusieurs régions du monde. Les fourrages d'avoine sont bien appréciés par les vaches laitières avec une excellente ingestion et une haute digestibilité (Husson *et al.*, 2012).

### **1.1.6. Intégration dans les systèmes de cultures.**

#### **1.1.6.1. Cultures possibles en rotation**

L'avoine est à éviter après des cultures dicotylédones (pomme de terre, lentille ou autres) car il y a risque de résidus d'herbicide qui peut nuire à sa culture. De plus, l'avoine ne supporte pas la submersion ou l'engorgement (Hamadache 2016).

Cependant, l'avoine est un excellent précédent pour la production de légumineuse. Les différents cultivars de l'avoine sont exploitées en fourrage et qui peuvent être considérées comme des bons précédents à la culture du blé tendre ou d'orge graine du faite qu'il n'est pas sensibles aux maladies fongiques qui touchent ces deux espaces et aussi pour son utilisation comme moyen de lutte contre les adventices. L'avoine peut être utilisée après une jachère travaillée ou un travail de printemps en zone sèche. L'avoine se cultive généralement en

seconde paille après du blé ou de l'orge ou après une culture de maïs grain (Hamadache 2016).

#### **1.1.6.2. Cultures possibles en association**

D'après Suttie (2004), l'avoine peut être associée à des légumineuses annuelles volubiles telles que le pois et la vesce. Elle est aussi utile à cultiver avec d'autres plantes de couverture telle que le trèfle (bersim). Cependant, comme l'avoine se développe mal à l'ombre, ces associations se fait avec des plantes érigées de taille inférieure ou comparable à l'avoine (raygrass, lupin blanc, bersim) ou des plantes non dressées comme le pois ou la vesce (Husson *et al.*, 2012).

#### **1.1.7. La culture de l'avoine (*Avena Sativa* L.) dans le monde**

L'avoine est sur le plan superficie, la sixième céréale cultivée dans le monde après le blé, le maïs, le riz, l'orge et le sorgho (Hamadache. 2016)

En raison du déclin de l'avoine dans l'alimentation animale, en partie dû à la mécanisation agricole et au rôle moindre des chevaux de labour, la production mondiale a connu une régression régulière, passant de 50 millions de t/an environ au début des années 1960 (sur près de 35 millions d'ha) aux alentours de 26 millions de t/an (sur environ 13 millions d'ha) au début des années 2000 (Assefa *et al.*, 2003).

D'après les statistiques de la FAO, la production moyenne d'avoine grain au niveau mondial durant la période 1999–2003 s'élevait à près de 25,9 millions de t/an sur 12,7 millions d'ha. Les principaux pays producteurs sont la Russie (5,8 millions de t/an en 1999–2003, sur 3,8 millions d'ha), le Canada (3,3 millions de t/an sur 1,4 million d'ha) et les Etats-Unis (2,0 millions de t/an sur 0,9 million d'ha).

La plus grande part de la production d'avoine est consommée sur place, seulement 2,5 millions de t/an entrant sur le marché international en 1998–2002. Le Canada (1,2 million de t/an), la Suède (450 000 t/an) et la Finlande (360 000 t/an) sont les plus gros exportateurs ; les Etats-Unis (1,7 million de t/an) sont le plus gros importateur.

#### **1.1.8. La culture de l'avoine (*Avena Sativa* L.) en Algérie**

En Algérie, la superficie moyenne cultivée en avoine (grains et fourrages) durant la période allant de 2005 à 2016 est considérée faible avec 86 143 ha pour une production moyenne de

797 313 quintaux. Les rendements moyens sont assez faibles (11 q/ha) durant cette même période (tableau 1).

Les grandes emblavures se trouvent surtout à l'ouest au niveau de Tiaret (17 994 ha), Sidi Bel Abbes (8130 ha), Relizane (7 121 ha), Mascara (4 948 ha) et Tlemcen (4 123 ha). Au niveau du centre c'est à Médéa (2 795 ha), Ain Defla (2 096 ha) et Chlef (2 030 ha) que se trouvent les grandes superficies, alors qu'au niveau de l'Est, c'est à Sétif (6 528 ha), Souk Ahras (2 615 ha) et Batna (2 522 ha) que l'avoine est largement cultivée.

L'avoine est exploitée en Algérie selon quatre voies; en association avec la vesce pour la production de foin, comme foin ou ensilage, comme fourrage vert pâturé par les ovins ou comme grain dans l'alimentation du bétail, chevaux surtout '(Hamadache, 2016).

**Tableau 1:** Evolution de la production de la culture d'avoine durant la période 2005-2016

Années	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Moyenne
<b>Superficies en ha</b>	91 696	90 922	87 109	89 328	78 372	84 135	87 495	86 937	89 023	94 515	77 664	76 514	<b>86 142,50</b>
<b>Productions en quintaux</b>	775 000	890 000	922 375	266 600	957 115	884 342	673 400	1 097 025	1 132 859	565 803	682 025	721 209	<b>79 7312,75</b>
<b>Rendements en q/ha</b>	13	12	11	6	12	11	11	13	13	9	10	13	<b>11,17</b>

Source : MADRP-DSASI

## 1.2. La féverole (*Vicia faba minor* L.)

### 1.2.1. Origine et évolution (Duc *et al.*, 2010)

Malgré de nombreuses études, on sait peu de choses sur l'origine et la domestication de la fève (Maxted *et al.*, 1991). Cubero (1973) réclament que le Proche-Orient est son centre d'origine, avec quatre différentes routes rayonnant de ce centre: (1) vers l'Europe; (2) le long la côte nord-africaine vers l'Espagne; 3) le long du Nil jusqu'à l'Éthiopie; (4) de la Mésopotamie à l'Inde. Les centres secondaires de diversité sont supposés avoir eu lieu en Afghanistan et en Ethiopie. Cependant, Ladizinsky (1975) a signalé que l'origine était en Asie centrale.

Selon Muratova (1931), le centre d'origine pour le genre *Vicia* est du sud-est de l'Europe et du sud-ouest d'Asie

L'ancêtre sauvage de *V. faba* reste inconnu (Muratova, 1931). Le parent sauvage le plus proche de *V. faba* est considéré comme étant *V. pliniana* (Trabut) Murat d'Algérie (Muratova,

1931). Un autre ancêtre présumé est *V. faba paucijuga*, qui était trouvé par le voyageur Slagintwein au Tybet et au Pendjub (Alefeld, 1866). Hopf (1973) a proposé que *V. narbonensis* L. soit un ancêtre sauvage probable de *V. faba*.

Tous les proches de *V. faba* sont diploïdes avec 14 chromosomes, alors que *V. faba* est diploïde avec seulement 12 chromosomes. Cependant, toutes les données des recherches moléculaires témoignent d'une large distance génétique entre *V. faba* et les autres espèces de *Vicia*, (Fennell *et al.*, 1998).

### **1.2.2. Classification Botanique**

Les fèves et féveroles sont des cultivars de la même espèce, *Vicia faba* L. de la famille des *Fabaceae* ou des légumineuses, semée dans de très nombreux pays à climat tempéré (Anonyme., 2002). La graine de la fève est parmi les plus grosses. Les dimensions de la fève conduisent à distinguer deux sous-espèces :

- *Vicia. faba* major, ou fève proprement dite, dont la grosse graine aplatie peut mesurer 2 à 3 cm de long.
- *Vicia. faba* minor, la féverole, dont la graine, plus petite, est plus ou moins cylindrique ou ovoïde, légèrement comprimée.

Parmi les cultivars de féverole il existe une large gamme de grosseurs puisque les variétés à très petit grain pèsent moins de 300 g les mille grains, et celles à très gros grains plus de 700 g.

En dehors de quelques anciennes variétés cultivées en Algérie., très peu de matériel a été sélectionné et proposé aux agriculteurs. La population locale Sidi Aiche est la variété la plus répandue chez les agriculteurs (ITGC, 1998).

### **1.2.3. Description de la plante**

La fève est une plante annuelle à port dressé dépassant généralement 1.5 m, à grosse tige carrée, creuse et rigide et comporte une dizaine d'étages de fleurs ou de gousses.

Les fleurs sont insérées par grappes de trois à six, très près de la tige. Leur couleur dépend de la variété mais sont pour la plupart blanches ornées de motifs noirs et pourpres, Les fleurs apparaissent en petites grappes de 3 à 8, à l'aisselle d'une feuille, sur un rameau très court.

Selon les variétés, le premier étage florifère se situe autour du 5<sup>ème</sup> ou 7<sup>ème</sup> noeud. La croissance de la plante est indéfinie, alors que le nombre de noeud portant une inflorescence varie de 6 à plus de 10, selon l'alimentation en eau,

#### **1.2.4. Importance de la production de la féverole à travers le monde**

La Chine le Royaume-Uni, l'Ethiopie et l'Egypte font partie des premiers pays producteurs. L'Australie, le Royaume-Uni et la France sont de loin les plus gros exportateurs de féverole.

La production mondiale de fèves et féveroles est dominée classe la Chine en premier avec une production de 1.42 millions de tonnes Elle est suivi par l'Ethiopie avec 0.83 millions de tonnes, le Royaume-Uni avec 0.44 millions de tonnes, la France avec 0.31 millions de tonnes et l'Australie avec 0.28 millions de tonnes (Statistiques 2014/2015, Sources : Terres Univia, FAO, ABARE, sources professionnelles européennes et Eurostat).

La graine de la féverole est principalement consommée comme légume sec ou frais. Dans de nombreux pays, elle est un produit de base dans l'alimentation humaine, notamment en Chine, en Egypte (Moyen-Orient) et au Maghreb.

En Europe, en revanche, le principal débouché de la féverole est l'alimentation des animaux d'élevage. L'Italie et l'Espagne sont les plus grands consommateurs du continent, notamment pour leurs ovins et bovins.

#### **1.2.5. Importance de la culture de la féverole en Algérie**

Durant la période allant de 2005 à 2016 (MADR-DSASI), la culture des fèves n'a pas évolué en termes de superficie en occupant annuellement une moyenne de 35 163 ha. Cependant, sa culture occupe la plus grande part des légumineuses alimentaires soit 46.21% des superficies qui lui y sont réservées. Par ailleurs, la production demeure insuffisante avec en moyenne 350 765 quintaux où les niveaux de rendement sont très faibles avec 9,92 q/ha en moyenne.

Il faut préciser que les statistiques officielles ne distinguent pas la fève de la féverole mais l'on sait que la culture de la fève qui est la plus pratiquée. La féverole jadis plus cultivée ne l'est plus. Les superficies consacrées à la féverole restent négligeable, malgré qu'elle puisse être facilement intégrée dans les systèmes de production des grandes zones. Son développement est freiné par les couts élevés de son exploitation engendrés par une conduite manuelle (absence de la mécanisation) et la faible valorisation de cette culture pour l'alimentation de l'élevage surtout pour l'engraissement du bétail. La faiblesse de

l'incorporation de la féverole dans la ration alimentaire s'explique par l'utilisation des éleveurs d'aliments concentrés fortement subventionnés (Maatougui, 1995).

#### **1.2.6. Zone de production de la féverole (*Vicia faba minor* L.) en Algérie**

Elle est localisée principalement dans les zones de plaines côtières et intérieures à potentiel relativement important avec des pluviométries moyennes annuelles favorables entre 500 et 600 mm, notamment au niveau des wilayas de Chlef, Skikda, Ain Defla, Tlemcen et Guelma. La faible importance des superficies en zone des hauts plateaux est vraisemblablement due au froid et à la sécheresse terminale (Maatougui, 1995).

#### **1.2.7. Intérêt agronomique de la culture de la féverole (*Vicia faba minor* L.)**

La féverole est cultivée surtout pour son grain riche en protéines pour la consommation humaine et animale (contient environ 30% de lysine). Elle est utilisée aussi comme fourrage ou engrais vert.

La féverole revêt d'un intérêt industriel dans la fabrication d'aliment de bétail car les graines concassées sont utilisées pour l'engraissement du bétail. Elle peut donc réduire la dépendance à une alimentation pour les animaux à base de concentré importée, comme le Soja considérée comme écologiquement négative et plus coûteuse (Kopke et Nemecek, 2010).

Les principaux avantages environnementaux de la fève sont sa capacité à fixer symbiotiquement l'N atmosphérique. Dans une association avec une céréale, la féverole peut permettre un fourrage plus équilibré et de meilleure qualité et remplacer les autres associations comme la vesce avoine. Elle garantit un rendement en grain plus élevé et une meilleure qualité pour le blé (teneur en protéines)

Comme fourrage, elle est, plus riche en matières azotées totales et en minéraux, notamment en calcium comparée aux autres graminées. En élevage ruminant, elle permet de trouver l'équilibre de la ration alimentaire basée sur les graminées riches en énergie. Leur intérêt nutritionnel est alors double: concentration de la ration en N grâce à leur richesse en protéines, et rôle dans l'ingestion et la sécurisation de la ration grâce à la teneur en fibres digestibles (Schneider et Huyghen, 2015)

#### **1.2.8. Place dans la rotation**

La féverole permet la diversification de l'agroécosystème, via les rotations de cultures et ou les cultures en association, en augmentant indirectement la biodiversité associée de la flore, de

la faune et des microbes. Néanmoins, la plupart des effets sont des effets indirects sur la fertilité du sol, la productivité et la stabilité des systèmes, ainsi que la résilience de l'ensemble des agroécosystèmes (Kopke et Nemecek, 2010).

La féverole agit comme une culture de repos (break crop) dans les systèmes intensifs dominés par la culture des céréales dans la rotation, qui permet la réduction de maladies du sol et nématodes inféodés aux céréales, et lutter contre les mauvaises herbes (Kopke et Nemecek, 2010).

Sa culture est plus aisée à entreprendre, compte tenu des facilités de mécanisation et de récolte. Elle est peu sensible à l'engrenage valorise mieux les sols caillouteux et calcaire (Hamadache, 2014)

La féverole peut bien devenir une composante du système céréalier en Algérie, et occuper ainsi une sole importante en rotation avec le blé dur en pluvial surtout en zone favorable. Les systèmes traditionnels jachère travaillée/blé ou fourrage sec/blé peuvent donc être remplacés par les rotations possibles suivantes : féverole/blé/orge (ou avoine), jachère travaillée/blé/féverole/blé et féverole (engrais vert) /sorgho fourrage/blé tendre en zone d'élevage bovin/orge (Hamadache, 2014).

## **2. La production des légumineuses à graines dans le monde et en Algérie**

Entre 2008 et 2012, la production mondiale de légumes secs hors soja, était estimée à 72,5 millions de tonnes par an en moyenne. D'après une étude de la banque néerlandaise Rabobank en 2018, la production mondiale de légumineuses, portée par une forte demande en Inde, atteindrait 80 millions de tonnes par an, avec comme principaux producteurs l'Inde (22 millions de tonnes), le Canada (8 millions de tonnes), la Birmanie (6 millions de tonnes).

L'Inde est à la fois le plus gros consommateur de légumineuses au monde (30 % de la demande mondiale) et le plus gros producteur avec 25 % du total mondial.

La croissance tendancielle de la consommation bénéficie aux gros exportateurs que sont : le Canada, l'Australie et la Birmanie. A lui seul, le haricot représente un tiers de la production mondiale de légumineuses, le pois chiche 15 % et le poids sec 15 % et fève féverole 8%

En Algérie, les légumineuses à graines représentent une part importante de l'alimentation humaine et animale. Elles constituent aussi une source importante de protéines et occupent ainsi une place importante dans la nourriture pour une grande partie de la population algérienne, dont l'alimentation est exclusivement à base de céréales (Tellah et *al.*, 2016).

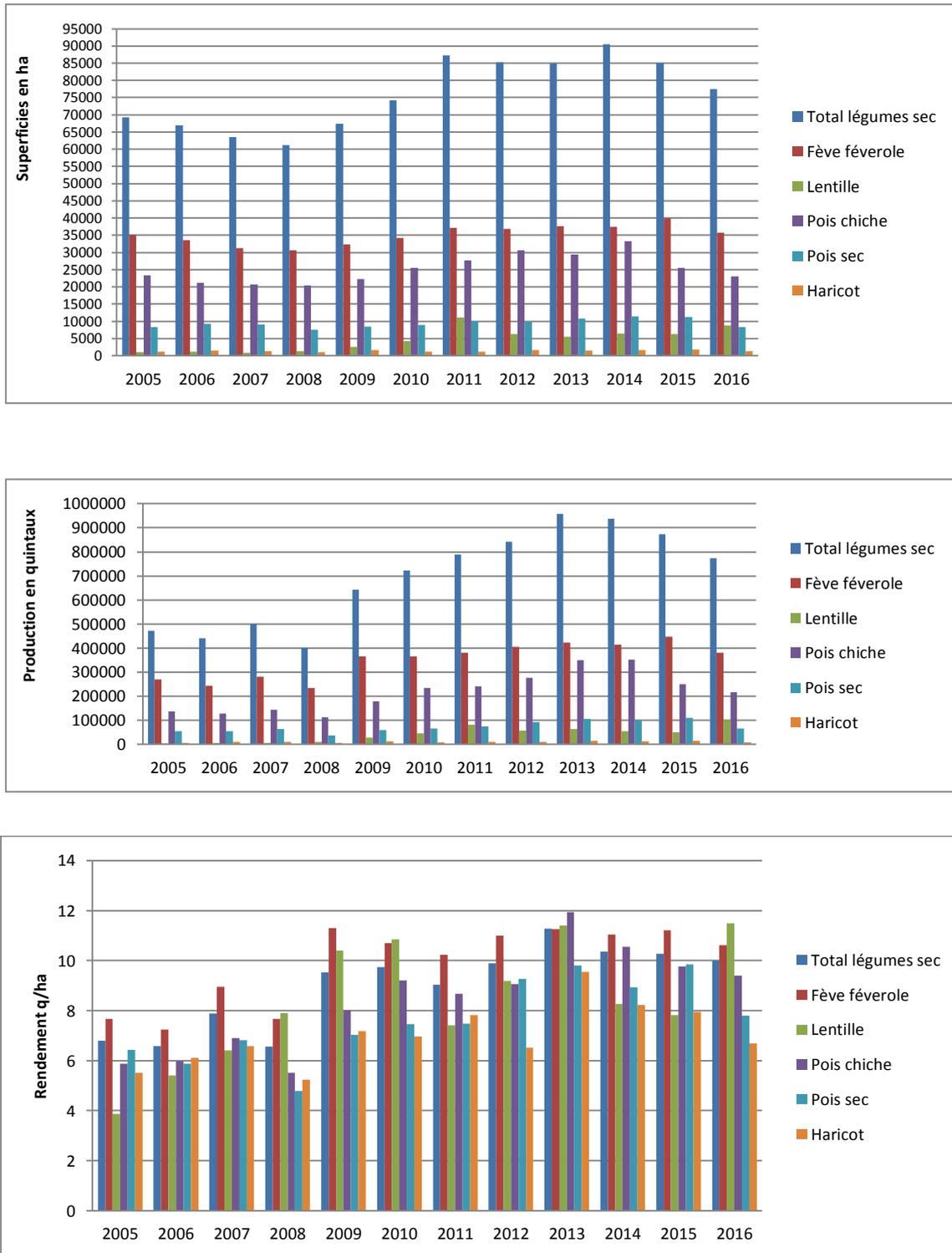
La production domestique ne couvre annuellement que de 20 à 40% des besoins seulement, selon les années, de sorte que l'Algérie s'appuie sur les importations pour compenser le déficit massif, dont la facture dépasse une moyenne annuelle de 100 millions de dollars (Tellah *et al.*, 2016).

Malgré leurs avantages agronomiques, les légumineuses sont très peu cultivées en Algérie et ne représentent que 0.9 % de la SAU et seulement 2.4 % de la superficie cultivée en céréales (MADRP-DSASI). Elles sont faiblement intégrées dans le système de culture à dominance céréalière/jachère. La jachère constitue le premier concurrent des légumineuses en raison de l'existence d'un cheptel ovin extensif dans les exploitations. En effet, la superficie totale de la jachère durant la période 2004-2014 dans les wilayas du Nord est de 3,29 millions hectares (DSASI-MADR), soit un taux de 39.1% de superficie agricole utile SAU (figure 1).

La culture des légumineuses partage souvent la sole avec la jachère et occupe une faible superficie après celle des fourrages. Dans des systèmes associés à l'élevage, les légumineuses fourragères sont souvent utilisées en mélanges avec des graminées. Chez la majorité des légumineuses cultivées, la fertilisation et le désherbage chimique sont très peu pratiqués à cause des charges élevées liées à leur conduite traditionnelle (Labdi *et al.*, 1999).

Malgré une augmentation des superficies à 77 408 ha durant la période entre 2005 à 2016, la production demeure insuffisante avec une moyenne de 696 178 quintaux, par rapport aux besoins annuels de la population. On note aussi une stagnation des rendements qui ne dépassent pas les 10 q/ha pour la plupart des espèces des légumineuses alimentaires. Bien que le climat est le facteur déterminant des rendements, particulièrement affectés par des stress hydriques, une part importante de la chute des rendements est attribuée à la mauvaise conduite de ces cultures (Khaldoun *et al.*, 1999).

Cependant, les fèves et le pois chiche représentent la part la plus importante au niveau de la production en grain avec respectivement 350 766 et 217 960 quintaux et aussi en termes de superficie occupée avec respectivement 35 163 et 25 234 hectares, malgré que les fèves, pois chiche et pois soient consommés essentiellement en frais.



**Figure 1;** Evolution des superficies, productions et rendements de légumineuses alimentaires durant la période allant de 2005 à 2016 (Statistiques MADRP-DSASI)

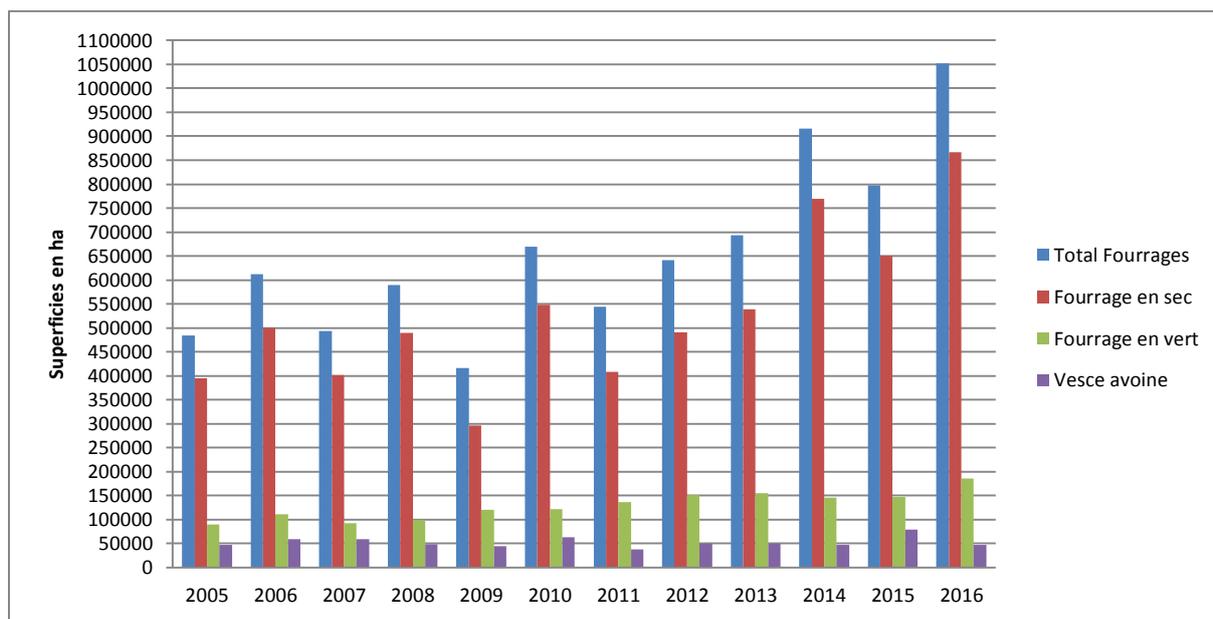
### **3. Les cultures fourragères en Algérie**

Les cultures fourragères sont considérées comme le maillon primordial à tout développement d'une production animale efficace. En Algérie, le système fourrager est très peu diversifié et la production des fourrages connaît des insuffisances importantes, tant du point de vue quantitatif que qualitatif. Malgré la croissance des effectifs animaux impliquant l'accroissement des besoins en fourrage, l'élevage reste tributaire d'un système extensif avec des performances médiocres, basé sur l'exploitation des ressources naturelles (jachère, prairies et parcours). Une part importante de l'alimentation animale est assurée par du concentré subventionné (grain orge et son, notamment avec l'élevage bovin en hors sol (Chehat, 2001).

Durant la période entre 2005 et 2016 (MADRP-DSASI), malgré que la superficie totale en fourrage a presque doublé pour atteindre une superficie de 1 052 389 ha en 2016, les fourrages sont très peu cultivés en Algérie et ne représentent que 7.5 % de la SAU et seulement 20.8 % de la superficie cultivée en céréales. Ces cultures fourragères sont exploitées essentiellement en sec, soit 80% de la superficie totale des fourrages (figure 2), et surtout utilisées comme foin pour l'élevage de mouton.

La production des fourrages repose essentiellement sur la culture de l'association vesce avoine et l'utilisation des céréales comme l'orge et l'avoine qui sont des cultures à double usage pour le pâturage et la production de foin, Ces fourrages sont les plus pratiqués en Algérie en raison de leur rusticité et souplesse de conduite. L'association vesce- avoine occupe la superficie la plus importante, soit une moyenne de 52 561,7 ha durant la période 2005 à 2016. Cependant, du fait que la culture est souvent mal conduite la qualité du foin produit est médiocre (0,4 UF/Kg de MS) (Ouknider et Jacquard 1986).

Certaines espèces de fourrages comme bersim, luzerne sorgho et maïs sont pratiqués en zones favorables et utilisés surtout comme fourrage vert orientés plus vers le bétail. Il est noté également l'absence notable de nombreuses autres cultures fourragères possibles, comme le pois fourrager qui a été introduit en remplacement partiel de la vesce. Ainsi, l'introduction des nouvelles espèces pour remplacer la jachère pâturée telles que le ray-grass, la féverole, triticale et les Medics annuelles n'a pas obtenu l'adhésion des agro- éleveurs (Benbelkacem, 1988).



**Figure 2:** Evolution des superficies de fourrages durant la période allant de 2005 à 2016 (Statistiques MADRP-DSASI)

#### 4. Les associations de culture

##### 4.1. Définitions

L'association de cultures est la culture simultanée d'au moins deux espèces sur la même parcelle pendant une partie significative de leur développement (Willey, 1979). Le terme d'association de cultures est utilisé dans le cas où les deux cultures sont récoltées (culture de rente), ou seule l'une des deux cultures est valorisée (culture de rente avec une plante de service en exemple) (Pelzer *et al.*, 2014). L'association de cultures peut être arrangée de façon aléatoire dans la parcelle (mixed intercropping), en rangs alternes (row intercropping), ou spatialement en bande (strip intercropping), ou en relais (relay intercropping) avec des cycles semis et/ou récolte décalés (Andrews et kassam, 1976).

L'association peut être récoltée en grains pour l'alimentation animale ou humaine (ex : pois-blé, féverole-blé, pois-triticales, vesce-triticales), en foin après séchage ou en ensilage (ex : pois fourrager-triticales, vesce-avoine), et répondre à plusieurs objectifs de production : fourrage à forte biomasse de bonne qualité avec peu d'intrants, céréale avec moins d'intrants azotés, légumineuse sans les difficultés rencontrées en culture pure (Schneider et Huyghe, 2015)

Les associations céréales- légumineuses réapparaissent dans les systèmes céréaliers pour mieux gérer les adventices notamment. Ces pratiques prioritairement affiliées à la production de fourrages (méteils) en systèmes de polyculture-élevage Elles réapparaissent aussi dans les secteurs céréaliers pour des systèmes à moindres intrants pour la production de céréales, ou de légumineuse (Schneider et Huyghe, 2015).

## **4.2. Objectifs et bénéfices des associations céréales- légumineuses**

### **4.2.1. Maitrise des facteurs limitants biotiques**

Les associations sont vues comme un moyen de stabiliser la production de légumineuses, en permettant de produire sans les inconvénients fréquemment rencontrés en culture pure comme la verse, les adventices, les maladies (Coutard, 2010).

Cette maîtrise des adventices par l'association assure une certaine stabilité des rendements (Boyeux et Magnard, 2013). En effet, plusieurs travaux de recherche ont démontré que les associations céréale-légumineuse présentent le plus souvent une biomasse d'adventices très inférieure à celle observée sous le couvert de protéagineux pur mais des résultats similaires à la céréale pure (Corre-Hellou *et al.*, 2014), Grâce à une meilleure couverture du sol permise par le couvert associé. De plus, la céréale exerce une compétition forte pour la lumière vis-à-vis des adventices.

Les associations permettraient également de réduire la pression des maladies et ravageurs, favorisée par une meilleure aération du couvert, notamment avec un semis de l'association sur des rangs (Pelzer *et al.*, 2014). De plus, la céréale sert souvent comme tuteur dans les associations, ce qui évite la verse de la légumineuse.

### **4.2.2. Amélioration des rendements et de la qualité des fourrages**

Les associations céréale- légumineuse sont des moyens efficaces de produire en général plus, et a minima autant, que la moyenne des cultures mono spécifiques, avec moins d'engrais azotés (Bedoussac et Justes, 2010). Elles offrent aussi la possibilité de produire des grains de céréales riches en protéines, avec peu ou pas d'engrais azotés (Naudin, 2009), et améliorer la teneur en protéines de l'ensilage. Ces avantages de rendement et d'enrichissement en N des produits récoltés sont en partie dus à une meilleure valorisation des ressources du milieu par rapport aux cultures pures (Pelzer *et al.*, 2014). Dans une étude au champ, Li *et al.* (1999) ont montré que les rendements dans une association de féverole (*Vicia faba* L.) et du maïs ont

augmenté respectivement de 23% et 9% (Li *et al.*, 2010). D'autres résultats d'une étude sur l'association féverole- blé pour fourrage suggèrent un meilleur rendement en fourrage par rapport à une monoculture avec des LER (avantage de rendement) supérieurs à 1 (entre 1.15 et 1.21.) (Ghanbari-Bonjar et Lee, 2002).

Les associations pois protéagineux-orge d'hiver, pois fourrager-blé ou pois fourrager-avoine permettent une amélioration de la nutrition azotée de la céréale (Coulombel et Roinsard. 2013). De même, avec une association féverole-blé, la teneur en protéines des grains du blé augmente en augmentant la densité de la féverole (Bulson *et al.* 1997).

Des recherches menées par l'ITGC sur la possibilité d'amélioration de la production des fourrages et la qualité des foin ont démontré la supériorité des associations à base d'orge, cependant l'équilibre graminée- légumineuse reste loin des seuils requis pour la qualité (20 à 25% de contribution de la légumineuse). Ce seuil est amélioré avec l'utilisation du pois à la place de la vesce, mais malgré sa productivité élevée en association, le pois n'est pas aussi apprécié que la vesce dont la performance en association reste très faible. Seul le triticale de part sa faible agressivité vis-à-vis de la légumineuse et son faible tallage peut augmenter le taux de contribution de la légumineuse dans le produit fini (Zeghida, 2001)

#### **4.2.3. Autonomie alimentaire des élevages**

Les associations céréales- légumineuses sont un moyen pour assurer une certaine autonomie alimentaire pour l'élevage et une autonomie protéique en cultivant des méteils afin de limiter l'achat de compléments de blé, de maïs ou de tourteau de soja très coûteux. De plus, l'association offre une certaine souplesse d'exploitation, en permettant une récolte en grain ou en ensilage, selon les besoins de l'année ou les conditions de développement de la culture (Pelzer *et al.*, 2014).

Les associations permettent une stabilité de rendement face aux aléas climatiques avec des espèces de protéagineux résistant à la sécheresse et qui ont capacité à produire une biomasse importante à vocation mixte comme le pois fourrager la vesce, la fèverole et le lupin (Pelzer *et al.*, 2014).

#### **4.2.4. Valorisation de l'azote pour réduire l'utilisation des engrais**

Le fonctionnement de l'association est la résultante d'effets de facilitation et de compétition entre les espèces (Justes *et al.*, 2014), c'est le cas des associations entre espèces de légumineuses et de graminées par rapport à l'N minéral du sol. La forte compétitivité de la céréale pour l'N du sol force la légumineuse à assurer son alimentation azotée principalement par la fixation symbiotique pour couvrir ses besoins. Les deux espèces sont complémentaires pour l'utilisation de l'N en utilisant deux sources (Naudin *et al.*, 2010).

Les associations céréales-légumineuses permettent de contribuer à l'allongement des rotations et à la réintroduction des légumineuses pour réduire l'utilisation des engrais organiques qui sont coûteux, Toutefois, leur intérêt apparaît surtout dans la réintroduction des protéagineux dans les systèmes, plutôt que dans la production de blé avec moins d'N (Pelzer *et al.*, 2014).

Différentes études ont montré une augmentation dans le rendement, la biomasse et l'acquisition de l'N chez certaines associations de féverole comme le cas du féverole-maïs, mais pas chez d'autres associations comme celle de féverole- Blé (Fan *et al.*, 2006). La compétition et complémentarité entre espèces en association sont donc difficilement prévisibles.

#### **4.2.5. Amélioration de la performance environnementale**

Une réduction de l'utilisation des fertilisants azotés sur l'association peut conduire à une réduction de la consommation énergétique et des émissions de gaz à effet de serre liées à la production et à l'application de ces engrais. La réduction de certains bio-agresseurs pourrait aussi s'accompagner d'une réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires sur les associations (Pelzer *et al.*, 2012).

#### **4.3. Limites et risques liés à la production des associations.**

Pour certaines associations, l'hétérogénéité des espèces entraîne plusieurs contraintes techniques, liées à leur conduite comme le problème de semis (date, profondeur, choix des proportions) (Naudin *et al.*, 2010). Du fait que certaines associations, comme le pois-blé d'hiver n'ont pas d'herbicide homologué, il peut y avoir un risque de salissement des parcelles (Boyeux et Magnard, 2013).

D'autres risques avec les associations de culture sont liés à leur récolte comme : la perte des grains ou grains cassés, et aux problèmes de conservation des fourrages dus au décalage de maturité lors de la récolte (Pelzer *et al.*, 2014)..

Corre-Hellou *et al.* (2013). ont évoqué un autre problème de maîtrise de la proportion de chaque espèce à la récolte au niveau des associations, qui est souvent difficile à assurer pour la valorisation en fourrages, notamment le risque d'une faible proportion de la légumineuse. Quoique les proportions de semis sont à l'avantage des légumineuses, sa contribution dans le foin est très faible, 2/3 au semis ne donne que 10 à 15% dans le produit fini (Zeghida, 2001).

De plus, la valorisation des récoltes en grains est économiquement difficile, en particulier celles destinées à l'alimentation humaine, due aux coûts élevés de collecte et de tri et aux problèmes débouchés commerciaux (Pelzer *et al.*, 2012)

Enfin, certains risques de maladies comme les ascochytose (anthracnose) peuvent limiter la succession de la culture des légumineuses qui se trouve en rotation chaque année (Pelzer *et al.*, 2014)..

## **5. Absorption des éléments nutritifs par la plante**

### **5.1. Absorption des ions minéraux et modification du pH du milieu**

L'autotrophie des végétaux à l'égard de l'N entraîne un ensemble de réaction métabolique productrice d'ions hydroxydes et, surtout de protons qui doivent être éliminés (Callot *et al.*, 1982).

Selon Ravens et Smith (1977), l'exsorption des protons est une propriété des cellules végétales, nécessaire pour maintenir le pH cytoplasmique à une valeur voisine de la neutralité, compatible avec le fonctionnement des protéines enzymatiques. Le fonctionnement du pHstat cellulaire exigeait l'existence préalable d'acides organiques dans la vacuole, provoquant l'apparition d'ions H<sup>+</sup> qui doivent être éliminés. En effet, l'inégale absorption des cations et des anions impose aux cellules végétales des réajustements qui se font dans la majorité des cas par des variations de la teneur en anions organiques de la vacuole.

L'entrée excédentaire de cations ou la formation de d'ion hydroxyle dans le cytoplasme favorise donc la formation de l'acide malique, l'entrée excédentaire de d'anions favorise au contraire la décarboxylation, donc la diminution de groupements acides accumulés dans la cellule (Callot *et al.*, 1982).

En tant que fixatrices d’N atmosphérique N<sub>2</sub>, les légumineuses assimilent moins d’anions nitrates, et ont donc besoin d’extruder des protons pour leur équilibre électrique ce qui a pour effet une acidification du milieu rhizosphérique (Alkama *et al.*, 2012),.

Contrairement à l’assimilation de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, la réduction NO<sub>3</sub><sup>-</sup> s’accompagne d’une production d’ions hydroxydes OH<sup>-</sup> que la cellule doit éliminer pour maintenir son pH interne à une valeur convenable. Cette élimination peut se produire par exsorption dans le milieu externe en provoquant alors une alcalinisation physiologique du milieu, et peut aussi être réalisée par la synthèse d’acide organiques (Callot *et al.*, 1982).

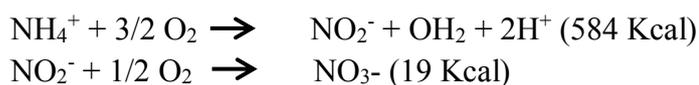
## **5.2. Assimilation des composés minéraux de l’azote**

Les végétaux chlorophylliens sont capables de se développer sur un milieu purement minéral. Ils partagent avec quelques bactéries le privilège de réaliser les deux processus de réduction les plus fondamentaux de la vie : la réduction du gaz carbonique CO<sub>2</sub>, et celle de l’anion nitrate NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.

L’ammonium NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et le nitrate NO<sub>3</sub><sup>-</sup> constituent les deux substrats possibles de cette nutrition azotée, ceci est également vrai pour les plantes fixatrices d’N puisque la réduction de N moléculaire N<sub>2</sub> en ammoniac est le fait des bactéries qui leur sont associées.

L’anion NO<sub>3</sub><sup>-</sup> est le substrat principale de la nutrition azotée des végétaux. La minéralisation de la matière organique s’effectue dans le sol par des réactions exergoniques d’oxydation de NH<sub>3</sub> (ou NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) en NO<sub>2</sub><sup>-</sup> par les bactéries du genre Nitrosomonas, puis d’oxydation de NO<sub>2</sub><sup>-</sup> en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> par les Nitrobacters. Ces réactions d’oxydation fournissent l’énergie nécessaire à ces bactéries pour la réduction du CO<sub>2</sub>. (Callot *et al.*, 1982).

En effet selon ce même auteur, les réactions d’oxydation libèrent beaucoup d’énergie (environ 100 kilocalories par mole) comme indiqué dans les réactions suivantes ;



De même au niveau de la plante, la transformation inverse des nitrates assimilé en ammoniac par la nitrate réductase exigera une énergie considérable qui sera assurée par la NADH. La réduction des nitrates en nitrites utilise une mole de NADH, soit l’équivalent de 3 moles d’ATP. Alors que la réduction des nitrites en ammonium consomme l’équivalent de 12 moles d’ATP.

### **5.3. L'absorption du phosphore**

#### **5.3.1 Le phosphore dans la plante**

Le phosphore est le deuxième nutriment principal le plus souvent limitant pour les plantes; il est essentiel en raison de son rôle critique dans le métabolisme énergétique et la biosynthèse de l'acide nucléique et des membranes (Raghothama, 1999).

Le phosphore est impliqué dans de nombreux processus biologiques favorisant la germination des graines, le développement racinaire et la maturation des fruits. L'ion phosphate (Pi) est habituellement transloqué dans des méristèmes en croissance. Cependant, au cours de la maturation de la plante, Pi est transporté dans les fruits, où des besoins énergétiques élevés sont nécessaires pour la maturation des fruits et la formation des graines (Goh *et al.*, 2013). Par conséquent, les carences en Pi pendant cette période peuvent affecter le développement des graines et la maturité normale des cultures.

Le phosphore est présent dans la plante sous forme minérale et organique : l'orthophosphate et le pyrophosphate. Le phosphore organique est surtout présent dans les graines, spécialement dans les légumes (Baeyens, 1967). La concentration en phosphore dans les cellules de la racine atteint des valeurs comprises entre 5 et 20 mM (Raghothama, 1999).

Selon Baeyens (1967), les légumineuses ont un besoin élevé en phosphore mais présentent en même temps une capacité d'absorption du phosphore, même sous forme peu assimilable dans le sol.

#### **5.3.2. Le phosphore dans le sol**

Le phosphore est un élément essentiel à la croissance des plantes, mais sa disponibilité dans le sol est faible en raison de l'adsorption sur les surfaces des phases solides du sol (Raghothama 1999, Hinsinger 2001).

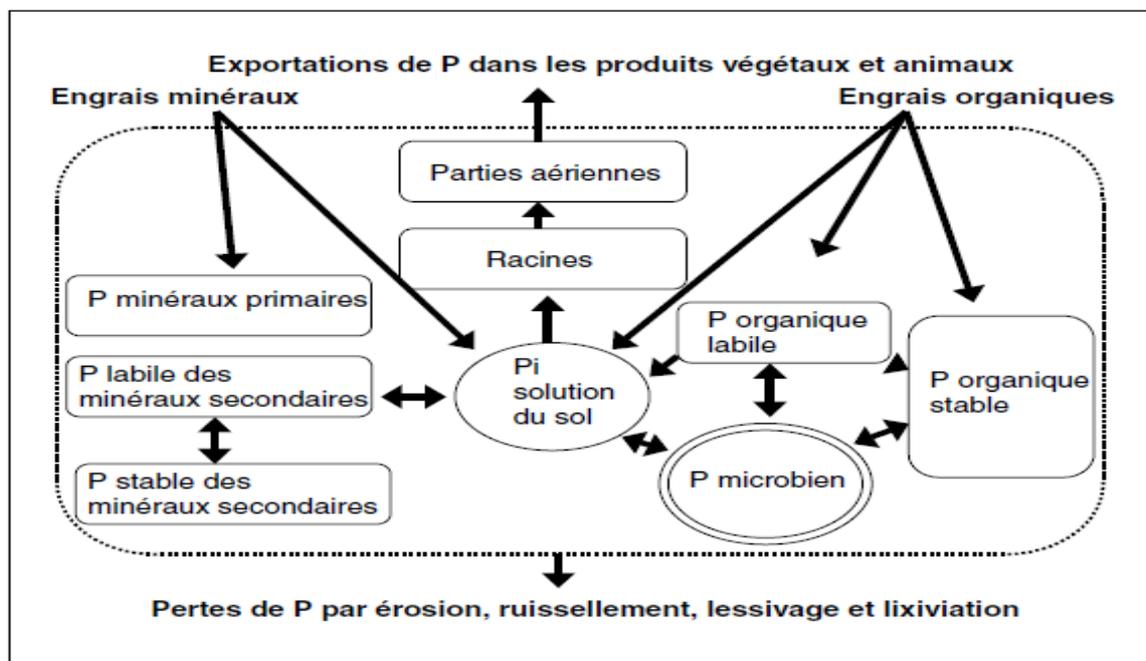
Dans la plupart des sols, la concentration de phosphore dans la solution du sol varie entre 0,1 et 10  $\mu$ M, ce qui est beaucoup plus bas que la concentration de phosphore adéquate pour une croissance optimale de nombreuses plantes cultivées (Hinsinger 2001; Raghothama 1999).

Les ions phosphate sont peu mobiles et présents à faible concentration dans la solution du sol, en raison d'interactions fortes et multiples avec les constituants du sol (Hinsinger, 2001). Le phosphore échangeable représente 1% du P du sol (Callot *et al.*, 1982). En outre, le pouvoir fixateur du phosphore par le sol joue un rôle important dans les mécanismes de l'alimentation phosphatée des plantes. Deux phénomènes interviennent dans la rétention des

ions phosphates, contrôlant l'assimilabilité du phosphore par les plantes : d'une part, l'adsorption et d'autre part, la précipitation (Arakrak *et al.*, 2006).

Dans les sols, l'adsorption des ions phosphates s'effectue par l'intermédiaire des cations sur les colloïdes argileux et humiques ou directement sur le calcaire et des hydroxydes métalliques (Barbier *et al.* 1946), soit par des réactions d'échange de ligands ou par liaisons coulombiques (Frossard, 1985). Les argiles interviennent à la fois grâce aux atomes d'Al présents à la surface des cristaux et grâce aux ions  $\text{Ca}^{2+}$  échangeables (Barbier *et al.*, 1946). Les colloïdes humiques adsorbent également les ions  $\text{PO}_4^{3-}$  ; ils pourraient les protéger contre la précipitation de phosphates calciques (Fares, 1976). L'adsorption s'effectue aussi sur le calcaire, sans qu'il y ait précipitation (Gonzales Garcia *et al.*, 1956).

Dans l'état actuel de nos connaissances, on considère que la vaste majorité du P prélevé par les végétaux supérieurs l'est sous forme d'ion orthophosphate (Pi). Elles absorbent P par voie racinaire de la solution du sol, mais des fractions labiles organiques et inorganiques d'après Boschetti *et al.* (2009), suggérant que les racines mobilisent labiles P et certaines espèces végétales, mobilisent également les formes stables de P. Le cycle du P dans le système sol/engrais/plante est présenté dans la figure 3.



**Figure 3:** Schémas du cycle du phosphore dans le système sol/engrais/plante (Frossard *et al.*, 2004)

De façon générale, une carence en phosphore peut avoir trois causes : (I) la faible teneur en phosphore total de sols pauvres en matière organique ou très lessivés ; (II) la complexation du phosphore inorganique (forme majoritaire du P) avec les cations Ca, Al ou Fe ; (III) l'adsorption de phosphore inorganique sur le complexe argilo-humique (Amijee *et al.*, 1991).

### **5.3.3. Adsorption du phosphore dans les sols calcaires**

La plupart des éléments minéraux sont d'avantage solubles à des pH de sol légèrement acides ou neutre (Mengel et Kirkby, 1978). Cependant, l'acidification et l'alcalinisation de la rhizosphère peuvent affecter la disponibilité du phosphore dans le sol (Hinsinger 2001). En effet suivant le pH, les phosphates tendance à s'insolubiliser sous forme de phosphate de fer, d'aluminium ou de calcium. En sol calcaire le complexe absorbant est saturé en Ca, les acides organiques neutralisé par Ca et l'aluminium libre est absent (Baeyens, 1967 ; Callot *et al.*, 1982 ).

Une diminution du pH de la rhizosphère peut augmenter la solubilité du phosphore dans les sols calcaires puisque la solubilité des phosphates de calcium augmente à mesure que le pH diminue. Cependant dans les sols acides, la solubilité des phosphates à dominance Fe et Al augmente avec l'augmentation du pH (Li *et al.*, 2010).

En sols très calcaires l'insolubilisation moyenne est de l'ordre de 30% des apports en phosphore. Il peut y avoir formation de phosphate dicalcique (Cole *et al.*, 1953) ou bien de phosphate octocalcique (Griffin et Jurinak, 1973) avec l'augmentation de la concentration en P de la solution qui peut se transformer d'une façon lente en apatite (Arakrak *et al.*, 2006).

Enfin, dans le cas de l'Algérie ou la majorité des sols du Nord de l'Algérie (70 à 80%) sont moyennement à faiblement riches en calcaire (Djili *et al.* 1999).

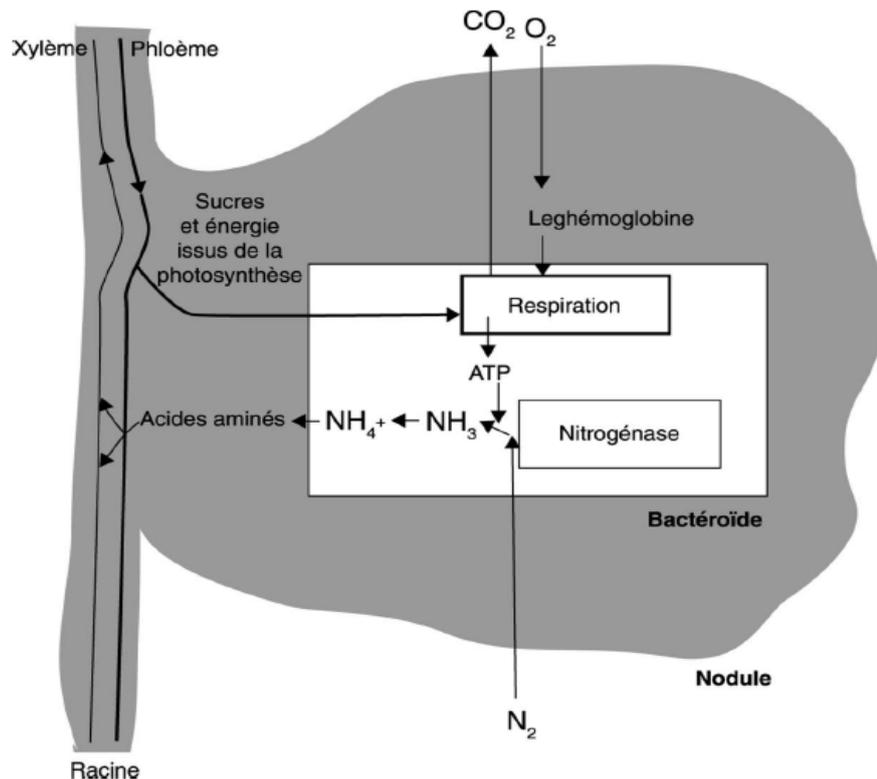
Le pouvoir fixateur du phosphore par le sol doit être considéré comme un facteur très important de l'efficience des engrais phosphatés. L'efficacité des engrais phosphatés est avant tout liée à leur solubilité dans les conditions de milieu des sols calcaires, soit à pH variant de 7,5 à 8,3. (Dutil, 1976).

## 6. La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

La symbiose rhizobium-légumineuse est la principale source d'N fixé dans les sols et peut fournir bien plus de la moitié des sources biologiques de l'N fixé (Zahran, 1999).

La fixation azotée symbiotique est le processus biologique vital qui permet de convertir l'azote atmosphérique  $N_2$  en N minéral intermédiaire (ammoniacal,  $NH_3$ ) qui est alors assimilable par les organismes vivants pour constituer les molécules organiques (notamment les protéines). Chez les légumineuses, cette symbiose s'effectue avec certaines bactéries (Rhizobium) présentes dans le sol, au sein nodosités racinaires (figure 4).

La symbiose est à bénéfices réciproques: via une enzyme spécifique (la nitrogénase), la bactérie fournit à la plante le  $N_2$  fixé et en retour, la plante apporte l'énergie (ATP) nécessaire à la synthèse des nodosités et à leur fonctionnement. (Schneider et Huyghe, 2015)



**Figure 4:** Schéma de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique  $N_2$  au niveau des nodules (Schneider et Huyghe, 2015)

La fixation symbiotique de  $N_2$  est un processus biologique, étroitement régulé par la plante en fonction de la teneur en N minéral du sol. Ainsi, le taux de fixation est fortement réduit si la disponibilité en nitrates du sol est élevée. En effet, les légumineuses prélèvent en premier lieu

l'azote minéral du sol disponible et la fixation symbiotique prend le relais quand l'azote minéral se raréfie (Schneider et Huyghe, 2015). Cependant, le processus symbiotique est fortement affecté par les stress abiotiques, tels que la sécheresse, les températures extrêmes, la salinité et la disponibilité des nutriments, qui ont un impact négatif sur la production de légumineuses (Aranjuelo *et al.*, 2014).

### **6.1. Effet de la composition chimique du sol sur la fixation symbiotique**

La fixation symbiotique peut être directement limitée par les caractéristiques chimiques du sol (Jayasundara *et al.*, 1998). Les bactéries symbiotes sont en effet très sensibles à la composition chimique du sol qui peut limiter leur survie et les processus de nodulation.

Le fonctionnement des nodosités peut être affecté par certains éléments chimiques, soit par une action directe sur la nitrogénase, soit par l'intermédiaire d'effets indirects sur la barrière de diffusion à l'oxygène ou sur la croissance globale de la plante (Schneider et Huyghe, 2015).

L'acidité du sol réduit la nodulation en limitant la survie et la persistance du *Rhizobium* dans les sols (Zahran, 1999). L'acidité des sols a un autre effet inhibiteur sur la fixation symbiotique, lié à une augmentation de la solubilisation d'ions toxiques (aluminium et manganèse). Par ailleurs, des déficiences en calcium, magnésium, P et molybdène sont en général associées à ces sols (Schneider et Huyghe, 2015).

L'alcalinité des sols affecte négativement la fixation car elle est en général associée à des déficiences en fer et en bore, éléments minéraux indispensables à la synthèse de la nitrogénase (Jayasundara *et al.*, 1998), et également en P. Ce dernier joue un rôle particulier car il est associé au métabolisme énergétique (ATP) et à la synthèse de macromolécules phosphorylées dans les nodosités (Mus *et al.* 2016).

C'est le cas de la plupart des sols du nord de l'Algérie qui sont alcalins (pH entre 7.5 to 8.5), ce qui est considéré comme un facteur limitant pour la croissance et la nodulation des légumineuses (Alkama *et al.*, 2009 ; 2012).

## **6.2. Impact de la déficience en phosphore Pi sur la fixation symbiotique de l'azote N<sub>2</sub> chez les légumineuses**

La disponibilité limitée de Pi représente une contrainte majeure pour les rendements en légumineuses, car la carence en Pi a un impact négatif essentiellement sur la capacité des légumineuses à fixer N<sub>2</sub> ceci en limitant la croissance et la fonction des nodules (Martins *et al.*, 2017).

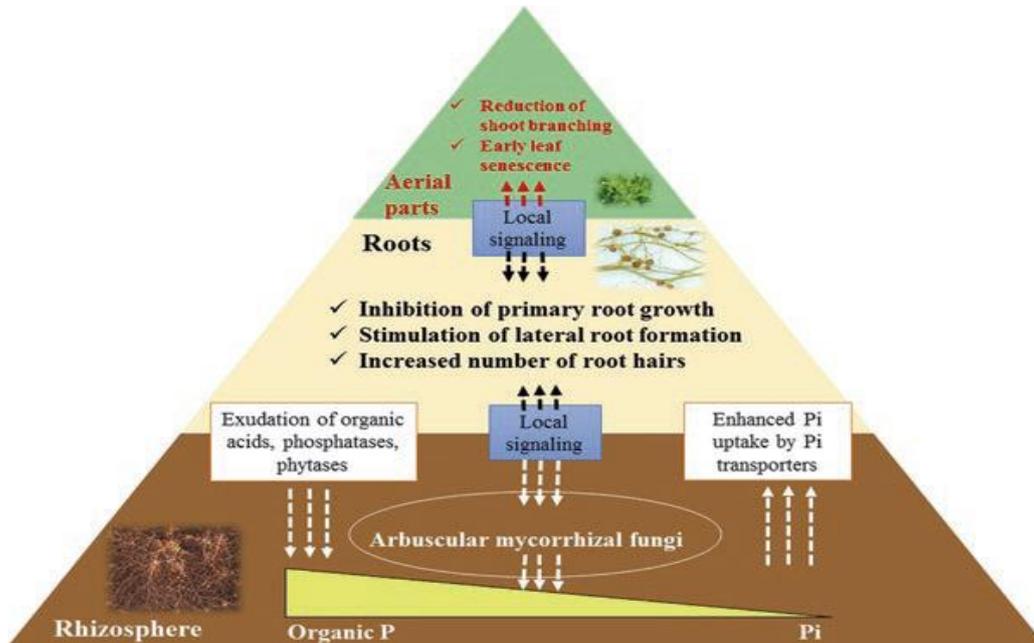
Dans les sols déficients en Pi, les légumineuses dépendant de la fixation de N<sub>2</sub> répondent positivement à la fertilisation Pi et montrent une teneur accrue en N dans les parties aériennes et les racines (Richardson et Simpson 2011).

Cependant, d'après l'étude d'Almeida *et al.* (2000), le déficit en Pi inhibe la nodulation et la fixation de N<sub>2</sub> plus que la croissance des plantes. Sulieman et Tran, (2015), suggèrent que les légumineuses sont plus susceptibles de souffrir d'une carence en Pi par rapport aux non légumineux. Cela est lié au développement des nodules et à la transformation énergétique, en particulier pour la synthèse des mitochondries et symbiosomes membranes.

La réduction du taux de photosynthèse qui limite l'apport de C aux nodules, ainsi que l'apport d'oxygène (O<sub>2</sub>) et le stress oxydatif sont aussi des facteurs qui peuvent affecter négativement la nodulation et l'efficacité symbiotique (Noorden *et al.*, 2016). Le déficit continu en Pi réduit significativement la masse sèche de la plante, sa teneur en P et N, et l'activité spécifique de nitrogénase (Martins *et al.*, 2017). Des études montrent que des concentrations élevées de P dans les nodules sont essentielles pour la fixation de N<sub>2</sub> pendant la déficience en Pi (Almeida *et al.*, 2000).

## **6.3. Mécanismes ou stratégies d'adaptations des légumineuses sous déficience en phosphore**

La réponse des cultures à une carence en Pi est complexe. On assiste à des modifications moléculaires, biochimiques, physiologiques et morphologiques qui permettent à la plante de s'adapter à une disponibilité sub-optimale du Pi dans le sol et d'augmenter son efficacité d'utilisation et/ou d'acquisition (Figure.) (Raghothama, 1999; Hinsinger 2001; Vance *et al.* 2003).



**Figure 5:** Schéma des réponses morphologiques, physiologiques et biochimiques à la déficience en phosphate (Pi) chez les plantes (Martins *et al.*, 2017).

Par ailleurs, les plantes mettent en œuvre deux stratégies: La première, dite externe, consiste à développer un système d'acquisition plus efficace du P en augmentant la surface d'échange racinaire (Anuradha et Narayanan, 1991) et en sécrétant des acides organiques (Ohwaki et Hirata, 1992) et des phosphatases (Hawkesford et Belcher, 1991) dont le rôle est de dissoudre le P insoluble du sol. Ces processus sont accrues par la symbiose avec des champignons mycorhiziens (Mosse *et al.*, 1976).

La seconde stratégie, dite interne, consiste à optimiser l'efficacité métabolique d'utilisation du P en produisant plus de biomasse par unité de P consommée (Richardson *et al.* 2011). De plus, la sélection de symbioses tolérantes à la carence en P pourrait aussi porter sur l'efficacité d'utilisation du P par la fixation de N<sub>2</sub> (Schneider et Huyghe, 2015).

Les différentes espèces végétales présentent différentes stratégies d'adaptation face à la déficience en Pi, par exemple :. exsudation élevée de citrate dans le lupin blanc (*Lupinus albus* L.) et féverole (*Vicia faba* L.) (Li *et al.*, 2010), capacité élevée de modification du pH de la rhizosphère chez la féverole (Schubert et al., 1990), sécrétion élevée de l'acide phosphatase chez le pois chiche (*Cicer arietinum* L.) (Li *et al.*, 2004), densité élevée de racines chez le blé (*Triticum aestivum* L.) (Li *et al.* .2006), et augmentation du pH de la rhizosphère et de l'exsudation du carboxylate chez le maïs (*Zea mays* L.) (Li *et al.*, 2010).

Des études récentes suggèrent que le stockage de N dans une association légumineuses-céréales est plus important en raison d'une plus grande efficacité dans l'utilisation de la symbiose rhizobienne EURS dans un sol déficient en P que dans un sol suffisant en P (Latati *et al.*, 2017)

### **6.3.1. Mécanismes biochimiques**

Les racines des plantes peuvent altérer la disponibilité du P dans la rhizosphère par l'absorption ou l'exsudation de composés mobilisateurs du P ou l'assimilation d'autres nutriments comme le calcium Ca (Hinsinger, 2001, Devau *et al.*, 2010).

Plusieurs études ont signalé une exsudation accrue de carboxylate (Shen *et al.*, 2003). Les carboxylates exsudés par les racines mobilisent P par échange de ligand, dissolution favorisée par le ligand, et la complexation de cations liés à P tels que Ca, Fe ou Al (Neumann et Römheld, 1999).

Les carboxylates, y compris le malate et le citrate, mobilisent P à partir de phosphates de calcium dans les sols calcaires et de P lié aux oxydes et hydroxydes d'aluminium (Al) et de Fe dans les sols acides (Hinsinger, 2001).

L'exsudation d'acides organiques (Zhang *et al.*, 1997), les phytases (Lazali *et al.*, 2013), et les bactéries mobilisant les phytates (Jorquera *et al.*, 2008) mobilisent également des ressources supplémentaires  $P_i$  en accédant au P organique à partir du phytate.

Toutefois, l'importance des sécrétions racinaires dans l'acquisition de  $P_i$  reste, sauf dans le cas du lupin blanc qui exsude des quantités très importantes d'acide citrique, discutée parce que les concentrations en jeu semblent trop faibles pour avoir un effet significatif (Jones et Brassington, 1998).

### **6.3.2. Mécanismes physiologiques**

Plusieurs études ont rapporté une capacité de modification du pH de la rhizosphère (Neumann et Römheld 1999, Li *et al.*, 2010). Une capacité de modification élevée du pH de la rhizosphère du milieu racinaire est observé chez la féverole (Schubert *et al.*, 1990).

Cet effet s'explique par le rôle majeur joué par l'N dans l'équilibre des cations et des anions absorbés par la plante et, finalement, par le changement du pH de la rhizosphère suite à l'extrusion des protons pour compenser l'excès de cations dans le bilan (Hinsinger *et al.*, 2003)

Cependant, la fixation symbiotique de l'N, s'accompagne généralement d'une acidification de la rhizosphère, entraîne normalement une augmentation significative de la biodisponibilité du P (Behi, 2003).

Bien que la carence en Pi a un effet négatif direct sur la photosynthèse en raison d'une diminution de la capacité photosynthétique par unité de surface foliaire liée à une réduction de la surface foliaire (Chaudhary *et al.* 2008), l'allocation de Pi aux racines et aux nodules joue un rôle clé pour assurer la nutrition essentielle de l'N (Magadlela *et al.*, 2014). En effet, l'augmentation de l'allocation de Pi aux nodules est au bénéfice de la nutrition azotée, tout en maintenant ses coûts photosynthétiques. Ceci est un exemple de différentes stratégies d'adaptation à la famine Pi à travers l'altération de l'allocation de la biomasse (Magadlela *et al.* 2014).

Cette absorption accrue de Pi dépend de la forte affinité des transporteurs de Pi dans les nodules (Qin *et al.*, 2012). Elle est assurée aussi par la l'augmentation de l'absorption d'O<sub>2</sub> qui est nécessaire au métabolisme des nodules et le bon fonctionnement de la nitrogénase (Schulze, 2004). Toutefois, l'amélioration de la capacité de fixation de N<sub>2</sub> dans les nodules peut compenser la réduction du nombre de nodules observés dans des conditions de Pi faible (Almeida *et al.*, 2000).

L'absorption du calcium par les racines peut libérer du phosphate des phosphates de calcium et ainsi augmenter la disponibilité du P dans le sol pour stimuler l'absorption de P par la plante (Devau *et al.*, 2010). Étant donné que l'absorption de Ca peut différer considérablement entre les espèces, les légumineuses absorbant généralement plus de Ca que de céréales (Hinsinger *et al.* 2011). Parallèlement, les émissions de CO<sub>2</sub> chez les légumineuses, qui sont le résultat de l'activité des microorganismes dans le sol et des symbiontes des nodosités des racines, peuvent être impliquées dans le contrôle de la disponibilité en P dans un sol alcalin (Latati *et al.*, 2014).

### **6.3.3. Mécanismes morphologiques**

Les changements dans les caractéristiques morphologiques, anatomiques et architecturales des racines sont parmi les réponses les mieux décrites à la carence en Pi dans une tentative de maximiser l'absorption de Pi du sol. Face à l'arrêt de la croissance de la racine primaire en réponse déficit en Pi, les légumineuses favorisent la ramification racinaire et la formation de cluster racinaires (CR). (Martins *et al.*, 2017).

Au niveau des parties aériennes, une carence en Pi élevée peut être associée à une réduction de la ramification des rameaux et à une sénescence précoce des feuilles (Martins et al., 2017)

La colonisation des racines par les mycorhizes entraîne une augmentation de l'efficacité d'utilisation de Pi chez les légumineuses ainsi qu'une augmentation de la teneur totale en N des plantes (Schulze *et al.*, 2006). En effet, pour la plupart des éléments nutritifs, les racines épuisent rapidement la solution du sol dans un rayon assez proche et qu'elles vont ensuite prospecter d'autres zones. C'est pourquoi l'évolution constante d'un système racinaire et la colonisation du sol par les jeunes racines est un phénomène fondamental de la nutrition minérale des plantes (Callot *et al.*, 1982).

#### **7. Effet de l'association légumineuse - céréale sur la biodisponibilité du phosphore (P) dans le sol**

Une option prometteuse pour réaliser l'intensification écologique des agroécosystèmes (Cassman, 1999) est de mieux utiliser la diversité végétale, en particulier la complémentarité des niches et la facilitation qui se produisent dans les rhizosphères de culture d'espèces en association (Zhang *et al.*, 2010).

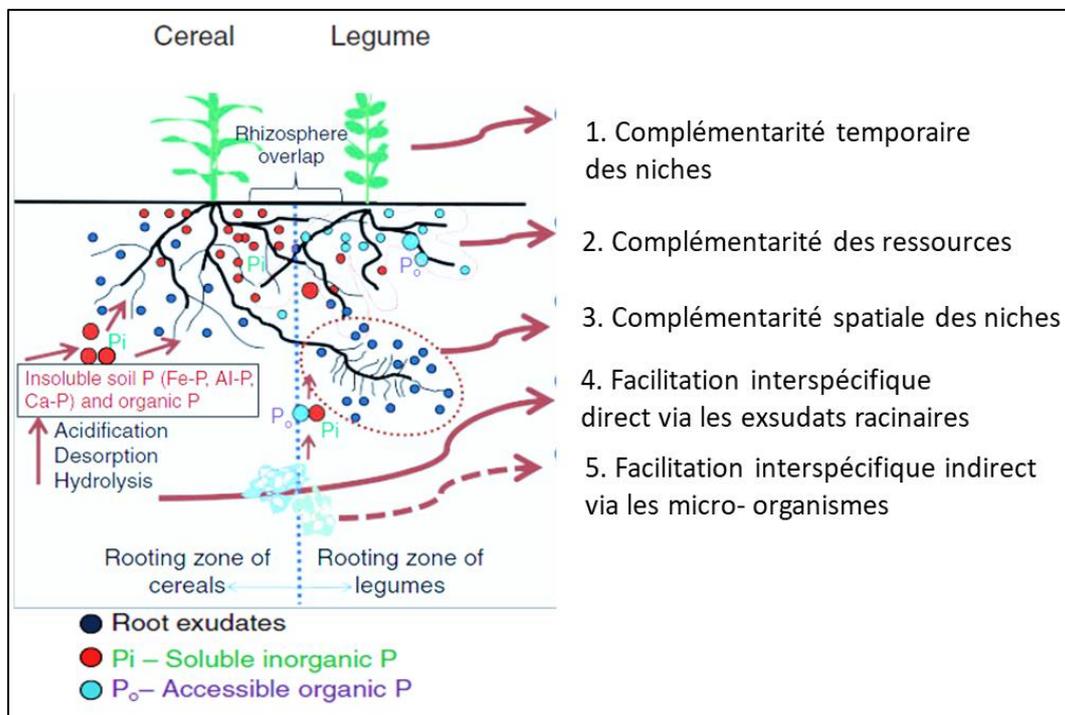
Les études montrent une facilitation dans l'utilisation de N et de P dans la rhizosphère des systèmes d'association légumineuses- céréales (Zhang *et al.*, 2010). La facilitation interspécifique, telle que définie par Callaway (1995), est un effet bénéfique des individus d'une espèce sur la croissance ou la survie des individus d'une autre espèce. Elle est aussi définie par Tilman *et al.* (2001) comme une diminution de la compétition interspécifique et de l'exclusion compétitive à travers la répartition des ressources entre les espèces associées. Les espèces peuvent utiliser les ressources différemment dans le temps, dans l'espace et dans les formes.

La facilitation peut se produire directement par des mécanismes positifs, comme l'amélioration des conditions environnementales difficiles : lumière, température, humidité du sol, et disponibilité des nutriments (Li *et al.*, 2014), ou se produire indirectement, via la stimulation de micro-organismes du sol pour libérer les nutriments présents dans la matière organique, mobiliser les nutriments inorganiques peu solubles ou transférer les nutriments par des réseaux mycorhiziens (Tong *et al.*, 2015).

### 7.1. Complémentarité et facilitation interspécifiques pour l'acquisition du phosphore (P)

Le P total absorbé dans un système de cultures avec association d'espèces peut être supérieure à celui avec espèces en monoculture parce que les différentes espèces peuvent utiliser des pools de P différents, réduisant ainsi la compétition entre les plantes voisines (Li *et al.*, 2008).

En raison de la faible mobilité de P dans les sols, la complémentarité spatiale qui peut exister entre deux espèces en association, à architecture racinaire contrastée, est importante, conduisant à l'exploitation d'horizons de sol différents (Li *et al.*, 2006). De même, les espèces en association avec des phénologies contrastées (Rose *et al.*, 2007) et / ou des périodes de croissance (Li *et al.*, 2007) peuvent montrer des besoins différentiels en nutriments (P et N) (Amosse *et al.*, 2014). La complémentarité de niches biochimiques peut se produire lorsque les deux espèces associées exploitent différents pools de P dans le sol (Figure 6), tels que des pools inorganiques et organiques (Li *et al.*, 2008), ou différentes formes chimiques de chacun de ces pools (Wang *et al.*, 2012). De plus, la facilitation interspécifique de l'absorption de P se produit lorsqu'une espèce augmente la disponibilité du P et l'espèce compagnon en association peut en profiter (figure 6). Les processus à médiation directe par les racines et indirects par les microbes sont impliqués dans la modification de la disponibilité de P dans la rhizosphère dans les conditions de cultures en association (Xue *et al.*, 2016).



**Figure 6:** Schéma des modes possibles directs et indirects d'absorption accrue du P dans l'association céréales-légumineuses (Xue *et al.*, 2016).

Récemment, certaines études ont rapporté l'avantage des systèmes d'association maïs - haricot (Latati *et al.*, 2016), pois chiche- blé dur (Latati *et al.*, 2017) et maïs- féverole (Li *et al.*, Bargaz *et al.*, 2017), pour l'acquisition de N et P par rapport aux systèmes de mono cultures.

Pour l'association maïs - féverole, un effet de rhizosphère plus intense pourrait se produire lors de l'enchevêtrement de leurs deux systèmes racinaires, car les deux espèces peuvent partager une rhizosphère commune où leurs racines entrent en contact individuellement les unes avec les autres (Li *et al.*, 2007).

De plus, la libération de protons par la féverole joue un rôle important dans l'amélioration de l'absorption de P dans le sol calcaire de la culture de céréales en association, (Li *et al.*, 2007).

***CHAPITRE II : Acquisition du phosphore et  
absorption du calcium par la fève  
(Vicia faba L.) en sols calcaires***

## **Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba minor L.) dans les sols calcaires.**

### **1. Introduction**

La disponibilité de l'N et du P sont les facteurs limitants les plus importants affectant la biomasse avec particulièrement des conséquences négatives sur la sécurité alimentaire (Richardson *et al.*, 2009; Dawson et Hilton, 2011).

L'application d'engrais phosphatés est essentielle pour améliorer les rendements de cultures (Li *et al.*, 2007; Gonzalez-Dugo *et al.*, 2005). Cependant, la fertilisation en P est généralement peu efficace pour les cultures; car seulement un faible taux de P ajouté est habituellement absorbé par les cultures la même année, tandis que le reste est stocké dans le sol sous des formes organiques, adsorbées et minérales (eg Li *et al.*, 2008; Gérard, 2016 ; Zhang *et al.*, 2014).

La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique N<sub>2</sub> par les cultures de légumineuses est considérée comme l'alternative pour une agriculture durable, ouvrant la voie à la diminution de l'application des engrais azotés, responsables de la pollution de l'environnement et des émissions de gaz à effet de serre (e.g. Li *et al.*, 2014, Latati *et al.*, 2016).

Cependant, l'efficacité de la fixation de N<sub>2</sub> est étroitement contrôlée par la disponibilité de P (e.g. Isaac *et al.*, 2012, Lazali *et al.*, 2016), et plusieurs problèmes économiques et environnementaux nous poussent à trouver des solutions pour diminuer les apports en fertilisation P et N tout en maintenant le rendement des cultures et la fixation de N<sub>2</sub> (e.g. Dawson et Hilton, 2011).

Plusieurs solutions sont proposées (e.g. Richardson *et al.*, 2011, Shen *et al.*, 2011). L'une d'entre elles repose sur l'augmentation de la solubilisation de la réserve du sol en P à travers des processus et des mécanismes qui contrôlent la disponibilité de P dans la zone racinaire ou la rhizosphère (e.g. Hinsinger, 2001; Zhang *et al.*, 2010).

Les plantes peuvent utiliser différents processus dans leurs racines pour essayer d'augmenter le prélèvement de P en solubilisant le P du sol. Il semble que l'intensité de ces processus d'acquisition de P augmente sous la déficience en P, dans le sens où ils peuvent être induits et

Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.

favorisés par le manque en P (e.g. Hinsinger, 2001; Richardson *et al.*, 2009; Wen *et al.*, 2017).

La plasticité de plusieurs processus d'acquisition de P a été fréquemment étudiée, en particulier l'exploration par les racines (e.g. Niu *et al.*, 2013, Liu *et al.*, 2016a, Erel *et al.*, 2017) et l'exsudation de protons et des ligands organiques (e.g. Tang *et al.*, 1999, Zhu *et al.*, 2005, Alkama *et al.*, 2012).

Cependant, les processus d'acquisition de P sont généralement étudiés par des expérimentations au laboratoire, en utilisant des solutions de cultures en pot et de rhizotron (e.g. Tang *et al.*, 2004; Bargaz *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2016b; Zhang *et al.*, 2016).

De plus, certains processus d'acquisition de P ont été peu étudiés jusqu'à présent, comme l'absorption du Ca, bien que l'absorption de Ca puisse solubiliser le P par la promotion de deux processus chimiques dans la rhizosphère, qui sont la dissolution des minéraux Ca-P (Akhtar *et al.*, 2009a,b; Li *et al.*, 2011), qui se produit dans la rhizosphère indépendamment des variations de pH (Gérard *et al.*, 2017), et la désorption de P des hydroxydes métalliques et des minéraux argileux (Devau *et al.*, 2010, 2011), à travers l'effet dit synergétique de désorption de Ca sur la désorption de P (Weng *et al.*, 2012). Par conséquent, le rapport d'absorption Ca/P est impliquée dans la réponse de la plante à différents roches de phosphate (Li *et al.*, 2011) et peut influencer l'acquisition de P à partir du sol (Makhani et Isaac, 2014). Fait intéressant, l'afflux en Ca des racines est fortement corrélé avec l'efflux en H<sup>+</sup> (Akhtar *et al.*, 2009a,b, Bera *et al.*, 2018).

Akhtar *et al.* (2009 a,b) ont également observé une augmentation du ratio Ca/ P absorbé des cultivars de *Brassica* lorsque la source minérale de Ca-P devient insoluble. Une même tendance a été trouvée aussi pour le maïs, au moyen des expérimentation en solution de culture (Bera *et al.*, 2018).

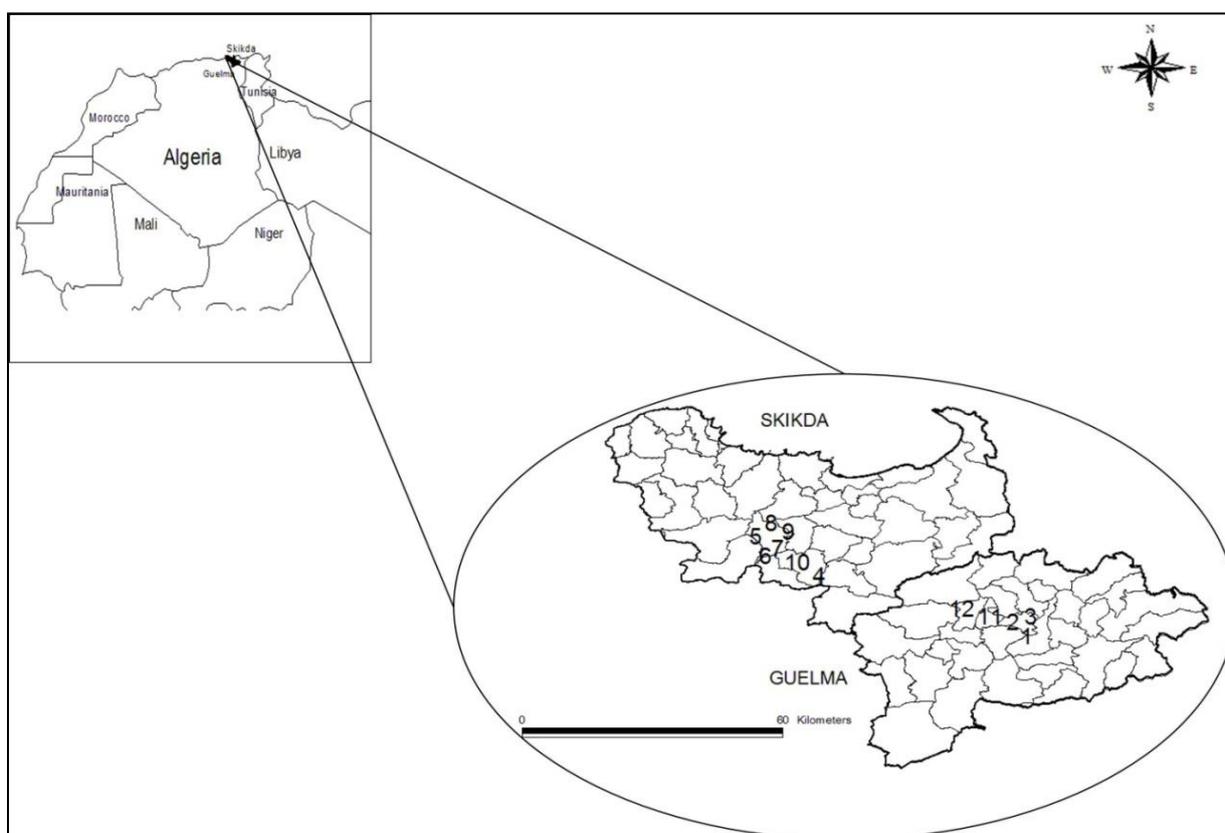
La présente étude réalisée au champ, est consacrée aux processus d'acquisition de P avec un accent particulier sur l'absorption de Ca. Nous avons étudié un ensemble de sols cultivés calcaires présentant des propriétés différentes afin de couvrir la plupart des conditions de croissance rencontrées au champ. Nous nous sommes aussi concentrés sur une seule espèce de légumineuse qui est la fève (*Vicia faba* L.). Le choix d'une espèce de légumineuse a été fait pour obtenir une forte absorption de Ca, car les légumineuses devraient absorber

beaucoup plus de Ca que les céréales (Li *et al.*, 2011). Nous avons aussi choisie d'étudier la fève, car c'est une culture importante pour les agriculteurs locaux.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Caractérisation des sites des essais

L'étude au champ a été réalisée durant les deux saisons de croissance 2016 et 2017 dans deux agrosystèmes de référence au niveau des régions de Skikda (lat.36 ° 53'N, long.6 ° 54'E) et de Guelma (36 ° 92 28' N, 07 ° 28'E), situées au Nord-Est de l'Algérie (figure 7).



**Figure 7:** Localisation des sites des essais en champs chez les agriculteurs de Guelma et Skikda

Nous avons étudié la variété de fève (*Vicia faba* L. cv, Sidi Aich), habituellement cultivée par les agriculteurs locaux. L'étude a été réalisée sur une douzaine de sites choisis avec les agriculteurs pour représenter une très grande variabilité des conditions du sol. Les sites de Guelma (notés S1, S2, S3, S11 et S12) sont situés dans la plaine et les collines, au centre de Guelma, entre 260 et 500m d'altitude. Le climat est sub- humide à semi-aride, avec une

pluviométrie annuelle moyenne de 400 à 450 mm. La deuxième région de Skikda (sites notés S4, S5, S6, S7, S8, S9 et S10) est située dans la vallée d'El Harrouch et dans le district de Mezghiche, au sud de la plaine de Skikda entre 145 et 260 m d'altitude. Le climat est sub-humide Méditerranéen, avec une pluviométrie moyenne annuelle entre 450 et 500 mm réparti principalement durant l'hiver et le printemps.

## **2.2. Échantillonnage et analyses**

Avant les semis de la première saison de croissance (2016), les propriétés physiques et chimiques du sol de chaque site ont été mesurées sur cinq échantillons de sol prélevés par la tarière à une profondeur de 0-20 cm.

Nous avons prélevé quatre échantillons de sol rhizosphérique et de sol bulk correspondant, au stade de la pleine floraison de la féverole, pour effectuer des mesures de pH. La rhizosphère a été échantillonnée de manière standard en brossant les <1-4mm agrégats de sol adhérents aux racines de la féverole, en utilisant doucement un pinceau (Hinsinger 2001, Latati *et al.*, 2014). Les quatre répétitions de sol de la rhizosphère et les sols bulk correspondants ont été regroupés dans chaque site.

Les échantillons de sol et de la rhizosphère ont été séchés, tamisés (2 mm) et conservés à 4 °C pendant 72 h avant analyse. Nous avons utilisé la méthode connue d'Olsen pour évaluer la disponibilité de P (Olsen *et al.*, 1954) et le pH a été mesuré dans une suspension de sol avec de l'eau déminéralisée (rapport sol/eau = 1/2,5 ; Shen *et al.*, 1996).

La teneur totale en P du sol a été mesurée par spectrophotométrie à 630 nm en utilisant la méthode au vert de malachite après digestion du sol par les acides perchlorique et nitrique (Valizadeh *et al.*, 2003).

Les teneurs en N total et en matière organique ont été mesurées respectivement par les méthodes Kjeldahl (Kjeldahl, 1883) et Walkley-Black (Walkley et Black, 1934).

La teneur en carbonate de calcium (CaCO<sub>3</sub>) était déterminée après la mesure du volume de CO<sub>2</sub> dégagé selon la méthode de Horton et Newson (Horton et Newson, 1953).

Des échantillons de plantes ont été prélevés au stade de pleine floraison (120 jours après le semis dans ces régions), lorsque la première gousse mesurait 2 cm de longueur pour 50% de

la plante. Au niveau de chaque site, dix plantes ont été récoltées et séparées en parties aériennes et racines, séchées pendant 48 h à 65 ° C. puis pesé.

Les nodules ont été séparés des racines, séchés et pesés séparément. Les parties aériennes et racines ont été mouluées et digérées dans un four à micro-ondes et dans les acides nitrique et perchlorique à 135 ° C et 1,5.Pa. Les concentrations de P dans les parties aériennes et racines ont été mesurées en utilisant la méthode au vert de malachite, comme celle utilisée pour le P total du sol. Les concentrations en Ca des plantes ont été mesurées par spectrophotométrie de flamme.

### **2.3. Analyses statistiques**

Nous avons utilisé la classification ascendante hiérarchique (test AHC) sur les propriétés des douze sols (douze sites), afin de distinguer les groupes de sols homogènes appelés aussi clusters de sols.

Nous avons également effectué une ANOVA à un seul facteur en utilisant soit le site, soit le groupe de sols (cluster) en tant que facteur. Le test Tukey a été utilisé pour déterminer les différences significatives entre les valeurs moyennes ( $p = 0,05$ ).

Suite à des études antérieures (e.g. Bargaz *et al.*, 2012, Latati *et al.*, 2016), nous avons déterminé l'EURS par la pente de la régression linéaire entre le poids sec des parties aériennes (SDW) et le poids sec des nodules (NDW). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Statistica (version 8.5).

## **3. Résultats**

### **3.1. Propriétés du sol et clusters**

Nous montrons dans le tableau 2 les propriétés physiques et chimiques du sol au niveau des douze sites. La distribution des différentes particules de sol variait significativement ( $p < 0,001$ ). Les douze sols présentaient principalement une texture argilo- limoneuse, avec des teneurs en limon et argile allant de 36% (site 2) à 56% (site 12) et de 19% (site 4) à 40% (site 9), respectivement.

Les variations de la teneur en sable étaient plus modérées, puisque la valeur variait de 21% (site 12) à 33% (site 11). Le pH du sol variait de 7,2 à 8,8 et était beaucoup plus alcalin dans les sites 5 et 9 (pH ~ 8,8) que dans les sites 2 et 6 (pH ~ 7,2).

Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.

La teneur la plus élevée en  $\text{CaCO}_3$  a également été trouvée dans les sites 5 et 9 (~ 29%), alors que les valeurs les plus faibles ont été observées dans les sites 6 et 11 (~ 19,5%).

La teneur en N total du sol différait aussi significativement entre les sites. La teneur maximale en N a été mesurée sur le site 1 (4,2 g  $\text{kg}^{-1}$ ) et la teneur minimale en N a été trouvée dans les deux sites 2 et 9 (~ 1,15 g  $\text{kg}^{-1}$ ).

D'après les sites, les teneurs en P Olsen et en P total présentaient les mêmes différences significatives ( $p < 0,001$ ). Les plus fortes concentrations de P ont été trouvées sur le site 7 (403 et 41 mg  $\text{kg}^{-1}$ , respectivement pour P Olsen et P total) et les plus faibles concentrations dans les sites 4 et 6 (~ 100 et 5,5 mg  $\text{kg}^{-1}$ , respectivement).

L'analyse AHC a indiqué la présence de trois groupes de sols (clusters) de propriétés physiques et chimiques contrastées. Chacun d'entre eux contenait quatre sites (tableau 3).

La distribution granulométrique et la teneur en matière organique n'étaient pas significativement différentes ( $p > 0,05$ ) entre les clusters (texture argilo- limoneuse et environ 1,5 g  $\text{kg}^{-1}$  de matière organique). Alors que des différences significatives ont été trouvées pour les autres propriétés du sol.

Nous avons constaté que le pH, la teneur en  $\text{CaCO}_3$ , le P- Olsen et la teneur en P totale diminuaient du groupe A à C (voir le tableau 2). Le groupe C correspond à des conditions déficientes en P en raison de la faible valeur de P- Olsen (6,5 mg / kg). Il convient également de noter que la teneur totale en N du sol varie de façon différente entre clusters.

Le cluster B du sol présentait presque deux fois plus d'N total (~ 3,4 g  $\text{kg}^{-1}$ ) que les autres groupes A et C (~ 1,4 et 1,6 g  $\text{kg}^{-1}$ , respectivement), qui ne présentaient aucune différence significative de N.

*Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.*

**Tableau 2:** Principales propriétés des sols des différents sites (12) collectés (valeur moyenne  $\pm$  erreur standard, n = 4).

Sites de champ	Sable (%)	Argile (%)	Limon (%)	pH	CaCO <sub>3</sub> (%)	MO (%)	N-Total (g kg <sup>-1</sup> )	P-Total (mg kg <sup>-1</sup> )	P-Olsen (mg kg <sup>-1</sup> )
<i>p</i> -value	***	***	***	**	**	*	***	***	***
S1	23.96 $\pm$ 0.61 <sup>cd</sup>	30 $\pm$ 1.13 <sup>cde</sup>	46 $\pm$ 2.3 <sup>abc</sup>	8.27 $\pm$ 0.1 <sup>bc</sup>	23.56 $\pm$ 0.31 <sup>b</sup>	1.63 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	4.21 $\pm$ 0.27 <sup>a</sup>	233.33 $\pm$ 12.71 <sup>d</sup>	20.50 $\pm$ 0.72 <sup>c</sup>
S2	28.32 $\pm$ 1.8 <sup>abcd</sup>	38.84 $\pm$ 2.73 <sup>ab</sup>	35.71 $\pm$ 1.76 <sup>c</sup>	7.16 $\pm$ 0.14 <sup>d</sup>	21.33 $\pm$ 0.88 <sup>bc</sup>	1.67 $\pm$ 0.09 <sup>ab</sup>	1.16 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	140.33 $\pm$ 4.05 <sup>e</sup>	7.60 $\pm$ 0.61 <sup>d</sup>
S3	24.93 $\pm$ 1.5 <sup>bcd</sup>	33 $\pm$ 1.53 <sup>ab</sup>	42 $\pm$ 2.10 <sup>abc</sup>	8.10 $\pm$ 0.12 <sup>bc</sup>	23.50 $\pm$ 1.26 <sup>b</sup>	1.27 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	3.4 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	174.33 $\pm$ 8.41 <sup>de</sup>	16.53 $\pm$ 1.23 <sup>c</sup>
S4	28.33 $\pm$ 2 <sup>abcd</sup>	19.82 $\pm$ 1.13 <sup>e</sup>	51.63 $\pm$ 2.68 <sup>ab</sup>	7.40 $\pm$ 0.2 <sup>d</sup>	20 $\pm$ 0.57 <sup>bc</sup>	1.26 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>	2.05 $\pm$ 0.03 <sup>e</sup>	106 $\pm$ 3.61 <sup>ef</sup>	5.53 $\pm$ 0.54 <sup>d</sup>
S5	31.72 $\pm$ 1.40 <sup>ab</sup>	28.71 $\pm$ 1.5 <sup>cde</sup>	39.73 $\pm$ 3.50 <sup>bc</sup>	8.80 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	29.20 $\pm$ 0.98 <sup>a</sup>	1.30 $\pm$ 0.12 <sup>ab</sup>	1.26 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	364.67 $\pm$ 7.53 <sup>b</sup>	35.53 $\pm$ 2.05 <sup>ab</sup>
S6	23.98 $\pm$ 1.50 <sup>cd</sup>	24.54 $\pm$ 0.98 <sup>de</sup>	51.33 $\pm$ 1.48 <sup>ab</sup>	7.26 $\pm$ 0.03 <sup>d</sup>	19.57 $\pm$ 0.72 <sup>c</sup>	1.40 $\pm$ 0.17 <sup>ab</sup>	1.52 $\pm$ 0.07 <sup>cd</sup>	90.67 $\pm$ 4.41 <sup>f</sup>	6.13 $\pm$ 1.01 <sup>d</sup>
S7	31.22 $\pm$ 1.1 <sup>abc</sup>	32 $\pm$ 1.72 <sup>b</sup>	37 $\pm$ 2.03 <sup>c</sup>	8.47 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	26.50 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>	1.60 $\pm$ 0.26 <sup>ab</sup>	1.54 $\pm$ 0.07 <sup>cd</sup>	403 $\pm$ 3.61 <sup>a</sup>	40.97 $\pm$ 3.12 <sup>a</sup>
S8	23.53 $\pm$ 0.81 <sup>d</sup>	28 $\pm$ 2.62 <sup>cde</sup>	48.61 $\pm$ 1.90 <sup>abc</sup>	8.11 $\pm$ 0.11 <sup>bc</sup>	24 $\pm$ 1.15 <sup>b</sup>	1.42 $\pm$ 0.05 <sup>ab</sup>	2.77 $\pm$ 0.08 <sup>b</sup>	289.67 $\pm$ 6.64 <sup>c</sup>	20.33 $\pm$ 0.43 <sup>c</sup>
S9	22.23 $\pm$ 1.33 <sup>d</sup>	40.31 $\pm$ 1.50 <sup>a</sup>	37.34 $\pm$ 0.87 <sup>c</sup>	8.81 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	28.33 $\pm$ 0.38 <sup>a</sup>	1.76 $\pm$ 0.07 <sup>ab</sup>	1.13 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	352 $\pm$ 9.46 <sup>b</sup>	32.93 $\pm$ 0.69 <sup>b</sup>
S10	28.13 $\pm$ 2.1 <sup>abcd</sup>	32 $\pm$ 1.12 <sup>b</sup>	40.04 $\pm$ 5.50 <sup>bc</sup>	8.53 $\pm$ 0.13 <sup>ab</sup>	25.53 $\pm$ 0.49 <sup>a</sup>	1.83 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	1.51 $\pm$ 0.05 <sup>cd</sup>	276 $\pm$ 7.94 <sup>c</sup>	29.87 $\pm$ 0.73 <sup>b</sup>
S11	33 $\pm$ 1.50 <sup>a</sup>	24.34 $\pm$ 0.93 <sup>de</sup>	42.61 $\pm$ 3.12 <sup>abc</sup>	7.70 $\pm$ 0.11 <sup>d</sup>	19.40 $\pm$ 0.78 <sup>c</sup>	1.32 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>	1.78 $\pm$ 0.11 <sup>cd</sup>	112.67 $\pm$ 6.06 <sup>ef</sup>	6.90 $\pm$ 0.98 <sup>d</sup>
S12	21 $\pm$ 1.12 <sup>d</sup>	22.81 $\pm$ 0.71 <sup>e</sup>	55.74 $\pm$ 2.39 <sup>a</sup>	7.93 $\pm$ 0.09 <sup>c</sup>	23.07 $\pm$ 0.23 <sup>b</sup>	1.31 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>	3.27 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	232 $\pm$ 6.08 <sup>d</sup>	17.16 $\pm$ 1.13 <sup>c</sup>

\*, \*\* and \*\*\* stand for  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively. Different letters indicates significant difference.

*Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.*

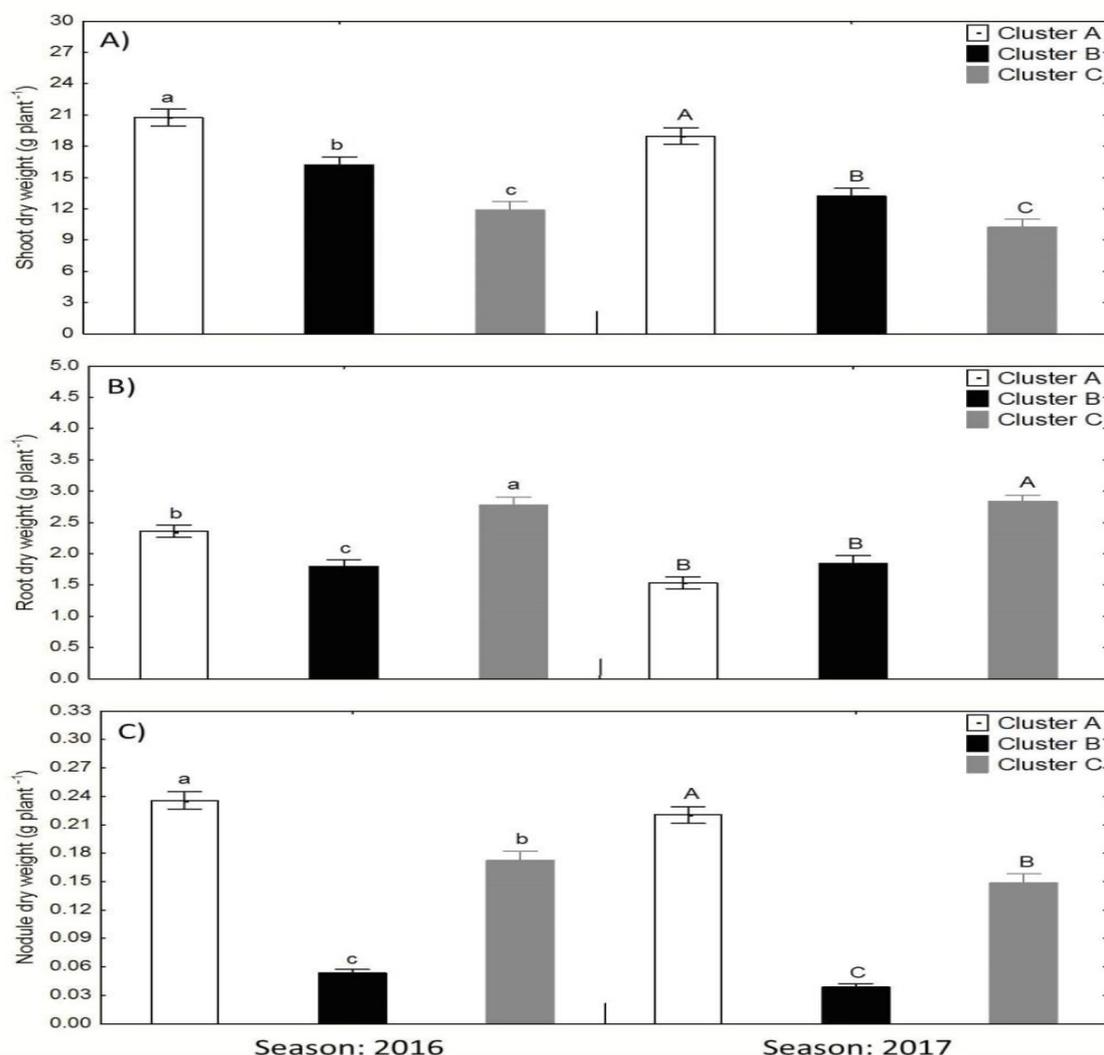
**Tableau 3:** Principales propriétés physico- chimiques des trois clusters de sols A, B et C (moyenne  $\pm$  erreur standard, n = 16).

Clusters de sol	Argile (%)	Limon (%)	Sable (%)	pH	CaCO <sub>3</sub> (%)	MO (%)	N-Total (g kg <sup>-1</sup> )	P-Total (mg kg <sup>-1</sup> )	P Olsen (mg kg <sup>-1</sup> )
<i>p</i> -value	ns	ns	ns	***	***	ns	***	***	***
<b>A</b> (S5,S7,S9 and S10)	33.33 $\pm$ 2.51 <sup>a</sup>	38.53 $\pm$ 0.76 <sup>a</sup>	28.33 $\pm$ 1.47 <sup>a</sup>	8.65 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	27.39 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	1.62 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	1.37 $\pm$ 0.06 <sup>b</sup>	348.92 $\pm$ 14.26 <sup>a</sup>	34.83 $\pm$ 1.48 <sup>a</sup>
<b>B</b> (S1, S3, S8 and S12)	28.45 $\pm$ 2.13 <sup>a</sup>	48.09 $\pm$ 2.93 <sup>a</sup>	23.36 $\pm$ 0.88 <sup>a</sup>	8.10 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	23.53 $\pm$ 0.39 <sup>b</sup>	1.40 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	3.42 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	224.42 $\pm$ 13.50 <sup>b</sup>	18.63 $\pm$ 0.67 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2, S4, S6 and S11)	26.89 $\pm$ 4.11 <sup>a</sup>	45.32 $\pm$ 3.81 <sup>a</sup>	28.41 $\pm$ 1.80 <sup>a</sup>	7.38 $\pm$ 0.08 <sup>c</sup>	20.08 $\pm$ 0.40 <sup>c</sup>	1.41 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	1.61 $\pm$ 0.11 <sup>b</sup>	112.41 $\pm$ 5.77 <sup>c</sup>	6.54 $\pm$ 0.42 <sup>c</sup>

ns, \*, \*\*, and \*\*\* stand for not significant,  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively. Different letters indicates significant difference.

### 3.2. Croissance des plantes et nodulation

Nous montrons sur la figure 8 que la biomasse des trois compartiments de la fève (parties aériennes, racines et nodules) varie significativement entre les clusters de sols. Le poids sec des parties aériennes le plus élevé (SDW) a été trouvé dans le cluster A, pendant les deux saisons de croissance: 2016 (20,8 g plant<sup>-1</sup>) et 2017 (18,9 174 g plant<sup>-1</sup>), et le plus faible SDW a été enregistré dans le cluster C (11,9 et 10,2 g plant<sup>-1</sup>, respectivement). Le poids sec des racines (RDW) était deux fois plus important dans le cluster C (~ 2,7 g kg<sup>-1</sup>) que dans les clusters A et B. Le poids sec des nodules (NDW) a significativement diminué en tant que cluster A > C > B.



**Figure 8:** Poids sec des parties aériennes SDW (A), des racines RDW (B) et des nodosités NDW (C) dans les trois clusters de sol (A,B et C) durant les deux saisons de croissance 2016 et 2017. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions par site de sol. Les lettres sur les barres de l'erreur standard représentent la signification du test de (Tukey) de l'ANOVA à un facteur (cluster) (p < 0.05).

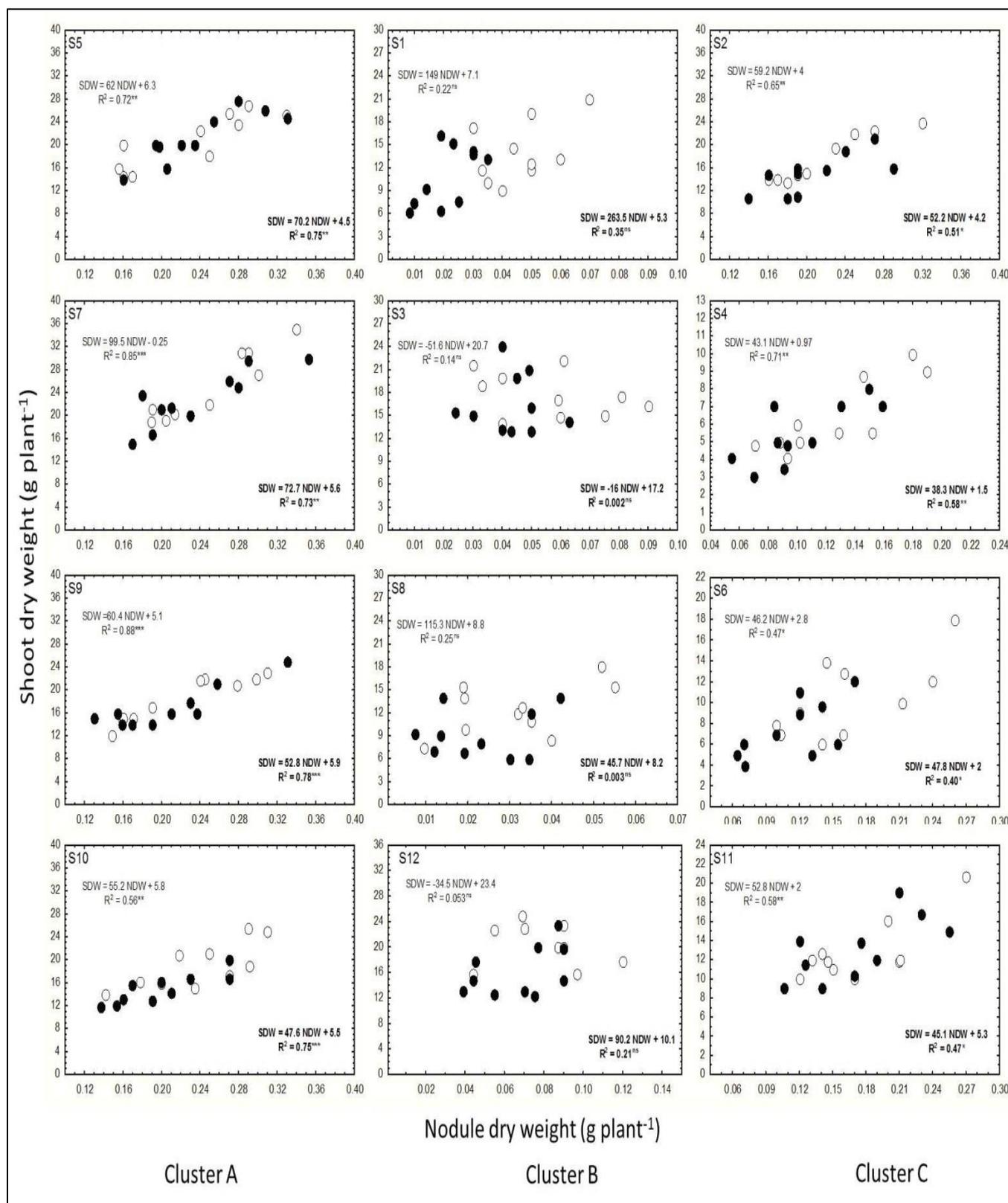
### **3.3. Performance de la symbiose et pH de la rhizosphère**

Nous montrons dans la figure 9 les relations trouvées entre la biomasse sèche des parties aériennes (SDW) et la biomasse sèche des nodules (NDW) et les régressions linéaires correspondantes effectuées au niveau de chaque site.

Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre NDW et SDW dans le cluster de sol B au cours des deux saisons de croissance. Par contre, ces deux variables de la plante étaient significativement corrélées dans les clusters A et C.

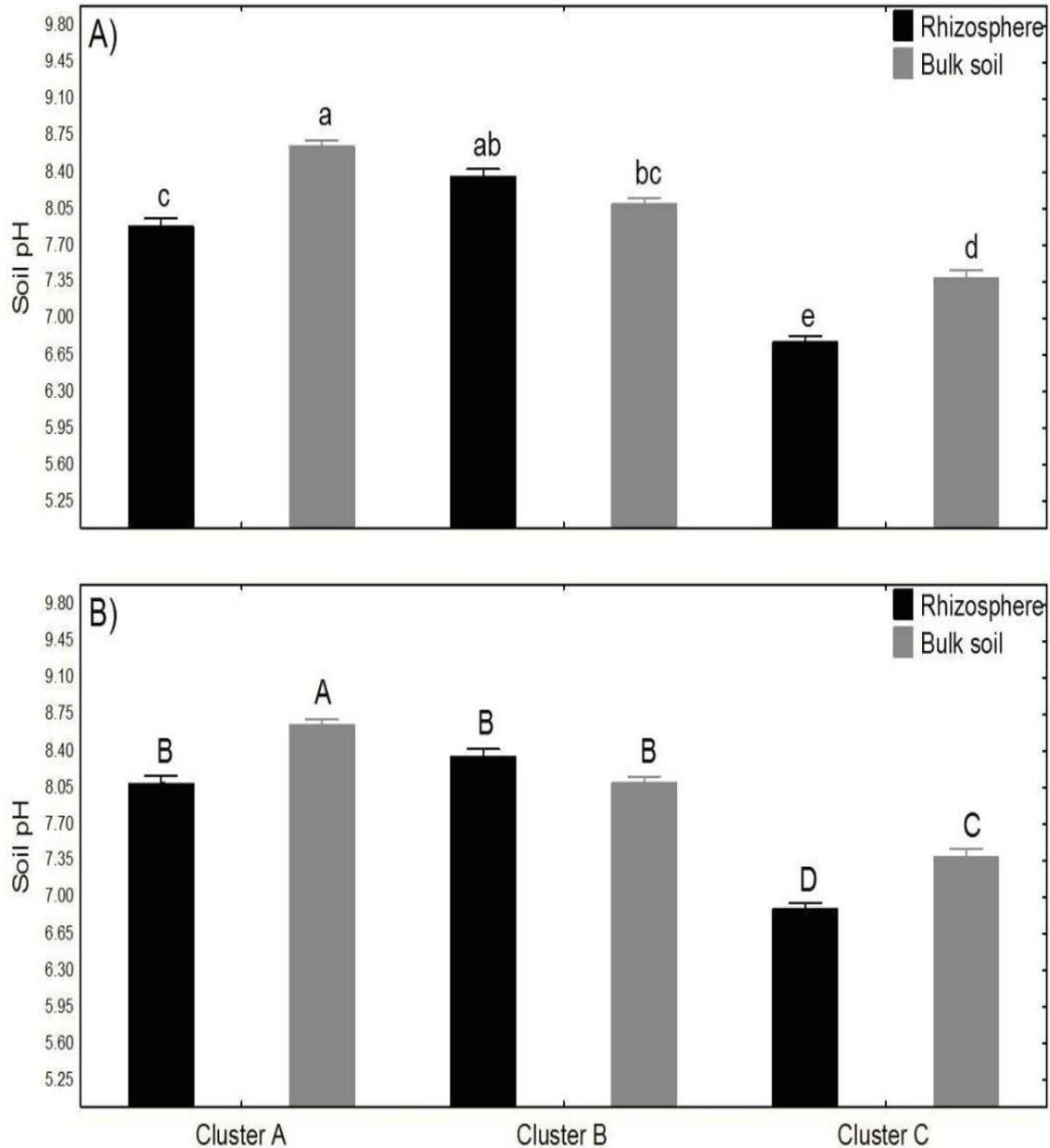
Des concentrations plus élevées de l'EURS ont été observées dans les sols du cluster A (de 99,5 à 55,2 et de 72,7 à 47,6 g SDW g<sup>-1</sup> NDW en 2016 et 2017 respectivement) que dans le cluster C (de 59,2 à 43,1 et de 52,2 à 38,3 g SDW g<sup>-1</sup>NDW). Ces données étaient également moins dispersées dans le cluster A.

*Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.*



**Figure 9:** Efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne EURS de la fève dans les différents sites et au niveau de chaque cluster de sol durant les deux saisons de croissance 2016 et 2017. Les valeurs sont la moyenne de 10 répétitions par site. R<sup>2</sup> coefficient de détermination de la droite de régression. \*, \*\*, \*\*\* indiquent le degré de signification p < 0.05, p < 0.01 et p < 0.001 respectivement,

La figure 10 montre que nous avons également observé une acidification significative dans la rhizosphère des sols correspondant aux clusters A et C.



**Figure 10:** pH de sol de la rhizosphère et des sols bulk correspondants dans les différents clusters de sol. (A,B et C) et durant les deux saisons de croissance 2016 (A) et 2017 (B). Les valeurs sont la moyenne de 4 répétitions par site. Les lettres sur les barres de l'erreur standard représentent la signification du test de (Tukey) de l'ANOVA à un facteur (cluster) ( $p < 0.05$ ).

L'étendue de l'acidification doit être calculée en termes d'activité protonique; noté  $a_{H^+}$ , avec  $a_{H^+} = 10^{-pH}$ . Les calculs ont montré que les sols étaient beaucoup plus acidifiés dans le cluster C que dans le cluster A (tableau 4). Par contre, le pH de la rhizosphère a significativement augmenté dans les sols du cluster B au cours de la saison 2016, et aucune différence significative avec le pH du sol bulk n'a été observée l'année suivante (voir Figure 10).

**Tableau 4:** Différence de l'activité protonique entre sol de la rhizosphère et sol bulk dans le cluster A (riche en P) et C (déficient en P) au cours des deux saisons de croissance (moyenne  $\pm$  erreur standard, n = 16).

Saison de croissance	Clusters de sol	$\Delta a_{H^+}$ (rhizosphère - bulk)
2016	A	$1.56.70^{-08} \pm 4.54.10^{-09b}$
	C	$1.42.10^{-07} \pm 2.83.10^{-08a}$
2017	A	$7.66.10^{-09} \pm 2.06.10^{-09b}$
	C	$9.74.10^{-08} \pm 2.31.10^{-08a}$

#### 3.4. Teneurs en phosphore et en calcium au niveau de la fève (Vicia faba minor L.)

Les résultats présentés dans le tableau 5 indiquent que les concentrations du P dans les différents compartiments: parties aériennes et racines de la fève variaient de façon significative ( $p < 0,001$ ) selon le groupe de sols.

Les concentrations de P les plus faibles ont été trouvées dans les plantes du cluster C durant les deux saisons de croissance; en 2016 ( $1,7 \pm 0,1$  et  $1,2 \pm 0,1$  mg g<sup>-1</sup>, respectivement) et en 2017 ( $1,6 \pm 0,1$  et  $1,3 \pm 0,12$  mgg<sup>-1</sup>). Par contre, les concentrations de P les plus élevées ont été observées chez les plantes du cluster A et dans le cluster B, mais seulement durant la première saison de croissance (tableau 5).

*Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.*

**Tableau 5:** Concentrations en P et Ca dans les parties aériennes et les racines et absorption de P et Ca par la fève dans les trois clusters de sol A, B et C (moyenne  $\pm$  erreur-type, n = 40). Ratio élémentaire calculé sur une base molaire.

Cluster de sol	Saison de croissance	P partie aérienne (mg g <sup>-1</sup> )	P racine (mg g <sup>-1</sup> )	P absorbé (mg plt <sup>-1</sup> )	Ca partie aérienne (mg g <sup>-1</sup> )	Ca racine (mg g <sup>-1</sup> )	Ca absorbé (mg plt <sup>-1</sup> )	Ca/P absorbé ratio
<i>p</i> -value		***	***	***	***	***	**	***
<b>A</b> (S5. S7. S9 et S10)	2016	6.9 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	3 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	154 $\pm$ 16 <sup>a</sup>	7.6 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	4.4 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	170 $\pm$ 10 <sup>ab</sup>	0.88 $\pm$ 0.06 <sup>c</sup>
<b>B</b> (S1. S3. S8 et S12)		3.6 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	2.1 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	62.6 $\pm$ 4.7 <sup>b</sup>	7.2 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	3.8 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	120 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	1.50 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2. S4. S6 et S11)		1.7 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	1.2 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	25.1 $\pm$ 3.5 <sup>c</sup>	15.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	5.8 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	210 $\pm$ 30 <sup>a</sup>	6.46 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>
<b>A</b> (S5. S7. S9 et S10)	2017	4.9 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	2.6 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	101.3 $\pm$ 13.3 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	4 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	140 $\pm$ 10 <sup>ab</sup>	1.04 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>
<b>B</b> (S1. S3. S8 et S12)		3.6 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	2.8 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	48.8 $\pm$ 4.4 <sup>b</sup>	6.6 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	3.9 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	90 $\pm$ 5 <sup>b</sup>	1.46 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2. S4. S6 et S11)		1.6 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.3 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	20.3 $\pm$ 2.6 <sup>c</sup>	14 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	6.1 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	170 $\pm$ 20 <sup>a</sup>	6.48 $\pm$ 0.42 <sup>a</sup>

\*\*, \*\*\* stands for  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ . Different letters indicates significant difference.

Inversement, les concentrations de Ca dans les parties aériennes et les racines étaient significativement plus grandes ( $p < 0,001$ ) dans le cluster C que dans les clusters A et B, qui ne présentaient aucune différence.

L'absorption du P et du Ca a présenté presque les mêmes différences selon le groupe de sols (tableau 5). L'absorption de P la plus faible a été observée dans le cluster C, pendant les deux saisons de croissance, et la plus élevée dans le cluster A. Les sols du cluster B présentaient des valeurs intermédiaires de P absorbé.

Des résultats inverses ont été obtenus avec l'absorption de Ca, puisque la valeur de Ca absorbé la plus élevée a été trouvée dans le cluster C et la valeur la plus faible dans le cluster B.

Le tableau 4 montré également le ratio Ca /P absorbé calculé sur une base molaire. On peut voir que le rapport Ca / P absorbé varie de façon marquée selon le groupe de sols. Il variait d'une valeur proche de l'unité dans le cluster A, et d'environ 6,5 dans le cluster C. Le cluster B présentait des valeurs intermédiaires, plutôt proches du cluster A.

#### **4. Discussions**

Le classement en cluster basé sur les propriétés physiques et chimiques des douze sols calcaires (voir tableau 1) nous a permis de distinguer trois clusters (groupes) de sol avec des propriétés contrastées. (voir le tableau 3).

- Le cluster de sol A était relativement riche en P, contenait beaucoup plus de  $\text{CaCO}_3$  et était plus alcalin que les autres.
- Le cluster de sols C présentait des propriétés opposées; c'est-à-dire déficient en P, l'alcalinité et la teneur en  $\text{CaCO}_3$  la plus faible. Cependant, les deux clusters A et C présentaient la même faible teneur en N total.
- Le cluster de sols B a montré une teneur en N total beaucoup plus élevée que celle des clusters A (P-riche) et C (P-déficient), mais aussi les valeurs intermédiaires des concentrations en P (Olsen et total), de la teneur en  $\text{CaCO}_3$  et de pH. En conséquence, le cluster de sols B est ci-après dénommé le cluster N-riche.

Les résultats obtenus en ce qui concerne la biomasse de la féverole et l'efficacité de la symbiose rhizobienne (EURS) étaient en bon accord avec ceux de la littérature (voir les

Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.

figures 8 et 9). Il a été observé une augmentation de la biomasse des parties aériennes (SDW) et de l'EURS avec la disponibilité de P dans des conditions alcalines (e.g., Alkama *et al.*, 2012, Lazali *et al.*, 2016). De même, la fixation de l' $N_2$  est inhibée dans les environnements riches en N (e.g., Tang *et al.*, 1999, Hinsinger *et al.*, 2003). Cela a été observé dans les sols riches en N regroupés dans le cluster B, car aucun EURS significatif n'a été trouvé.

Nos résultats ont également montré que la fève maintenait des niveaux relativement élevés d'EURS malgré une carence en P (voir Figure 9). Ce résultat montre une bonne adaptation de la variété cultivée aux conditions locales en ce qui concerne la fixation de  $N_2$ . Nous avons également constaté que le rapport racines/parties aériennes de la fève augmentait considérablement sous la carence en P (groupe C) durant les deux saisons de croissance (voir la figure 8). Ces résultats indiquent que la carence en P a conduit la fève à augmenter l'exploration racinaire. Cela a également été observé par Liu *et al.* (2016a) pour la fève dans un sol alcalin au laboratoire.

De même, une acidification a été fréquemment observée dans la rhizosphère de légumineuses fixant  $N_2$  cultivées dans des conditions de sol neutres à alcalines (e.g, Tang *et al.*, 1999, Rose *et al.*, 2010). Nos mesures de pH ont montré que l'acidification était beaucoup plus importante dans les sols pauvres en P que dans les sols riches en P (voir tableau 4), suggérant que les racines de fève libéraient un plus grand flux de protons en augmentant la solubilisation des minéraux Ca-P dans les sols déficients en P. Une telle réponse de la plante à la déficience en P est en accord avec plusieurs études antérieures (e.g, Hinsinger, 2001, Zhu *et al.*, 2005, Bera *et al.*, 2018).

Fait intéressant, nos mesures effectuées sur les plantes ont également montré une augmentation de la concentration et de l'absorption de Ca avec la disponibilité décroissante de P à partir du cluster A jusqu'à C (voir le tableau 5). La biomasse séchée des racines (RDW) et l'absorption de Ca varie de la même manière entre les clusters A et C (voir Figure 8 et Tableau 5), ce qui suggère un contrôle de l'absorption de Ca par la capacité d'échange cationique des racines (Li *et al.*, 2011). Cependant, la plus grande partie du Ca supplémentaire absorbé par la fève dans le groupe C a été affecté aux parties aériennes (voir le tableau 5). À l'inverse, les concentrations et l'absorption du P ont augmenté avec la disponibilité du P.

De telles variations opposées entre l'absorption de Ca et de P ont produit une diminution marquée du ratio Ca/P absorbé avec la disponibilité en P du sol. Le ratio molaire Ca / P le

Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.

plus faible a été obtenu dans le cluster A riche en P. Il variait de 0,88 à 1,04 selon l'année de culture. Ce rapport augmente nettement à 6,5 dans les sols déficients en P (cluster C). Les faibles ratios Ca/P absorbé des clusters B et A ont été surprenante étant donné que les légumineuses sont reconnues à prendre plus Ca que les céréales (blanc et Broadley., 2003; Li *et al.*, 2011), et qu'un rapport Ca / P proche de l'unité a été rapportée pour les céréales (e.g. Jones *et al.*, 1990). Ici, seul le groupe C déficient en P présentait un rapport Ca/P correspondant aux valeurs habituellement rapportées pour les légumineuses (e.g. Li *et al.*, 2011). Néanmoins, une telle augmentation du ratio Ca/P absorbée avec le gradient de difficulté pour accéder aux sources minérales Ca-P; c'est-à-dire de conditions riches en P à déficientes en P, a également été observée avec Brassica et le maïs dans des expérimentations en solution de culture (Akhtar *et al.*, 2009a, b, Bera *et al.*, 2018).

Une telle connaissance manquait pour la fève, surtout en avec culture au champ. Il convient également de noter que le lien entre l'acidification (efflux de protons) et l'absorption de Ca (influx de Ca), également observé par Akhtar *et al.* (2009a, b) et Bera *et al.* (2018), peut expliquer l'augmentation de l'acidification de la rhizosphère dans les sols déficients en P (voir le tableau 4).

D'autre part, comme l'ampleur de la fixation de N<sub>2</sub> (EURS) doit contrôler la plus grande partie de l'efflux de protons produit par les racines des légumineuses (e.g. Tang *et al.*, 1999, Hinsinger *et al.*, 2003), la diminution de l'EURS dans le cluster C déficient en P (voir la figure 9) devrait produire le résultat inverse, c'est-à-dire une acidification plus faible. Ce n'était pas le cas ici (voir le tableau 4). Ceci décrit la contribution d'autres processus racinaires tels que l'absorption de Ca et l'exsudation de proton.

Le ratio Ca/P absorbée a peu augmenté dans le cluster B riche en N comparativement au cluster A. Cependant, les concentrations de Ca dans les racines et les parties aériennes n'étaient pas significativement différentes, et l'absorption de Ca était également un peu plus faible dans le cluster B (voir Tableau 5). Ceci suggère que la fève n'a pas augmenté l'absorption de Ca en essayant de compenser la faible disponibilité de P du groupe B, peut-être parce que la disponibilité de P était encore relativement proche du cluster A riche en P, beaucoup plus proche que celle entre le cluster B et le cluster C déficient en P (voir tableau 3).

Une alcalinisation de la rhizosphère a également été observée dans les sols riches en N du cluster B (voir Figure 10), ce qui résultait certainement de l'inhibition de la fixation de N<sub>2</sub>

Chapitre 2- Acquisition du phosphore et absorption du calcium par la fève (Vicia faba L.) en sols calcaires.

(Tang *et al.*, 2004), puisque pas d'EURS significatif a été également trouvé dans ce cluster de sols (voir Figure 3). En ce qui concerne les processus de la rhizosphère, une telle alcalinisation induite par les racines doit diminuer la solubilité de l'hydroxyapatite (e.g., Hinsinger, 2001). et donc son taux de dissolution également (Gérard *et al.*, 2017).

Ce résultat suggère que la fève n'a pas tenté de prendre plus de Ca dans le cluster B du sol à cause de la vitesse de dissolution plus lente de l'hydroxyapatite dans la zone racinaire. Il est possible que la dissolution des minéraux Ca-P n'a pas contrôlé l'absorption de P dans le cluster B, comme l'ont constaté Gérard *et al.* (2017), en comparant les résultats de leur modélisation avec les changements mesurés de la disponibilité de P dans la rhizosphère d'une plante alcalinisante (maïs) cultivée dans un sol alcalin (Latati *et al.*, 2014).

D'autres processus rhizosphériques doivent contrôler l'acquisition de P dans ces conditions. Leur nature peut être encore chimique, à travers l'effet synergique de l'absorption du Ca sur la désorption du P (Devau *et al.*, 2010, 2011), ou peut avoir une origine biologique, par la dégradation des sources du P organique (Liu *et al.*, 2016a; Wang *et al.*, 2017). La libération de ligands organiques peut également être impliquée dans l'acquisition de P par la fève dans des sols alcalins (e.g. Rose *et al.*, 2010). Ces ligands organiques, en particulier le citrate, peuvent induire la désorption de P et favoriser la dissolution des sorbants P en tant que minéraux argileux (e.g. Henintsoa *et al.*, 2017). Cependant, l'activité de la phosphatase et les ligands organiques n'ont pas été mesurés dans cette étude, ce qui rend d'autres discussions sans but sur ce sujet.

Enfin, il convient de noter que les résultats du tableau 3 montrent également la présence d'un gradient de  $\text{CaCO}_3$  dans les trois groupes de sols, avec un minimum dans le cluster C déficient en P et un maximum dans le cluster A riche en P.

La dissolution du carbonate de calcium est bien connue pour tamponner l'acidification. Cependant, nous croyons qu'une telle différence dans la teneur en  $\text{CaCO}_3$  des sols pauvres en P et riches en P n'était pas responsable d'une acidification moindre mesurée dans le cluster A du sol (voir le tableau 4).

En supposant le contraire, la différence de flux de protons calculée entre les groupes A et C (voir le tableau 4) serait attribuée à tort à l'activité racinaire, et les résultats actuels seraient incompatibles avec la littérature, qui montre également une augmentation du flux de protons

avec une déficience en P (Tang *et al.*, 2004, Alkama *et al.*, 2012, Liu *et al.*, 2016a) et une relation entre l'acidification et l'absorption de Ca (Ahktar *et al.*, 2009a, b, Bera *et al.*, 2018).

## **5. Conclusion**

Dans l'ensemble, les résultats au champ qu'on a trouvé étaient en accord avec ceux obtenus lors d'études précédentes, bien que généralement réalisés à l'échelle du laboratoire. Les deux études ont montré une augmentation de l'acidification induite par les racines et l'exploration des racines dans les sols alcalins déficients en P, vraisemblablement en essayant d'augmenter l'absorption de P par une solubilisation plus importante des minéraux Ca-P. Nous avons également trouvé que la fixation de N<sub>2</sub> est inhibée et qu'une alcalinisation de la rhizosphère se produit dans les sols riches en N.

Une autre découverte faite dans cette recherche concerne le Ca dans les plantes. Nous avons trouvé que la féverole fixatrice de N<sub>2</sub> augmentait nettement l'absorption de Ca avec l'ampleur de la déficience en P. Ce processus devrait en outre solubiliser le réservoir minérale Ca-P de ces sols calcaires. Le ratio Ca / P absorbé a augmenté de manière semblable. Une telle augmentation de l'absorption de Ca par la féverole n'était pas liée à l'exploration racinaire, mais correspondait à l'augmentation de l'acidification de la rhizosphère avec une déficience en P, comme cela a été constaté par des recherches antérieures réalisées avec des expérimentations en solution de culture.

Nous avons également constaté que l'absorption de Ca n'augmentait pas lorsque la fixation de N<sub>2</sub> était inhibée. Cela peut être induit par un taux de dissolution plus lent des minéraux Ca-P lors de l'alcalinisation. Ce résultat a confirmé que d'autres processus rhizosphériques devraient contrôler l'absorption de P dans ces conditions, comme la désorption de P, la médiation enzymatique pour la dégradation du P organique ou la libération de ligands organiques par les racines.

Peu importe la nature des processus d'acquisition P impliqués par la féverole, ils se sont révélés inefficaces pour libérer suffisamment de P des sols calcaires à P limité, car l'absorption de P était beaucoup plus faible que dans les sols riches en P. Si la plasticité de l'absorption de Ca est confirmée et éventuellement étendue à d'autres études, ce processus d'acquisition de P devrait être un nouveau levier à considérer pour la sélection et la conception de variétés efficaces adaptées aux sols alcalins.

### **CHAPITRE III :**

***Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor L.*) – avoine (*Avena sativa L.*) sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.***

## **Chapitre 3- Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor* L.) – avoine (*Avena sativa* L.) sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.**

### **1. Introduction**

La diversité végétale par les associations de cultures est le moyen le plus prometteur pour réaliser une intensification écologique des agro- écosystèmes (Cassman, 1999).

Plusieurs études suggèrent les associations céréales - légumineuses comme un moyen efficace pour accélérer la production de légumineuses avec la culture des céréales tout en améliorant l'assimilation de P et la FSN dans les sols à faible teneur en P et N. (Betencourt *et al.*, 2012, Latati *et al.*, 2013, Martins *et al.*, 2017).

Le principe de facilitation et de complémentarité d'utilisation des ressources nutritives dans le système d'association légumineuses - céréales, fait intervenir divers mécanismes rhizosphériques qui sont définis par plusieurs stratégies d'adaptation morphologiques, physiologiques et biochimiques pour faire face au déficit en nutriments (Raghothama, 1999; Hinsinger, 2001; Vance *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2013).

Parmi les mécanismes biochimiques, l'acidification de la rhizosphère suite à la FSN par les légumineuses est l'un des mécanismes susceptibles d'améliorer l'acquisition de N et P dans l'association légumineuses- céréales dans les sols alcalins (Latati *et al.*, 2016b).

D'autres mécanismes sont aussi impliqués dans la modification de pH par les racines et qui sont liés à la libération de protons (Hinsinger *et al.*, 2003), l'exsudation d'acides organiques (Ohwaki et Hirata, 1992), ou l'assimilation d'autres nutriments comme le calcium Ca (Hinsinger, 2001, Devau *et al.*, 2010).

En raison du potentiel de rendement supérieur (over yielding), les systèmes d'association féverole - céréales sont largement utilisés dans de nombreux pays, et des études récentes sur ces systèmes rapportent une augmentation de 20% de la production dans une association avec maïs sans apports supplémentaires d'engrais et plus de 38% d'augmentation avec un apport supplémentaire de P (Li *et al.* 2003), une augmentation dans l'absorption de N de la céréales

### Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

en association (maïs ou blé) par rapport à la culture seul de céréales (Li *et al.*, 2003), une amélioration significative de l'acquisition du P dans une association avec le blé pour les deux espèces (Li *et al.*, 2015a), et aussi dans une association avec le maïs (Li *et al.* 1999).

En outre, la féverole est caractérisée par une capacité élevée d'exsudation de citrate (Li *et al.*, 2010), et de modification du pH de la rhizosphère (Schubert *et al.*, 1990), et de libération de proton (Li *et al.*, 2007).

Cependant, les associations céréales - légumineuses comme pratique agronomique alternative est peu adoptée dans l'agriculture algérienne et méritent d'être améliorées (Latati *et al.*, 2013), notamment par l'introduction de nouvelles cultures d'associations fourragères. La féverole dont le potentiel de rendement est confirmé pour certaines zones peut être introduite aussi en association.

L'objectif visé par la présente étude est d'évaluer le système d'association féverole- avoine. Notre approche méthodologique vise à tester sous conditions contrôlées (essai factoriel), et en conditions d'une agriculture biologique, d'une part ; les performances de cette association à travers l'étude de la croissance, la nodulation et le rendement des espèces en association, et d'autre part, l'effet de cette association sur la biodisponibilité des éléments nutritifs (P, N et Ca) pour clarifier certains mécanismes qui peuvent contrôler les échanges rhizosphériques entre les deux espèces en matière de facilitation et de partage des ressources nutritives en milieu déficient en phosphore et en azote.

## **2. Matériels et méthodes**

### **2.1. Localisation et caractéristiques du site de l'essai**

L'essai a été réalisé durant la saison de croissance 2016 - 2017 au niveau de la station expérimentale de l'ITGC à Alger (Oued Smar), située en zone littorale au niveau de la plaine de de la Mitidja (36°42'25 N 3°09'47 E Altitude 20 m).

Le climat est de type Méditerranéen sub- humide avec des hivers humides et frais et des étés secs et chauds. Les sols sont d'apport alluvial, très profonds et avec une bonne capacité de rétention en eau.

## **2.2. Conditions de l'essai**

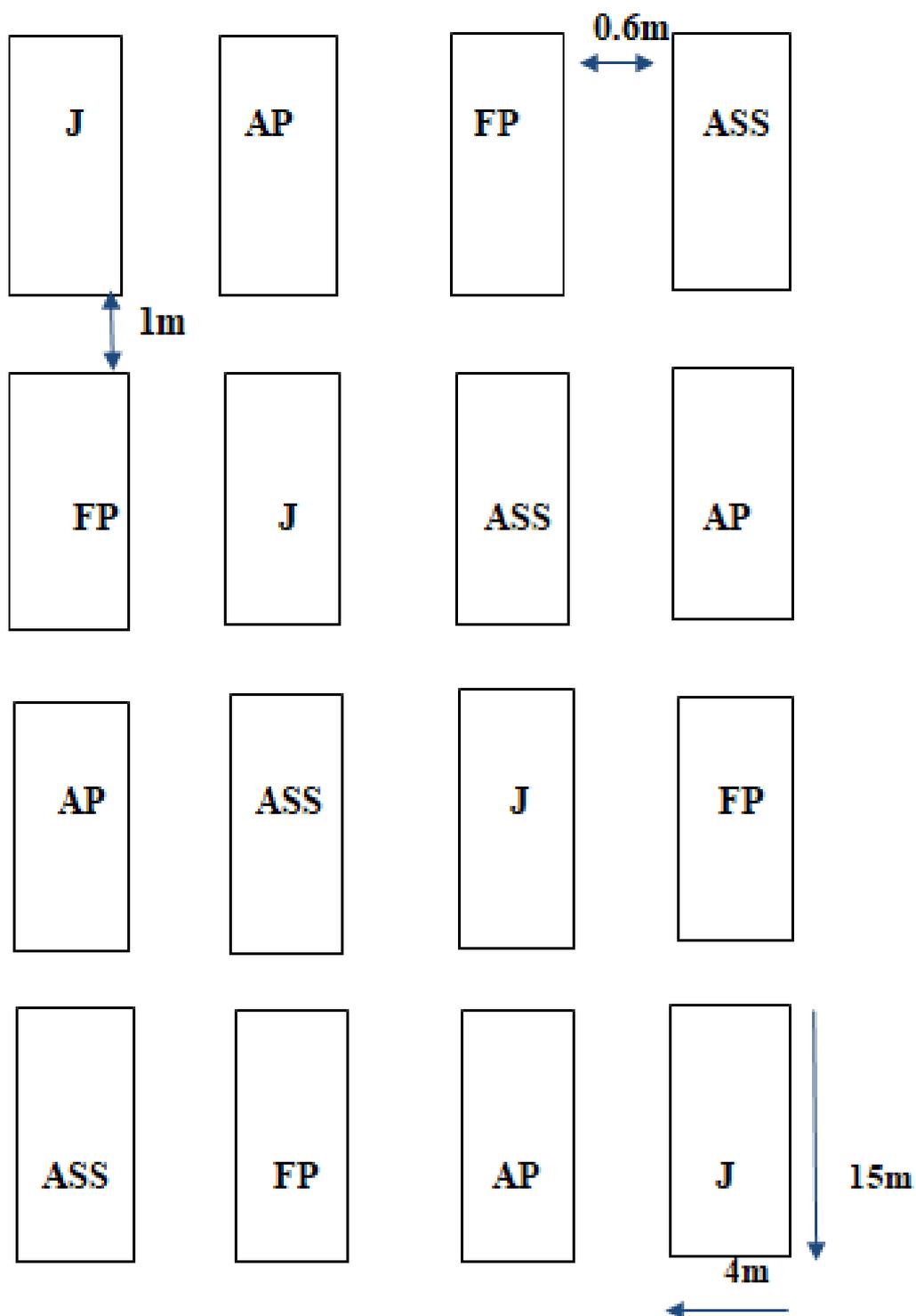
Les opérations de travail du sol ont été réalisées en décembre, soit un labour avec une charrue à soc, suivi d'une reprise avec deux passages de cover- crop et enfin par le passage d'une herse pour préparer le lit de semence. Le semis séparé des deux espèces en association a été réalisé manuellement en début janvier (le 05/01/2017).

L'avoine est semée à une dose de 300 graines/m<sup>2</sup> pour les parcelles en culture pure et 200 graines/m<sup>2</sup> pour les parcelles en association de culture, avec un écartement de 20 cm entre les lignes. Tandis que pour la féverole, elle est semée à une dose de 30 graines/m<sup>2</sup> pour les deux modalités de culture, en pure ou en association avec un écartement de 25 cm entre les lignes et 20 cm entre les plants.

Le matériel végétal utilisé concerne des variétés largement utilisée par les agriculteurs locaux, il s'agit de la variété Sidi Aich pour la féverole, et la variété Avon pour l'avoine.

## **2.3. Dispositif expérimental**

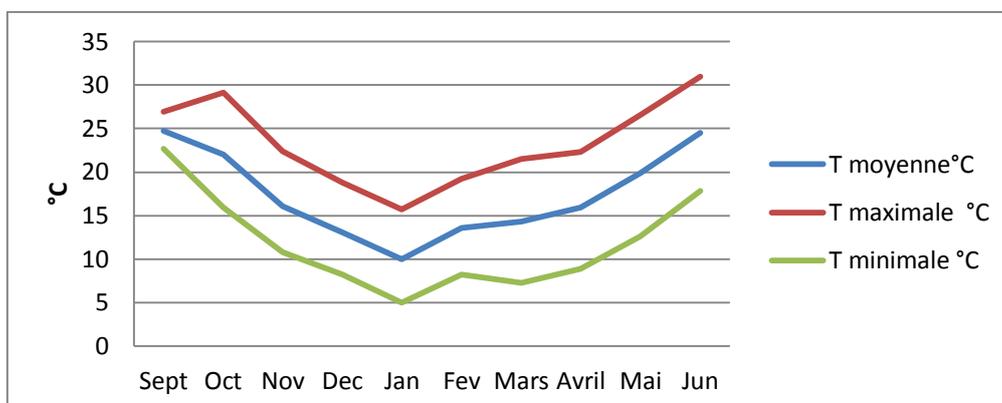
Le dispositif expérimental utilisé est un carré latin à quatre répétitions (Figure 11). Un seul facteur étudié qui est le système de culture. Il s'agit de quatre modalités de culture : féverole en pure, avoine en pure, association féverole-avoine et jachère, La surface totale de l'essai est de 1300 m<sup>2</sup>, et chaque modalité de culture est une micro- parcelle de 60 m<sup>2</sup> (15m x 4m).



**Figure 11:** Schéma du dispositif expérimental de l'essai

## 2.4. Conditions climatiques

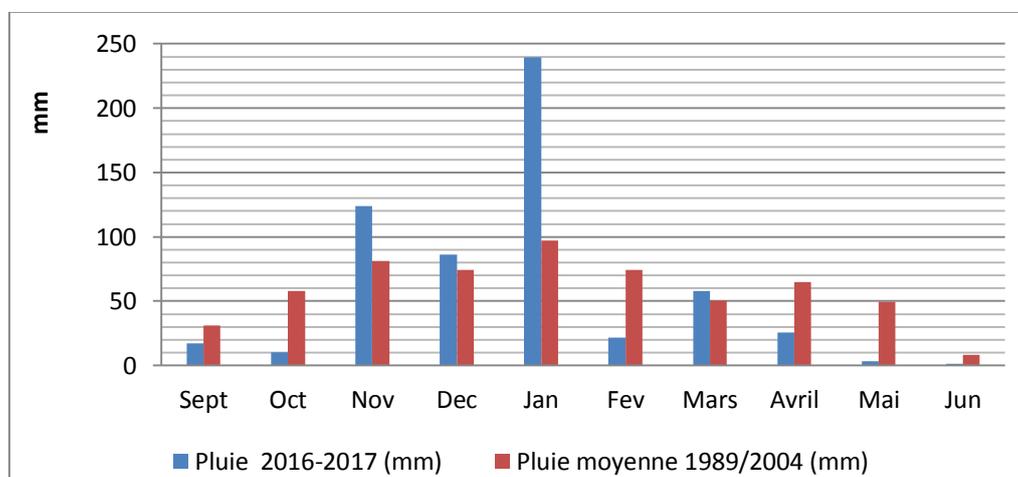
### • La température



**Figure 12:** Evolution des températures (saison de croissance 2016-2017) ONM, 2017

Les températures moyennes enregistrées durant le cycle de culture varient entre 10 C° et 24.7 C°. Le mois de janvier était le plus froid avec une température moyenne de 10°C. Le pic de température a été enregistré au mois de juin avec une maximale de 31°C (figure 12)..

### • La pluviométrie



**Figure 13:** Evolution des précipitations (saison de croissance 2016-2017) ITGC, 2017

La pluviométrie totale enregistrée durant la campagne 2016/2017 était de 587. D'après la figure 13, le début de campagne a connu un déficit en pluie en septembre et octobre, alors que des précipitations importantes sont enregistrées par la suite en novembre et surtout en janvier (239.4 mm). D'autres précipitations moins importantes sont enregistrées de février jusqu'à

avril. Toutefois, ces conditions de pluies favorables ont permis un développement normal des différentes cultures installées.

### **2.5. Suivi de la culture**

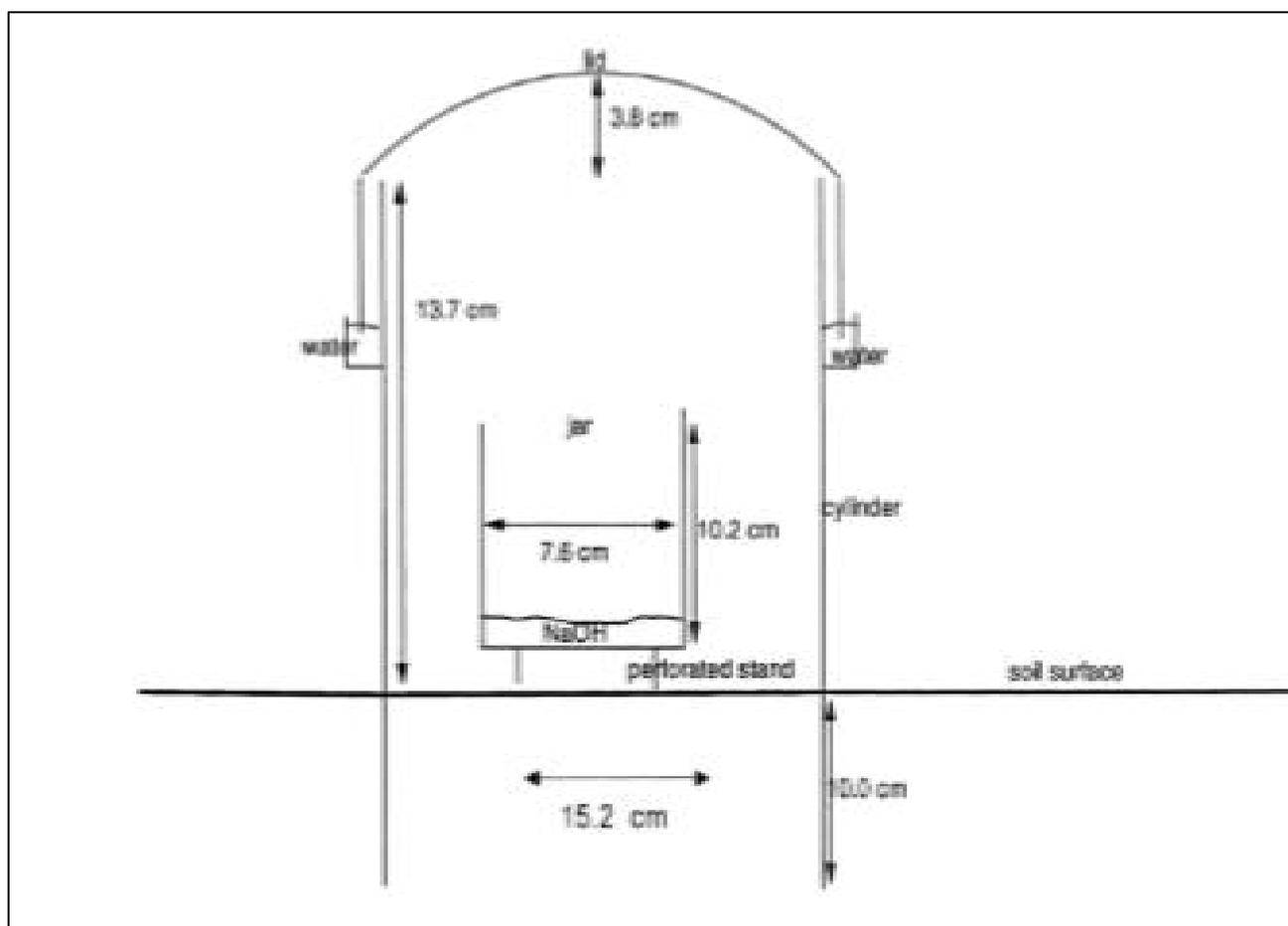
Trois désherbages ont été réalisés manuellement 60, 75 et 125 jours après semis. Un traitement insecticide contre sitone et puceron avec le produit Decis EC 25 (0.5 l/ha) a été réalisé au stade 3 feuilles et avant floraison de la féverole. Un traitement fongique préventif avec Amistar Extra (1l/ha) a été effectué au stade début floraison. La récolte a été réalisée manuellement en fin Mai pour la culture de féverole, et début juin pour la culture d'avoine.

### **2.6. Echantillonnage du sol initial et analyses physico-chimiques**

Cinq échantillons de sol sont prélevés avant la mise en place de l'essai à l'aide d'une tarière, à une profondeur de 25 cm, pour déterminer les propriétés physiques et chimiques du sol initial. Les échantillons sont séchés, broyés et tamisés (2 mm) avant leur analyse. Les paramètres suivants sont concernées par les analyses chimiques: N total déterminé par la méthode de Kjeldahl, N assimilable par la méthode Devarda, P assimilable par colorimétrie en utilisant la méthode de Joret-Hebert (1955), la matière organique par la méthode ANNE (Pauwels *et al*, 1992), le calcaire total par méthode volumétrique au calcimètre de Bernard, pH eau et pH KCl (pH mètre à électrode de verre), conductivité électrique, Les cations ( Ca, Na et K) dosés par spectrophotométrie de flamme (model Jenway PEP7) après une extraction dans une solution d'acétate d'ammonium 1N à pH 7 (Petard, 1993). La granulométrie est effectuée au moyen de la pipette de Robinson (Pauwels *et al.*, 1992).

### **2.7. Mesure de la respiration du sol**

Deux cylindres en PVC, mesurant chacun 16 cm de diamètre et 30 cm de hauteur, ont été installés après la levée de la culture au niveau de chaque micro- parcelle, enfoncés dans le sol à une profondeur de 10 cm (voir schéma en figure 13). La méthode utilisée est celle citée par Latati *et al.* (2014) qui consiste à piéger le CO<sub>2</sub> contenu dans les enceintes en utilisant une solution de soude (1M) pendant 24h d'incubation. La soude est ensuite titrée après précipitation du CO<sub>2</sub> avec du BaCl<sub>2</sub> (20%) en excès avec une solution d'HCl (1M). Les résultats sont exprimés en gCO<sub>2</sub> /m<sup>2</sup>/ jour.



**Figure 14:** Schéma du dispositif de mesure du CO<sub>2</sub> (Chevallier et *al.*, 1998 modifié par Latati et *al.*, 2014).

### 2.8. Mesure de la biomasse des adventices

Pour identifier l'effet de l'association sur la densité des mauvaises herbes, la biomasse des adventices a été suivie dans trois prélèvements correspondant aux différents stades de développement de la culture de féverole (levée, stade foliaire et début floraison) au niveau de chaque modalité de culture (monoculture et culture en association). La biomasse des adventices est estimée sur 1m<sup>2</sup> et répétée deux fois dans chaque micro-parcelle.

### 2.9. Échantillonnage et analyses

Les prélèvements sont effectués au stade plein floraison de la féverole, (stade critique de la fixation symbiotique de l'N<sub>2</sub>) par arrachage de 5 plants en entier pour chaque espèce et de façon aléatoire au niveau de chaque micro-parcelle pour les différentes modalités de culture.

### Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

Le sol de la rhizosphère est aussi récupéré dans les 5 plants prélevés au niveau de chaque espèce en association et en monoculture. Alors qu'au niveau des parcelles en jachère, deux échantillons de sol sont prélevés aléatoirement sur une profondeur de 20 à 25 cm.

Lors des prélèvements de plants de la féverole, les racines sont nettoyées et séparées des nodules. Les nodules ainsi récupérés sont comptés sur place,

Les plants prélevés sur les deux espèces, sont séparés en parties aériennes et racines, et récupérées pour séchage dans une étuve à 65 C° pendant 48 h, Après pesage de la matière sèche, les échantillons sont broyés avant d'effectuer les différentes analyses concernant l'N, le P et les cations (e.g. Ca, Na et K). Un échantillon du sol rhizosphérique est conservé à 4 C° pendant une nuit pour dosage de l'N assimilable. Le reste est séché et broyé avant d'effectuer les différentes analyses chimiques.

#### **2.9.1. Analyses effectuées sur végétale**

La méthode Kjeldahl (1883) décrite par Lamber (1975), est utilisée pour le dosage de l'N. La matière organique est minéralisée par l'acide sulfurique concentrée et transformée en N ammoniacal. La solution minéralisée est distillée et recueillie dans une solution d'acide borique avant d'être titrée avec l'acide sulfurique 0.05 N.

La teneur en P est déterminée après digestion de 0.1g de poudre végétale dans un mélange de 3 ml d'acide nitrique HNO<sub>3</sub> à 70% et 1 ml d'acide perchlorique HClO<sub>4</sub> à 70%, selon la méthode de Valizadeh *et al.* (2003). et dosage par colorimétrie (model 725s) en utilisant la méthode au vert malachite,

Les teneurs en calcium, potassium et sodium sont déterminées après incinération de 0.5 g de poudre végétale à 480 C° et attaque à l'HCl concentré (Didier De Saint Amand et Cas, 1967). Le dosage est effectuée par spectrophotomètre à flamme (model Jenway PEP7).

#### **2.9.2. Analyses du sol de la rhizosphère**

La teneur en N assimilable du sol de la rhizosphère est déterminée par la méthode de Devarda. Le dosage du P assimilable est réalisé par la méthode de Joret-Hebert (1955). Le pH eau est déterminé par un rapport sol/eau distillée de 2/5. La lecture est effectuée avec le pH mètre. Le pH KCl est déterminé avec la même méthode que le pH eau en ajoutant 3.725 g de KCL dans la solution sol/eau. La conductivité électrique est déterminée avec un rapport sol/eau distillée

de 1/5. La lecture est réalisée à l'aide d'un conductimètre. Les cations échangeables (calcium, potassium et sodium) sont extraits avec une solution d'acétate d'ammonium 1N à pH 7 (Petard, 1993). La lecture de ces trois éléments est effectuée par spectrophotométrie de flamme (model Jenway PEP7).

### **2.10. Mesures de la biomasse et du rendement en grain**

La biomasse et les rendements en grain sont estimés pour chacune des différentes modalités de cultures. Un mètre carré est récolté en 2 répétitions au niveau de chaque micro- parcelle.

### **2.11. Traitement statistique des données**

Le logiciel Statistica (version 8.5).est utilisé pour le traitement statistique des données. On a effectué une analyse de la variance ANOVA à un seul facteur (système de culture), et une comparaison de moyenne par le test de de Tukey à 0,05 de probabilité.

## **3. Résultats**

### **3.1. Caractéristiques physico-chimiques du sol initial**

Les principales caractéristiques physico-chimiques du sol initial sont représentées dans le tableau 6.

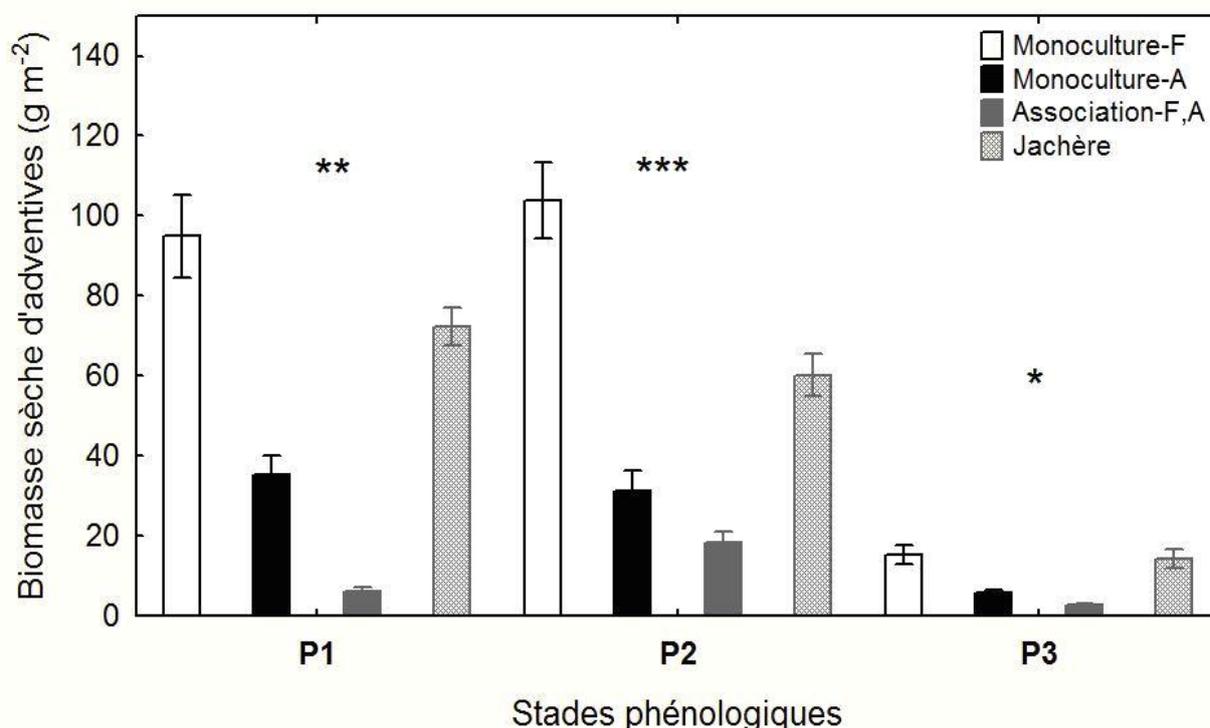
**Tableau 6:** Caractéristiques physiques et chimiques du sol initial

<b>Paramètres</b>	<b>Moyenne</b>	<b>ES</b>	<b>CV%</b>
N total (%)	1,82	0,3	17
N assimilable (ppm)	8,4	1,5	18
CaCO <sub>3</sub> (%)	0,5	0,1	32
Carbone Organique (%)	1,5	0,3	20
MO (%)	2,6	0,5	21
Argile (%)	55	5.5	6
Limon (%)	31.47	4.1	8
Sable (%)	13.53	3.6	12
pH <sub>eau</sub>	8,1	0,1	1,5
pH <sub>Kcl</sub>	7	0,6	7
Conductivité électrique (µs/cm)	109	23	21
P assimilable (ppm)	7,7	0,6	8
K (ppm)	12	1,2	10,6
Na (ppm)	8,5	1,3	15
Ca (ppm)	24,6	5,1	20

L'analyse de la granulométrie du sol (tableau 6) montre une forte proportion des particules d'argile (55%), suivi des limons (31.47%). On est donc en présence d'une texture argile. Les différentes analyses chimiques montrent que notre sol est non calcaire puisque le taux de  $\text{CaCO}_3$  est inférieur à 5%, mais alcalin puisque le pH est basique (8.1). Cependant, il est non salé puisque la conductivité électrique est faible ( $<0.6$  ms/cm). Le sol est très riche en N total ( $>0.15\%$ ) et se caractérise par une teneur moyenne en matière organique (2.6%). Cependant, ses teneurs en N et en P assimilables sont faibles ( $<10$  ppm). Pour ce qui est de la teneur en cation échangeables, le sol initial est plus riche en Ca par rapport aux autres cations K et Na (teneurs moyennes)

### 3.2. Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor* L.) – avoine (*Avena sativa* L.) sur la densité des adventices

La figure 15 montre l'évolution de biomasse sèche des mauvaises herbes dans les différentes modalités de culture (féverole pure, avoine pure, association féverole-avoine et jachère) à différents stades de développement des cultures.



**Figure 15:** Poids sec des mauvaises herbes ( $\text{g m}^{-2}$ ) dans les différentes modalités de culture (féverole pure, avoine pure, association et jachère) durant trois stades phénologiques de la culture de féverole (P1: Levée; P2: Foliaire; P3: Début floraison)

La biomasse sèche des adventices la plus importante est observée au niveau de la monoculture de la féverole, notamment en début de croissance de la culture. Cependant, l'évolution de cette biomasse au niveau de la monoculture de féverole est comparable à celle de la jachère au stade début floraison (P3). Alors qu'au niveau de la monoculture d'avoine, il est observé une faible biomasse des adventices en début de croissance de la culture par rapport à celle de féverole, mais qui atteint un même niveau que celui de la culture de féverole au stade début floraison.

Par contre, la culture en association des deux espèces a permis une importante réduction de biomasse sèche des adventices durant les trois stades de développement de la culture en comparaison avec la monoculture.

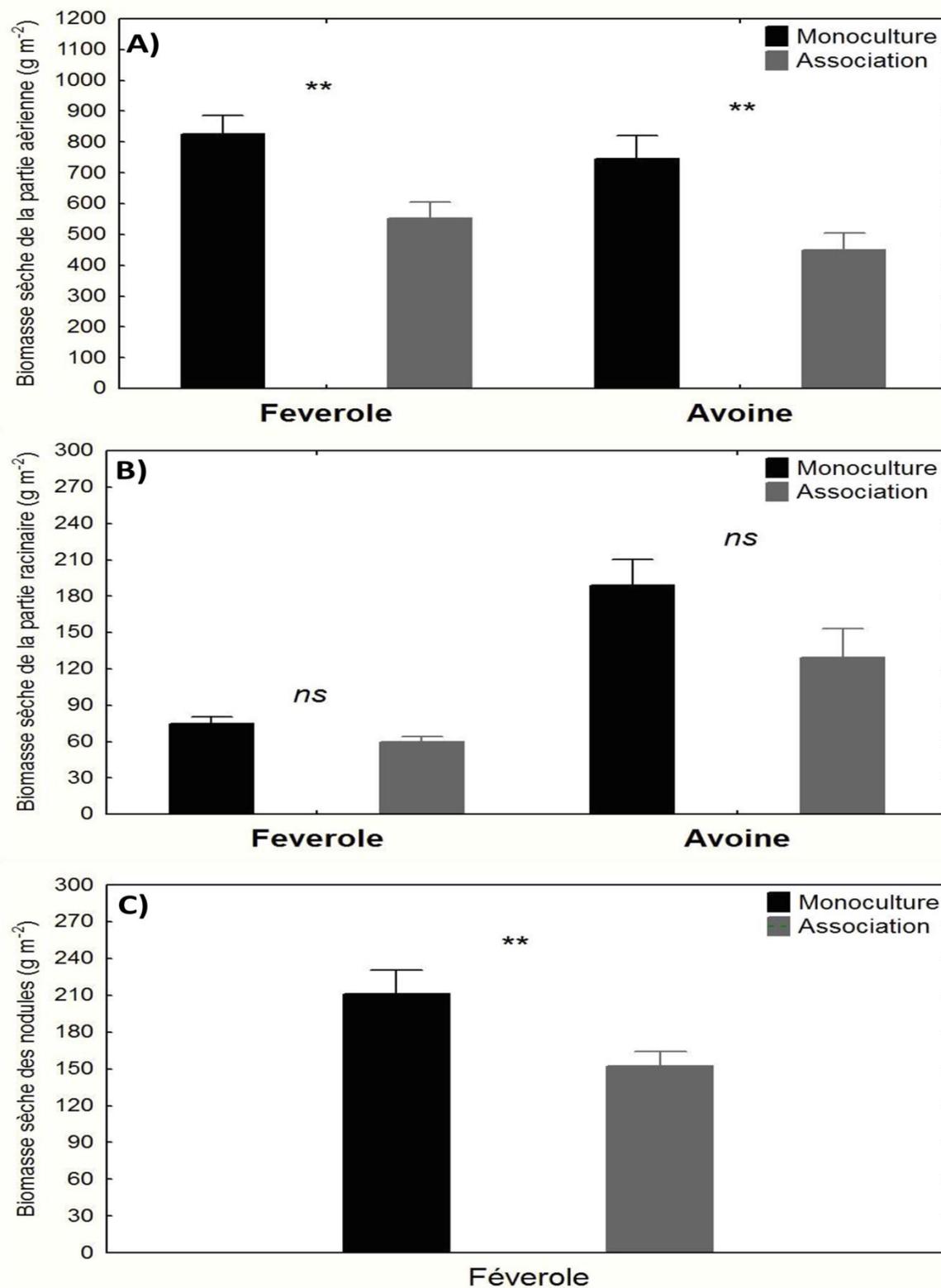
### **3.3. Evaluation de la croissance des plantes et de la nodulation**

La croissance, la nodulation et les rendements sont évalués dans les deux systèmes de culture en association et en monoculture (figures 16 A, B, et C).

Les résultats de la figure 16 montrent un effet significatif de la modalité de culture sur la biomasse sèche de la partie aérienne SDW chez les deux espèces, ainsi que sur la biomasse sèche des nodules NDW chez la féverole, alors qu'il n'y a pas eu d'effet significatif sur la biomasse sèche des racines RDW. Il est observé une diminution de la biomasse sèche de la partie aérienne, chez les deux espèces au niveau du système de culture en association par rapport à la monoculture, soit les diminutions de 32 et 40% respectivement chez la féverole et l'avoine (figure 16A).

La biomasse sèche de la partie aérienne dans la culture en association est de 560 g.m<sup>-2</sup> chez la féverole et de 440 g.m<sup>-2</sup> chez l'avoine. De même, la biomasse des nodules chez la féverole, est plus faible au niveau de l'association (150 g.m<sup>-2</sup>) comparée à celle de la monoculture (210 g.m<sup>-2</sup>), soit une différence de 28.6 % entre les deux modalités de culture (figure 16C). Alors que pour la biomasse sèche des racines, bien que la différence n'était pas significative entre les deux modalités de culture, on note une certaine diminution chez l'avoine en association de culture (-33%) (Figure 16B).

On peut noter aussi que la biomasse des racines observée chez l'avoine est plus importante par rapport à celle de la féverole, soit une différence de 60% en monoculture et 55% en association de cultures.

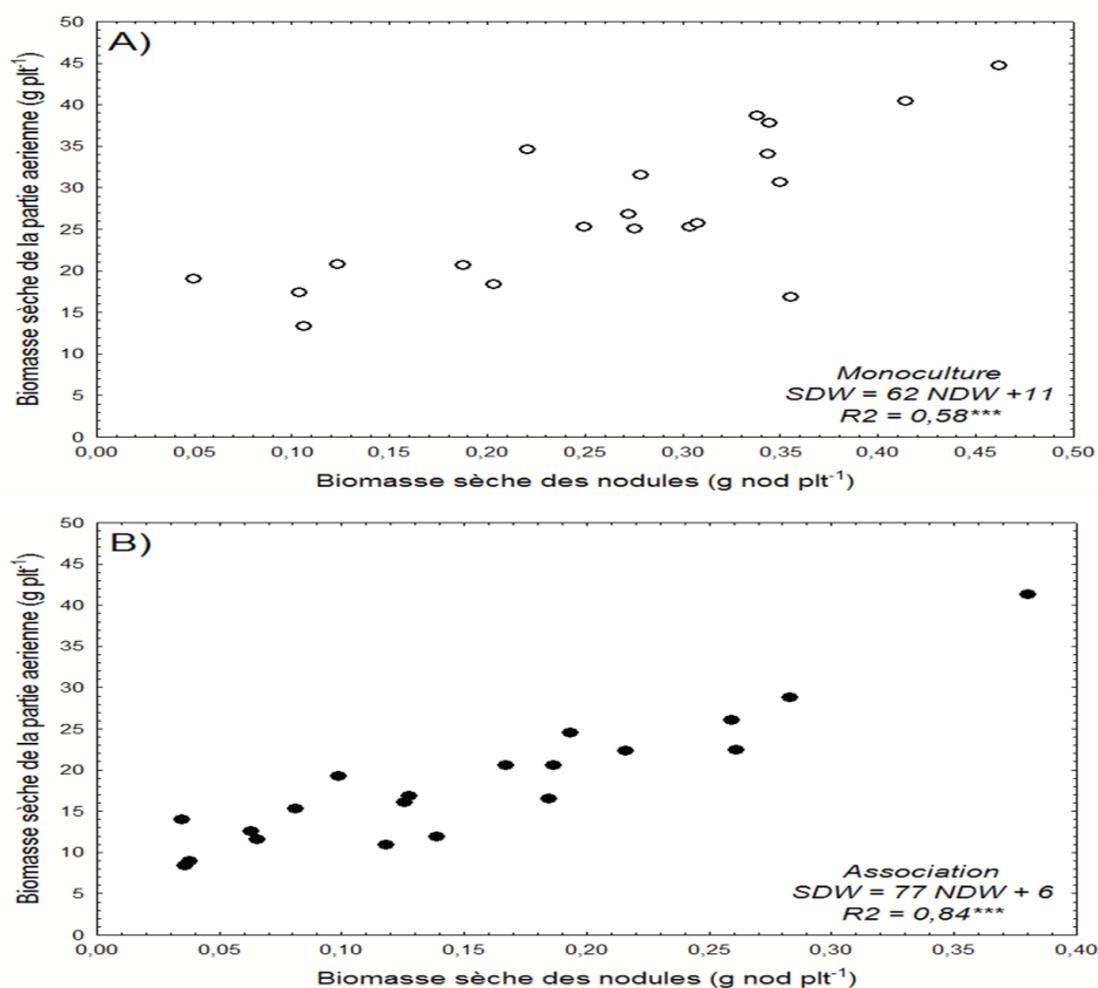


**Figure 16:** Poids sec des parties aériennes (A) et des racines (B) des deux espèces (féverole et avoine), le poids sec des nodules de féverole (C), dans les différents systèmes (monoculture et association). Les valeurs représentent la moyenne de 20 répétitions  $\pm$  ES collectées à 120 jours après semis. \*, \*\* et \*\*\* représentent la signification des différences entre les modalités de culture  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$ , respectivement.

### 3.4. L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) chez la féverole (*Vicia faba minor* L.)

L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) est estimée par la pente de la droite de régression entre la biomasse aérienne et la biomasse des nodules (Lazali et al., 2016). Cette relation entre les deux biomasses est illustrée chez la féverole (figure 17 A et B) pour chaque modalités de culture (en association et en monoculture).

Les résultats montrent un effet significatif de l'EURS chez la féverole dans les deux modalités de culture, notamment avec la culture en association. En effet l'EURS était plus élevé dans l'association de cultures (77 g SDWg<sup>-1</sup>NDW) par rapport à la monoculture (62 g SDWg<sup>-1</sup>NDW).

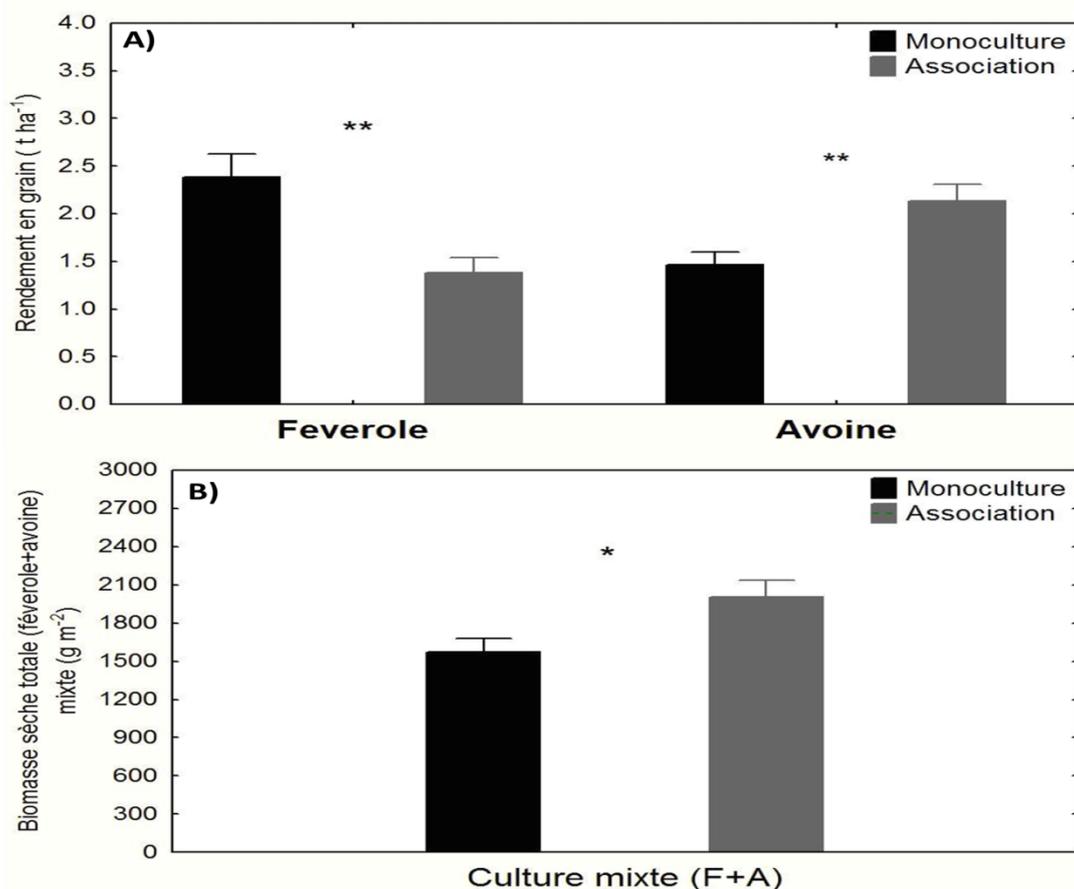


**Figure 17:** L'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne EURS de la féverole dans les différents systèmes en monoculture (A) et en association (B). Les valeurs sont la moyenne de 20 répétitions R2 coefficient de détermination de la droite de régression. \*, \*\*, \*\*\* indiquent le degré de signification  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$ ,  $p < 0.001$  respectivement,

### 3.5. Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor* L.) – avoine (*Avena sativa* L.) sur le rendement en grain et la biomasse

Les résultats ont montré un effet significatif des différentes modalités de culture sur le rendement en grain chez les deux espèces. Chez la féverole, le rendement en grains de l'association a diminué de 43.4 % par rapport à la monoculture, soit un rendement de 1.3 t/ha en association contre 2.3 t/ha en monoculture. Tandis que pour l'avoine, le rendement en grain était plus élevé en association de culture avec 2.2 t/ha, soit une augmentation de 28.6% par rapport à la monoculture (figure 18 A).

Concernant la biomasse sèche totale mixte (féverole + avoine), les résultats ont montré un effet significatif des différentes modalités de culture. En effet, la biomasse sèche totale des deux espèces a augmenté de 20% dans l'association de cultures en comparaison avec la monoculture (figure 18 B) La biomasse totale mixte observée en association de culture est de 2 kg.m<sup>-2</sup>.



**Figure 18:** Rendement en grains (A) et poids sec de la biomasse mixte totale (féverole + avoine) dans la culture en association et en monoculture (B). Les données représentent la moyenne de 20 répétitions  $\pm$  ES collectées à 120 jours après le semis. \*, \*\* et \*\*\* indiquent le degré de signification du facteur modalité de culture  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  et  $p < 0,001$  respectivement.

### 3.6. Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor* L.) – avoine (*Avena sativa* L.) sur l'efficience de l'utilisation des éléments nutritifs

#### 3.6.1. Effet sur le prélèvement du phosphore

Les concentrations du P au niveau des différentes modalités de culture et dans les différents compartiments de la plante (partie aérienne, racine et nodules) au stade pleine floraison sont représentées dans le tableau 7.

Au niveau de la féverole, on observe un effet significatif des différentes modalités de culture sur la concentration en P dans la partie aérienne et dans les nodules, mais pas dans la partie racines. Une faible diminution de la concentration du P dans les parties aériennes (-3%). est constatée chez la féverole en association de culture par rapport à la monoculture

Par contre dans les nodules, il est noté une augmentation de cette concentration en P (+26%) au niveau de l'association. Les concentrations notées en P chez la féverole en association sont de 1.14, 1.8 et 1.2 ppm respectivement dans les parties aériennes, nodules et racines.

Alors qu'au niveau de l'avoine, la culture en association a permis une augmentation hautement significative de la concentration en P dans les deux compartiments de la plante: parties aériennes (+28%) et racines (+35%) en comparaison avec la monoculture. Les concentrations notées en P chez l'avoine en association sont de 1.6 et 2.12 ppm respectivement dans les parties aériennes et racines.

**Tableau 7:** Concentration du P au stade pleine floraison dans les parties aériennes, racines et nodules de la féverole et de l'avoine, au niveau des différentes modalités de culture : association et monoculture. Les valeurs représentent la moyenne de 12 répétitions  $\pm$  SE (erreur standard).

Traitements	Féverole			Avoine	
	Parties aériennes (mg g <sup>-1</sup> )	Racines (mg g <sup>-1</sup> )	Nodules (mg g <sup>-1</sup> )	Parties aériennes (mg g <sup>-1</sup> )	Racines (mg g <sup>-1</sup> )
	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE
<b>Monoculture</b>	1,17 $\pm$ 0,007	1,28 $\pm$ 0,05	1,34 $\pm$ 0,05	1,15 $\pm$ 0,02	1,38 $\pm$ 0,09
<b>Association</b>	1,14 $\pm$ 0,009	1,2 $\pm$ 0,08	1,8 $\pm$ 0,08	1,6 $\pm$ 0,09	2,11 $\pm$ 0,1
	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>
<b>Probabilités (p)</b>	0,03	0,2	0,006	$\leq$ 0.001	0,004

### 3.6.2. Effet sur le prélèvement du calcium

Les concentrations en calcium dans les différents compartiments de la plante (partie aérienne, racine et nodules) au stade pleine floraison et au niveau des différentes modalités de culture sont représentées dans le tableau 8.

L'analyse de la variance a révélé un effet très hautement significatif des différentes modalités de culture sur la concentration en calcium dans les différents compartiments de la plante (parties aériennes, racines et nodules). On a constaté chez la féverole, une diminution de cette concentration en  $Ca^{+2}$  dans les parties aériennes (-49%) ainsi que dans les nodules (-8%) avec la culture en association par rapport à la monoculture. Par contre dans les racines, il est constaté une augmentation de la concentration du calcium de 51% dans l'association en comparaison avec la monoculture. Les concentrations de  $Ca^{+2}$  observées chez la féverole en association sont de 2.7, 0.4 et 4.3 ppm respectivement dans les parties aériennes nodules et racines

Alors qu'au niveau l'avoine, on a constaté une augmentation de la concentration en calcium dans les deux compartiments de la plante : parties aériennes (+31%) et racines (+71%) avec la culture en association par rapport à la monoculture. Les concentrations de  $Ca^{+2}$  observées chez l'avoine en association de culture sont de 3.5 et 0.7 ppm respectivement dans les parties aériennes et racines

**Tableau 8:** Concentration du calcium au stade pleine floraison dans les parties aériennes, racines et nodules de la féverole et de l'avoine, au niveau des différentes modalités de culture, association et monoculture. Les valeurs représentent la moyenne de 3 répétitions  $\pm$  SE (erreur standard).

Traitements	Féverole			Avoine	
	Parties aériennes (ppm)	Racines (ppm)	Nodosités (ppm)	Parties aériennes (ppm)	Racines (ppm)
	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE	Mean $\pm$ SE
<b>Monoculture</b>	4,02 $\pm$ 0,2	2,1 $\pm$ 0,1	3,7 $\pm$ 0,1	2,4 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,06
<b>Association</b>	2,7 $\pm$ 0,007	4,3 $\pm$ 0,2	0,4 $\pm$ 0,05	3,5 $\pm$ 0,3	0,7 $\pm$ 0,07
	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>	<i>p value</i>
<b>Probabilités (p)</b>	0,003	$\leq$ 0.001	$\leq$ 0.001	0,03	0,008

**3.7. Effet de l'association féverole (*Vicia faba minor* L.) – avoine (*Avena sativa* L.) sur les échanges rhizosphériques**

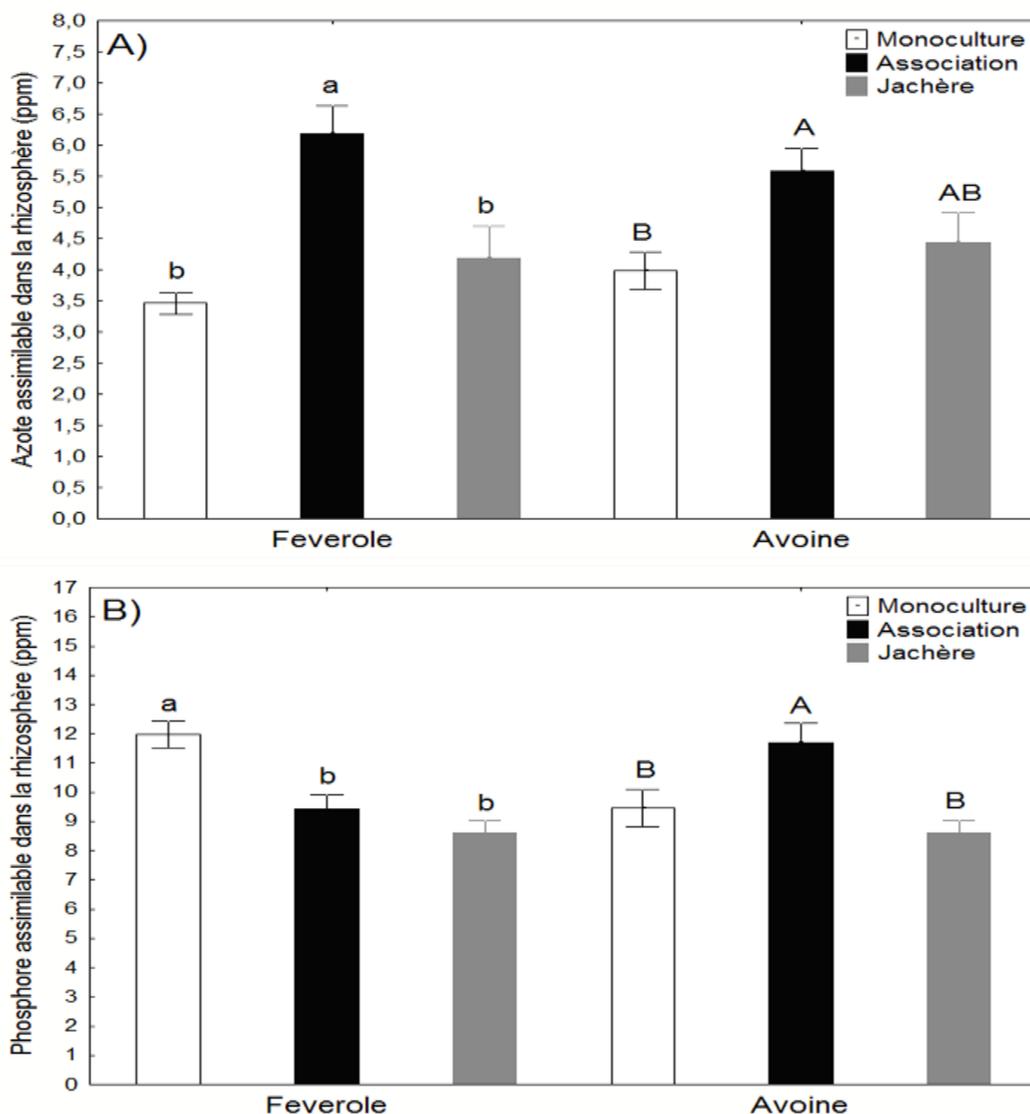
Les résultats des concentrations en N assimilable (N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>+ N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) et en P assimilable dans la rhizosphère des deux espèces au niveau de l'association et de la monoculture, en comparaison à la jachère sont représentées dans la figure 25 A et B.

**3.7.1. Effet sur la mobilisation l'azote assimilable dans la rhizosphère**

D'après la figure (19 A), la modalité de culture a affecté significativement la biodisponibilité de N dans la rhizosphère des deux espèces. En effet, la teneur en N assimilable dans la rhizosphère des deux espèces est plus élevée dans la culture en association par rapport à la monoculture avec 6 ppm chez la féverole et 5.5 ppm chez l'avoine, soit une augmentation en association par rapport à la monoculture de 43 % et 27 % respectivement chez la féverole et l'avoine.

**3.7.2. Effet sur la mobilisation du phosphore assimilable dans la rhizosphère**

La modalité de culture affecte aussi significativement la biodisponibilité du P dans la rhizosphère des deux espèces (figure 19 B). Cependant, les résultats ont montré pour la féverole, une concentration en P assimilable plus faible dans la rhizosphère de la culture de l'association avec 9.2 ppm, soit une diminution de 25% par rapport à la monoculture. Par contre pour l'avoine, la concentration de P assimilable est plus élevée dans la rhizosphère de la culture en association avec 11.1 ppm, soit une augmentation de 17 % par rapport à la monoculture.



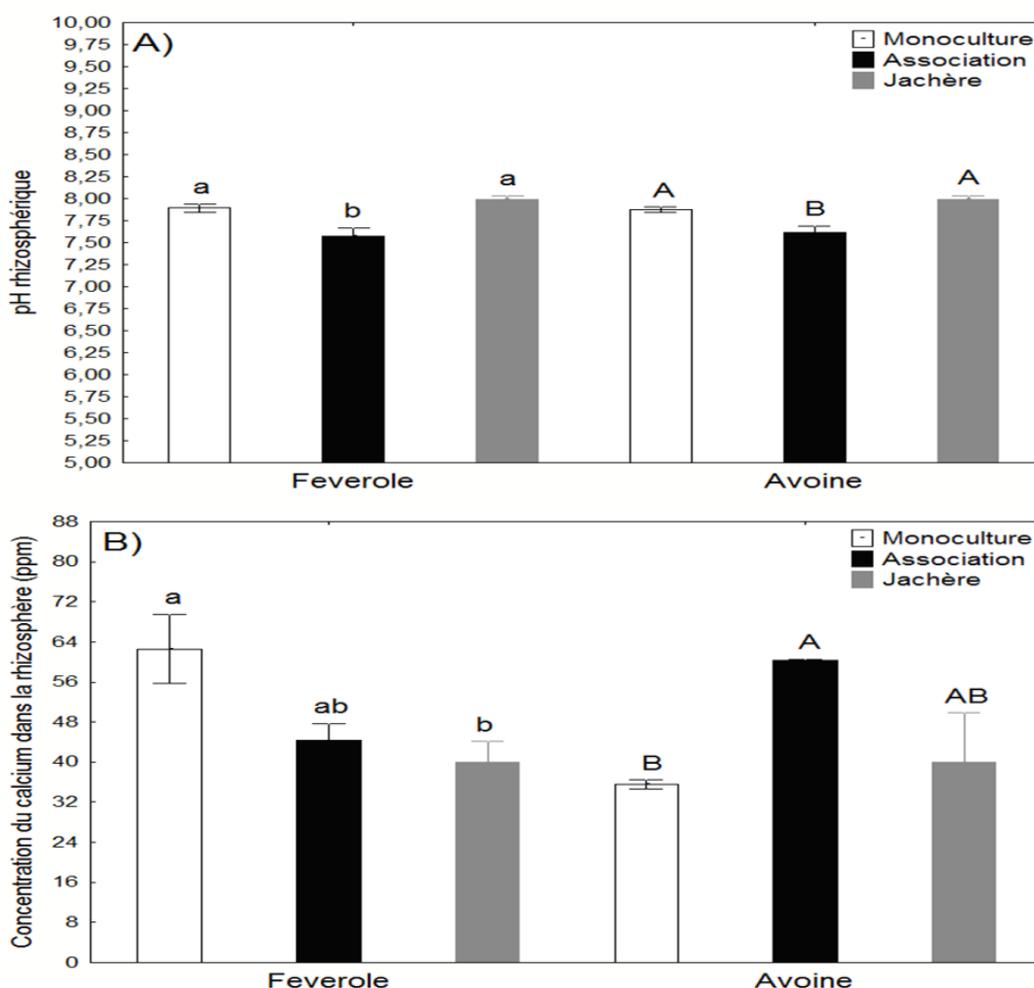
**Figure 19:** N assimilable ( $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ) (A) et P assimilable (B), dans le sol de la rhizosphère chez la féverole et l'avoine en association et en monoculture ainsi qu'au niveau de la jachère. Les valeurs représentent la moyenne de 12 répétitions. Les lettres sur les barres de l'erreur standard représentent la signification du test de (Tukey) de l'ANOVA à un facteur (modalité de culture) ( $p < 0.05$ ).

### 3.7.3. Effet sur la modification du pH de la rhizosphère

D'après la figure 20 A, les différentes modalités de culture affectent significativement le pH de la rhizosphère chez les deux espèces. Les résultats ont indiqué une acidification plus importante de la rhizosphère au niveau de l'association chez les deux espèces par rapport à la monoculture, ainsi que par rapport à la jachère, soit respectivement une baisse du pH dans l'association de 0.35 et 0.54 unités respectivement par rapport à la monoculture et la jachère.

### 3.7.4. Concentration du calcium dans la rhizosphère

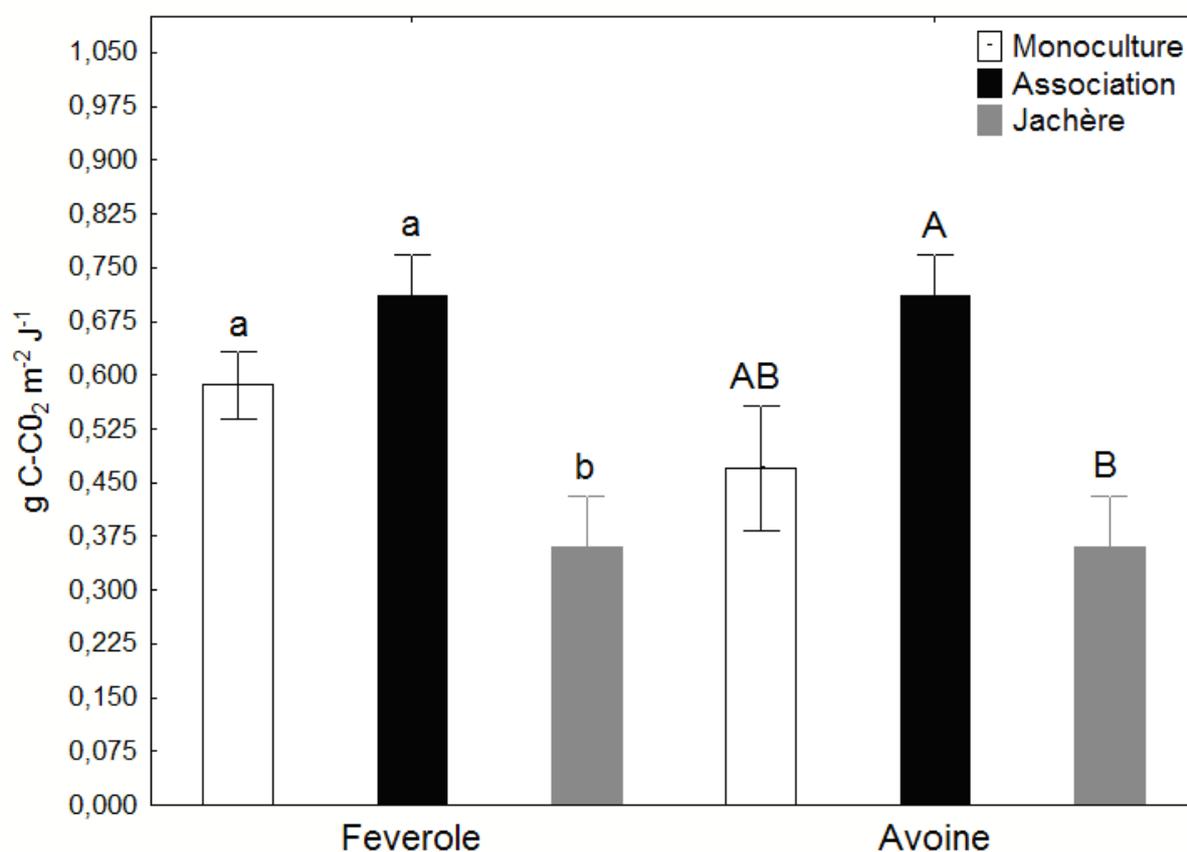
D'après la figure 20 B, les différentes modalités de culture affectent significativement la disponibilité du calcium dans la rhizosphère chez les deux espèces. Les résultats ont montré chez la féverole une diminution de 44% de la teneur de Ca dans la rhizosphère de l'association par rapport à la monoculture bien qu'elle reste supérieure à celle de la jachère (+7%). La teneur de Ca dans la rhizosphère de la féverole est plus grande au niveau de la monoculture avec une concentration de 62 ppm, Par contre chez l'avoine, on a constaté une teneur plus élevée de calcium dans la rhizosphère de l'association avec 58 ppm, soit une augmentation de 41 et 37% respectivement par rapport à la monoculture et la jachère.



**Figure 20:** pH et concentration en calcium (A et B, respectivement) dans le sol de la rhizosphère chez la féverole et l'avoine en association et en monoculture ainsi qu'au niveau de la jachère. Les valeurs représentent la moyenne de 3 et 8 répétitions (pour le Ca et le pH, respectivement). Les lettres sur les barres de l'erreur standard représentent la signification du test de (Tukey) de l'ANOVA à un facteur (modalité de culture) ( $p < 0.05$ ).

### 3.8. Flux de C-CO<sub>2</sub> du sol en surface

D'après les résultats des flux de C-CO<sub>2</sub> du sol mesurés en surface (figure 21), provenant de la respiration microbienne et l'activité des racines, on observe une augmentation significative de ces flux au niveau de la culture en association par rapport à la monoculture chez les deux espèces et aussi par rapport à la jachère. Ainsi le flux de C-CO<sub>2</sub> est plus important en association de culture avec un taux de 0.680 g CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> qu'en monoculture chez les deux espèces, soit 0.6 g gCO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> en monoculture de féverole et 0.490 gCO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> en monoculture d'avoine. Cependant, le flux de C-CO<sub>2</sub> en monoculture est plus important chez la légumineuse qu'au niveau de la céréale.



**Figure 21:** Respiration totale du sol dans la culture de la féverole et de l'avoine en association et en monoculture, ainsi que dans la jachère. Les valeurs représentent la moyenne de 8 répétitions. Les lettres sur les barres de l'erreur standard représentent la signification du test de (Tukey) de l'ANOVA à un facteur (modalité de culture) ( $p < 0.05$ ).

#### 4. Discussion

Le suivi de la biomasse des adventices a montré une forte réduction au niveau de la culture en association par rapport à la monoculture des deux espèces (voir figure 15). Toutefois, on a observé une forte concurrence des adventices en début de croissance, chez la féverole en monoculture, contrairement à l'avoine qui a ralenti la croissance des adventices au démarrage de la culture de par son agressivité.

Des études sur les systèmes d'association des culture de féverole avec d'autres céréales ont aussi montré une diminution de la densité et de la biomasse des adventices en comparaison avec la monoculture comme chez l'association féverole- orge (Jørnsgard *et al.*, 2001) ou féverole - blé (Lee et Lopez-Ridaura, 2002). La concurrence pour la lumière, l'humidité du sol, et peut-être d'autres facteurs non mesurés qui sont favorables en association de cultures inhibe la croissance des adventices (Kopke et Nemecek, 2010). Cette maîtrise des adventices par l'association assure une certaine stabilité des rendements (Boyeux et Magnard. 2013).

D'après les analyses physiques et chimiques du sol initial (tableau 6), notre site expérimental présenté un sol argileux, alcalin (pH= 8.1) et déficient en N et en P (<10 ppm)..

Les résultats de la biomasse ont montré une diminution significative de la biomasse sèche de la partie aérienne au stade plein floraison, au niveau de la culture en association chez les deux espèces par rapport à la monoculture (figure 16A). Ceci est expliqué par une compétition entre les deux espèces en association qui a affecté leur croissance, due notamment à la compétition de la céréale pour l'N favorisée par son système racinaire plus important.. L'association a aussi affecté la biomasse des nodules chez la féverole (figure 16C) en réduisant la croissance de la plante et donc sa capacité photosynthétique pour fournir du carbone aux nodules.

Bien qu'on a observé une biomasse racinaire plus importante au niveau de l'avoine par rapport à celle de la féverole, il est important de signaler que les racines de la féverole ont une capacité de mobilisation plus importante pour certains nutriments comme le P. Selon Zhang *et al.*, (2010), la capacité de mobilisation de P par la féverole est plus grande que celle du maïs suite à leur longueur spécifique des racines (P absorbé par unité de longueur des racines) qui est deux fois plus importante que celle du maïs.

### Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

Cependant, les conditions de déficience en N et P du sol ont permis d'améliorer significativement l'EURS chez la féverole, notamment avec la culture en association (figure 17 A et B). De plus, la diminution de la biomasse des nodules chez la féverole cultivée en association est compensée par l'amélioration de leur EURS.

L'étude de Latati *et al.* (2016a) a montré que le stockage de N dans une association maïs - haricot est plus important en raison de l'amélioration de l'EURS en conditions de déficience en P. Cette augmentation de l'EURS au niveau du système d'association peut être expliquée par une compétition interspécifique pour l'utilisation de l'N par les deux espèces en association (Latati *et al.*, 2016b). De plus, le maintien de la fixation symbiotique de N<sub>2</sub> semble être un élément clé pour assurer la productivité des légumineuses en conditions de limitation en P (Martins *et al.*, 2017). Les résultats obtenus par Latati *et al.* (2014 ; 2016) ont confirmé un effet similaire d'amélioration de l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le niébé et le haricot cultivés en association avec le maïs dans un sol alcalin et déficient en P.

Pour ce qui est du rendement en grain obtenu à la récolte, les résultats ont montré un effet positive de l'association sur le rendement en grain de l'avoine mais pas sur le rendement en grain de la féverole (figure 18A). Mais l'association a été bénéfique sur la biomasse sèche mixte totale récoltée, montrant une augmentation significative chez l'association de cultures en comparaison à celle de la monoculture (figure 18 B). Des études similaires sur des systèmes d'association avec la féverole rapportent des résultats différents selon les espèces associées de céréales. Fan *et al.* (2006), a indiqué une augmentation significative de la biomasse, du rendement grain et de l'acquisition de l'N dans l'association féverole- maïs, mais pas dans l'association féverole- blé. Par ailleurs, Latati *et al.* (2016a) rapporte pour une association maïs-haricot, une augmentation du rendement en grain de la céréale, ainsi qu'une augmentation de la biomasse totale chez les deux espèces en association.

La concentration en P dans les parties aériennes a légèrement diminué chez la féverole en association par rapport à la monoculture, alors que la concentration en P au niveau des racines n'a pas montré de différence significative (voir tableau 7). Par contre, on constate une augmentation de la concentration du P dans les nodules de la féverole au niveau de la culture en association.

### Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

L'une des stratégies des légumineuses pour faire face à la déficience en P est de maintenir une concentration de P plus élevée dans leurs nodules qu'au niveau des autres organes de la plante (Suliman et Tran 2015), pour maintenir le fonctionnement de l'activité symbiotique. En effet, chez les légumineuses reposant sur la fixation de N<sub>2</sub>, le P stimule la nodulation et la fixation de N<sub>2</sub> plus que la croissance des plantes en raison des hauts besoins énergétiques nécessaires pour la réduction du N<sub>2</sub> par la nitrogénase (Lazali *et al.*, 2016).

Alors qu'au niveau de l'avoine en association, l'augmentation constatée de la concentration de P au niveau des deux parties : aérienne et racinaire (voir tableau 3), confirme l'avantage de l'association féverole-avoine pour l'assimilation du P dans des conditions de déficience en P. et donc l'effet positif de la légumineuse dans le système d'association comme moyen pour faciliter la disponibilité du P (Li *et al.*, 1999 ; Li *et al.*, 2004 ; Betencourt *et al.*, 2012 ; Latati *et al.*, 2013).

L'absorption totale de P qui peut être supérieure dans le système en association par rapport à la monoculture est faite que les différentes espèces peuvent utiliser des pools de P différents, réduisant ainsi la compétition entre les plantes voisines (Li *et al.*, 2008). Nos résultats rejoignent donc ceux de Betencourt *et al.* (2012) et Latati *et al.* (2016a) qui ont trouvé un effet positif sur l'assimilation du P dans un sol déficient en P chez les associations blé dur - pois chiche et maïs-haricot respectivement.

Concernant l'absorption du calcium, on a observé au niveau de la féverole en association une diminution de la concentration du calcium dans la partie aérienne et les nodules par rapport à la monoculture, mais par contre, une augmentation de l'accumulation de Ca dans les racines (tableau 8). Alors qu'au niveau de l'avoine en association, on a observé une augmentation de la concentration du calcium dans les deux parties (aérienne et racinaire) par rapport à la monoculture. Cependant, il est important de noter que les concentrations en Ca au niveau de la féverole sont plus importantes que celles obtenues au niveau de l'avoine. Les résultats confirment que les légumineuses absorbent généralement plus de Ca que les céréales (Hinsinger *et al.*, 2011), grâce à la capacité d'échange élevée de leurs racines pour le Ca (Bayens, 1967).

En outre, la capacité élevée des légumineuses à acidifier le milieu et leur rapport Ca/ P absorbé élevé devrait rendre ces cultures beaucoup plus efficaces que les céréales pour obtenir du P à partir de minéraux Ca-P grâce à une dissolution favorisée par l'extrusion des protons (Gérard

Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

*et al.*, 2017), ce qui a constitué un avantage pour la céréale (avoine) en association en condition déficience en P. Toutefois, on a constaté une différence entre les deux espèces dans l'allocation du Ca entre les différents compartiments racines et feuilles. Ainsi l'avoine accumule plus de Ca dans leur feuille que dans leurs racines.

Les résultats de la disponibilité de l'N montrent une augmentation des concentrations dans la rhizosphère des deux espèces en association par rapport à la monoculture, notamment au niveau de la féverole (figure 19 A). Ceci est lié d'une part à la fixation symbiotique de N<sub>2</sub> assurée par la féverole et d'autre part, à la compétition entre les deux espèces pour le N qui a incité la légumineuse à optimiser sa capacité de fixation de N<sub>2</sub> (EURS), Cette fixation accrue de N<sub>2</sub> au niveau de la légumineuse a profité pour la céréale en association et a stimulé davantage l'acquisition de P (Hinsinger *et al.*, 2011). Plusieurs études précédentes d'association céréales - légumineuses ont aussi confirmé cette amélioration dans l'absorption de N et P via la fixation symbiotique de N<sub>2</sub> (Li *et al.* 2005 ; Betencourt *et al.*, 2012; Latati *et al.*, 2013).

Cependant, nos résultats ont montré une augmentation de la disponibilité du P dans la rhizosphère de l'avoine en association par rapport à la monoculture et à la jachère, mais pas dans la rhizosphère de la féverole (figure 19 B). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Betencourt *et al.* (2012) et Latati *et al.* (2016a), qui ont constaté une augmentation significative de la disponibilité du P dans la rhizosphère des céréales cultivées en association avec une légumineuse dans un sol déficient en P. Toutefois d'après Zhang *et al.* (2010) et Latati *et al.* (2017), cette amélioration de disponibilité en P dans la rhizosphère de l'association est le résultat non seulement de la fixation biologique de l'N atmosphérique mais aussi à d'autres modifications chimiques dans la zone racinaire (libération de protons, modifications de pH, exsudation d'acides organiques, phosphatases acides, etc.) qui peuvent aussi favoriser la mobilisation du P.

Dans notre cas, l'association de culture féverole- avoine a permis une acidification de la rhizosphère par rapport à la monoculture (figure 20 A). Cette diminution du pH induite par les racines est observée dans la rhizosphère des deux espèces en associations. Ces résultats concordent avec ceux des études précédentes (Latati *et al.*, 2013 ; 2014).

Par ailleurs, Il est rapporté par la littérature une forte capacité de modification du pH de la rhizosphère chez la féverole (Schubert *et al.*, 1990), assurée par une libération élevée de

Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

protons, et une forte exsudation de citrate par les racines de cette espèce (Li *et al.*, 2007). De plus, la respiration racinaire, la libération de ligands organiques tels que les carboxylates, et aussi les carences en nutriments (en particulier P) peuvent encore acidifier la zone racinaire (Hinsinger *et al.*, 2003).

Concernant la biodisponibilité en  $\text{Ca}^{2+}$ , on a constaté une augmentation au niveau de la rhizosphère de l'avoine en association par rapport à la monoculture (figure 26 B). L'association a permis donc l'augmentation de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  dans la rhizosphère chez l'avoine en association contrairement à celle de la féverole, bien que la disponibilité de  $\text{Ca}^{2+}$  dans la rhizosphère de la féverole était plus importante en monoculture.

La légumineuse en monoculture présentée une capacité de mobilisation de Ca plus importante que celle de l'avoine à cause de son pouvoir élevé d'acidification du milieu rhizosphérique et l'exorption des protons  $\text{H}^+$  par ces racines (Alkama *et al.*, 2010). Le remplacement des ions  $\text{Ca}^{2+}$  par les ions  $\text{H}^+$  sur le complexe adsorbant a augmenté la libération des ions  $\text{Ca}^{2+}$  dans la solution du sol rhizosphérique de la féverole. Cependant en association de culture, les conditions de déficience en P a contraint la légumineuse à d'avantage d'acidification du milieu pour libérer le P à partir de minéraux Ca-P grâce à la dissolution favorisée par l'extrusion des protons (Gérard *et al.*, 2017), et la capacité d'échange élevée de leurs racines pour  $\text{Ca}^{2+}$  (Bayens, 1967), ce qui explique l'augmentation de la concentration du  $\text{Ca}^{2+}$  dans la rhizosphère de l'avoine en association.

Par ailleurs, les résultats ont montré une augmentation des émissions de C- $\text{CO}_2$  au niveau de l'association en comparaison avec la monoculture et la jachère (figure 21). Bien que le flux de  $\text{CO}_2$  obtenu était plus important chez la féverole en monoculture qu'au niveau de l'avoine en monoculture. En effet, les légumineuses secrètent beaucoup plus de  $\text{CO}_2$  dans le sol, due certainement à leur rhizosphère qui est 2 à 4 fois plus riche en micro-organismes que celle des céréales (Bayens, 1967). Ces émissions de  $\text{CO}_2$  qui sont le résultat de l'activité des microorganismes dans le sol et des symbiontes des nodosités des racines, peuvent aussi être impliquées dans le contrôle de la disponibilité en P dans un sol alcalin, car l'activité de cette microflore produit des acides minéralisant. L'étude précédente de Latati *et al.* (2014) sur l'association niébé- maïs a rapporté une même augmentation dans les émissions de  $\text{CO}_2$  du sol dans un milieu alcalin.

## 5. Conclusion

La présente étude avait pour objectif d'évaluer l'association céréale-légumineuse (féverole – avoine) pour identifier la réponse des deux espèces en association de point de vue croissance et rendement et aussi de préciser son effet sur l'amélioration de la biodisponibilité des éléments nutritifs (N, P, et Ca) dans un milieu alcalin et déficient en P et N.

Nous avons choisi d'éclaircir certains mécanismes basés sur les changements chimiques impliqués dans les processus rhizosphériques qui peuvent affecter l'acquisition du P chez les deux espèces en association. On a utilisé la stratégie qui consiste à l'échantillonnage de plant et de sol de la rhizosphère de chaque espèce en association et en monoculture, afin de suivre les modifications chimiques dans la rhizosphère, l'assimilation des nutriments par la plante et leur allocation dans les différentes parties de la plante.

Les résultats ont montré un effet positif de la légumineuse dans l'association en améliorant l'assimilation du P chez la céréale en conditions de déficience en P, La stratégie adoptée par la légumineuse face à la déficience en P est de maintenir une concentration plus élevée de P dans les nodules, afin de préserver son activité symbiotique de fixation de N<sub>2</sub>.

La biodisponibilité de N a augmenté de manière significative dans la rhizosphère des deux espèces en association alors que la biodisponibilité du P a augmenté dans la rhizosphère de l'avoine cultivée en association. La compétition entre les deux espèces pour l'N a incité la légumineuse à optimiser sa capacité de fixation de N<sub>2</sub> (EURS) qui stimule d'avantage l'acquisition de P, ce qui a été bénéfique à la céréale en association.

Cette amélioration de la disponibilité du P dans la rhizosphère de l'association est le résultat non seulement de l'effet de la fixation biologique de N<sub>2</sub> chez la féverole mais aussi aux modifications chimiques dans la zone racinaire des deux espèces en association.

L'augmentation de la biodisponibilité du P au niveau de l'association féverole – avoine est associée à (i) l'acidification de la rhizosphère des deux espèces cultivées en association, (ii) l'augmentation de la biodisponibilité du Ca dans la rhizosphère de l'association observée au niveau de l'avoine et l'augmentation du prélèvement de Ca par la féverole grâce à la capacité d'échange élevée de ses racines pour Ca et à l'exsudation des protons par les racines qui peuvent permettre d'augmenter la solubilisation de minéraux Ca-P, et (iii) une augmentation des flux de CO<sub>2</sub> dans la culture en association par rapport à la culture pure suite à une intense activité des microorganismes dans le sol et la respiration des racines. .

Chapitre 3- Effet de l'association féverole - avoine sur l'amélioration de l'efficacité de la symbiose et de l'utilisation des ressources nutritives sous conditions de déficience en P et N.

Ces résultats ont permis donc d'élucider certains des processus rhizosphériques impliqués dans le contrôle de l'absorption de P. Cependant, les performances au champ de la culture en association des deux espèces se sont traduites par une augmentation de la biomasse mixte totale (féverole + avoine) et du rendement en grain observé chez l'avoine uniquement, malgré une diminution de la croissance des deux espèces en association constaté au stade plein floraison.

## ***CONCLUSION GENERALE***

## **Conclusion générale**

L'objectif de cette étude est de préciser l'implication des processus rhizosphériques, pour l'acquisition du phosphore et du calcium dans les sols calcaires ou alcalin déficients en phosphore. dans un système de monoculture ou d'association de culture légumineuses-céréales.

D'une part, notre travail de recherche repose sur des expérimentations en plein champs menées en multi-sites (12 sites) durant deux campagnes agricoles, chez différents agriculteurs sur une variété de féverole (*Vicia faba minor* L. cv, Sidi Aich), localement cultivée dans le Nord-Est de l'Algérie, consacrées à l'étude des processus rhizosphériques d'acquisition de P en sols calcaires, avec un accent particulier sur l'absorption du calcium. D'autre part, une expérimentation en essai factoriel est réalisée en station agronomique sur cette même variété de féverole, cultivée en monoculture et en système d'association avec l'avoine (*Avena sativa* L. cv, Avon), cette deuxième partie de recherche est consacrée également à étudier l'effet de ces deux derniers systèmes de culture sur la biodisponibilité de certains éléments nutritifs (i.e. N, P, et Ca) sous un sol alcalin déficient en phosphore.

Les résultats des essais au champ ont montré un grand potentiel de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique N<sub>2</sub> (FSN) de la variété de féverole sous le système de monoculture, plus particulièrement dans les conditions locales. A cet effet, en maintenant des niveaux relativement élevés en EURLS malgré une carence en phosphore. Les résultats ont montré également une augmentation de l'acidification induite par les racines et l'exploration des racines dans les sols alcalins déficients en phosphore, ce qui permet vraisemblablement d'augmenter l'absorption du phosphore par une solubilisation plus importante des minéraux calcium- phosphore (Ca-P) dans les sols plus riche en phosphore. Par contre, la fixation symbiotique de N<sub>2</sub> est inhibée avec une alcalinisation de la rhizosphère qui se produit dans les sols riches en azote. Cependant, les résultats ont montré que les valeurs en phosphore absorbé sont les plus faibles au niveau des sols déficients en phosphore, pendant les deux saisons agricoles.

Un autre fait intéressant trouvé chez la féverole fixatrice de N<sub>2</sub> par rapport l'acquisition du calcium, montrant une augmentation nette de l'absorption de calcium avec l'ampleur de la déficience en phosphore. Ce processus devrait en outre solubiliser le réservoir minérale Ca-P

de ces sols calcaires. Le ratio Ca/P absorbé a augmenté de manière significative et semblable. Une telle augmentation de l'absorption de calcium par la féverole est liée à l'augmentation de l'acidification de la rhizosphère sous la déficience en phosphore. Nous avons également constaté que l'absorption du calcium n'augmentait pas lorsque la fixation de N<sub>2</sub> était inhibée. L'alcalinisation de la rhizosphère produite dans les sols riches en azote a induit un taux de dissolution plus lent des minéraux Ca-P. Ce résultat ouvre la suggestion sur certains processus rhizosphériques qui devraient contrôler l'absorption du phosphore dans ces conditions de l'alcalinisation, comme la désorption de phosphore, ou d'autre origine biologique de solubilisation à savoir ; activité enzymatique, exsudats racinaires...etc.

Parallèlement, les résultats relatifs à l'étude du potentiel de la fixation symbiotique de la féverole sous le système association avec l'avoine, ont permis ainsi de montrer l'implication des processus rhizosphériques dans le contrôle des relations de complémentarité de facilitation entre les deux espèces afin d'acquérir le phosphore et le calcium. Les résultats montrent une facilitation dans l'utilisation de l'azote et du phosphore dans la rhizosphère des deux plantes cultivées en association, cette facilitation est traduite par une augmentation dans la biodisponibilité de l'azote dans la rhizosphère des deux espèces, tandis qu'une augmentation de la biodisponibilité du phosphore seulement au niveau de la rhizosphère de l'avoine en association. L'augmentation de l'azote et du phosphore a contribué à une meilleure accumulation des rendements en biomasse et en grain chez la culture de l'avoine en association.

La compétition entre les deux espèces pour l'azote a incité la légumineuse à optimiser sa capacité de fixation de N<sub>2</sub> (EURS), vraisemblablement stimule d'avantage l'acquisition du P pour la céréale en association. Cette amélioration de la disponibilité en phosphore dans la rhizosphère de l'association est le résultat non seulement de l'effet de la fixation biologique de N<sub>2</sub> chez la féverole mais également à d'autres modifications chimiques dans la zone racinaire des deux espèces en association. Les résultats montrent plusieurs processus rhizosphériques impliqués dans l'augmentation de la biodisponibilité du phosphore au niveau de l'association féverole – avoine, liés à l'acidification de la rhizosphère des deux espèces en association, ainsi qu'à l'augmentation de la biodisponibilité du calcium dans la rhizosphère de l'association observée au niveau de la rhizosphère de l'avoine. En effet, une meilleure accumulation du calcium et du phosphore par l'avoine est notée dans le cas d'associations (3,5 ppm) comparativement au système de monoculture (2,4 ppm).

Toutefois, l'augmentation du prélèvement du calcium observé chez la féverole permet d'augmenter la solubilisation de minéraux Ca-P. D'autre part, l'augmentation des flux de CO<sub>2</sub> observée chez la culture en association suite à une intense activité des microorganismes dans le sol et la respiration des racines qui participe également à l'augmentation de la biodisponibilité du P.

Malgré l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobium-féverole pour l'accumulation de la biomasse de féverole en monoculture ou de l'avoine en association, les processus de libération du phosphore inorganique sous des sols alcalins restent inefficaces pour libérer suffisamment de phosphore, notamment au niveau des sols calcaires, car l'absorption de phosphore était beaucoup plus faible que dans les sols riches en phosphore. Cependant, l'absorption du calcium peut être considéré comme un processus important d'acquisition du phosphore et aussi comme nouveau levier à considérer pour la sélection de variétés mieux adaptées aux sols alcalins.

## Perspectives

A partir de tous les résultats obtenus, des recommandations et projections peuvent être proposées pour continuer ce travail:

- L'absorption de Ca peut être considéré comme un processus important d'acquisition de P et peut éventuellement être étendu à d'autres études concernant d'autres types d'association céréales légumineuses et dans différentes zones agro-écologiques en conditions de plein champ, pour pouvoir confirmer la plasticité de son utilisation comme nouveau levier à considérer dans la sélection de variétés mieux adaptées aux conditions de sols alcalins.
- Nos résultats suggèrent également d'étendre l'étude à d'autres processus rhizosphériques qui peuvent contrôler l'absorption de P, comme la médiation enzymatique pour la dégradation du P organique ou la libération de ligands organiques par les racines, notamment en conditions de limitation de l'activité symbiotiques de N<sub>2</sub>.

## ***REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES***

Références bibliographiques

1. Akhtar MS., Oki Y., Adachi T., 2009a. Mobilization and Acquisition of Sparingly Soluble P-Sources by Brassica Cultivars under P-Starved Environment I. Differential Growth Response, P-Efficiency Characteristics and P-Remobilization. *Journal of Integrative Plant Biology* 51, 1008-1023.
2. Akhtar MS., Oki Y., Adachi T., 2009b. Mobilization and Acquisition of Sparingly Soluble P-Sources by Brassica Cultivars under P-Starved Environment II. Rhizospheric pH changes, Redesigned Root Architecture and Pi-Uptake Kinetics. *Journal of Integrative Plant Biology* 51, 1024-1039.
3. Alefeld, F., 1866. Genus *Vicia*. *Landwirtschaftliche Flora*. Wiegandt & Hempel, Berlin, Germany, pp. 59–67.
4. Alkama N., 2010. Adaptation de la symbiose rhizobienne chez le Haricot à la déficience en phosphore : détermination de la réponse de la plante en termes d'échanges gazeux et de flux minéraux échangés avec la rhizosphère. Thèse de Doctorat, ENSA-Alger / Montpellier-SupAgro- SIBAGHE, 174p.
5. Alkama, N., Ounane, G., Drevon, J.J., 2012. Is genotypic variation of H<sup>+</sup> efflux under P deficiency linked with nodulated-root respiration of N<sub>2</sub>-fixing common-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Plant Physiol.* 169, 1084-1089.
6. Alkama, N., Bolou Bi Bolou, E., Vailhe, H., Roger, L., Ounane, SM., Drevon, J.J., 2009. Genotypic variability in P use efficiency for symbiotic nitrogen fixation is associated with variation of proton efflux in cowpea rhizosphere. *Soil Biol Biochem.* 41, 1814-1823.
7. Almeida JPF., Hartwig UA., Frehner M., Josef N., Lüscher A., 2000. Evidence that P deficiency induces N feedback regulation of symbiotic N<sub>2</sub> fixation in white clover (*Trifolium repens* L.). *J Exp Bot.* 51, 1289-1297.
8. Amijee F., Barroclough P.B., Tinker P.B., 1991. Modeling phosphorus uptake and utilization by plants. In *Phosphorus Nutrition of Grain Legumes in the Semi-arid Tropics* (Johansen C., Lee K.K., eds), Sahrawat, Icrisat, Hyderabad, p. 62-75.
9. Amosse' C., Jeuffroy MH., Mary B., David C., 2014. Contribution of relay intercropping with legume cover crops on nitrogen dynamics in organic grain systems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 98, 1-14.

10. Andrews D.J., Kassam A.H., 1976. The importance of multiple cropping in increasing world food supplies. In: Multiple Cropping (Papendick R.I., Sanchez A., Triplett G.B., eds), ASA Special Publication 27. *American Society of Agronomy*, Madison, WI, pp. 1-11.
11. Anonyme., 2002. La fêverole dans le Châtillonnais : une alternative en tête de rotation. Institut National Agronomique Paris-Grignon. Paris. 43 p.
12. Anuradha M., Narayanan A., 1991. Promotion of root elongation by phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, 136, 273-275.
13. Arakrak A., Frossard E., Jacquin F., 2006. adsorption du phosphore dans les sols calcaires. COVAPHOS II Volume 3, 159-169.
14. Aranjuelo I., Arrese-Igor C., Molero G., 2014. Nodule performance within a changing environmental context. *J Plant Physiol* 171, 1076-1090.
15. Assefa, G., Feyissa, F., Gebeyehu, A. Minta, M., 2003. Characterization of selected oats varieties for their important production traits in the Highlands of Ethiopia. In: Farm animal biodiversity in Ethiopia: status and prospects. Proceedings of the 11th annual conference of the Ethiopian Society of Animal Production (ESAP), Addis Ababa, Ethiopia, 28–30 August 2003. pp 305-314.
16. Baeyens J., 1967. Nutrition des plantes de culture ou Physiologie appliqué aux plantes agricoles. Chapitre XI Groupe du Phosphore (P,S, Se, As). Université de Louvain - Institut Pédologique, éditions E. Nauwelaerts Louvain, Béatrice-Nauwelaerts Paris, pp. 273-294.
17. Barbier G., Chabannes J. et Miallet P., 1946. Absorption des ions phosphoriques à la surface des colloïdes argileux par l'intermédiaire des alcalino-terreux. *Ann. Agro.*, 1, 7-33.
18. Bargaz A., Ghoulam C., Amenc L., Lazali M., Faghire M., Drevon JJ., 2012. Phosphoenol pyruvate phosphatase is induced in the root nodule cortex of *Phaseolus vulgaris* under phosphorus deficiency. *J. Exp. Bot* 63, 4723-4730.
19. Bedoussac L., Justes E., 2010a. Dynamic analysis of competition and complementarity for light and N use to understand the yield and the protein content of a *durum wheat-winter pea* intercrop. *Plant and Soil* 330, 37-54.
20. Behi O., 2003. Modélisation des systèmes complexes par composition en sous-ensembles: Application à la biodisponibilité du phosphore provenant de phosphates naturels. These de Doctor. Montpellier II, 192 p.

21. Belaid D., 2016. Le semis direct, une opportunité de développement. *Revue Agriculture*. Numéro spécial 1, 146- 151.
22. Betencourt, E., Duputel, M., Colomb, B., Desclaux, D., Hinsinger, P., 2012. Intercropping promotes the ability of *durum wheat* and *chickpea* to increase rhizosphere phosphorus availability in a low P soil. *Soil Biol Biochem*. 46, 21-33.
23. Boschetti NG., Quintero CE., Giuffrè L., 2009. Phosphorus fractions of soils under *Lotus corniculatus* as affected by different phosphorus fertilizers. *Biol Fertil Soils* 45,379-384.
24. Boyeux M., Magnard A., 2013. Cultures associées : l'union fait la force. *France Agricole* 3488, 37–42.
25. Brooker RW., Bennett AE., Cong WF., et al., 2015. Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist* 206, 107-117.
26. Bulson H.A.J., Snaydon R.W., Stopes C.E., 1997. Effects of plant density on intercropped wheat and field beans in an organic farming system. *J. Agric. Sci. Cambridge* 128, 59–71.
27. Callaway R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61, 306-349.
28. Callot G., Chamayou H., Maertens C., Salsac L., 1982. Mieux comprendre les interactions sol-racine, incidence sur la nutrition minérale, Institut National de la Recherche Agronomique, 325 p.
29. Cassman KG., 1999. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA* 96, 5952-5959.
30. Chaudhary MI., Adu-Gyamfi JJ., Saneoka H., Nguyen NT., Suwa R., Kanai S., El-Shemy HA., Lightfoot DA., Fujita K., 2008. The effect of phosphorus deficiency on nutrient uptake, nitrogen fixation and photosynthetic rate in *mash bean*, *mung bean* and *soybean*. *Acta Physiol Plant* 30,537-544.
31. Chehat F., 2001. La question des fourrages en Algérie, p 27-28. In : Actes de l'atelier national sur la stratégie de développement des cultures fourragères en Algérie. ITGC- Alger 10-12 juin 2001,79 p
32. Coffman, F.A., 1977. Oat history, identification and classification. Technical Bulletin No 1516. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Washington D.C., United States.356 p.

33. Cole C.V., Olsen S.R., Scott C.O., 1953. The nature of phosphate sorption by calcium carbonate. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 17, 352-356.
34. Corre-Hellou G., Baranger A., Bedoussac L., Cassagne N., Cannavacciuolo M., Fustec J., Elise Pelzer E., Piva G. 2014, Interactions entre facteurs biotiques et fonctionnement des associations végétales. *Innovations Agronomiques* 40, 25-42.
35. Corre-Hellou G Bedoussac L Bousseau D., Chaigne G., Chataigner C., Celette F., Cohan J.P., Coutard J.P., Emile J.C., Floriot M., Foissy D., Guibert S., Hemptinne J.L., Le Breton M., Lecompte C., Marceau C., Mazoue F., Merot E., Metivier T., Morand P., Naudin C., Omon B., Pambou I., Pelzer E., Prieur L., Rambaut G, Tauvel O., 2013. Associations céréale-légumineuse multi-services. *Innovations agronomiques*, 30, 41-57.
36. Corre-Hellou G., Dibet A., Hauggaard-Nielsen H., Crozat Y., Gooding M., Ambus P., Dahlmann C., von Fragstein P., Pristeri A., Monti M., Jensen E.S., 2011. The competitive ability of pea–barley intercrops against weeds and the interactions with crop productivity and soil N availability. *Field Crops Research* 122, 264-272.
37. Cubero, J.I., 1973. Evolutionary trends in *Vicia faba*. *Theor. Appl. Genet.* 43, 59–65.
38. Dawson CJ, Hilton J (2011) Fertilizer availability in a resource-limited world: production and recycling of nitrogen and phosphorus. *Food Policy* 36: 14–22.
39. Devau N., Le Cadre E., Hinsinger P., Gerard F., 2010. A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Ann Bot (Lond)*. 105, 1183-1197.
40. Devau N., Hinsinger P., Le Cadre E., Gérard F., 2011 Root-induced processes controlling phosphate availability in soils with contrasted P-fertilized treatments. *Plant Soil* 348, 203-218.
41. Didier De Saint Amand G., Cas J., 1967. Dosage des éléments minéraux majeurs chez les végétaux. Méthodes appliquées au laboratoire de diagnostic foliaire de l'ORSTOM. ORSTOM, Paris, 41 p.
42. Djili K., Daoud Y., Ayache N., 1999. Analyse de la distribution verticale et spatiale du calcaire dans les sols de l'Algérie Septentrionale. Etude et gestion des sols 6.3.201-213.

43. Duc G., Bao S., Baum M., Redden B., Sadiki M., Suso M.J., Vishniakova M., Zong X., 2010. Diversity maintenance and use of *Vicia faba* L. genetic resources. *Field Crops Research* 115, 270-278
44. Duke, J.A. (1983) *Avena sativa* L. Handbook of Energy Crops (unpublished). Purdue University, Center for New Crops & Plants Products, West Lafayette, Indiana.
45. Dutil P., 1976. La fertilité phosphatée des sols calcaires. Station de Science du Sol I.N.R.A. Chalons /Marne (France), p75-80.
46. Fan, F.L., Zhang, F.S., Song, Y., Sun, J.H., Bao, X.G., Guo, T.W., Li, L., 2006. Nitrogen fixation of *faba bean* (*Vicia faba* L.) interacting with a non-legume in two contrasting intercropping systems. *Plant Soil* 283, 275–286.
47. Fares F., 1976. Contribution à l'étude du phosphore associé à la matière organique des sols. Thèse Doct. Etat, INPL, 219 p.
48. Fennell, S.R., Powell, W., Wright, F., Ramsay, G., Waugh, R., 1998. Phylogenetic relationships between *Vicia faba* (Fabaceae) and related species inferred from chloroplast trnL sequences. *Plant Syst. Evol.* 212, 247–259.
49. Frossard E., 1985. Etude expérimentale de l'influence de composés organiques sur l'évolution des ions phosphates en sol ferrallitique. Doct. INPL, 109 p.
50. Frossard, E., Julien, P., Neyroud, J.A., Sinaj, S., 2004. Le phosphore dans les sols. État de la situation en Suisse. Cahier de l'environnement no 368. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne. 180 p.
51. Gérard F., 2016. Clay minerals, iron/aluminum oxides, and phosphate sorption in soils – a myth revisited. *Geoderma* 262, 213-226.
52. Gérard F., Blitz-Frayret C., Hinsinger P., Pagès L., 2017. Modelling the interactions between root system architecture, root functions and reactive transport processes in soil. *Plant and Soil*. 413 (1), 161-180.
53. Ghanbari-Bonjar A., Lee H.C., 2002. Intercropped field beans (*Vicia faba*) and wheat (*Triticum aestivum*) for whole crop forage: effect of nitrogen on forage yield and quality. *J. Agric. Sci.* 138, 311–315.
54. Goh C.H., Veliz Vallejos DF., Nicotra AB., Mathesius U., 2013. The impact of beneficial plant-associated microbes on plant phenotypic plasticity. *J Chem Ecol* 39,826-839.

55. Gonzalez-Dugo V., Durand J.L., Gastal F., Picon-Cochard C., 2005. Short term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Aust. J. Agri. Res* 56, 1260-1276.
56. Gonzalez Garcia F. et Tristan Matos F., 1956. Factors in the fixation of phosphorus by calcareous soils. C.R. VIe Cong. Int. Sc. Sol., Paris, B, 609-617.
57. Griffin R.A., et Jurinak J.J., 1973. The interaction of phosphate with calcite. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 37, 846-850.
58. Hamadache A., 2016. Grandes cultures. Principaux itinéraires techniques des principales espèces de grandes cultures pluviales cultivées en Algérie et en Afrique du Nord. Tome 3 : Ressources fourragères. Eléments de phytotechnie générale, 395 p.
59. Hamadache A., 2014. Grandes cultures. Principaux itinéraires techniques des principales espèces de grandes cultures pluviales cultivées en Algérie et en Afrique du Nord. Tome 3: Légumineuses alimentaires (pois chiche-feves-lentille). Eléments de phytotechnie générale, 188 p.
60. Hamrit S., 1995. Situation des fourrages en Algérie. *Al Awamia* 89, 97-108.
61. Hawkesford M.J., Belcher A.R., 1991. Differential protein synthesis in response to sulfate and phosphate deprivation: identification of possible components of plasma-membrane transport systems in cultured tobacco roots. *Planta*, 185, 323-329.
62. Hernandez G., Valdes-Lopez O., Ramirez M., Goffard N., Weiller G., Aparicio-Fabre R., Fuentes S.I., Erban A., Kopka J., Udvardi M.K., Vance C.P., 2009. Global changes in the transcript and metabolic profiles during symbiotic nitrogen fixation in phosphorus stressed common bean plants. *Plant Physiol* 151, 1221-1238.
63. Hopf, M., 1973. Fruchtliche Kulturpflanzen aus Bulgarien. *Jahrbuch des Römisch-Deutschen Zentralmuseums Mainz* 20, 1-47.
64. Henintsoa M., Becquer T., Rabeharisoa L., Gérard F., 2017. Geochemical and microbial controls of the effect of citrate on phosphorus availability in a feral soil. *Geoderma* 291, 33-39.
65. Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant Soil*. 237(2), 173-195.

66. Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard Cl., Shen J., Tang Xi., Zhang F., 2011. P for Two, Sharing a Scarce Resource: Soil Phosphorus Acquisition in the Rhizosphere of Intercropped Species. Update on Soil Phosphorus Acquisition in Intercrops. *Plant Physiol.* Vol. 156,
67. Hinsinger P., Plassard C., Tang C., Jaillard B., 2003. Origins of root-induced pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. *Plant Soil.* 248, 43-59
68. Horton J., Newson D., 1953. A rapid gas evolution for calcium carbonate equivalent in limiting materials. *Soil Sci. Soc. Am. Proc* 1, 414-415.
69. Husson O., Charpentier H., Michellon R., Razanamparany C, Moussa N., Enjalric F., Naudin K., Rakotondramanana, Seguy L., 2012. Avoine *Avena sativa* et *Avena strigosa*. Manuel pratique du semis direct à Madagascar. Volume III. Chapitre 3. § 2.2. Fiches techniques plantes de couverture : Légumineuses pérennes.
70. Isaac ME., Hinsinger P., Harmand JM., 2012. Nitrogen and phosphorus economy of a legume tree-cereal intercropping system under controlled conditions. *Sci. Total. Environ* 434, 71-78.
71. ITGC, 2016. Résorption de la jachère au niveau de la zone nord par la production de légumineuses alimentaires et les fourrages. Rapport ITGC, 31p.
72. ITGC, 1998. Etude sur les possibilités de réhabilitation et de développement des légumineuses alimentaires en Algérie. Résultats d'étude, volume 1, ITGC Décembre 1998, 67p.
73. Jayasundara H.P.S., Thomsom B.D., Tang C., 1998. Responses of cool season grain legumes to soil abiotic stresses. *Adv. Agron.*, 63, 77-151.
74. Jones, D. L., and Brassington, D. S., 1998. Sorption of organic acids in acid soils and its implications in the rhizosphere. *Europ. J. Soil Sci.* 49, 447-455.
75. Jones JB., Eck HV., Voss R., 1990. Plant analysis as an aid in fertilizing corn and sorghum. In *Soil Testing and Plant Analysis*, Third Edition (ed. R. L. Westerman), pp. 521-547. Soil Science Society of America.
76. Joret G., Hebert J., 1955. Contribution à la détermination du besoin des sols en acide phosphorique. *Ann. agron.*, 2, 233-299.
77. Jørnsgaard, B., Raza, S., Jensen, E.S., Christiansen, J.L., 2001. Choice of species and varieties of grain legumes and cereals for inter- and monocropping

- in organic agricultural systems. In: Proceedings of the 4th European Conference on Grain Legumes, AEP, Crakow 8–12 July 2002 350 p.
78. Jorquera M. A., Hernández M. T., Rengel Z., Marschner P., Mora M. L., 2008. Isolation of culturable phosphor bacteria with both phytate- mineralization and phosphate-solubilization activity from the rhizosphere of plants grown in a volcanic soil. *Biology and Fertility of Soils* 44, 1025.
79. Justes E., Beaudoin N., Bertuzzi P., Charles R., Constantin J., Min- C., Hermon C., Joannon A., Le Bas C., Mary B., Mignolet C., Montfort F., Ruiz L., Sarthou J.-P., Souchere V., Tour-nebize J., Savini I., Rechauchere0., 2012. Réduire les fuites de nitrate au moyen de cultures intermédiaires : conséquences sur les bilans d'eau et d'azote, autres services écosystémiques. Synthèse du rapport d'étude, Inra (France), 60 p.
80. Khaldoun A., Amroun R., Bellah F., Boufenar F., Amroun A., Khaldoun S., Taibi R., 1999. Identification des causes de la variabilité des rendements des légumineuses alimentaires. p 31-46. In ; Les légumineuses alimentaires en Algérie, situation actuelle et perspectives. ITGC, 150 p
81. Kjeldahl J., 1883. New method for the determination of nitrogen in organic substances. *Zeitschrift fur analytische Chemie* 22, 366-383.
82. Kopke U., Nemecek T., 2010. Ecological services of *faba bean*. *Field Crops Research* 115, 217-233.
83. Labdi M., Maatougui MEH., Laddada M., Bouzenad Z., Sellami S., Oufroukh A., 1999. techniques culturales associées aux légumineuses alimentaires en Algérie. p 48-59. In ; Les légumineuses alimentaires en Algérie, situation actuelle et perspectives. ITGC, 150 p
84. Ladizinsky, G., 1975. On the origin of the broad bean *Vicia faba* L. *Israel J. Bot.* 24, 80–88.
85. Latati, M., Aouiche, A., Tellah, S., Laribi, A., Benlahrech, S., Kaci, G., Ouarem, F., Ounane, S.M., 2017. Intercropping maize and common bean enhances microbial carbon and nitrogen availability in low phosphorus soil under Mediterranean conditions. *Eur. J. Soil Biol.* 80, 9–18.
86. Latati M., Bargaz A., Belarbi B., Lazali M., Benlahrech S., Tellah S., Kaci G., Drevon J.J., Ounane S.M., 2016a. The intercropping common bean with maize improves the rhizobial efficiency, resource use and grain yield under low phosphorus availability, *Eur. J. Agr* 72, 80-90.

87. Latati, M., Benlahrech, S., Lazali, M., Tellah, S., Kaci, G., Takouachet, R., Alkama, N., Hamdani, F.Z., Hafnaoui, E.A., Belarbi, B., Ounane, G., Ounane, S.M., 2016b. Intercropping promotes the ability of legume and cereal to facilitate phosphorus and nitrogen acquisition through root- induced processes, in: Aakash Kumar Goyal (Ed.), Grain Legumes, E-Publishing Intech, Croitia, 2016, pp. 127–139.
88. Latati, M., Blavet, D., Alkama, N., Laoufi, H., Drevon, J.J., Gérard, F., Pansu, M., Ounane, S.M., 2014. The intercropping cowpea-maize improves soil phosphorus availability and maize yields in an alkaline soil. *Plant Soil*. 85, 181-191.
89. Latati M., Pansu M., Drevon JJ., Ounane SM., 2013. Advantage of intercropping maize (*Zea mays* L.) and common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) on yield and nitrogen uptake in Northeast Algeria. *Int J Res Appl Sci*. 1, 1-7.
90. Lazali, M., Brahimi, S., Merabet, C., Latati, M., Benadis, C., Maougal, R.T., Blavet, D., Drevon, J.J., Ounane, S.M., 2016. Nodular diagnosis of contrasting recombinant inbred lines of *Phaseolus vulgaris* in multi-local field tests under Mediterranean climate. *Eur. J. Soil Biol*. 73, 100-107.
91. Lazali M., Zaman-Allah M., Amenc L., Ounane G., Abadie J., Drevon JJ., 2013. A phytase gene is overexpressed in root nodules cortex of *Phaseolus vulgaris*–rhizobia symbiosis under phosphorus deficiency. *Planta* 238, 317-324.
92. Lee, H.C., Lopez-Ridaura, S., 2002. Managing intercrops to minimise weeds. In: Ba` rberi, P., Cloutier, D.C. (Eds.), Proceedings 5th Workshop of the EWRS Working Group on Physical and Cultural Weed Control, Pisa (IT), March 11–13, pp 176–182.
93. Li C., Dong Y., Li H., Shen J., Zhang F., 2015a. Shift from complementarily to facilitate on P uptake by intercropped wheat neighboring with *faba bean* when available soil P is depleted. *Sci Rep* 6,18663.
94. Li C., Dong Y., Li H., Shen J., Zhang F., 2014. The Dynamic Process of Interspecific Interactions of Competitive Nitrogen Capture between Intercropped Wheat (*Triticum aestivum* L.) and (Faba Bean (*Vicia faba* L.). *Plos One* 9(12).
95. Li W., Li L., Sun J., Guo T., Zhang F., Baob X., Peng A., Tang C., 2005. Effects of intercropping and nitrogen application on nitrate present in the

- profile of an Orthic Anthrosol in Northwest China. *Agric Ecosyst Environ* 105,483-491.
96. Li L., Li S.M., Sun J.H., Zhou LL., Bao X.G., Zhang H.G., and Zhang F.S., 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 11192-11196.
97. Li S., Li L, Zhang F., Tang C., 2004. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping. *Annals of Botany* 94, 297-303.
98. Li H, Shen J., Zhang F., Clairotte M., Drevon JJ., Le Cadre E., Hinsinger P., 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312,139-150.
99. Li H., Shen J., Zhang F., Marschner P., Cawthray G., 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
100. Li L., Sun J., Zhang F., Guo T., 2006. Root distribution and interactions between intercropped species. *Oecologia* 147, 280-290.
101. Li L., Tilman D., Lambers H., Zhang FS., 2014. Plant diversity and overyielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture. *New Phytol* 203, 63-69.
102. Li SX., Wang ZH., Stewart BA., 2011. Differences of Some Leguminous and Nonleguminous Crops in Utilization of Soil Phosphorus and Responses to Phosphate Fertilizers. *Advances in Agronomy* 110, 125-249.
103. Li Y., Xu M., Wang N., Li Y., 2015b. A JAZ protein in *Astragalus sinicus* interacts with a leghemoglobin through the TIFY domain and is involved in nodule development and nitrogen fixation. *PLoS One* 10, 1-18
104. Li L., Yang S., Li X., Zhang F.S., Christie P., 1999. Interspecific complementary and competitive interactions between intercropped maize and faba bean. *Plant Soil* 212, 105-114
105. Li L., Zhang F., Li X., Christie P., Sun J., Yang S., Tang C., 2003. Interspecific facilitation of nutrient uptake by intercropped maize and faba bean. *Nutr Cycl Agroecosyst* 65, 61-71.

106. Li H., Zhang F., Rengel Z., and Shen J., 2013. Rhizosphere properties in monocropping and intercropping systems between faba bean (*Vicia faba* L.) and maize (*Zea mays* L.) grown in a calcareous soil, *Crop & Pasture*
107. Liu H., White P.J., Li C., 2016a. Biomass partitioning and rhizosphere responses of maize and faba bean to phosphorus deficiency. *Crop Pasture Sci* 67, 847-856.
108. Liu HT., Tang CX., Li CJ., 2016b. The effects of nitrogen form on root morphological and physiological adaptations of maize, white lupin and faba bean under phosphorus deficiency. *Aob Plants* 8.
109. Maatougui ME., 1995. Situation de la culture des fèves en Algérie et perspective de reliance en Algérie. In : Rehabilitation of Faba bean. Premier séminaire du réseau maghrébin de recherche sur fève, Proceedings Ed Actes , W. Bertenbreiter and M. Sadiki Eds, (REMAFEVE) 24 -27 mai 1995 à Rabat, p17-27.
110. MADRP-DSASI: Statistiques agricoles, *Série B*.
111. Magadlela A., Kleinert A., Dreyer L., Valentine A.J., 2014. Low-phosphorus conditions affect the nitrogen nutrition and associated carbon costs of two legume tree species from a Mediterranean-type ecosystem. *Aust J Bot* 62,1-9.
112. Magness, J.R., Markle, G.M., Compton, C.C., 1971. Food and feed crops of the United States. Interregional Research Project IR-4, IR Bul. 1, (Bul. 828 New Jersey Agric. Expt. Sta.)
113. Makhani M., Isaac ME., 2014. Rhizosphere dynamics under nitrogen-induced root modification: The interaction of phosphorus and calcium. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 177,624-632.
114. Martins D., Macovei A., Leonetti P., Balestrazzi A., Araújo S., 2017. Chapter 3: The Influence of Phosphate Deficiency on Legume Symbiotic N<sub>2</sub> Fixation, pp 41-76, Legume Nitrogen Fixation in Soils with Low Phosphorus Availability, S. Sulieman, L.-S.P. Tran (eds.), Springer International Publishing, 287 p.
115. Mengel, K., Kirkby EA., 1978. Principles of Plant Nutrition. Inter. Pot. Inst, Berne.
116. Maxted, N., Callimassia, M.A., Bennet, M.D., 1991. Cytotaxonomic studies of Eastern Mediterranean *Vicia* species (Leguminosae). *Plant Syst. Evol.* 77, 221–234.

117. Mosso J., 1990. Acides aminés de 16 céréales et protéagineux : variations et clés du calcul de la composition en fonction du taux d'azote des grain(e)s. Conséquences nutritionnelles. *Inra Prod. Anim.* 3, 103-119.
118. Muratova, V.S., 1931. Common beans (*Vicia faba* L.). *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.* Suppl. 50, 1–298.
119. Mus F, Crook MB, Garcia K, Costas AG, Geddes BA, Kouri ED, Paramasivan P, Ryu M-H, Oldroyd GED, Poole PS, Udvardi MK, Voigt CA, Ané J-M, Peters JW (2016) Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to non-legumes. *Appl Environ Microbiol*82:3698–3710
120. Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Crozat Y., Jeuffroy M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: crop growth, N partitioning and symbiotic N., fixation. *Field Crops Res.*, 119, 2-11.
121. Neumann G., Römheld V., 1999. Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant Soil* 211,121-130.
122. Niu YF., Chai RS., Jin GL., Wang H., Tang. CX., Zhang YS., 2013. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Ann. Bot* 112, 391-408.
123. Noorden EE., Verbeek R., Dinh QD., Jin J., Green A., Ng JLP., Mathesius U., 2016. Molecular signals controlling the inhibition of nodulation by nitrate in *Medicago truncatula*. *Int J Mol Sci*, 17, 1060.
124. Olsen SR, Cole CV., Watanabe FS., Dean LA., 1954. Estimation of Available Phosphorus in Soil by Extraction with Sodium Bicarbonate. Circular: 939, USDA, Washington, DC, USA.
125. Ohwaki Y., Hirata H., 1992. Differences in carboxylic acid exudation among p-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid level in roots. *Soil Science and Plant Nutrition*, 38 (2), 235-243.
126. O'mara, J.D., 1961. Cytogenetics. In Amer. Soc. Agron. Monog. Ser. v 8, Oats and Oat Improvement, eh. 5. Madison, Wis.
127. Ouknider M., Jacquard P., 1986. Production et valeur nutritive de l'association vesce-avoine en zone Méditerranéenne. *Fourrages* I05, 39-62.
128. Pauwels JM., Van Ranst E., Verloo M., MvondoZe A., 1992. Manuel de Laboratoire de Pédologie. Méthodes d'analyses de sols et de plantes,

- Equipment, Gestion des stocks de verrerie et de produits chimiques. Publications Agricoles 28, A.G.C.D., Bruxelles, 180p.
129. Petard J., 1993. Les méthodes d'analyse. Tome 1. Analyses de sols. ORSTOM. Nouméa. 192 p.
130. Pelzer E., Bedoussac L., Corre-Hellou G., Jeuffroy M.-H., Metivier T., Naudin C. 2014. Association de cultures annuelles combinant une légumineuse et une céréale : retours d'expériences d'agriculteurs et analyse. *Innovations Agronomiques* 40, 73-91.
131. Qin L, Zhao J., Tian J., Chen L., Sun Z., Guo Y., Lu X., Gu M., Xu G., Liao H., 2012. The high-affinity phosphate transporter GmPT5 regulates phosphate transport to nodules and nodulation in soybean. *Plant Physiol* 159, 1634-1643.
132. Raghothama KG., 1999. Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50, 665-693.
133. Raven J.A., Smith F.A., 1977. Characteristics, functions and regulation of active proton extrusion. In: Regulation of cell membrane activities in plant. Marrè, O. Ciferri (Eds.), p 25-40.
134. Richardson AE, Barea JM., McNeill AM., Prigent-Combaret C., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 320, 305-339.
135. Richardson AE., Lynch JP., Ryan PR., Delhaize E., Smith FA., Smith SE., Harvey PR., Ryan MH., Veneklaas EJ., Lambers H., Oberson A., Culvenor RA., Simpson RJ., 2011). Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant Soil* 349, 121-156.
136. Richardson AE., Simpson RJ., 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiol* 56,989-996.
137. Rose TJ., Damon P., Rengel Z., 2010. Phosphorus-efficient faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes enhance subsequent wheat crop growth in an acid and an alkaline soil. *Crop Pasture Sci* 61, 1009-1016.
138. Rose TJ., Rengel Z., Ma Q., Bowden JW.. 2007. Differential accumulation patterns of phosphorus and potassium by canola cultivars compared to wheat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 170, 404-411.
139. Salgado P., Hoà Bình L., Chí Cương V., Văn Thủ et T. Thị Hoa Lý N., 2008. Production et utilisation de l'avoine fourragère (*Avena strigosa* et *Avena*

- sativa*) au nord du Vietnam : une solution pour résoudre le déficit fourrager en hiver (Proposition pour la prise en compte de l'avoine fourragère dans la liste officielle d'espèces fourragères du Vietnam. Edit CIRAD, Montpellier, 95 p.
140. Shen AL., Li XY., Kanamori T., Arai T., 1996. Effect of long-term application of compost on some chemical properties of wheat rhizosphere and non-rhizosphere soils. *Pedosphere* 6, 355-363.
141. Shen J., Rengel Z., Tang C., Zhang F., 2003. Role of phosphorus nutrition in development of cluster roots and release of carboxylates in soil-grown *Lupinus albus*. *Plant and Soil* 248, 199-206.
142. Shen JB., Yuan LX., Zhang JL., Li HG., Bai ZH., Chen XP., Zhang WF., Zhang FS., 2011. Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant. *Plant Physiology* 156, 997-1005.
143. Schneider A., Huyghen C., 2015. Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables. Ed Quae, versailles, 473p.
144. Schubert S., Schubert E., Mengel K., 1990. Effect of low pH of the root medium on proton release, growth, and nutrient uptake of field beans (*Vicia faba*). *Plant and Soil* 124, 239-244.
145. Schulze J., 2004. How are nitrogen fixation rates regulated in legumes. *J Plant Nutr Soil Sci* 167, 125-137.
146. Schulze J., Temple G., Temple SJ., Beschow H., Vance CP., 2006. Nitrogen fixation by white lupin under phosphorus deficiency. *Ann Bot* 98, 731-740.
147. Sulieman S., Tran L-SP., 2015. Phosphorus homeostasis in legume nodules as an adaptive strategy to phosphorus deficiency. *Plant Sci* 239, 36-43.
148. Suttie J.M., 2004. Conservation du foin et de la paille pour les petits paysans et les pasteurs. Collection FAO, production végétale et protection des plantes N°29, 291 pages.
149. Tang C., Unkovich MJ., Bowden JW., 1999. Factors affecting soil acidification under legumes. III. Acid production by N<sub>2</sub>-fixing legumes as influenced by nitrate supply. *New Phytologist*. 143, 513-521.
150. Tang C., Drevon JJ., Jaillard B., Souche G., Hinsinger P., 2004. Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency. *Plant Soil* 260, 59-68.
151. Tellah S., Latati M., Lazali M., Ghalmi N., Ounane G., Ounane S.M., Sorgona A., Badiani M. Agricultural, socio-economic, and cultural relevance of crop

- wild relatives, in particular food legume landraces, in Northern Africa. In: Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach, Vol. 1 (P. Ahmad, Ed). Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, 2016, pp. 303-342. ISBN: 978-1-119-05436-8.
152. Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'Antonio C., Dobson A., Howarth R., Schindler D., Schlesinger WH., Simberloff D., Swackhamer D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281-284.
153. Tong Y., Gabriel-Neumann E., Krumbein A., Ngwene B., George E., Schreiner M.. 2015. Interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungi and intercropping with sesame (*Sesamum indicum*) on the glucosinolate profile in broccoli (*Brassica oleracea* var. *Italica*). *Environmental and Experimental Botany* 109, 288-296.
154. Valizadeh GR, Rengel Z, Rate AW. 2003. Response of wheat genotypes efficient in P utilisation and genotypes responsive to P fertilisation to different P banding depths and watering regimes. *Australian Journal of Agricultural Research* 54: 59–65.
155. Valantin-Morison M., David C., Cadoux S., Lorin M., Celette F., Amossé C., Basset A., 2014. Association d'une culture de rente et espèces compagnes permettant la fourniture de services écosystémiques. *Innovations Agronomiques* 40, 93-112.
156. Vance CP., Uhde-Stone C., Allan DL., 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423-447.
157. Walkley A., Black IA., 1934. An examination of a method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci* 37, 29-37.
158. Wang Y., Marschner P., Zhang F.. 2012. Phosphorus pools and other soil properties in the rhizosphere of wheat and legumes growing in three soils in monoculture or as a mixture of wheat and legume. *Plant and Soil* 354, 283-298.
159. Weng LP., Van Riemsdijk WH., Hiemstra T., 2012. Factors Controlling Phosphate Interaction with Iron Oxides. *Journal of Environmental Quality* 41, 628-635.

160. White PJ., Broadley MR., 2003. Calcium in plants. *Ann Bot* 92: 487–511.
161. Willi J.C., Mountford J.O., Sparks T.H., 2005. The Modification of Ancient Woodland Ground Flora at Arable Edges. *Biodivers. Conserv.*, 14, 3215-3233.
162. Xue1 Y., Xia H., Christie P., Zhang Z., Li L., Tang C., 2016. Crop acquisition of phosphorus, iron and zinc from soil in cereal/legume intercropping systems: a critical review. *Annals of Botany*. 117, 363-377.
163. Zahran H.H. 1999. Rhizobium-Legume Symbiosis and Nitrogen Fixation under- Severe Conditions and in an Arid Climate- *American Society for Microbiology. microbiology and molecular biology reviews* Vol. 63, No. 4, 968- 989.
164. Zeghida A., 2001. Amélioration de la production fourragère, les associations pour la production de foin, p 29-31. In : Actes de l'atelier national sur la stratégie de développement des cultures fourragères en Algérie. ITGC- Alger 10-12 juin 2001, 79 p
165. Zhang M, Li CL., Li YC., Harris WG., 2014. Phosphate minerals and solubility in native and agricultural calcareous soils. *Geoderma* 232, 164-171.
166. Zhang F., Shen J., Zhang J., Zuo Y., Li L., Chen X.. 2010. Rhizosphere Processes and Management for Improving Nutrient Use Efficiency and Crop Productivity: Implications for China. In Donald L. Sparks, editor: Elsevier Inc. Academic Press; *Advances in Agronomy*, Vol. 107, Burlington: Academic Press, pp. 1-32.
167. Zhang, F.S., Ma., J., and Cao., Y.P., 1997. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raghanus satiuvs* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. *Plant Soil* 196, 261-264.
168. Zhang DS., Zhang CC., Tang XY., Li HG., Zhang FS., Rengel Z., Whalley WR., Davies WJ., Shen JB., 2016. Increased soil phosphorus availability induced by faba bean root exudation stimulates root growth and phosphorus uptake in neighbouring maize. *New Phytologist* 209, 823-831.
169. Zhu YY., Yan F., Zorb C., Schubert S., 2005. A link between citrate and proton release by proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) grown under phosphorus-deficient conditions? *Plant and Cell Physiology* 46, 892-901.

# *ANNEXES*





**Table 3 : Paramètres de la biomasse des parties aériennes (BA), racines (BR), et nodules (BN) durant la saison 2016**

**- Biomasse de la partie aérienne (BA)**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet158) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BA SS	BA MS	BA F	BA p
Intercept	1	31798,10	31798,10	1275,843	0,000000
Cluster	2	1577,33	788,66	31,644	0,000000
Error	117	2916,02	24,92		
Total	119	4493,34			

Tukey HSD test; variable BA (Spr Homogenous Groups, alpha = ,05 Error: Between MS = 24,923, df =					
Cell No.	Cluster	BA Mean	1	2	3
3	C	11,87000	****		
2	B	16,21500		****	
1	A	20,75000			****

**-Biomasse racinaire**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet158) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BR SS	BR MS	BR F	BR p
Intercept	1	640,7479	640,7479	1291,349	0,000000
Cluster	2	19,1534	9,5767	19,301	0,000000
Error	117	58,0536	0,4962		
Total	119	77,2070			

Tukey HSD test; variable BR (Spr Homogenous Groups, alpha = ,05 Error: Between MS = ,49619, df =					
Cell No.	Cluster	BR Mean	1	2	3
2	B	1,799750	****		
1	A	2,357500		****	
3	C	2,775000			****

**-Biomasse nodulaire**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet1) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BN SS	BN MS	BN F	BN p
Intercept	1	2,840428	2,840428	1128,393	0,00
Cluster	2	0,685173	0,342586	136,096	0,00
Error	117	0,294516	0,002517		
Total	119	0,979689			

Tukey HSD test; variable BN (Spr Homogenous Groups, alpha = ,05 Error: Between MS = ,00252, df =					
Cell No.	Cluster	BN Mean	1	2	3
2	B	0,053419	****		
3	C	0,172450		****	
1	A	0,235685			****

**Table 3 ; Paramètres de la biomasse des partie aérienne (BA), racines (BR), et nodules (BN) durant la saison 2017**

**Biomasse aérienne**

Effect	Univariate Results for Each DV (Spreadsheet196) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	Degr. of Freedom	BA SS	BA MS	BA F	BA p
Intercept	1	23969,57	23969,57	1004,609	0,000000
Cluster	2	1577,48	788,74	33,058	0,000000
Error	117	2791,57	23,86		
Total	119	4369,06			

Cell No.	Tukey HSD test; variable BA (Spr Homogenous Groups, alpha = ,05 Error: Between MS = 23,860, df =				
	Cluster	BA Mean	1	2	3
3	C	10,23500	****		
2	B	13,19750		****	
1	A	18,96700			****

**Biomasse racinaire**

Effect	Univariate Results for Each DV (Spreadsheet196) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	Degr. of Freedom	BR SS	BR MS	BR F	BR p
Intercept	1	515,2235	515,2235	1141,543	0,000000
Cluster	2	37,0831	18,5415	41,081	0,000000
Error	117	52,8067	0,4513		
Total	119	89,8898			

Cell No.	Tukey HSD test; variable BR Homogenous Groups, alpha Error: Between MS = ,45134			
	Cluster	BR Mean	1	2
1	A	1,534000	****	
2	B	1,844750	****	
3	C	2,837500		****

**Biomasse nodulaire**

Effect	Univariate Results for Each DV (Spreadsheet1) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	Degr. of Freedom	BN SS	BN MS	BN F	BN p
Intercept	1	2,219982	2,219982	927,6705	0,00
Cluster	2	0,669496	0,334748	139,8821	0,00
Error	117	0,279989	0,002393		
Total	119	0,949485			

Cell No.	Tukey HSD test; variable BN (Spr Homogenous Groups, alpha = ,05 Error: Between MS = ,00239, df =				
	Cluster	BN Mean	1	2	3
2	B	0,038737	****		
3	C	0,148992		****	
1	A	0,220312			****

## B. Tableaux d'analyse de la variance relatifs à l'essai factoriel

Table 4 : Paramètres liés au végétal pour la féverole (*Vicia faba minor* L.)

## A-Féverole

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BA SS	BA MS	BA F	BA p
Intercept	1	18990218	18990218	293,8973	0,000000
Modalité	1	740874	740874	11,4659	0,001660
Error	38	2455376	64615		
Total	39	3196250			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	BN SS	BN MS	BN F
Intercept	1	1316695	1316695	247,9972
Modalité	1	34818	34818	6,5579
Error	38	201754	5309	
Total	39	236572		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	BR SS	BR MS	BR F
Intercept	1	180230,6	180230,6	318,94
Modalité	1	2313,4	2313,4	4,09
Error	38	21473,2	565,1	
Total	39	23786,6		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	PA SS	PA MS	PA F
Intercept	1	33,36135	33,36135	43201
Modalité	1	0,00441	0,00441	5
Error	23	0,01776	0,00077	
Total	24	0,02217		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	CAA SS	CAA MS	CAA F
Intercept	1	67,44671	67,44671	1048,0
Modalité	1	2,64449	2,64449	41,0
Error	4	0,25741	0,06435	
Total	5	2,90190		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	PN SS	PN MS	PN F
Intercept	1	14,63783	14,63783	1455,9
Modalité	1	0,27476	0,27476	27,3
Error	4	0,04021	0,01005	
Total	5	0,31497		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	PR SS	PR MS	PR F
Intercept	1	37,10386	37,10386	1906,354
Modalité	1	0,03249	0,03249	1,669
Error	22	0,42819	0,01946	
Total	23	0,46068		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	CAN SS	CAN MS	CAN F
Intercept	1	26,22254	26,22254	714,69
Modalité	1	16,96802	16,96802	462,43
Error	4	0,14677	0,03669	
Total	5	17,11479		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet8) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	R SS	R MS	R F
Intercept	1	56,55040	56,55040	159,6148
Modalité	1	4,04010	4,04010	11,4033
Error	14	4,96010	0,35429	
Total	15	9,00020		

Table 5 : Paramètres liés au végétal pour l'avoine (*Avena sativa* L.)

## B-Avoine

Univariate Results for Each DV (Spreadsh Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	CAR SS	CAR MS	CAR F
Intercept	1	1,251267	1,251267	92,91584
Modalité	1	0,308267	0,308267	22,89109
Error	4	0,053867	0,013467	
Total	5	0,362133		

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BA SS	BA MS	BA F	BA p
Intercept	1	14283835	14283835	168,3599	0,000000
Modalité	1	869955	869955	10,2539	0,002757
Error	38	3223961	84841		
Total	39	4093916			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	R SS	R MS	R F	R p
Intercept	1	51,84000	51,84000	262,5404	0,000000
Modalité	1	1,75562	1,75562	8,8913	0,009902
Error	14	2,76438	0,19746		
Total	15	4,52000			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	PR SS	PR MS	PR F	PR p
Intercept	1	32,52585	32,52585	384,16	
Modalité	1	1,29206	1,29206	15,26	
Error	9	0,76200	0,08467		
Total	10	2,05406			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	CAA SS	CAA MS	CAA F	CAA p
Intercept	1	52,01852	52,01852	342,7700	0,000050
Modalité	1	1,60167	1,60167	10,5540	0,031415
Error	4	0,60704	0,15176		
Total	5	2,20870			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	PA SS	PA MS	PA F	PA p
Intercept	1	45,14698	45,14698	854,57	
Modalité	1	1,01828	1,01828	19,27	
Error	22	1,16226	0,05283		
Total	23	2,18054			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet210) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	BR SS	BR MS	BR F	BR p
Intercept	1	1009968	1009968	98,983	
Modalité	1	35522	35522	3,481	
Error	38	387730	10203		
Total	39	423252			

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet193) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	ler SS	ler MS	ler F	ler p
Intercept	1	127894210	127894210	427,6335	0,000000
mod	1	1900001	1900001	6,3529	0,016038
Error	38	11364825	299074		
Total	39	13264826			

Table 6 : Paramètres liés à la rhizosphère pour la féverole (*Vicia faba minor* L.)**a-N assimilable**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301)				
Sigma-restricted parameterization				
Effective hypothesis decomposition				
Effect	Degr. of Freedom	I'N assimilable en ppm SS	I'N assimilable en ppm MS	I'N
Intercept	1	510,6038	510,6038	
Modalité	2	31,8700	15,9350	
Error	21	28,0913	1,3377	
Total	23	59,9613		

Tukey HSD test; variable I'N assimilable				
Homogenous Groups, alpha = ,05000				
Error: Between MS = 1,3377, df = 21				
Cell No.	Modalité	I'N assimilable en ppm Mean	1	2
1	FP	3,462500	****	
3	J	4,187500	****	
2	FA	6,187500		****

**b-P assimilable**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301)					
Sigma-restricted parameterization					
Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	Le P assimilable en ppm SS	Le P assimilable en ppm MS	Le P assimilable en ppm F	Le P assimilable en ppm p
Intercept	1	7188,365	7188,365	1408,056	0,000000
Modalité	2	148,456	74,228	14,540	0,000005
Error	69	352,257	5,105		
Total	71	500,713			

Tukey HSD test; variable Le P assimilable				
Homogenous Groups, alpha = ,05000				
Error: Between MS = 5,1052, df = 69.				
Cell No.	Modalité	Le P assimilable en ppm Mean	1	2
3	J	8,59950	****	
2	FA	9,40800	****	
1	FP	11,96825		****

**c-pH eau**

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301)					
Sigma-restricted parameterization					
Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	pH eau SS	pH eau MS	pH eau F	pH eau p
Intercept	1	3048,483	3048,483	38603,53	0,000000
Modalité	2	1,618	0,809	10,25	0,000203
Error	47	3,712	0,079		
Total	49	5,330			

Tukey HSD test; variable pH eau Homogenous Groups, alpha = 0,05 Error: Between MS = ,07897, df = 6				
Cell No.	Modalité	pH eau Mean	1	2
2	FA	7,576667		****
1	FP	7,892500	****	
3	J	7,991875	****	

### d-Calcium (Ca)

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	le Calcium en ppm SS	le Calcium en ppm MS	le Calcium en ppm F	le Calcium en ppm p
Intercept	1	21555,79	21555,79	278,4886	0,000003
Modalité	2	868,17	434,08	5,6081	0,042329
Error	6	464,42	77,40		
Total	8	1332,58			

Tukey HSD test; variable le Calcium Homogenous Groups, alpha = ,0500 Error: Between MS = 77,403, df = 6				
Cell No.	Modalité	le Calcium en ppm Mean	1	2
3	J	39,93222	****	
2	FA	44,28667	****	****
1	FP	62,60000		****

### e-Respiration du sol (CO<sub>2</sub>)

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	CO2 SS	CO2 MS	CO2 F	CO2 p
Intercept	1	7,313346	7,313346	252,1156	0,000000
Modalité	2	0,506709	0,253355	8,7340	0,001737
Error	21	0,609166	0,029008		
Total	23	1,115875			

Tukey HSD test; variable CO2 Homogenous Groups, alpha = 0,05 Error: Between MS = ,02901, df = 21				
Cell No.	Modalité	CO2 Mean	1	2
3	J	0,369275		****
1	FP	0,586684	****	
2	FA	0,710092	****	

Table 7 : Paramètres liés à la rhizosphère pour l'avoine (*Avena sativa* L.)**a-N assimilable**

Effect	Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	Degr. of Freedom	I'N assimilable en ppm SS	I'N assimilable en ppm MS	I'N assimilable en ppm F	I'N assimilable en ppm p
Intercept	1	523,6004	523,6004	430,2513	0,000000
Modalité	2	10,8933	5,4467	4,4756	0,024041
Error	21	25,5563	1,2170		
Total	23	36,4496			

Tukey HSD test; variable I'N assimilable Homogenous Groups, alpha = ,05000 Error: Between MS = 1,2170, df = 21				
Cell No.	Modalité	I'N assimilable en ppm Mean	1	2
2	AP	3,987500	****	
1	J	4,437500	****	****
3	AA	5,587500		****

**b-P assimilable**

Effect	Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	Degr. of Freedom	Le P assimilable en ppm SS	Le P assimilable en ppm MS	Le P assimilable en ppm F	Le P assimilable en ppm p
Intercept	1	7088,832	7088,832	883,5849	0,000000
Modalité	2	123,537	61,769	7,6991	0,000959
Error	69	553,574	8,023		
Total	71	677,111			

Tukey HSD test; variable Le P assimilable Homogenous Groups, alpha = ,05000 Error: Between MS = 8,0228, df = 69.				
Cell No.	Modalité	Le P assimilable en ppm Mean	1	2
1	J	8,59950	****	
2	AP	9,46108	****	
3	AA	11,70692		****

## c- pH eau

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301)					
Sigma-restricted parameterization					
Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	pH eau SS	pH eau MS	pH eau F	pH eau p
Intercept	1	2940,166	2940,166	69278,40	0,000000
Modalité	2	1,198	0,599	14,11	0,000018
Error	45	1,910	0,042		
Total	47	3,107			

Tukey HSD test; variable pH e				
Homogenous Groups, alpha =				
Error: Between MS = ,04244, .				
Cell No.	Modalité	pH eau Mean	1	2
3	AA	7,613750		****
2	AP	7,873750	****	
1	J	7,991875	****	

## d- Calcium

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301)					
Sigma-restricted parameterization					
Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	le Calcium en ppm SS	le Calcium en ppm MS	le Calcium en ppm F	le Calcium en ppm p
Intercept	1	18440,73	18440,73	182,3809	0,000010
Modalité	2	1040,50	520,25	5,1453	0,049962
Error	6	606,67	101,11		
Total	8	1647,17			

Tukey HSD test; variable le Calcium en ppm (Spreadshe Homogenous Groups, alpha = ,05000 Error: Between MS = 77,403, df = 6,0000				
Cell No.	Modalité	le Calcium en ppm Mean	1	2
3	J	39,93222	****	
2	FA	44,28667	****	****
1	FP	62,60000		****

### e-Respiration du sol (CO<sub>2</sub>)

Univariate Results for Each DV (Spreadsheet301) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition					
Effect	Degr. of Freedom	CO2 SS	CO2 MS	CO2 F	CO2 p
Intercept	1	6,321063	6,321063	144,8718	0,000000
Modalité	2	0,514435	0,257217	5,8951	0,009289
Error	21	0,916275	0,043632		
Total	23	1,430710			

Tukey HSD test; variable CO2 Homogenous Groups, alpha = Error: Between MS = ,04363				
Cell No.	Modalité	CO2 Mean	1	2
1	J	0,359275	****	
2	AP	0,470243	****	****
3	AA	0,710092		****

**Annexe 2 : Photos prises sur les différents essais expérimentaux**

**A. Photos prises sur l'essai factoriel au niveau de station expérimentale de l'ITGC de Oued Smar**



**Photo N° 1: Dispositif expérimental  
(Houassine D., Février 2017)**



**Photo N° 2: Instrument de mesure de la respiration du sol (flux de C-CO<sub>2</sub>)  
(Houassine D., Février 2017)**



**Photo N° 3: Vue globale de l'essai en pleine croissance végétative (Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 4: Culture de féverole pure au stade de pleine floraison (Houassine D., fin avril 2017)**



**Photo N° 5 : Culture d'avoine pure au stade floraison  
(Houassine D., fin avril 2017)**



**Photo N° 6 : Culture d'association féverole-avoine au stade de pleine floraison de la féverole  
(Houassine D., Fin avril 2017)**



**Photo N° 7: Echantillonnage effectué au stade plein floraison de la féverole au niveau de l'essai factoriel (Houassine D., Fin avril 2017)**



**Photo N° 8 : Récolte de la féverole (Houassine D., Fin mai 2017)**



**Photo N° 9 : Récolte de l'avoine (Houassine D., Début juin 2017)**

**B. Photos prises sur les différents sites d'agriculteurs au niveau de Skikda et Guelma  
(Essais multilocaux)**



**Photo N° 10: Site agriculteur S2 à Guelma  
(Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 11 : Site agriculteur S3 à Guelma  
(Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 12: Site agriculteur S10 à Skikda  
(Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 13: Site agriculteur S4 à Skikda  
(Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 14: Site agriculteur S10 à Skikda  
(Houassine D., Avril 2017)**



**Photo N° 15: Site agriculteur S9 à Skikda  
(Houassine D., Avril 2017)**

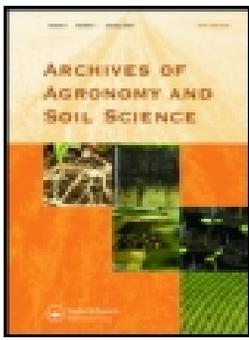


**Photo N° 16: Echantillonnage effectué au stade plein floraison de la féverole au niveau des essais multi-locaux (Houassine D., Fin avril 2017)**





**Photo N°17 : Racines de la féverole avec les nodules  
(Houassine D., Avril 2017)**



## Phosphorus acquisition processes in the field: study of faba bean cultivated on calcareous soils in Algeria

Djamel Houassine, Mourad Latati, Nazih Y. Rebouh & Frédéric Gérard

To cite this article: Djamel Houassine, Mourad Latati, Nazih Y. Rebouh & Frédéric Gérard (2019): Phosphorus acquisition processes in the field: study of faba bean cultivated on calcareous soils in Algeria, Archives of Agronomy and Soil Science, DOI: [10.1080/03650340.2019.1605166](https://doi.org/10.1080/03650340.2019.1605166)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/03650340.2019.1605166>



Accepted author version posted online: 06  
Apr 2019.  
Published online: 18 Apr 2019.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 21



View Crossmark data [↗](#)



# Phosphorus acquisition processes in the field: study of faba bean cultivated on calcareous soils in Algeria

Djamel Houassine<sup>a</sup>, Mourad Latati<sup>a</sup>, Nazih Y. Rebouh<sup>b</sup> and Frédéric Gérard<sup>c</sup> 

<sup>a</sup>Département de Productions Végétales, Laboratoire d'Amélioration Intégrative des Productions Végétales, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Algiers, Algeria; <sup>b</sup>Department of Agro-Biotechnology, Institute of Agriculture, Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University), Moscow, Russia Federation; <sup>c</sup>Eco&Sols, Univ. Montpellier, CIRAD, INRA, SupAgro, Montpellier, France

## ABSTRACT

Little is known about the occurrence of phosphorus (P) acquisition processes in the field, especially for faba bean (*Vicia faba* L.) in calcareous soils. We sampled soil, rhizosphere and plant materials in 12 calcareous field sites in Algeria and performed physicochemical analysis during two growing seasons. Both proton exudation and root exploration increased in P-deficient soils as compared to P-sufficient soils. Inhibition of nitrogen (N) fixation and rhizosphere alkalization were observed in N-rich soils. We also found that calcium (Ca) concentrations in both shoots and roots significantly increased with P-deficiency. The same trend, although less significant, was observed with respect to Ca uptake. These field observations suggested that acidifying roots acquired P from dissolving Ca-P minerals. The concomitant increase of the ratio Ca/P uptake should further enhance their dissolution. Other rhizosphere processes such as the mineralization of organic P should control P acquisition as alkalization occurred in the root zone in response to the inhibition of N fixation. In conclusion, P-acquisition processes in the field were consistent with previous findings made at the laboratory. In addition, the variety of faba bean cultivated by local farmers appeared relatively well adapted to field conditions thanks to the deployment of rhizosphere processes.

## ARTICLE HISTORY

Received 25 October 2018

Accepted 4 April 2019

## KEYWORDS

Rhizosphere; nitrogen fixation; pH; root exploration; calcium uptake

## Introduction

Nitrogen (N) and phosphorus (P) availability are the most important limiting factors for biomass with particularly negative consequences for food security (Richardson et al. 2009; Dawson and Hilton 2011). The application of P fertilizers is essential for improving crop yield (Gonzalez-Dugo et al. 2005; Li et al. 2007). However, P fertilization is generally little efficient for crops; i.e. only a few percent of the added P is usually taken up the same year, while the rest is stored in soil under organic, adsorbed and mineral forms (Li et al. 2008; Zhang et al. 2014; Gérard 2016). Nitrogen fixation by legumes crops is considered as an alternative pathway for sustainable agriculture, paving the way towards the decreased application of N fertilizer inputs and consequently resulting in a reduction of environmental pollution and greenhouse gas emissions (Li et al. 2014; Latati et al. 2016). However, P availability tightly controls N fixation efficiency (Isaac et al. 2012; Lazali et al. 2016), and several environmental issues urge us to decrease P fertilization (e.g. Dawson and Hilton 2011).

A practical solution proposed to decrease the amount of inorganic P fertilizers relies on the solubilization of the soil P reserve through processes and mechanisms governing P availability in

the root zone: i.e. the rhizosphere (Zhang et al. 2010; Richardson et al. 2011; Shen et al. 2011). Plants can use different root processes in an attempt to increase P uptake by solubilizing soil P. It appears that the intensity of these processes increases under P deficiency, indicating the active nature of P acquisition processes in a sense that they can be induced and promoted by P-starvation (Hinsinger 2001; Richardson et al. 2009; Wen et al. 2017). The plasticity of several P acquisition processes have been frequently studied, particularly root exploration (e.g. Niu et al. 2013; Liu et al. 2016a; Erel et al. 2017) and exudation of protons and organic ligands (e.g. Alkama et al. 2012; Tang et al. 1999; Zhu et al. 2005).

Some P acquisition processes have been overlooked so far. This is particularly the case for calcium (Ca) uptake, although it is recognized that this root process, which is ubiquitous given the importance of Ca for plant functioning (White and Broadley 2003), can solubilize soil P by promoting two geochemical processes controlling the release of phosphate ions within the rhizosphere. These geochemical processes are: i) the dissolution of Ca-P minerals (Akhtar et al. 2009a, 2009b; Andersson et al. 2016; Gérard et al. 2017), and ii) the desorption of P from metal (oxy)hydroxides and clay minerals (Devau et al. 2010, 2011), through the so-called synergetic effect of  $\text{Ca}^{2+}$  desorption onto  $\text{PO}_4^{3-}$  desorption (Weng et al. 2012). To the best of our knowledge, changes in Ca uptake in response to P deficiency has been only studied for diverse brassica cultivars (Akhtar et al. 2009a, 2009b), a cultivated variety of durum wheat (Devau et al. 2011), and a P-tolerant maize cultivar (Bera et al. 2018). These first laboratory works revealed that root  $\text{Ca}^{2+}$  influx is strongly correlated with  $\text{H}^+$  efflux. They found that depending on the ratio Ca/P uptake can pronouncedly increase as the solubility (and availability) of the Ca-P mineral source decreases (Akhtar et al. 2009a, 2009b; Devau et al. 2011; Bera et al. 2018).

Moreover, the nature of P acquisition processes becomes uncertain when it comes to the field. Indeed, only a few studies were performed in the field (Betencourt et al. 2012; Latati et al. 2014; Erel et al. 2016), and most of them were carried out under controlled conditions of the laboratory, using solution cultures, pots and rhizotrons (e.g. Tang et al. 2004; Pearse et al. 2006; Solaiman et al. 2007; Zhou et al. 2009; Akhtar et al. 2009a, 2009b; Devau et al. 2010, 2011; Bargaz et al. 2012; Zhang et al. 2016; Liu et al. 2016b; Bera et al. 2018).

In order to improve this knowledge, the present study was performed at the field-scale and we measured the uptake of both Ca and P by plants in addition to several other P acquisition processes. We studied a range of cultivated calcareous soils in Algeria in order to cover most of the growth conditions encountered in the field with respect to P and N availability.

## Materials and methods

### Field sites and plant species

The field study was carried out during the growing seasons from 2016 to 2017 at the reference agrosystems of Skikda (latitude,  $36^{\circ}53'N$ ; longitude,  $6^{\circ}54'E$ ) and Guelma ( $36^{\circ}28'N$ ;  $07^{\circ}28'E$ ) regions, which are both located in the northeast of Algeria. The study was performed with 12 field sites chosen with farmers to represent a very large variability of soil conditions. Guelma sites (noted S1, S2, S3, S11 and S12) are located in the plain and the hills, in the center of Guelma, between 260 and 500 m of altitude. The climate is subhumid to semi-arid, with an annual mean rainfall of 400 to 450 mm during the period from 2016 to 2017. The second region (sites noted S4, S5, S6, S7, S8, S9 and S10) is situated in the Valley of El Harrouch and Mezghiche district, in south of the Skikda plain between 145 and 260 m of altitude. The climate is also subhumid Mediterranean, with an annual mean rainfall of 450 mm distributed mostly during winter and spring over 2016 and 2017 growing seasons.

We studied a faba bean cultivar (*Vicia faba* L. cv. Sidi Aich) which is the most cultivated by farmers in Algerian agroecosystems. Regarding crop management, all farmers tried to practice as much as possible the organic farming system for a sustainable use of agro-ecosystem without application of inorganic fertilizer. In addition, sowing and weeding practices were identical, and all the field sites were tilled.

## Sampling and analysis

Before the sowing of the first growing season (2016), physicochemical properties of soil in each field site were measured on five topsoil samples (0–20 cm) collected by auger.

We collected four samples of rhizosphere and corresponding bulk soil at the full flowering stage (120 d after sowing) in order to perform pH measurements. This sampling was carried out from 25 to 30 cm depth. The rhizosphere was sampled in a standard manner; i.e. by brushing off the <1–4-mm aggregates of soil adhering to faba bean roots gently using a paintbrush (Hinsinger 2001; Latati et al. 2014). We bulked the four replicates of rhizosphere and corresponding bulk soil samples corresponding to each site.

Plants samples were also sampled at the full flowering stage for faba bean, i.e. when the first pod was 2 cm long for 50% of the plant. In each field-site, 10 plants were harvested and separated into shoots and roots (0–30 cm), dried for 48 h at 65 °C, and weighed. The nodules were separated from the roots, dried and weighed separately. Shoot and roots were ground and digested in a microwave oven in nitric and perchloric acids at 135 °C and  $1.5 \times 10^6$  Pa. P concentrations in shoots and roots were measured using malachite green method as performed for total soil P. Plant Ca concentrations were measured using flame spectrophotometry. Note that we also performed these measurements with 100 seeds, in order to calculate P and Ca uptake at the full flowering stage in a standard way; i.e. by subtracting the seed content to the plant content.

All soil and rhizosphere samples were dried, sieved (2 mm) and stored at 4°C for 72 h before analysis. We used the well-known Olsen method to assess P availability (Olsen et al. 1954) and pH was measured in soil suspension with deionized water (soil: water ratio = 1:2.5; Shen et al. 1996). The total soil P content was measured spectrophotometrically at 630 nm using malachite green method after soil digestion by perchloric and nitric acids (Valizadeh et al. 2003). Total N and organic matter contents were measured using the Kjeldahl (Kjeldahl 1883) and Walkley–Black (Walkley and Black 1934) methods, respectively. The calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>) content was determined after measuring the volume of CO<sub>2</sub> evolved according to Horton and Newson method (Horton and Newson 1953).

## Statistics

We applied the ascending hierarchical classification (AHC) test on the measured properties of the 12 soils in order to distinguish homogeneous soil groups, which are termed as soil clusters. We also performed a one-way ANOVA using either field site or soil cluster as factor. The Tukey test was used to determine significant differences between the mean values ( $p < 0.05$ ). Following previous studies (e.g. Bargaz et al. 2012; Latati et al. 2016), we determined the efficiency in use of rhizobia symbiosis (EURS) by the slope of the linear regression between shoot dry weight (SDW) and nodule dry weight (NDW). All the statistics were performed with the Statistica (V.8.5) software.

## Results

### Soil properties and clustering

We show in Table 1 the physicochemical properties of the 12 field sites. The particle size distribution varied significantly ( $p < 0.001$ ). The 12 soils mainly showed a loamy clayed texture, with loam and clay contents ranging from 36% (site S2) to 56% (site S12) and from 19% (site S4) to 40% (site S9), respectively. Variations of the sand content were more moderate, as the value ranged from 21% (site S12) to 33% (site S11). Soil pH ranged from 7.2 to 8.8 and was much more alkaline in sites S5 and S9 (8.8) than in sites S2 (7.2) and S6 (7.3). The highest content of CaCO<sub>3</sub> was also found in S5 and S9 (about 29%), while the lowest values were observed in the S6 and S11 (about 19.5%). Soil total N content also significantly differed between sites. The maximum N content was measured in site S1 (4.2 g kg<sup>-1</sup>) and the minimum N content was found in both sites S2 and S9 (1.2 and 1.1 g kg<sup>-1</sup>). Olsen P and total soil P varied the same way across

**Table 1.** Physicochemical properties of the soil samples collected at the 12 field sites (mean value  $\pm$  standard error,  $n = 5$ ).

Field sites	Sand (%) ***	Clay (%) ***	Loam (%) ***	pH **	CaCO <sub>3</sub> (%) **	OM (%) *	Total-N (g kg <sup>-1</sup> ) ***	Total-P (mg kg <sup>-1</sup> ) ***	Olsen-P (mg kg <sup>-1</sup> ) ***
S1	23.96 $\pm$ 0.61 <sup>cd</sup>	30.02 $\pm$ 1.13 <sup>cde</sup>	46.03 $\pm$ 2.33 <sup>abc</sup>	8.27 $\pm$ 0.12 <sup>bc</sup>	23.56 $\pm$ 0.31 <sup>b</sup>	1.63 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	4.21 $\pm$ 0.27 <sup>a</sup>	233.33 $\pm$ 12.71 <sup>d</sup>	20.50 $\pm$ 0.72 <sup>c</sup>
S2	28.32 $\pm$ 1.76 <sup>abcd</sup>	38.84 $\pm$ 2.73 <sup>ab</sup>	35.71 $\pm$ 1.76 <sup>c</sup>	7.16 $\pm$ 0.14 <sup>d</sup>	21.33 $\pm$ 0.88 <sup>bc</sup>	1.67 $\pm$ 0.09 <sup>ab</sup>	1.16 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	140.33 $\pm$ 4.05 <sup>e</sup>	7.60 $\pm$ 0.61 <sup>d</sup>
S3	24.93 $\pm$ 1.54 <sup>bcd</sup>	32.97 $\pm$ 1.53 <sup>ab</sup>	41.98 $\pm$ 2.10 <sup>abc</sup>	8.10 $\pm$ 0.12 <sup>bc</sup>	23.50 $\pm$ 1.26 <sup>b</sup>	1.27 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	3.42 $\pm$ 0.33 <sup>b</sup>	174.33 $\pm$ 8.41 <sup>de</sup>	16.53 $\pm$ 1.23 <sup>c</sup>
S4	28.33 $\pm$ 2.03 <sup>abcd</sup>	19.82 $\pm$ 1.13 <sup>e</sup>	51.63 $\pm$ 2.68 <sup>ab</sup>	7.40 $\pm$ 0.23 <sup>d</sup>	19.99 $\pm$ 0.57 <sup>bc</sup>	1.26 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>	2.05 $\pm$ 0.03 <sup>c</sup>	105.98 $\pm$ 3.61 <sup>ef</sup>	5.53 $\pm$ 0.54 <sup>d</sup>
S5	31.72 $\pm$ 1.40 <sup>ab</sup>	28.71 $\pm$ 1.48 <sup>cde</sup>	39.73 $\pm$ 3.50 <sup>bc</sup>	8.80 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	29.20 $\pm$ 0.98 <sup>a</sup>	1.30 $\pm$ 0.12 <sup>ab</sup>	1.26 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	364.67 $\pm$ 7.53 <sup>b</sup>	35.53 $\pm$ 2.05 <sup>ab</sup>
S6	23.98 $\pm$ 1.50 <sup>cd</sup>	24.54 $\pm$ 0.98 <sup>de</sup>	51.33 $\pm$ 1.48 <sup>ab</sup>	7.26 $\pm$ 0.03 <sup>d</sup>	19.57 $\pm$ 0.72 <sup>c</sup>	1.40 $\pm$ 0.17 <sup>ab</sup>	1.52 $\pm$ 0.07 <sup>cd</sup>	90.67 $\pm$ 4.41 <sup>f</sup>	6.13 $\pm$ 1.01 <sup>d</sup>
S7	31.22 $\pm$ 1.12 <sup>abc</sup>	32.01 $\pm$ 1.72 <sup>b</sup>	37.04 $\pm$ 2.03 <sup>c</sup>	8.47 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	26.50 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>	1.60 $\pm$ 0.26 <sup>ab</sup>	1.54 $\pm$ 0.07 <sup>cd</sup>	403.02 $\pm$ 3.61 <sup>a</sup>	40.97 $\pm$ 3.12 <sup>a</sup>
S8	23.53 $\pm$ 0.81 <sup>d</sup>	27.97 $\pm$ 2.62 <sup>cde</sup>	48.61 $\pm$ 1.90 <sup>abc</sup>	8.11 $\pm$ 0.11 <sup>bc</sup>	23.96 $\pm$ 1.15 <sup>b</sup>	1.42 $\pm$ 0.05 <sup>ab</sup>	2.77 $\pm$ 0.08 <sup>b</sup>	289.67 $\pm$ 6.64 <sup>c</sup>	20.33 $\pm$ 0.43 <sup>c</sup>
S9	22.23 $\pm$ 1.33 <sup>d</sup>	40.31 $\pm$ 1.50 <sup>a</sup>	37.34 $\pm$ 0.87 <sup>c</sup>	8.81 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	28.33 $\pm$ 0.38 <sup>a</sup>	1.76 $\pm$ 0.07 <sup>ab</sup>	1.13 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	351.95 $\pm$ 9.46 <sup>b</sup>	32.93 $\pm$ 0.69 <sup>b</sup>
S10	28.13 $\pm$ 2.08 <sup>abcd</sup>	32.01 $\pm$ 1.12 <sup>b</sup>	40.04 $\pm$ 5.50 <sup>bc</sup>	8.53 $\pm$ 0.13 <sup>ab</sup>	25.53 $\pm$ 0.49 <sup>a</sup>	1.83 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	1.51 $\pm$ 0.05 <sup>cd</sup>	275.98 $\pm$ 7.94 <sup>c</sup>	29.87 $\pm$ 0.73 <sup>b</sup>
S11	33.02 $\pm$ 1.50 <sup>a</sup>	24.34 $\pm$ 0.93 <sup>de</sup>	42.61 $\pm$ 3.12 <sup>abc</sup>	7.70 $\pm$ 0.11 <sup>d</sup>	19.40 $\pm$ 0.78 <sup>c</sup>	1.32 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>	1.78 $\pm$ 0.11 <sup>cd</sup>	112.67 $\pm$ 6.06 <sup>ef</sup>	6.90 $\pm$ 0.98 <sup>d</sup>
S12	20.98 $\pm$ 1.12 <sup>d</sup>	22.81 $\pm$ 0.71 <sup>e</sup>	55.74 $\pm$ 2.39 <sup>a</sup>	7.93 $\pm$ 0.09 <sup>c</sup>	23.07 $\pm$ 0.23 <sup>b</sup>	1.31 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>	3.27 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	232.03 $\pm$ 6.08 <sup>d</sup>	17.16 $\pm$ 1.13 <sup>c</sup>

\*, \*\* and \*\*\* stand for  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively. Different letters indicate significant difference.

sites ( $p < 0.001$ ). The largest Olsen P and total P concentrations were found in site S7 (403 and 41 mg kg<sup>-1</sup>, respectively) and the lowest concentrations in sites S4 (106 and 5.5 mg kg<sup>-1</sup>, respectively) and S6 (91 and 6.1 mg kg<sup>-1</sup>, respectively).

The AHC analysis indicated the presence of three soil clusters of contrasted physicochemical properties. Each of them contained four field sites (Table 2). The particle size distribution and organic matter content were not significantly ( $p > 0.05$ ) different between clusters (loamy clayed texture and about 1.5% of organic matter). Significant differences were found with respect to all the other properties. The pH, CaCO<sub>3</sub> content, Olsen-P and total P content of soils decreased from cluster A to C. Cluster C corresponds to P-deficient conditions because of low value of Olsen P (6.5 mg kg<sup>-1</sup>). It is also noteworthy to observe that the total N content of soil varied in a different way between clusters. Soil cluster B showed almost two times more total N (3.42 g kg<sup>-1</sup>) than clusters A and C (1.37 and 1.61 g kg<sup>-1</sup>, respectively), which exhibited no significant difference of total N content.

### **Plant growth and nodulation**

We show in Figure 1 that the three compartments of faba bean biomass (i.e. shoots, roots and nodules) varied significantly between clusters. The largest shoot dry weight (SDW) was found in cluster A, during the two growing seasons: 2016 (20.8 g plant<sup>-1</sup>) and 2017 (18.9 g plant<sup>-1</sup>), and the lowest SDW were observed in cluster C (11.9 and 10.2 g plant<sup>-1</sup>, respectively). Root dry weight (RDW) in cluster C (about 2.8 g kg<sup>-1</sup>) was always substantially higher than in cluster A (14% in 2016 and up to about 100% in 2017). Overall, cluster B showed an intermediate value of RDW. Nodule dry weight (NDW) significantly decreased as cluster A > C > B.

### **Symbiosis performance and pH variations**

We show in Figure 2 the relationships found between SDW and NDW and the corresponding linear regressions performed in each field site. No significant correlation was found in cluster B between NDW and SDW during the two growing seasons. In contrast, these two plant variables were significantly correlated in clusters A and C. Substantially greater EURS were found in soils of cluster A (ranging from 99.5 to 55.2 and 72.7 to 47.6 g SDW g<sup>-1</sup> NDW in 2016 and 2017 seasons, respectively) than in cluster C (from 59.2 to 43.1 and 52.2 to 38.3 g SDW g<sup>-1</sup> NDW, respectively). The linear relationship between NDW and SDW was also less scattered in cluster A (Figure 2).

Table 3 shows that we also observed a significant rhizosphere acidification in clusters A and C. These calculations also showed that soils were always much more acidified in cluster C than in cluster A. In contrast, rhizosphere was significantly alkalized in cluster B during the two growing seasons as well (Table 3). Note that the extent of acidification and alkalization was calculated as it must be, i.e. in terms of proton activity; noted  $a_{H^+}$ , with  $a_{H^+} = 10^{-pH}$ , given that soil samples/clusters showed marked pH differences (see Tables 1 and 2).

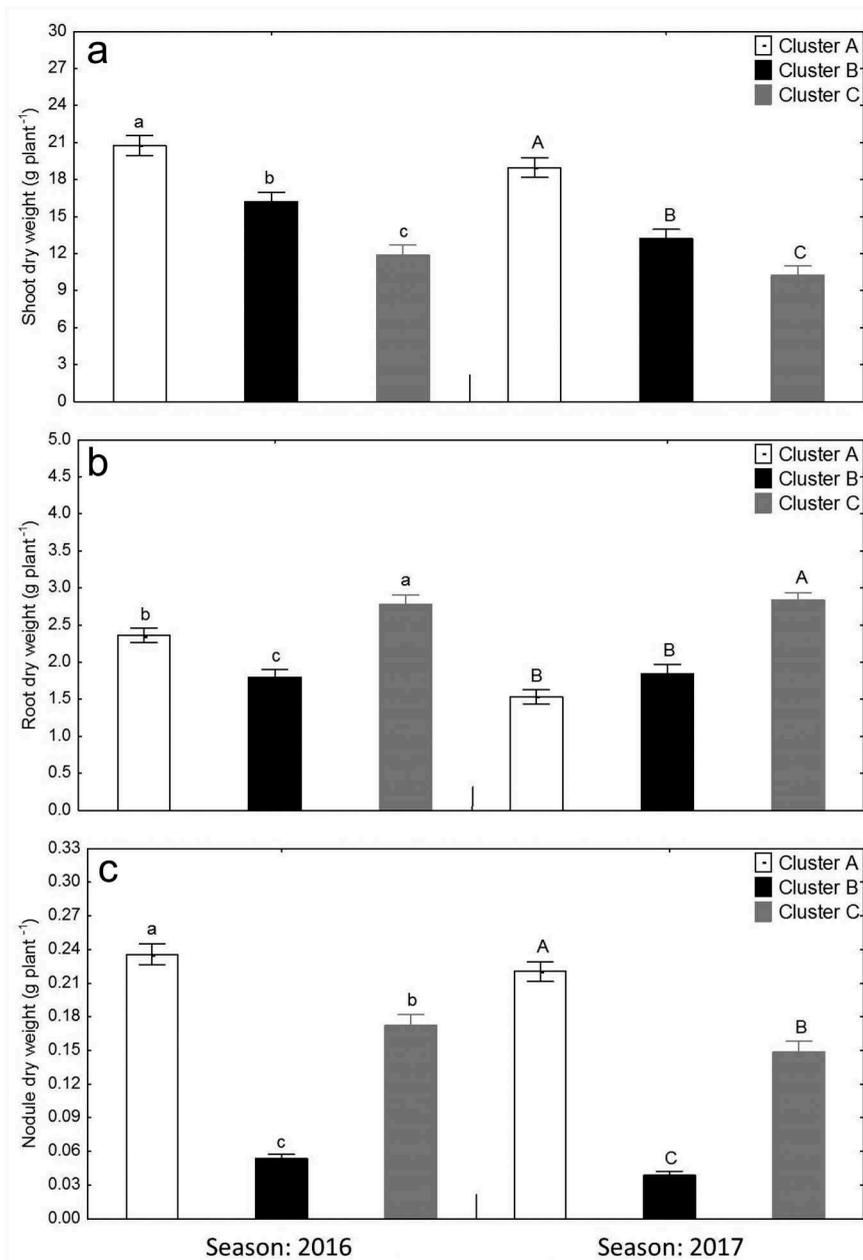
### **Phosphorus and calcium in plants**

Results showed in Table 4 indicate that P concentrations in shoot and root compartments of faba bean varied significantly ( $p < 0.001$ ) according to the soil cluster. The lowest P concentrations were found in shoots and roots of plants grown in cluster C during the two growing seasons; i.e. 2016 (1.7 and 1.2 mg g<sup>-1</sup>, respectively) and 2017 (1.6 and 1.3 mg g<sup>-1</sup>). The highest P concentrations were found in plants of cluster A and B but only during the first growing season (Table 4). Conversely, Ca concentrations in shoot and roots were significantly ( $p < 0.001$ ) larger in cluster C than in clusters A and B, which exhibited no difference.

**Table 2.** Physicochemical properties of the three soil clusters (mean  $\pm$  standard error,  $n = 20$ ).

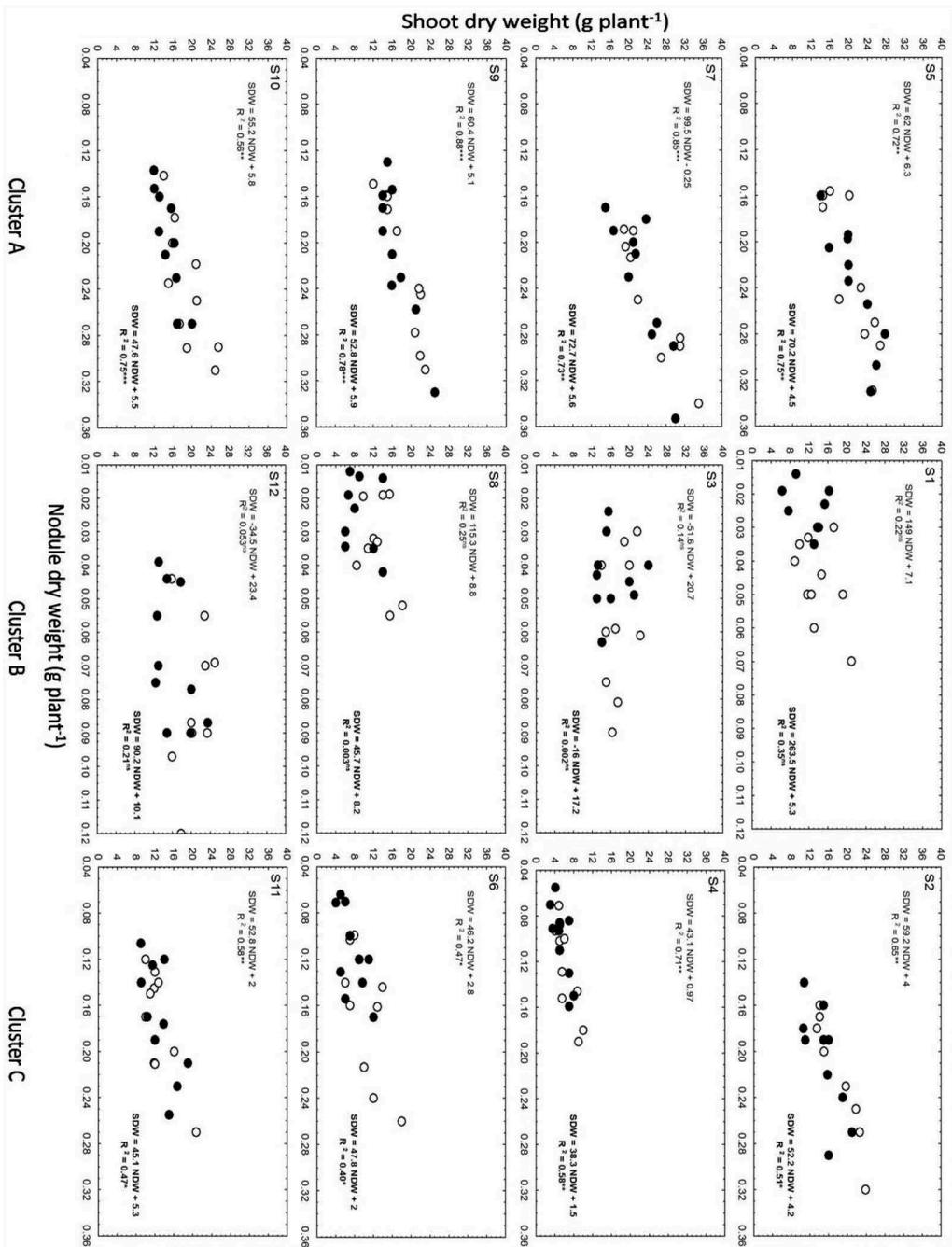
Soil clusters	Clay (%)	Loam (%)	Sand (%)	pH	CaCO <sub>3</sub> (%)	OM (%)	Total N (g kg <sup>-1</sup> )	Total P (mg kg <sup>-1</sup> )	Olsen P (mg kg <sup>-1</sup> )
<i>p</i> -value	ns	ns	ns	***	***	ns	***	***	***
<b>A</b> (S5, S7, S9 and S10)	33.33 $\pm$ 2.51 <sup>a</sup>	38.53 $\pm$ 0.76 <sup>a</sup>	28.33 $\pm$ 1.47 <sup>a</sup>	8.65 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	27.39 $\pm$ 0.51 <sup>a</sup>	1.62 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	1.37 $\pm$ 0.06 <sup>b</sup>	348.92 $\pm$ 14.26 <sup>a</sup>	34.83 $\pm$ 1.48 <sup>a</sup>
<b>B</b> (S1, S3, S8 and S12)	28.45 $\pm$ 2.13 <sup>a</sup>	48.09 $\pm$ 2.93 <sup>a</sup>	23.36 $\pm$ 0.88 <sup>b</sup>	8.10 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	23.53 $\pm$ 0.39 <sup>b</sup>	1.40 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	3.42 $\pm$ 0.18 <sup>a</sup>	224.42 $\pm$ 13.50 <sup>b</sup>	18.63 $\pm$ 0.67 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2, S4, S6 and S11)	26.89 $\pm$ 4.11 <sup>a</sup>	45.32 $\pm$ 3.81 <sup>a</sup>	28.41 $\pm$ 1.80 <sup>b</sup>	7.38 $\pm$ 0.08 <sup>c</sup>	20.08 $\pm$ 0.40 <sup>c</sup>	1.41 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	1.61 $\pm$ 0.11 <sup>b</sup>	112.41 $\pm$ 5.77 <sup>c</sup>	6.54 $\pm$ 0.42 <sup>c</sup>

ns, \*\*, \*\*\* stand for not significant,  $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively. Different letters indicate significant difference.



**Figure 1.** (A) Shoot dry weight, (B) root dry weight and (C) nodule dry weight as measured in 2016 and 2017. Data are corresponding to mean values  $\pm$  standard error as calculated with 10 plants sampled 120 d after sowing. Letters show significant differences between soil clusters ( $p < 0.05$ ).

The lowest P uptake was found in cluster C, during the two growing seasons, and the highest in cluster A (Table 4). Soils of cluster B exhibited intermediate values of P uptake. Inverse results were obtained with Ca uptake, since the highest Ca uptake was found in cluster C and the lowest value in cluster B. Table 4 also shows the Ca/P uptake ratio calculated on a mole basis. It can be seen that the Ca/P ratio markedly varied according to the soil cluster. It increased from a value close to the unity in cluster A to roughly 6.5 in cluster C. Cluster B exhibited intermediate values close to cluster A.



**Figure 2.** Linear relationships between nodule dry weight (NDW) and shoot dry weight (SDW) found using 10 plants harvested 120 d after sowing in 2016 (closed symbols) and 2017 (open symbols). \*\* and \*\*\* denote  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively.

## Discussion

### Plant, soil and rhizosphere properties

Clustering based on physicochemical properties of 12 calcareous soils enabled us to distinguish three soil clusters exhibiting contrasted properties (Table 2). More precisely, the soil cluster A was

**Table 3.** Difference of proton activity between rhizosphere and bulk soils in cluster A (P-rich), B (N-rich) and C (P-deficient) at the two growing seasons (mean  $\pm$  standard error,  $n = 16$ ). Different letters indicate significant difference.

Growing seasons	Soil clusters	$\Delta a_{H^+}$ (rhizosphere – bulk)
2016	A	$1.56.70^{-08} \pm 4.54.10^{-09b}$
	B	$-3.12.10^{-09} \pm 1.18.10^{-09c}$
	C	$1.42.10^{-07} \pm 2.83.10^{-08a}$
2017	A	$7.66.10^{-09} \pm 2.06.10^{-09b}$
	B	$-3.04.10^{-09} \pm 1.47.10^{-09c}$
	C	$9.74.10^{-08} \pm 2.31.10^{-08a}$

relatively P-rich, contained much more  $\text{CaCO}_3$  and was more alkaline than the others. The soil cluster C showed opposite properties; i.e. P-deficient, the lowest alkalinity and  $\text{CaCO}_3$  content. However, both clusters A and C showed the same low total soil N content. The soil cluster B showed higher total N than P-rich and P-deficient clusters A and C, respectively, but also intermediate P concentrations (Olsen and total),  $\text{CaCO}_3$  content and pH. Accordingly, soil cluster B is hereafter referred to as the N-rich cluster.

Results concerning faba bean biomass and EURS (Figures 1 and 2) were in good agreement with the literature, as shown in what follows. Both shoot biomass (SDW) and EURS were found to increase with P availability between clusters C and A, suggesting that EURS was P-limited in cluster C (Alkama et al. 2012; Lazali et al. 2016). It is also well known that N fixation is inhibited in N-rich environments (Streeter 1988; Tang et al. 1999; Hinsinger et al. 2003). Consistent results were obtained in the N-rich soils grouped in cluster B, through the low level of EURS or, depending on the field site, its lack of statistical significance (Figure 2). It can also be deduced from the data shown in Figure 1 that the root: shoot ratio was much larger under P-deficiency (cluster C) during the two growing seasons. This observation suggests that P-deficiency led faba bean to increase root exploration, as also observed by Liu et al. (2016a) for faba bean in alkaline soil but at the laboratory.

By the same token, acidification has been frequently observed in the rhizosphere of  $\text{N}_2$ -fixing legumes grown in neutral to alkaline conditions (e.g. Tang et al. 1999; Rose et al. 2010). Moreover, our pH measurements further showed that acidification was much greater in P-deficient soils than in P-rich soils (Table 3), suggesting that faba bean roots released greater proton flux in an attempt to take up more P by increasing the solubilization of Ca-P minerals in P-deficient soils. Such plant response to P-deficiency is also consistent with previous studies (e.g. Hinsinger 2001; Zhu et al. 2005; Bera et al. 2018).

The extent of acidification between two soils can be used to assess the difference of proton flux only if their proton buffer capacity is the same or close. The agreement of calculated proton fluxes with the aforementioned literature suggests that such a consideration is correct. Accordingly, with respect to the controlling factors of proton buffer capacity of soil: i.e.  $\text{CaCO}_3$  and organic matter, the least acidified (P-rich) cluster A showed only 30% more  $\text{CaCO}_3$  than the P-deficient cluster C, and the organic matter content of these two clusters was small and identical (Table 2).

### **Calcium and phosphorus in $n_2$ -fixing plants**

Nitrogen fixation occurred in relatively N-poor clusters A and C. Our measurements interestingly showed a statistically significant increase of Ca concentration in both shoot and roots with decreasing P availability from A to C (Table 4). The same trend was observed with Ca uptake, although not significant ( $p < 0.05$ ). However, the difference of Ca uptake between clusters A and C became significant assuming a 90% confidence interval ( $p < 0.1$ ). It can also be observed that the RDW and Ca uptake varied similarly between clusters A and C (Figure 1 and Table 4). The corresponding increase of the total exchange capacity of the root system of faba bean in these P-deficient soils could explain the little increase of Ca uptake with P deficiency (e.g. Li et al. 2011). However, as opposed, most of the extra Ca taken up by faba bean was not allocated in roots but in shoots.

Plant P concentration and uptake increased with P availability. Such opposite variations between Ca and P uptake produced a marked decrease in the ratio Ca/P uptake with soil P availability. Accordingly,

**Table 4.** Phosphorus (P) and calcium (Ca) concentrations in shoot and roots and P and Ca uptake by faba bean in the three soil clusters (mean  $\pm$  standard error, n = 40). Elemental ratio calculated on a mole basis.

Soil cluster	Growing seasons	P shoot (mg g <sup>-1</sup> ) ***	P root (mg g <sup>-1</sup> ) ***	P uptake (mg plt <sup>-1</sup> ) ***	Ca shoot (mg g <sup>-1</sup> ) ***	Ca root (mg g <sup>-1</sup> ) ***	Ca uptake (mg plt <sup>-1</sup> ) **	Ca/P uptake ratio ***
<b>A</b> (S5, S7, S9 and S10)		6.9 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	3 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	154 $\pm$ 16 <sup>a</sup>	7.6 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	4.4 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	170 $\pm$ 10 <sup>ab</sup>	0.88 $\pm$ 0.06 <sup>c</sup>
<b>B</b> (S1, S3, S8 and S12)	2016	3.6 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	2.1 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	62.6 $\pm$ 4.7 <sup>b</sup>	7.2 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	3.8 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	120 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	1.50 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2, S4, S6 and S11)		1.7 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	1.2 $\pm$ 0.1 <sup>c</sup>	25.1 $\pm$ 3.5 <sup>c</sup>	15.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	5.8 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	210 $\pm$ 30 <sup>a</sup>	6.46 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>
<b>A</b> (S5, S7, S9 and S10)		4.9 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	2.6 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	101.3 $\pm$ 13.3 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	4 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	140 $\pm$ 10 <sup>ab</sup>	1.04 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>
<b>B</b> (S1, S3, S8 and S12)	2017	3.6 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	2.8 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	48.8 $\pm$ 4.4 <sup>b</sup>	6.6 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	3.9 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	90 $\pm$ 5 <sup>b</sup>	1.46 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>
<b>C</b> (S2, S4, S6 and S11)		1.6 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	1.3 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	20.3 $\pm$ 2.6 <sup>c</sup>	14 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	6.1 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	170 $\pm$ 20 <sup>a</sup>	6.48 $\pm$ 0.42 <sup>a</sup>

\*\*\* stands for  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ . Different letters indicate significant difference.

the lowest Ca/P molar ratio was obtained in the P-rich cluster A. It ranged from 0.88 to 1.04 in 2016 and 2017, respectively. This ratio markedly increased to 6.5 in P-deficient soils of cluster C. The Ca/P uptake ratios found in cluster A was surprisingly small, because legumes are recognized to take up much more Ca than cereals (White and Broadley 2003; Li et al. 2011), and a Ca/P ratio close to the unity was reported for cereals in the field (Jones et al. 1990). Nevertheless, such an increase of the ratio Ca/P uptake with the gradient of difficulty to access to Ca-P mineral sources; i.e. from P-rich to P-deficient conditions, were in line with the observations made at the laboratory with *Brassica*, durum wheat and maize cultivars (Akhtar et al. 2009a, 2009b; Devau et al. 2011; Bera et al. 2018). This knowledge was missing for faba bean. It is also noteworthy that the positive correlation between acidification (proton efflux) and Ca uptake (Ca influx) was also observed by Akhtar et al. (2009a, 2009b) and Bera et al. (2018) in hydroponics can explain the increase of rhizosphere acidification in P-deficient soils (Table 3). Most of the net proton efflux of legume roots stems from the occurrence of N fixation (e.g. Tang et al. 1999; Hinsinger et al. 2003), but we did not observe an increase of EURS in these P-deficient soils (Figure 2).

Our interpretation of the variations of the ratio Ca/P uptake may be a matter of debates. Indeed, a debate could arise because of the lack of measured dissolved Ca concentrations in soil as well as in the rhizosphere in our study. Indeed, as shown by Devau et al. (2010), (2011) in neutral soils, dissolved Ca should increase with acidification due to the increase of the positively charged surface sites of natural organic matter and clay minerals (edge sites), inducing greater Ca desorption. If so, dissolved Ca in the root zone of the less alkaline P-deficient soils (cluster C) would be greater than in the more alkaline P-rich soils (cluster B), and as a consequence the increase of Ca uptake might be only resulting from the passive uptake of a Ca-enriched soil water in soils of cluster C. However, we do not believe that this way of thinking is correct, because we did not adjust the pH of a single soil/rhizosphere sample as in Devau et al. (2010, 2011), but we studied a range of soils. Moreover, soils of cluster C were more acidic and, quite accordingly, contained much less CaCO<sub>3</sub> than soils of clusters A. So, this feature strongly suggests that in reality dissolved Ca was much lower in cluster C than in cluster A.

### **N-rich soils**

The ratio Ca/P uptake increased significantly ( $p < 0.05$ ) in the N-rich cluster B compared to the N-poor and P-rich clusters A. However, root and shoot Ca contents along with Ca uptake were not significantly different between these two soil clusters (Table 4). This suggests that faba bean did not increase Ca uptake and associated proton efflux in attempts to compensate the relatively low availability of P in cluster B. Correspondingly, rhizosphere alkalization was observed in N-rich soils of cluster B (Table 3) and this was certainly resulting from the inhibition of N fixation, since no significant EURS was also found in this soil cluster (Figure 2). With respect to rhizosphere processes, such root-induced alkalization must decrease the solubility and dissolution kinetics of hydroxyapatite (Hinsinger 2001; Gérard et al. 2017). This result further suggests that faba bean did not take up extra Ca in soil cluster B because of slower dissolution rate of hydroxyapatite in the root zone. Accordingly, it seems very likely that root-induced dissolution of Ca-P minerals did not control P uptake in cluster B. This finding was also made in the study of Gérard et al. (2017), in which the authors compared their modeling with measured changes of P availability in the rhizosphere of an alkalizing plant (maize) also cultivated in alkaline soil (Latati et al. 2014).

Phosphorus acquisition was certainly controlled by other rhizosphere processes in the N-rich cluster B. Such unraveled controlling processes could correspond to the synergetic effect of Ca desorption on P desorption (Devau et al. 2010, 2011), or may have a biological origin, through the enzyme-mediated degradation of organic P sources (e.g. Liu et al. 2016a; Wang et al. 2017). The release of organic ligands can also be involved in P acquisition by faba bean in alkaline soils (Rose et al. 2010). Organic ligands, particularly citrate, can induce P desorption and promote the dissolution of P-sorbents as clay minerals (Duputel et al. 2013; Henintsoa et al. 2017). However, phosphatase activity and organic ligands were not measured in this study, making aimless further discussions on this topic.

### ***Insights on the relevance of the cultivated variety***

Our results supported the use by local farmers of this cultivated variety of faba bean (cv. Sidi Aich) for the conditions encountered in the field with respect to N and P availability. We found that N fixation, as evaluated through EURLS, operated even in P-deficient soils (cluster C). We also found an important increase of the ratio root/shoot with the decrease of P availability in soils (i.e. from cluster A to C), when N-fixation is not inhibited by elevated N availability. Last, the increase of both rhizosphere acidification and the ratio Ca/P uptake by N<sub>2</sub>-fixing crops with P deficiency further supports the relatively good capacity of the cultivated variety of faba bean to adapt to P deficiency, such as demonstrated for P-tolerant *Brassica* cultivars in solution culture experiments (Atkhar et al. 2009a, 2009b), as well as by Bera et al. (2018) using a P-tolerant maize cultivar.

### **Conclusions**

Results of our field investigation were overall consistent with previous investigations performed at the laboratory. Both showed an increase of P-acquisition processes (acidification, root exploration and Ca/P uptake) with P deficiency. We also consistently found that N fixation was inhibited and that rhizosphere alkalization occurs in N-rich soils. The most original finding made in this study concerned the ratio Ca/P uptake by N<sub>2</sub>-fixing faba beans, as we found that this parameter markedly increased with the extent of P-deficiency. Such an increase should further solubilize the Ca-P mineral pool of these calcareous soils. The little increase of the uptake of Ca by N<sub>2</sub>-fixing faba bean in P-deficient soils as compared to P-sufficient soils was not related to greater root exploration, since most of the Ca was allocated to shoots and not to roots, but better corresponded to the increase of rhizosphere acidification with P-deficiency in cluster A and C. We also found that the ratio Ca/P uptake only a little increased when N fixation was inhibited, in spite of a lower P availability in the corresponding soils. This may be explained by the slow dissolution rate of Ca-P minerals when alkalization occurs, and confirmed that other rhizosphere processes should control P uptake under these conditions, such as P desorption, the enzyme-mediated degradation of organic P, or the release of organic ligands by roots.

We also conclude that the variety of faba bean cultivated by local farmers (cv. Sidi Aich) is relatively well adapted to field conditions, as demonstrated by a substantial level of N<sub>2</sub>-fixation in P-deficient soils, and by greater rhizosphere acidification, root exploration, Ca uptake in P-deficient soils as compared to P-rich soils. However, whatever the completeness of the rhizosphere processes studied here, they revealed not enough efficient in releasing sufficient P from these P-limited calcareous soils, since P uptake remained much lower than in P-rich soils.

### **Acknowledgments**

The paper was prepared with the support of "RUDN university program 5-100". This work was funded by the CNEPRU F04020110004 project of the Ministry of Higher Education MESRES-Algeria. The authors would like to thank the "Institut technique des grandes cultures" (ITGC) in Algiers for providing the faba bean cultivar. We thank also all farmers of SKIKDA and Guelma region for supporting research collaboration.

### **Disclosure statement**

No potential conflict of interest was reported by the authors.

### **ORCID**

Frédéric Gérard  <http://orcid.org/0000-0001-5492-8224>

## References

- Akhtar MS, Oki Y, Adachi T. 2009a. Mobilization and acquisition of sparingly soluble P-sources by brassica cultivars under P-starved environment I. Differential growth response, P-efficiency characteristics and P-remobilization. *J Integr Plant Biol.* 51:1008–1023.
- Akhtar MS, Oki Y, Adachi T. 2009b. Mobilization and acquisition of sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-starved environment II. Rhizospheric pH changes, redesigned root architecture and Pi-uptake kinetics. *J Integr Plant Biol.* 51:1024–1039.
- Alkama N, Ounane G, Drevon JJ. 2012. Is genotypic variation of H<sup>+</sup> efflux under P deficiency linked with nodulated-root respiration of N<sub>2</sub>-fixing common-bean (*Phaseolus vulgaris* L.)? *J Plant Physiol.* 169:1084–1089.
- Andersson KO, Tighe MK, Guppy CN, Milham PJ, McLaren TI, Schefe CR, Lombi E. 2016. XANES demonstrates the release of calcium phosphates from alkaline Vertisols to moderately acidified solution. *Environ Sci Technol.* 50:4229–4237.
- Bargaz A, Ghoulam C, Amenc L, Lazali M, Faghire M, Drevon JJ. 2012. Phosphoenol pyruvate phosphatase is induced in the root nodule cortex of *Phaseolus vulgaris* under phosphorus deficiency. *J Exp Bot.* 63:4723–4730.
- Bera T, Mc Lamore ES, Wasik B, Rathinasabapathi B, Liu GD. 2018. Identification of a maize (*Zea mays* L.) inbred line adapted to low-P conditions via analyses of phosphorus utilization, root acidification, and calcium influx. *J Plant Nutr Soil Sci.* 181:275–286.
- Betencourt E, Duputel M, Colomb B, Desclaux D, Hinsinger P. 2012. Intercropping promotes the ability of durum wheat and chickpea to increase rhizosphere phosphorus availability in a low P soil. *Soil Biol Biochem.* 46:21–33.
- Dawson CJ, Hilton J. 2011. Fertilizer availability in a resource-limited world: production and recycling of nitrogen and phosphorus. *Food Policy* 36:14–22.
- Devau N, Hinsinger P, Le Cadre E, Gérard F. 2011. Root-induced processes controlling phosphate availability in soils with contrasted P-fertilized treatments. *Plant Soil* 348:203–218.
- Devau N, Le Cadre E, Hinsinger P, Gérard F. 2010. A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Ann Bot.* 105:1183–1197.
- Duputel M, Van Hoyer F, Toucet J, Gérard F. 2013. Citrate adsorption can decrease soluble phosphate concentration in soils: experimental and modeling evidence. *Appl Geochem.* 39:85–92.
- Erel R, Bérard A, Capowicz L, Doussan C, Arnal D, Souche G, Gavaland A, Fritz C, Visser EJW, Salvi S, et al. 2017. Soil type determines how root and rhizosphere traits relate to phosphorus acquisition in field-grown maize genotypes. *Plant Soil* 412:115–132.
- Erel R, Uri Y, Yasuor H, Chamus DC, Schwartz A, Ben-Gal A, Dag A. 2016. Phosphorous nutritional level, Carbohydrate reserves and flower quality in olives. *PLoS One* 11(12):e0167591.
- Gérard F. 2016. Clay minerals, iron/aluminum oxides, and phosphate sorption in soils – a myth revisited. *Geoderma* 262:213–226.
- Gérard F, Blitz-Frayret C, Hinsinger P, Pagès L. 2017. Modelling the interactions between root system architecture, root functions and reactive transport processes in soil. *Plant Soil* 413:161–180.
- Gonzalez-Dugo V, Durand JL, Gastal F, Picon-Cochard C. 2005. Short term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Aust J Agri Res.* 56:1260–1276.
- Henintsoa M, Becquer T, Rabeharisoa L, Gérard F. 2017. Geochemical and microbial controls of the effect of citrate on phosphorus availability in a ferralsol. *Geoderma* 291:33–39.
- Hinsinger P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant Soil* 237:173–195.
- Hinsinger P, Plassard C, Tang CX, Jaillard B. 2003. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review. *Plant Soil.* 248:43–59.
- Horton J, Newson D. 1953. A rapid gas evolution for calcium carbonate equivalent in limiting materials. *Soil Sci Soc Am Proc.* 1:414–415.
- Isaac ME, Hinsinger P, Harmand JM. 2012. Nitrogen and phosphorus economy of a legume tree-cereal intercropping system under controlled conditions. *Sci Total Environ.* 434:71–78.
- Jones JB, Eck HV, Voss R. 1990. Plant analysis as an aid in fertilizing corn and sorghum. In: Westerman RL, editor. *Soil testing. Plant analysis.* 3rd ed. Madison, WI: Soil Science Society of America; p. 521–547.
- Kjeldahl J. 1883. New method for the determination of nitrogen in organic substances. *Fresenius J Anal Chem.* 22:366–383.
- Latati M, Bargaz A, Belarbi B, Lazali M, Benlahrech S, Tellaha S, Kaci G, Drevon JJ, Ounane SM. 2016. The intercropping common bean with maize improves the rhizobial efficiency, resource use and grain yield under low phosphorus availability. *Eur J Agron.* 72:80–90.
- Latati M, Blavet D, Alkama N, Laoufi H, Drevon JJ, Gérard F, Pansu M, Ounane SM. 2014. The intercropping cowpea-maize improves soil phosphorus availability and maize yields in an alkaline soil. *Plant Soil* 85:181–191.
- Lazali M, Brahimi S, Merabet C, Latati M, Benadis C, Maougal RT, Blavet D, Drevon JJ, Ounane SM. 2016. Nodular diagnosis of contrasting recombinant inbred lines of *Phaseolus vulgaris* in multi-local field tests under Mediterranean climate. *Eur J Soil Biol.* 73:100–107.

- Li H, Shen J, Zhang F, Clairotte M, Drevon JJ, Le Cadre E, Hinsinger P. 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant Soil* 312:139–150.
- Li L, Li SM, Sun JH, Zhou LL, Bao XG, Zhang HG, Zhang FS. 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *PNAS*. 104:11192–11196.
- Li L, Tilman D, Lambers H, Zhang FS. 2014. Plant diversity and overyielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture. *New Phytol.* 203:63–69.
- Li SX, Wang ZH, Stewart BA. 2011. Differences of some leguminous and nonleguminous crops in utilization of soil phosphorus and responses to phosphate fertilizers. *Adv Agron.* 110:125–249.
- Liu H, White PJ, Li C. 2016a. Biomass partitioning and rhizosphere responses of maize and faba bean to phosphorus deficiency. *Crop Pasture Sci.* 67:847–856.
- Liu HT, Tang CX, Li CJ. 2016b. The effects of nitrogen form on root morphological and physiological adaptations of maize, white lupin and faba bean under phosphorus deficiency. *AoB Plants.* 8:plw058.
- Niu YF, Chai RS, Jin GL, Wang H, Tang CX, Zhang YS. 2013. Responses of root 422 architecture development to low phosphorus availability: a review. *Ann Bot.* 112:391–408.
- Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS, Dean LA 1954. Estimation of available phosphorus in soil by extraction with sodium bicarbonate. Circular. 939, USDA, Washington (DC, USA).
- Pearse SJ, Veneklaas EJ, Cawthray GR, Bolland MDA, Lambers H. 2006. Carboxylate release of wheat, canola and 11 grain legume species as affected by phosphorus status. *Plant Soil* 288:127–139.
- Richardson AE, Barea JM, McNeill AM, Prigent-Combaret C. 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 320:305–339.
- Richardson AE, Lynch JP, Ryan PR, Delhaize E, Smith FA, Smith SE, Harvey PR, Ryan MH, Veneklaas EJ, Lambers H, et al. 2011. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant Soil* 349:121–156.
- Rose TJ, Damon P, Rengel Z. 2010. Phosphorus-efficient faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes enhance subsequent wheat crop growth in an acid and an alkaline soil. *Crop Pasture Sci.* 61:1009–1016.
- Shen AL, Li XY, Kanamori T, Arao T. 1996. Effect of long-term application of compost on some chemical properties of wheat rhizosphere and non-rhizosphere soils. *Pedosphere* 6:355–363.
- Shen JB, Yuan LX, Zhang JL, Li HG, Bai ZH, Chen XP, Zhang WF, Zhang FS. 2011. Phosphorus dynamics: from Soil to Plant. *Plant Physiol.* 156:997–1005.
- Solaiman Z, Marschner P, Wang DM, Rengel Z. 2007. Growth, P uptake and rhizosphere properties of wheat and canola genotypes in an alkaline soil with low P availability. *Biol Fert Soils.* 44:143–153.
- Streeter J. 1988. Inhibition of legume nodule formation and N<sub>2</sub> fixation by nitrate. *CRC Crit Rev Plant Sci.* 7:1–23.
- Tang C, Drevon JJ, Jaillard B, Souche G, Hinsinger P. 2004. Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency. *Plant Soil* 260:59–68.
- Tang C, Unkovich MJ, Bowden JW. 1999. Factors affecting soil acidification under legumes. III. Acid production by N<sub>2</sub>-fixing legumes as influenced by nitrate supply. *New Phytol.* 143:513–521.
- Valizadeh GR, Rengel Z, Rate AW. 2003. Response of wheat genotypes efficient in P utilization and genotypes responsive to P fertilisation to different P banding depths and watering regimes. *Australian J Agric Res.* 54:59–65.
- Walkley A, Black IA. 1934. An examination of a method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37:29–37.
- Wang C, Zheng M, Song W, Wen S, Wang B, Zhu C, Shen R. 2017. Impact of 25 years of inorganic fertilization on diazotrophic abundance and community structure in an acidic soil in southern China. *Soil Biol Biochem.* 113:240–249.
- Wen Z, Li H, Shen J, Rengel Z. 2017. Maize responds to low shoot P concentration by altering root morphology rather than increasing root exudation. *Plant Soil* 416:377–389.
- Weng LP, Van Riemsdijk WH, Hiemstra T. 2012. Factors controlling phosphate interaction with iron oxides. *J Environ Qual.* 41:628–635.
- White PJ, Broadley MR. 2003. Calcium in plants. *Ann Bot.* 92:487–511.
- Zhang DS, Zhang CC, Tang XY, Li HG, Zhang FS, Rengel Z, Whalley WR, Davies WJ, Shen JB. 2016. Increased soil phosphorus availability induced by faba bean root exudation stimulates root growth and phosphorus uptake in neighbouring maize. *New Phytol.* 209:823–831.
- Zhang FS, Shen JB, Zhang JL, Zuo YM, Li L, Chen XP. 2010. Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity: implications for China. *Adv Agron.* 107:1–32.
- Zhang M, Li CL, Li YC, Harris WG. 2014. Phosphate minerals and solubility in native and agricultural calcareous soils. *Geoderma* 232:164–171.
- Zhou LL, Cao J, Zhang FS, Li L. 2009. Rhizosphere acidification of faba bean, soybean and maize. *Sci Total Environ.* 407:4356–4362.
- Zhu YY, Yan F, Zorb C, Schubert S. 2005. A link between citrate and proton release by proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) grown under phosphorus-deficient conditions? *Plant Cell Physiol.* 46:892–901.