

UNIVERSITE DE BLIDA 1

Faculté des sciences de la nature et de la vie

Département : Biotechnologie

MEMOIRE DE MAGISTER

En sciences agronomiques

Spécialité : Amélioration des productions végétales

EVALUATION DE L'EFFET DE L'ASSOCIATION LÉGUMINEUSE

(*Vigna Unguiculata (L.)*)-CÉRÉALE (*Zea Mays*) SUR LA

BIODISPONIBILITÉ DU PHOSPHORE ET DE L'AZOTE.

Par

Wahid SLIMANI

Devant le Jury composé de :

M. BENMOUSSA	Professeur Université Blida 1	Président
A. BOUTEKRABT	Professeur Université Blida 1	Promoteur
L. ALLAL-BENFAKIH	Professeur Université Blida 1	Examinatrice
S. M. OUNANE	Professeur ENSA Alger	Examineur

Blida, Juin 2015

RESUME

L'objectif de notre travail est d'étudier l'effet de l'association maïs / niébé sur les paramètres de croissance, les paramètres de rendement, la fixation symbiotique de l'azote et la biodisponibilité de l'azote (N) et du phosphore (P), et ce afin d'essayer de comprendre les interactions qui existent entre les deux espèces et les mécanismes rhizosphériques déterminant le partage des ressources (N et P). Une expérimentation a été effectuée selon deux modalités (association, monoculture), conduite en sub-split plot avec quatre répétitions au sein de la station expérimentale de l'Institut Technique des Cultures Maraichères et Industrielles (ITCMI) dans la région de l'ouest algérois à Staoueli.

Pour répondre à nos objectifs de recherche centraux; nous avons quantifié la teneur du phosphore (P) et de l'azote (N) dans la biomasse aérienne, la biomasse racinaire, la graine et dans la rhizosphère, au stade plein floraison et pendant la récolte, pour les deux cultures en association et en monoculture. Nos résultats montrent une augmentation significative de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le niébé en association avec le maïs, accompagnée par une forte concentration d'azote dans la rhizosphère, ceci permet une meilleure accumulation de l'azote dans la biomasse de la partie aérienne, la partie racinaire et la graine chez le maïs associé. Aussi l'association augmente la facilitation du phosphore par une acidification accrue de la rhizosphère du niébé à travers la fixation symbiotique de l'azote, et une alcalinisation de la rhizosphère du maïs suite à la libération du calcium solubilisé par les racines du niébé.

Cependant, chez le niébé, l'association a causé une diminution significative du rendement en grains, de la biomasse racinaire et aérienne, du nombre et la biomasse nodulaire, la concentration de l'azote rhizosphérique ainsi que de la teneur en phosphore (P) et en azote (N) de la graine dû à la forte concurrence exercée par le maïs pour les nutriments.

Mots clé : acidification, alcalinisation, biodisponibilité, facilitation, maïs, niébé, rhizosphère.

Summary

The objective of our work is to study the effect of intercropping corn/vigna on the parameters of growth, the parameters of output, the symbiotic fixing of nitrogen and the biodisponibility of nitrogen (NR) and phosphorus (P), and in order to try to include/understand the interactions which exist between the two species and the mechanisms rhizospheric determining the resource sharing (NR and P). An experimentation was carried out according to two methods (association, monocultures), led in sub-Split splot with four repetitions in the Technical Institute of végétales and Industrial crop (ITCMI) in the area of the of Algiers west to Staoueli.

To meet our central aims of research; we quantified the content of phosphorus (P) and the nitrogen (NR) in the air biomass, the biomass root, seed and in the rhizosphère, at the full stage flowering and during harvest, for the two cultures in association and monoculture. Our results show a significant growth of the effectiveness of use of symbiosis rhizobia at vigna in partnership with corn, accompanied by a strong nitrogen concentration in the rhizosphère, which allows a better accumulation of nitrogen in the biomass of the air part, the air part root and seeds it at associated corn. Also association increases the facilitation of phosphorus by an increased acidification of the rhizosphère of vigna by the symbiotic fixing of nitrogen, and an alkalization of the rhizosphère of corn following the release of the calcium solubilized by the roots of vigna.

However, at vigna, association reduces significant of the output in grains, biomass root and air, number and the nodular biomass, the rhizospheric concentration of nitrogen as well as phosphorus content (P) and nitrogenizes (NR) seed of it due to the strong competition exerted by corn for the nutrients.

Keywords: acidification, alkalization, biodisponibility, corn facilitation, rhizosphère, vigna.

ملخص

لدراسة نمو و تطور الذرة (ذرة شامية) و اللوبيا (فيجنا). على الجمع بينهما , أجرينا تجربة في المعهد التقني لزراعة البقول و المحاصيل الصناعية. باستعمال ثلاث طرق (جمعية, الزراعة الأحادية و البور).

و تتلخص المعلمات درس في : محصول الحبوب , و الكتلة الحيوية و الكتلة الجذر , عدد العقيدات , كمية الفوسفور و الازوت , الكتلة الحيوية في النبات في مرحلة كامل ازدهار و مرحلة الحصاد و كمية الفسفور و الازوت و البذور. أظهرت النتائج زيادة في محصول الحبوب و الكتل الحيوية و جذرية للذرة , و انخفاض في محصول الحبوب و الكتل الحيوية و جذرية و الكتلة الحيوية للعقيدات من اللوبيا بالنسبة للوبيا , فالعلاقة طردية بين الكتلة العقدية و الكتلة الحيوية في حال الجمع , في حين أن العلاقة سلبية بين العقيدات و الكتلة الحيوية . محتوى الازوت و الفوسفور في النبات و البذور يزيد بشكل كبير في الذرة مجموعة مع اللوبيا في حالة نقص الفوسفور . إلا أن نسبة الفوسفور في البذور تكون اقل في اللوبيا عند جمعها مع الذرة.

كلمات البحث : جمعية, الأحادية, العلة, الكتلة الحيوية, الازوت , العقيدات , الفوسفور , البذور , اللوبيا , الذرة .

REMERCIEMENT

De prime abord, je remercie Dieu, le Tout Puissant, qui m'a donné la force morale et physique pour achever ce travail.

Ce mémoire me permet d'exprimer la reconnaissance que je porte à plusieurs personnes qui m'ont formé, soutenu, guidé, influencé et motivé et je m'excuse alors d'avance auprès de tous celles ou ceux que j'aurais omis et à qui j'exprime toute ma gratitude.

Je ne saurais commencer mes remerciements sans évoquer la personne qui m'a orientée vers ce sujet de magister Pr OUNANE et qui m'a honoré pour avoir accepté d'examiner ce travail, Un grand merci à vous monsieur ; Je vous témoigne toute ma gratitude;

Mes premiers remerciements vont au Professeur A. BOUTEKRABT. Je lui dois un soutien permanent. Je lui suis particulièrement reconnaissant et le remercie sincèrement d'avoir accepté de m'encadrer pour réaliser ce mémoire de magister. Son soutien et sa confiance m'ont permis d'avancer et aller toujours de l'avant. Je lui témoigne également toute ma gratitude et mon amitié ;

Je remercie aussi, Pr M. BENMOUSSA pour avoir accepté de présider le jury de ce travail de magister.

Je tiens également à remercier Pr L. ALLAL –BENFAKIH pour avoir accepté d'examiner ce travail et surtout Je tiens également à le remercier pour sa gentillesse, son aide et ses précieux conseils, qu'elle retrouve ici toute ma gratitude.

Un Grand Merci à mes parents, mes frères et ma petite sœur qui de loin ont toujours eu confiance en moi, supportées, encouragées à avancer, je leurs dédie ce travail, que dieu vous garde tous ;

Merci également à ma futur femme qui m'a été d'un soutien moral permanent et qui a su m'encourager durant toutes ces année de magister;

Merci à mes amis Mokhtar, HALIM, Ghyles, monsieur Hamou, et Kamel, Yazid, Mohammed, Zakaria, Imad, Abdel Hak, Amine et Midou Je leur témoigne toute ma reconnaissance et mon amitié pour leur accompagnement et leur soutien durant ce travail.

TABLE DES MATIERES

RESUME	
REMERCIEMENTS	
TABLE DES MATIERES	
LISTE DES ILLUSTRATIONS, GRAPHIQUES ET TABLEAUX	
INTRODUCTION	9
CHAPITRE I: ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	12
1. Acquisition d'un nutriment : concepts et mécanismes majeurs	12
2. Associer graminées et légumineuses : perspectives historiques et attentes actuelles	17
3. Processus d'acquisition des nutriments en association céréale-légumineuse	32
CHAPITRE II : PARTIE EXPERIMENTALE	43
1. Présentation de la zone d'étude	43
2. Protocole expérimentale	44
3. Echantillonnage et collecte de données	48
4. Paramètres mesurés sur le végétal	50
5. Mesures réalisées sur le sol rhizosphérique	51
6. Traitements statistiques des données	51
CHAPITRE III : PARTIE RESULTATS ET DISCUSSION	53
1. Effet de l'association sur les paramètres de croissance du maïs et du niébé	54
2. Effet de l'association sur la biodisponibilité de l'azote (N) du phosphore (P) dans la rhizosphère et le pH rhizosphérique du maïs et du niébé	67
3. Effet de l'association sur la concentration de l'azote (N) et du phosphore (P) dans les tissus de la plante du maïs et du niébé	75
4. Effet de l'association sur le rendement du maïs et du niébé	85
CONCLUSION	88
APPENDICES	91
REFERENCES	120

LISTE DES ILLUSTRATIONS, GRAPHIQUES ET TABLEAUX

Figure 1.1 Schéma d'interaction entre espèces végétales au travers de leurs effets et de leurs réponses sur les ressources du milieu, lorsqu'elles sont limitées	22
Figure 1.2 Schéma des transferts d'azote de la légumineuse vers la graminée	30
Figure 1.3 Photographie illustrant l'exsudation d'anions organiques des racines du maïs	39
Figure 1.4 Schéma illustrant les mécanismes impliqués dans l'effet de la disponibilité en N et en P	41
Figure 2.1 Carte satellite de la wilaya d'Alger et les wilayas limitrophes (à droite) et l'ellipse en rouge localisation de l'ITCMI. (à gauche)	42
Figure 2.2 Tableau des données climatiques de la station expérimentale de Staouéli durant la campagne 2012/2013	91
Figure 2.3 Photographie du site de l'expérimentation à ITCMI Staouéli	43
Figure 2.4 Photographie de l'essai après 45 jours de semis	44
Figure 2.5 Tableau des caractéristiques des semences cultivées dans l'essai	93
Figure 2.6 Schéma illustrant le dispositif expérimental de l'essai	45
Figure 2.7 Tableau des traitements phytosanitaires appliqués dans l'essai	92
Figure 2.8 Méthodes de l'analyse physico-chimique et granulométrique du sol	47
Figure 2.9 Tableau de l'analyse de l'eau d'irrigation de l'ITCMI	94
Figure 3.1 Caractéristiques physico chimiques du sol initial dans le site expérimental	52
Figure 3.2 Graphique de la variation de la hauteur de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées	53
Figure 3.3 Graphique de la variation de diamètre de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées	54

Figure 3.4	Graphique de la variation du poids (en g) de la biomasse sèche dans la partie aérienne et racinaire du maïs sous les différentes modalités de culture	55
Figure 3.5	Graphique de la variation du poids (en g) de la biomasse de la partie aérienne et racinaire chez le niébé sous les différentes modalités de culture	56
Figure 3.6	Graphique de la variation de la biomasse nodulaire du niébé sous les différentes modalités (association et monoculture)	57
Figure 3.7	La variation du nombre de nodules en fonction de modalités (association et monoculture)	58
Figure 3.8	Graphique de la corrélation de la biomasse nodulaire (BNS) avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture (association et monoculture)	60
Figure 3.9	Graphique de la corrélation du nombre de nodule (NbrN) avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture (association et monoculture)	61
Figure 3.10	Graphique de la corrélation entre le nombre (NbrN) et la biomasse des nodules (BNS) du niébé sous les deux modalités de cultures (association et monoculture)	62
Figure 3.11	Graphique de la variation de la teneur de l'azote rhizosphérique chez le maïs (à gauche) et le niébé (à droite) en fonction des modalités appliquées (association et monoculture)	66
Figure 3.12	Graphique de la variation de la teneur du phosphore rhizosphérique en période de floraison chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture)	68
Figure 3.13	Graphique de la variation de la teneur du pH rhizosphérique chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture)	70

- Figure 3.14 Graphique de la variation de la teneur de l'azote (N) dans la partie aérienne et racinaire en fonction des modalités appliquées chez le niébé et le maïs (association et monoculture) 74
- Figure 3.15 La variation de la teneur de l'azote (N) dans la graine en fonction des modalités appliquées chez le niébé et le maïs (association et monoculture) 76
- Figure 3.16 Graphique de la variation de la teneur du phosphore (P) dans la partie aérienne, la partie racinaire et la graine du maïs et du niébé sous les différentes modalités 79
- Figure 3.17 Figure représentant Interactions de type facilitation pour l'acquisition de P dans les associations céréale-légumineuse. Implication des modifications de pH induites par les racines des 2 espèces 83
- Figure 3.18 Graphique de la variation du rendement du maïs et du niébé en fonction des modalités appliquées 84

INTRODUCTION

Le monde est aujourd'hui confronté à un défi majeur, augmenter la production agricole pour couvrir les besoins croissants d'une population mondiale en augmentation (7 à 8,3 milliards d'individus d'ici 2030 selon la Food And Agriculture Organisation (FAO) [1], tout en s'adaptant aux changements climatiques dont les effets, désormais sans ambiguïté, demeurent mal connus sur le long terme.

Les pays du Sud sont particulièrement concernés, puisqu'une baisse des rendements agricoles potentiels sera visible dans la plupart des zones tropicales et subtropicales (LOBELL et al., 2008) [2].

Jusqu'à présent, la compensation des déficits minéraux des sols était réalisée par l'apport d'engrais, en particulier d'engrais azotés et/ou phosphatés. Cette stratégie est remise en question, en grande partie à cause des effets néfastes de ces engrais chimiques sur l'environnement et la santé des populations (VANCE, 2001) [3]. En effet les systèmes de culture mis au point pour atteindre des objectifs de production élevés, de plus en plus intensifs et de plus en plus spécialisés, ont, au fil des ans, été à l'origine d'impacts négatifs sur l'environnement : augmentation des émissions de gaz à effet de serre, réchauffement climatique, pollutions en nitrate et en pesticides des nappes phréatiques, eutrophisation des côtes et des cours d'eau, etc.

Mais aussi à cause du prix croissant des énergies fossiles (consommation importante) nécessaires à leur synthèse. Tout comme le pétrole il est projeté que l'extraction roche pour la synthèse d'engrais azotés et phosphatés de qualité a un prix acceptable atteigne un pic avant l'épuisement de la ressource.

Il est maintenant admis que les systèmes de culture et de production sont remis en cause et doivent aujourd'hui répondre à des exigences multicritères combinant niveau élevé de production (dans le but de contribuer à nourrir la population croissante de la planète ; GRIFFON, 2006 ; PARMENTIER, 2007) [4,5], qualité de production, mais aussi rentabilité économique et services écologiques et

environnementaux (GRIFFON, 1999 ; DORE et al., 2006 ; GRIFFON, 2006 ; MEYNARD, 2008) [6,7,4,8].

Dans ce contexte, il semble nécessaire de substituer en partie le recours aux intrants chimiques de synthèse par l'utilisation de régulations biologiques et écologiques afin d'améliorer le bilan environnemental de la production agricole (GRIFFON, 1999) [6]. Cette situation a fait émerger un nouveau paradigme correspondant à l'intensification de la production agricole tout en diminuant l'apport de fertilisants, ou intensification écologique (CASSEMAN, 1999 ; TILMAN et al., 2002 ; VANCE, 2003 ; GRIFFON, 2006) [9,10,11,6]. Autrement dit de nouvelles solutions sont nécessaires pour améliorer l'exploitation des ressources en N et en P du sol par les cultures, ce qui nécessite l'augmentation des capacités d'acquisition de la ressource ainsi que de son utilisation pour la production de biomasse (LYNCH, 2007; RICHARDSON et al., 2011) [12,13].

Plusieurs options ont ainsi été proposées :

- ✚ la gestion efficace de l'apport d'intrants ainsi que la sélection de cultivars et/ou
- ✚ (ii) la conception de systèmes de cultures adaptés aux systèmes à faible niveau d'intrants capables de valoriser les ressources en N et en P du sol.

Une des solutions proposée est l'introduction d'une diversité spécifique au sein des agroécosystèmes par le développement des cultures associées (MALEZIEUX et al., 2009) [14]. Ces dernières peuvent être définies comme la culture simultanée de deux espèces sur une même parcelle (WILLEY, 1979 ; OFORI and STEM, 1987) [15,16].

Il est supposé que l'association d'espèces puisse permettre une amélioration de l'acquisition d'une ressource (eau, lumière, nutriment) par deux mécanismes généraux : la différenciation de l'acquisition de la ressource et l'augmentation de sa disponibilité suite à la modification de l'environnement par les espèces associées (Fillery I.R.P., 2001; LOUARN G., et al, 2008) [17,18].

Le potentiel bénéfique de l'association d'espèces par rapport aux cultures monospécifiques serait d'autant plus intéressant dans le cas où la disponibilité d'une ressource est faible (MAESTRE et al., 2009) [19], ce qui ferait des cultures

associées des systèmes performants à bas niveau d'intrants. L'association céréale-légumineuse est le modèle dominant en raison de ses capacités d'amélioration de l'acquisition de N, mais la mise en évidence d'un effet similaire pour le P a ouvert un nouveau champ de recherches (Li et al., 2007) [20].

Alors que les mécanismes impliqués dans l'acquisition de N par les espèces en association sont actuellement identifiés ils restent encore inconnus dans le cas de l'acquisition de P. Il est maintenant admis que les plantes ont la capacité de modifier la disponibilité des nutriments dans le volume de sol entourant leurs racines (i.e. la rhizosphère) non pas uniquement par leur prélèvement mais aussi par d'autres processus induits par les racines. La quantité de nutriments prélevée est ainsi déterminée par la disponibilité de la ressource et par la capacité d'acquisition de la plante.

Dans ce contexte, l'objectif général de notre travail a donc été la compréhension des interactions entre les deux espèces pour l'acquisition de N et de P dans le cas d'associations céréale légumineuse. Plus précisément il s'agit de comprendre les processus rhizosphérique impliqués dans le partage de N et de P et l'augmentation de son acquisition observée lors de la comparaison de l'association d'espèces à leur culture monospécifiques respective.

La démarche employée pour répondre à cet objectif repose sur une approche expérimentale sur le terrain (parcelle d'essai agronomique) Suite a la première étape, des analyses au niveau de laboratoire pour suivre l'évolution du taux de N et de P dans les deux espèces en association en parallèle au suivi de son évolution dans la rhizosphère en comparaison à leur culture monospécifiques respective afin d'essayer de comprendre les interactions qui régissent le partage des nutriments (N et P) , ce qui nous permettra dans un futur proche la gestion des interactions entre ces espèces afin d'optimiser l'acquisition des nutriments et la productivité de tels agroécosystèmes.

CHAPITRE 1

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Acquisition d'un nutriment : concepts et mécanismes majeurs

1.1 Disponibilité de N et de P

La disponibilité d'un nutriment dans le sol correspond à la quantité présente dans la solution du sol immédiatement accessible à l'absorption par la plante, ainsi qu'à la fraction susceptible de passer facilement en solution. Cette dernière ne représente qu'une fraction de la quantité totale présente dans le sol (HARMSSEN, 2007) [21], dont la proportion varie considérablement d'un nutriment à l'autre.

Les nutriments sont essentiellement prélevés par la plante sous forme d'ions minéraux bien que dans le cas de N, il est connu que certaines molécules organiques de faible poids moléculaire telles que les acides amines et certains peptides peuvent jouer un rôle dans le prélèvement (MILLER et CRAMER, 2005 ; RENTSCH et al., 2007 ; NASHLOM et al., 2009 ; RICHARDSON et al., 2009) [22,23,24,25].

Les nutriments dans le sol se trouvent associés à des phases minérales ou à la matière organique du sol, respectivement sous forme inorganique et organique. Dans le cas du P inorganique, la spéciation en solution est essentiellement gouvernée par le pH ; les ions dihydrogenophosphate H_2PO_4^- et hydrogenophosphate HPO_4^- sont les 2 principales espèces chimiques.

La spéciation des formes inorganiques de N est dominée par les espèces chimiques ammonium NH_4^+ et nitrate NO_3^- dont la transformation d'une forme à l'autre est régulée par le potentiel d'oxydoréduction et pour une large partie par les activités de microorganismes du sol. La nature des ions N présents en solution est de fait influencée par le pH, la température et l'humidité du sol.

1.2 Biodisponibilité

La biodisponibilité d'un nutriment correspond à la quantité effectivement prélevée par un organisme. Cette quantité par définition varie, selon le sol considéré, le temps d'exposition à ce sol ainsi que selon l'organisme considéré (génotype) (HARMSSEN, 2007) [21]. Les organismes par leur activité influencent ainsi la disponibilité en nutriments dans leur environnement immédiat correspondant selon HARMSSEN (2007) à la zone bio-influencée. Dans le cas des plantes, cette zone correspond à la zone entourant les racines affectées par l'activité des racines ou rhizosphère (DARRAH, 1993 ; HINSINGER, 1998) [26,27].

La biodisponibilité a longtemps été attribuée uniquement à l'absorption par la racine et à la capacité du sol à réalimenter la solution du sol par différents processus biogéochimiques. Il est actuellement admis qu'en plus de l'absorption, les plantes ont la capacité d'influencer la disponibilité d'un nutriment par la modification des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol environnant les racines (HINSINGER et al., 2005) [28]. La biodisponibilité d'un nutriment dépend des propriétés du sol déterminant la quantité du nutriment dans la solution du sol ainsi que de la capacité d'acquisition de ce nutriment par la plante.

L'acquisition d'un nutriment est influencée à la fois par les caractéristiques des racines qui déterminent l'accès à la ressource et les modifications de sa disponibilité, soit respectivement l'exploration et l'exploitation de cette ressource (DARRAH, 1993 ; HINSINGER et al., 2005 ; RENGEL et MARSCHNER, 2005). [26, 28, 29]

1.3 Modification de la disponibilité dans la rhizosphère

La rhizosphère est définie comme le volume de sol entourant les racines qui est affecté par l'activité racinaire (DARRAH, 1993 ; HINSINGER, 1998) [26,27]. Celle-ci induit des modifications des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol qui affectent les processus biogéochimiques à l'interface sol/solution régulant ainsi la disponibilité des nutriments (GREGORY, 2006 ; HINSINGER et al., 2009) [30,31].

Il est ainsi, maintenant, admis que la disponibilité dans la rhizosphère est modifiée par d'autres processus rhizosphériques que le prélèvement. Les modifications de disponibilité des nutriments sont induites directement par les racines ou, indirectement, via la stimulation des microorganismes (RICHARDSON et al., 2009 ; HINSINGER et al., 2005 ; DAKORA et PHILLIPS, 2002) [25, 28,32]

1.3.1 Modification des propriétés physiques

Les modifications des propriétés physiques du sol dans la rhizosphère sont attribuées notamment à la croissance racinaire, à la présence de polysaccharides (ex. mucilage) exsudés par les racines et aux transferts d'eau (HINSINGER et al., 2005 ; WHALLEY et al., 2005) [28,33].

Il a été mis en évidence que la présence de racines augmentait la cohésion des agrégats du sol (HINSINGER et al., 2009) [34]. Des études ont mis en évidence une augmentation de la densité et une diminution de la porosité dans la rhizosphère (GUIDI et al., 1985 ; DEXTER et al. 1987 ; CZARNES et al., 1999) [35,36,37] ou encore une variation de la taille et de la forme des pores (WHALLEY et al., 2005) [33]. Ces modifications ont été attribuées à un ensemble de facteurs biophysiques comme la présence de poils racinaires, d'hyphes mycéliens (KABIR et KOIDE, 2000 ; CARAVACA et al., 2005 ; MORENO-ESPINDOLA et al., 2007) [38,39,40], de mucilage d'origine racinaire et parfois microbienne (MOREL et al., 1991 ; WATT et al., 1993 ; CZARNES et al., 2000). [41, 42,43]

1.3.2 Modification des propriétés chimiques

1.3.2.1 Exsudation d'anions organiques

Les anions organiques sont aussi désignés sous les termes carboxylates ou encore acides organiques. Ces exsudats racinaires ont été aussi étudiés pour leur effet sur la disponibilité des nutriments et en particulier le phosphore (P), indirectement via les microorganismes mais aussi directement en modifiant le transfert des ions de la phase solide et la solution du sol.

Ces composés chargés influencent le processus d'adsorption/désorption par compétition avec les autres anions de la solution pour l'adsorption à la surface des minéraux (HINSINGER, 2001 ; OBURGER et al., 2011) [44,45].

Ils peuvent encore influencer les processus de précipitation/dissolution en jouant comme ligands (lui permettant de se lier à un ou plusieurs atomes) de cations (e.g. Ca, Al, Fe) et par l'acidification du milieu (BOLAN, 1997 ; JONES, 1998) [46,47].

L'exsudation de ces composés organiques varie suivant les espèces (NEUMANN et ROMHELD, 1999 ; PEARSE et al., 2006) [48,49]. Le lupin blanc (*Lupinus albus* L.) est connu pour exsuder de larges quantités de citrate ; la forme majoritaire exsudée par le pois chiche (*Cicer arietinum* L.) est le malonate, cependant le maïs (*Zea mays* L.) exsude le malate.

1.3.2.2 Modifications de pH

Les variations de pH dans la rhizosphère sont expliquées par trois processus physiologiques : (i) l'absorption des ions, (ii) l'exsudation d'anions organiques et (iii) la respiration racinaire.

Il est admis que l'absorption d'ions, en fait l'excrétion de H^+ ou OH^- qui en résultent, est le principal processus qui régule le pH rhizosphérique. En effet, l'influence majeure de l'équilibre cation-anion sur l'exsudation de H^+/OH^- par les racines est largement admis.

La principale différence suivant les espèces concerne les légumineuses qui se distinguent par leur capacité d'acidifier leur rhizosphère du fait de leur faible prélèvement d'anions (peu de NO_3^- qui est de loin l'anion le plus prélevé), lorsqu'elles fixent des quantités significatives de N_2 grâce à la symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote (HINSINGER et al., 2003) [50].

1.3.2.3 Exsudations d'enzymes

Diverses enzymes exsudées par les racines sont impliquées dans l'hydrolyse des nutriments présents sous des formes organiques. Les microorganismes du sol sont reconnus pour jouer un rôle important dans l'hydrolyse des formes organiques mais l'exsudation d'enzymes extracellulaires par les racines existe également (MARSCHNER 1995, RICHARDSON et al., 2009) [51,25].

Bien qu'il ait été récemment mis en évidence que les racines pouvaient sécréter des protéases, la minéralisation des formes organiques de N est

principalement réalisée par les microorganismes (MILLER et CRAMER, 2005 ; RICHARDSON et al., 2009) [22,25].

Dans le cas du P, les racines sont reconnues pour exsuder des enzymes hydrolysant le P organique. Ces enzymes constituent le groupe très diversifié des phosphatases. Plusieurs études ont abouti à considérer que les légumineuses ont la capacité de maintenir une activité phosphatasique élevée dans leur rhizosphère, supérieure à celles de céréales (YADAV et TARAFDAR, 2001 ; Li et al., 2004 ; VENTERINK, 2011) [52,53,54].

De plus, le taux de sécrétion peut être fortement influencé par les variations de disponibilité en P et en N (LI et al., 1997 ; RICHARDSON et al., 2009 ; VENTERINK, 2011) [55,25,54].

1.3.3 Modification des propriétés biologiques

La rhizosphère est caractérisée par sa concentration élevée en composés carbonés et cette rhizodéposition est considérée comme le principal facteur contrôlant les processus microbiens en son sein et leur effet sur la biodisponibilité des nutriments (HILTNER, 1904 ; GRAYSTON et JONES, 1996 ; JONES et al., 2009) [56,57,58].

Ces exsudats sont à la fois une source d'énergie mais aussi des signaux qui déterminent la structure et l'activité des communautés microbiennes (DAKORA et PHILLIPS, 2002 ; WALKER et al., 2003 ; HARTMANN et al., 2009 ; DENNIS et al., 2010) [32,59,60,61]. Les microorganismes peuvent avoir un effet direct sur la disponibilité des nutriments dans la rhizosphère via la modification des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol, comme dans le cas de P.

En effet, le recyclage et le turnover des microorganismes peuvent aussi présenter une source significative de P organique susceptible d'être transformé en P inorganique dans la rhizosphère mais qui peut aussi être rapidement immobilisé dans la biomasse microbienne (RICHARDSON et SIMPSON, 2011) [62].

Une grande variété de microorganismes dits solubilisateurs de P sont capables de solubiliser du P associé aux phases minérales du sol (RENGEL et

MARSCHNER, 2005 ; RICHARDSON et al., 2009) [29,25]

1.4 Géométrie de la rhizosphère

La structure de la rhizosphère dépend de celle de l'appareil racinaire, déterminée par l'architecture racinaire, sa configuration spatiale qui prend en compte la géométrie des axes racinaires, la densité et la longueur racinaire, ainsi que la morphologie des racines (LYNCH, 1995). [63]

Donc, avant de déterminer comment l'acquisition d'un nutriment par une espèce influence celle d'une autre espèce, il est nécessaire de définir quand et où cette interaction s'établit. Autrement dit, cela revient à évaluer la zone d'influence des espèces et leur degré de recouvrement comme indicateurs respectivement de la quantité de nutriments accessible à chacune des plantes et l'intensité des interactions (CZARAN et BARTHA, 1992 ; HUSTON et DE ANGELIS, 1994 ; CASPER et JACKSON, 1997 ; DUNBABIN et al., 2002 ; CASPER et al., 2003 ; BERGER et al., 2008) [64, 65, 66, 67, 68,69] .

Il est également nécessaire de considérer l'hétérogénéité temporelle et spatiale de la rhizosphère mais aussi sa plasticité en réponse aux variations de l'environnement biotique et abiotique pouvant influencer les interactions entre plantes (CALLAWAY et al., 2003 ; CASPER et al., 2003 ; HODGE, 2004 ; HINSINGER et al., 2005) [70,68,71,28].

Afin de rendre compte de cette complexité, l'évaluation de la géométrie de la rhizosphère à l'aide d'outils de modélisation est nécessaire. Un certain nombre de travaux se sont intéressés à simuler l'architecture racinaire et l'étendue radiale de la rhizosphère, mais l'intégration des deux composantes reste encore limitée en particulier quand il s'agit de représenter la rhizosphère dans l'espace en 3D (voir CASPER et al., 2003 et HINSINGER et al., 2011) [68,72].

2. Associer graminées et légumineuses perspectives historiques et attentes actuelles

Qu'est-ce qu'une association céréale légumineuse ?

Une association est définie comme la culture d'au moins deux espèces différentes sur la même surface pendant une période significative de leur développement (WILLEY, 1979) [73]. C'est une pratique plurimillénaire

qu'évoquait déjà Plin l'Ancien (23-79 après J.C., dans SCHOONHOVEN et al., 2005) [74] dans son Histoire Naturelle, mais aussi Darwin (1859) dans l'ouvrage qui fonda la théorie de l'évolution.

L'association graminée-légumineuse se rencontre aujourd'hui fréquemment dans les régions tropicales et bien sûr dans les prairies pluriannuelles en zone tempérée. Elle présente un regain d'intérêt, notamment dans les systèmes à faible niveau d'intrants en particulier en agriculture biologique (HAUGGAARD-NIELSEN et al., 2001b; BELLOSTAS et JENSEN, 2004) [75,76].

2.1.1 Evolutions historiques

Graminées et fabacées représentent les deux familles botaniques les plus importantes du point de vue économique et nutritionnel pour l'humanité. Leur présence conjointe en un lieu, leur complémentarité nutritionnelle et leur domesticabilité ont été des conditions nécessaires à la sédentarisation de l'homme au néolithique et à l'émergence des civilisations (AYKROYD et DOUGHTY, 1982 ; MAZOYER et ROUDARD, 1997) [77,78].

La complémentarité fonctionnelle de ces deux groupes de végétaux, même si elle n'était pas comprise dans le détail, a par la suite rapidement été exploitée par l'agriculteur. La révolution agricole antique et l'apparition de la rotation biennale, puis triennale des cultures sont notamment le fait de la prise de conscience du bénéfice que procure une légumineuse en tête de rotation (VIRGILE, 1er s. av JC). La culture en association, quoique ancienne, est restée limitée à la production de graines à destination fourragère (JUSTES et al., 2009) [79].

Au cours du XXe siècle, l'avènement des engrais azotés de synthèse a cependant eu pour conséquence une réduction significative de la part des légumineuses dans les rotations. Un regain d'intérêt pour ces cultures s'amorce aujourd'hui sous l'impulsion d'une agriculture qui se veut plus respectueuse de l'environnement et qui projette d'utiliser pour la gestion de la fertilité tant le levier du précédent cultural que celui de la complémentarité en association (jusque là beaucoup plus utilisée en zone intertropicale).

2.1.2 Attendus actuels pour la production

En réaction aux excès de l'intensification des pratiques, une prise de conscience du rôle multifonctionnel des associations céréales-légumineuses dans l'écosystème cultivé est intervenue (HERVIEU, 2002) [80].

La mise en balance des fonctions productives et économiques (rentabilité) avec les fonctions non productives telles que la préservation de l'environnement (préservations des ressources, promotion de la biodiversité) ou les préoccupations sociales (flexibilité d'exploitation) conforte le rôle central que doivent occuper les associations céréale-légumineuse dans les systèmes cultivés.

- ✚ La réduction du coût des intrants et la maîtrise des coûts de production : l'introduction de légumineuses vise à économiser l'N et P.
- ✚ L'amélioration de la stabilité des rendements en quantité et qualité : elles sont connues pour combiner les qualités de leurs deux partenaires : valeur énergétique des graminées, teneur en protéines des légumineuses.
- ✚ La préservation de l'environnement : les engrais azotés de synthèse représentent le premier poste de consommation énergétique dans l'agriculture (1,8 kg Equivalent Pétrole pour 1 kg d'azote sous forme d'ammonitrate). Le recours aux légumineuses permet de réduire l'emploi de ces engrais. Elles offrent, en outre, l'avantage sur les cultures pures de légumineuses de limiter les risques de lixiviation des nitrates vers la nappe phréatique (SCHERER-LORENZEN et al, 2003) [81]
- ✚ Réduire l'emploi de la fertilisation phosphatée qui est considérée comme la principale responsable des phénomènes d'eutrophisation des écosystèmes lacustres et participe à l'eutrophisation des écosystèmes côtiers (SCHINDLER, 1977 ; HARTWIG U.A., 1998; DELGADO et SCALENGHE, 2008) [82,83,84,].
- ✚ Elles sont un moyen efficace pour produire autant que la moyenne des cultures pures avec moins d'intrants (azotés phosphatés) et donc de consommation énergétique induite (NAUDIN et al, 2010) [85].
- ✚ Elles offrent la possibilité de produire des grains de céréale riches en protéines avec peu ou pas d'intrants azotés (CORRE-HELLOU et al., 2010)

[86].

2.2 Spécificités morphologiques et physiologiques des graminées et des légumineuses

Les différences physiologiques et morphologiques des graminées et des légumineuses affectent l'intensité et la nature des relations de compétition et de facilitation qui s'établissent en culture associée. La connaissance des caractéristiques propres à ces deux groupes d'espèces permet d'envisager d'expliquer de façon satisfaisante le fonctionnement des associations, notamment la variabilité des résultats obtenus dans des conditions de production et de disponibilité de ressources variables.

2.2.1 Cycles de développement :

Des différences phénologiques très marquées existent entre les graminées et les légumineuses. Tandis que les premières ont typiquement un développement déterminé (floraison terminale une tige qui sépare le cycle en une période végétative et une période reproductive), les secondes ont un développement indéterminé (floraison latérale qui ne met pas fin au développement végétatif ; réalisation des stades reproducteurs étalée entre les différents étages d'une même tige) où l'expansion du système végétatif se poursuit après la floraison.

L'asynchronisme dans la réalisation des stades est recherché et participe à la complémentarité des espèces (ex : décalage de besoins et de sensibilité aux contraintes) comme ils peuvent représenter dans certains cas une contrainte supplémentaire à gérer (ex : récolte de grains de maïs puisque la récolte du niébé peut s'étaler jusqu'au mois de septembre).

2.2.2 Morphologie des parties aériennes et racinaires

La morphologie très particulière du maïs suffit à l'identifier en un coup d'œil. Il se caractérise par un tallage plutôt nuisible (SOLTNER, 2005) [87]. Il se distingue des autres céréales par une tige souvent unique de plus de 1 mètre et pouvant même atteindre les 4 m de hauteur et d'un gros diamètre (2 à 4 cm) (BAYA, 1997) [88].

A l'inverse, le niébé est une dicotylédone herbacée annuelle présentant un

degré de ramification plus grand (mais moins volumineux que le maïs) et une croissance simultanée des tiges et des feuilles qui situent les zones de croissance aux extrémités des tiges. Il en résulte une dispersion spatiale importante des points de croissance et un développement foliaire généralement moins rapide (HAYNES, 1980) [89].

Ces disparités ont des conséquences fortes pour l'adaptation relative des deux types à la compétition pour la lumière. Tout d'abord, l'inclinaison moyenne des feuilles est plus érigée pour le maïs et plus horizontale pour les légumineuses (HAYNES, 1980) [89]. La hauteur, ensuite, peut varier largement dans les deux types, mais est souvent, comme la surface foliaire, à l'avantage du maïs (développement plus rapide ; hauteur qui est fonction de la longueur de la plus grande feuille et non, comme souvent pour les légumineuses, du nombre de feuilles apparues et qui est à l'avantage du maïs).

En miroir au développement des parties aériennes, le système racinaire du maïs est de type fasciculé. Les racines sont de deux types : séminales et adventives ; les séminales sont les premières à se former, suivies des adventives, qui prennent des formes de couronnes à partir des entre-nœuds les plus bas de la tige. Les racines adventives sont des racines d'ancrage qui prennent aussi naissance au niveau des nœuds de la base de la tige et qui soutiennent la plante (BAYA,1997) [88], explorant ainsi un grand volume de plusieurs m³ de sol ; où la quasi-totalité du système contribue activement à l'absorption d'eau et d'éléments minéraux et améliore la porosité et la structure du sol (HAYNES, 1980) [89].

Les différences morphologiques entre espèces se situent principalement dans les taux de ramification et la profondeur d'enracinement (fonction de la vitesse d'élongation et de la durée de vie des racines).

En comparaison, le niébé est formé d'un système racinaire pivotant avec de nombreuses ramifications, ce qui lui confère une certaine tolérance à la sécheresse. Les racines portent des nodosités de bactéries fixatrices d'azote atmosphériques dans les racines superficielles n'excédant que rarement les 15 cm de profondeur (SAWADAGO,2009) [90]. Mais le niébé forme un système racinaire moins dense et comportant un pourcentage plus faible de racines actives dans le prélèvement des ressources que le maïs (HAYNES, 1980) [89].

Dans une compétition frontale, et à même capacité physiologique d'absorption,

les légumineuses sont donc généralement considérées comme moins compétitives que les graminées pour les ressources du sol.

2.2.3 Fixation de l'azote atmosphérique

Les carences en azote sont souvent responsables de baisses de production chez les graminées et le rendement est directement lié à la quantité d'azote du sol absorbé par le peuplement. La capacité des légumineuses à fixer l'azote de l'air les prémunit, au moins en partie, contre ce facteur limitant.

En effet, la capacité des légumineuses à former des symbioses avec les bactéries des genres *Rhizobium* et *Bradyrhizobium*, qui peuvent réduire le diazote de l'air (N₂) et l'utiliser comme source d'azote pour elles-mêmes ou la plante hôte, est responsable d'une grande partie de leur intérêt agronomique.

Au total, les valeurs médianes trouvées dans la littérature pour la fixation en culture pure sont de 200 kg d'N/ha/an pour le trèfle blanc, 180 pour la luzerne, 170 pour le trèfle violet, et 150 pour le pois et le lupin (WERNER, 1992 ; FRAME, 2005) [91,92].

En association, la part très variable des légumineuses dans le mélange fait préférer une expression par unité de masse de la légumineuse plutôt que par unité de surface au sol. En association, des gammes de 24-36 kg d'N/t/an est fixée par le trèfle violet, 30-46 pour le trèfle blanc et 21-27 pour le pois sont ainsi reportées pour les entrées d'azote atmosphérique (LOUARN et al.,2008) [18].

2.3 Compétition : Effet de la nature des ressources contestées et du partage de ressources sur la productivité des partenaires.

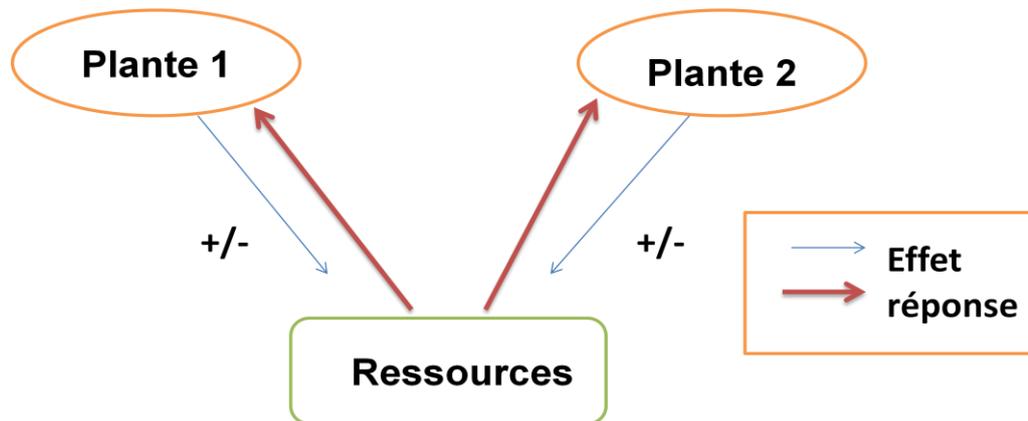


Figure 1.1 : Schéma d'interaction entre espèces végétales au travers de leurs effets et de leurs réponses sur les ressources du milieu, lorsque celles-ci sont limitées.

La compétition correspond à une situation où les effets des espèces sur les ressources induisent une réponse négative chez au moins l'une des deux espèces en présence. A l'inverse, la facilitation correspond à l'induction d'une réponse positive. Les principales ressources pour les plantes sont le rayonnement, l'eau et les minéraux.

2.3.1 Des interactions complexes

Les espèces cultivées en association interagissent indirectement l'une sur l'autre en modifiant les caractéristiques de l'environnement dans lequel elles sont implantées). Cette modification peut aussi concerner la disponibilité des ressources tel que : la lumière, l'eau et l'azote (N) (OFORI et STERN, 1987; JENSEN, 1996; TSUBO et al., 2001) [16,93,94].

De même, d'autres modifications peuvent aussi avoir lieu sur les caractéristiques biologiques (la pression en maladies, ravageurs et la modification de la propagation des spores (KINANE et LYNGKJAER, 2002,) [95], physiques ou chimiques du sol.

Ces interaction peuvent avoir des conséquences négatives sur une des

espèces (on parle alors de compétition), ou positives (on parle alors de facilitation).

2.3.2 Partage de la lumière

La lumière, est une ressource tout à fait particulière dans le sens où elle doit être captée et utilisée instantanément au risque d'être définitivement perdue. Elle présente la particularité d'être fournie de façon directionnelle, depuis le haut de la canopée. Il s'agit donc typiquement d'une ressource que les plantes dominantes peuvent préempter au détriment des plus petites.

Trois éléments principaux interviennent pour expliquer le partage de lumière dans un couvert mixte en fonction de sa structure: la hauteur relative des partenaires, leurs surfaces foliaires et l'efficacité de ces surfaces à intercepter la lumière (dépendant de l'inclinaison moyenne des feuilles et de la distribution de densité foliaire) (SINOQUET et CALDWELL, 1995) [96].

A même surface foliaire, les légumineuses (planophiles et comportant une forte proportion de surface en haut des plantes, tendent à être plus efficaces pour capter la lumière que les graminées (érectophiles avec une forte proportion de surface vers le bas des plantes) (HAYNES, 1980) [89].

La hauteur relative des deux partenaires intervient pour une grande part dans la modulation de ces effets. Le choix d'associations où la graminée est dominante est ainsi souvent présenté comme celui ayant le plus de potentiel en termes de productivité et de stabilité (HAYNES, 1980) [89]. Il permet, en effet, de contrebalancer la moindre efficacité de la graminée à capter la lumière pour obtenir un partage plus équitable pour la lumière.

2.3.3 Répartition et satisfaction des besoins en eau

Le besoin en eau d'une association et sa répartition entre les espèces sont étroitement liés à l'interception et au partage de lumière dans le couvert (LEMAIRE, 1995 ; WALLACE, 1995) [97,98]. La compétition pour l'eau commence à s'exercer lorsque le stock d'eau du sol accessible aux plantes ne

permet plus d'assurer les besoins de l'un au moins des constituants de l'association.

La disponibilité de l'eau dépend à la fois de la quantité présente, de sa répartition dans le sol et de ses possibilités de déplacement (résistance hydraulique du sol).

Les principaux caractères qui déterminent les capacités de prélèvement d'eau de chaque composante de l'association tiennent à leur capacité à placer des racines dans les horizons du sol où l'eau est présente : vitesse et profondeur d'enracinement, densité et distribution du système racinaire, durée de vie des racines (OZIER-LAFONTAINE et al., 1998) [99]. Ces caractères qui contrôlent la morphologie et la plasticité du système racinaire sont reconnus pour avoir une plus grande importance que les capacités physiologiques des racines à extraire l'eau dans la compétition pour cette ressource (JACKSON et al., 2000) [100].

Lorsque l'offre en eau ne permet pas de satisfaire la demande des parties aériennes, un stress s'exerce et la plante réagit activement en mettant en place des réponses à court terme (fermeture des stomates; réorientation/enroulement des feuilles) et à long terme (réduction de la croissance foliaire) qui visent à limiter la consommation en eau.

Le niveau de stress subi par chaque composante de l'association peut significativement varier selon les dispositions et densités respectives des systèmes racinaires et l'adéquation qu'ils procurent aux besoins en eau. A même profondeur d'enracinement, la morphologie racinaire des graminées leur procure généralement un avantage en situation de stress hydrique sur les légumineuses (DAVIES, 2001) [101]. Les graminées présentent également et fréquemment des profondeurs d'extraction d'eau plus importantes que les légumineuses.

Sauf que le niébé est considéré comme étant une espèce tolérante à la sécheresse (EHLERS et HALL, 1997 ; HALL 2004) [102,103]. L'adaptation à la sécheresse, chez cette espèce, a été liée à la minimisation des pertes d'eau par la commande de l'ouverture des stomates et par son système racinaire qui peut explorer le sol en profondeur (CHEVALIER A (1944) [104]. Même si le niébé est relativement adapté à cette contrainte, la sécheresse constitue un facteur limitant

à sa production (WATANABE et al., 1997) car la fixation symbiotique d'azote atmosphérique est très sensible au déficit hydrique (LEDGARD et STEELE, 1991 ; DAVIES, 2001) [105,101].

Mais, en termes d'intensité des réponses induites par un stress hydrique pour l'association, les légumineuses se retrouvent donc en compétition frontale avec les graminées pour l'acquisition de l'eau pour laquelle elles sont, généralement moins bien dotées que les graminées.

2.3.4. Effet sur les ravageurs et mauvaises herbes

Un aspect important des systèmes de cultures en association est leur capacité à réduire l'incidence des ravageurs et des maladies. Les espèces de cultures associées peuvent également retarder l'apparition de maladies en réduisant la propagation des maladies transmises par les spores et en modifiant les conditions environnementales de sorte qu'ils sont moins favorables à la propagation de certains agents pathogènes (LITHOURGIDIS et al, 2011) [106] ou bien favoriser les populations d'auxiliaires (les parasites mais surtout les prédateurs) qui contiendront mieux les infestations des ravageurs, c'est le cas de l'association maïs-niébé vis-à-vis de *Busseola fusca* (foreur de la tige du maïs) et *Sesamia calamistis* (la chenille qui se développe dans les tiges de diverses espèces de graminées) (RENOU et DEGUIOE, 2002) [107]

Aussi, l'espèce cultivée peut jouer un rôle de barrière physique et empêcher la colonisation de l'autre espèce cultivée par ses déprédateurs habituels pendant la durée de la cohabitation, c'est le cas des attaques d'*Anoplocnemis curvipes* (ravageur du niébé) sur le niébé qui sont réduites lorsque les parcelles sont entourées de plants de maïs (RENOU et DEGUIAE, 2002) [107].

Les risques d'érosion des sols en association sont diminués par lessivage ou érosion éolienne, car il a une couverture (occupation) accrue et continue dans le temps et l'espace par les peuplements en association, de même, l'association induit une diminution des risques d'invasion par les adventices (BLACKSHAW, R. E., et al., 2010; MATUSSO, 2012) [108,109].

2.3.5 Compétition pour l'azote et les autres éléments minéraux du sol

Comme pour l'eau, la morphologie et la distribution des racines dans le sol sont cruciales dans la compétition pour les minéraux. L'activité spécifique d'absorption des différents ions par les racines est, cependant, beaucoup plus variable entre espèces que pour l'eau, ce qui autorise l'émergence de stratégies plus différenciées d'acquisition de l'azote minéral par exemple (COLLINS et al., 2003 ; MAIRE et al., 2009 pour l'acquisition des formes nitrate et ammonium) [110,111] ou du phosphore, en lien avec une multiplicité de processus rhizosphériques (HINSINGER, 2001 ; VANCE et al., 2003) [44,11].

Les graminées apparaissent plus compétitives pour l'azote minéral (N), le phosphore (P) et le potassium (K) que les légumineuses (HAYNES, 1980 ; DAVIES, 2001) [89, 101].

De manière générale, les exigences en P des graminées sont moindres que celles des légumineuses, expliquant en partie la plus forte compétitivité des graminées en situation de disponibilité limitante. Pour l'azote, la compétition interspécifique en début de culture a un rôle déterminant sur la future croissance des plantes et le rendement des deux espèces.

Peu après l'implantation, la fixation d'azote atmosphérique ne peut pas satisfaire la demande en azote des légumineuses en raison du temps nécessaire au développement de nodosités actives. Les légumineuses dépendent alors fortement de l'azote minéral (VOISIN et al., 2002) [112]. La croissance racinaire plus rapide des graminées les rend plus compétitives à ces stades pour l'acquisition de l'azote. Cet avantage se limite à la phase végétative après semis et n'affecte la compétition que lorsque la disponibilité en azote minéral est faible et limitante pour la croissance.

De fortes interactions existent entre stress hydrique et nutrition minérale (GONZALEZ-DUGO et al., 2010) [113]. En effet, la teneur en eau du sol affecte

l'activité des microorganismes du sol et la minéralisation de la matière organique qui libère une partie des éléments minéraux. Par ailleurs, en tant que solvant et agent de transport des ions, l'eau dans la rhizosphère affecte nécessairement l'accès de la plante aux minéraux. Pour l'azote, le flux d'eau à la racine représente en moyenne 85% de l'offre en azote (le reste arrivant par diffusion), en sec comme en irrigué (DURAND et al., 2010) [114]

2.3.6 Facilitation : Conséquences de la fixation d'N dans la relation graminées-légumineuses

Les espèces associées peuvent, par leurs caractéristiques biologiques et phénologiques, exploiter des ressources sur des périodes différentes, dans des zones différentes ou encore sous des formes différentes. On parle alors de différenciation de niche ou de complémentarité pour les ressources permettant d'obtenir très souvent une compétition interspécifique inférieure à la compétition intraspécifique.

2.3.6.1 Une complémentarité de niche pour l'azote

Plusieurs travaux sur les associations céréale-légumineuse ont démontré que les céréales étaient plus compétitives que les légumineuses pour l'acquisition de l'azote minéral du sol (FUJITA et al., 1992 ; HAUGGAARD-NIELSEN et al., 2001a ; CORRE-HELLOU et CROZAT, 2004) [115,116,117].

Les céréales, par leurs systèmes racinaires plus denses et plus pénétrants ont accès à une quantité de ressources en azote minéral plus importante. Toutefois, il a été prouvé que ces écarts d'enracinement n'étaient déterminants que dans le cas d'une faible disponibilité en azote dans le milieu. Dans le cas de disponibilités en azote plus élevées, le partage de l'azote du sol est déterminé essentiellement par les écarts de demande en azote entre espèces (CORRE-HELLOU et al., 2007) [118].

En effet, en association, la plus forte compétitivité de la graminée pour l'N du sol force la légumineuse à reposer principalement sur la fixation symbiotique pour assurer ses besoins azotés. Une augmentation de la contribution de la fixation à

l'accumulation d'N est systématiquement observée, même en situation fertilisée par rapport à une culture pure de légumineuse (LEDGARD et STEELE, 1991 ; CORRE-HELLOU et al., 2006 ; NAUDIN et al., 2010) [105,119, 85]. Il y a de ce fait une relative séparation des sources d'azote exploitées par la graminée et la légumineuse (séparation de niche). La quantité prélevée en association (sol+atmosphère) est ainsi supérieure à une graminée pure (sol seul) ou à une légumineuse pure (sol en priorité, puis atmosphère).

L'accumulation d'azote par une association céréale-pois par exemple est en moyenne 30% supérieure à celle obtenue en culture pure (CORRE-HELLOU et al., 2006) [119]. Cette meilleure utilisation des ressources en N est souvent considérée comme l'explication principale aux gains de rendement des associations.

En situation de faible disponibilité en azote, une conséquence directe de cette complémentarité de niche pour la graminée est l'accès à une plus grande quantité d'azote minéral par plante par rapport à une culture pure où elle serait en concurrence avec elle-même. Ce phénomène serait le principal responsable de la meilleure nutrition azotée de la graminée, et pour les céréales de la meilleure teneur en azote des grains, des associations d'annuelles (JUSTES et al., 2009) [79] et des associations pérennes en année d'implantation (TA et FARRIS, 1987) [120].

Il résulte également de la complémentarité dans l'utilisation des sources d'N, que la quantité d'N fixé en association est moins déterminée par la disponibilité en N du sol (qui affecte principalement la graminée) que par la capacité de croissance de la légumineuse (qui pilote la demande en N atmosphérique). Les effets de compétition exercés par la graminée pour la lumière et l'eau jouent ici à plein via la réduction du potentiel de croissance de la légumineuse et sa réalisation effective en biomasse, plus la biomasse de légumineuse est limitée, plus l'entrée d'azote par fixation est faible (LEDGARD et STEELE, 1991) [105].

A ce titre, tout effet favorisant à l'excès la dominance de la graminée tend à réduire la complémentarité pour l'N entre espèces puisqu'elle réduit la quantité d'N fixé.

2.3.6.2. Des transferts d'azote de la légumineuse vers la graminée

Des transferts directs et indirects d'azote de la légumineuse à la graminée peuvent se combiner aux effets de niche pour améliorer la nutrition azotée et la croissance de la graminée (JENSEN, 1996b) [93]. Ces transferts proviennent essentiellement de la rhizodéposition azotée de la légumineuse, composée majoritairement d'exsudats de composés solubles (acides aminés, protéines, hormones excrétées par les racines) et du recyclage via le cycle de l'azote et la minéralisation par les microorganismes du sol, des racines et des nodosités sénescences (WICHERN et al., 2008 ; FUSTEC et al., 2010) [121,122].

Ainsi, la part de l'azote de la graminée issu de la légumineuse peut atteindre 50% de l'azote de la graminée dans les associations ray -grass - trèfle blanc (HOGH-JENSEN et SCHJOERRING, 2000) [123] et 15% dans les associations pois-orge (Jensen, 1996b). [93]. Les rhizodépôts peuvent représenter jusqu'à 30% de l'azote d'un plant de pois en plein champ ; ces valeurs peuvent atteindre 40% chez le trèfle blanc (HOGH-JENSEN and SCHJOERRING, 2001; MAHIEU et al. 2007) [124,125].

Les deux fractions constitutives contribuent à enrichir le *pool* azoté du sol de manière non négligeable mais avec des dynamiques de disponibilité différentes pour la graminée (quasi-immédiates pour les exsudats ; sur le moyen à long terme pour les résidus). La part des deux mécanismes de transfert pourrait varier avec l'espèce de légumineuse considérée : la part des exsudats pourrait représenter jusqu'à 20% de l'N transféré pour le trèfle blanc, mais être nettement plus faible pour la luzerne (DUBACH et RUSSEL, 1994) [126] et négligeable pour le lotier (TA et FARRIS, 1987) [120]. La sénescence des racines et nodosités représente la part la plus importante du transfert sur l'ensemble du cycle de culture.

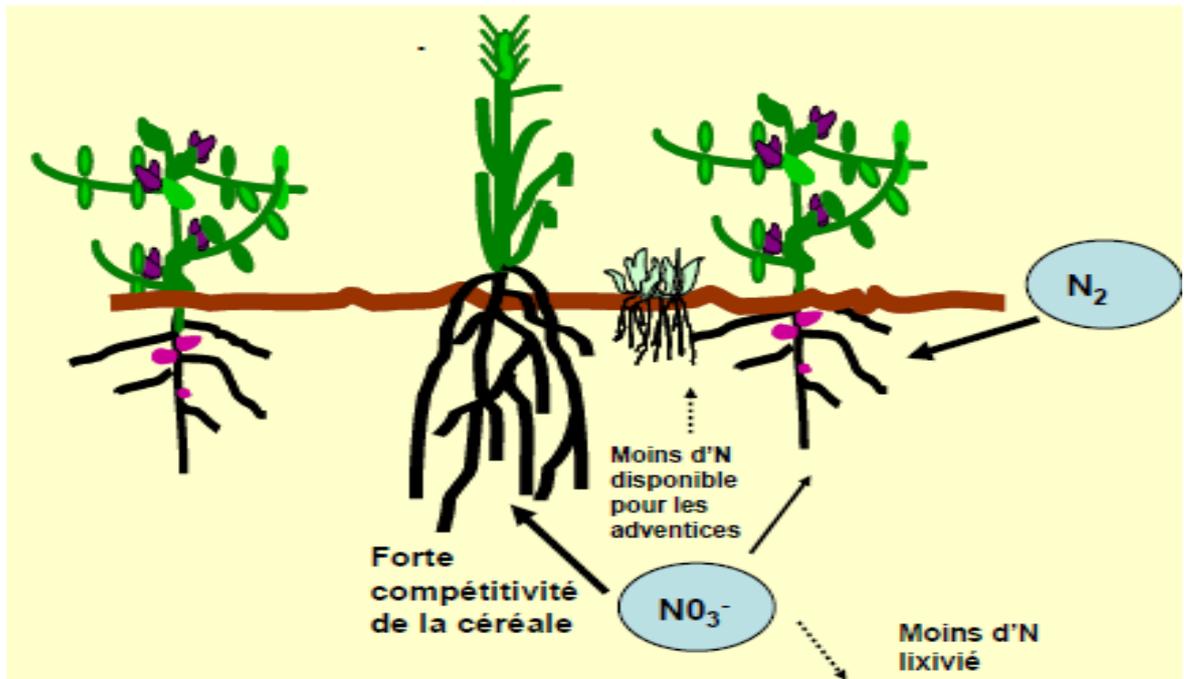


Figure 1.2 : Schéma des transferts d'azote de la légumineuse vers la graminée

Le processus de minéralisation dont la sénescence dépend pour libérer de l'azote minéral est fortement dépendant de la température, de la disponibilité en eau du sol et de la composition des résidus libérés. La réunion de ces conditions environnementales et de la présence d'une quantité significative de résidus racinaires fait que ce mode de transfert agit principalement sur la nutrition azotée de la graminée à partir de la deuxième année de culture pour les associations pérennes (TA et FARRIS, 1987 ; MARRIOTT et HAYSTEAD, 1993) [120,127].

Les quantités d'N libérées par les résidus de légumineuse suivent une cinétique en deux phases typiques avec dans un premier temps une dégradation rapide (50% approximativement d'N des résidus libérés la première année) suivie d'une phase de dégradation plus lente qui s'étale sur de nombreuses années (FILLERY, 2001) [128].

2.3.6.3. Impact de la fixation symbiotique sur la biodisponibilité d'autres éléments

La rhizodéposition est source d'azote, mais aussi de carbone et d'autres éléments essentiels pour l'activité biologique du sol, en particulier au niveau de la rhizosphère. Les communautés microbiennes peuvent ainsi être différentes en

peuplement mono- et plurispécifique (WANG et al., 2007) [129].

En plus des interactions positives relatives à l'azote, certains processus rhizosphériques facilitent l'acquisition de microéléments tels que le fer dans les associations céréale-protéagineux (BAIS et al., 2006 ; GUNES et al., 2007) [130,131].

Ces processus rhizosphériques commencent à être compris dans le cas de P (Li et al., 2007) [20], à la fois en ce qui concerne les formes organique et minérale de P du sol, sujettes à des phénomènes de complémentarité de niche et de facilitation (Li et al., 2004 et 2008) [53,132]. Dans le cas des formes de P minéral, la facilitation céréale-légumineuse peut résulter de l'acidification accrue de la rhizosphère, qui se produit en conséquence de la fixation symbiotique de N chez la légumineuse, susceptible d'augmenter la biodisponibilité de P pour la céréale associée (Li et al., 2008) [132].

3. Processus d'acquisition des nutriments en association céréale-légumineuse

3.1 Diversité des traits racinaires et acquisition d'un nutriment entre espèces

Il est proposé que l'amélioration de la valorisation d'un nutriment du sol par les espèces en association soit liée à une augmentation du volume de sol exploré et exploité par les espèces en comparaison de leurs cultures monospécifiques.

Autrement dit la diversité des traits racinaires pourrait permettre de diminuer l'intensité de la compétition entre espèces en : (i) diminuant l'intensité des interactions liée au degré de recouvrement des rhizosphères (ex. séparation de niche d'un point de vue spatial) et/ou (ii) augmentant la disponibilité d'un nutriment (i.e. facilitation).

La géométrie de la rhizosphère d'une espèce est déterminée par des traits relatifs à l'occupation de l'espace par les racines et à leur fonctionnement biologique (i.e. processus rhizosphériques). Une grande majorité des études considérant que l'acquisition d'un nutriment est uniquement déterminée par le prélèvement ont été amenées à proposer trois types de différenciations. L'amélioration de l'acquisition des nutriments serait ainsi liée à la diversité des traits racinaires permettant la différenciations dans le temps, dans l'espace et selon les formes prélevées du nutriment considéré (FRIDLEY, 2001 ; MC KANE,

2002 ; VON FELTEN et al., 2009) [17,133,134].

3.1.1 Diversité des traits racinaires et plasticité

Les traits racinaires sont spécifiques d'une espèce ou d'un génotype au sein d'une espèce, mais peuvent répondre aux modifications de l'environnement abiotique et biotique au niveau de l'individu, en fait de son phénotype. La présence d'un individu voisin peut ainsi modifier les caractéristiques des traits racinaires.

Ces modifications peuvent être induites de manière permanente ou être dynamiques à une échelle temporelle (ex. de l'ordre de l'heure) CALLAWAY et al. (2003) [70]. Il a ainsi été mis en évidence que concernant la répartition des racines qu'un même individu pouvait augmenter leur densité, la diminuer ou encore ne pas induire de réponse en présence d'un individu voisin (CALLAWAY et al., 2003 ; SCHENK, 2006 ; GONKHAMDEE et al., 2010 ; CAHILL et Mc NICKLE, 2011). [70, 135, 136,137].

D'un point de vue évolutif/adaptatif, ces différents types de développement ont été désignés respectivement comme stratégies de : confrontation, d'évitement et neutre ou de tolérance (NOVOPLANSKY, 2009 ; HERBEN et NOVOPLANSKY, 2010) [138,139]. Il existe ainsi de nombreux exemples dans la littérature (ex. de KROON, 2007) [140].

Dans le cas d'espèces cultivées plusieurs chercheurs ont observé que la réponse du maïs variait suivant l'espèce associée (LI et al. ; 2006). FANG et al. (2011) [141,142] en étudiant la croissance des racines du soja (*Glycine max* L.) associé à différentes variétés de maïs dans du gel permettant ainsi une répartition homogène des nutriments, ont également mis en évidence que les racines des deux espèces avaient tendance à s'éviter ou, au contraire à se superposer suivant la variété de maïs après 12 jours de croissance. Les mécanismes induisant cette plasticité restent encore indéterminés (GRUNTMAN et NOVOPLANSKY, 2004) [143].

3.1.2. Traits racinaires et occupation de l'espace

L'occupation respective de l'espace par les racines des espèces associées est considérée comme un des facteurs contrôlant le partage des ressources. Elle est

déterminée par la densité racinaire (i.e. abondance en biomasse ou longueur), la morphologie des racines et leur répartition dans l'espace (i.e. l'architecture racinaire).

La répartition des racines a été rapportée dans différents écosystèmes naturels et cultivés. Dans le cas d'assemblages de deux espèces, la majorité des publications rapportent une ségrégation verticale et/ou horizontale des racines entre espèces.

La répartition est souvent modifiée dans l'association à l'avantage d'une espèce qui augmente sa densité racinaire verticalement et/ou horizontalement permettant ainsi de prospecter de nouveaux horizons du sol. Cela a été mis en évidence dans le cas de l'association de céréales et de légumineuses (HAUGGAARD-NIELSEN et JENSEN 2001 ; CORRE-HELLOU et CROZAT 2005 ; LI et al., 2006) [116,141,144].

GAO et al. (2010) [145] ont rapporté que les racines de maïs avaient tendance à se développer sous celles du soja associé. Le même résultat a été rapporté par LI et al. (2006) [144] en l'association blé tendre (*Triticum aestivum* L.)-soja. Néanmoins, la majorité de la densité racinaire reste située dans les horizons supérieurs du sol.

En effet, dans les systèmes étudiés, les racines s'accumulent préférentiellement dans les horizons supérieurs, ces zones généralement considérées comme les plus riches en nutriments (JOBAGY et JACKSON, 2001 ; CASPER et al., 2003, CALLAWAY et al., 2003) [146,68,70].

3.2. Traits racinaires et processus rhizosphériques

Il a été proposé que les espèces ou génotypes se différencient également suivant les formes ou des espèces chimiques des nutriments qu'elles prélèvent (FRIDLEY, 2001 ; MC KANE et al., 2002) [147,133].

En effet, N est réparti dans différents pools dans le sol, organiques (ex. acides aminés, protéines) et inorganiques (NH_4^+ et NO_3^-), mais il peut également être prélevé dans le pool atmosphérique dans le cas des plantes réalisant une symbiose avec des bactéries fixatrices de N_2 . L'exemple type de cette différenciation d'exploitation des différents pools de N suivant les espèces est

celui des associations comprenant une légumineuse fixatrice d'azote.

Les augmentations de l'acquisition de N observées dans le cas des associations céréales - légumineuses en comparaison des espèces en culture monospécifique ont ainsi été attribuées à la différenciation des pools de N exploités. Il a ainsi été proposé que la capacité de légumineuse à prélever le N dans le pool atmosphérique permet d'augmenter la disponibilité totale du N et ainsi de diminuer la compétition pour le N du sol.

Il a, également, été observé que le taux de fixation de la légumineuse associée à la céréale était supérieur à celui de la légumineuse en culture monospécifiques (CORRE-HELLOU et al., 2006 ; FAN et al., 2006 ; BEDOUSSAC et al., 2010) [119,148,149]. Ce phénomène tient à l'appauvrissement du sol en NO_3^- par la céréale associée, ce qui tend à réduire l'effet d'inhibition de fortes concentrations en nitrate sur la fixation symbiotique de N_2 (VOISIN et al., 2002 ; LI et al., 2009) [112,150].

Il a aussi été mis en évidence que des espèces différentes pouvaient présenter des préférences pour différentes formes chimiques de N dans la solution du sol (MC KANE et al., 2002 ; MILLER et BOWMAN, 2003 ; MILLER et al., 2007 ; ASHTON et al., 2008, 2010) [133,151,152,153].

Un mécanisme supplémentaire a également été proposé pour expliquer l'amélioration de l'acquisition de N par les associations céréale-légumineuse. Ce mécanisme consiste au transfert direct de N d'une espèce à l'autre suite à la minéralisation de rhizodépôts riches en N et fait ainsi référence à la capacité des plantes à modifier la disponibilité d'un nutriment dans leur rhizosphère. Si dans un premier temps ce transfert a été observé de la légumineuse vers la céréale, il a été proposé que le transfert peut se faire dans les deux sens (JENSEN, 1996 ; FUSTEC et al., 2010) [93,122].

Les travaux de XIAO et al. (2004) [154] permettent de mettre en évidence l'importance de la proximité des racines pour l'observation de la facilitation via le transfert de N. Néanmoins la mise en évidence de ces processus reste difficile, ainsi que l'évaluation de leurs effets sur l'acquisition de N.

La différenciation des processus rhizosphériques et leur influence sur

l'acquisition par l'association d'espèces d'un nutriment a également été étudiée dans le cas du P. La diversité des processus rhizosphériques selon les espèces et génotypes peut être suivie indirectement par des mesures, au niveau de la rhizosphère, de la répartition des ions phosphates suivant différentes fractions. La mise en évidence expérimentale reste cependant peu documentée.

CU et al., (2005) [155] ont observé que le blé dur (*Triticum aestivum durum* L.) et le lupin blanc en association exploitaient différentes fractions de phosphore inorganique. Ces observations ont été relayées par l'analyse de l'évolution de différentes fractions organiques et inorganiques de phosphore effectuée par LI et al. (2008) [132] au niveau de la rhizosphère d'une association blé dur - haricot. Ces auteurs ont pu mettre en évidence une différence d'acquisition du P entre ces deux espèces pour les pools inorganique et organique. Cependant, l'interprétation des mécanismes responsables des variations selon les fractions de P correspondant à ces différents pools reste complexe.

3.3. Traits racinaires et dynamique temporelle

Les espèces peuvent présenter des différences de vitesse de croissance ainsi que des besoins nutritionnels contrastés au cours du temps. Ces caractéristiques influencent l'occupation de l'espace par les racines ainsi que l'intensité des processus rhizosphériques. Dans le cas de l'occupation de l'espace par les racines, une espèce présentant une vitesse de croissance plus importante que celle associée est supposée avoir accès à des volumes de sol encore inexplorés et, ainsi, à une quantité de nutriments disponibles plus importante.

Les différences phénologiques peuvent induire des différences de prélèvement dans le temps d'une ressource (HOOPER, 1998) [156], comme évoquées pour l'eau (SCHENK, 2006) [135]. Le cas des nutriments a aussi été étudié mais essentiellement pour l'acquisition de N dans des écosystèmes prairiaux.

Il a ainsi été mis en évidence que le prélèvement des différentes fractions azotées marquées au ^{15}N différait au cours du temps suivant les espèces prairiales (MC KANE et al., 2002 ; FARGIONE et TILMAN 2005 ; JAMES et al., 2008) [133,157,158]. Ce partage dans le temps a aussi été évoqué pour les écosystèmes forestiers (ONG, 1999 ; KELTY, 2005) [159,160].

Dans le cas des agroécosystèmes, les différences des besoins en nutriments entre espèces peuvent être manipulées afin d'améliorer l'exploitation des nutriments. Il est ainsi possible d'associer des espèces aux phénologies contrastées par exemple par la pratique de semis et récolte décalés dans le temps, comme pratiqué en Chine pour des cultures annuelles (LI et al., 2007) [20].

La minéralisation des résidus de récolte de la féverole (*Vicia faba* L.) associée au maïs a été évoquée comme mécanisme supplémentaire au décalage des besoins dans le temps pour expliquer l'amélioration du rendement observé pour la céréale récoltée dans un deuxième temps (LI et al., 1999) [150].

Dans les associations céréale-légumineuse il a, également, pu être observé des différences de croissance racinaire la céréale se développant plus rapidement que la légumineuse associée (HAUGGARD- NIELSEN et JENSEN, 2001 ; CORRE-HELLOU et CROZAT 2005) [116,144].

3.4. Modification de la géométrie de la rhizosphère

Il est reconnu que la disponibilité en nutriments influence la structure de l'appareil racinaire qui est également évalué indirectement à travers les modifications de biomasse. Ainsi, l'allocation préférentielle de biomasse aux racines par rapport aux parties aériennes est une réponse largement observée chez les plantes exposées à de faibles valeurs de disponibilité de nutriments dans le sol (WILSON, 1988 ; LYNCH, 2007) [161,12].

Ce modèle a néanmoins été nuancé suivant le type de nutriment considéré (MARSCHNER et al., 1995) [51] mais également par les travaux de MOLLIER et PELLERIN (1999) [162] montrant dans le cas du P que ces modifications étaient temporaires chez le maïs et présenteraient une réponse à court terme.

Lorsque la structure de l'appareil racinaire est prise en compte, il est reconnu que la disponibilité en nutriments influence : (i) l'extension des racines (ex. longueur racinaire, diamètre), (ii) l'apparition de racines d'ordre inférieur sur les axes racinaires (ex. apparition de racines latérales), (iii) la direction d'élongation de l'axe racinaire (ex. angle racinaire) et (iv) la démographie des racines (ex. longévité) (LYNCH, 1995) [63].

De faibles valeurs de disponibilité d'un nutriment peuvent également induire des modifications de la morphologie racinaire, notamment dans le cas des poils racinaires et de racines spécialisées comme les racines protéoides (cluster Roots) ou dauciformes (HINSINGER et al., 2005 ; LYNCH, 2007) [28,12].

Le N et le P sont les nutriments les plus étudiés pour leurs effets sur le développement racinaire. La réponse des plantes à des variations de disponibilité reste difficile à évaluer en raison des multiples interactions existant entre les racines et leur environnement abiotique et biotique, y compris la présence d'autres plantes, auxquelles il faut ajouter des difficultés méthodologiques rencontrées par les expérimentateurs pour leur évaluation (LYNCH, 1995) [63]. De plus, les données disponibles sont limitées et sont relatives à un nombre restreint d'espèces et de génotypes (FORDE et LORENZO, 2001) [163].

3.5. Modification des processus rhizosphériques

Un certain nombre de processus rhizosphériques impliqués dans l'acquisition des nutriments sont influencés par l'état nutritionnel des plantes. Il a ainsi été mis en évidence que les modifications de pH, l'exsudation d'anions organiques ainsi que d'enzymes (ex. phosphatases) ainsi que l'expression de transporteurs impliqués dans l'absorption des ions étaient influencés par la disponibilité en nutriments tels que P. L'établissement des symbioses rhizobiennes (avec les légumineuses) dépend également de la disponibilité en nutriments.

3.5.1. Modification de pH

L'effet de la disponibilité sur l'exsudation de protons par les racines, est particulièrement documenté dans le cas de l'acquisition du fer (Fe) chez les espèces végétales dites de stratégie I (Majoritairement des Dicotylédones).

Ces espèces exposées à de faibles valeurs de disponibilité en Fe répondent par une augmentation de l'efflux de proton dans la rhizosphère, combinée avec une augmentation de l'activité réductase (MARSCHNER 1994 ; SCHMIDT 2003 ; HINSINGER et al., 2003) [51,164,50]. L'exsudation de H^+/OH^- est reconnue pour être fortement influencée par la nutrition N, mais l'efflux de protons a été montré sensible à la disponibilité du P.

NEUMANN et ROMHELD (1999) [48], ont ainsi observé dans le cas de plantes

cultivées en hydroponie exposées à de faibles concentration en P, une augmentation de l'exsudation de protons et d'anions organiques pour le pois chiche (*Cicer arietinum* L.) et le lupin blanc, seule l'exsudation de protons a augmenté pour la tomate (*Lycopersicon esculentum* L.) et de façon moindre dans le cas du blé tendre.

Les réponses des plantes, en terme de modification du pH de la rhizosphère, à la diminution de concentration en P ne pouvant être que rarement expliquées par les variations d'exsudation d'anions organiques et étant dépendantes de l'espèce.

Certains auteurs ont proposé que l'exsudation de protons soit le résultat d'une diminution de prélèvement en N sous forme NO_3^- . Cette supposée réponse indirecte à des variations respectives de nutrition N et P des plantes a été testée par TANG et al. (2004) [165] dans le cas de deux génotypes de haricots cultivés en hydroponie avec différentes formes d'azote pour deux concentrations en P. Une augmentation de l'exsudation de protons pour de faibles valeurs de P a uniquement été observée dans le cas des haricots cultivés en présence de NO_3^- alors qu'aucune variation entre les deux apports de P n'a été observée dans le cas des haricots ayant recours exclusivement à la fixation d'azote.

De manière similaire, il a été montré dans le cas d'une toxicité en aluminium en conditions acides, que les espèces considérées comme peu tolérantes avaient tendance à diminuer le prélèvement de NO_3^- et donc de diminuer le pH de la rhizosphère contrairement aux espèces tolérantes (HINSINGER et al., 2003) [48].

3.5.2. Exsudation d'anions organiques (carboxylates) et autres ligands organiques

La stratégie II des graminées en réponse à une faible disponibilité en Fe qui consiste à l'induction d'une sécrétion accrue de ligands organiques particuliers, les phytosidérophores (MARSCHNER 1994 ; SCHMIDT 2003 ; ROBIN et al., 2008). [51, 164,166].

Dans le cas du P, différentes études ont montré que l'exsudation d'anions organiques par les racines dépend de l'état nutritionnel de la plante. Cette augmentation a été observée chez le lupin blanc (KEERTHINSINGHE et al., 1998 ; NEUMANN et ROMHELD 1999 ; PEARSE et al., 2006) [167,48,168], le colza

(HOFFLAND et al., 1989 ; ZHANG et al., 1997) [169,170] et d'autres espèces (GAUME et al., 2001 ; DONG et al., 2004 ; HOFFLAND et al., 2006) [171,172,173]. Mais cette réponse à une diminution de la disponibilité en P ne semble pas induite systématiquement chez toutes les espèces (NEUMAN et ROMHELD 1999 ; WOUTERLOOD et al., 2004) [48,174].



Figure 1 3 : Photographie illustrant l'exsudation d'anions organiques des racines du maïs.

3.5.3. Exsudation d'enzymes

L'implication d'enzymes extracellulaires d'origine racinaire dans l'acquisition de nutriments est surtout documentée pour P mais des études récentes ont observé l'exsudation de protéases chez certaines espèces (GODLEWSKY et ADAMCZYK, 2007 ; RICHARDSON et al., 2009) [175,25]. Il a été observé une augmentation de l'exsudation d'enzymes hydrolysant le P et de leur activité dans la rhizosphère en réponse à de faibles valeurs de disponibilité en P (GAUME et al., 2001 ; YUN et al., 2001 ; LIU et al., 2004 ; WANG et al., 2008) [171,176,53,177].

Néanmoins ces variations restent difficiles à évaluer en raison de leur rapide adsorption sur les phases minérales du sol mais aussi en raison de la difficulté à dissocier l'origine racinaire ou microbienne de ces enzymes (GEORGE et al., 2006 , 2008 ; RICHARDSON et al., 2011) [30,13].

3.5.4. Prélèvement d'ions

De faibles valeurs de concentration en nutriments est reconnue pour induire l'activité de transporteurs à haute affinité (REMANNS et al., 2006b ; CHEN et al., 2008 ; REMY et al., 2012) [178,179,180]. Néanmoins l'expression des mécanismes moléculaires à l'origine reste encore à élucider (SMITH, 2003 ; GOJON et al., 2009 ; BAO et al., 2011) [181,182,183].

3.5.5. Etablissement de symbioses

La symbiose rhizobienne entre les légumineuses et des bactéries fixatrices d'azote confère aux plantes l'accès à une source en N inépuisable et ainsi leur permet de disposer d'un avantage sur les espèces dépendant uniquement de N du sol. Les bactéries fixatrices d'azote font en effet bénéficier la plante de N d'origine atmosphérique en échange de C provenant de la photosynthèse.

La mise en place de la symbiose est connue pour être influencée par la disponibilité en P et N et être sensible à d'autres paramètres environnementaux. La méta- analyse réalisée par SMITH (1992) [184] tend à montrer une relation négative entre la fertilisation en N et les paramètres relatifs à la fixation symbiotique alors qu'une tendance inverse est rapportée dans le cas de la fertilisation P. Il a ainsi été montré une diminution du taux de fixation des légumineuses suite à la fertilisation en N et plus particulièrement l'apport de nitrate (VOISIN et al., 2002 ; LIU et al., 2011 ; NAUDIN et al., 2011) [112,185,186].

LEIDI et NAVARO (2000) [187], observent une interaction entre la disponibilité en N et P sur les paramètres de fixation du haricot, l'augmentation de la disponibilité en P ayant un effet positif sur la fixation et plus particulièrement pour de faibles valeurs de disponibilité en N. En effet, les légumineuses établissant une symbiose ont tendance à présenter des besoins en P supérieurs à ceux dépendant de la fertilisation N (GRAHAM et VANCE, 2000) [188].

REED et al. (2007) [189], ont ainsi montré un doublement de l'activité fixatrice évaluée par l'activité de réduction de l'acétylène d'une prairie après fertilisation P. Des résultats similaires ont été rapportés par ISAAC et al. (2011) [190] dans le cas de l'acacia (*Acacia senegal* L.) dont l'activité fixatrice évaluée au travers du ¹⁵N augmentait avec la fertilisation P de l'acacia (*Acacia senegal* L.).

Les mécanismes impliqués dans l'effet de la disponibilité en N et en P restent encore débattus (HOGH-JENSEN et al., 2002 ; VITOUSEK et al., 2002 ; NAUDIN et al., 2010) [191,192,85].

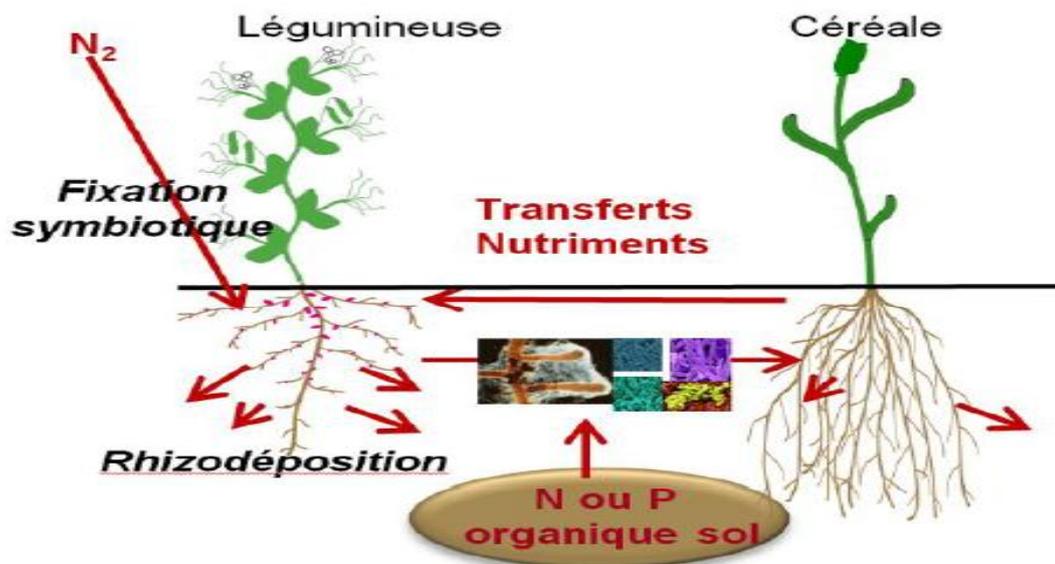


Figure 1.4 : Schéma illustrant les mécanismes impliqués dans l'effet de la disponibilité en N et en P

CHAPITRE 2

PARTIE EXPERIMENTAL

1.1 Présentation de la zone d'étude

La région de Staouéli est une commune de la wilaya d'Alger, située dans la banlieue Ouest d'Alger avec une latitude de $36^{\circ}45'24''N$ et une longitude de $2^{\circ}53'8''E$ et une altitude de 38 mètres avec des sols léger rouge de texture sableuse.



Figure 2.1 Carte satellite de la wilaya d'Alger et les wilayas limitrophes (à droite) et l'ellipse en rouge localisation de l'ITCMI. (à gauche)

1.2 Caractéristiques climatiques

La station expérimentale où s'est déroulé l'essai se situe dans la ville de Staouéli qui est sous l'influence du climat méditerranéen. Ce dernier est caractérisé par un hiver doux pluvieux et un été chaud et sec.

1.2.1 Données météorologiques

Un relevé complet des principaux événements climatiques a été réalisé au

niveau du terrain de l'essai, durant la campagne 2012/2013, par la station météorologique de l'ITCMI de Staouéli : tableau 2.2 (appendice B)

Cependant, La température maximale durant les quatre mois du cycle de culture est enregistrée durant le mois d'août avec 31.5°C, tandis que la température minimale est enregistrée durant le mois de mai avec 14,9°C.

Aussi, Le maximum de pluie durant les quatre mois du cycle de culture est enregistré au mois de mai avec 186,7 mm. Tandis, que le minimum est enregistré au mois de juillet et août 0 mm.

1.2.2 Description du site d'expérimentation

L'essai a été réalisé dans la station expérimentale de l'ITCMI Staouéli (Alger), dans un terrain plat qui s'étend sur 740 m² : 19 m de largeur sur 39m de longueur.

Le précédent cultural du terrain est une culture de pomme de terre.



Figure 2.3. Photographie du site de l'expérimentation à ITCMI Staouéli

2. Protocole expérimentale

2.1 Objectif de l'essai

L'objectif de notre travail est d'étudier l'effet de l'association maïs / niébé sur les paramètres de croissance et les paramètres de rendement chez le maïs et le niébé, la fixation symbiotique de l'azote chez le niébé, la biodisponibilité de l'azote

(N) et du phosphore (P) chez les deux espèces et d'essayer de comprendre les interactions qui existent entre eux et les mécanismes rhizosphériques déterminant le partage des ressources (N et P).

L'essai a été réalisé à la station expérimentale de l'ITCMI, dans la région de Staouéli (Figure 2.4).



Figure 2.4. Photographie de l'essai après 45 jours de semis

2.2 Mise en place de l'essai

2.2.1 Matériel végétal

Les espèces végétales utilisées dans cet essai sont :

- ✚ une population locale de niébé nommée MOH OUALI, elle est issue de la collection de graines de laboratoire d'amélioration des légumineuses de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique (ENSA) d'Alger ;
- ✚ une population du maïs nommée ILT et qui est cultivée localement en Algérie. Cette dernière population est issue de la collection phytogénétique du maïs réalisée par le laboratoire de biologie moléculaire de l'ENSA d'Alger ;

Les différentes caractéristiques des semences cultivées sont représentées dans (appendice B) tableau n°2.5.

2.2.2 Dispositif expérimental

Le Dispositif expérimentale est un sub-split-plot avec 4 répétitions. La parcelle est divisée en quatre blocs où chaque bloc se subdivise en 4 micros parcelles et chaque micro parcelle présente une modalité de culture (4 répétitions). Les quatre modalités de culture sont ; (i) maïs pur (monoculture), (ii) niébé pur (monoculture), (iii) association niébé/maïs et (iv) une modalité laissée en jachère,

La surface de la parcelle est de 741 m² (39,5 m x 19m) qui se subdivise en 4 micro-parcelles (Figure 2.6).

La densité de peuplement est de 10 plant/m² pour le niébé pur, 10 plant/m² pour le maïs pur, par ailleurs, pour l'association, elle est 5 plants/m² pour chacune des deux espèces.

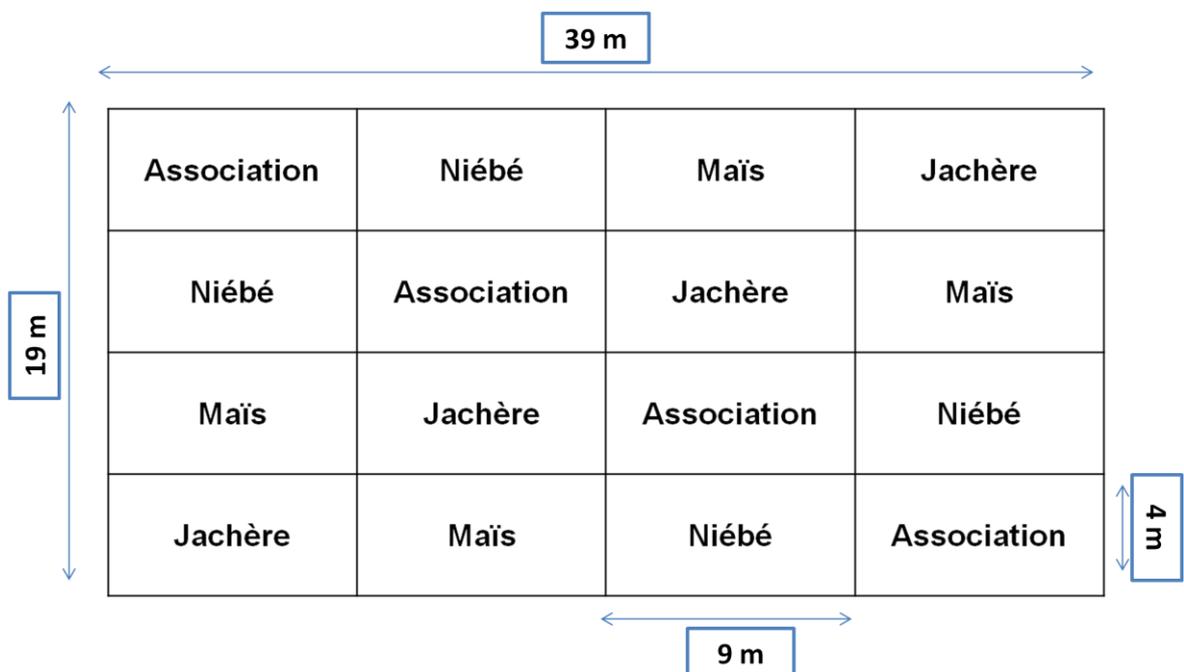


Figure 2.6. Schéma illustrant le dispositif expérimental de l'essai.

2.3 Semis

Le semis a été réalisé manuellement le 5 mai 2013 tout en respectant la conception du protocole expérimental décrit précédemment.

- ✚ La distance entre les plants est de 20 cm;
- ✚ La distance entre les lignes est de 50 cm ;
- ✚ La profondeur du semis est de 3 cm ;

Il est à noter, pour les besoins de notre expérimentation :

- ✚ On a respecté les même distance de plantation pour les deux espèces ;
- ✚ Qu'aucune fertilisation minérale ou organique n'a été apportée, ceci pour ne pas perturber la dynamique des éléments nutritifs dans sol.

2.4 Suivi de la culture

2.4.1 Irrigation

Le système d'irrigation installé au niveau du site expérimental est de type « goutte à goutte ». Les canalisations sont reliés à une station de tête (pompe principale) et une vanne principale, où le débit des goutteurs est de 2 litre/heure.

L'ouverture de la vanne est réalisée chaque jour pendant une heure depuis l'installation de l'essai jusqu'au stade floraison. A partir du stade floraison on augmente la durée d'irrigation à 2 heures et 30 minutes. On a arrêté l'irrigation, 3 semaines avant la récolte, pour les deux espèces.

2.4.2 Désherbage

Le terrain est caractérisé par une multiplication importante des mauvaises herbes surtout Chiendent *Agropyron repens*. Donc plusieurs opérations de désherbage ont été réalisées manuellement durant plusieurs semaines.

2.4.3 Traitement phytosanitaire

Après l'installation de la culture, des traitements préventifs ont été appliqués au stade plantule, et avant la floraison, afin d'éviter toute maladie ou développement d'insecte ravageur Tableau 2.7 : (Appendice B)

2.4.4. Récolte

Pour toutes les parcelles, la récolte a été effectuée manuellement le 18 août 2013 par l'arrachage des plants, lorsque les plants de maïs commencent à jaunir (humidité moyenne de grain 20%) et lorsque les gousses du niébé auront complètement séché (avant leurs ouvertures) soit 100 jours après le semis pour les deux espèces.

3. Echantillonnage et collecte des données

3.1. Analyse du sol

Des échantillons du sol ont été prélevés du terrain de l'expérimentation, avant la mise en place de l'essai, pour y effectuer des analyses pédologiques. Les échantillonnages sont réalisés sur 05 emplacements répartis sur la totalité des 741 m² de la superficie de la parcelle, en suite, les prélèvements sont mélangé d'une manière à constitué un seul échantillon homogène et représentatif à partir duquel on prélève les prises pour les différentes analyses. Les analyses physico-chimiques et granulométriques du sol ont été réalisées au niveau du laboratoire de département de production végétale à l'ENSA. Les méthodes utilisées pour ces analyses sont représentés dans le tableau 2.8 : (Appendice B)

Tableau 2.8. Méthodes de l'analyse physico-chimique et granulométrique du sol.

Paramètres d'analyse	Méthode d'analyse
Granulométrie	Méthode internationale par la pipette de ROBINSON
pH eau et pH KCl	Méthode électrométrique par le pH mètre
Calcaire total (%)	Méthode volumétrique par le calcimètre de BERBARD
Calcaire actif (%)	DAROUINEAU-GALET
Azote total (mg/g)	Méthode KJELDAHL
Phosphore assimilable (ppm)	Méthode Olsen
Carbone total (%)	Méthode ANNE
CE	Conductimètre

3.2. Analyse de l'eau d'irrigation

L'eau d'irrigation provient d'un puits, ce dernier alimente les canalisations d'irrigations du champ de l'expérimentation. Les prélèvements des échantillons de l'eau pour l'analyse sont réalisés au niveau de ce puits. Les analyses ont été

réalisées au niveau de l'agence nationale des ressources hydraulique ANRH d'Alger sont rapportés dans le tableau 2.9 (appendice B).

3.3 Préparation des échantillons

Les prélèvements ont été réalisés durant deux périodes :

- ✚ En période de pleine floraison (70 jours après semis) soit le 14/07/2013 ;
- ✚ A la récolte (100 jours après semis) soit le 18/08/2013 ;

Il est à noter que, les prélèvements des échantillons sont effectués de façon aléatoire suivant un trait en zigzag.

3.3.1 Echantillonnage du sol

Les prélèvements sont effectués sur dix plants pour chaque modalité de culture, où les sols rhizosphériques de l'ensemble des plantes qui appartiennent au même traitement sont regroupés.

Le sol est séché à l'air libre pendant 24h, tamisé à 2 mm pour mesurer le pH du sol, et à 0,2 mm pour le dosage du phosphore et de l'azote.

Cependant, Le sol rhizosphérique est défini par le volume de sol situé autour des racines vivantes et interagissant avec elles (Hinsinger, 2011) [72], ce dernier est séparé du bulk (sol non rhizosphérique) afin d'être conservé sous une température de 4 °C pour y effectuer les analyses ci-dessus citées.

3.3.2 Echantillonnage du végétal

Les plantes des deux espèces sont déterrées, les parties aériennes et souterraines sont séparées au niveau du collet. Elles sont rincées et séchées à l'étuve à 70°C pendant 48 h afin d'être pesé et broyé en poudre végétale pour le dosage de l'azote et du phosphore. En outre, les nodules du niébé, sont séparés, comptés pesés et séchées.

4. Paramètres mesurés sur le végétal

4.1 Paramètres mesurés sur le niébé

- ✚ Poids sec des nodules (PSN);
- ✚ Nombre des nodules (NDN);
- ✚ Poids sec de la partie aérienne (BA);
- ✚ Poids sec des racines (BR);
- ✚ La teneur en azote dans la matière sèche des parties aériennes (NFVA),
- ✚ La teneur en phosphore dans la matière sèche des parties aériennes(PFVA),
- ✚ La teneur en azote dans la matière sèche des parties souterraines(NFVR).
- ✚ La teneur en phosphore dans la matière sèche des parties souterraines(PFVR).

4.2 Paramètres mesurés sur le maïs

- ✚ Hauteur de la tige du collet au bourgeon terminal du maïs (HP)
- ✚ Diamètre de la tige du maïs (DP).
- ✚ Poids sec de la partie aérienne (BA);
- ✚ Poids sec des racines (BR) ;
- ✚ La teneur en azote dans la matière sèche des parties aériennes (NFVA) ;
- ✚ La teneur en phosphore dans la matière sèche des parties aériennes (PFVA) ;
- ✚ La teneur en azote dans la matière sèche des parties souterraines (NFVR) ;
- ✚ La teneur en phosphore dans la matière sèche des parties souterraines (PFVR),

Il est à noter que, les mêmes méthodes de dosage de l'azote et du phosphore ont été réalisées pour les deux espèces ;

Le dosage de l'azote, est réalisé par la méthode de KJELDAHL décrite par LAMBERT (1975) [193]. Elle s'effectue en trois étapes : la minéralisation de l'échantillon, la distillation de la solution minéralisée et enfin, la titration de la solution distillée par l'acide sulfurique 0,05 N.

Le dosage du phosphore nécessite deux étape, une phase de digestion selon la méthode de VALIZADEH et *al.*, (2003) [194], et une étape de détermination de la

concentration du phosphore par la méthode colorimétrique au vert malachite (AFNOR. 1969) [195].

5. Paramètres mesurés sur le sol rhizosphérique

Il est à noter que, les mêmes paramètres ont été mesurés pour les deux espèces ;

- ✚ Le pH : le pH eau est déterminé avec un rapport sol/eau distillé ; 1:2,5 (SHEN et al. 1996) [196]. cependant le pH KCl est déterminé par la même technique en ajoutant le KCl dans la solution sol-eau.

- ✚ Le phosphore assimilable (PSF) : le dosage de phosphore assimilable dans le sol est réalisé par la méthode OLSEN [237]

- ✚ La teneur de l'azote dans la rhizosphère par la méthode (KJELDAHL) [193]

- ✚ La teneur de l'azote dans la rhizosphère en période floraison (NSF)

- ✚ La teneur en azote dans la rhizosphère en période de récolte (NSR)

Estimation du rendement en biomasse

La biomasse est obtenue après une dessiccation de tout le végétal de l'échantillon dans une étuve à une température de 70° C pendant 48 h.

Estimation du rendement en grains :

Le rendement est estimé en prélevant de chaque modalité 10 plants, afin d'en prélever toutes les gousses du niébé et les épis du maïs.

Le rendement théorique est calculé comme suit pour le niébé :

Rendement théorique (graines/m²) = Nombre de pieds/m² × nombre de gousses/pied × nombre de graines/gousse × poids de 100 graines (g)

Le rendement théorique est calculé comme suit pour le maïs :

Rendement théorique (graines/m²) = Nombre de pieds/m² × nombre d'épi/pied × nombre de graines/épi × poids de 100 graines (g).

6. Traitements statistiques des données

L'analyse de la variance est réalisée à l'aide du logiciel XLSTAT 7.0 pour Windows. Nous avons réalisé une ANOVA avec un facteur.

Ce facteur porte sur l'effet de la modalité de la culture sur la variation de chaque paramètre étudié. Le test de Tukey's est utilisé afin de déterminer la différence entre les moyennes à un seuil de probabilité de 0.05.

CHAPITRE 3

PARTIE RESULTATS ET DISCUSSION

Caractéristiques physico chimiques du sol initial dans le site

Dans le but de caractériser le sol initial du site par rapport à la variabilité pédologique, les principales caractéristiques physico chimiques ont été mesuré, qui déterminent le gradient de la fertilité du site. Les différentes caractéristiques physico chimiques sont représentées dans le tableau 3.1.

Tableau 3.1. Caractéristiques physico chimiques du sol initial dans le site expérimental.

argile	limon	sable	pH	CaCO ₃	C	N	P assimilable
(%)	(%)	(%)		(%)	(%)	g/mg	ppm
9,65	10,74	79,62	8,1	0,62	1,6	0.4	18

D'après le tableau 9, le sol initial du site expérimental est caractérisé par la texture suivante ; le sable présente la plus grande proportion (79,62 %), cependant la teneur en limon est de (10,74 %), l'argile représente une faible teneur (9,65 %) dans le sol. D'après les normes d'interprétation motionnées dans le triangle de la texture (DUCHAUFOR ,1977) [235] le sol est sablo-limoneux.

Par ailleurs, selon la norme de BAIZE (1988) [236] sur la variabilité du taux de calcaire dans les sols, la teneur en calcaire dans notre site expérimental est faible (0,62 %) et confirme que le sol est non calcaire.

Cependant, selon GANGNARD et al. (1988) [237], notre sol présente un pH alcalin avec une valeur de 8,1 et une teneur de 1,6 % en carbone, ce qui rend le sol relativement pourvu en matière organique.

Cependant le sol est déficient en phosphore dont la teneur en phosphore assimilable est de 18 ppm. A cet effet, les caractéristiques physico-chimiques du sol du site expérimental ont permis de le classer comme un sol alcalin déficient en

phosphore.

1. Effet de l'association sur les paramètres de croissance

1.1 Maïs

Dans le but d'étudier le comportement de la croissance de la tige (la hauteur et le diamètre) ainsi que la croissance en biomasse (la partie aérienne et la partie racinaire) du maïs, sous l'effet de l'association, nous avons:

- ✚ Mesuré la hauteur finale et le diamètre final de la tige ;
- ✚ Quantifié la biomasse de la partie aérienne et de la partie racinaire ;

Les résultats obtenus sont illustrés dans les graphiques présentés ci-après.

1.1.1. Effet sur la Hauteur des Tiges du maïs

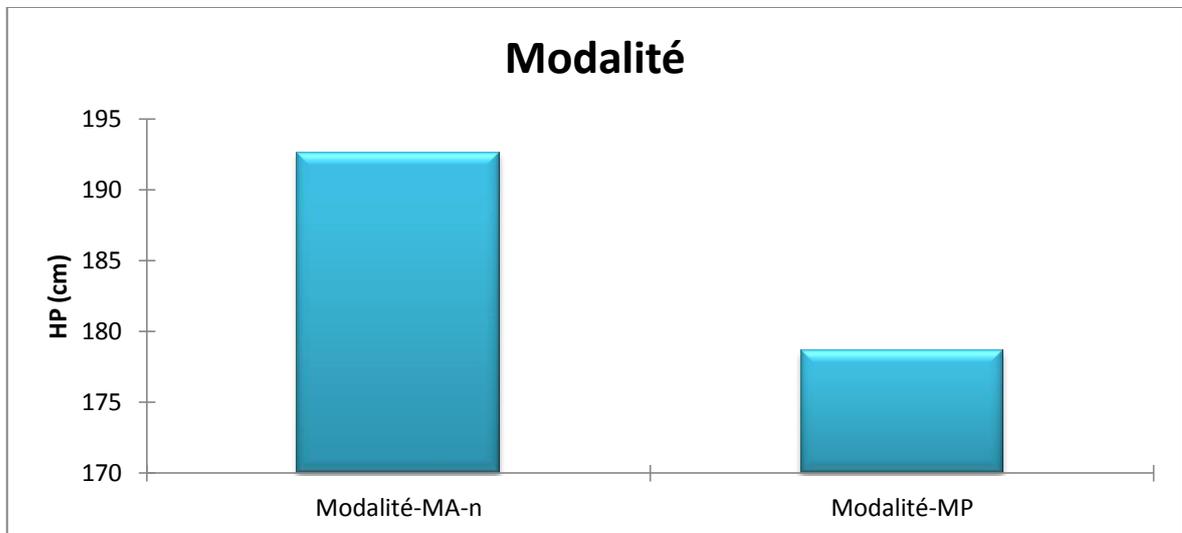


Figure 3.2 : Graphique de la variation de la hauteur de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées

Les résultats de la variation de la hauteur de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées sont présentés dans la figure 3.2. L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative ($p= 0.009$) entre les deux modalités (appendice C).

En effet, la modalité association maïs-niébé a enregistré la hauteur la plus élevée, où elle a engendré une augmentation de l'ordre de 7.83% par rapport à la modalité monoculture ; pour des hauteurs respectives de 192.6 cm et de 178.6 cm.

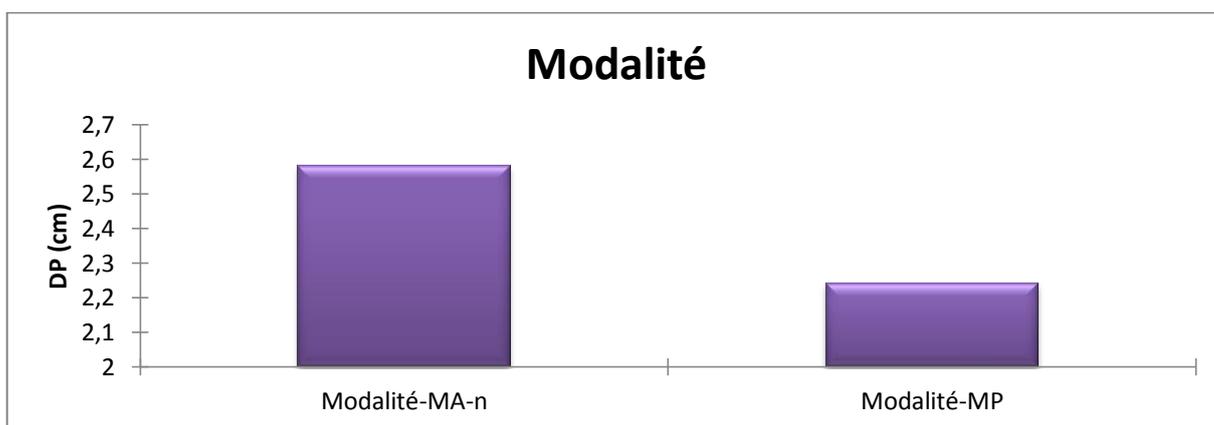
L'effet de la variation de la hauteur de la tige a été signalé par plusieurs auteurs chez le maïs et le sorgho cultivés en association avec des légumineuses (WATIKI et al ,1993 ; SILWANA et LUCAS ,2002 ; THWALA et OSSOM ,2004 ; HUSSAIN et al ,2003 ; MOHAMED et al ,2008) [197, 198, 199, 200,201].

Nos résultats font le constat de l'augmentation de la hauteur de la tige du maïs lorsqu'il est associé au niébé par rapport sa monoculture; ce qui contredit les travaux antérieurs, où SILWANA et LUCAS (2002) [198] ont constaté que la monoculture du maïs produisait des plants plus haut que ceux de maïs cultivé en association avec le haricot.

De même MOHAMED et al (2008) [201] ont rapporté qu'il n'y avait pas de différence significative sur la hauteur de la plante de sorgho associée à différents génotypes de niébé.

1.1.2 Effet sur le Diamètre des Tiges

La figure 3.3 illustre les résultats de la variation de diamètre de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées .Le résultat de l'analyse de la variance a mis en évidence une différence très hautement significative ($p=0.004$) entre les deux modalités (appendice C).



La figure 3.3 : Graphique de la variation de diamètre de la tige du maïs en fonction des modalités appliquées

Nous constatons que, la modalité maïs associé au niébé a induit une augmentation de 15.17% du diamètre de la tige par rapport au maïs cultivé en monoculture, pour des diamètres respectifs de 2.58cm et de 2.24cm.

Nos résultats font ressortir le constat suivant : la modalité maïs associé au niébé a augmenté significativement le diamètre de la tige du maïs. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par IDIKUT et al. (2009) [202] qui ont rapporté une augmentation significative du diamètre de la tige du maïs lorsqu'il est associé au pois chiche.

Les mêmes constatations ont été rapportées par MASOUMEH SHAHBAZI et al (2012) [203] qui ont observé une augmentation significative du diamètre de la tige du maïs lorsqu'il est associé au niébé et à la féverole.

1.1.3 Effet sur la croissance de la biomasse aérienne et racinaire

Les résultats présentés dans la figure 3.4 montrent la biomasse sèche dans la partie aérienne et racinaire du maïs sous les différentes modalités de culture.

L'analyse statistique des données a révélé une différence hautement significative entre les deux modalités pour la biomasse de la partie aérienne et racinaire respectivement ($p=0,010$) et ($p=0,014$).

En effet, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la biomasse sèche de la partie aérienne ainsi que celle de la partie racinaire du maïs en engendrant une augmentation respective de 40% et 121.54% par rapport à la monoculture du maïs.

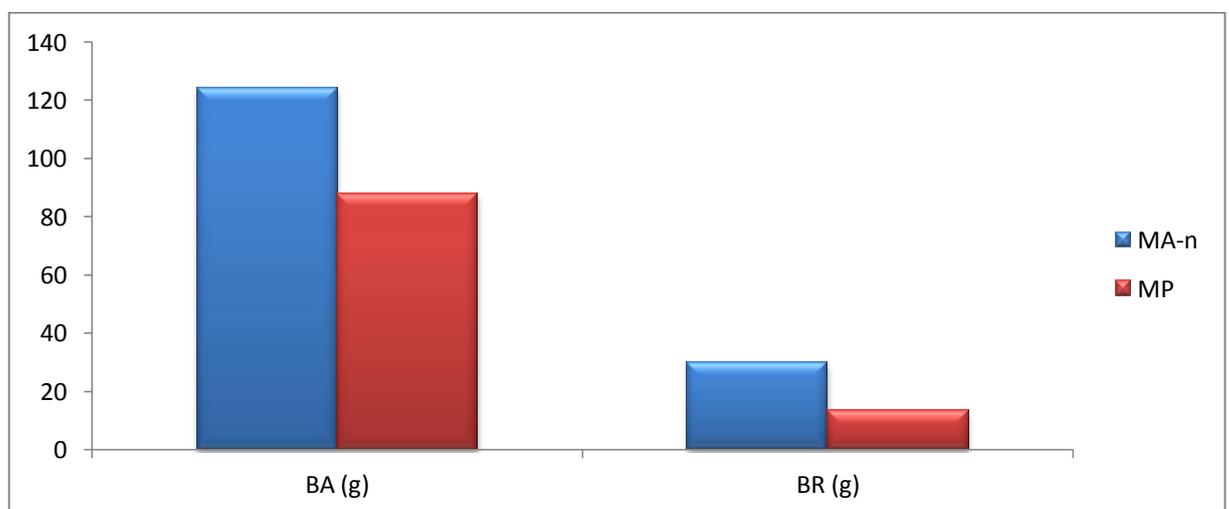


Figure 3.4 : Graphique de la variation du poids (en g) de la biomasse sèche dans la partie aérienne et racinaire du maïs sous les différentes modalités de culture

En se basant sur les résultats obtenus, nous avons constaté une augmentation très significative de la biomasse que ce soit de la biomasse aérienne ou racinaire.

Ces constats agronomiques obtenus sont en accord avec ceux de LEGWAILA et al (2009) ; ESKANDRANI et GHANBARI, (2009) ; LATATI et al. (2013) [204, 205,206] qui ont rapporté une stimulation significative de la biomasse du maïs lorsqu'elle est associée avec le niébé.

1.2 Niébé

1.2.1 Effet sur la croissance de la biomasse aérienne et racinaire

Une diminution frappante de la biomasse de la partie aérienne et racinaire a été observée chez le niébé lorsqu'il est associé au maïs comme illustré dans le graphique 3.5.

L'analyse statistique des données a révélé une différence très hautement significative entre les deux modalités de culture pour la biomasse de la partie aérienne et racinaire respectivement ($p < 0,0001$) et ($p < 0,0001$) (appendice C).

En effet, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la biomasse sèche de la partie aérienne du niébé en la réduisant de 56% par rapport à la monoculture. De même, la biomasse sèche de la partie racinaire du niébé en association a chuté de 34.78% en comparaison avec la monoculture avec des valeurs respectives de 1.196g et 1.834g.

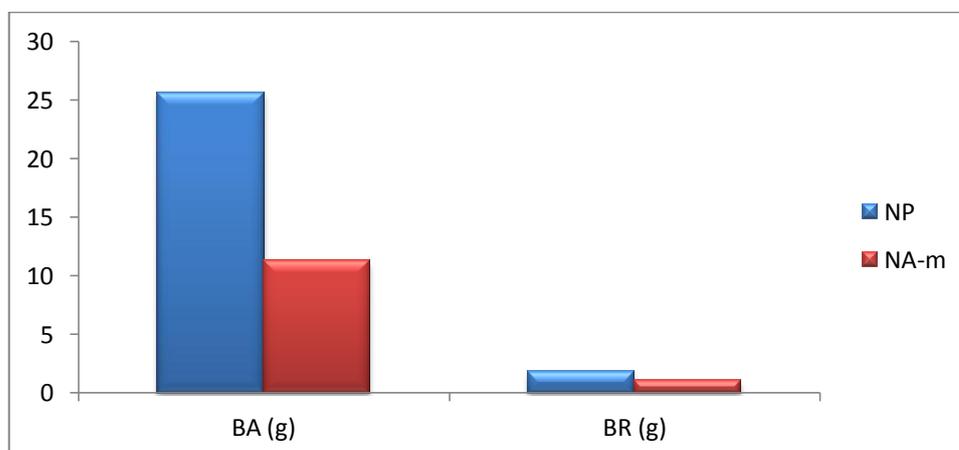


Figure 3.5 : Graphique de la variation du poids (en g) de la biomasse de la partie aérienne et racinaire chez le niébé sous les différentes modalités de culture.

Des réponses semblables ont été également signalées par LATATI et al. (2013) [206] qui ont rapporté que la biomasse du haricot diminue en association avec le maïs. De même, AYISI et MPANGANE (2004) [207] ont signalé que la biomasse du niébé dolique de Chine et du blanc de Bechuana (variété de niébé semi-tardive), ont été réduites de 43 et 46%, respectivement, lorsqu'ils sont cultivés en association avec le maïs comparée à la monoculture.

AHMED, S. & RAO, M.R., 1982 [208] ont signalé que la monoculture du soja produit plus de matière sèche et de biomasse en comparaison avec la culture en association.

Aussi, ces même, auteurs rapportent une réduction sensible de la production de la biomasse du soja en association avec le maïs par rapport à la monoculture.

1.2.2 Effet sur la biomasse des nodules

La variation du poids de la biomasse nodulaire du niébé sous les différentes modalités est présentée dans le graphique 3.6. D'après les résultats obtenus, nous remarquons que la valeur la plus élevée de la biomasse nodulaire a été enregistré par la modalité monoculture avec un poids de 0.038g.

Donc en comparant avec la modalité de culture association, nous constatons une chute de la biomasse de l'ordre de 55.26% avec une valeur de 0.017g.

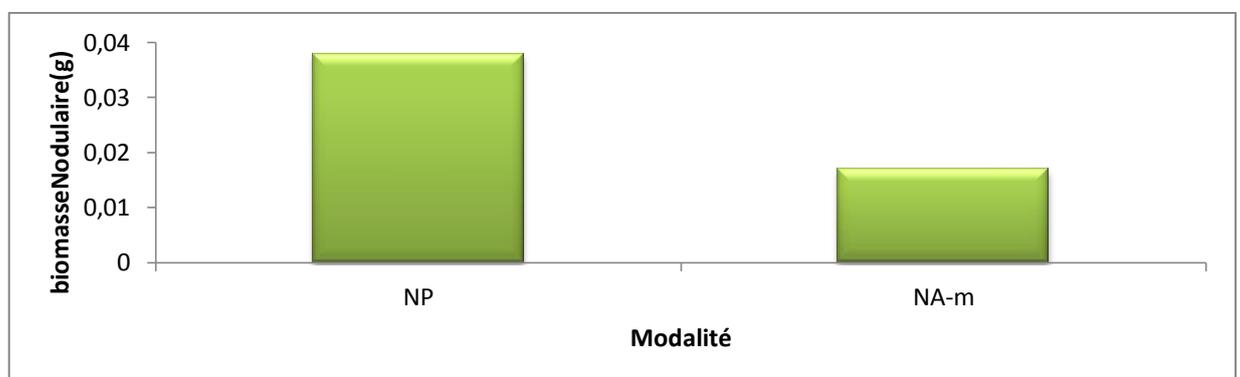


Figure : 3.6. : Graphique de la variation de la biomasse nodulaire du niébé sous les différentes modalités (association et monoculture).

L'analyse de la variance a montré une différence très hautement significative entre les deux modalités ($p= 0,004$) pour la biomasse nodulaire (appendice C). En

effet, la biomasse nodulaire en monoculture est significativement plus élevée qu'en association, où le traitement modalité de culture association a provoqué une baisse drastique de la masse nodulaire comme précédemment cité de l'ordre de 55.26%.

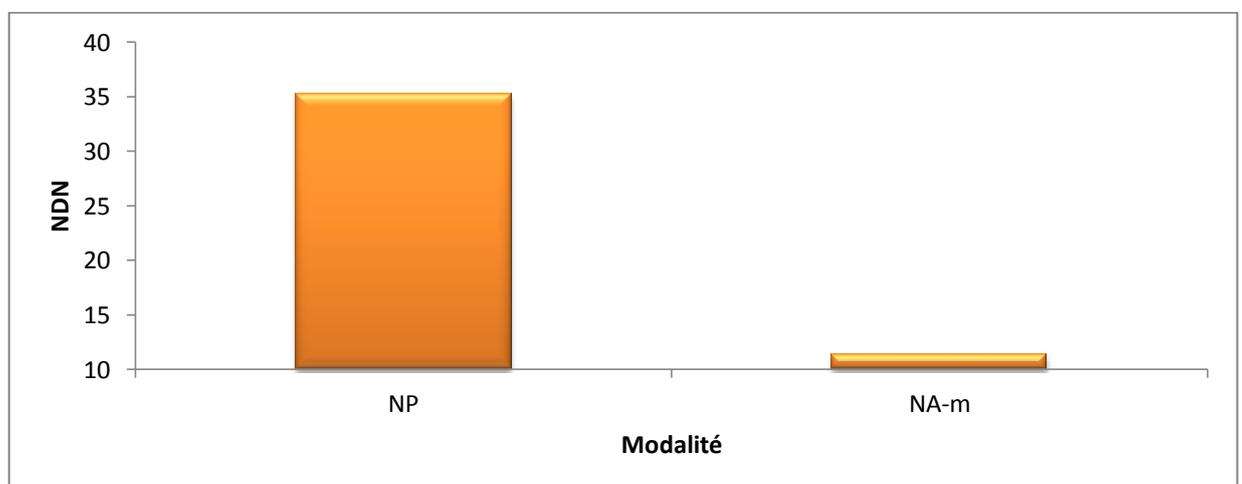
Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par KHAN et al (2012) [209] qui ont constaté que la biomasse nodulaire du haricot mungo est supérieure à celle de l'association. LATATI et al (2013) [206] ont rapporté une diminution de la biomasse sèche des nodules chez le haricot sous l'effet de l'association avec le maïs.

Par contre, LI et al. (2009) [150] ; NAUDIN et al. (2010) [85], ont rapporté une augmentation de la biomasse nodulaire chez la féverole, le pois et le haricot associés avec le blé et le maïs.

1.2.3 Effet sur le nombre de nodules

La figure 3.7 illustre la variation du nombre de nodules en fonction de modalités appliquées.

Selon le graphique 3.7, nous remarquons que la modalité monoculture enregistre le nombre de nodules le plus élevé avec 35, contrairement à la modalité association qui a enregistré le nombre le plus bas de nodule (11).



La figure 3.7 : La variation du nombre de nodules en fonction de modalités (association et monoculture).

L'analyse statistique des données a révélé une différence hautement significative entre les deux modalités pour le nombre de nodule ($p= 0,020$) appendice C.

Donc le traitement modalité de culture association a engendré une diminution significative du nombre de nodule de l'ordre de 67.61%.

Nos résultats rejoignent de ceux D'ONUJ et al (2011) [210] et KHAN et al (2012) [209] qui ont rapporté que le nombre de nodule du haricot mungo est de 9.87% plus élevé en monoculture qu'en association avec le maïs.

1.2.4 Effet sur la nodulation de la légumineuse

1.2.4.1 Relation entre la biomasse aérienne et la biomasse nodulaire

Dans le but de comprendre le rôle que joue la biomasse nodulaire du niébé dans la stimulation de biomasse des deux modalités de culture à savoir la monoculture et l'association, nous avons réalisé des représentations graphiques de corrélation figure 3.8, pour mettre la lumière sur les relations qui existent entre la biomasse nodulaire et la biomasse sèche de la partie aérienne.

Cette dernière relation a pour but d'évaluer l'efficacité de l'utilisation de la symbiose rhizobienne (EUSR) chez le niébé en modalité monoculture et en modalité association.

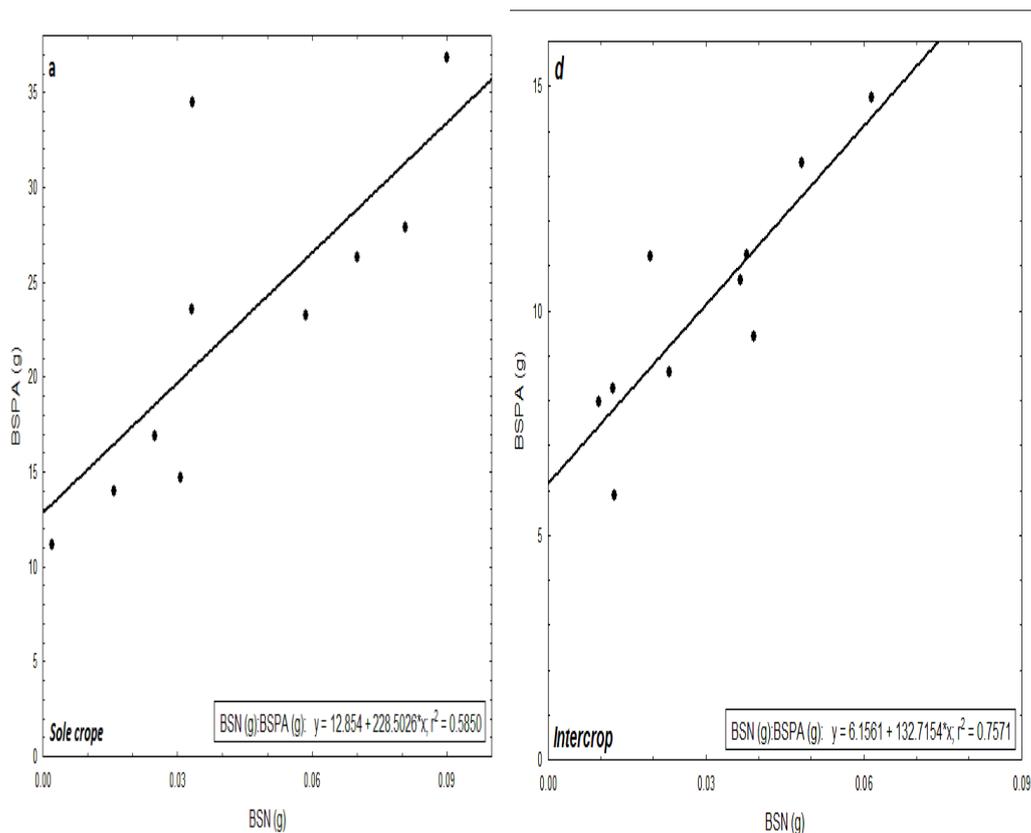


Figure 3.8 : Graphique de la corrélation de la biomasse nodulaire (BNS) avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture (association et monoculture).

D'après la figure 3.8, nous pouvons faire les constats suivants :

Sous les deux modalités (association et monoculture), la biomasse sèche des nodules (BNS) a significativement corrélié avec la biomasse de la partie aérienne (BSPA) Aussi la corrélation la plus forte (positive) est celle de la modalité association avec ($r^2=0.75$) par rapport à la monoculture ($r^2=0.58$).

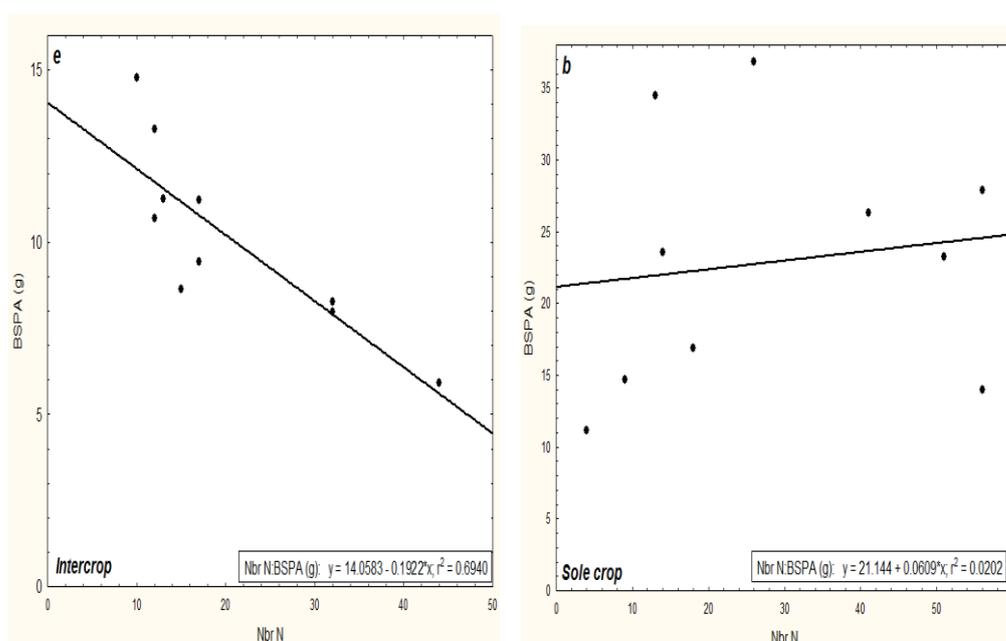
Sachant que l'EURS est évaluée à partir du calcul de la pente de la courbe de corrélation de la biomasse sèche de la partie aérienne en fonction de la biomasse sèche des nodules, nous constatons donc, d'après le graphique 3.8, que la modalité de culture association a provoqué une augmentation de 29% de l'EURS.

Le même constat a été rapporté par LATATI et al (2013) [206], qui ont signalé que, le maïs lorsqu'il est cultivé en association avec le haricot, provoque chez ce dernier une augmentation de l'EURS, et par conséquent une meilleure accumulation de l'azote dans la biomasse du maïs.

Donc nos résultats montrent que l'association niébé-maïs favorise la fixation symbiotique de l'azote par les légumineuses, par conséquent une meilleure accumulation de la biomasse sèche chez les céréales en association s'est produite.

1.2.4.2 Relation entre la biomasse aérienne et le nombre nodulaire

Le graphique 3.9 illustre la corrélation du nombre de nodules (NbrN) avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture (association et monoculture).



La figure 3.9 : Graphique de la corrélation du nombre de nodule (NbrN) avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture (association et monoculture).

La figure 3.9 a fait ressortir les constats suivants :

Le nombre de nodules (NbrN) a significativement corrélié avec la biomasse sèche de la partie aérienne (BSPA) sous les deux modalités de culture. La corrélation est positive sous la modalité monoculture, mais faible ($r^2=0.02$).

Cependant, la modalité association niébé avec le maïs a enregistré la corrélation la plus forte ($r^2=0.69$), sauf que cette dernière est négative.

Nos résultats sont en accord avec ceux d'ABED (2010) [211] qui rapporte que, la variable nombre de nodule est étroitement liée au poids sec de la partie aérienne, chez les plantes en symbiose (légumineuses).

Donc ce dernier résultat confirme la stimulation de l'EURS notamment par l'effet de l'association à travers la stimulation de l'ineffectivité des nodosités par les bactéries de rhizobium.

1.2.4.3 Relation entre le nombre et la biomasse nodulaire dans les différentes modalités

Le graphique 3.10 représente la corrélation entre le nombre (NbrN) et la biomasse des nodules (BNS) du niébé sous les deux modalités de cultures (association et monoculture).

La nodulation est l'un des indicateurs principaux du bon état physiologique des légumineuses. Cette nodulation présente une relation très étroite entre le nombre et la biomasse nodulaire où il est primordial de la quantifier chez le niébé sous les différentes modalités de culture.

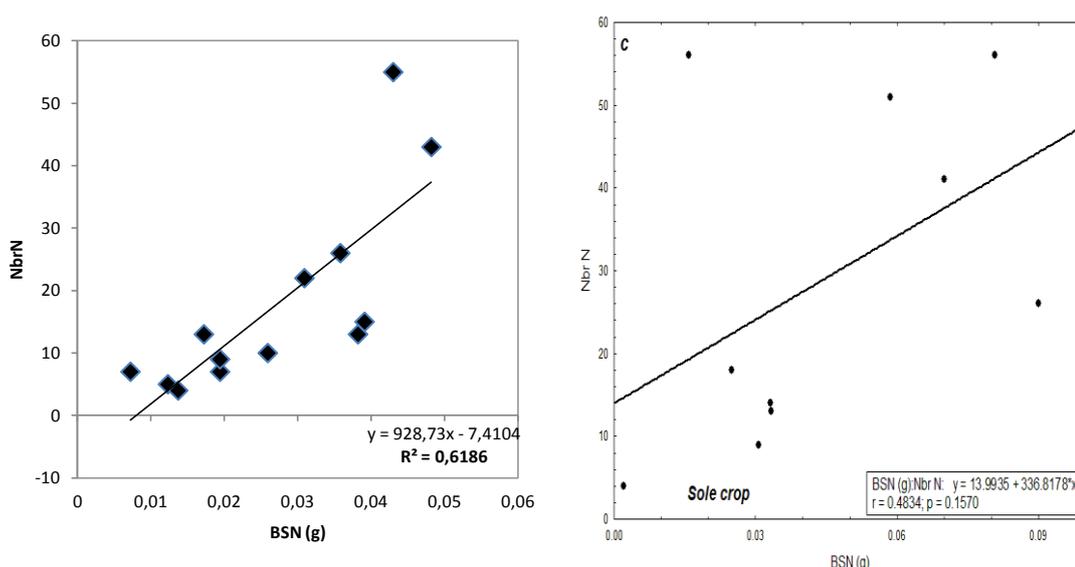


Figure 3.10: Graphique de la corrélation entre le nombre (NbrN) et la biomasse des nodules (BNS) du niébé sous les deux modalités de cultures (association et monoculture).

D'après la figure 3.10, le nombre de nodule n'est pas significativement corrélé avec la biomasse des nodules du niébé, en monoculture ($p \geq 0,05$), contrairement

à la modalité de culture association où le nombre de nodule est significativement corrélé avec la biomasse des nodules ($r^2=0.61$), cependant cette corrélation est positive.

Discussion générale

La croissance et la production de biomasse sont les premiers indicateurs de l'état nutritionnel des plantes. Ce sont des indicateurs de la disponibilité des éléments nutritifs et leur utilisation par la plante. Les résultats ont montré très clairement que les paramètres de la croissance et de la production de biomasse ont été significativement affectés par le traitement modalité de culture chez le maïs et le niébé.

En effet, le traitement modalité de culture association maïs avec le niébé a engendré des augmentations très significatives sur la hauteur de la tige, le diamètre de la tige et la biomasse de la partie aérienne et racinaire du maïs.

Contrairement au maïs, chez le niébé, la modalité association a provoqué des baisses très significatives (importantes) de la biomasse sèche de la partie aérienne, la biomasse sèche racinaire.

Des travaux semblent nécessaires afin de fournir des données supplémentaires permettant de clarifier les mécanismes impliqués. Cependant, certaines explications peuvent être avancées pour expliquer l'effet du traitement modalité de culture association sur les deux cultures :

La morphologie très particulière du maïs lui confère un très grand avantage en comparaison avec la légumineuse, un tallage plutôt imposant pouvant atteindre 03m, engendrant une compétition asymétrique pour la ressource lumière lui permettant, ainsi de capter l'essentiel de cette ressource.

En miroir au développement des parties aériennes, le système racinaire du maïs est de type fasciculé explorant ainsi un grand volume (de plusieurs m^3) de sol, où la quasi-totalité du système contribue activement à l'absorption de l'eau et d'éléments minéraux.

Donc, les différences morphologiques entre espèces se situent principalement

dans les taux de ramification et la profondeur d'enracinement puisque le niébé est formé de systèmes moins denses et comportant un pourcentage plus faible de racines actives dans le prélèvement des ressources que les graminées.

Dans une compétition frontale, et à même capacité physiologique d'absorption, les légumineuses sont donc généralement considérées comme moins compétitives que les graminées pour les ressources du sol.

Aussi la réduction de la compétition intraspécifique entre céréale (entre plants de maïs) et l'augmentation de la compétition interspécifique avec le niébé pour l'acquisition de l'azote et de phosphore ce qui permet lui d'augmenter sa biomasse.

De même la différenciation des niches pour l'acquisition de l'azote permet d'augmenter la biomasse du maïs. Et surtout le transfert de l'azote de la légumineuse vers le maïs. Ce schéma de transfert d'azote de l'atmosphère à la plante non fixatrice à partir d'une légumineuse fixatrice d'azote semble classiquement accepté par les chercheurs.

Donc la stimulation de la biomasse de la céréale associée avec une légumineuse par la facilitation des ressources nutritives est confirmée par plusieurs auteurs (BETENCOURT et al. 2012 ; et LATATI et al. 2013) [212,206], qui ont rapporté une augmentation de la biomasse racinaire et aérienne des céréales en association.

En revanche, ils ont aussi constaté une diminution de la biomasse racinaire et aérienne du pois chiche et du haricot sous l'effet de l'association avec le blé dur et le maïs dû à la concurrence pour la lumière, l'eau et les nutriments. De même COULIBALY et HOUSSOU (2012) [213], ont montré que l'association permet une augmentation significative de la biomasse aérienne de la céréale par rapport à la monoculture.

Et ce qui concerne, la réduction de la biomasse nodulaire sous l'effet de la modalité association, nos résultats sont contradictoires avec ceux rapportés par (LI et al. ,2009 ; NAUDIN et al. 2010) [150,85] qui ont confirmé l'augmentation de la biomasse nodulaire chez la féverole, le pois et le haricot associés avec le blé et

le maïs. Cependant, ceci peut être attribué à la réduction de la densité nodulaire due à l'effet ombrage et la grande compétitivité exercée par le système racinaire du maïs sur racines du niébé pour les nutriments et principalement le phosphore élément indispensable pour la réalisation de la symbiose rhizobienne.

Toutefois, une meilleure efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne a été enregistrée sous l'effet association.

Contrairement à nos résultats qui rapportent une diminution du nombre de nodules sous l'effet de l'association, plusieurs auteurs ont rapporté une augmentation du nombre de nodules chez le pois chiche (LI et al., 2004) [53] et le niébé en association avec le maïs.

L'augmentation de la fixation symbiotique de l'azote (FSN) dans cette association peut être expliquée par l'interaction positive qui peut provoquer l'augmentation du prélèvement de l'azote par la céréale en association (LI et al., 2008; NAUDIN et al., 2010; LATATI et al., 2013) [132,85,206].

Il a été démontré que l'augmentation du nombre des nodules est due aux changements physiologiques pouvant affecter l'effet des souches de rhizobium vis-à-vis de la formation des nodules. Par conséquent, une compensation de la croissance en biomasse des nodosités par la stimulation de la croissance en nombre de nodules (ABAIDOO et al., 1990) [214].

Ce dernier résultat démontre que la réduction du nombre de nodules et la faible biomasse masse nodulaire de la légumineuse constatée en association, en comparaison à la monoculture, peuvent être compensées par une augmentation du volume des nodules, afin que le niébé puisse stimuler davantage son efficacité à utiliser la symbiose rhizobienne, ce qui permet par la suite une forte fixation symbiotique de l'azote atmosphérique.

2. effet de l'association sur la biodisponibilité de l'azote (N) et du phosphore (P) dans la rhizosphère et le pH rhizosphérique

2.1 Effet de l'association Maïs - Niébé sur la biodisponibilité de l'azote (N) et du phosphore (P) dans la rhizosphère

2.1.1 Effet sur la biodisponibilité de l'azote (N)

Les résultats de la variation de la teneur de l'azote rhizosphérique en période de floraison et en période de maturité physiologique chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture) sont présentés dans la figure 3.11. L'analyse statistique des données a révélé une différence hautement significative entre les deux modalités pour la teneur en azote (N) rhizosphérique, en période de floraison, pour le maïs et niébé ($p=0,003$) et ($p=0,007$) respectivement (Appendice C).

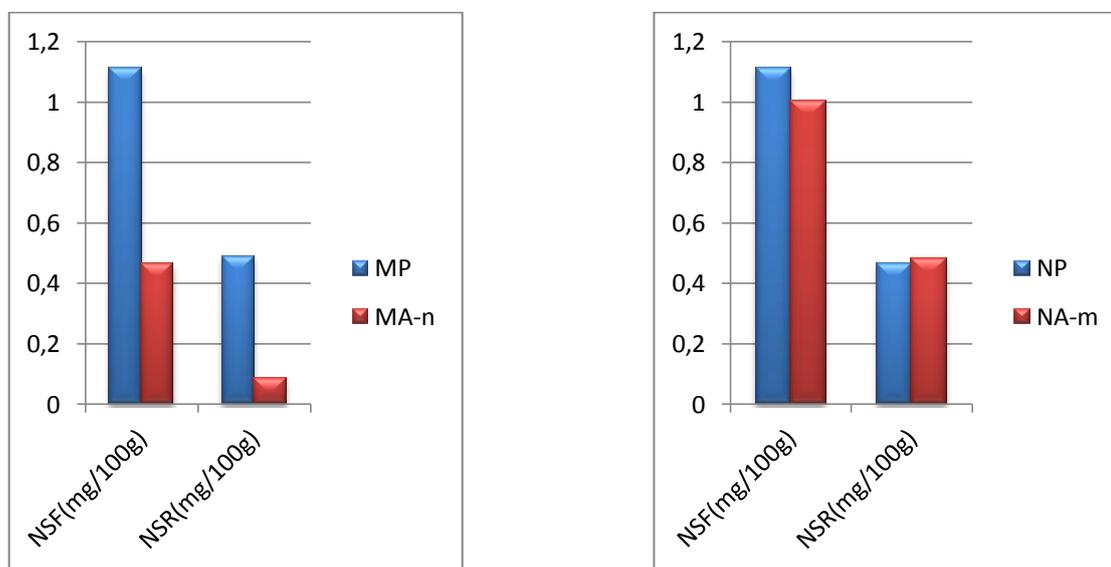


Figure 3.11 : Graphique de la variation de la teneur de l'azote rhizosphérique chez le maïs (à gauche) et le niébé (à droite) en fonction des modalités appliquées (association et monoculture).

En effet, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la teneur de l'azote rhizosphérique chez le maïs en période de floraison engendrant une réduction de l'ordre 58% de sa teneur par rapport à la modalité monoculture avec des valeurs respectives de 0,466 et 1,114 mg/100g de sol.

Quant au niébé, le même constat a été enregistré où l'effet association a provoqué une réduction de 9.8% de la teneur N rhizosphérique passant de 1,114 à 1,004mg/100g de sol en comparaison à la monoculture.

Nos résultats, semblent être confirmés par LI et al., (2009) [150] qui ont montré que le haricot en association avec le maïs a diminué la compétition interspécifique pour l'utilisation de l'azote de la fixation de N₂, en particulier à faible concentration de N dans le sol indigène (initial).

En ce qui concerne la période de maturité physiologique (autrement dit la période de récolte), l'association a réduit significativement (82%) la teneur de l'azote rhizosphérique chez le maïs en comparaison à la monoculture passant, ainsi de 0.490 à 0.086 mg/100g de sol. Cependant, aucun effet significatif n'a été décelé chez le niébé en association en période de maturité physiologique par rapport à la monoculture, si ce n'est une augmentation très infime de la teneur N rhizosphérique.

Discussion

Nos résultats rapportent que, sous l'effet modalité de culture association la teneur de N rhizosphérique diminue chez le maïs et le niébé par rapport à la modalité monoculture, cela est probablement due à une grande compétition interspécifique, ce qui signifie la forte utilisation de N par les deux espèces.

D'autres études antérieures montrent un effet significatif des interactions interspécifiques sur l'absorption de N dans l'association blé / soja dans la culture intercalaire (ESMAEIL REZAEI-CHIANEH et al.,2011) [215] .

Aussi, nous avons constaté une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EURS) chez le niébé en association. Ceci peut être expliqué par la compétition interspécifique pour l'utilisation de l'azote par le maïs.

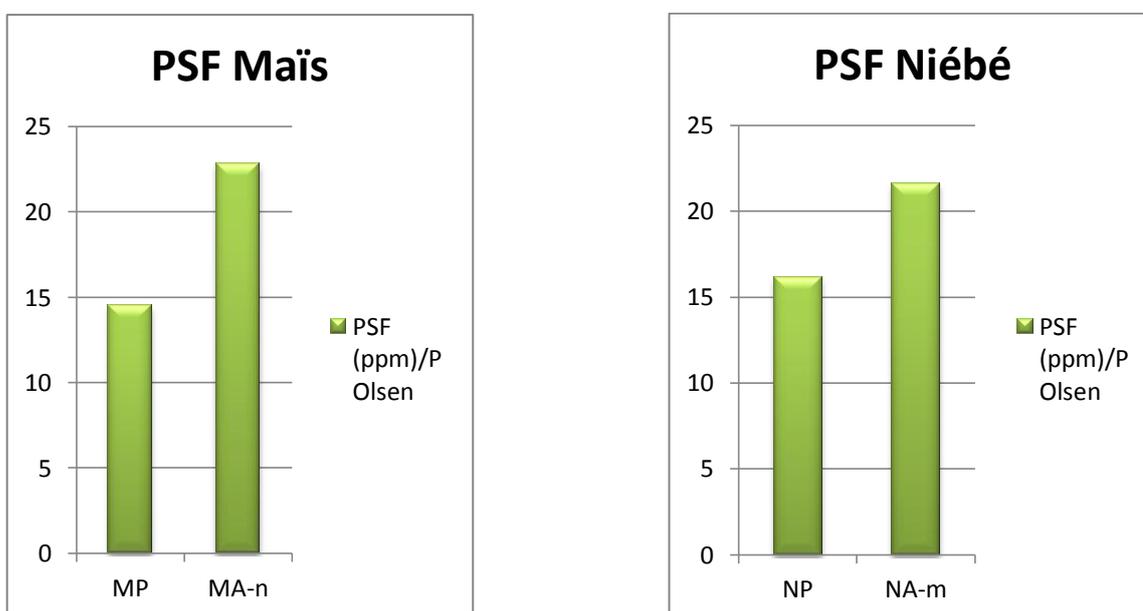
Des études de terrain ont montré des résultats similaires pour l'augmentation de la fixation de N₂ par le haricot, comme une conséquence de la concurrence avec le blé dur sous l'effet de l'association (LI et al., 2009; . NAUDIN et al., 2010) [150,85].

Nous pouvons suggérer que le niébé en monoculture peut transférer l'N fixé qui représente un bénéfice à la culture du maïs en association. Cet effet a été confirmé par DAHMARDEH et *al.* (2010) [216], qui ont montré que l'association de niébé avec le maïs a augmenté la teneur de l'azote dans la rhizosphère du niébé.

Donc, l'azote fixé par les légumineuses peut être utilisé par les céréales associées au cours de leur période de croissance (SHEN et CHU, 2004) [217].

2.1.2 Effet sur la biodisponibilité du phosphore (P)

La figure 3.12 illustre les résultats de la variation de la teneur du phosphore rhizosphérique en période de floraison chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture). L'analyse de la variance a mis en évidence une différence très hautement significative entre les deux modalités pour la teneur en phosphore (P) rhizosphérique, en période de floraison, pour le maïs et niébé ($p=0,000$) et ($p=0,000$) respectivement (Appendice C).



La figure 3.12 : Graphique de la variation de la teneur du phosphore rhizosphérique en période de floraison chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture).

Effectivement, l'association a affecté significativement la teneur du phosphore rhizosphérique chez le maïs et le niébé en période de floraison en engendrant une

augmentation respective de l'ordre 57 et de 34% de sa teneur par rapport à la modalité monoculture, passant ainsi de 14,50 à 22,82 ppm chez le maïs et de 16,173 à 21,64 ppm pour le niébé.

Nos résultats, semblent confirmés ceux de BETANCOURT (2012) [212] qui a rapporté les mêmes observations avec une association blé/pois chiche.

Discussion

Plusieurs auteurs ont rapporté une augmentation très significative du P rhizosphérique en association céréales légumineuses : (BETANCOURT et al. 2012 ; LATATI et al. 2013) [212,206], ceci conforte nos résultats, qui rapportent une augmentation très hautement significative du P rhizosphérique de l'association maïs-niébé.

Cette augmentation du P dans la rhizosphère des légumineuses et des céréales en association peut être justifiée par l'interaction positive qui peut affecter la solubilisation du P organique au niveau de la rhizosphère (DEVAU et al., 2011b ; MARCHNER, 2008) [219,218].

Betancourt (2012) [212] rapporte que le P rhizosphérique peut résulter soit de la racine où de l'activité microbienne dans la rhizosphère des deux espèces associées, entraînant un changement dans la qualité et la quantité de la mobilisation des composées en P.

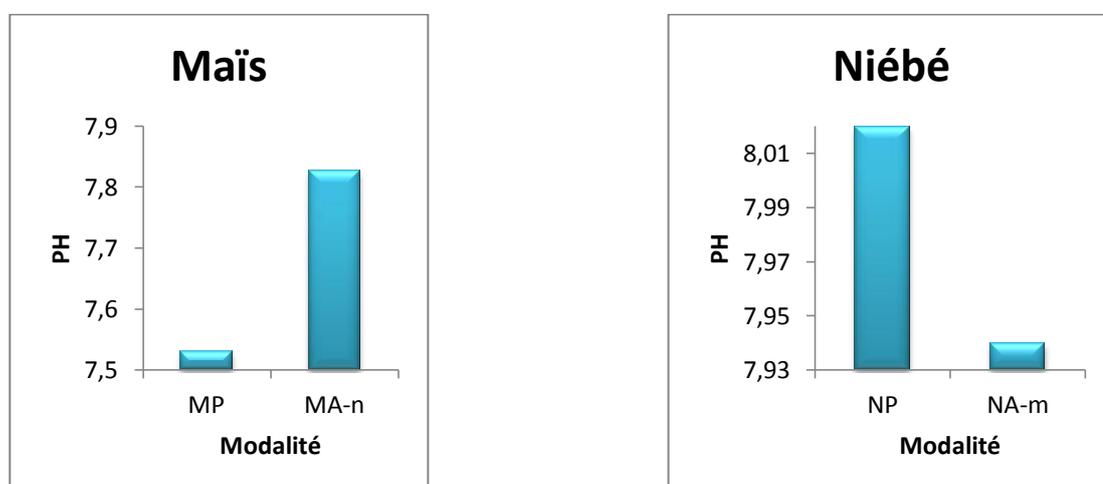
D'après CHALKA et NEPALIA (2006) [220], il est admis qu'il y a une absorption plus élevée du phosphore en culture associée qu'en culture pure ; ceci peut être expliqué par une augmentation de l'exsudation d'acides organiques chez les fabacées qui augmentent la disponibilité du phosphore du sol et facilitent son acquisition de ce phosphore par les céréales en association.

D'autres explications peuvent aussi être avancées LI et al. (2007) [20] ont rapporté une augmentation de l'acquisition du P à partir des sources biologique qui sont les phosphatases (phytates) chez le blé cultivé en association avec le pois chiche, où ces enzymes peuvent être libérées dans la rhizosphère de manière plus importante pour permettre à la plante d'acquérir du phosphore à partir des formes organiques de P (TARAFDAR et CLAASSEN, 1988) [221].

Donc d'après notre étude, on peut conclure que l'association (maïs-niébé) augmente la biodisponibilité du phosphore par de remarquables changements dans la rhizosphère en comparaison avec la monoculture et cela va dans les deux sens, autrement dit, une mutualité de transfert du phosphore de la légumineuse vers la céréale et vis versa.

2.2 Effet sur le pH rhizosphérique

Les résultats de la variation de la teneur du pH rhizosphérique chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture) sont représentés dans la figure 3.13. L'analyse de la variance révèle une différence hautement significative entre les deux modalités pour le pH rhizosphérique, pour des valeurs respectives de le maïs et le niébé ($p=0,013$) et ($p= 0,035$) (Appendice C).



La figure 3.13 : Graphique de la variation de la teneur du pH rhizosphérique chez le maïs et le niébé en fonction des modalités appliquées (association et monoculture).

En effet, d'après le graphe 3.13 la modalité association a affecté significativement la valeur du pH rhizosphérique chez le niébé, où elle a provoqué sa diminution, autrement dit, une acidification de la rhizosphère par rapport à la modalité monoculture, passant ainsi de 8,020 à 7,94.

Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par BETANCOURT ,2012 ; et HINSINGER et al,2011) [212,72] qui ont montré une réduction du pH

rhizosphérique sous l'effet de l'association pois chiche avec le blé dur.

Cependant, chez le maïs en association, nous avons constaté l'effet inverse, une augmentation du pH, autrement dit, une alcalisation de la rhizosphère par rapport à la modalité monoculture, passant de 7.530 à 7.828. Ces résultats confortent ceux rapportés par (BETANCOURT ,2012 ; et HINSINGER et al., 2011) [212,72] sur l'alcalisation de la rhizosphère par les céréales en association avec les légumineuses.

Discussion

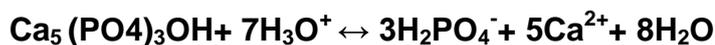
Nos résultats rapportent le constat suivant : l'effet association engendre une acidification de la rhizosphère chez le niébé ainsi qu'une alcalisation de la rhizosphère du maïs, ces résultats sont confirmés par HINSINGER (2001) [72] et HINSINGER et al.(2003) [50] qui les expliquent comme suite :Lorsque davantage de cations sont prélevés, des H^+ sont exsudés par les racines dans la rhizosphère afin de compenser l'excès de charge positives prélevées, ce qui entraîne une alcalinisation de la cellule, et par conséquent une acidification de la rhizosphère ; et inversement, quand ce sont les anions qui sont majoritairement prélevées, on observe une alcalinisation de la rhizosphère via la libération d' OH^- ou de HCO_3^- .

Donc, les légumineuses qui fixent de l'azote (N) échangent généralement plus de cations que d'anions et exsudent donc proportionnellement plus de H^+ que OH^- dans l'interface racine-sol pour la compensation de charges électriques positives et la régulation du pH dans les cellules végétales et dans la solution du sol (TANG et al., 1997) [222].

D'autres travaux montrent que le taux de la libération de protons par les légumineuses en association est significativement supérieur à ceux mesurés en monoculture. En effet, en monoculture, les légumineuses ont tendance à utiliser plus l'azote du sol lorsqu'il est facilement disponible en raison de l'effet inhibiteur des concentrations élevées des nitrates sur la fixation de l' N_2 . Donc, cette augmentation de la libération de protons en association, est due à une grande fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les légumineuses, en raison de la baisse des concentrations des nitrates de la rhizosphère consommés par les céréales en association (HINSINGER ,2011) [72]

Quant à l'alcalinisation de la rhizosphère du maïs en association, ce constat est rapporté par des études antérieures consacrées au maïs et à d'autres céréales comme le blé en culture associée avec certains légumineuses (ZHANG et *al.*, 2004; DEVAU et *al.*, 2011b; BETENCOURT et *al.*, 2012) [223,219,212]. L'alcalinisation chez le maïs en culture associée peut s'expliquer par des interactions positives entre pH et Ca.

En raison du grand avantage compétitif des céréales pour les ressources azotées par rapport aux légumineuses en association, ceci entraîne une baisse des concentrations des nitrates dans la rhizosphère, engendrant une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne, qui est accompagnée par une acidification de la rhizosphère du niébé et une alcalinisation de celle du maïs. Cela peut être expliqué par l'efflux des protons H⁺ émis par les racines du niébé et qui contribue à la solubilisation du phosphate de calcium ainsi que des hydroxyapatites lors de la fixation symbiotique de l'N et la libération du P ainsi que le Ca⁺⁺, comme le démontre l'équation d'HINSINGER (2001) [72] :



Le même constat a été rapporté par BETENCOURT et *al.*, (2012) [212] chez le pois chiche associé au blé dur, où ils ont constaté la diminution de pH induite par les racines et a contribué à accroître la disponibilité du Ca comme conséquence de la solubilisation de carboxylates.

Pour le maïs cultivé en association avec le niébé, cela conduirait à l'alcalinisation de la rhizosphère en raison de l'absence d'une absorption préférentielle du Ca par le maïs.

En revanche, un nouveau processus racinaire a été mis en évidence par HINSINGER et JAILLARD (2010) [224] à savoir l'absorption de Ca par le niébé, que ce soit en association et/ou en monoculture ce qui pourrait contribuer à la fois à l'acidification et une absence d'alcalinisation de son rhizosphère. Cette hypothèse a été confirmée par le système de culture d'association pois chiche-blé dur et celui du niébé-maïs par WHITE et BROADLEY (2003) [225].

Le rôle du calcium absorbé a été démontré par DEVAU et *al.* (2010) [226], où

l'absorption du calcium par les racines du pois chiche en association a significativement augmenté la disponibilité du phosphore pour le blé dur .

Les modifications du pH par les racines des espèces en association céréale-légumineuses seraient potentiellement impliquées dans les mécanismes de facilitation et aboutiraient, *in fine*, à une amélioration de l'acquisition du phosphore et par ricochet de l'N pour la céréale et ce par une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne de la part de la légumineuse par rapport à la monoculture. Ce bénéfice est d'autant plus important pour de faibles valeurs de disponibilité en élément minéraux (BETANCOURT, 2012) [212].

3. Effet de l'association sur la concentration de l'azote (N) et du phosphore (P) dans les tissus de la plante

Pour quantifier la teneur en azote (N) et en phosphore (P) accumulées dans les différents compartiments de la plante en stade critique de fixation symbiotique de l'azote (stade plein floraison), ainsi que sa variation en fonction de chaque modalité de culture, nous avons mesuré la concentration de l'azote (N) et du phosphore (P) dans la partie aérienne, les tissus des racine et la graine.

3.1. Effet de l'association sur la teneur de l'azote (N)

3.1.1. Effet sur la teneur en l'azote (N) dans la partie aérienne et racinaire en période de floraison :

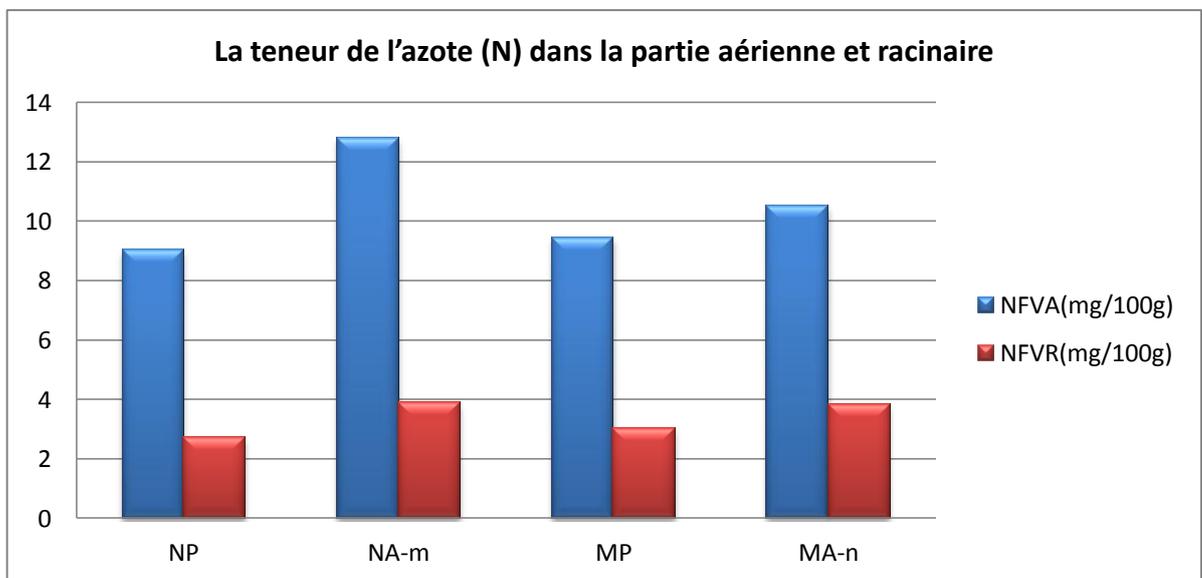


Figure 3.14 : Graphique de la variation de la teneur de l'azote (N) dans la partie aérienne et racinaire en fonction des modalités appliquées chez le niébé et le maïs (association et monoculture).

Les résultats présentés dans la figure 3.14 montrent la teneur de l'azote (N) dans la partie aérienne et la partie racinaire du maïs et du niébé sous les différentes modalités de culture.

L'analyse statistique des données a révélé une différence très hautement significative ($p < 0,010$) et ($p < 0,0001$) (appendice C) entre les deux modalités de culture pour la teneur de l'azote (N) dans la partie aérienne du maïs ainsi que celle

du niébé respectivement.

De même, une différence très hautement significative a été révélée par l'analyse de la variance entre les deux modalités de culture, pour N racinaire, chez le maïs ($p= 0,009$).et le niébé ($p < 0,0001$).

En effet, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la teneur de l'azote (N) de la partie aérienne ainsi que celle de la partie racinaire du maïs en engendrant une augmentation respective de 11.17 % et 26 % par rapport à la monoculture. Nos résultats concordent avec ceux rapportés par BETENCOURT et al. (2012) [212], qui rapportent une augmentation de la teneur en N dans la biomasse de la partie aérienne et racinaire chez le blé dur en association avec le niébé.

Pour le niébé, l'association a augmenté significativement la teneur de l'azote (N) de la partie aérienne de 41% par rapport à la monoculture. Parallèlement à la partie aérienne, l'association a également augmenté la teneur de l'azote (N) dans les racines de 43 % en comparaison à la monoculture. Cet effet de l'association a été rapporté par Alhaji IH (2008). [227] qui ont souligné une augmentation de la teneur de N dans la biomasse aérienne et racinaire du haricot cultivé en association avec le maïs.

3.1.2. Effet sur la concentration de l'azote (N) dans la graine

La variation de la teneur de l'azote (N) dans la graine du maïs et du niébé sous les différentes modalités de culture est illustrée dans la figure 3.15.

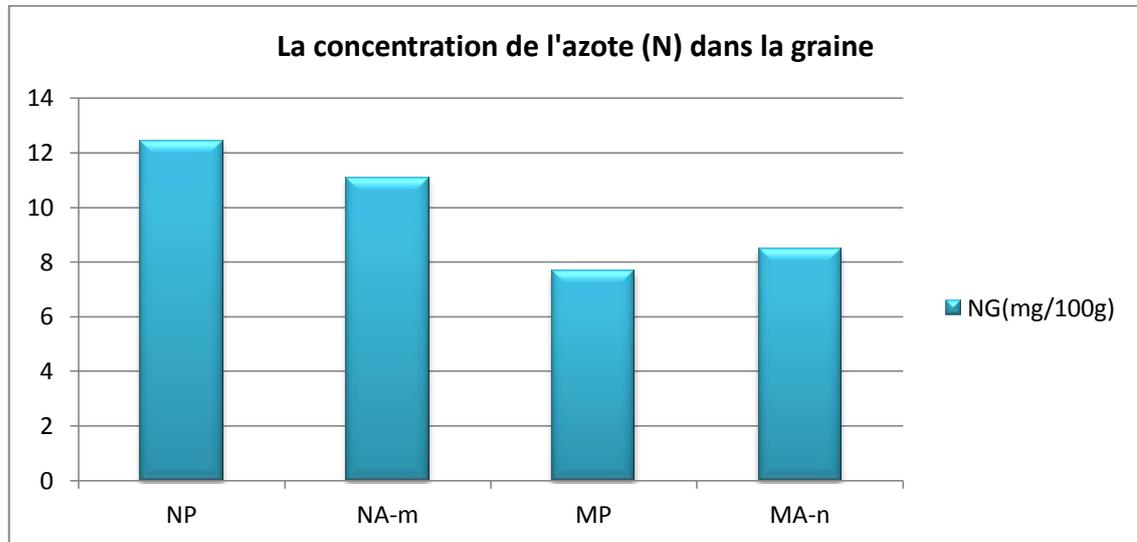


Figure 3.15 : La variation de la teneur de l'azote (N) dans la graine en fonction des modalités appliquées chez le niébé et le maïs (association et monoculture).

L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative entre les deux modalités de culture ($p = 0,004$) et ($p = 0,004$) pour la teneur de l'azote (N) dans la graine du maïs et du niébé respectivement (appendice C).

Effectivement, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la teneur de l'azote (N) de la graine du maïs en engendrant une augmentation de 10 % sa teneur rapport à la monoculture du maïs. Cependant, l'association a diminué significativement la teneur de l'azote de la graine du niébé de 11% en comparaison avec la monoculture.

Discussion

De nombreuses études ont porté sur l'évaluation des effets des associations légumineuse-céréale sur l'absorption de N par les espèces en compétition : BETANCOURT et al (2012) [212] sur l'association pois chiche avec le blé dur, LATATI et al. (2013) [206] sur le haricot avec le maïs, NAUDIN et al. (2010) [85] sur les pois avec le blé d'hiver. Ces études montrent un effet significatif des

interactions interspécifiques sur l'absorption de N dans l'association blé / soja dans la culture intercalaire (STACEY et al., 2006) [215].

Nos résultats rapportent une augmentation de la teneur de l'azote (N) de la partie aérienne, la partie racinaire et la graine du maïs et du niébé lorsqu'ils sont en association. Cependant, chez le niébé, l'association provoque la diminution de la teneur de N de la graine. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par BETENCOURT et al. (2012) [212], qui notent une augmentation de la teneur en N dans la biomasse de la partie aérienne et racinaire chez le blé dur en association avec le niébé.

Nous pouvons expliquer ces augmentations de la teneur en azote (N) par :

- ✚ La forte efficacité d'utilisation de N par le haricot lorsqu'il est associé avec le maïs; CALLAWAY (1995) [228], rapporte que l'interaction entre les plantes peut augmenter la disponibilité des éléments nutritifs de certaines espèces en association, par les différents mécanismes de facilitation qui vont aboutir aux changements des conditions environnementales.
- ✚ Des transferts directs et indirects d'azote de la légumineuse à la graminée peuvent se combiner aux effets de différenciation niche pour améliorer la nutrition azotée et la croissance de la graminée (JENSEN, 1996b) [93]. Ces transferts proviennent essentiellement de la rhizodéposition azotée de la légumineuse, composée majoritairement d'exsudats de composés solubles (acides aminés, protéines, hormones excrétées par les racines) et du recyclage (via le cycle de l'azote et la minéralisation par les microorganismes du sol) des racines et des nodosités sénescents (WICHERN et al., 2008 ; FUSTEC et al., 2010) [121,122].

Quant à l'augmentation de la teneur en azote (N) de la partie aérienne et racinaire, chez le niébé en association, ceci peut être expliqué par :

- ✚ Le ralentissement de la compétition interspécifique avec le maïs sur l'utilisation de l'N par la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, notamment lorsque la teneur en azote du sol initial est faible. LI et al. (2008) [132] ont montré un effet significatif de l'interaction interspécifique

sur l'azote prélevé par la plante sous l'effet de l'association entre les cultures.

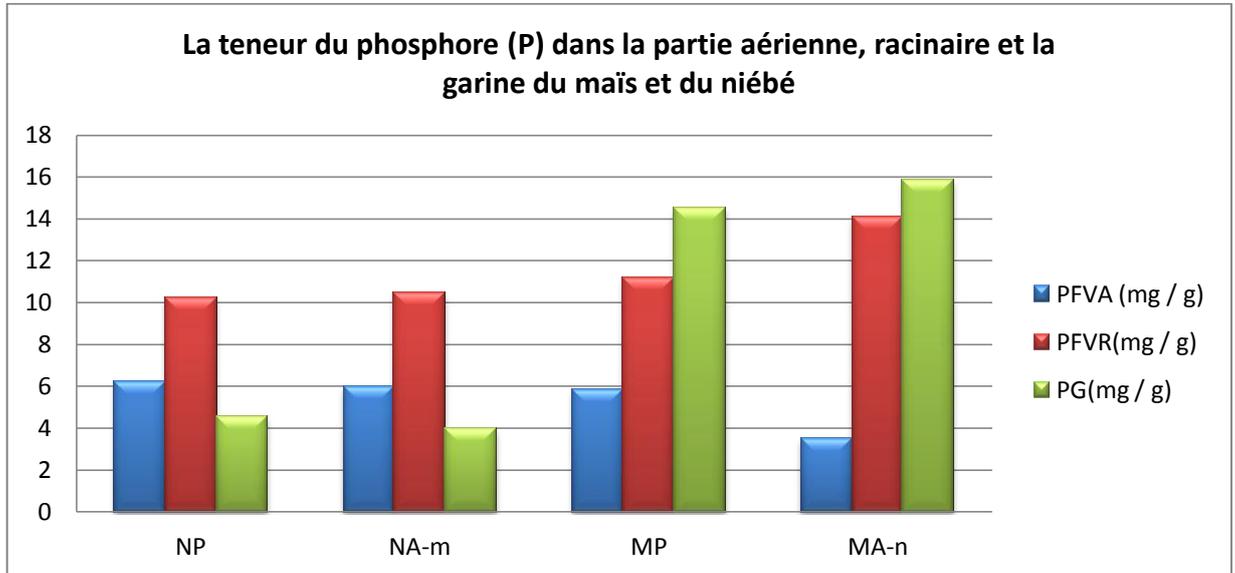
- ✚ En raison du grand avantage compétitif du maïs pour l'acquisition des ressources azotées par rapport au niébé en association, ceci entraîne une baisse des concentrations des nitrates dans la rhizosphère, engendrant une augmentation de la nodulation accompagnée par une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne ce qui aboutirait à améliorer l'acquisition de N par le niébé.
- ✚ Cependant, en ce qui concerne la réduction de la teneur de N dans la graine du niébé en association, ceci peut être attribué aux effets de compétition exercés par le maïs pour la lumière, l'eau et les éléments minéraux causant ainsi la réduction du potentiel de croissance du niébé, sa réalisation effective en biomasse et la réalisation de la symbiose rhizobienne, autrement dit , plus la biomasse de légumineuse est limitée, plus l'entrée d'azote par fixation est faible (LEDGARD et STEELE, 1991) [105].

Nous pouvons donc, confirmer que le maïs en association peut utiliser les ressources en azote issues de la fixation symbiotique du niébé. Cet effet de l'association est confirmé par DAHMARDEH et al. (2010) [216] qui ont montré une augmentation de la teneur en azote dans la rhizosphère du niébé associé avec le maïs.

Enfin, l'augmentation significative de la concentration de l'azote dans la biomasse du maïs en association avec le niébé peut être expliquée par la facilitation de l'absorption de N par le maïs via la fixation symbiotique de N₂.

3.2. Effet sur la concentration du phosphore (P)

La figure 3.16 présente la variation de la teneur du phosphore (P) dans la partie aérienne et la partie racinaire du maïs et du niébé sous les différentes modalités



La figure 3.16 : Graphique de la variation de la teneur du phosphore (P) dans la partie aérienne, la partie racinaire et la graine du maïs et du niébé sous les différentes modalités.

L'analyse de la variance a révélé que, chez le maïs le traitement modalité de culture a affecté significativement la teneur du phosphore dans la partie aérienne ($p < 0,0001$). Cependant, chez le niébé, l'analyse de la variance n'a décelé aucune différence significative entre les deux modalités pour la teneur du phosphore dans la partie aérienne ($p = 0,353$) (appendice C).

De même, une différence hautement significative est révélée par l'analyse de la variance entre les deux modalités de culture, pour P racinaire, chez le maïs ($p = 0,035$), contrairement au niébé, qui n'a révélé aucune significative ($p = 0,625$).

Par ailleurs, l'analyse de la variance, a aussi mis à l'évidence, que les graine du maïs et du niébé ont été significativement affectées par le traitement modalité ($p = 0,017$) et ($p = 0,04$) respectivement.

En effet, le traitement modalité de culture association a affecté significativement la teneur du phosphore (P) de la partie aérienne du maïs en engendrant une

diminution de 40 % par rapport à la monoculture. Nos résultats concordent avec ceux rapportés par BETENCOURT et al. (2012) [212], qui constatent une diminution de la teneur du P accumulée dans les parties aériennes chez le blé dur en association avec le pois chiche.

De même, le phosphore (P) racinaire du maïs a été affecté significativement par l'effet association en augmentant sa teneur de 25% en comparaison à la monoculture.

Quant à la graine du maïs, l'association a augmenté significativement sa teneur de 9 % passant ainsi de 14.534 à 15.887 (mg / g). Cet effet de l'association est en accord avec celui rapporté par ANDRIAMANANJARA,(2011) [229] qui a montré une augmentation de la teneur en P dans la graine de céréale (riz) associée avec une légumineuse (le voandzou : *Vigna subterranea*), et chez le blé lorsqu'il est associé avec le soja.

Pour le niébé, l'association a engendré une diminution significative (12%) de la teneur du P accumulée dans la graine. Cette réduction constatée a été confirmée BARGAZ et al., (2012) [230] qui ont rapporté que le niébé en monoculture présente une teneur en P dans la graine supérieure à celle des graines en association.

Discussion :

Nos résultats ont montré très clairement que la teneur du P de la partie aérienne et racinaire ainsi que celle du P de la graine ont été significativement affectés par le traitement modalité de culture chez les deux cultures.

En effet, le traitement modalité de culture association maïs avec le niébé a engendré des augmentations très significatives de la teneur du P de la graine et de la partie racinaire chez maïs. Cependant, il a provoqué la diminution de la teneur du P de la graine du niébé ainsi que celle de la partie aérienne du maïs.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à l'évolution du P dans la rhizosphère ainsi que dans les tissus des céréales et des légumineuses cultivés en association (CU et al., 2005) [155] pour le froment avec le pois chiche ; BETANCOURT et al., 2012; WANG et al., 2007; LI et al., 2008 ; WANG et al., 2012) [212,129,132] pour

le blé dur associé au le pois chiche .

Cependant, très peu d'études ont été rapportées sur l'évaluation de la teneur en phosphore dans la graine dans une association céréale légumineuse dans le monde.

Des travaux de recherches supplémentaires semblent plus que nécessaires afin de fournir des données supplémentaires, ce qui permettrait de clarifier les mécanismes impliqués. Néanmoins, certaines explications peuvent être avancées pour expliquer l'effet du traitement modalité de culture association sur la variation de la teneur du P dans les différents tissus des plantes cultivées :

Il est admis que l'occupation de l'espace par les racines et leur capacité de prélèvement influencent le partage en augmentant la disponibilité d'un nutriment.

Donc, les caractéristiques des racines responsables de la facilitation améliorant l'absorption du phosphore, incluent un rythme rapide de l'allongement des racines avec une biomasse racinaire et foliaire élevée (HILL et *al.*, 2006) [231]. Ceci est observé dans notre travail chez le maïs cultivé en association avec le niébé.

LI et al., (2008) [132] rapportent que dans le cas des formes de P minéral, la facilitation céréale-légumineuse peut résulter de l'acidification accrue de la rhizosphère, qui se produit en conséquence de la fixation symbiotique de N chez la légumineuse, susceptible d'augmenter la biodisponibilité de P pour la céréale associée. Nos résultats montrent une augmentation de la teneur du P dans les racines du maïs en association, ce qui explique la forte accumulation du P dans la graine due à la forte teneur du P prélevé par les racines du maïs associé avec le niébé.

Donc, LI et al., (2008) [132] confirment nos résultats, puisqu'ils ont rapporté que cette forte teneur en phosphore absorbé de la rhizosphère pourrait être due au phénomène de facilitation provoqué par la légumineuse, niébé dans notre cas. L'augmentation de la teneur du P de la partie racinaire, peut aussi être attribué aux, phosphatases. Ces enzymes peuvent être libérées par les graminées (le maïs y compris) de manière plus importante pour permettre à la plante d'acquérir du phosphore à partir des formes organiques de P (TARAFDAR et CLAASSEN,

1988) [222].

Cependant, il s'est produit le contraire chez le niébé qui présente une diminution de la ramification racinaire en association avec le maïs, mais présente un bon développement racinaire et foliaire en monoculture, à cause de l'absence de la compétition par le maïs pour l'eau, les nutriments (principalement le P) et pour la lumière.

BARGAZ et al., (2012) [230] consolident nos résultats en rapportant que la concentration du phosphore dans la graine de la légumineuse a montré une différence significative dépendant de mode culture pratiqué, le P dans la graine a diminué dans les conditions de culture en association. Les résultats obtenus chez le niébé en monoculture présentent une teneur en P dans la graine supérieure à celle des graines en association.

BARGAZ et al., (2012) [230] ont aussi rapporté que l'efficacité de l'absorption du phosphore par les racines (RPAE) est plus élevée en condition de suffisance en phosphore qui est en moyenne de 111 mg de P /g de biomasse racinaire. En condition de déficience en P, une diminution de la (RPAE) est enregistrée et estimée à 55%.

Nous pouvons conclure et dire que :

La mise en place de la symbiose chez les légumineuses est connue pour être influencée par la disponibilité en P et N et être sensible à d'autres paramètres environnementaux.

Aussi, Il a été montré une diminution du taux de fixation des légumineuses suite à La fertilisation en N et plus particulièrement l'apport de nitrate (VOISIN et al., 2002 ; LIU et al., 2011 ; NAUDIN et al., 2011) [112,185,186].

LEIDI et NAVARO (2000) [187], observent une interaction entre la disponibilité en N et P sur les paramètres de fixation du haricot, l'augmentation de la disponibilité en P ayant un effet positif sur la fixation et plus particulièrement pour de faibles valeurs de disponibilité en N.

Plusieurs études ont abouti à considérer que les légumineuses ont la capacité

de maintenir une activité phosphatasique élevée dans leur rhizosphère, supérieure à celles de céréales (YADAV et TARAFDAR, 2001 ; LI et al., 2004 ; VENTERINK, 2011) [52,53,54]

Or, en association, notre étude montre que la plus forte compétitivité du maïs pour l'N du sol force le niébé à reposer principalement sur la fixation symbiotique pour assurer ses besoins azotés, cela engage un processus d'exsudation de H^+ que OH^- dans l'interface racine-sol, qui aura comme conséquence l'acidification de la rhizosphère.

Donc, l'augmentation de la biodisponibilité, autrement dit la facilitation d'acquisition du P pour le maïs associée résulte de l'acidification accrue de la rhizosphère, qui se produit en conséquence de la fixation symbiotique de N chez le niébé, comme l'illustre la figure 3.17 proposée par BETANCOURT (2011) [212].

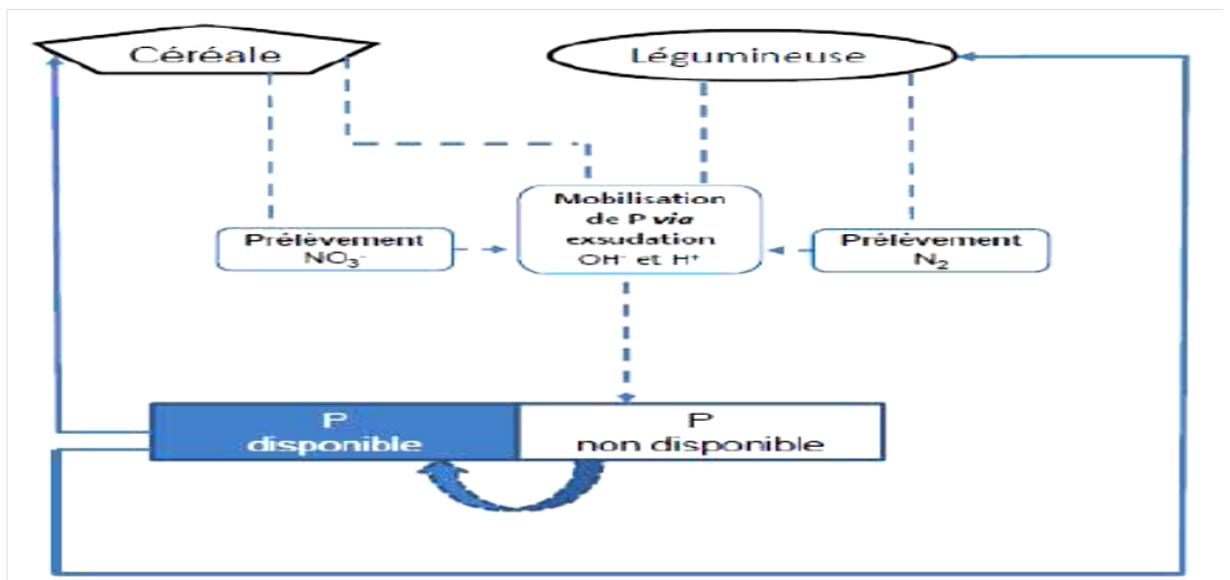
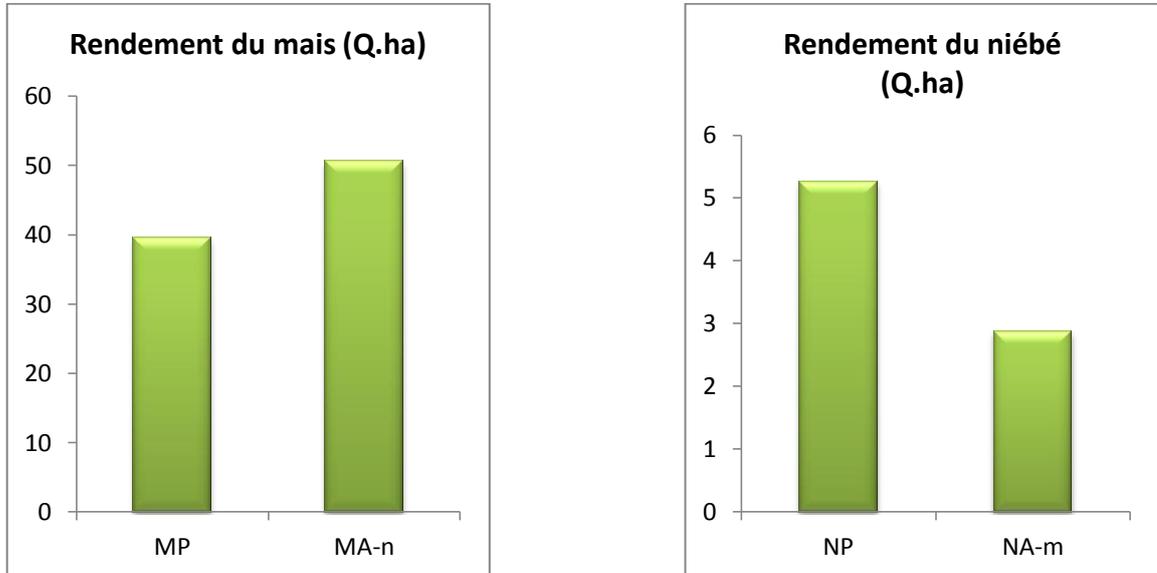


Figure 3.17: Figure représentant Interactions de type facilitation pour l'acquisition de P dans les associations céréale-légumineuse. Implication des modifications de pH induites par les racines des 2 espèces.

4. Effet de l'association sur le rendement des cultures en association

Les résultats de la variation du rendement du maïs et du niébé en fonction des modalités appliquées sont présentés dans la figure 3.18.



La figure 3.18: Graphique de la variation du rendement du maïs et du niébé en fonction des modalités appliquées

L'analyse de la variance a révélé une différence hautement significative ($p=0,020$) et ($p=0,001$) entre les deux modalités (appendice C) pour le rendement en grain du maïs et du niébé respectivement.

En effet, le maïs lorsqu'il est associé au niébé a enregistré le rendement le plus élevée, en engendrant une augmentation de l'ordre de 28% par rapport à la modalité monoculture ; pour des rendements respectifs de 50,62 et 39,51 (t/ha.)

Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par DAHMARDEHET al., 2010 [216] et LI et al., 2005 qui ont constaté une augmentation du rendement en maïs en association avec la féverole.

Contrairement, l'association a diminué significativement le rendement du niébé de 45% en comparaison à la monoculture. Nos résultats rejoignent ceux rapportés par SHATA et al. (2007) [232], qui ont montré qu'en monoculture, le rendement en grains du niébé est supérieur à celui de l'association.

Discussion :

Des nombreux auteurs se sont intéressés à l'étude de l'association et ses effets sur le rendement du système légumineuses-céréales. (DAHMARDEHET *al.*, 2010; LI *et al.*, 2005) [216,141] chez le maïs avec la féverole, (ZHANG *et al.*, 2003) [224] chez le blé dur associé au soja, (KHAN *et al.*, 2012) [209] sur le maïs et le haricot mungo.

Nos résultats agronomiques rapportent le constat suivant : l'effet association engendre une augmentation du rendement du maïs en association par rapport à la monoculture, cette augmentation peut être expliquée par la forte fixation symbiotique de l'azote par le niébé en association qui contribue à une meilleure accumulation de l'azote dans la rhizosphère du maïs associé.

De même, KHAN *et al.* (2012) [209] montre que le haricot mungo joue un rôle important dans l'amélioration de la productivité des céréales à base de systèmes de culture principalement en raison de leur capacité de fixation de l'azote et la nodulation.

HAYMES *et Lee* (1999) [233], rapportent une augmentation de 40% du rendement en grains chez le blé associé avec le haricot. L'avantage de ce système de culture en association est confirmé avec le système blé-maïs et haricot-maïs (LI *et al.*, 2005) [141].

Contrairement, l'association a réduit le rendement en grain du niébé en comparaison à la monoculture, ceci peut être attribué aux effets de compétition exercés par le maïs pour la lumière, l'eau et les éléments minéraux causent ainsi la réduction du potentiel de croissance du niébé, sa réalisation effective en biomasse et la réalisation de la symbiose rhizobienne, autrement dit, plus la biomasse de légumineuse est limitée, plus l'entrée d'azote par fixation est faible (LEDGARD *et STEELE*, 1991) [105] plus le rendement en grain est faible aussi

On peut conclure et dire que :

En association maïs-niébé, le niébé joue un rôle important dans la facilitation des ressources en azote, via la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique et par conséquent une amélioration de la croissance en biomasse et du rendement

en grains se produisent chez le maïs en association

D'autre part, l'association maïs-niébé a favorisé la biodisponibilité du P dans la rhizosphère permettant d'augmenter son prélèvement par le maïs en association ; par conséquent une meilleure accumulation du P dans les tissus de la plante va se produire dont sa concentration limite la formation et le remplissage de la graine.

Nos résultats confirment ceux rapportés par LI et al. (2004) [53] où il existe une interaction interspécifique entre les racines de la féverole et celle du maïs qui jouent un rôle avantageux sur le rendement ainsi que sur l'acquisition du phosphore et de l'azote par la culture en association.

CONCLUSIONS

L'objectif de notre travail est d'étudier l'effet de l'association maïs / niébé sur les paramètres de croissance, les paramètres de rendement, la fixation symbiotique de l'azote et la biodisponibilité de l'azote (N) et du phosphore (P) et d'essayer de comprendre les interactions qui existent entre les deux espèces et les mécanismes rhizosphériques déterminant le partage des ressources (N et P) dans la région de l'ouest algérois à Staoueli.

Pour répondre à nos objectifs de recherche centraux, à savoir la détermination de l'effet de l'association maïs / niébé sur l'évolution de la teneur du P et de N dans les végétaux et les différents mécanismes d'échanges chimiques régissant leurs biodisponibilités rhizosphériques ; nous avons quantifié la teneur du phosphore (P) et de l'azote (N) dans la biomasse aérienne, la biomasse racinaire, la graine et dans la rhizosphère pour les deux cultures en association et en monoculture.

L'association maïs/niébé est reconnue pour augmenter le rendement en grains, et la biomasse aérienne et racinaire du maïs, grâce à une amélioration de la disponibilité des nutriments en (N) et en (P).

Nos résultats montrent une augmentation de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne chez le niébé en association avec le maïs. Cette augmentation n'est pas accompagnée par une forte concentration d'azote dans la rhizosphère du maïs en association avec le niébé, mais nous avons constaté une meilleure accumulation de l'azote dans la biomasse de la partie aérienne et racinaire et la graine chez le maïs associé. A cet effet, le niébé a présenté un effet positif sur la compétition interspécifique via le partage de l'azote issue de la fixation symbiotique avec le maïs en association.

Nos résultats montrent que l'association augmente aussi la facilitation du phosphore par de remarquables changements dans la rhizosphère de maïs / niébé en comparaison à la monoculture. Ainsi une augmentation de la disponibilité du phosphore rhizosphérique des deux espèces est constatée et ceci par :

- ✚ Une acidification accrue de la rhizosphère du niébé par la fixation symbiotique de l'azote qui produit des protons H^+ responsable de la solubilisation du phosphore et du calcium, où ce dernier sera absorbé uniquement par le niébé.
- ✚ Une alcalinisation de la rhizosphère du maïs suite à la libération du calcium solubilisé par les racines du niébé.

Dans ce travail nous pouvons suggérer l'avantage de l'association céréales-légumineuses sur la facilitation des ressources en P dans la rhizosphère ainsi que l'amélioration du prélèvement de l' N particulièrement pour les céréales en association. Cette dernière facilitation est provoquée via l'acidification de la rhizosphère due à l'augmentation de l'efficacité de la symbiose rhizobienne.

Cependant, nos résultats montrent que la forte concurrence pour les nutriments exercée par le maïs en association présente un effet plus ou moins négatif sur la mobilisation du phosphore (P) et de l'azote (N) par le végétal chez le niébé. Ainsi chez le niébé, l'association avec le maïs a causé une diminution du rendement en grains, de la biomasse racinaire et aérienne, du nombre et la biomasse nodulaire, ainsi que de la teneur en phosphore (P) et en azote (N) de la graine.

Donc, dans un contexte actuel de la relance de la culture du maïs d'une part et de la promotion d'une agriculture qui soit à la fois productive et respectueuse de l'environnement, l'introduction dans les systèmes de culture d'associations graminées-légumineuses représente à la fois une opportunité et un challenge. Ces deux types d'espèces ont en effet des complémentarités évidentes dont on peut tirer avantage.

A partir des résultats obtenus, des recommandations et des perspectives peuvent être proposées pour compléter ce travail :

- ✚ Il serait intéressant de poursuivre ce travail par la sélection de variétés de légumineuse ayant un potentiel de fixation d'azote élevé, efficaces dans l'utilisation de l'azote et du phosphore et présentant une valeur ajoutée intéressante, et par la recherche de populations de maïs plus tolérantes au stress hydrique ;

- ✚ Au-delà des espèces, c'est au niveau des variétés que devraient être étudiées les associations notamment pour obtenir une meilleure coïncidence de maturité, et pour minimiser la compétition entre partenaires tout au long de la saison culturale ;
- ✚ De plus, il est souhaitable, d'orienter les recherches vers d'autres types et modes d'association, avec les céréales et les légumineuses à graines ou fourragères.
- ✚ Pour l'aide à la décision, le développement d'indicateurs de fonctionnement (ex : statut azoté) et l'intégration des connaissances par la modélisation (modèles de culture, modèles d'action).
- ✚ Ce système de culture est intéressant et doit être étendu par des expérimentations multi-locales, ce qui permettrait de comparer son effet sur une multitude de profil pédologique ; surtout pour les zones à forte potentialité céréalière et connues pour leurs pH alcalin notamment l'ouest algérien qui affecte la biodisponibilité du phosphore.
- ✚ Enfin, la culture d'associations dans un objectif de production de grains destinés à la vente peut impliquer une organisation particulière des organismes collecteurs stockeurs. En effet, la collecte de ce type de récolte imposera le plus souvent une procédure de tri (notamment si la céréale associée est destinée à la meunerie). Il sera alors indispensable d'analyser le coût supplémentaire imputable au tri, coût à prendre en compte dans la viabilité économique des cultures associées, au même titre que l'intérêt de la réduction des intrants qu'elles rendent possibles.

APPENDICE A**LISTE DES SYMBOLES ET DES ABREVIATIONS**

%: pour cent

°c: Degrés Celsius

ANOVA: Analyse de la variance

BNS : Biomasse nodulaire

BSPA : Biomasse sèche de la partie aérienne

cm : Centimètre

ENSA : Ecole Nationale Supérieure Agronomique

g : Gramme

HA: Hectare

ITCMI : Institut Technique de Cultures Maraichères et Industrielles

m : Mètres

MA-n : Maïs association avec le niébé

mm : Millimètre

MP : Maïs pur

N : Azote

NA-m : Niébé association avec le maïs

NbrN: Nombre de nodule

NP : Niébé pur

P : phosphore

pH: Potentiel hydrogène

ppm: partie par million

Q: Quintal

APPENDICE B

Tableau 2.2 : Tableau des données climatiques de la station expérimentale de Staouéli durant la campagne 2012/2013

Paramètres Mois		Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout	Septembre
		Température de l'air en °	Maximale	28.7	26.3	21.2	17.8	16.6	15.0	18.9	20.1	21.5	26.1	29.9
Minimale	29.4		17.7	14.2	11.1	09.5	8.9	12.4	12.7	14.9	17.4	21.1	22.1	20.9
Humidité de l'air en %	Maximale	89.0	83	87.2	86	89.3	92.6	91.2	90.5	89.3	87	88.2	86.8	87.4
	Minimale	46.8	47.4	60	61.5	60.1	64.8	62.2	64	62.8	50.3	51.9	49.6	57.5
Températures du sol	15 cm	-	24.2	17.9	13.9	12.4	15.2	19	25.1	25.2	36.1	43.2	45	37.4
	25 cm	-	22.5	16.7	12.7	11.3	13.4	17	20.9	22.9	32.8	39.1	39.7	33.2
	30 cm	-	21.3	16.7	12.5	11.1	11.7	15	17.6	19.4	25.1	30.1	31.9	28.6
	50 cm	-	21.7	15.8	11.6	10.3	10.9	14	16.9	18.5	23.8	29.8	30.4	27.4
Vitesse du vent en km/h		-	19	18	17	30	30	30	22	22	24	18	18	20
Evaporation en mm		-	111.5	79.4	79.4	99.6	113.2	121.6	85.7	98.5	146.1	125.1	153.1	106.6
Précipitation en mm		5.4	86.2	156.4	56.3	139.9	94.7	55.1	92.5	186.7	7	00	00	14
Nombre de jours de précipitation		01	05	12	05	12	12	10	08	10	01	00	00	03

APPENDICE B

Suite

Tableau2.7 : Tableau des traitements phytosanitaires appliqués dans l'essai

Nom commercial	Matière active	Concentration	Formulation	Déprédateurs	Cultures	Doses d'utilisation	DAR	N° d'homologation	Firmes	représentation	Observation
ALPHACITIN 5 EC	Alpha-cyperméthrine	50G/L	EC	Puceron	Culture maraichères	35-60cc/hl	7	0745008	ATI	ARD Algérie	Cultures légumières plein champs
APPOLO	Clofentezine	500 G/L	EC	Acariens rouges et jaunes	Cultures maraichères	400 ml/ha	4	R 040181	AAKO BV	Agricom international	Cultures légumières plein champs et sous serre
OCCIDOR 50 SC	Carbendazim	500 G/L	SC	Oïdium	Culture légumières	50-10ml/hl	7	R0846096	AGRIP HAR S.A	Agricom international	Cultures légumières plein champs

APPENDICE B

(Suite)

Tableau 2.4. Tableau des caractéristiques des semences cultivées dans l'essai

Semence	Niébé MOH OUALI	Maïs ILT
Caractéristiques		
Couleur de la graine	Blanc avec œil noir	Jaune/orange
Forme de la graine	Réniforme	Ovale
Texture tégumentaires	Lisse	Lisse
Longueur de la graine (cm)	1	1,3
Largeur de la graine (cm)	0,5	0,4
Poids de 1000 graine (g)	161,7	248,53



Figures c.4 : Photos des semences utilisées dans l'essai à gauche la variété de niébé MOH OUALI et à droite celle du maïs variété ILT

Tableau 2.9: Tableau de l'analyse de l'eau d'irrigation de l'ITCMI

Elément	Unités	Valeurs
Calcium	mg/l	177
Magnésium	mg/l	24
Sodium	mg/l	98
Potassium	mg/l	0
Phosphate	mg/l	0,321
Nitrate	mg/l	54
Chlorures	mg/l	138
Sulfates	mg/l	218
Bicarbonates	mg/l	240
Carbonates	mg/l	0
Oh-	mg/l	0
PH		7,9
CE	mmhos	1,2
Résidus à sec à 105°	mg/l	963
TH	°f	54
TAC	°f	27
TA	°f	0

APPENDICE B

(Suite)

Dosage du calcaire total :

Principe :

On attaque un poids connu de terre par l'acide chlorhydrique, la réaction est :



Cela nous amène à deux méthodes, une volumétrique ou on dose la perte d'acidité d'une solution d'HCL , l'autre gazométrique ou l'on mesure le volume de gaz carbonique dégagé .

Protocole :

- Peser 1g de terre dans un erlenmyer de 250 ml (terre passant au tamis 0.2 mm)
- Ajouter 20 ml exactement mesurés d'HCL N. et 100 ml d'H2O distillée.
- Porter sur bain de sable à 60 °C pendant 45 mn en agitant de temps en temps.
- Faire bouillir quelques minutes
- Laisser refroidir et décanter sur filtre dans une fiole jaugée de 250 ml
- Laver la terre (200 ml eau) et ajuster à 250 ml
- Mesurer 100 ml à l'aide d'une fiole jaugée et transférer dans un bêcher de 400 ml en rinçant la fiole avec quelques ml d'eau distillée.
- Titrer l'acide restant par de la soude N (N') en présence de quelques gouttes de phénolphtaléine avec agitation magnétique. (Apparition d'une couleur. Rouge violacée).

APPENDICE B

(Suite)

Principe de la mesure du pH

le PH mètre mesure la tension entre deux électrodes , l'une de référence , en argent , reliée à la solution à mesurer par un pont de KCL et une électrode sensible aux ions H⁺ formée d'une fine membrane de verre perméable à ces ions et reliée au PH mètre par un pont KCL et un autre fil d'argent la tension mesurée entre les bornes des électrodes sera donc proportionnelle à la concentration en ions H⁺ dans la solution d'extraction de la terre .

cette extraction (rapport 1 / 2,5) peut se faire soit par de l' E . D soit par des solutions plus ou moins concentrées de KCL neutre (le plus souvent en solution N) ou de CaCL₂

Mode opératoire :

- peser 20 g de terre fine (tamisée à 2 mm) dans un bêcher haut de 100 ml.
- ajouter 50 ml d'ED bouillie on de KCL neutre.
- agiter 2mn avec un agitateur magnétique et laisser reposer ½ h.
- après avoir étalonné le pH mètre avec des solutions tampons (en tournant le PH que l'on mesure) , reprendre l'agitation et plonger avec précaution l'électrode dans la suspension de terre .
- faire la lecture du pH lorsque l'aiguille reste stable (quelques secondes à 30 sec)

APPENDICE B

(Suite)

Protocole du dosage de la teneur du phosphore dans le végétal, le sol et les graines

L'analyse du phosphore est effectuée avec 0,1 g de matière sèche des feuilles et des graines. Cependant cette mesure nécessite deux étapes, une phase de digestion selon la méthode de Valizadeh et *al.*, (2003) par l'acide nitrique HNO_3 et l'acide perchlorique HClO_4 , et une étape de détermination de la concentration du phosphore des feuilles par la méthode colorimétrique au vert malachite (Aznar et *al.*, 2007). Et ceci nécessite le broyage de la matière végétale.

1 Digestion

La digestion a été effectuée selon la méthode de Valizadeh et *al.*, (2003). L'échantillon de 0,1 g de matière sèche a été incorporé dans un mélange de 3 ml d'acide nitrique HNO_3 à 70% et 1 ml d'acide perchlorique HClO_4 à 70%. Cette opération est assurée par le chauffage des échantillons avec le mélange d'acide sur un bac à sable jusqu'à obtenir un liquide bien transparent .



Figure appendice c .1 : attaque au acide et chauffage sur des bacs en sable teneur en phosphore du matériel végétal

2 Détermination de la concentration du phosphore

Le dosage du phosphore est effectuée par la méthode colorimétrique au vert

malachite (Aznar et *al.*, 2007).

Le dosage se fait par colorimétrie après formation du complexe phosphomolybdique (1er réactif) associé au vert malachite (2ème réactif). La réaction est alors fixée avec du Polyvinylalcool (PVA) et les échantillons sont mesurés à 630 nm.

APPENDICE B

(Suite)

Protocole du dosage de la teneur de l'azote dans le végéta, le sol et les graines

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



Figure appendice c.2 : appareillage pour dosage de l'azote dans le matériel végétal : minéralisateur à gauche et distillateur à droite.

Partie 1. Digestion

Peser 3 échantillons d'engrais de 0,5000 à 1,0000 g. Transférez quantitativement dans trois tubes numérotés, propres et secs. (Utiliser un marqueur à haute température). Prévoir un témoin. N'oubliez pas d'allumer le bloc chauffant dès le début de l'expérience, la montée en température prend au moins une heure.

- ✚ Ajouter 1,1 g d'acide salicylique et 15 ml d'acide sulfurique concentré dans chacun des tubes. À partir de ce moment, travailler sous la hotte.
- ✚ Chauffer au bain marie pendant 2 minutes.
- ✚ Laisser reposer 20 minutes, brasser plusieurs fois.
- ✚ Ajouter 0,5 g de thiosulfate de sodium ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) , brasser

occasionnellement pendant 5 minutes.

- ✚ Commencer la digestion lentement pendant 10 minutes au bain marie. Laisser ensuite reposer 10 minutes.
- ✚ Ajouter deux comprimés du catalyseur de K_2SO_4 / HgO . Attention de ne pas confondre avec le catalyseur utilisé pour l'analyse de la bière. Utiliser des pinces, évitez de manipuler les pastilles qui contiennent de l'oxyde de mercure avec les doigts.
- ✚ Placer les 4 tubes et leur contenu dans le support. Placer convenablement les pièces de tête pour la récupération des vapeurs sur les tubes. Celles-ci sont reliées à la trompe à eau ouverte au maximum au tout début.
- ✚ Transférez l'ensemble sur le bloc de digestion qui a été préalablement chauffé autour de $375^{\circ}C$. Attention au début : Surveillez attentivement au début de la digestion pour éviter que la réaction ne s'emballe. Si l'ébullition est trop forte au commencement, retirer les tubes partiellement du support en les soulevant, afin d'éviter que le contenu des tubes ne soit aspiré par la trompe à eau.
- ✚ Après environ trois minutes de succion, réduire le débit d'eau de la trompe au minimum afin d'éviter des pertes d'azote.
- ✚ Laisser la digestion s'opérer pendant 60 minutes en augmentant la température du bloc à jusqu'à $420^{\circ}C$ après que la réaction soit commencée.
- ✚ Après que les 60 minutes soient écoulées, mettre des gants et retirer l'ensemble du bloc de digestion tout en laissant la succion s'opérer.
- ✚ Laisser refroidir. Pendant que le refroidissement a lieu, mettre en opération le distillateur. Après que les tubes aient refroidis, fermer la succion et retirer les pièces de tête.

Partie 2. Mise en opération du distillateur et distillation.

- ✚ Vérifier que le niveau de NaOH et d'eau soit suffisant dans les réservoirs.
- ✚ Placer un vase récepteur (erlenmeyer) pour le nettoyage des canalisations à la sortie de l'appareil. La porte de sécurité doit être fermée et il doit y

avoir un tube vide et propre dans le compartiment des tubes. Noter bien qu'en tout temps, l'appareil ne peut fonctionner si cette porte est ouverte. Éviter de la toucher pendant une distillation.

- ✚ Mettre en marche l'appareil
 - ✚ Ouvrir le robinet d'eau froide derrière l'appareil.
 - ✚ En mode manuel, appuyer sur le commutateur « steam ». Après quelques minutes, l'appareil commence à distiller, on poursuit cette distillation jusqu'à ce que l'on ait recueilli quelques millilitres d'eau dans le vase récepteur. Pour arrêter la distillation appuyer sur le bouton «steam» une autre fois. Ceci désactivera le générateur de vapeur et arrêtera la distillation.
 - ✚ Placer un nouveau vase récepteur à la sortie de l'appareil. Celui-ci doit contenir 50,00 d'acide borique 4% et 6 à 7 gouttes de bromocrésol vert (0,1 g dans 100ml d'éthanol). Éviter de toucher le tube de téflon dans l'éprouvette et le tube de verre qui va dans le vase récepteur de manière à ne pas les contaminer.
 - ✚ Ajouter 25,00 ml d'une solution de thiosulfate de sodium (300 g/l) à chaque tube qui contient un échantillon à analyser, ainsi que 3 à 4 gouttes d'huile de silicone qui agira comme anti-mousse.
 - ✚ Pour commencer une distillation, placer un des tubes à analyser dans le compartiment à distillation. Ne fermez pas immédiatement la porte de sécurité. Choisissez le mode automatique. Le mode automatique est choisit lorsque le témoin lumineux (auto/man) est allumé.
 - ✚ Pour l'analyse de l'azote dans un engrais, on utilise les ajustements suivants sur les contrôles de l'appareil.
- | | |
|------------|-----|
| ✚ Alkali : | 2 |
| ✚ Delay : | 0.2 |
| ✚ Steam : | 5.5 |
- ✚ Ces ajustements représentent respectivement le nombre d'ajout de NaOH, dans ce cas ci, 2 ajouts de 25,00 ml, le délais entre les deux ajouts, 0,2 min, et le temps de distillation 5,5 minutes. Ces paramètres sont fournis

dans le manuel d'instruction selon le type d'analyse à effectuer.

- ✚ Fermer la porte, la distillation commence alors automatiquement. Une fois terminée, la distillation s'arrête aussi automatiquement.
- ✚ Récupérer le vase récepteur et titrer le contenu avec HCl 0,05 M. Calculer le pourcentage d'azote.
- ✚ Recommencer la distillation pour chacun des autres échantillons. Notez que si l'appareil n'est pas utilisé pendant une période de plus de trente minutes, il faut recommencer la procédure de nettoyage (étapes 2 à 5) .
- ✚ Pour fermer l'appareil, placer d'abord un tube dans l'unité de distillation, puis procéder au nettoyage en mode manuel. Appuyer sur steam et laisser distiller pendant environ 3 minutes. Une fois terminé, placer un tube à digestion vide et un vase récepteur à la sortie.
- ✚ Éteindre l'appareil.
- ✚ Fermer l'eau
- ✚ Nettoyer le plateau et la plate-forme de l'appareil avec de l'eau et du papier essuie-tout pour garder l'appareil propre. Nettoyer votre surface de travail.
- ✚ Dans la section résultats de votre rapport de laboratoire présenter tous les résultats obtenus sous forme de tableaux et discuter des résultats dans la discussion. Un document précisant les exigences particulières pour le rapport vous sera remis la semaine où l'expérience est effectuée.

APPENDICE C

Modélisation de la variable HP (cm) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	490,000	490,000	11,937	0,009
Résidus	8	328,400	41,050		
Total	9	818,400			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	14,000	3,455	2,306	0,009	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	14,000	3,455	2,306	0,009	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	192,600	A
MP	178,600	B

Modélisation de la variable DP (cm) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,289	0,289	16,514	0,004
Résidus	8	0,140	0,018		
Total	9	0,429			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif

MA-n	~					
MP		0,340	4,064	2,306	0,004	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif	
MA-n	~					
MP		0,340	4,064	2,306	0,004	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	2,580	A
MP	2,240	B

Modélisation de la variable BA (g) niébé:

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	516,386	516,386	167,998	< 0,0001
Résidus	8	24,590	3,074		
Total	9	540,976			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif	
NP ~ NA-						
m		14,372	12,961	2,306	0,001	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif	
NP ~ NA-						
m		14,372	12,961	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	25,682	A

NA-m 11,310 B

Modélisation de la variable BR (g) : niébé

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	1,018	1,018	107,060	< 0,0001
Résidus	8	0,076	0,010		
Total	9	1,094			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	0,638	10,347	2,306	0,001	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	0,638	10,347	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	1,834	A
NA-m	1,196	B

Modélisation de la variable BR (g) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	677,658	677,658	9,935	0,014
Résidus	8	545,672	68,209		
Total	9	1223,331			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
-----------	------------	--------------------	-----------------	------------	--------------

MA-n	~					
MP		16,464	3,152	2,306	0,014	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités		Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n	~					
MP		16,464	3,152	2,306	0,014	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	30,010	A
MP	13,546	B

Modélisation de la variable BA (g) maïs :

Évaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	3243,241	3243,241	10,898	0,011
Résidus	8	2380,721	297,590		
Total	9	5623,962			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités		Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n	~					
MP		36,018	3,301	2,306	0,011	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités		Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n	~					
MP		36,018	3,301	2,306	0,011	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	123,996	A

MP 87,978 B

Annexe 4 : Modélisation de la variable NDN niébé:

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	1416,100	1416,100	8,392	0,020
Résidus	8	1350,000	168,750		
Total	9	2766,100			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	23,800	2,897	2,306	0,020	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	23,800	2,897	2,306	0,020	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	35,200	A
NA-m	11,400	B

Modélisation de la variable PSN(g) niébé:

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,001	0,001	16,600	0,004
Résidus	8	0,001	0,000		
Total	9	0,002			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
-----------	------------	--------------------	-----------------	------------	--------------

NP ~ NA- m	0,021	4,074	2,306	0,004	Oui
---------------	-------	-------	-------	-------	-----

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA- m	0,021	4,074	2,306	0,004	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	0,038	A
NA-m	0,017	B

Modélisation de la variable PSF (ppm)/P Olsen niébé :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	74,955	74,955	32,322	0,000
Résidus	8	18,552	2,319		
Total	9	93,508			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NA-m ~ NP	5,476	5,685	2,306	0,001	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NA-m ~ NP	5,476	5,685	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NA-m	21,649	A
NP	16,173	B

Modélisation de la variable PH maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,222	0,222	10,110	0,013
Résidus	8	0,176	0,022		
Total	9	0,398			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	0,298	3,180	2,306	0,013	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	0,298	3,180	2,306	0,013	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	7,828	A
MP	7,530	B

Modélisation de la variable PH niébé :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,016	0,016	6,400	0,035
Résidus	8	0,020	0,002		
Total	9	0,036			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-	0,080	2,530	2,306	0,035	Oui

 m

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	0,080	2,530	2,306	0,035	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	8,020	A
NA-m	7,940	B

Modélisation de la variable NFVR(mg/100g) niébé :

 Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	3,505	3,505	387,681	< 0,0001
Résidus	8	0,072	0,009		
Total	9	3,577			

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NA-m ~ NP	1,184	19,690	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NA-m	3,900	A
NP	2,716	B

Modélisation de la variable NFVA(mg/100g) niébé :

 Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
--------	-----	------------------	-------------	-------------	--------

Modèle	1	35,156	35,156	829,132	< 0,0001
Résidus	8	0,339	0,042		
Total	9	35,495			

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NA-m ~					
NP	3,750	28,795	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NA-m	12,792	A
NP	9,042	B

Modélisation de la variable NFVR(mg/100g) mais :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	1,594	1,594	11,818	0,009
Résidus	8	1,079	0,135		
Total	9	2,673			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	0,799	3,438	2,306	0,009	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	0,799	3,438	2,306	0,009	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	3,826	A

MP 3,028 B

Modélisation de la variable NFVA(mg/100g) mais :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	2,785	2,785	11,142	0,010
Résidus	8	2,000	0,250		
Total	9	4,785			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	1,056	3,338	2,306	0,010	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~					
MP	1,056	3,338	2,306	0,010	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	10,498	A
MP	9,443	B

Modélisation de la variable NG(mg/100g) niébé :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	4,744	4,744	15,604	0,004
Résidus	8	2,432	0,304		
Total	9	7,176			

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif

NP ~ NA-					
m	1,378	3,950	2,306	0,004	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	12,450	A
NA-m	11,073	B

Modélisation de la variable NG(mg/100g) maïs:

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	1,558	1,558	16,073	0,004
Résidus	8	0,776	0,097		
Total	9	2,334			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	0,790	4,009	2,306	0,004	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	0,790	4,009	2,306	0,004	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	8,480	A
MP	7,691	B

Modélisation de la variable PFVR(mg / g) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	20,847	20,847	6,393	0,035
Résidus	8	26,087	3,261		
Total	9	46,934			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	2,888	2,528	2,306	0,035	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	2,888	2,528	2,306	0,035	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	14,081	A
MP	11,193	B

Modélisation de la variable PFVA (mg / g) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	13,684	13,684	104,674	< 0,0001
Résidus	8	1,046	0,131		
Total	9	14,730			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MP ~ MA-n	2,340	10,231	2,306	0,001	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MP ~ MA-n	2,340	10,231	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MP	5,836	A
MA-n	3,496	B

Modélisation de la variable PFVR(mg / g) niébé :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,134	0,134	0,259	0,625
Résidus	8	4,132	0,516		
Total	9	4,265			

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NA-m ~ NP	0,231	0,509	2,306	0,625	Non

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NA-m	10,448	A
NP	10,217	A

Modélisation de la variable PFVA (mg / g) niébé :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	0,153	0,153	0,972	0,353
Résidus	8	1,262	0,158		
Total	9	1,415			

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-m	0,248	0,986	2,306	0,353	Non

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	6,217	A
NA-m	5,969	A

Modélisation de la variable PG(mg / g) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	4,577	4,577	9,020	0,017
Résidus	8	4,060	0,507		
Total	9	8,637			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	1,353	3,003	2,306	0,017	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	1,353	3,003	2,306	0,017	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	15,887	A
MP	14,534	B

Modélisation de la variable PG (mg / g) du niébé

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
-----------	------------	--------------------	-----------------	------------	--------------

				Diff	
NP ~ NA-					
m	0,592	2,197	2,306	0,039	oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements	
NP	4,574	A	
NA-m	3,982		B

Modélisation de la variable RD(Q.ha-1) niébé:

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	14,240	14,240	24,382	0,001
Résidus	8	4,672	0,584		
Total	9	18,913			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-					
m	2,387	4,938	2,306	0,001	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
NP ~ NA-					
m	2,387	4,938	2,306	0,001	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
NP	5,259	A
NA-m	2,873	B

Modélisation de la variable RD(Q.ha-1) maïs :

Evaluation de la valeur de l'information apportée par les variables ($H_0 = Y = \text{Moy}(Y)$) :

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	F de Fisher	Pr > F
Modèle	1	309,104	309,104	8,362	0,020
Résidus	8	295,737	36,967		
Total	9	604,841			

Tukey (HSD) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	11,119	2,892	2,306	0,020	Oui

Valeur critique du d de Tukey : 3,261

Newman-Keuls (SNK) / Analyse des différences entre les groupes avec un intervalle de confiance à 95,00 % :

Modalités	Différence	Différence réduite	Valeur critique	Pr. > Diff	Significatif
MA-n ~ MP	11,119	2,892	2,306	0,020	Oui

Classement et regroupements des groupes non significativement différents :

Modalités	Moyenne	Regroupements
MA-n	50,630	A
MP	39,511	B

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. <http://www.fao.org/french/newsroom/news/2002/7833-fr.html>
2. LOBELL DB, BURKE MB, TEBALDI C, MASTRANDREA MD, FALCON WP, NAYLOR RL. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* 2008 ; 319 : 607-10.
3. VANCE C. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. *Plant nutrition in a world of declining renewable resources. Plant Physiol* 2001 ; 127 : 390-7.
4. GRIFFON, M. 2006. Nourrir la planète. Odile Jacob Sciences 456pp.
5. PARMENTIER, B., 2007. Nourrir l'humanité, les grands problèmes de l'agriculture mondiale. (Eds) Éditions La Découverte, Paris, France.
6. GRIFFON, M., 1999. Développement durable et agriculture: la révolution doublement verte. *Cah. Agric.* 8, 259-267.
7. DORE, T., LE BAIL, M., ROGER-ESTRADE, J., MARTIN, P., JEUFFROY, M.H., 2006. L'agronomie aujourd'hui. Quae Editions, Versailles, France.
8. MEYNARD, J.M., 2008. Produire autrement: réinventer les systèmes de culture. In: Reau, R., Doré, T. (Eds.), *Des systèmes de culture innovants et durables: quelles méthodes pour les mettre au point et les évaluer?* Educagri, Dijon, pp. 11-27.
9. CASSMAN, K.G. 1999. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceeding of National Academy of Science of the USA* 96, 5952-5959
10. TILMAN, D., KENNETH G., CASSMAN K.G., PAMELA A., MATSON P.A., NAYLOR R., POLASKY S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418:671-677.
11. VANCE, C.P., UHDE-STONE C., ALLAN D.L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157:423- 447.

12. LYNCH, J. P. 2007. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55:493-512.
13. RICHARDSON, A. E., LYNCH J. P., RYAN P. R., DELHAIZE E., SMITH F. A., SMITH S. E., HARVEY P. R., RYAN M. H., VENEKLAAS E. J., LAMBERS H., OBERSON A., CULVENOR R. A., SIMPSON R. J. 2011. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant and Soil* 349:121-156.
14. MALEZIEUX, E., CROZAT Y., DUPRAZ C., LAURANS M., MAKOWSKI D., OZIER-LAFONTAINE H., RAPIDEL, B., De TOURDONNET S., VALANTIN-MORISON M. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29:43-62.
15. WILLEY, R. 1979. Intercropping-its importance and research needs. 1. Competition and yield advantages. *Field Crop Abstracts* 32:1-10.
16. OFORI, F., STERN W.R. 1987. Cereal-legume intercropping systems. *Advance in Agronomy* 41:41-90.
17. FILLERY I.R.P., 2001. The fate of biologically fixed nitrogen in legume-based dryland farming systems: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41, 361-381.
18. LOUARN G., CHENU K., FOUNIER C., ANDRIEU B., GIAUFFRET C., 2008. Relative contributions of light interception and radiation use efficiency to the reduction of maize productivity under cold temperatures. *Functional Plant Biology* 35, 885-899.
19. MAESTRE, F.T., CALLAWAY R.M., VALLADARES F., LORTIE C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97:199-205.
20. LI, L., LI S.M., SUN J.H., ZHOU L.L., BAO X.G., ZHANG H.G., ZHANG F.S. 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:11192-11196.
21. HARMSSEN M., 2007. Measuring bioavailability: from a scientist approach to

- standard methods. *Journal of Environmental Quality* 36: 1420-1428.
22. MILLER, A.J., CRAMER M.D. 2005. Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant and Soil* 274:1-36.
 23. RENTSCH, D., SCHMIDT S., TEGEDER M. 2007. Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds in plants. *Febs Letters* 581: 2281-2289.
 24. NASHOLM, T., KIELLAND K., GANETEG U. 2009. Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist* 182: 31-48.
 25. RICHARDSON, A.E., BAREA J.M., McNeill A.M., Prigent-Combaret C. 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil* 321:305–339.
 26. DARRAH P., 1993. The rhizosphère and plant nutrition: a quantitative approach. *Plant Soil*, 155-156, 1-120.
 27. HINSINGER, P. 1998. How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Advance in Agronomy* 64:225-265.
 28. HINSINGER P., GOBRAN G.R., GREGORY P.J., WENZEL W.W. 2005. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist* 168: 293–303.
 29. RENGEL, Z., MARSCHNER P. 2005. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. *New Phytologist* 168:305-312.
 30. GREGORY, P. J. 2006. Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science? *European Journal of Soil Science* 57:2-12.
 31. HINSINGER, P., BENGOUGH A.G., VETTERLEIN D., YOUNG I.M. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321:117–152.
 32. DAKORA, F. D., PHILLIPS D. A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*: 245:35-47.
 33. WHALLEY, W. R., RISELEY B., LEEDS-HARRISON P. B., BIRD N. R. A., LEECH P. K., ADDERLEY W. P. 2005. Structural differences between bulk and rhizosphere soil. *European Journal of Soil Science* 56:353-360.
 34. HINSINGER, P., A. G. BENGOUGH, D. VETTERLEIN, and I. M. YOUNG. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321:117-152.
 35. GUIDI, G., POGGIO G., PETRUZZELLI G. 1985. The porosity of soil aggregates from bulk soil and from the soil adhering to roots. *Plant and Soil* 87:

311-314.

36. DEXTER, A. R. 1987. Compression of soil around roots. *Plant and Soil* 97:401-406.

37. CZARNES, S., HILLER S., DEXTER A. R., HALLETT P. D., BARTOLI F. 1999. Root : soil adhesion in the maize rhizosphere: the rheological approach. *Plant and Soil* 211:69-86.

38. KABIR, Z., KOIDE R. T. 2000 The effect of dandelion or a cover crop on mycorrhiza inoculums potential, soil aggregation and yield of maize. *Agriculture Ecosystems and Environment* 78:167-174.

39. CARAVACA, F., M. AIGUACIL M., TORRES P., ROLDAN A. 2005. Plant type mediates rhizospheric microbial activities and soil aggregation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma* 124:375-382.

40. MORENO-ESPINDOLA, I. P., RIVERA-BECERRIL F., FERRARA-GUERRERO M. d. J., De LEON-GONZALEZ F. 2007. Role of root-hairs and hyphae in adhesion of sand particles. *Soil Biology and Biochemistry* 39:2520-2526.

41. Morel, J. L., HABIB, L., PLANTUREUX, S., GUCKERT, A. 1991. Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant and Soil*, 136, 111-119.

42. WATT, M., MC CULLY M. E., JEFFREE C. E. 1993. Plant and bacterial mucilages of the maize rhizosphere - comparison of their soil binding-properties and istochemistry in a model system. *Plant and Soil* 151:151-165.

43. CZARNES, S., HALLETT P. D., BENGOUGH A. G., YOUNG I. M. 2000. Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science* 51:435-443.

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

45. OBURGER, E., JONES D. L., WENZEL W. W. 2011. Phosphorus saturation and pH differentially regulate the efficiency of organic acid anion-mediated P solubilization mechanisms in soil. *Plant and Soil* 341:363-382.

46. BOLAN, N. S., ELLIOTT J., GREGG P. E. H., WEIL S. 1997. Enhanced dissolution of phosphate rocks in the rhizosphere. *Biology and Fertility of Soils* 24:169-174.

47. JONES, D. L. 1998. Organic acids in the rhizosphere - a critical review. *Plant and Soil* 205:25- 44.

48. NEUMANN, G., ROMHELD V. 1999. Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant and Soil* 211:121–130.;
49. PEARSE, S. J., VENEKLAAS E. J., CAWTHRAY G. R., BOLLAND M. D. A., LAMBERS H. 2006. Carboxylate release of wheat, canola and 11 grain legume species as affected by phosphorus status. *Plant and Soil* 288:127-139.
50. 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.
51. MARSCHNER, H.1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*, Ed 2. Academic Press, London 889pp.
52. YADAV, R. S., TARAFDAR J. C. 2001. Influence of organic and inorganic phosphorus supply on the maximum secretion of acid phosphatase by plants. *Biology and Fertility of Soils* 34: 140–143.
53. LI, S.M., LI L., ZHANG F.S., TANG C. 2004. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping. *Annals of Botany* 94:297–303.
54. VENTERINK, H.O. 2011. Legumes have a higher root phosphatase activity than other forbs, particularly under low inorganic P and N supply. *Plant and Soil* 347:137–146.
55. LI, M., OSAKI M., RAO I.M., TOSHIKI TADANO, T. 1997. Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus-deficient conditions. *Plant and Soil* 195:161–169.
56. HILTNER, L. 1904. Über neuere Erfahrungen und Problem auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grundungung und Brache. *Arbeiten der Deutsche Landwirtschaftliche Gesellschaft* 98:59–78.
57. GRAYSTON, S. J., VAUGHAN, D., JONES, D. 1996. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: The importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*, 5, 29-56.
58. JONES, D. L., NGUYEN C., FINLAY R. D. 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil* 321:5-33.
59. WALKER T.S., BAIS H.P., GROTEWOLD E., VIVANCO J.M., 2003. Root exudation and rhizosphèrique biology. *Plant Physiol.* 132: 44-51 pp.
60. HARTMANN, A., SCHMID M., VAN TUINEN D., BERG G. 2009. Plant-driven

- selection of microbes. *Plant Soil* 321:235–257.;
61. DENNIS, P.G., MILLER A.J., HIRSCH P.R. 2010. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbial Ecology* 72:313–327.
 62. RICHARDSON, A. E., SIMPSON R. J. 2011. Soil Microorganisms Mediating Phosphorus Availability. *Plant Physiology* 156:3989-3996.
 63. LYNCH, J.P. 1995. Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiology* 109:7-13.
 64. CZARAN, T., BARTHA S. 1992. Spatiotemporal dynamic-models of plant populations and communities. *Trends in ecology and environment* 7: 38-42.
 65. HUSTON, M. A., DE ANGELIS D. L. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist* 144:954–977.
 66. CASPER, B.B., JACKSON R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545–70.
 67. DUNBABIN, V. M., DIGGLE A. J., RENGEL Z. 2002. Simulation of field data by a basic threedimensional model of interactive root growth. *Plant and Soil* 239:39-54.
 68. CASPER, B.B., SCHENK H.J., JACKSON R.B. 2003. Defining a plant's belowground of influence. *Ecology* 84:2313-2321.
 69. BERGEZ, J.E., COLBACH, N., CRESPO, O., GARCIA, F., JEUFFROY, M.H., JUSTES, E., LOYCE, C., MUNIER- JOLAIN, N., SADOK, W., 2009. Designing crop management systems by simulation. *European Journal of Agronomy*, in press, doi:10.1016/j.eja.2009.06.001.
 70. CALLAWAY, R.M., PNNINGS S.C., RICHARDS C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84:1115-1128.
 71. HODGE, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162:9-24.
 72. HINSINGER, P., BRAUMAN A., DEVAU N., GERARD F., JOURDAN C., LACLAU J-P., Le CADRE E., JAILLARD B. 2011. Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant and Soil* 348:203-218.
 73. WILLEY, R. 1979. Intercropping-its importance and research needs. 1. Competition and yield advantages. *Field Crop Abstracts* 32:1-10.

74. SCHOONHOVEN, L.M., VAN LOON, J.J.A., MARCEL DICKE, M., 2005. *Insect-Plant Biology*, Eds Oxford Biology, Oxford United kingdom, 421pp.
75. HAUGGAARD-NIELSEN, H., AMBUS, P., JENSEN, E.S., 2001b. Reintroducing grain legume-cereal intercropping for increased protein production in European cropping systems. 4th European conference on grain legumes. AEP, Cracow, Poland, pp. 52-53.
76. BELLOSTAS, N., JENSEN, E.S., 2004. Intercropping of cereals and grain legumes in European organic farming systems - INTERCROP. *Grain legumes*, pp. 14-15.
77. AYKROYD W.R., DOUGHTY J., 1982. *Legumes in human nutrition*. Rome, Italy, FAO.
78. MAZOYER M., ROUDARD L., 1997. *Histoire des agricultures du monde. Du néolithique à la crise contemporaine*. Paris, Le Seuil.
79. JUSTES E., BEDOUSSAC L., PRIEUR L., 2009. Est-il possible d'améliorer le rendement et la teneur en protéines du blé an agriculture biologique au moyen de cultures intermédiaires ou de cultures associées ? *Innovations Agronomiques* 4, 165-176.
80. HERVIEU B., 2002. Multi-functionality: a conceptual framework for a new organisation of research and development on grasslands and livestock systems. In: J.L. Durand et al. (Eds.), *Multi-function grasslands. Quality forages, animal products and landscapes*. 19th General meeting of the EGF, pp 1-2.
81. SHEARER, G. & KOHL, D.H., 2003. N₂ fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. *Aus. J. Plant Physiol.* 13, 699- 756.
82. SCHINDLER, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes: Natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes. *Science* 195:260–262.
83. HARTWIG U.A., 1998. The regulation of symbiotic N₂ fixation: a conceptual model of N feedback from the ecosystem to the gene expression level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 92-120.
84. DELGADO, A, CAMPILLO C., TORRENT J. 2010. Limitations of the Olsen method to assess plantavailable phosphorus in reclaimed marsh soils. *Soil Use and Management* 26:133- 140.
85. NAUDIN C., CORRE-Hellou G., PINEAU S., JEUFFROY M.H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: crop

- growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119, 2-11.
86. 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., 2010. Competitive ability of pea-barley intercrops against weeds and interactions with crop productivity and soil N acquisition. *Field Crops Research*, sous presse.
87. SOLTNER, D., 2005. Les grandes productions végétales. 20eme Edition. Collection sciences et techniques agricoles. Bressuire, France, 472 p.
88. BAYA M., 1997. Maïs (*Zea mays* L.). In : Jaritz G. et Bonnejmame M., 1997. Production et utilisation des cultures fourragères au Maroc. Rebat, 244-253.
89. HAYNES R.J., 1980. Competitive aspects of the grass-legume association. *Adv Agron* 33, 227-261.
90. SAWADOGO A., 2009. Evaluation de la production du niébé (*Vigna unguiculata* CL.) Walpers) en condition de stress hydrique: contribution au phénotypage et à la sélection du niébé pour la résistance à la sécheresse. Mémoire d'ingénieur agronome. Université Polytechnique De Bobo-Dioulasso. 90 pp.
91. WERNER J., 1992. Physiology of nitrogen-fixing legume nodules: compartments and functions. In: G. S. Stacey, R. H. Burris and H. J. Evans (Eds), *Biological Nitrogen Fixation*. Kluwer Academic Publishers. pp 399-431.
92. FRAME J., 2005. Forage legumes for temperate grasslands. FAO, Science Publishers. Hamilton, New Zealand, 309 p.
93. JENSEN E.S., 1996a. Grain yield, symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant Soil* 182, 25-38.
94. TSUBO, M., WALKER, S., MUKHALA, E., 2001. Comparisons of radiation use efficiency of mono/inter-cropping systems with different row orientations. *Field Crop Res.* 71, 17-29.
95. KINANE, J., LYNKJAER, M.F., 2002. Effect of barley-legume intercrop on disease frequency in an organic farming system. In: Efp, t.C. (Ed.), *Plant Prot. Sci. Plant Prot. Sci.*, Prague, Czech Republic, pp. 227-231.
96. SINOQUET H., CALDWELL R.M., 1995. Estimation of light capture and partitioning in intercropping systems. In: H. Sinoquet et P. Cruz (Eds), *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA Editions, Paris. pp 79-97.
97. LEMAIRE G., 1995. Ecophysiological approaches to intercropping. In: H. Sinoquet and P. Cruz. (Eds). *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA

Editions, Paris : 9-25.

98. WALLACE J. S., 1995. Towards a coupled light partitioning and transpiration model for use in intercrops and agroforestry. In: H. Sinoquet et P. Cruz (Eds), *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA Editions, Paris. pp 153-162.

99. OZIER-LAFONTAINE H., Lafolie F., Bruckler L, Tounebize R., Mollier A., 1998. Modelling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant and Soil* 204, 183-201.

100. JACKSON R.B., SPERRY J.S., DAWSON T.E., 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5, 482-488.

101. DAVIES A.. 2001. Competition between grasses and legumes in established pastures. In: Tow P.G., Lazenby A. (Eds), *Competition and succession in pastures*. CABI Publishing. pp 63-83.

102. EHLERS JD, HALL AE (1997) Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Field Crops Res* 53:187–204

103. HALL AE, PATEL PN (1985) Breeding of resistance to drought and heat. In: Singh SR, Rachie KO (eds) *Cowpea research. Production and utilization*. Wiley, New York, pp 137–151

104. CHEVALIER A (1944) Le dolique de Chine en Afrique. Son histoire, ses affinités, les formes sauvages et cultivées. Son rôle dans l'alimentation indigène et en agriculture tropicale et sub-tropicale. *Rev Bot Appl Agric Trop* 24:128– 152

105. LEDGARD S.F., 1991. Transfer of fixed nitrogen from white clover to associated grasses in swards grazed by dairy cows, estimated using N dilution methods. *Plant and Soil* 131, 215-223.

106. LITHOURGIDIS, A.S., DORDAS, C.A., DAMALAS, C.A., VLACHOSTERGIOS, D.N., 2011. Annual intercrops: an alternative pathway for sustainable agriculture. *Australien Journal of crop science*, 5(4), 396-410.

107. RENO A. et DEGUINE J-P., 2002. La protection contre les maladies et les ravageurs. C1RAD. 31p.

108. BLACKSHAW, R. E., MOLNAR, L. J. et MOYER, J. R. 2010. Utilité d'une culture intercalaire de blé d'hiver doublée d'une cultureabri de légumineuse dans la zone mi-aride des Prairies canadiennes. *Can. J. Plant Sci.* 90: 479_488.

109. MATUSO J.M.M., MUGWE J.N., MUCHERU-MUNA M., 2012. Potential role of cereal- legume intercropping systems in integrated soil fertility management in

smallholder farming systems of sub-Saharan Africa. Third RUFORUMBiennial Meeting. Entebbe, Uganda. 1817-1843 pp.

110. COLLINS R. P., FOTHERGILL M., MACDUFF J.H., PUZIO S., 2003. Morphological compatibility of white clover and perennial ryegrass cultivars grown under two nitrate levels in flowing solution culture. *Ann Bot* 92, 247-258.

111. MAIRE V., GROSS N., DA SILVEIRA PONTES L., PICON-COCHARD C., SOUSSANA J.F., 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* 23, 668-679.

112. VOISIN A.S., SALON C., MUNIER-JOLAIN N.G., Ney B., 2002. Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 243, 31-42.

113. GONZALES-DUGO V., DURAND J. L., GASTAL F., 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 529-544.

114. DURAND J.-L., GONZALEZ-DUGO V., GASTAL F., 2010. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 231-243.

115. FUJITA, K., OFOSU-BUDU, K.G., OGATA, S., 1992. Biological nitrogen fixation in mixed legumecereal cropping systems. *Plant Soil* 141, 155-175.

116. HAUGGAARD-NIELSEN, H., AMBUS, P., JENSEN, E.S., 2001a. Interspecific competition, N use and interference with weeds in pea-barley intercropping. *Field Crop Res.* 70, 101-109.

117. CORRE-HELLOU, G., CROZAT, Y., 2004. Interspecific competition for soil N in pea-barley mixtures during the vegetative phase and consequences of N₂ fixation. 5th Conference on Grain Legumes, Dijon, France, pp. 65-66.

118. CORRE-HELLOU, G., BRISSON, N., LAUNAY, M., FUSTEC, J.I., CROZAT, Y., 2007. Effect of root depth penetration on soil nitrogen competitive interactions and dry matter production in peab barley intercrops given different soil nitrogen supplies. *Field Crops Res.* 103, 76--85.

119. CORRE-HELLOU G., FUSTEC J., CROZAT Y., 2006. Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea-barley intercrops. *Plant and Soil* 282, 195-208.

120. TA T.C., FARIS M.A., 1987. Effects of Alfalfa Proportions and Clipping Frequencies on Timothy-Alfalfa Mixtures. II. Nitrogen Fixation and Transfer. *Agron*

J 79, 820-824.

121. WICHERN F., EBERHARDT E., MAYER J., JOERGENSEN R.G., MÜLLER T., 2008. Nitrogen rhizodeposition in agricultural crops: Methods, estimates and future prospects. *Soil Biol Biochem* 40, 30–48.

122. FUSTEC J., LESUFFLEUR F., MAHIEU S., CLIQUET J-B., 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 57-66.

123. HOGH-JENSEN, H., J. K. SCHJOERRING, and J. F. SOUSSANA. 2002. The influence of phosphorus deficiency on growth and nitrogen fixation of white clover plants. *Annals of Botany* 90: 745-753.

124. HØGH-JENSEN H., SCHJOERRING J.K., 2001. Rhizodeposition of nitrogen by red clover, white clover and ryegrass leys. *Soil Biol Biochem* 33, 439–448.

125. MAHIEU S., FUSTEC J., FAURE M-L., CORRE-HELLOU G., CROZAT Y., 2007. Comparison of two N-15 labelling Methods for assessing nitrogen rhizodeposition of pea. *Plant and Soil* 295, 193-205.

126. DUBACH M., RUSSELLE M.P., 1994. Forage Legume Roots and Nodules and Their Role in Nitrogen Transfer. *Agron J* 86, 259-266.

127. MARRIOT C., HAYSTEAD A., 1993. Nitrogen fixation and transfer. In: A. Davies, R. D. Baker, S. A. Grant and A. Laidlaw (Eds). *Sward Measurement Handbook*. Reading, The British Grassland Society. pp 245-264.

128. FILLERY I.R.P., 2001. The fate of biologically fixed nitrogen in legume-based dryland farming systems: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41, 361-381.

129. WANG D., MARSCHNER P., SOLAIMAN Z., RENGEL Z., 2007. Growth, P uptake and rhizosphere properties of intercropped wheat and chickpea in soil amended with iron phosphate or phytate. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 249-256.

130. BAIS H.P., WEIR T.L., PERRY L.G., GILROY S., VIVANCO J.M., 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Reviews in Plant Biology* 57, 233-266.

131. GUNES A., BAGCI E.G., INAL A., 2007. Interspecific facilitative root interactions and rhizosphere effects on phosphorus and iron nutrition between mixed grown chickpea and barley. *Journal of Plant Nutrition* 30, 1455-1469.

132. LI, H., SHEN J., ZHANG F, CLAIROTTE M., DREVON J.J., Le CADRE E.,

- HINSINGER P. 2008. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant and Soil* 312:139–150.
133. MC KANE, R.B., JOHNSON L.C., SHAVER G.R., NADELHOFFER K.J., RASTETTER E.B., Fry, B., GIBLIN A.E., KIELLANDK K., KWIATKOWSKI B.L., LAUNDRE J.A., MURRAY G., 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415:68-71.
134. VON FELTEN, S., HECTOR A., BUCHMANN N., NIKLAUS P. A., SCHMID B., SCHERER-LORENZEN M. 2009. Belowground nitrogen partitioning in experimental grassland plant communities of varying species richness. *Ecology* 90:1389-1399.
135. SCHENK, H.J. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology* 94:725– 739.
136. GONKHAMDEE, S., PIERRET A., MAEGHT J.L., SERRA V., PANNENGPETCH K., DOUSSAN C., PAGES L. 2010. Effects of corn (*Zea mays* L.) on the local and overall root development of young rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muel. Arg). *Plant and Soil* 334:335-351.
137. CAHILL, J.F., MC NICKLE G.G., HAAG J.J, LAMB E.G., NYANUMBA S.M., St Clair C.C. 2010. Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science* 328:1657.
138. NOVOPLANSKY, A. 2009. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant Cell and Environment* 32:726-741.
139. HERBEN T., NOVOPLANSKY A. 2010. Fight or flight: plastic behavior under self-generated heterogeneity. *Evolutionary Ecology* 24:1521-1536.
140. De KROON, H., HENDRIKS M., Van RUIJVEN J., RAVENEK J., PADILLA F. M., JONGEJANS E., VISSER E. J. W., MOMMER L. 2012. Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *Journal of Ecology* 100:6-15.
141. LI, L., SUN J., ZHANG F., GUO T., BAO X., SMITH F.A., SMITH S.E. 2006. Root distribution and interactions between intercropped species. *Oecologia*, 147:280-290.
142. FANG, S., GAO X., DENG, Y., CHEN X., LIAO H. 2011. Crop root behavior Coordinates phosphorus status and neighbors: from field studies to three-

dimensional in situ. Reconstruction of Root System Architecture. *Plant Physiology* 155:1277-1285.

143. GRUNTMAN, M., A. NOVOPLANSKY. 2004. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:3863-3867.

144. CORRE-HELLOU, G., CROZAT Y. 2005. Assessment of root system dynamics of species grown in mixtures under field conditions using herbicide injection and ¹⁵N natural abundance methods: A case study with pea, barley and mustard. *Plant and Soil* 276:177-192

145. GAO, Y., DUAN A., QIU X., LIU Z., SUN J., ZHANG J., WANG H. 2010. Distribution of roots and root length density in a maize/soybean strip intercropping system. *Agricultural Water Management* 98:199-212.

146. JOBBAGY, E.G. JACKSON R.B. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53:51–77.

147. FRIDLEY, J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93: 514-526.

148. FAN, F., ZHANG F., SONG Y., SUN J., BAO X., GUO T., LI L. 2006. Nitrogen fixation of faba bean (*Vicia faba* L.) interacting with a non-legume in two contrasting intercropping systems. *Plant and Soil* 283:275-286.

149. BEDOUSSAC, L., JUSTES E. 2010. The efficiency of a durum wheat-winter pea intercrop to improve yield and wheat grain protein concentration depends on N availability during early growth. *Plant and Soil* 330:19–35.

150. LI, Y.-Y., YU C.B., CHENG X., LI C.J., SUN J.H., ZHANG F.S., LAMBERS H., LI L. 2009. Intercropping alleviates the inhibitory effect of N fertilization on nodulation and symbiotic N₂ fixation of faba bean. *Plant and Soil* 323:295-308.

151. MILLER, A.E., BOWMAN W.D., 2003. Alpine plants show species-level differences in the uptake of organic and inorganic nitrogen. *Plant and Soil* 250, 283–292.

152. MILLER, A.E., BOWMAN W.D., NASH SUDING K. 2007. Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: neighbor identity matters. *Ecology* 88:1832-1840.

153. ASHTON, I. W., MILLER A. E., BOWMAN W. D., SUDING K. N. 2008. Nitrogen preferences and plantsoil feedbacks as influenced by neighbors in the alpine tundra. *Oecologia* 156:625– 636.

154. XIAO, Y. B., LI L., ZHANG F. S. 2004. Effect of root contact on interspecific

competition and N transfer between wheat and fababean using direct and indirect N-15 techniques. *Plant and Soil* 262:45-54.

155. CU, S.T.T, HUTSON J., SCHULLER K.A. 2005. Mixed culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat. *Plant and Soil* 272:143–151.

156. HOOPER, D. U., DUKES J. S. 2004.overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7:95-105.

157. FARGIONE, J., TILMAN D. 2005. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C-4 bunchgrass. *Oecologia* 143: 598-606.

158. JAMES, J. J., DAVIES K. W., SHELEY R. L., AANDERUD Z. T. 2008. Linking nitrogen partitioning and species abundance to invasion resistance in the Great Basin. *Oecologia* 156:637-648.

159. ONG, C. K., LEAKEY R. R. B. 1999. Why tree-crop interactions in agroforestry appear at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs. *Agroforestry Systems* 45:109-129.

160. KELTY, M. J. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233:195-205.

161. WILSON, J. B. 1988. A review of evidence on the control of shoot-root ratio, in relation to models. *Annals of Botany* 61:433-449.

162. MOLLIER, A., PELLERIN S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany* 50:487-497.

163. FORDE, B., LORENZO H. 2002. The nutritional control of root development. Interactions in the root environment: an integrated approach. Proceedings of the Millennium Conference on Rhizosphere Interactions, IACR-Rothamsted, UK, 10-12 April 2001.

164. SCHMIDT, W. 2003. Iron solutions: acquisition strategies and signaling pathways in plants. *Trends in Plant Science* 8: 188-193.

165. TANG, C., DREVON J. J., JAILLARD B., SOUCHE G., HINSINGER P. 2004. Proton release of two genotypes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as affected by N nutrition and P deficiency. *Plant and Soil* 260:59-68.

166. ROBIN, A., VANSUYT G., HINSINGER P., MEYER J. M., BRIAT J. F., LEMANCEAU P. 2008. Iron dynamics in the rhizosphere consequences for plant

health and nutrition. *Advances in Agronomy* 99:183-225.

167. KEERTHISINGHE, G., HOCKING P. J., RYAN P. R., DELHAIZE E. 1998. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell and Environment* 21:467-478.

168. PEARSE, S.J., VENEKLAAS E.J., CAWTHRAY G.R., BOLLAND M.D.A., Lambers H. 2006. Carboxylate release of wheat, canola and 11 grain legume species as affected by phosphorus status. *Plant and Soil* 288:127–139.

169. HOFFLAND, E., G., FINDENEGG R., NELEMANS J. A. 1989. Solubilization of rock phosphate by rape.2. Local root exudation of organic-acids as a response to P-starvation. *Plant and Soil* 113:161-165.

170. ZHANG, F. S., MA J., CAO Y. P. 1997. Phosphorus deficiency enhances root exudation of lowmolecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raghanus sativus* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. *Plant and Soil* 196:196261–196264

171. GAUME, A., MACHLER F., DE LEON C., NARRO, L. FROSSARD, E., 2001. Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *Plant and Soil* 228:253–264.

172. Dong, D. F., Peng X. X., Yan X. L. 2004. Organic acid exudation induced by phosphorus deficiency and/or aluminium toxicity in two contrasting soybean genotypes. *Physiologia Plantarum* 122:215-222.

173. HOFFLAND, E., WEI C., WISSUWA M. 2006. Organic anion exudation by lowland rice (*Oryza sativa* L.) at zinc and phosphorus deficiency. *Plant and Soil* 283:155-162.

174. WOUTERLOOD, M., CAWTHRAY G. R., SCANLON T. T., LAMBERS H., VENEKLAAS E. J. 2004. Carboxylate concentrations in the rhizosphere of lateral roots of chickpea (*Cicer arietinum*) increase during plant development, but are not correlated with phosphorus status of soil or plants. *New Phytologist* 162:745-753.

175. GODLEWSKI, M., ADAMCZYK B. 2007. The ability of plants to secrete proteases by roots. *Plant Physiology and Biochemistry* 45: 657-664.

176. YUN, S. J., KAEPLER S. M. 2001. Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation. *Plant and Soil* 237:109-115.

177. WANG, X., TANG C., GUPPY C. N., SALE P. W. G. 2008. Phosphorus acquisition characteristics of cotton (*Gossypium hirsutum* L.), wheat (*Triticum*

aestivum L.) and white lupin (*Lupinus albus* L.) under P deficient conditions. *Plant and Soil* 312:117-128.

178. REMANS, T., NACRY P., PERVENT M., GIRIN T., TILLARD P., LEPETIT M., GOJON A. 2006b. A central role for the nitrate transporter NRT2.1 in the integrated morphological and physiological responses of the root system to nitrogen limitation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 140:909-921.

179. CHEN, Y. F., WANG Y., WU W. H. 2008. Membrane transporters for nitrogen, phosphate and potassium uptake in plants. *Journal of Integrative Plant Biology* 50:835-848.

180. Remy, E., CABRITO T. R., BATISTA R. A., TEIXEIRA M. C., SA-CORREIA I., DUQUE P. 2012. The Pht1;9 and Pht1;8 transporters mediate inorganic phosphate acquisition by the *Arabidopsis thaliana* root during phosphorus starvation. *New Phytologist* 195:356-371.

181. SMITH, F. W., S. R. MUDGE, A. L. RAE, and D. GLASSOP. 2003. Phosphate transport in plants. *Plant and Soil* 248:71-83.

182. GOJON, A., NACRY P., DAVIDIAN J.C. 2009. Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 12:328-338.

183. BAO, S. J., AN L. J., SU S., ZHOU Z. J., GAN Y. B. 2011. Expression patterns of nitrate, phosphate, and sulfate transporters in *Arabidopsis* roots exposed to different nutritional regimes. *Botany-Botanique* 89:647-653.

184. SMITH, V. H. 1992. Effects of nitrogen-phosphorus supply ratios on nitrogen-fixation in agricultural and pastoral ecosystems. *Biogeochemistry* 18:19-35.

185. LIU, Y., MI G. H., CHEN F. J., ZHANG J. H., ZHANG F. S. 2012. Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability. *Plant Science* 167:217-223.

186. 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 N₂ fixation. *Field Crops Research* 119:2-11.

187. LEIDI, E. O., RODRIGUEZ-NAVARRO D. N. 2000. Nitrogen and phosphorus availability limit N₂ fixation in bean. *New Phytologist* 147:337-346.

188. GRAHAM, P. H., VANCE C. P. 2000. Nitrogen fixation in perspective: an overview of research and extension needs. *Field Crops Research* 65: 93-106.

189. REED, S. C., SEASTEDT T. R., MANN C. M., SUDING K. N., TOWNSEND A. R., CHERWIN K. L. 2007. Phosphorus fertilization stimulates nitrogen fixation and increases inorganic nitrogen concentrations in a restored prairie. *Applied Soil Ecology* 36: 238-242.
190. ISAAC, M. E., J. HARMAND M., DREVON J. J. 2011. Growth and nitrogen acquisition strategies of *Acacia senegal* seedlings under exponential phosphorus additions. *Journal of Plant Physiology* 168:776-781.
191. HOGH-JENSEN, H., J. K. SCHJOERRING, and J. F. SOUSSANA. 2002. The influence of phosphorus deficiency on growth and nitrogen fixation of white clover plants. *Annals of Botany* 90: 745-753.
192. VITOUSEK, P. M., CASSMAN K., CLEVELAND C., CREWS T., FIELD C. B., GRIMM N. B., HOWARTH R. W., MARINO R., MARTINELLI L., RASTETTER E. B., SPRENT J. I. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57: 1-45.
193. LAMBERS, H., SHANE M.W., CRAMER M.D., PEARSE S.J., VENEKLAAS, E.J. 2006. Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits. *Annals of Botany* 98:693-713.
194. VALIZADEH G.R, RENGEL Z, RATE A.W., 2003. Response of wheat genotypes efficient in P utilisation and genotypes responsive to P fertilisation to different P banding depths and watering regimes. *AustJAgric Res* 54: 59-65 pp.
195. AFNOR. 1969. Dosage spectrophotométrique de l'anhydride phosphorique: méthode vanadomolybdique. AFNOR, Paris, pp 242–246.
196. SHEN QR, CHU GX (2004). Bi-directional nitrogen transfer in an intercropping system of peanut with rice cultivated in aerobic soil. *Biol. Fertil. Soils*. 40: 81-87.
197. WATIKI, J.M., FUKAI, S., BANDA, J.A. & KEATING, B.A., 1993. Radiation interception and growth of maize/cowpea intercrop as affected by maize plant density and cowpea cultivar. *Field Crops Res*. 35, 123- 133.
198. SILWANA, T. T., & LUCAS, E. O., 2002. The effect of planting combinations and weeding and yield of component crops of maize/bean and maize/pumpkin intercrops. *J. Agric Sci*. 138, 193- 200.
199. THWALA, M. G., & OSSOM, E. M., 2004. Legume-maize association influences crop characteristics and yields. 4th international crop science congress. 26 Sep- 01 Oct, 2004. Brisbane, Australia.

200. HUSSAIN, N., SHAMSI, I. H., KHAN, S., AKBAR, H. & SHAH, A. W., 2003. Effect of Legume Intercrops and Nitrogen Levels on the Yield Performance of Maize. *Asian J. of Plant Sciences*. 2(2), 242- 246.
201. MOHAMMED, D. B., OLUFAJO, O. O., SINGH, B. B., MIKO, S., & MOHAMMED, S.G., 2008. Growth and development of components of sorghum/cowpea intercropping in northern Nigeria. *ARPN. J. Agr. Bio. Sci.* 3 (3), 7- 13.
202. LEYLA IDIKUT, ISKENDER TIRYAKI, SELAHATTIN TOSUN AND HUSEYIN CELEP. Nitrogen rate and previous crop effects on some agronomic traits of two corn (*Zea mays* L.) cultivars Maverik and Bora. *African Journal of Biotechnology* Vol. 8 (19), pp. 4958-4963, 5 October, 2009.
203. MASOUMEH SHAHBAZI AND MANSOUR SARAJUOGHI. Evaluating Maize Yield in Intercropping with Mungbean *Annals of Biological Research*, 2012, 3 (3):1434-1436
204. LEGWAILA G.M., MAROKANE T.K., MOJEREMANE W., 2012. Effects of Intercropping on the Performance of Maize and Cowpeas in Botswana. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 2(6): 307-310 pp.
205. ESKANDARI, H., GHANBARI, A., JAVANMARD, A., 2009a. Intercropping of cereals and legumes for forage production. *Notulae Scientia Biologicae*, 1, 07-13.
206. LATATI, M., PANSU ,M., DREVON, J.J., OUNANE, S.M., 2013. Advantage of intercropping maize (*Zea mays* L.) and common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) on yield and nitrogen uptake in Northeast Algeria. *International Journal of Research in Applied Sciences*, 01, 23-29.
207. AYISI, K.K. & MPOSI, M.S., 2001. Grain yield responses and *Chilo partellus* infestation in diverse sorghum-cowpea intercrop arrangements. *S. Afr. J. Plant Soil*. 18 (1), 39- 42.
208. AHMED, S. & RAO, M.R., 1982. Performance of maize-soybean intercrop combinations in the tropics: Results of a multi-location study. *Field Crops Res.* 5. 147- 161.
209. KHAN M.A., NAVEED K., ALI K., AHMAD B. ET JAN S., 2012. Impact of Mungbean- maize intercropping on growth and yield of Mungbean. *Pak. J. Weed Sci. Res.* 18(2): 191-200pp.
210. ONUH M.O., OHAZURIKE N.C. ET IJEZIE A., 2011. Effects of Mungbean / Melon/maize Intercrop on the Growth and Yield of Mungbean (*Vigna mdiata* (L.)

Wilczek) Cultivated in Owerri Rainforest Area. World Journal of Agricultural Sciences 1 (2): 161-165 pp.

211. ABED N.H., 2010. Effet de l'inoculation sur la tolérance de *Visna unguiculata* (L.) walp au stress salin. Mémoire magister. Faculté Des Sciences De L'université D'Oran Es- Senia. 160 p.

212. 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 biology and Biochemistry, 46, 21-33

213. COULIBALY O., HOUSSOU C., 2002. Impact des traitements phytosanitaires du niébé sur l'environnement et la santé des populations : cas de Klouékanmé et de la basse vallée de l'Ouémé .Mémoire de maîtrise professionnelle. Université d'Abomey Calavi (UAC). Bénin. 81 p.

214. ABAIDOO, R. C., GEORGE, T., BOHLOOL, B. B., et SINGLETON, P. W. 1990. Influence of elevation and applied nitrogen on rhizosphere colonization and competition for nodule occupancy by different rhizobial strains on field-grown soybean and common bean. Can. J. Microbiol. 36 : 92-96.

215. ESMAEIL REZAEI-CHIANEH, A. DABBAGH MOHAMMADI NASSAB, M. R. SHAKIBA, K. GHASSEMI-GOLEZANI, S. AHARIZAD and F. SHEKARI Intercropping of maize (*Zea mays* L.) and faba bean (*Vicia faba* L.) at different plant population densities African Journal of Agricultural Research Vol. 6(7), pp. 1786-1793, 4 April, 2011

216. DAHMARDEH, M., GHANBARI, A., SYAHSAR, B.A., RAMRODI, M., 2010. The role of intercropping maize (*Zea mays* L.) and Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) on yield and soil chemical properties. African Journal of Agricultural Research, 5, 631-636.

217. SHEN, Q.R. ET CHU, G.X., 2004. Bi-directional nitrogen transfer in an intercropping system of peanut with rice cultivated in aerobic soil. Biol. Fertil. Soils. 40, 81-87.

218. MARSCHNER, P., CROWLEY D., YANG C.H. 2008. Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type. Plant and Soil 261:199–208.

219. DEVAU, N., HINSINGER P., LE CADRE E., GERARD F. 2011. Root-induced processes controlling phosphate availability in soils with contrasted P-fertilized

treatments. *Plant and Soil*

220. CHAIKA M.K. and NEPALIA V., 2006. Nutrient uptake appraisal of maize intercropped with legumes and associated weeds under the influence of weed control. *Indian J. Agric. Res.*, ed. 2, n°: 40. 86-91 pp.

221. TARAFDAR, J. C., CLAASSEN, N. 1988. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms. *Biology and Fertility of Soils*, 5, 308-312.

222. TANG C., FANG R.Y., RAPHAEL C., 1998. Factors affecting soil acidification under legumes: II. Effect of phosphorus supply, *Aust. J. Agric. Res.* 49: 657-664 pp.

223. ZHANG, F., SHEN, J., LI, L., & LIU, X., 2004. An overview of rhizosphere processes related with plant nutrition in major systems in China. *Plant and Soil*. 260, 89- 99.

224. HINSINGER P., JAILLARD B., 2010. Facilitation de l'acquisition du phosphore dans une association céréale-légumineuse - Etude et modélisation physico-chimique des interactions rhizosphériques sous-jacentes. 4pp.

225. WHITE, R. H., WORSHAM, A. D., & BLUM, U., 1989. Allelopathic potential of legume debris and aqueous extracts. *Weed Science*. 37, 674-679.

226. DEVAU, N, LE CADRE E., HINSINGER P., GERARD F. 2010. A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Annals of Botany* 105:1183–1197.

227. ALHAJI IH (2008). Yield performance of some cowpea varieties under sole and intercropping with maize at bauchi Nigeria WWW. *Ajol. Info.*, 2: 278-291.

228. CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61:306–349

229. ANDRIAMANANJARA A., 2011. système de culture a rotation voandzou - riz pluvial (*Orvza sativa*) sur les hautes terres de Madagascar, rôle du voandzou (*Vigna subterranea*) sur la biodisponibilité du phosphore dans les ferra sols. Thèse de doctorat en science agronomique, école supérieure des sciences agronomiques (ESSA). Madagascar. 168 P

230. BARGAZ A., FAGHIRE M., ABDI N., FARISSI M., Sif! B., JEAN-JACQUES DREVON, MOHAMED IKBAL C., et GHOULAM C., 2012. Effect Low Soil

Phosphorus Availability Increases Acid Phosphatases Activities and Affects P Partitioning in Nodules, Seeds and Rhizosphère of *Phaseolus vulgaris*.

231. HILL JO, SIMPSON RJ, MOORE AD, CHAPMAN DF., 2006. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition. *Plant Soil*. 286 7-19.

232. SHATA S.M., SAFAA, MAHMOUD A. ET HANAN, S. S., 2007. Improving Calcareous Soil Productivity by Integrated Effect of Intercropping and Fertilizer. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 3(6): 733-739 pp.

233. HAYMES, R. Et Lee, H.C., 1999. Competition between autumn and spring planted grain intercrops of wheat (*Triticum aestivum*) and field bean (*Vicia faba*). *Field Crop Res.*, 62, 167-176.

234. DUCHAUFOUR P., 1977. *Pédologie, Tom 1 : Pédogenèse et classification*, Editions Masson, Paris., 477 P.

235. BAIZE D., 1988. *Guide des analyses courantes en pédologie*. Ed. INRA, Paris., 171 P.

236. GAGNARD G., HUGUET C., RYSER J.P., 1988. *L'analyse du sol et du végétal dans la conduite de la fertilisation, le contrôle de la qualité des fruits*. Secrétariat général OILB/SROP.83p.

237. OLESEN, J.E., PETERSEN, B.M., BERNSTEN, J., HANSEN, S., JAMIESON, P.D., THOMSEN, A.G., 2002. Comparison of methods for simulating effects of nitrogen on green leaf area index and dry matter growth in winter wheat. *Field Crop Res.* 74, 131-149.