



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
ECOLE SUPERIEURE DES SCIENCES AGRONOMIQUES



MEMOIRE D'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

**COUPLAGE DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES (CARBONE, AZOTE
ET PHOSPHORE) DANS LES AGROECOSYSTEMES DE
MADAGASCAR**

ANDRIAMANANJARA Andry

Document 1 : Synthèses des résultats des travaux de recherches

Soutenu le 17 Décembre 2018 devant le jury :

RAMAMONJISOA Bruno	Professeur Titulaire, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques	Président
RABEHARISOA Lilia	Professeur Titulaire, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques	Co-Directeur de recherches
DOMINIQUE Masse	Directeur de Recherche, Institut de Recherche pour le Développement	Co-Directeur de recherches
RAZAFIMBELO Tantely	Professeur Titulaire, Laboratoire des Radiosotopes	Rapporteur interne
CHEVALLIER Tiphaine	Chargée de Recherche, HDR, Institut de Recherche pour le Développement	Rapporteur externe
ANDRIANARISOA Blandine	Professeur Emérite, Faculté des Sciences	Examineur
RANDRIAMALALA Josoa Ramarolanonana	Professeur, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques	Examineur

Remerciements

« Je puis tout par celui qui me fortifie »

Ce travail a pu être accompli grâce à l'aide et au soutien de mes collègues chercheurs, mes amis, et ma famille. Le contenu de ce présent mémoire reflète l'évolution de ma carrière scientifique depuis le doctorat au sein d'une équipe multidisciplinaire de chercheurs qui a beaucoup contribué au développement de mes qualités scientifiques et humaines. Je vous dois beaucoup et vous dédie ce manuscrit.

Je tiens à adresser toute ma reconnaissance à toutes ces personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce mémoire.

Mes sincères remerciements à :

- Monsieur **Dominique Masse**, Directeur de Recherche à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR Eco&Sols d'avoir accepté de co-diriger ce travail. Je lui suis reconnaissant pour ses précieux conseils et ses appuis moraux et techniques tout au long de la rédaction de ce mémoire. Les réflexions scientifiques qu'on a eues m'ont surtout permis d'orienter et d'améliorer le contenu de ce présent manuscrit.
- Madame, **Lilia Rabeharisoa**, Professeur Titulaire à l'École Supérieure des Sciences Agronomiques d'avoir accepté d'être le Co-Directeur de Recherche. Vous aviez été à l'origine de ma carrière scientifique depuis ma thèse de doctorat. Elle m'a toujours incité à aller plus loin surtout pour entreprendre ce mémoire.
- Madame **Tantely Razafimbelo**, Professeur Titulaire au Laboratoire des Radiosotopes, qui a accepté d'être le rapporteur interne de ce travail. Je lui remercie également pour ses précieux conseils toujours pertinents. Elle a été au cœur de l'évolution de ma carrière scientifique post-doctorale.
- Madame **Tiphaine Chevallier**, Chargée de Recherche (HDR) à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR Eco&Sols, qui a accepté d'être le rapporteur externe de ce mémoire. J'ai apprécié nos discussions scientifiques, vos remarques et suggestions toujours pertinentes.
- Monsieur **Bruno Ramamonjisoa**, Professeur Titulaire à l'École Supérieure des Sciences Agronomiques qui a accepté d'évaluer ce travail et de présider le jury de ce mémoire.
- Madame **Blandine Andrianarisoa**, Professeur Emérite à la Faculté des Sciences d'avoir accepté d'évaluer ce travail, malgré ses multiples engagements.

- Monsieur **Josoa Randriamalala**, Professeur à l'École Supérieure des Sciences Agronomiques qui a bien voulu accepté d'évaluer le présent mémoire.

Ce travail a été le fruit de nombreuses collaborations et partenariats scientifiques aussi bien national qu'international. Je voudrais remercier :

- Tous mes collègues chercheurs à l'Unité « Biodisponibilité des Nutriments » et « Sols et Changement Climatique » notamment : **Razakamanarivo Herintsitohaina, Rafolisy Tovonarivo, Rabenarivo Michel, Rakotoson Tovohery, Razafindrakoto Malalatiana**, et toute l'équipe de la plateforme analytique du Laboratoire des Radio-Isotopes (dirigée par **Razafimanantsoa Marie-Paule**) et l'équipe administrative (dirigée par **Rasoarimalala Odette**).

- Tous les autres collègues et amis de l'ESSA **Andriamaniraka Harilala, Razafimahatratra Hery, Tahiana Ramanantoandro, Razafindramanana Norosoa Christine, Onja Razanakoto**.

- Tous les collègues de l'IRD UMR Eco&Sols : **Jean Trap, Alain Albrecht, Eric Blanchart, Laetitia Bernard, Jean-Pierre Bouillet**.

- Tous les partenaires de recherche : **Erik Smolders** (KUL, projet VLIR), **Jennifer Hewson** (CI USA, projet p4ges – Carbone team), **Christian Morel** (INRA, projet AIEA), **Jean-Jacques Drevon** (INRA, projet Fabatropimed), **Yasuhiro Tsujimoto** (JIRCAS, projet Fy Vary), **Kensuke Kawamura** (JIRCAS, projet Fy Vary), **Naoki Moritsuka** (Kyoto University Vary), **Asai Hidetoshi** (JIRCAS, projet Fy Vary), **Kenta Ikazaki** (JIRCAS, projet Fy Vary), .

- Tous les étudiants ayant contribué à la réalisation de ce mémoire : **Henintsoa Manitrarinina, Ranaivoson Ntsoa, Rahajaharilaza, Koloina, Lemaraina Julie Fabuola, Razakamahefa Allan Luigi, Rabemanantsoa Liantsoa, Andrianome Onja, Rahantalalao Ravaka, Rinasoa Sehenon, Haja Bruce Andrianary, Rakotonindrina Hobimiarantsoa**.

- Tous les autres collègues de différentes institutions : **Nantenaina Rabetokontany** (ESPA), **Ramifehiarivo Nandrianina** (ESSA-LRI), **Rakotovo Narindra** (ESSA-LRI), **Ratsiatosika Onja** (ESSA-LRI), **Razafintsalama Harimenja** (LRI)

- Tous mes collègues de Master ABC et Master SPAD, ED A2E, Master ISSEDD.

Je n'oublie pas mes parents, mes sœurs et mon frère, le cercle familial où j'ai grandi et évolué. L'empreinte de vos éducations sont à jamais gravée dans ma vie.

Je dédie également ce travail à ma « petite » famille qui est devenue « grande » maintenant, en premier lieu à mon épouse, **Rafidinirina Fanoharana Vola**, et mes trois garçons, **Nathan, Mika, et Ely**, auxquelles j'ai imposé souvent de longues absences et de nombreux voyages, et qui ont dû dès fois supporter mes sauts d'humeur. Je leur dédie entièrement ce travail.

SOMMAIRE

Rappels sur les parcours scientifiques.....	- 1 -
I. Cadre général de recherche	- 3 -
I.1. CARACTERISTIQUES BIOGEOCHIMIQUES DES FERRALSOLS TROPICAUX	- 3 -
I.2. SOL ET PRATIQUES AGRICOLES A MADAGASCAR.....	- 5 -
I.3. SOL ET CHANGEMENT CLIMATIQUE A MADAGASCAR	- 6 -
I.4. QUESTIONNEMENT DE RECHERCHE.....	- 7 -
II- Synthèses des travaux de recherches.....	- 8 -
II.1 OPTIMISATION DE LA FIXATION SYMBIOTIQUE DE N (FSN) POUR LA DISPONIBILITE DE P.....	- 9 -
II.1.1 Biodisponibilité du P dans un système de rotation voandzou-riz pluvial	- 11 -
II.1.2 Adaptation de légumineuse à la déficience phosphatée par l'optimisation de FSN	- 14 -
a) Efficience d'utilisation de la symbiose rhizobienne.....	- 15 -
b) Respiration nodulaire et expression de gène phytase dans les nodules	- 19 -
c) Phytodisponibilité de P	- 22 -
Conclusion partielle	- 24 -
II.2 GESTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DANS LES AGROSYSTEMES CULTIVES.....	- 25 -
II.2.1 Effet de la MO sur l'efficience d'utilisation de P	- 25 -
II.2.2 Valeur fertilisante phosphatée de MO	- 29 -
Conclusion partielle	35
II.3 DYNAMIQUE DE LA MO DANS LES AGROECOSYSTEMES	36
II.3.1 Evolution du COS associée avec le changement du mode d'usage	36
II.3.2 Minéralisation des MOS associée au mode de gestion du sol	39
Conclusion partielle	42
III- Perspectives de recherche	44
III.1. CONTEXTE DES TRAVAUX DE RECHERCHE	45
III.1.1. De la sécurisation alimentaire au changement climatique.....	45
III.1.2. Les principaux mécanismes liés au devenir de la MOS des sols tropicaux : synthèses bibliographiques.....	46
Mécanismes liés à la protection de la MOS	46
Minéralisation de MOS.....	48
III.2. QUESTIONNEMENT DE RECHERCHE.....	50
III.3. METHODOLOGIES ADOPTEES	51
Références bibliographiques	55

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Les déterminants de la biodisponibilité du phosphore et la dynamique de la MO dans le système sol-plante-fertilisant.	- 9 -
Figure 2. Les déterminants de la biodisponibilité du P dans le sol cultivé.....	- 10 -
Figure 3. Relation entre rendement en grain et prélèvement de P dans les grains de riz dans un système après voandzou et après riz pluvial.....	- 12 -
Figure 4. pH du sol et teneur en P résine sous l'influence du système cultural suivant les différents types de fertilisation.	- 13 -
Figure 5. Concentration des ions phosphates dans la solution du sol (Cp) sous voandzou et riz pluvial affectée par les différents types de fertilisation sous pot de culture.....	- 13 -
Figure 6. Les différentes étapes de l'étude de la variabilité génotypique de voandzou sous déficience et suffisance phosphatée	- 15 -
Figure 7. Relation entre biomasse aérienne (« shoot DW ») et nodulaire (« Nodule DW ») des différentes variétés et écotypes de voandzou.....	- 16 -
Figure 8. Nodulation des dix cultivars et écotypes contrastants.....	- 17 -
Figure 9. Variabilité génotypique du voandzou pour l'utilisation du P sous condition N ₂ -dépendante.	- 17 -
Figure 10. Respiration des racines nodulées des cultivars sensibles et tolérants sous déficience et suffisance en P.	- 20 -
Figure 11. Localisation in situ de phytase dans les nodules de voandzou sous déficience et suffisance phosphatée.	- 22 -
Figure 12. Dispositif expérimental de culture en rhizotron. La plantule de voandzou (e) a été transférée dans le dispositif rhizotron après une pré-culture hydroponique.....	- 22 -
Figure 13. Changement relative ($\Delta Pr\%$) de la quantité brute des ions phosphates (Pi) diffusibles, Pr, en fonction de la concentration de Pi dans la solution du sol (Cp) et du temps (t) pour les cultivars	- 23 -
Figure 14. Rendement en grain de riz et P exporté suivant la dose équivalente de P apporté par les fumier et TSP.	- 26 -
Figure 15. P prélevé dans les grains et pailles du riz suivant la dose équivalente de P apporté et les sources de fertilisants.....	- 27 -
Figure 16. Rendement en grain de riz et P exporté suivant la dose équivalente de P apporté affecté par les traitements fumier et TSP après 03 ans de rotation culturale riz-Soja à Ivory.	- 28 -
Figure 17. P prélevé dans les grains du riz après 3 ans de rotation culturale voandzou-riz suivant la dose équivalente de P apporté et les sources de fertilisants à Laniera.....	- 29 -
Figure 18. Biomasse aérienne (BA), P prélevé par les parties aériennes (P plante), P prélevé par les parties aériennes issu du P du sol (P plante(sol)), du fertilisant (P plante (PRO)), proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants (pdf), coefficient d'utilisation du P des fertilisant (CUP), efficacité agronomique	

basée sur le Pdff (AE_{Pdff}), et basé sur le CPU (AE_{CPU}) influencé par les différent types de fertilisation organique et minérale	34
Figure 19. P phytodisponible (L value) affecté par les type de PRO.	35
Figure 20. Représentation schématique du devenir de la MO dans le sol sous l'influence du changement de mode d'usage.	36
Figure 21. Emission cumulée de CO_2 des sols AGF et SB sous l'effet de la température avec ou sans amendement organique.	41
Figure 22. Evolution de la teneur en P résine et N minéral total des sols AGF et SB sous l'effet du changement de température suivant la durée d'incubation.....	42
Figure 23. Devenir de la MOS sous l'influence du mode d'usage.	46
Figure 24. Représentation conceptuelle du questionnement de recherche	51

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Estimation des paramètres des droites de régression linéaire entre biomasse aérienne (« Shoot DW ») et nodulaire (« Nodule DW »).....	- 18 -
Tableau 2. Composition des éléments dans la solution du sol ($mg\ l^{-1}$) chez le sol absolu (« bulk soil ») et les sols rhizosphériques des cultivars VMDV1 et VMDV4 sous 28 et 70 $mg\ P\ kg^{-1}$ sol.	- 24 -
Tableau 3. Effet cumulé des différent type de PRO sur la biomasse aérienne (BA, $g\ kg^{-1}$ sol), le P prélevé dans les biomasses aériennes (P plante, $mg\ P\ kg^{-1}$ sol), le P phytodisponible (L value, $mg\ P\ kg^{-1}$ sol), le P prélevé par les plantes issu du P de sol (P_{SOL} , $mg\ P\ kg^{-1}$ sol), et issu du P de PRO (P_{PRO} , $mg\ P\ kg^{-1}$ sol), la proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants (pdf), le coefficient d'utilisation du P des fertilisants (CUP), l'efficacité agronomique basée sur le Pdff (AE_{Pdff}), et basée sur le CPU (AE_{CPU}) après quatre récoltes..	33
Tableau 4. Valeurs moyennes de stock de carbone ($Mg\ C\ ha^{-1}$) dans la biomasse aérienne et le sol des quatre zones d'études.....	37

LISTE DES PHOTOS

Photo 1 : Dispositif expérimental de mesure de la respiration des racines nodulaires.	- 19 -
--	--------

LISTE DES ABREVIATIONS

AIEA : Agence Internationale de l'Energie Atomique
AECPU : efficacité agronomique basée sur le CPU
AEPdff : efficacité agronomique basée sur le Pdff
AGF : système Agroforestier
BA : biomasse aérienne
COS : Carbone organique du sol
Cp : Concentration des ions phosphates dans la solution du sol
CPG : chromatographie en phase gazeuse
CUP : coefficient d'utilisation du P des fertilisants
EACPU : efficacité agronomique basée sur le coefficient d'utilisation du P des fertilisants
EAPdff : efficacité agronomique basée sur la proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants
ER : Exsudat racinaire
EUSR : efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne
FAO : Organisation pour l'alimentation et l'agriculture
FL : fractions légères
FMOP : fractions de MO particulaire
FSN : Fixation symbiotique de l'azote
FYM : fumier de ferme
IC: Inner cortex
INRA : Institut Nationale de la Recherche Agronomique
LRI : Laboratoire des RadioIsotopes
MC: middle cortex
MOS : Matière organique du sol
ODD : objectifs de développement durable
pdff : proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants
Pi : phosphore inorganique
Po : phosphore organique
POXC : permanganate-oxidizable C
Pr : ions phosphates diffusibles
PRO : Produits résiduels organiques
PVC : Polychlorure de vinyle
RT-PCR : Reverse transcription polymerase chain reaction
SB : système de culture sur brûlis
SCV : Système de Couverture Végétale à semis direct
SMIR : spectrométrie à moyen infra-rouge
TSP : Triple Super Phosphate
UMR : Unité Mixte de Recherche

Rappels sur les parcours scientifiques

Ingénieur de formation, j'ai intégré le monde du travail en 2002 tout juste après mes années académiques où j'ai passé 3 ans à travailler avec les agriculteurs sur les sols et les pratiques culturales agroécologiques dans un projet de développement rural. Dans ce temps, j'ai aspiré à approfondir mes connaissances en agronomie pour combler mes lacunes sur les sciences du sol et on m'a donné l'opportunité de continuer mes études par un DEA en Amélioration et Production Végétale à l'Université d'Oujda Maroc (2005-2007) dans le cadre d'une bourse d'étude de l'Agence Marocaine de Coopération Internationale où j'ai été initié pour la première fois à la recherche.

Après le DEA, j'ai entamé l'étude doctorale (2008-2011) sous la supervision de Mme Lilia Rabeharisoa de l'Université d'Antananarivo-Madagascar et de M. Dominique Masse de l'UMR Eco&Sols Montpellier-Madagascar et où j'ai pu me focaliser sur les travaux de recherche proprement dite. Ainsi, ma thèse a été centrée sur la disponibilité du phosphore dans les sols cultivés, un élément pilier de la productivité agricole à Madagascar où sa déficience dans les sols malgaches contraint les agriculteurs à devoir amender et fertiliser leurs sols pour pouvoir attendre en retour une productivité raisonnable. Les travaux de recherche sur le dispositif du Laboratoire des Radioisotopes (LRI) à Madagascar ont été financés par le projet Corus II de l'ANR. Grâce au soutien de mes superviseurs, j'ai pu bénéficier de (02) bourses de mobilité financées par le Service de Coopération et d'Action culturelle de l'Ambassade de France (SCAC) à l'UMR Ecos&Sols-INRA à Montpellier sous l'encadrement de Jean-Jacques Drevon où j'ai conduit une partie de mes recherches sur l'étude de mécanismes d'adaptation des légumineuses sous déficience phosphatée. Par ailleurs, j'ai pu également réaliser une partie de mes travaux de recherche sur la phytodisponibilité du phosphore utilisant l'approche isotopique à l'UMR ISPA-INRA à Bordeaux sous l'encadrement de Christian Morel à travers le financement de l'Agence Internationale de l'Energie Atomique (AIEA).

Entre la période de ma soutenance de thèse en 2011 et mon recrutement en tant qu'enseignant chercheur au Laboratoire des Radioisotopes de l'Université d'Antananarivo en 2016, j'alternais les périodes de court post-doc à l'extérieur et les travaux de recherche locale à travers des projets au sein du LRI. Aussi, j'ai bénéficié de quatre périodes de post doc à l'UMR Eco&Sols-INRA de Montpellier et à l'UMR ISPA-INRA de Bordeaux à travers le financement du SCAC et de l'AIEA. Ces périodes m'avaient permis de finaliser mes publications faisant partie de ma thèse et d'entamer de nouvelle perspective de recherche. Mes travaux après thèses réalisés grâce à la collaboration et la complicité de mes collègues du LRI m'ont permis de m'ouvrir progressivement vers une échelle plus large, à d'autres thématiques qui tiennent compte du contexte actuel notamment la dynamique de la matière organique (MO) dans les sols sous différents modes d'usage à Madagascar. Ainsi, les études sur la biodisponibilité des nutriments

qui ont été focalisées sur le phosphore au début de ma carrière de recherche ont été élargies sur la dynamique de la MO à l'échelle de l'agroécosystème tant au niveau régional que national.

Par ailleurs, j'ai dispensé des cours au Master SPAD et Master ABC de l'Université d'Antananarivo. J'ai contribué également avec l'équipe du LRI aux modules de formation à l'Ecole Doctorale A2E « Agriculture, Elevage et Environnement » ainsi qu'à l'Ecole thématique sur les sols et ses services écosystémiques. J'ai encadré et co-encadré plusieurs étudiants en DEA et M2 de l'Université de Toamasina, et de l'Université d'Antananarivo relatifs aux thématiques de biodisponibilités des nutriments et de dynamique de C dans les différents agroécosystèmes de Madagascar. Pendant mon parcours académique et professionnel, j'ai eu l'opportunité de côtoyer et d'échanger avec des chercheurs scientifiques aussi bien malgaches qu'étrangers et qui a renforcé mes capacités scientifiques et m'a permis également de tisser des relations pour mes futures activités. Ces échanges se sont matérialisés par mon implication en tant que chercheur dans plusieurs projets en cours tels que Satreps, p4ges-ESPA, BacRIP, CaSA, SeCURE.

I. Cadre général de recherche

I.1. Caractéristiques biogéochimiques des ferralsols tropicaux

Les sols de type Ferralsols couvrent près de 750 million d'hectares sur la planète, représentant environ 37% de la couverture des sols tropicaux (Fairhurst et al., 1999, FAO, 2001). Les Ferralsols selon la classification FAO, ou Oxisols (Soil taxonomy, USA), ou Latosols (Brésil), ou encore sols ferrallitiques (France) sont rencontrés principalement dans les pays tropicaux humides d'Amérique du Sud (Brésil) et d'Afrique (Congo, Angola, Guinée, et Madagascar) (FAO, 2001). Les propriétés physico-chimiques et biologiques inhérentes de ces Ferralsols affectent de manière directe ou indirecte la fertilité du sol, et par conséquent le niveau de productivité agricole obtenu par les agriculteurs.

Les Ferralsols sont généralement de couleur rouge et jaune indicateur d'une forte teneur en sesquioxydes métalliques variés et accompagnée habituellement par une forte structure granulaire (Sanchez et al., 1997). Ces propriétés sont liées principalement à leur genèse. La formation des Ferralsols est marquée par une forte altération de l'horizon superficiel caractérisé par la décomposition des minéraux primaires et de la fraction d'argile ; cette dernière étant dominée surtout par la kaolinite et les sesquioxydes (FAO, 2001). La plupart des conditions pour la formation de la kaolinite sont réunies dans des terrains bien drainés où la silice et les bases, produites par l'altération des matériels parentaux ou des roches-mères, peuvent être lessivées ou lixiviées en-dehors du profil (Giller et Wilson, 1991 ; FAO, 2001). Il s'ensuit ainsi une bonne aération du sol où le fer se trouve être immobilisé dans le stade oxydé conférant au sol la couleur jaune ou rouge.

Les constituants minéraux des Ferralsols sont principalement représentés par la phase cristallisée et la phase amorphe. La phase cristallisée est constituée par les argiles (kaolinite), les oxydes de fer bien cristallisés (goethites FeOOH ; hématites Fe_2O_3), les oxydes d'aluminium $\text{Al}(\text{OH})_3$, et les quartz (SiO_2) tandis que la phase amorphe est composée essentiellement des oxyhydroxydes de fer et d'Al et des gels colloïdaux (Dabin, 1971; Sanchez et al., 1997). Les oxydes et hydroxydes de fer et d'aluminium prédominent la composante minérale et la kaolinite pour les argiles (Giller et Wilson, 1991). D'ailleurs, Aubert (1965) rapporte que la présence de kaolinite est un critère indissociable des Ferralsols. La kaolinite ($(\text{Si}_2)(\text{Al}_2)\text{O}_5(\text{OH})_4$) porte des charges négatives sur sa surface qui varie étroitement avec le pH et la force ionique de la solution du sol (Giller et Wilson, 1991). Ces feuillettes d'argiles chargés négativement peuvent complexer les oxydes et les hydroxydes de fer chargés positivement. D'après Fripiat et Gastuche en 1952, 12 à 15 % de Fe_2O_3 sont nécessaire pour obtenir la saturation des surfaces de kaolinite.

Ces différents constituants minéraux influent sur la disponibilité des nutriments dans les Ferralsols. En effet, la présence d'une forte teneur en sesquioxyde métallique principalement l'aluminium et le fer,

favorise la forte rétention des ions phosphates sur les constituants solides, maintenant ainsi une faible concentration en ion phosphate dans les solutions du sol (Hinsinger, 2001). Ces sols possèdent, par exemple, une capacité de fixation en P de l'ordre de 6400 à 9250 mg P/kg en Nouvelle Calédonie (Dubus and Becquer, 2001). Les Ferralsols sont également faibles en N, K, nutriment secondaire tels que Ca, Mg, et S avec une acidité élevée (FAO, 2001).

Parmi ces éléments présents à faibles quantités dans les Ferralsols, le phosphore retient une attention particulière par sa propriété spécifique liée à l'interaction avec les constituants du sol. Le phosphore est un élément peu mobile dans le sol et le moins disponible pour les plantes. La faible quantité dans la solution du sol, de l'ordre de 0.1 à 10 μM , ne permet pas de couvrir les besoins des plantes jusqu'à une dizaine de μM pour une croissance optimale des plantes (Hinsinger, 2001).

Ainsi, la déficience phosphatée constitue un des principaux facteurs limitants pour la productivité culturale dans les régions tropicales. La biodisponibilité du P, étant le P potentiellement absorbé par la plante, au niveau de la rhizosphère est donc conditionnée par l'absorption racinaire et la disponibilité chimique de P dans le sol. La rhizosphère est le volume de sol autour des racines vivantes et qui sont soumises à leurs actions (Hinsinger, 2001). La nutrition phosphatée se fait principalement par le mécanisme de diffusion. En effet, le prélèvement racinaire du phosphore dans la solution du sol (via le mécanisme de « mass flow ») crée une différence de concentration entre la solution et la phase solide du sol, provoquant par la suite un transfert par désorption d'ion phosphate de la phase solide vers la solution du sol (Fardeau and Stengel, 1998; Hinsinger, 2001). De ce fait, la phase solide du sol qui se comporte comme un réservoir de phosphore assimilable (ayant la possibilité d'être absorbé par la plante) est la principale source en phosphore de la solution du sol et approvisionne ce dernier. Cette fraction de phosphore biodisponible est en partie liée à la matière organique à une proportion d'un tiers et les deux tiers restants sont liés à la fraction minérale telles que les ions Fe^{2+} , Al^{3+} , et Ca^{2+} . Dans un environnement déficient en P, les plantes tropicales développent différentes stratégies d'adaptation pour leur croissance notamment (1) l'amélioration de la conservation et l'efficacité d'utilisation de P, et (2) l'augmentation de l'acquisition de phosphore. Certaines plantes augmentent l'acquisition de P par le développement des systèmes

Différentes formes de P

Les principales formes de P rencontrées dans le sol sont : le P dissous dans la solution de sol ; le P adsorbé sur les surfaces des minéraux d'argiles ou les oxydes de Fe et Al, le P dans les minéraux phosphates primaires (minéraux phosphatés), et le P dans les substances organiques et les organismes vivants dans le sol.

Les P dissous sont représentés principalement par les ions orthophosphates H_2PO_4^- (majoritaire à $2 < \text{pH} < 7,2$) et HPO_4^{2-} (dominants à pH entre 7,2 et 12) et des phosphores organiques et inorganiques pouvant passer à travers une membrane de 0,45 μm de diamètre. Le P dissous dans la solution du sol peut être mesuré par simple extraction avec de l'eau.

Les P fixés dans les surfaces des minéraux d'argiles ou les oxydes de Fe et Al sont représentés par le P inorganique rapidement échangeable et le P inorganique faiblement échangeable. Le P dissous dans la solution du sol et le P inorganique rapidement échangeable entre la phase solide et la solution du sol peuvent être extraits par différentes méthodes telles que l'extraction Olsen avec NaHCO_3 (Olsen et al., 1954) ou l'extraction basée sur les membranes échangeuses d'anions (P résine).

racinaires fines et la symbiose mycorhizienne et rhizobienne (Rasoamampionona, 2008 ; Fujii, 2014). Pour améliorer la disponibilité du P, les racines et les microorganismes des plantes peuvent utiliser le pool de P non labile ou la fraction de P difficilement accessible à travers l'exsudation des acides organiques et des enzymes. Les acides organiques (tels que carboxylates, citrates, oxalates) sont ainsi sécrétés pour être complexés avec Al et Fe dans les sols acides libérant ainsi des ions phosphates adsorbés au niveau de ces sites de fixations (Schwertmann and Taylor, 1989). Cette libération d'acides organiques est considérée comme les principales stratégies pour la détoxification en Al et l'acquisition en P dans les sols tropicaux acides (Ma et al., 2001). D'autres espèces de plantes (ex. *Banksia* et *Lupinus*) sont capables de développer des systèmes racinaires fines sécrétant plus d'acide organique (Neumann et al., 2000). La sécrétion des acides organiques par les racines et les champignons (ex. mycorrhiziens) favorise la solubilisation de P occlus dans les oxydes de Fe et Al et améliore par la suite le prélèvement phosphaté des plantes dans les sols à P limitant. Le pH de la rhizosphère peut être affecté par la sécrétion racinaire, sous forme de proton H^+ ou d'anion OH^- . Suite à la nutrition des plantes, le prélèvement racinaire des éléments minéraux sous formes d'ions tels que K^+ , Ca^{2+} , NO_3^- , NH_4^+ , $H_2PO_4^-$ dans la solution du sol engendre un net excès de charge au niveau de la racine. Si la plante prélève plus d'équivalent cations que d'équivalent anions, la différence sera libérée sous forme d'équivalent proton H^+ afin de maintenir l'électro-neutralité dans ces tissus, entraînant ainsi l'abaissement du pH de la rhizosphère (Jaillard, 2001). A l'inverse, la différence sera libérée sous forme d'équivalent hydroxyle OH^- , augmentant ainsi le pH de la rhizosphère. L'acidification du sol sous l'influence racinaire permet une solubilisation temporaire des phosphates minéraux pour être utilisés par les plantes (Hinsinger, 2001). Par ailleurs, les racines et les microorganismes du sol peuvent libérer les enzymes (ex. phosphatase) qui minéralisent le P organique du sol. Les précédentes études ont montré que sous déficience phosphatée, les activités phosphatasiques des racines augmentent en réponse à la déficience phosphatée (Nannipieri et al., 2011; Kitayama, 2013).

I.2. Sol et pratiques agricoles à Madagascar

Le sol à Madagascar est majoritairement du type Ferralsol (figure 1). Dans les hautes terres de Madagascar, les terres cultivables à pente inférieure à 10% étant considérées comme favorables à l'agriculture sont de 81 000 km² de surface. Ces terres représentent environ 45% des hauts plateaux qui sont décrits ici comme étant supérieurs à 900 m d'altitude et principalement de type Ferralsol (Grignan, communication personnelle, 2008). La teneur en phosphore total dans les sols malgaches est de l'ordre de 200 à 800 mg P/kg de sol mais une faible quantité, moins de 0.1%, est considérée comme étant immédiatement disponible pour les plantes, 100 à 1000 fois moins que dans les terres agricoles bien fertilisées avec des effluents d'élevage (Morel, 2002 ; Rabeharisoa, 2004 ; Rasoamampionona, 2008).

D'une manière générale, les pratiques paysannes actuelles sont marquées par une faible utilisation d'intrants organo-minéraux, un système monocultural de céréale tel que le riz ou le maïs, et la faible utilisation des variétés améliorées. Au cours des dernières décennies, seulement 5 à 6% des terres ont été fertilisées avec de l'engrais minéral ; la dose moyenne ramenée à l'ensemble de Madagascar est ainsi très faible (6-8 kg/ha) (Randrianarisoa et Minten, 2003).

Le paysage typique des hautes terres est caractérisé par les zones de bas-fonds incluant les vallées et les plaines et les zones de versants. Les zones de bas-fonds sont principalement aménagées pour la culture de riz inondée due à la possibilité d'aménagement hydroagricole pour l'irrigation. Actuellement, l'expansion des surfaces rizicoles dans les bas-fonds conduit à la saturation des terres. Cette saturation des bas-fonds pousse les agriculteurs à étendre les zones cultivées vers les versants pour une culture pluviale (Bockel, 2002; Rabeharisoa, 2004). Ces versants sont situés dans les collines en pente avec des sols généralement de type ferrallitique. Ces zones peu fertiles sont soumises à un climat alternant la période de sécheresse et d'intense précipitation (Randrianjafizanaka et al., 2018). Ces terres qui sont de plus en plus cultivées par une rotation riz pluvial-maïs, sont exposées à des processus de dégradation et d'appauvrissement des sols notamment suite à des fréquentes érosions et qui nécessitent des stratégies de gestion de leur fertilité. Des pratiques alternatives telles que le système de couverture végétale à semis direct (SCV) ont été développées dans les cultures pluviales. Le SCV consiste à couvrir de manière permanente le sol par les résidus organiques et où une rotation culturale légumineuse-céréale est effectuée sans labour (Rabary et al., 2008; Dusserre et al., 2010; Gerardeaux et al., 2012). Certains travaux ont rapporté des rendements en riz pluvial similaire pour le SCV et la pratique conventionnelle avec labour dans les hautes terres de Madagascar (Dusserre et al., 2010; Henintsoa et al., 2012).

I.3. Sol et changement climatique à Madagascar

L'augmentation incontrôlée des émissions de gaz à effet de serre est la principale cause du réchauffement actuel de la planète. Ce réchauffement entraîne des perturbations dans les différents cycles globaux du fonctionnement terrestre notamment la fonte des glaciers, l'augmentation des précipitations, la multiplication des phénomènes météorologiques extrêmes, et le décalage des saisons (Nelson et al., 2009). Le sol peut être à la fois source et puit de gaz à effet de serre et ces derniers impactent considérablement le changement climatique ; ce phénomène s'intensifie actuellement dans la planète. Ainsi, le sol est considéré comme puit de C en séquestrant une large quantité de CO₂ de l'atmosphère dans les biomasses végétales par le mécanisme de photosynthèse, mais également dans le sol par le stockage de C dans la matière organique du sol (Ngo et al., 2013 ; Andriamananjara et al., 2016a). Le sol est également une source des émissions de CO₂ par la respiration incluant la respiration

racinaire, microbienne aérobie et anaérobie. Ces respirations sont principalement affectées par le mode d'occupation ou le mode d'usage du sol (Oertel et al., 2016 ; Tongwane et al., 2016).

Madagascar est parmi les pays tropicaux marqué par une sévère déforestation durant les dernières décennies (Harvey et al., 2015). A l'exemple de la région Est de Madagascar, la pratique traditionnelle prédominante est l'agriculture sur brûlis, connu communément sous le nom de « slash and burn » ou « tavy » (Styger et al., 2007). Dans ce système, la forêt ou végétation secondaire pré-existante sont coupées et brûlées, puis suivies d'une série de cycles de culture espacées de jachère. Le carbone accumulé dans la biomasse aérienne est libéré sous forme de CO₂ et augmentant ainsi le niveau de CO₂ dans l'atmosphère qui va contribuer par la suite au changement global du climat (Day et al., 2013). Cette pratique, « slash and burn », peut être viable si la période de jachère est suffisamment longue afin de permettre la régénération des sols agricoles. Toutefois, l'accroissement de la population et la pression sur l'augmentation de la superficie de terre font que la période de jachère est de plus en plus réduite. Le raccourcissement du cycle de jachère de 8-15 ans à 3-5 ans a conduit à la dégradation progressive de sol et au déclin de la productivité agricole (Styger et al., 2009). Ainsi dans l'état actuel du cycle de jachère, cette pratique est très fragile et non durable aussi bien d'un point de vue environnemental et écologique qu'agronomique justifiant ainsi la nécessité d'entamer des études sur les pratiques durables pouvant améliorer les paramètres de fertilité du sol et de protection de l'environnement mais aussi sur la potentialité des agroécosystèmes dans le stockage de C et la disponibilité des nutriments.

I.4. Questionnement de recherche

Ce mémoire présente les résultats de mes recherches sur la bio(phyto)disponibilité du phosphore dans les ferralsols malgaches dans des systèmes de fertilisation organo-minérale et de rotation culturale, et la dynamique de la matière organique dans les agroécosystèmes de Madagascar dans le contexte du changement climatique.

La première partie de mes travaux concerne l'étude de légumineuse voandzou (*Vigna subterranea* (L.) Verdcourt) et son rôle dans l'adaptation sous un environnement à faible niveau de P (P déficient) et dans l'optimisation de la fertilité phosphatée du sol au profit du riz pluvial. Ensuite le rôle de la matière organique sur l'amélioration de l'efficacité d'utilisation du P du fertilisant minéral a été abordé. Compte tenu de l'importance du changement climatique dans le contexte actuel, mes travaux se sont orientés vers le changement du stock de C organique du sol (puit de C) suivant les différents modes d'usage à l'échelle régionale ainsi que la dynamique de la minéralisation de la matière organique du sol (MOS) suivant le mode d'usage des sols dans les agrosystèmes.

Mes principaux questionnements de recherche étaient :

- Comment lever la déficience phosphatée dans les sols de « tanety » malgache ;
- Le stock de C organique du sol et la minéralisation de la MOS sont-ils influencés par l'effet du changement de mode d'usage dans un contexte du réchauffement global de la température.

Les hypothèses de recherche testées sont :

- Le voandzou par la fixation symbiotique de l'azote (FSN) améliore la phyto-disponibilité du phosphore au profit du riz pluvial dans une rotation légumineuse-céréale.
- L'amendement organique est capable d'améliorer l'efficacité d'utilisation du P du fertilisant minéral.
- L'effet cumulatif de la fertilisation organo-minérale rehausse le statut phosphaté du sol pour lever la déficience en P d'un Ferralsol
- Le mode d'usage de terre impacte la minéralisation de la matière organique du sol (MOS) et le stockage de C et disponibilité de N, et P dans un contexte de changement climatique

II- Synthèses des travaux de recherches

Mes principaux résultats de recherche sont présentés en trois parties :

- dans un premier temps seront présentés l'optimisation de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique chez les légumineuses pour la biodisponibilité du phosphore ainsi que les mécanismes d'adaptation de légumineuse sous faible disponibilité de P ;
- Ensuite, seront abordés le rôle de la matière organique sur la disponibilité du phosphore ;
- Enfin, la dynamique de la matière organique sous l'influence du changement de mode d'usage sera traitée dans un contexte du changement climatique.

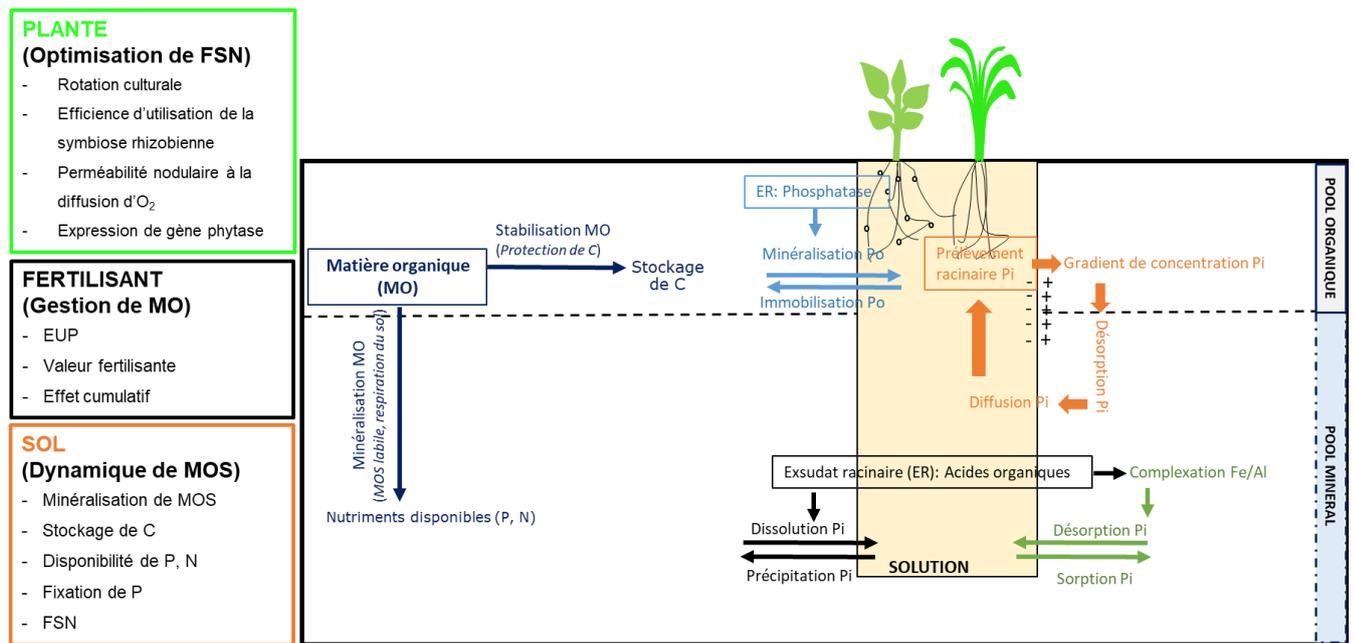


Figure 1. Les déterminants de la biodisponibilité du phosphore et la dynamique de la MO dans le système sol-plante-fertilisant. ER : Exsudat racinaire ; P : phosphore ; Po : phosphore organique ; Pi : phosphore inorganique ; N : Azote ; C : carbone ; Fe : Fer ; Al : Aluminium ; MO : matière organique ; MOS : matière organique du sol. FSN : fixation symbiotique de l'azote. Les différentes couleurs représentent les différents mécanismes contrôlant la disponibilité de P ou la dynamique de la matière organique dans le sol.

II.1 Optimisation de la fixation symbiotique de N (FSN) pour la disponibilité de P

Cette partie traite la potentialité de légumineuse voandzou à la mobilisation du phosphore dans un milieu réel au champ et l'étude des mécanismes sous-jacents sous déficience phosphatée dans un milieu contrôlé. Les paramètres susceptibles de participer à la disponibilité du P dans un système sol-plante-fertilisant sont résumés dans la figure 2. Le processus impliqué dans la libération du P pour le pool organique est la minéralisation, étant catalysé principalement par l'enzyme phosphatase sécrétée par les racines. Chez la fraction minérale, le mécanisme de libération de P dans la solution du sol est principalement la diffusion suite à la désorption de P inorganique après la nutrition racinaire. Par ailleurs, les exsudats racinaires tels que les acides organiques peuvent libérer également le phosphore minéral (i) adsorbé dans les constituants du sol par un processus de complexation, ou (ii) le phosphore précipité par dissolution à travers un changement de pH du sol.

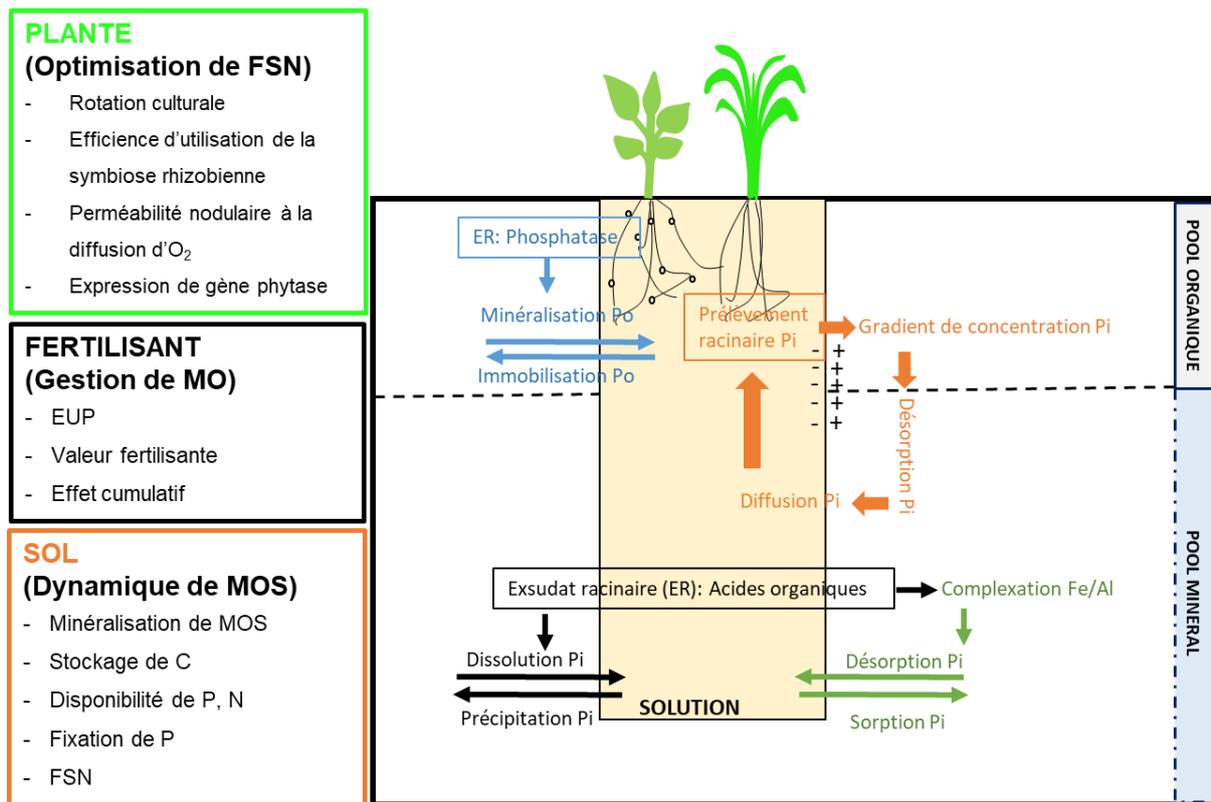


Figure 2. Les déterminants de la biodisponibilité du P dans le sol cultivé. ER : Exsudat racinaire ; P : phosphore ; Po : phosphore organique ; Pi : phosphore inorganique; Fe : Fer ; Al : Aluminium. Les différentes couleurs représentent les différents mécanismes contrôlant la disponibilité de P dans le sol.

II.1.1 Biodisponibilité du P dans un système de rotation voandzou-riz pluvial

Le voandzou est communément connu en Afrique par sa tolérance à la sécheresse, la salinité, et la faible fertilité de sol. Dans le système traditionnel à Madagascar, les agriculteurs ont l'habitude de cultiver le voandzou « *Vigna subterranea* » (appelé également pois de Bambara dans certains pays de l'Afrique) dans des terrains à faible fertilité. La question posée concernait la potentialité de cette légumineuse à mobiliser le phosphore contenu dans un sol de type ferralitique.

Pour cela une expérimentation a été mise en place sur un sol précédemment non cultivé marqué par un pH acide à 5, carbone organique à 2%, faible teneur en P disponible (concentration des ions phosphates dans la solution du sol à 0.01 mg l^{-1} ; P Olsen à 3.7 mg kg^{-1}). Ainsi, une rotation culturale de voandzou-riz pluvial a été testée en comparaison avec un système monoculturel de riz pluvial-riz pluvial. Ces cultures ont été soumises à des doses croissantes de fertilisant organo-minéral :

- Quatre niveaux d'apport de P soient l'équivalent de 0, 10, 20 et 30 kg P ha^{-1} ,
- Trois formes d'apport de P :
 - Apport organique seul sous forme de fumier de ferme (F) :
 - Apport minéral seul sous forme de Triple Super Phosphate (TSP)
 - Mélange organo-minéral (F+TSP) : en fixant la dose de TSP à 10 kg P ha^{-1} et en complétant par des apports de fumier pour obtenir les deux niveaux d'apport de P (20 et 30 kg P ha^{-1}).

L'évaluation du rendement en riz pluvial après une culture de voandzou permettait d'analyser l'effet précédent de la culture du voandzou notamment en termes de disponibilité du P par rapport à une précédente culture de riz.

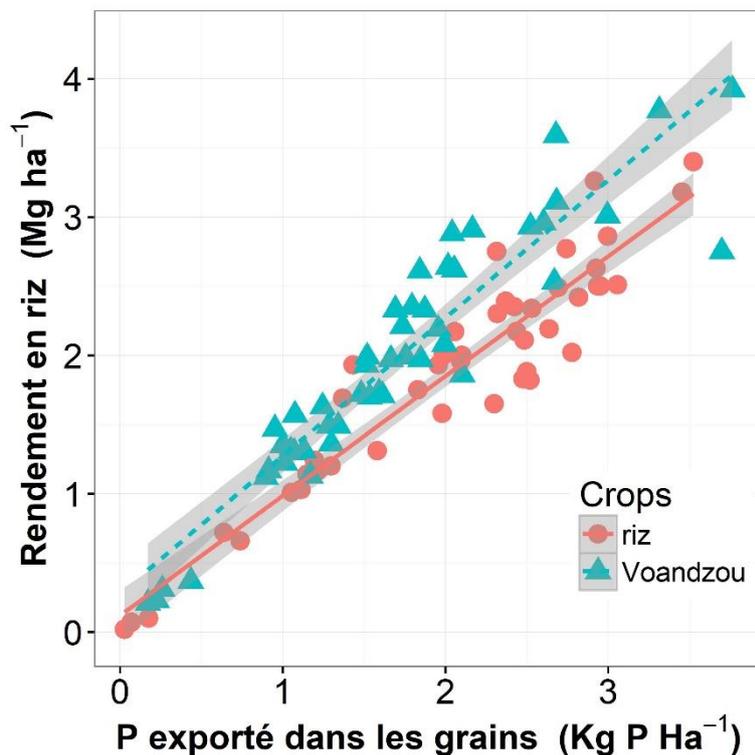


Figure 3. Relation entre rendement en grain et prélèvement de P dans les grains de riz dans un système après voandzou et après riz pluvial (Rendement (Monoculture) = $0.86*(P \text{ exporté}) + 0.12$, $r = 0.95^{***}$; Rendement (Rotation) = $1.00*(P \text{ exporté}) + 0.28$, $r = 0.93^{***}$) (Andriamananjara, 2011).

Les rendements en riz pluvial sont linéairement reliés à la quantité de P exporté quel que soit la culture précédente. Cependant, les rendements en riz pluvial après une culture de voandzou ont été significativement plus élevés pour un même prélèvement en P dans les grains du riz comparés à un précédent riz (Figure 3). La pente des droites de régression est différente selon les précédentes cultures. Ainsi, l'augmentation de 1 kg de P prélevé dans les grains a permis d'augmenter de 1 Tonne/ha le rendement en riz dans un système de voandzou alors que l'augmentation est de 0.86 Tonne/ha pour le système monoculturel. Ceci tend à indiquer une meilleure efficacité d'utilisation de P dans le système en rotation voandzou riz. L'efficacité d'utilisation de phosphore est définie ici comme étant la quantité de rendement en grain produit par kilogramme de phosphore présent dans le riz (Dobermann et al., 1998). Des résultats similaires ont été également observés au cours d'un essai au champ sur tanety à Ivory-Madagascar où une augmentation de rendement en riz pluvial a été observée après une rotation de soja (Andriamananjara et al., 2018). Les résultats du P disponible dans le sol, mesuré dans un extrait de bicarbonate ($0.5M NaHCO_3$) à l'aide de membrane échangeuse d'anion (P résine), ont montré une teneur en P disponible significativement plus élevée dans les sols après une culture de voandzou comparée à la teneur en P disponible mesurée après une culture de riz (valeur moyenne de 0.57 ± 0.14 mg kg⁻¹ vs 0.27 ± 0.05 mg kg⁻¹) (Figure 4).

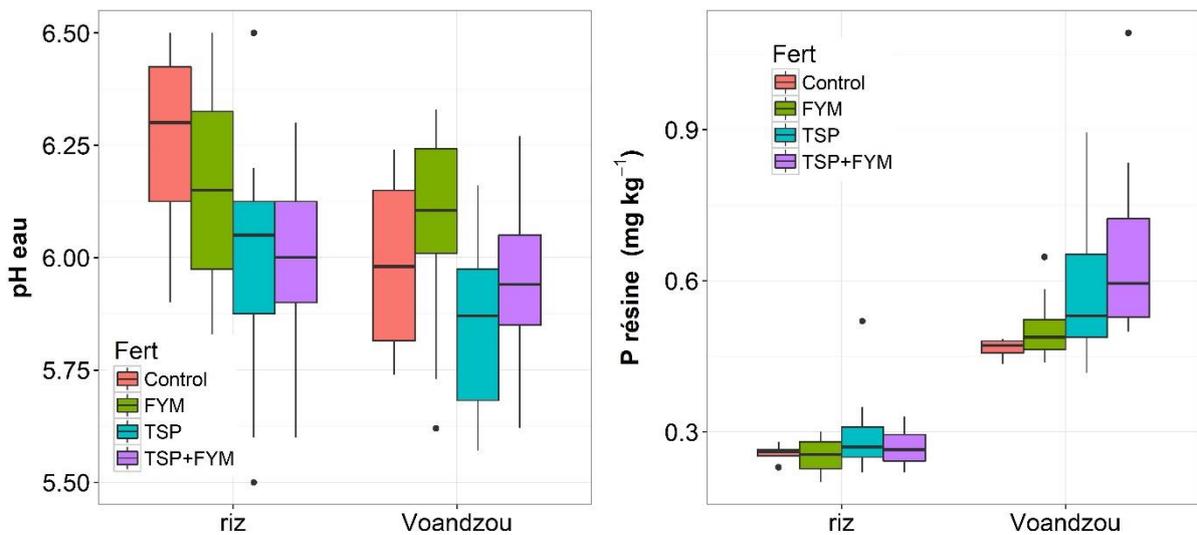


Figure 4. pH du sol et teneur en P résine sous l'influence du système cultural suivant les différents types de fertilisation. Control : témoin sans apport de fertilisant ; FYM : fumier de ferme ; TSP : Triple Super Phosphate (Andriamananjara, 2011).

Les résultats d'un essai en pot de culture de voandzou comparés à ceux du riz pluvial confirment également cette capacité de légumineuse à mobiliser une forte proportion de P probablement liée aux différents mécanismes d'adaptation de légumineuse dans les sols acides déficients en P (Figure 5). La concentration des ions phosphates dans la solution du sol est significativement élevée dans le sol de voandzou comparée à celle du riz, de valeur moyenne respective de $0.037 \pm 0.010 \text{ mg l}^{-1}$ vs $0.017 \pm 0.006 \text{ mg l}^{-1}$.

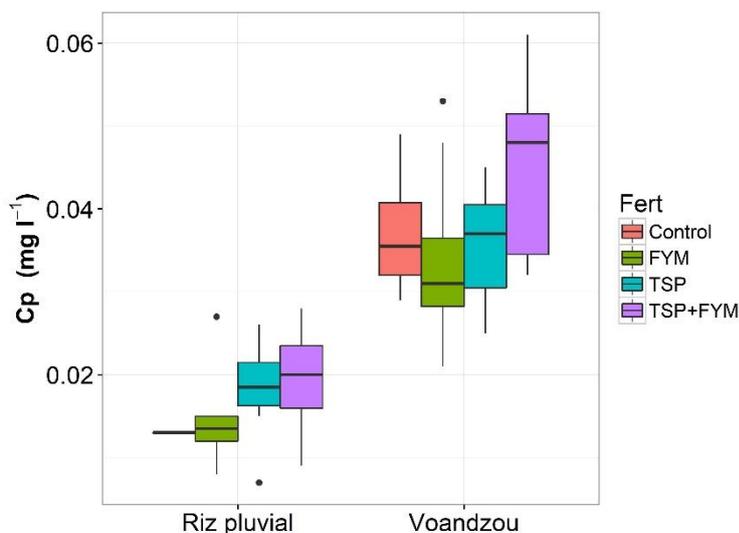


Figure 5. Concentration des ions phosphates dans la solution du sol (Cp) sous voandzou et riz pluvial affectée par les différents types de fertilisation sous pot de culture. Control : témoin sans apport de fertilisant ; FYM : fumier de ferme ; TSP : Triple Super Phosphate (Andriamananjara, 2011).

Parmi ces mécanismes on peut citer la symbiose rhizobienne qui permet à la plante de fixer l'azote atmosphérique dans les nodules, la sécrétion d'acides organiques qui entraîne une acidification du sol afin de solubiliser le P lié à Al/Fe mais également une complexation des sites de fixation pour libérer le P fixé, la mycorhization qui sert surtout de prolongement des racines pour mieux explorer les zones racinaires. La rotation culturale légumineuse-céréale présente ainsi un effet positif sur la culture céréalière post-légumineuse à travers les interactions de rétroactions indirectes. En effet, le riz pluvial peut bénéficier de l'azote fixé par les légumineuses *via* l'association symbiotique avec la bactérie fixatrice d'azote, et du P mobilisé par les légumineuses à partir de la fraction non-disponible (Hinsinger et al., 2011 ; Wahbi et al., 2016). L'impact positif de voandzou dans la rotation culturale sur la mobilisation de P nous a amené à étudier de plus près la potentialité de voandzou dans un environnement déficient en P.

II.1.2 Adaptation de légumineuse à la déficience phosphatée par l'optimisation de FSN

Les mécanismes d'adaptation de voandzou en condition de déficience et de suffisance phosphatée ont été étudiés et analysés au cours des différentes séries d'expérimentation en milieu contrôlé au laboratoire de l'UMR Eco&Sols-INRA Montpellier et de l'UMR TCEM-INRA Bordeaux. On a testé l'hypothèse qu'il existe des variétés contrastantes de voandzou présentant une meilleure adaptation en milieu déficient et suffisant en P. Pour cette étude, des approches physiologique et biochimique ont été mises en œuvre pour évaluer le degré et les mécanismes d'adaptation à la déficience phosphatée de différentes variétés de voandzou. Ainsi, différentes variétés, cultivars, et écotypes collectés à Madagascar, Niger, et Mali ont été choisis selon des critères physiologiques (Figure 6).

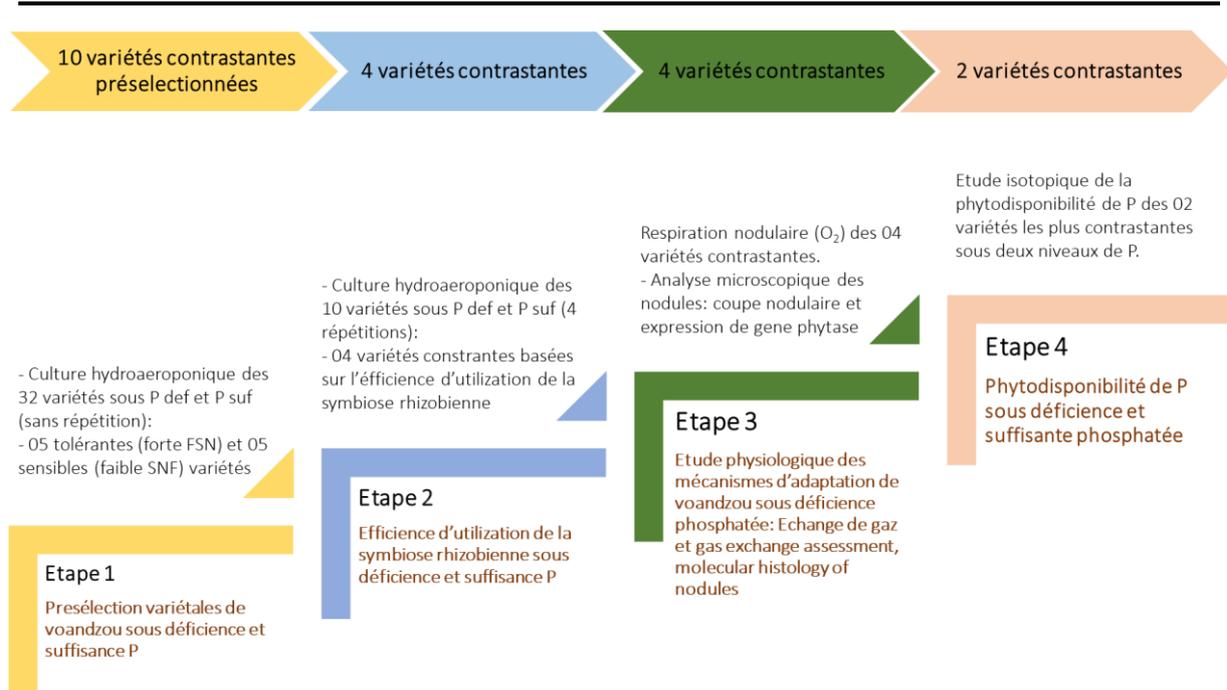


Figure 6. Les différentes étapes de l'étude de la variabilité génotypique de voandzou sous déficience et suffisance phosphatée : approche physiologique et biochimique pour l'évaluation des mécanismes d'adaptation à la déficience phosphatée.

a) Efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne

Une étude préliminaire a été menée sur 32 cultivars et écotypes de voandzou (*Vigna subterranea*) (01 cultivar de Mali ; 16 cultivars de Niger ; 15 cultivars et écotypes de Madagascar) dans une expérimentation en hydroaéroponie afin d'évaluer la variabilité des ressources variétales de voandzou sur la fixation symbiotique de N pour la nutrition phosphatée. Les graines de voandzou ont été inoculées avec la souche bactérienne de *Bradyrhizobium sp. Vigna* CB756, initialement développée pour le niébé (*Vigna unguiculata*) et cultivées sous deux niveaux d'apport de P préalablement identifiés comme étant P déficient (30 $\mu\text{mol KPH}_2\text{PO}_4$ /plante) et P suffisant (75 $\mu\text{mol KPH}_2\text{PO}_4$ /plante) pendant six semaines. L'expérimentation a été conduite sans répétition sous condition de N₂-dépendante c'est-à-dire sans apport extérieur d'azote afin que les plantes puissent exprimer leur potentiel génétique à fixer l'azote atmosphérique sous condition de suffisance et de déficience phosphatées.

Cette étude a montré une variabilité génotypique chez le voandzou sous condition N₂-dépendante i.e. sans apport de N donc la nutrition azotée dépend uniquement de l'azote atmosphérique. Les principaux résultats ont montré que la réponse croissante des plantes en biomasse aérienne est toujours accompagnée par une augmentation de la biomasse des nodules, $r = 0.87$ ($P < 0.001$) (Figure 7) quel que soit le niveau d'apport de P. Cette réponse des plantes en biomasses aérienne et nodulaire a été

résultats ont confirmé la dépendance de la biomasse aérienne à la fixation symbiotique de l'azote (FSN) marquée par une corrélation significative entre la biomasse aérienne et nodulaire (Figure 9).

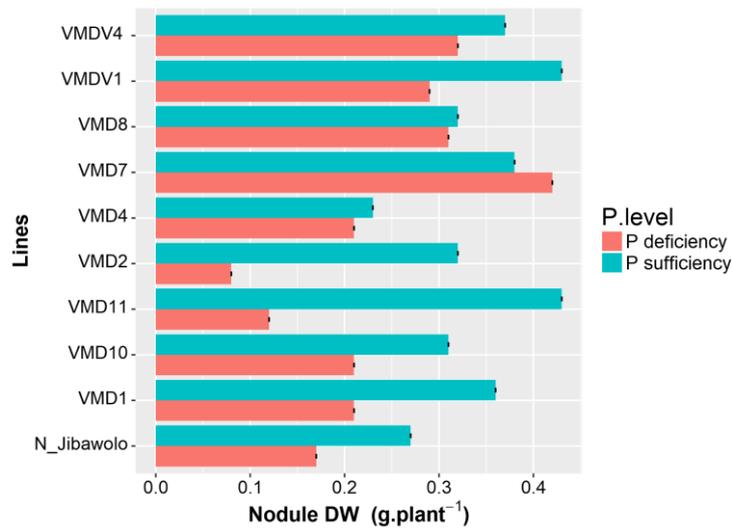


Figure 8. Nodulation des dix cultivars et écotypes contrastants

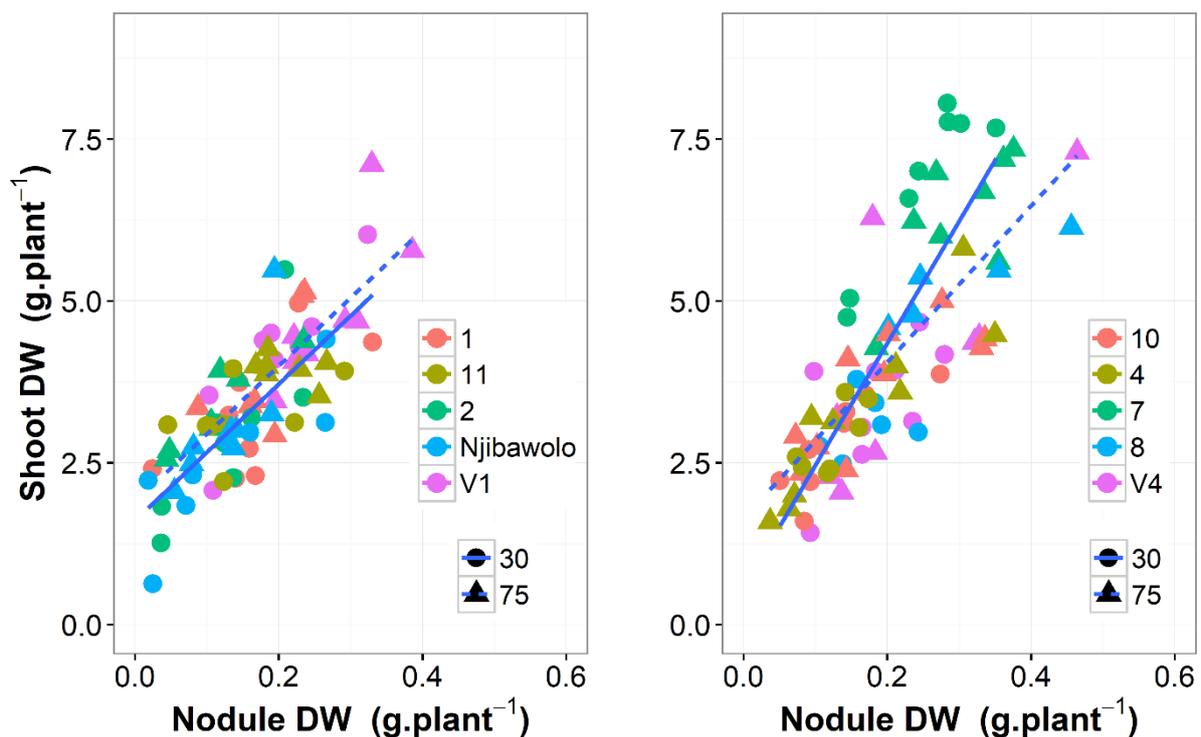


Figure 9. Variabilité génotypique du voandzou pour l'utilisation du P sous condition N₂-dépendante. 1 : VMD1 ; 11 : VMD11 ; 2 : VMD2 ; V1 : VMDV1 ; 30: apport de 30 μmol KPH₂PO₄ /plante (P déficient) ; et 75 apport de 75 μmol KPH₂PO₄ /plante (P suffisant). Les lignes en pointillés représentent les droites de régression entre la biomasse aérienne et nodulaire sous P suffisant (75 μmol KPH₂PO₄ /plante) et les lignes pleines celle de P déficient (30 μmol KPH₂PO₄ /plante).

La variabilité de réponse des différents cultivars observée durant l'étude préliminaire a été confirmée : les cultivars à faibles biomasses aérienne et nodulaire tels que N'jibawolo et VMD2 en contraste avec les variétés productives comme VMD7 et VMDV1. Les résultats de l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne (EUSR), évaluée par la pente de la droite de régression entre biomasse aérienne et biomasse nodulaire, ont mis en évidence une plus forte pente pour les variétés dites tolérantes comparativement aux variétés dites sensibles (Figure 9). Il apparaît donc que les variétés dites tolérantes ont présenté une meilleure capacité à fixer l'azote atmosphérique. Les plus efficaces cultivars ont été observés notamment les écotypes VMD7, et VMDV1 avec une valeur moyenne d'EUSR de 14 g BA/g nodule (Tableau 1). Au-dessous de 0.2 g de biomasse nodulaire, les autres variétés ont présenté une faible EUSR sous P déficient que sous P suffisant (Figure 9). Cette variabilité génotypique basée sur l'EUSR est aussi trouvée dans les précédentes études notamment par Alkama et al. (2009).

Tableau 1. Estimation des paramètres des droites de régression linéaire entre biomasse aérienne (« Shoot DW ») et nodulaire (« Nodule DW ») (Shoot = a + b*Nodule) pour différents cultivars de Voandzou en condition de déficience (30 $\mu\text{mol KPH}_2\text{PO}_4$ /plante) et suffisance (75 $\mu\text{mol KPH}_2\text{PO}_4$ /plante) en P

	Déficience en P			Suffisance en P		
	Intercept (a) [‡]	b	R ²	Intercept (a)	b	R ²
Sensible						
1	1.92 (0.64)	7.99 (3.48)	0.47	1.61 (0.90)	12.05 (4.82)	0.51*
11	2.71 (0.41)	3.30 (2.58)	0.21	1.92 (0.40)	9.87 (1.35)	0.90***
2	1.01 (0.62)	14.59 (4.20)	0.67*	2.24 (0.23)	9.85 (1.83)	0.85***
N'jibawolo	1.34 (0.38)	9.45 (2.44)	0.71**	1.15 (0.71)	15.45 (5.22)	0.59*
V1	1.51 (0.59)	13.63 (2.86)	0.79**	1.01 (1.22)	13.83 (4.36)	0.63*
Tolérante						
10	1.58 (0.35)	9.43 (2.40)	0.72**	2.18 (0.45)	7.83 (2.13)	0.63**
4	1.57 (0.55)	10.24 (4.28)	0.53	1.46 (0.38)	11.15 (1.92)	0.83***
7	2.74 (0.66)	16.44 (2.56)	0.87***	2.13 (1.00)	14.19 (2.99)	0.82**
8	2.68 (0.83)	2.41 (4.74)	0.06	3.65 (0.39)	5.43 (1.25)	0.86*
V4	1.66 (0.90)	9.47 (4.57)	0.38	1.40 (1.09)	11.49 (4.17)	0.56*

[‡]Valeur moyenne (écart type) ; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$

Considérant ces différentes expressions génotypiques du voandzou sous faible disponibilité de P, il s'est avéré nécessaire d'étudier les mécanismes d'adaptation des variétés contrastantes à la déficience en P.

Les cultivars tolérants VMD7 et VMDV4 et les cultivars sensibles VMDV1 et VMD11 ont été sélectionnés pour des séries d'études supplémentaires.

b) Respiration nodulaire et expression de gène phytase dans les nodules

La respiration des racines présentant des nodules rhizobiens des cultivars tolérants et sensibles a été mesurée à travers la consommation en O₂ (Photo1). Pour cela, 4 cultivars contrastants ont été cultivés en « hydroaéroponie » sous P déficient et P suffisant en condition de N₂-dépendante pendant trois semaines. Ensuite, les plantules ont été transférées dans des bouteilles de 1 L dans lesquelles par un dispositif expérimental les racines ont été exposées à différents niveaux de concentration d'O₂ dans la phase gazeuse (21, 25, 30, 40 kPa O₂). La diminution au cours du temps de la quantité d'O₂ a été alors mesurée en considérant que l'oxygène perdu était consommé par les nodules pour la réalisation du processus de fixation symbiotique de l'N atmosphérique.

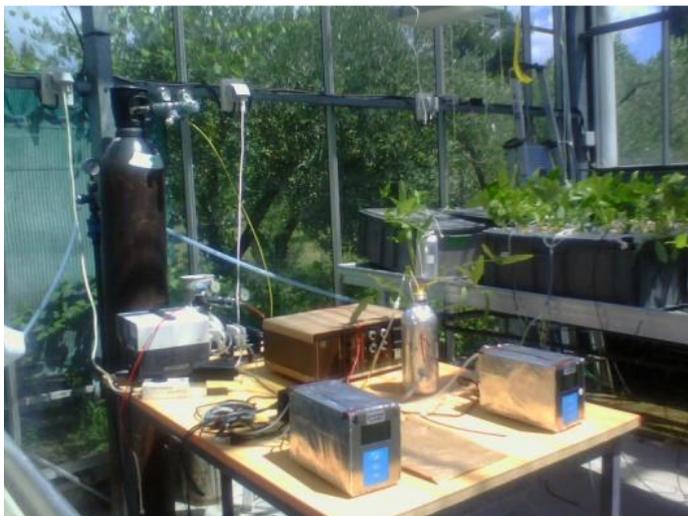


Photo 1 : Dispositif expérimental de mesure de la respiration des racines nodulaires. (Source : Andriamananjara)

Les respirations des racines nodulées des cultivars dit « tolérants » ont été plus élevées sous P déficient que dans des conditions de P suffisant suggérant une importante demande en énergie respiratoire pour la FSN (Figure 10).

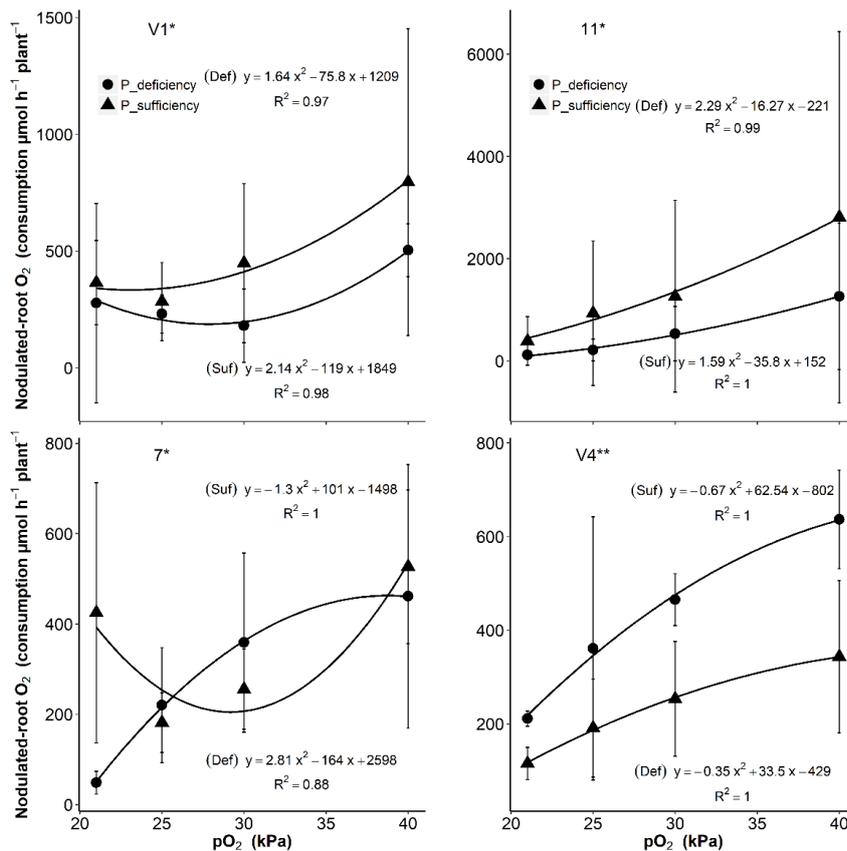


Figure 10. Respiration des racines nodulées des cultivars sensibles et tolérants sous déficience et suffisance en P. V1 : VMDV1 ; 11 : VMD11 ; 7 : VMD7 ; V4 : VMDV4. pO₂: concentration d'O₂ rhizosphérique.

Sous condition rhizosphérique ambiante i.e. dans des conditions normale extérieure de pression en oxygène (pO₂ 21% O₂) pour les cultivars dit « sensibles », la consommation en O₂ des racines placées préalablement en condition de déficience phosphatée a été plus faible que celle des racines placées préalablement en condition de suffisance phosphatée : -76% et -30% plus faible respectivement pour VMDV1 et VMD11. Par ailleurs, une forte respiration des racines nodulées a été observée chez les cultivars « tolérants » placés en condition de déficience phosphatée comparée à la respiration racinaire des mêmes cultivars placés en condition de suffisance phosphatée. Des études ont montré que la perméabilité nodulaire contrôle la respiration des nodules qui fournit l'ATP pour la réduction de N₂ dans les zones infectées des nodules (Vadez et al., 1999). On a calculé la perméabilité nodulaire, c'est-à-dire la conductance à l'O₂ par le rapport entre la pente de régression et la surface nodulaire (Jebara et al. 2001; Kouas et al. 2008; et Alkama et al. 2009). Cette perméabilité nodulaire était plus élevée sous P déficient, étant de quatre fois supérieure par rapport à celle sous P suffisant chez les cultivars « tolérants » VMD7 et VMDV4.

Pour une analyse physiologique de la perméabilité nodulaire à la diffusion de l'O₂, une étude histologique couplée avec une analyse d'imagerie *in situ* RT-PCR ont été effectuées sur les nodules contrastants de l'écotype « tolérant » VMD7 et de cultivar sensible VMDV1. Les résultats de la coupe nodulaire ont montré une augmentation de la taille de cellule et de l'espace entre les cellules chez l'écotype « tolérant » à la déficience en P par rapport au cultivar « sensible » (Figure 11). Cette augmentation de la taille cellulaire et intercellulaire sous condition de P déficient peut expliquer la forte perméabilité nodulaire à la diffusion en O₂ et qui sont en accord avec celles reportées dans la littérature (Ribet and Drevon, 1995; Serraj et al., 1995 ; Fleurat-Lessard et al., 2005).

Par ailleurs, afin d'analyser l'implication de l'enzyme phosphatase dans l'efficacité d'utilisation de P pour la fixation symbiotique de N, l'expression du gène phytase dans les nodules a été étudiée (Andriamananjara et al., 2013). Dans la figure 11, on peut observer des signaux de points verts qui montrent que le gène phytase a été exprimé dans les nodules. L'augmentation de l'expression de gène phytase chez le cultivar « tolérant » (VMD7) est surtout observée sous déficience en P autour des traces vasculaires, dans le cortex interne, et dans la zone infectée du nodule (Figure 11). Ceci est en contraste avec le faible signal phytase chez le cultivar « sensible » (VMDV1). Cette forte augmentation de signal et activité phytasique sous déficience P semble être le mécanisme d'adaptation pour les légumineuses fixatrice d'azote atmosphérique à la déficience phosphatée permettant l'utilisation de P organique phytate à l'intérieur des nodules (Lazali et al., 2013). Cette étude suggère que le phytate dans les cortex nodulaires peut contribuer à l'efficacité d'utilisation de P pour la symbiose rhizobienne (Lazali et al., 2013 ; Drevon et al., 2015).

Ainsi, une forte activité de l'enzyme phytase dans les nodules et une forte perméabilité nodulaire à la diffusion de l'O₂ ont été identifiées comme étant parmi les principaux mécanismes d'adaptation de voandzou en condition de déficience phosphatée pour la fixation symbiotique de l'azote marquée par l'efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne élevée.

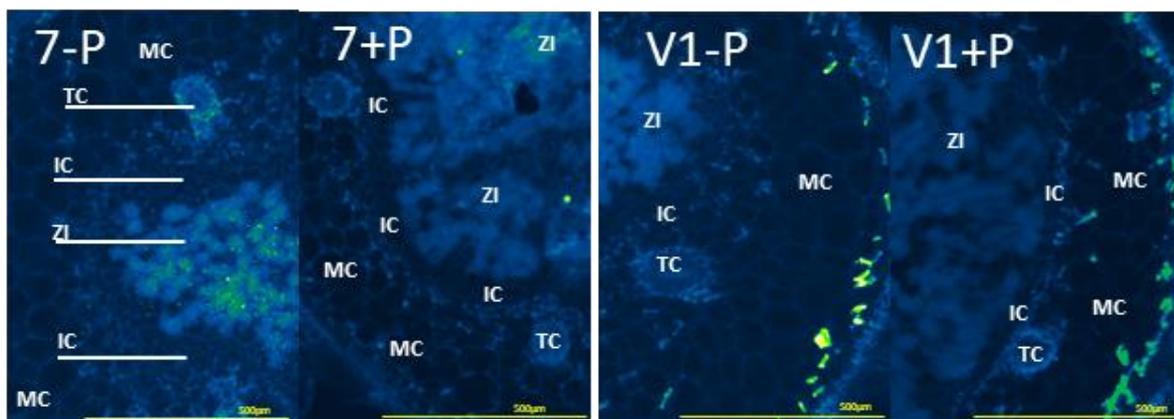


Figure 11. Localisation in situ de phytase dans les nodules de voandzou sous déficience et suffisance phosphatée. Les points verts représentent l'expression de phytase. ZI: zone infectée; TC: trace vasculaire, IC: Inner cortex; MC: middle cortex. 7-P et 7+P : VMD7 respectivement sous P déficient et P suffisant ; V1-P et V1+P : VMDV1 respectivement sous P déficient et P suffisant.

c) Phytodisponibilité de P

La phytodisponibilité du P dans le sol a été évaluée par une approche basée sur le processus de diffusion qui consiste à mesurer simultanément la concentration des ions phosphates dans la solution du sol (C_p) et les dynamiques des ions phosphates qui se diffuse avec le temps à l'interface solide-solution. Le transfert des ions phosphates qui se diffusent entre les phases solides et liquides du sol ont été analysé avec la méthode de marquage isotopique utilisant le ^{32}P . On a testé l'effet des deux variétés contrastantes de voandzou (VMDV1 et VMDV4) sur la phytodisponibilité du P utilisant la méthodologie dite du « rhizobox » afin d'analyser les effets racinaires dans le sol. La phytodisponibilité se réfère au P disponible immédiatement pour les plantes. Le changement ou variation du P phytodisponible dans les sols rhizosphériques de ces deux variétés permettra d'apprécier l'influence de l'activité racinaire de ces variétés contrastantes. Pour cela, les variétés « tolérantes » VMDV4 (« Dona ») et « sensible » V1 (« Atoditorsohitra ») ont été transférées en rhizotron après 4 semaines de culture hydroponique. La culture en rhizotron réalisée sur une couche mince de sol et où les racines des plantes n'ont pas été en contact direct avec le sol afin de faciliter la collecte de sol rhizosphérique, a duré 12 jours sous apport équivalent de niveau en P déficient et en P suffisant : respectivement 30 et 75 $\mu\text{mol KPH}_2\text{PO}_4$ /plante (Figure 12).

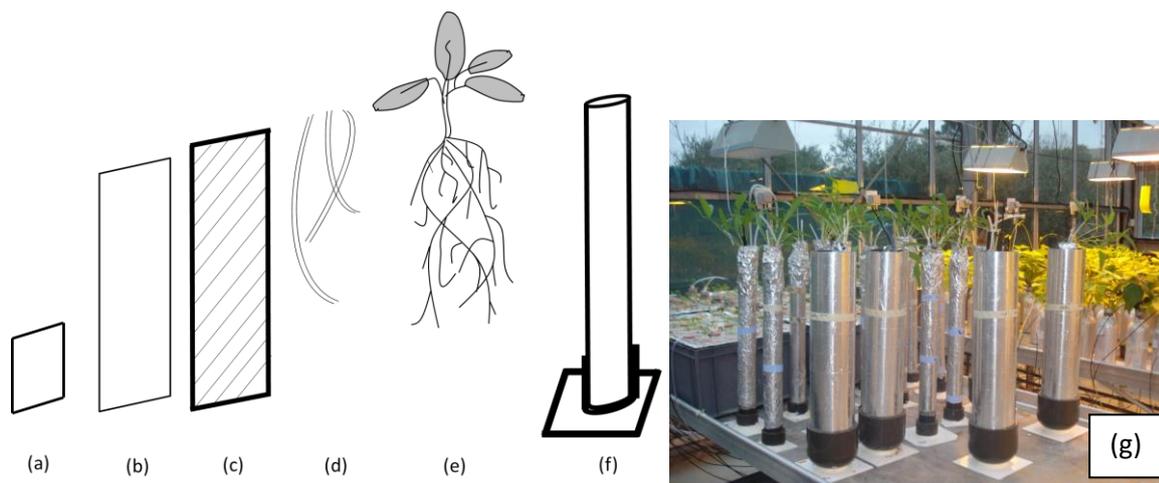


Figure 12. Dispositif expérimental de culture en rhizotron. La plantule de voandzou (e) a été transférée dans le dispositif rhizotron après une pré-culture hydroponique. Les racines ont été soigneusement étalées sur le filet (maille 30 μm) (b) rempli avec du sol (c). Des papiers filtres (a), et des tubes (d) assurent l'approvisionnement en eau et nutriment ainsi que l'oxygénation des racines (e). Le filet sépare le sol des racines tout en permettant l'échange hydrique et des nutriments. L'ensemble est enroulé par

la suite et inséré dans une colonne en PVC et maintenu verticalement (f) pendant toute la durée de l'expérimentation (cf photo (g)).

Le sol rhizosphérique a été prélevé et analysé après 12 jours de mis en contact des racines avec le sol. Les principaux résultats ont montré l'influence assez marquée des cultivars sur la dynamique de la diffusion des ions phosphates. Une plus forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en ion phosphate a été observée sur le sol rhizosphérique de la variété « tolérante » VMDV4 comparé à celle de la variété VMDV1 (Figure 13). Cette forte potentialité de diffusion des ions phosphates entre les phases solide et liquide du sol peut être attribuée à l'augmentation de la concentration de C dans la solution du sol sous culture de VMDV4 comparé à VMDV1 (Tableau 2). L'accumulation de C dans la solution du sol proviendrait de la sécrétion racinaire des anions organiques (Zhang et al., 2009; Wrage et al., 2010). Ces anions organiques telles que l'acetate, la malate, le citrate, ou l'acide phosphatasique peuvent mobiliser le P inorganique fixé au niveau des constituants du sol, principalement les oxyhydroxydes de Fe et Al. La complexation métallique des oxydes de Fe et Al par les anions organiques peut potentiellement réduire le nombre de site de fixation des ions phosphates dans le sol et augmentant ainsi la concentration des ions phosphates dans la solution du sol (Guppy et al., 2005). Dans notre étude, ce processus était confirmé par les faibles concentrations d'Al et de Fe enregistrées dans la solution du sol chez le cultivar VMDV4 par rapport au cultivar VMDV1 (Tableau 2).

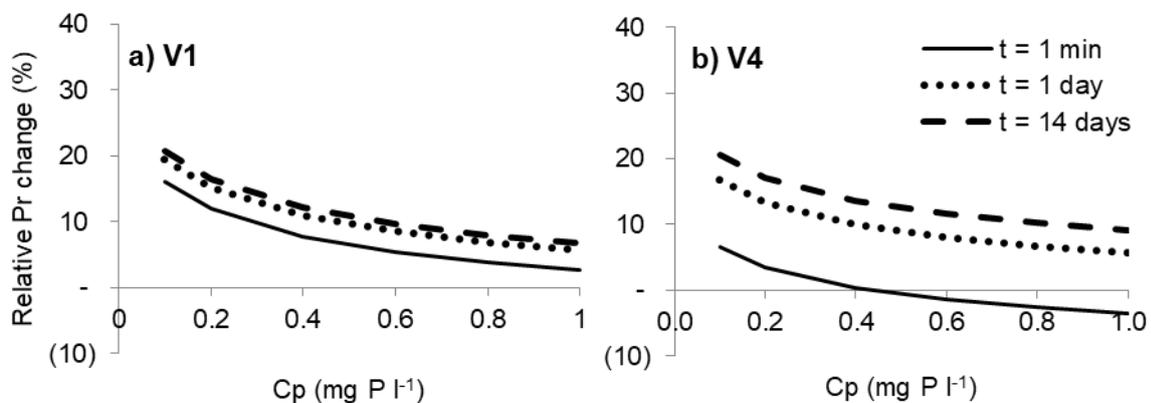


Figure 13. Changement relatif ($\Delta Pr\%$) de la quantité brute des ions phosphates (P_i) diffusibles, Pr , en fonction de la concentration de P_i dans la solution du sol (C_p) et du temps (t) pour les cultivars VMDV1 (V1) (a) et VMDV4 (V4) (b) ($\Delta Pr\% = (Pr_{\text{cultivar soil}} - Pr_{\text{bulk soil}}) \times 100 / Pr_{\text{bulk soil}}$). Les valeurs de Pr ont été calculées avec l'équation de cinétique de Freundlich $Pr = vC_p^{w_t P}$ (C_p : concentration des ions phosphates dans la solution du sol ; t : temps de dilution isotopique).

Tableau 2. Composition des éléments dans la solution du sol (mg l⁻¹) chez le sol absolu (« bulk soil ») et les sols rhizosphériques des cultivars VMDV1 et VMDV4 sous 28 et 70 mg P kg⁻¹ sol.

Paramètres	28 mg P kg ⁻¹ sol		70 mg P kg ⁻¹ sol		Bulk soil
	VMDV1	VMDV4	VMDV1	VMDV4	
C organique	50.2	70.8	49.5	83.6	60.0
C total	58.9	79.7	59.6	92.8	70.2
N-NH ₄ ⁺	2.1	2.5	1.7	2.4	2.5
N total	6.2	6.5	5.3	6.2	5.7
Al	0.26	0.10	0.63	0.41	0.37
Ca	29.5	30.5	21.9	21.9	25.6
Fe	0.09	0.03	0.19	0.15	0.14
Mg	1.3	1.5	0.9	1.0	1.4
K	2.8	3.0	4.5	4.6	2.3
pH	7.08	7.05	7.19	7.16	7.29

Conclusion partielle

Ces études ont permis de montrer la capacité des légumineuses comme le voandzou à mobiliser le phosphore au profit du riz pluvial dans un système de rotation culturale. Certains cultivars de voandzou ont été capables de s'adapter dans les conditions de déficience phosphatée marquée par une forte production de biomasses aérienne et nodulaire. Cette tolérance sous P-déficient a été associée principalement à la respiration des racines nodulées avec une perméabilité nodulaire à la diffusion de l'O₂ plus élevée et une forte augmentation de signal et activité phytasique, mais également à une plus forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en ion phosphate.

II.2 Gestion de la matière organique dans les agrosystèmes cultivés

Dans la précédente partie, on a pu étudier et démontrer la potentialité de certaines plantes comme la légumineuse à mobiliser les nutriments, tels que le phosphore, dans le sol principalement déficient en P. Cette partie sera focalisée sur le composant sol dans lequel on testera la potentialité de la matière organique exogène sur la fertilité phosphatée du sol. Il sera présenté ainsi les principaux résultats des études liés à l'analyse de rôle des matières organiques (MO) sur la disponibilité du P et l'efficacité d'utilisation de P du sol et de fertilisant minéral.

II.2.1 Effet de la MO sur l'efficacité d'utilisation de P

Les sols acides fortement lessivés sont marqués par une déficience en phosphore dans les régions de l'Afrique Sub-Saharienne attribuée principalement à la forte immobilisation des ions phosphates sur les oxyhydroxides de Fe et Al (Andriamananjara et al., 2016c). L'efficacité d'utilisation des fertilisants minéraux phosphatés dans ces sols est alors généralement très faible. Il a été démontré que l'application de la matière organique (MO) dans ces sols sous culture pluviale a permis d'améliorer la disponibilité de P du sol marquée par une teneur élevée de P du sol, fort rendement ou quantité de P élevée prélevée par les plantes dans un système de combinaison de P organo-minéral (P-MO et P-minéral) comparé au P minéral seul à quantité équivalente de P total apporté (Nziguheba et al., 2000, 2002). Cependant la question se pose pour les cultures en condition inondée tels que la riziculture qui est une pratique largement répandue à Madagascar. Si les interactions MO et P minéral ont été bien étudiées dans les sols non inondés, il reste encore à clarifier le rôle de la MO sur la biodisponibilité du P dans les sols inondés caractérisés par ses conditions anaérobiques liées à la présence de la lame d'eau.

Une étude menée entre 2011 et 2013 sur la riziculture inondée et pluviale dans les hautes terres à Madagascar a permis de tester l'effet de l'apport de la MO sur l'efficacité d'utilisation de P du sol et de fertilisant minéral (Andriamananjara et al., 2016c ; Andriamananjara et al., 2018). L'étude a été réalisée sur 3 dispositifs expérimentaux de riziculture inondée, situés dans la région d'Ambatondrazaka et d'Ambohinaorina et sur deux dispositifs expérimentaux de riziculture pluviale en rotation avec des légumineuses situés dans la région d'Ivory et de Laniera. Dans les dispositifs d'Ambatondrazaka, d'Ambohinaorina et d'Ivory, une dose croissante de fumier de ferme (0, 5, 10 Mg ha⁻¹ FYM) a été combinée avec une dose croissante de triple super phosphate (0, 20, 40, 80 kg P ha⁻¹ TSP) pendant trois années successives. Dans le dispositif de Laniera, le fumier et le TSP ont été apportés à dose équivalente de phosphore respectivement de 10, 20, 30, et 50 kg P ha⁻¹. Un mélange organo-minéral (FYM+TSP) a

été également ajouté comme traitement en fixant la dose de TSP à 10 kg P ha^{-1} et en complétant par des apports de fumier pour obtenir trois niveaux d'apport de P ($20, 30, \text{ et } 50 \text{ kg P ha}^{-1}$).

Globalement, le rendement en grain de riz n'a montré aucune réponse du fumier contrairement à la réponse positive aux apports de TSP (figure 14). Cependant, il a été observé que dans le cas d'Ambatondrazaka avec des doses intermédiaires d'apport de P (entre $0 \text{ et } 20 \text{ kg P ha}^{-1}$), des effets significatifs ($P = 0.005$) du fumier ont été observés sur le rendement en riz. En effet, l'apport en quantité élevée de fumier semblait réduire la réponse en rendement du riz. Dans ces sols, une concentration excessive de Fe ($> 1800 \text{ mg Fe kg}^{-1}$) semblait alors indiquer une toxicité en Fe dans ces parcelles fortement fertilisées avec du fumier.

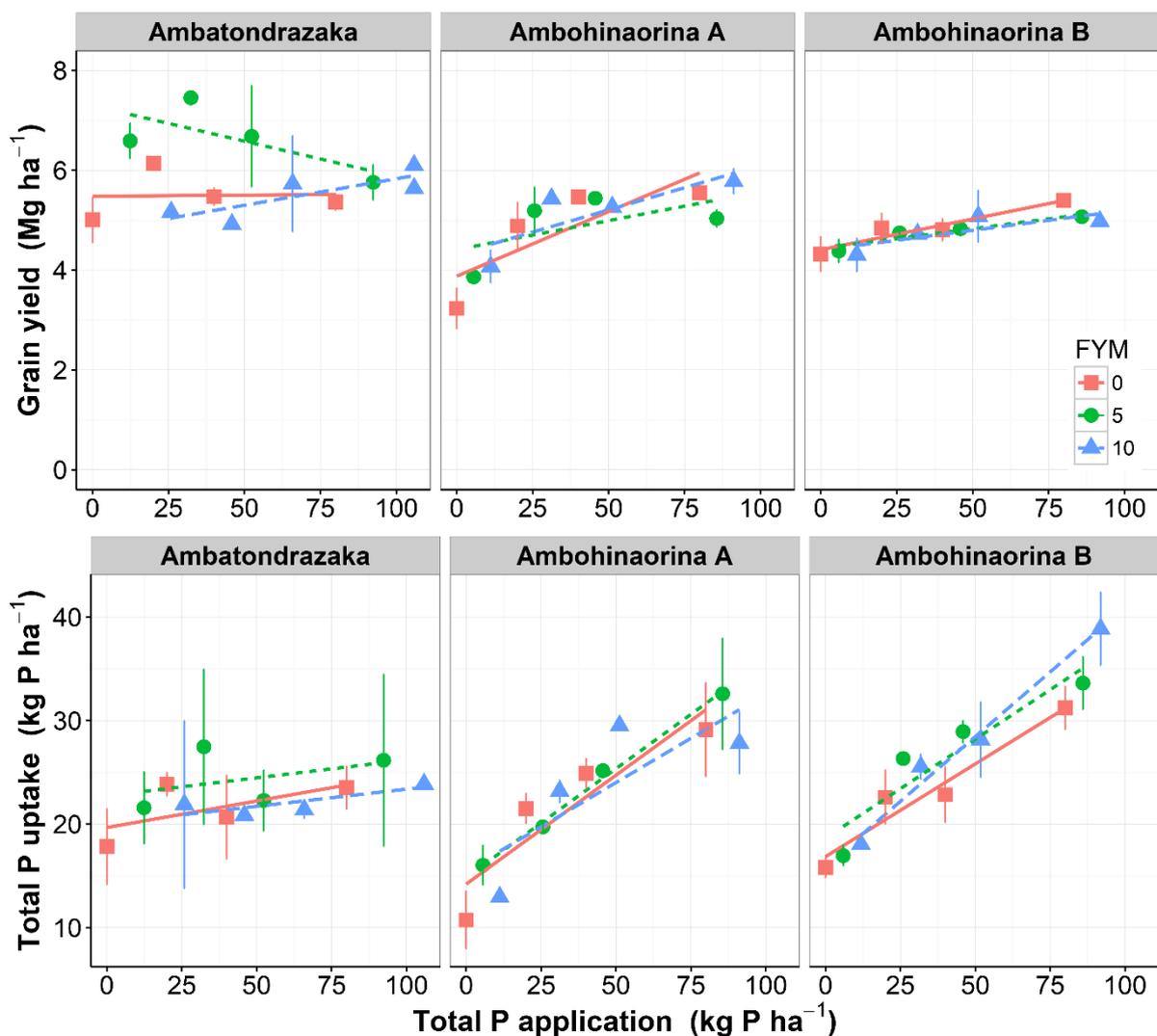


Figure 14. Rendement en grain de riz et P exporté suivant la dose équivalente de P apporté par le fumier et le TSP. Le P total apporté est calculé à partir de la somme de P issu du fumier et du TSP. Les valeurs sont les moyennes de rendement et de P exporté des trois années consécutives. Les barres d'erreurs représentent l'écart type de moyenne ($n = 2$).

Le P exporté par les plantes n'est pas significativement différent que ce soit avec un apport de TSP avec du fumier ou seul. (Figure 14). Cette observation suggère que les P issus du fumier et du TSP sont de disponibilité égale. L'application du fumier recycle donc le P mais ne permet pas à un meilleur accès au P du sol par les plantes. Autrement dit, le fumier présente un effet de substitution vis-à-vis du TSP.

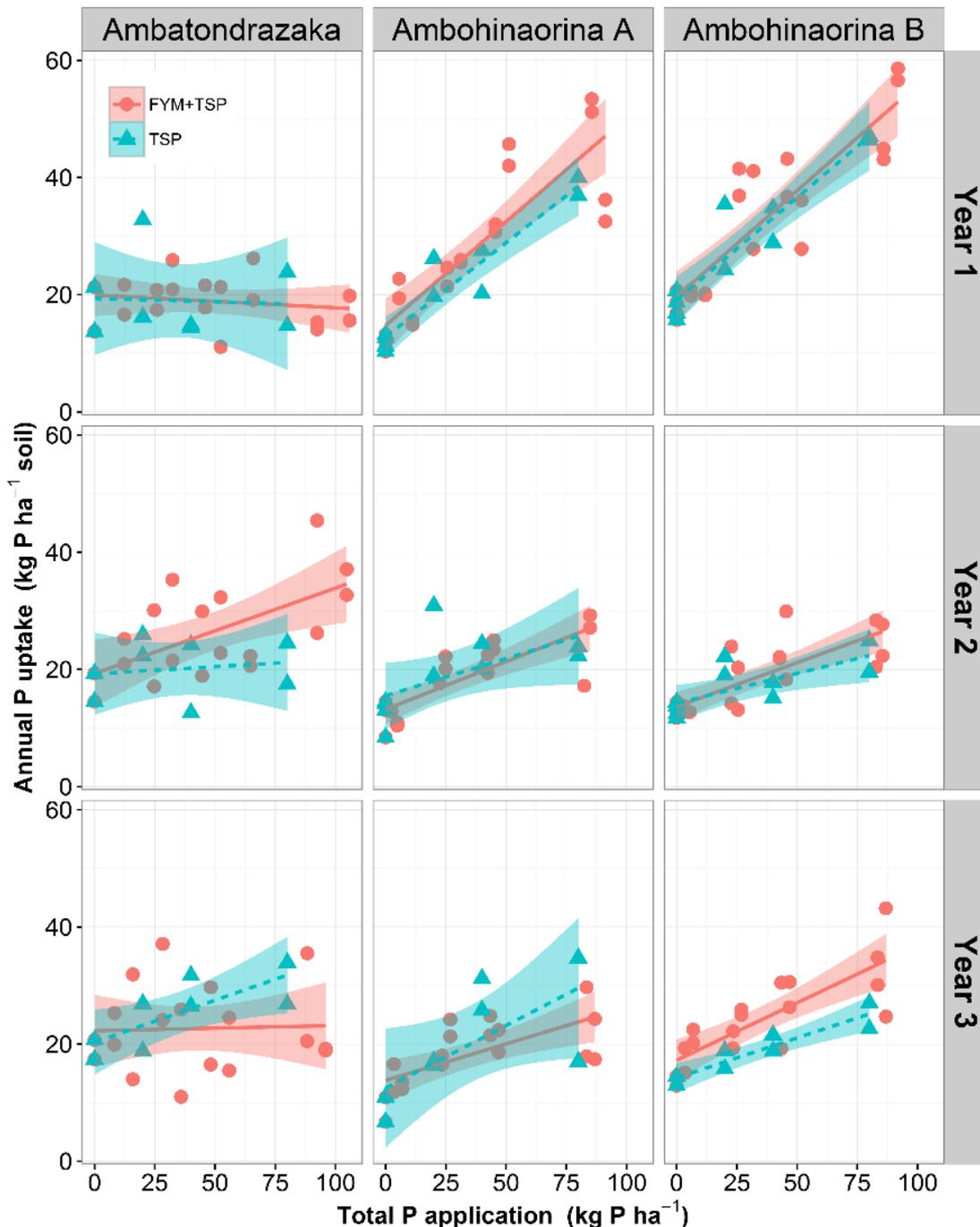


Figure 15. P prélevé dans les grains et pailles du riz suivant la dose équivalente de P apporté et les sources de fertilisants. Les zones ombrées sont les intervalles de confiance de la régression : en bleu les données du TSP seul, le rouge les données du fumier et fumier+TSP. Le P total apporté est calculé à partir de la somme de P issu du fumier et du TSP.

Seul le site d'Ambohinaorina présentait une différence significative de P exporté entre des sols avec apport de fumier et de TSP et des sols avec apport de TSP seul. Ce site est marqué par une faible teneur en carbone organique du sol (COS) comparé aux autres sites. Cette augmentation de l'exportation de P entre traitement fumier+TSP et TSP a été observée uniquement la troisième année (Figure 15). Cet effet du fumier est attribué principalement à l'augmentation de la teneur en grain de P, 0.16% - 0.19%, mais qui n'a pas permis d'augmenter le rendement en grain de riz. L'effet de l'application du fumier a affecté le prélèvement du P de la plante à une quantité égale de P total apporté entre fumier + TSP et TSP seul. L'effet du fumier sur l'intercepte de P prélevé (que sur la pente) suggère que l'application du fumier a affecté la biodisponibilité du P du sol (figure 15). Ceci peut être due au processus redox où la dissolution réductrice des oxydes de Fe(III) entraîne la solubilisation de P. Le sol acide couplé à une faible teneur en COS a probablement intensifié le rôle du fumier sur la biodisponibilité du P.

Les résultats d'une expérimentation au champ de riz pluvial conduit dans les hautes terres d'Antsirabe à Madagascar confirment l'effet positif de l'apport de fumier sur sol en condition aérobique (Andriamananjara et al., 2018). L'apport de fumier a augmenté l'efficacité d'utilisation de P du fertilisant minéral dans le riz pluvial cultivé dans un sol à P-déficient avec un apport continu de fertilisant pendant trois ans (Figure 16).

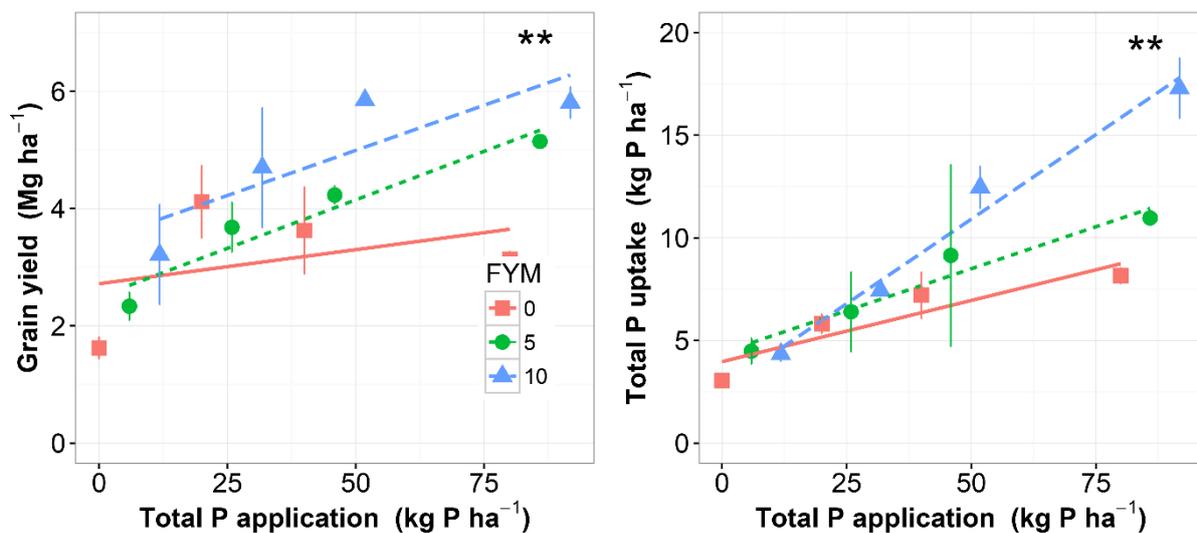


Figure 16. Rendement en grain de riz et P exporté suivant la dose équivalente de P apporté affecté par les traitements fumier et TSP après 03 ans de rotation culturale riz-Soja à Ivory. Le P total apporté est calculé à partir de la somme de P issu du fumier et du TSP. Les barres d'erreurs représentent l'écart type de moyenne (n = 2).

Cette interaction positive FYM-TSP peut être expliquée principalement par la complexation des anions organiques libérés durant la décomposition du fumier sur les sites de fixations de P (Nziguheba et al., 2000) et une augmentation de la capacité de rétention en eau en présence de fumier et qui par conséquent

améliorent la disponibilité du P. La même observation a été faite sur une rotation voandzou-riz pluvial dans un dispositif expérimental au champ à Laniera-Madagascar où l'apport du fumier a permis d'augmenter l'efficacité d'utilisation de P du fertilisant minéral (à dose équivalente de P apporté) après trois ans de rotation culturale. L'apport des autres éléments (macro et micronutriments) contenus dans le fumier peut également contribuer à l'efficacité du fumier. L'effet du fumier est marqué ici par la ligne de régression linéaire du traitement fumier+TSP au-dessus de celle du TSP seul (Figure 17).

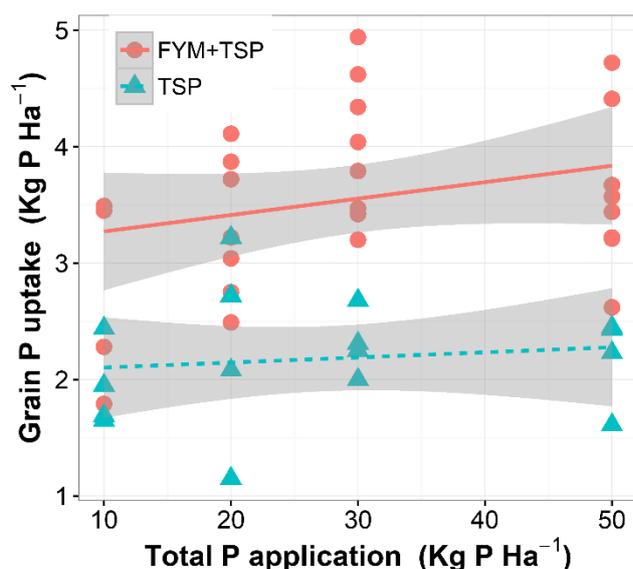


Figure 17. P prélevé dans les grains du riz après 3 ans de rotation culturale voandzou-riz suivant la dose équivalente de P apporté et les sources de fertilisants à Laniera. Les zones ombrées représentent les intervalles de confiance de la régression : en bleu les données du TSP seul, en rouge les données du fumier et fumier+TSP.

Ainsi, le fumier n'affecte pas l'efficacité d'utilisation de P du fertilisant minéral dans la riziculture inondée, qui est en contraste avec les effets positifs généralement observés dans les systèmes pluviaux.

Compte tenu de cet effet contrastant de MO exogène sur le système inondé et le système pluvial, on cherchera à connaître dans la partie suivante la valeur fertilisante phosphatée des différents produits résiduels organiques disponibles localement.

II.2.2 Valeur fertilisante phosphatée de MO

Le contexte actuel à Madagascar ne permet pas d'augmenter l'utilisation des intrants minéraux du fait de leurs coûts élevés, de leurs faibles disponibilités et de leurs accessibilités limitées. L'utilisation de

fertilisant minéral par les agriculteurs malgaches reste la plus faible dans le monde : 5 à 6% des terrains seulement sont fertilisés avec de l'engrais minéraux avec la plus faible dose d'application (Randrianarisoa et Minten, 2003). En plus, les résultats des expérimentations de longues durées ont montré que la fertilisation minérale doit être accompagnée d'amendement organique (Nziguheba et al., 2000, 2002). Ainsi, la recherche sur les fertilisants organiques disponibles localement apparaît comme l'une des meilleures alternatives afin de maintenir durablement les parcelles cultivées et d'éviter la mise en jachère ou de diminuer la pression sur les jachères existantes. Les produits résiduaux organiques (PRO) constituent actuellement l'une des ressources potentiellement disponibles et importantes dans l'agriculture. La fertilité phosphatée du sol est décrite comme étant la capacité de sol à fournir le P aux plantes. Dans le cas des systèmes cultivés et continuellement fertilisés, il est important de suivre et de gérer le devenir de P dans le sol afin de maintenir la productivité agricole. Ainsi, la connaissance de certains paramètres tels que la phytodisponibilité et valeur agronomique du P des PRO appliqués dans la plupart des systèmes d'exploitation est nécessaire pour une fertilisation raisonnée et durable permettant ainsi d'éviter la sur ou sous-utilisation de ces PRO qui à long terme auront un impact négatif sur la productivité et l'environnement (Kvarnström et al., 2004; Morel, 2007). Le devenir de P contenu dans ces PRO est actuellement très peu étudié dans les conditions de sols tropicaux de Madagascar. Les démarches méthodologiques de l'évaluation quantitative du devenir du P dans le système sol-plante-fertilisation consistent d'abord à la détermination de la phytodisponibilité du P des PRO suivi de l'évaluation de leurs valeurs fertilisantes. La mise en application de cette méthode implique la mise en place d'un dispositif expérimental de longue durée au champ (Morel, 2007). Toutefois, le suivi de ces dispositifs est lourd et coûteux. Une première approche consiste à tester les apports de PRO dans des pots de culture.

Ainsi, afin d'évaluer quantitativement la phytodisponibilité et la valeur fertilisante phosphatée des différents PRO, une étude en pot de culture à court terme utilisant la technique de marquage isotopique a été menée au Laboratoire des Radioisotopes. Cinq types de PRO, incluant 03 composts issus de criblé de décharge (Aulna et Composteco), des matières végétales (Agrivet) de différentes localités, et un fumier de ferme (Soavi), ont été testés pendant 4 mois au cours d'une expérimentation en pots de culture de Ray grass (*Lolium perenne*) avec des sols marqués par des ions phosphates radioactifs ^{32}P . Le compost Aulna est un produit composté issu de produit résiduaire organique recyclé de la commune urbaine d'Antananarivo composé de 75% de jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) et de 25% de criblé de décharge municipal. Le Composteco ayant été fourni par la compagnie « Komposteco » est un compost composé des produits de décharge municipal de Mahajanga. Le compost Agrivet fourni par la société « Agrivet » est issu de compostage de fumier et des résidus de cultures. Le fumier de bovin de ferme Soavi a été collecté dans la zone péri-urbaine d'Antananarivo à Soavinimerina. Les biomasses aériennes ont été récoltées à 25^{ème}, 56^{ème}, 83^{ème}, et 199^{ème} jour après semis. Un traitement témoin sans

apport de P et un traitement de référence (TSP) ont été intégrés dans le dispositif pour l'évaluation de la phytodisponibilité et la valeur fertilisante des PRO testés. Les fertilisants organique et minéral ont été apportés à quantité équivalente en P de 50 mg P kg⁻¹ sol. La proportion du phosphore radioactif et non radioactif prélevé par les plantes permet de spécifier l'origine exacte de P absorbé par les plantes : sol ou PRO (Fardeau and Jappe, 1988) en comparant le traitement avec et sans apport de PRO. Ce dispositif nous a permis de quantifier le phosphore prélevé par la plante issu du P disponible du sol (P_{sol}) et le phosphore issu de fertilisant appliqué (P_{PRO}). La valeur fertilisante du P des PRO définie comme étant la capacité des PRO à apporter le P disponible à la plante a été évaluée par rapport au fertilisant de référence soluble: le Triple Super Phosphate TSP (Andriamananjara et al., 2016b).

Dès la première coupe, on a observé une variabilité de la phytodisponibilité de P chez les différents types de PRO qui a affecté la production en biomasse de la culture. Une faible mobilisation de P du sol et du fertilisant a été observée sur le Composteco où le P prélevé par la plante originaire du sol et fertilisant ont été significativement les plus faibles (Tableau 3, Figure 18). Cette faible mobilisation et prélèvement de P est accompagnée par une diminution de la biomasse aérienne. Les résultats de *L value*, étant le P phytodisponible dans le sol évalué à partir du marquage isotopique de P phytodisponible du sol (Rakotoson et al., 2016), nous montre que l'apport de compost de type Composteco n'a pas permis d'augmenter de manière significative la phytodisponibilité de P dans le sol, avec une teneur en *L value* similaire à celui du témoin sans apport (Figure 19). Le produit Composteco est caractérisé surtout par une faible teneur en carbone organique. Le Carbone organique a un rôle majeur dans le fonctionnement biologique du sol notamment comme substrat de l'activité microbienne qui décompose et minéralise la matière organique du sol (Gougoulis et al., 2014 ; Chen et al., 2014). Cette minéralisation est la principale source de libération de P dans le système amendé avec le PRO (Chen et al., 2014).

La meilleure mobilisation de P a été observée avec le traitement fumier de ferme Soavi caractérisée par les valeurs les plus élevées en P prélevé par les plantes plus spécifiquement celui issu de fertilisant (Table 3 ; Figure 18). Cette tendance est toujours observée durant les quatre récoltes. Les résultats de l'apport de compost Agrivet avec un effet assez conséquent sur le P_{SOL} , P plante et la biomasse (étant légèrement au-dessous de celui de Soavi) suggèrent une meilleure efficacité du fumier dans l'interaction avec le sol pour mobiliser le P.

La tendance décroissante de la réponse des plantes suivant la période de coupe en termes de prélèvement de P et de production de biomasse révèle le processus de fixation de P par les constituants du sol (oxyhydroxide de Fe et Al). En effet, les racines sont toujours en compétition avec les réactions de fixation dans le sol pour acquérir le P disponible libéré par minéralisation de PRO, ou tout simplement le P soluble issu du fertilisant minéral TSP. Les résultats d'une autre étude relative à l'incubation du fumier Soavi dans des ferralsols acides de Madagascar confirment cette observation où on a observé une

diminution de P phytodisponible (malgré l'augmentation de P libéré après ajout de fumier) pendant la durée de l'incubation de deux mois.

Ainsi, la faible valeur fertilisante observée chez l'apport de Composteco est le résultat de la faible potentialité pour ce type de compost à optimiser le processus de biofonctionnement du sol afin de mobiliser le P pour les plantes. L'apport de Composteco n'a pas probablement permis de stimuler les activités microbiennes pour minéraliser suffisamment les matières organiques au profit des plantes. Une étude complémentaire sur l'incubation de sol afin d'évaluer l'activité microbienne devrait être effectuée pour confirmer cette hypothèse.

La meilleure efficacité agronomique (EA) observée chez le fumier Soavi, autours de 83.5% pour EA_{Pdff} (efficacité agronomique basée sur la proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants) et 103.1% pour EA_{CPU} (efficacité agronomique basée sur le coefficient d'utilisation du P des fertilisants), indique une meilleure phytodisponibilité du P couplée avec la disponibilité en nutriments non limitante nécessaire au maintien de l'activité microbienne dans le sol minéralisatrice de la matière organique dans le sol. Une étude similaire réalisée sur une boue compostée de station d'épuration a montré une efficacité agronomique (EA_{Pdff}) de 102% et qui a été expliquée principalement par une forte activité microbienne (respiration de sol) (Andriamananjara et al., 2016b).

A l'issu de cette étude, on peut alors suggérer le fumier Soavi comme ayant un effet de substitution sur le TSP, suivi de compost Agrivet, Aulna et enfin de Composteco.

Tableau 3. Effet cumulé des différent type de PRO sur la biomasse aérienne (BA, g kg⁻¹ sol), le P prélevé dans les biomasses aériennes (P plante, mg P kg⁻¹ sol), le P phytodisponible (L value, mg P kg⁻¹ sol), le P prélevé par les plantes issu du P de sol (P_{SOL}, mg P kg⁻¹ sol), et issu du P de PRO (P_{PRO}, mg P kg⁻¹ sol), la proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants (pdff), le coefficient d'utilisation du P des fertilisants (CUP), l'efficacité agronomique basée sur le Pdff (AE_{Pdff}), et basée sur le CPU (AE_{CPU}) après quatre récoltes.

	Control	Agrivet	Aulna	Composteco	Soavi	TSP	P value
BA (g kg ⁻¹ sol)	2.88 (0.12)d	5.00 (0.27)a	4.25 (0.30)b	3.47 (0.06)c	4.75 (0.22)a	3.11 (0.06)d	< 000.1
P plante (mg P kg ⁻¹ sol)	2.15 (0.28)d	6.70 (0.60)ab	6.19 (0.96)b	5.06 (0.42)c	7.60 (0.59)a	6.97 (0.53)ab	< 000.1
L value (mg P kg ⁻¹ sol)	15.23 (1.96)b	17.89 (0.20)a	18.44 (1.33)a	15.63 (1.37)b	19.81 (1.05)a	19.70 (0.75)a	< 000.1
P _{sol} (mg P kg ⁻¹ sol)	0.14 (0.02)b	5.71 (0.58)a	5.21 (1.09)a	4.81 (0.34)a	5.82 (0.56)a	5.24 (0.44)a	< 000.1
P _{PRO} (mg P kg ⁻¹ sol)		0.99 (0.05)b	1.01 (0.24)b	0.38 (0.23)c	1.78 (0.40)a	1.73 (0.26)a	< 000.1
Pdff %		13.13 (1.43)b	16.38 (3.35)b	4.22 (2.99)c	21.83 (4.79)a	26.14 (3.01)a	< 000.1
CUP %		1.98 (0.11)b	2.02 (0.48)b	0.76 (0.46)c	3.56 (0.81)a	3.45 (0.51)a	< 000.1
EA _{Pdff} %		50.2 (5.5)b	62.7 (12.8)b	16.1 (11.5)c	83.5 (18.3)a		< 000.1
EA _{CPU} %		57.2 (3.1)b	58.4 (14.0)b	22.1 (13.3)c	103.1 (23.3)a		< 000.1

Les même lettres indiquent les moyennes non significativement différentes de PRO à $P < 0.05$.

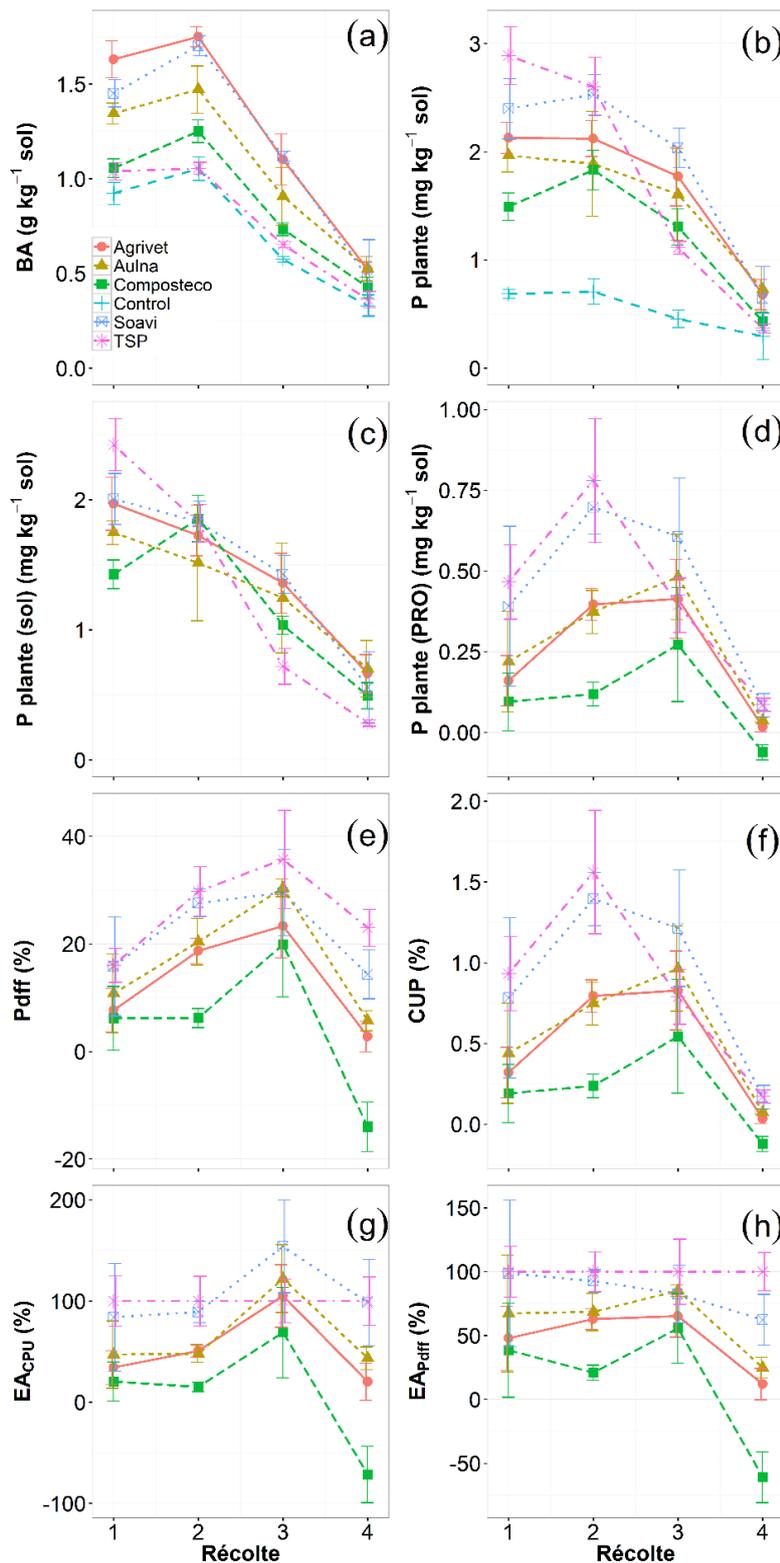


Figure 18. Biomasse aérienne (BA), P prélevé par les parties aériennes (P plante), P prélevé par les parties aériennes issu du P du sol (P plante(sol)), du fertilisant (P plante (PRO)), proportion de P prélevé dans les parties aériennes issue des fertilisants (pdff), coefficient d'utilisation du P des fertilisants (CUP), efficacité agronomique basée sur le Pdff (EA_{Pdff}), et basée sur le CPU (EA_{CPU}) influencé par les différents types de fertilisation organique et minérale (n = 5).

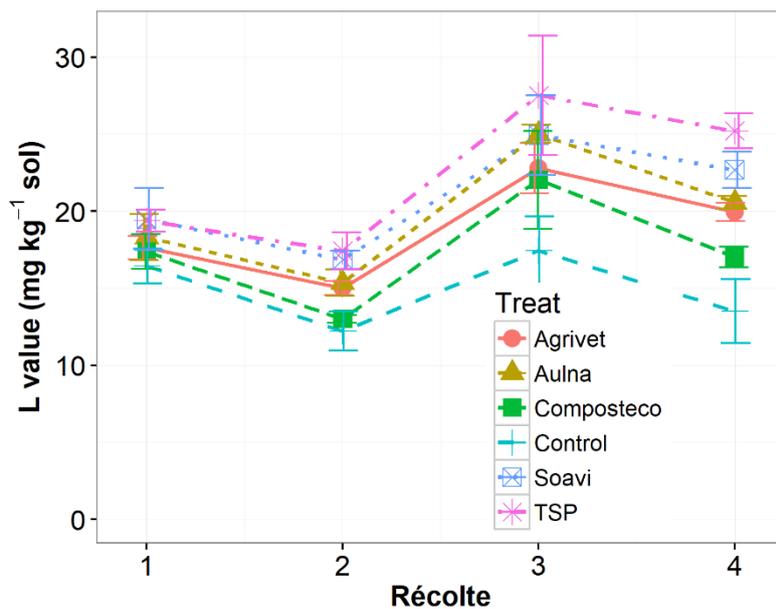


Figure 19. Phytodisponible du P (L value) affecté par les différents = types de PRO.

A l'issue de ces études, il a été montré que l'effet de la MO sur la disponibilité des nutriments, à l'instar du P, diffère suivant le système étudié et que cette disponibilité de nutriments varie suivant le type et la qualité de la MO exogène approvisionnant ce milieu. Dans la partie suivante, on abordera le devenir de la MO endogène et exogène dans les sols des différents agroécosystèmes terrestre.

Conclusion partielle

L'issue de ces études ont révélé que l'apport de la MO ne permet pas d'augmenter significativement la disponibilité du P dans le sol de riziculture inondée ni d'augmenter l'efficacité d'utilisation des engrais phosphatés. Ceci est en contraste avec la riziculture pluviale où l'apport de MO a permis d'augmenter l'efficacité d'utilisation de P des engrais phosphatés dans un sol à P-déficient avec une fertilisation continue de trois ans. Par ailleurs, l'efficacité du fumier à se substituer au fertilisant minéral (TSP) comparé aux autres PRO compostés a été démontrée en termes de phytodisponibilité et valeur agronomique du P.

II.3 Dynamique de la MO dans les agroécosystèmes

Le contexte actuel relatif à la menace potentielle du changement climatique sur le fonctionnement de l'écosystème nous a amené à étudier la dynamique de la matière organique dans les agroécosystèmes à l'échelle parcellaire et régionale. L'évolution de la MO dans le sol peut agir à la fois au maintien de la fertilité du sol par voie de minéralisation qui libère les nutriments dans le sol, mais aussi à lutter contre le changement climatique par voie de stabilisation permettant le stockage de C dans le sol compensant ainsi les émissions de gaz à effet de serre par ailleurs (Figure 20). Les principaux résultats de ces deux processus sous l'effet du changement de mode d'usage sont présentés dans cette partie.

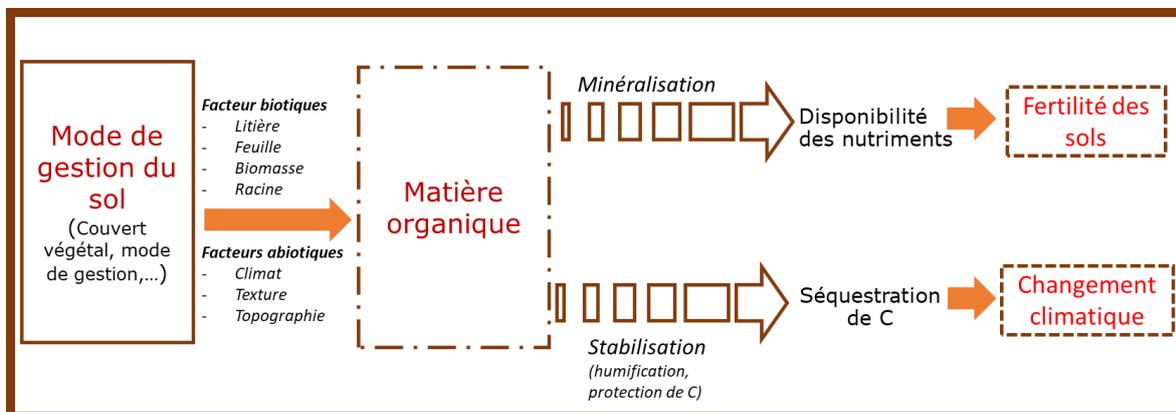


Figure 20. Représentation schématique du devenir de la MO dans le sol sous l'influence du changement de mode d'usage.

II.3.1 Evolution du COS associée avec le changement du mode d'usage

Le stockage de carbone organique dans le sol joue un rôle primordial dans les différents services écosystémiques et fournit des biens et services environnementaux tels que la régulation du climat (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Brussaard, 2012). Le C initialement stocké dans la végétation par voie de photosynthèse est transféré dans les racines et les fractions de carbone organique du sol (COS) (Thompson et al., 2012). Ainsi, le stock de C est susceptible de varier suivant la couverture végétale existante. Le plus important stockage de C est observé dans les forêts tropicales humides qui représente jusqu'à 40% du stock total de C dans la biomasse terrestre dans le monde (Day et al., 2013). Par ailleurs, le stock de C dans le sol représente la plus importante fraction de C dans l'écosystème terrestre. La quantité de C total dans l'écosystème terrestre est estimée à 3170 Gigatonnes où 1500 Gigatonnes de COS sont estimés dans le premier mètre du sol (Lal, 2008 ; FAO, 2017). Toutefois, le changement de mode d'usage causé par les activités humaines marquées par la déforestation et la

dégradation forestière, affecte les stocks de C dans le sol. Le changement de mode d'usage du système forestier vers le système non-forestier contribue au réchauffement global mais également à l'augmentation de la perte de COS par l'appauvrissement de la MO, l'augmentation de la décomposition et de la minéralisation des résidus organiques, mais aussi par les facteurs biophysiques tels que l'érosion ou l'inondation et augmentant ainsi la perte en CO₂ (Richey et al., 2002; Thompson et al., 2012 ; Day et al., 2013).

Dans la région Est de Madagascar, la pratique traditionnelle prédominante des agriculteurs est marquée par l'agriculture sur brûlis qui consiste à couper et brûler la forêt ou végétation secondaire pré-existante, puis de cultiver en alternant période de culture et de mise en jachère plus ou moins longue. Une étude menée entre 2014-2015 sur le Corridor forestier Ankeniheny Zahamena de l'écorégion Est de Madagascar a eu pour objectif d'établir la dynamique de carbone à l'échelle de l'agroécosystème : forêt naturelle, jachère arbustive, jachère herbacée, et terrain dégradé. Le terrain dégradé est défini comme étant le dernier stade de succession végétale de la végétation forestière à celle de la végétation herbacée qui est prédominée principalement par *Aristida* sp., résultant des activités de culture sur brûlis (Andriamananjara et al., 2016a).

Les principaux résultats ont montré que le stock de C contenu dans le sol entre 0 et 30 cm de profondeur diminue dans le sens de dégradation forestière, de forêt naturelle vers le terrain dégradé en passant par les jachères dans trois zones d'études sur quatre (Tableau 4).

Tableau 4. Valeurs moyennes de stock de carbone (Mg C ha⁻¹) dans la biomasse aérienne et le sol des quatre zones d'études (Andriamananjara et al., 2016a)

	Pools de C ⁽¹⁾		Forêt	Jachère arbustive	Jachère herbacée	Terrain dégradé
Andasibe	BA		71.5 a ⁽²⁾ B ⁽³⁾	10.9 b B	13.1 b A	8.2 b AB
	COS	0-30 cm	104.9 a A	97.8 a A	93.7 a A	105.1 a A
		30-100 cm	47.7 a B	46.9 a AB	47.6 a A	42.2 a AB
		0-100 cm	152.6 a A	144.7 a A	141.3 a A	147.3 a A
Anjahamana	BA		133.2 a A	18.1 b A	16.8 b A	11.4 b A
	COS	0-30 cm	88.1 a A	73.8 bc B	79.6 ab A	66.3 c B
		30-100 cm	41.5 a B	37.6 a BC	46.4 a A	43.1 a AB
		0-100 cm	129.6 a B	111.4 a B	126.0 a A	109.4 a A
Didy	BA		99.7 a AB	8.6 b B	10.5 b A	10.4 b A
	COS	0-30 cm	108.9 a A	91.4 ab A	95.7 ab A	101.1 b A
		30-100 cm	58.0 a A	55.4 a A	48.6 a A	56.0 a A
		0-100 cm	166.9 a A	146.8 a A	144.3 a A	157.1 a A
Lakato	BA		71.4 a B	5.6 b B	2.6 b B	3.2 b B
	COS	0-30 cm	99.2 a A	76.1 b B	94.2 ab A	79.3 b AB

	30-100 cm	48.8 a A	28.1 b C	40.0 a A	25.4 b B
	0-100 cm	148.0 a A	104.2 b B	134.2 a A	104.7 b A

⁽¹⁾BA (Mg C ha⁻¹): Stock de C dans la biomasse aérienne ; COS (Mg C ha⁻¹): stock de C dans le sol

⁽²⁾Différentes lettres en minuscule représentent une différence significative entre le changement de mode d'usage à p<0.05.

⁽³⁾ Différentes lettres en majuscule représentent une différence significative entre les zones d'études à p<0.05.

Cette diminution est plus marquée à Anjahamana localisé en basse altitude et à Lakato caractérisée par une fréquente pratique d'agriculture sur brûlis et entraînant la combustion de la matière organique. La conversion de forêt en terre dégradée a entraîné une diminution de stock de COS, de 3.5% pour Andasibe, 6.2% pour Didy, 18.3% pour Anjahamana, et 41.4% pour Lakato qui peut être attribuée principalement à la perte de C dans les sols par minéralisation mais également par érosion à laquelle les sols sont plus exposés lorsqu'ils sont cultivés (Tate et al., 2005 ; Chang et al., 2011).

Dans les zones qui n'ont pas encore subi une forte perturbation anthropique telle qu'Andasibe ou Didy (étant des zones mieux protégées), la diminution de stock de COS en surface après conversion de terrain dégradé en jachère herbacée ou arbustive peut être liée à la physiologie racinaire de la végétation prédominante. Les plantes herbacées qui prédominent les terrains dégradés présentent une grande quantité de racines étant majoritairement des racines fines et qui peuvent expliquer les valeurs plus élevées dans les terrains dégradés (avec une biomasse des racines fines de 15 Mg ha⁻¹ pour les terrains dégradés vs 9 Mg ha⁻¹ pour les jachères herbacées, et 14 Mg ha⁻¹ pour les jachères forestières). Par contre, les jachères sont marquées une diminution de proportion de végétation herbacée avec une augmentation d'espèces arbustives entraînant ainsi la régression des racines fines. L'accélération de la minéralisation de la MOS par les activités microbiennes contribue à ce déclin de COS dans ces jachères.

Le stock élevé de COS en surface observé dans les zones de haute altitude, Andasibe et Didy, et le stock élevé de C dans la biomasse aérienne enregistré dans les zones à basse altitude, cas d'Anjahamana, confirment les précédentes études qui rapportent que le C dans la forêt tropicale de basse altitude est préférentiellement alloué à la biomasse aérienne en contraste avec la forêt montagneuse où le C est plus stocké dans la partie souterraine (Girardin et al., 2010; Vieira et al., 2011). En effet, l'augmentation de la température dans les zones à faible altitude peut favoriser la respiration microbienne du sol et la vitesse de décomposition des résidus des plantes entraînant les pertes en COS (Biasi et al., 2008; Dorrepaal et al., 2009; Vieira et al., 2011). Par ailleurs, la teneur en argile dans le sol de surface peut expliquer également à cette variation régionale de COS. Les valeurs élevées de COS ont été associées à une forte teneur en argile dans les régions de Didy et d'Andasibe (respectivement autour de 39.6% et 29.57%) en contraste avec les faibles stocks de C dans les zones à plus faibles teneur en argile

d'Anjahamana (22.7%) et de Lakato (27.2%). Le stockage de C est principalement contrôlé par la topographie comme l'altitude, les propriétés du sol comme la teneur en argile, le climat comme la température/précipitation, et le mode d'usage (Andriamananjara et al., 2017).

Le C des sols en profondeur est certainement plus stable que celui en surface, et que le principal approvisionnement de ce C se fait par la surface. Etant donné la faible variation du C du sol en profondeur, on peut dire que seul le C de surface est plus susceptible d'interférer dans le cycle du C dans le système sol-plante-atmosphère. Ce stock doit être contrôlé pour d'une part limiter les pertes dans l'atmosphère et d'autre part pour offrir une potentialité d'atténuer les émissions de gaz à effet en augmentant la séquestration du C dans cette couche. Le sol de surface présente une potentialité élevée à maintenir un service écosystémique vital pour le bon fonctionnement de l'écosystème. Ce statut de stock élevé dans les sols de surface impacte la diversité biologique dans le sol en maintenant la fertilité du sol à travers la régulation des cycles de C, de l'eau, et de nutriments, et la structure du sol et par conséquent influe sur la productivité végétale (Brussaard, 2012; Winowiecki et al., 2016).

II.3.2 Minéralisation des MOS associée au mode de gestion du sol

La minéralisation de la matière organique dans les agrosystèmes cultivés des sols tropicaux constitue à la fois une source de l'émission de gaz à effet de serre tel que le CO₂ mais aussi source de nutriments pour les cultures (Wood et al., 2016). Cette minéralisation de la MO peut être différente suivant le mode de gestion du sol. Face au contexte actuel de réchauffement global de la planète, une expérimentation d'incubation *in vitro* de sol issu de système agroforestier (AGF) et de culture sur brûlis (SB) sous deux niveaux de température, 25°C et 35°C, et amendé ou non avec du fumier de ferme, a permis d'étudier la sensibilité de la minéralisation de carbone et des nutriments (P et N) au changement de température sous l'influence du mode de gestion du sol.

Les résultats principaux de cette étude sont :

- Les émissions cumulées de CO₂ ont été toujours significativement élevées chez AGF comparé à celles de SB avec ou sans apport de fumier quel que soit le niveau de température (Figure 19). Ceci est à mettre en relation avec le stock initial en C et P disponibles plus élevés chez AGF que SB. Le C est une source d'énergie pour les microorganismes du sol qui couplé avec la disponibilité des nutriments contrôle la respiration du sol (Gougoulias et al., 2014).
- L'augmentation de la température a augmenté de manière significative l'émission cumulée de CO₂ avec ou sans apport de fumier. Toutefois, la minéralisation de C a été moins sensible à l'augmentation de température dans AGF que dans SB, particulièrement dans le traitement sans apport de fumier avec

un Q_{10} ¹ plus faible. Cette sensibilité de température de l'émission de CO₂ peut être attribuée à la qualité de la MO dans les différents systèmes. La MOS dans AGF est supposée être composée majoritairement de MOS labile à cycle de décomposition rapide due au renouvellement permanent en biomasse végétale tandis que la MOS dans SB est composée de MOS récalcitrant à cycle de décomposition lente où l'exportation culturale, la combustion, et l'érosion ont épuisé le pool labile de MOS (Muñoz et al., 2007 ; Rumpel et al., 2008; Ando et al., 2014). La littérature rapporte une forte sensibilité à l'augmentation de la température de la minéralisation des MOS récalcitrant avec Q_{10} plus élevé en contraste avec la faible sensibilité à l'augmentation de la température de la minéralisation de la MOS labile (Davidson and Janssens, 2006; Conant et al., 2008). Hamdi et al. (2013) ont trouvé un résultat similaire où des stocks élevés de COS sous forêt et prairie avec une quantité importante de C labile ont montré un faible Q_{10} comparé au faible stock de COS sous des sols cultivés et où de C récalcitrant et l'indice Q_{10} sont plus élevés.

- L'apport de fumier a permis d'augmenter l'émission de CO₂ dans les deux modes d'usage à une température élevée de 35°C. Toutefois, l'ajout du fumier masque l'effet de changement de température sur la décomposition de MOS dans les deux modes d'usage marqué par des valeurs de Q_{10} non significative pour AGF et SB. Cette sensibilité similaire à la température pour AGF et SB après application de fumier peut être probablement liée au « priming effect », qui est la minéralisation de la matière organique du sol après ajout de MO, et ce « priming effect » est reporté comme étant non sensible à la variation de température (Ghee et al., 2013).

¹ Q_{10} , qui est un indicateur de la sensibilité de la température, est calculé par le ratio des activités (comme l'émission de CO₂, N et P disponibles) pour un changement de 10°C de température durant une période fixe d'incubation (Davidsons and Janssens, 2006; Koch et al., 2007).

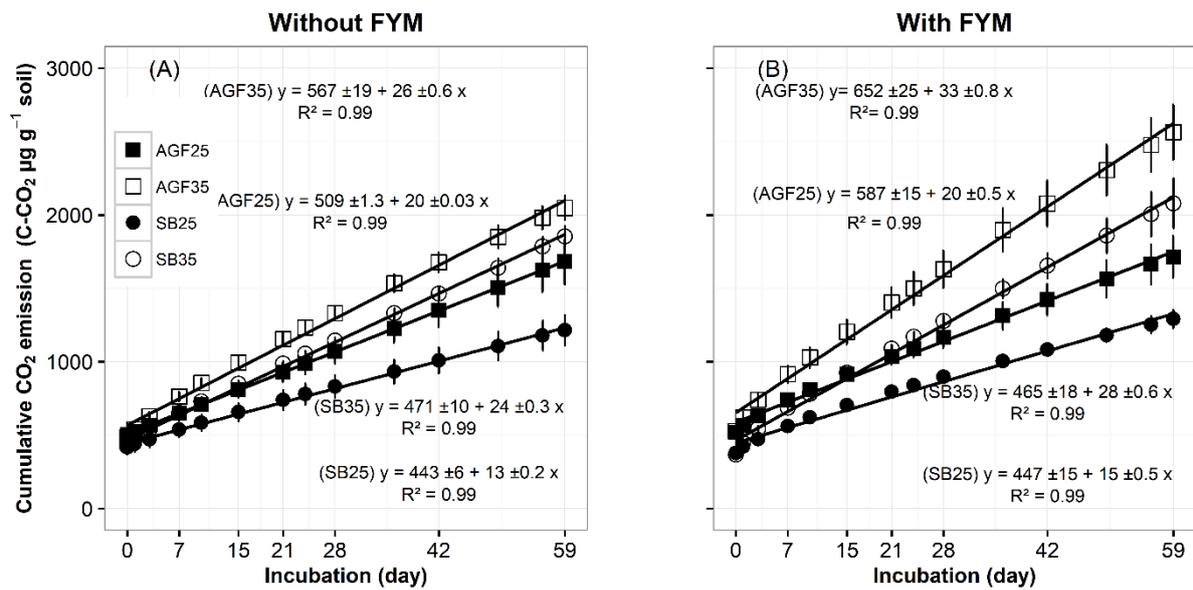


Figure 21. Emission cumulée de CO₂ des sols AGF et SB sous l'effet de la température avec ou sans amendement organique. Les barres d'erreur représentent l'écart types (n = 4). AGF25 : sols d'agroforesterie incubé à 25°C ; AGF35 : sols d'agroforesterie incubé à 35°C ; SB25 : sols de « slash and burn » incubé à 25°C ; SB35 : sols de « slash and burn » incubé à 35°C.

- Sans apport de fumier exogène, une augmentation de la teneur en N et P minéral a été observée dans les sols incubés à 35°C par rapport à 25°C. La sensibilité de température a été plus marquée sur la minéralisation de N comparée à celle du P qui est probablement attribuée à l'interaction entre le P et la phase solide du sol le rendant moins réactif. En effet, le phosphore inorganique libéré dans la solution du sol à travers la minéralisation de P organique est rapidement adsorbé sur les particules du sol (Randriamanantsoa et al., 2015). La sensibilité de la température observée sur la minéralisation de N dans les deux systèmes AGF et SB peut être expliquée par l'effet de la température sur la disponibilité des substrats azotés à partir de la biomasse microbienne après une phase d'immobilisation microbienne (Dalias et al., 2002). Toutefois, l'effet de la mode de gestion du sol n'est pas très contrastant sur la minéralisation de N et P organique.

- L'apport de fumier a augmenté immédiatement le P inorganique mesuré dans les sols incubés dans les deux systèmes quel que soit le niveau de température d'incubation. Toutefois, l'augmentation de la température de 25°C à 35°C n'a pas permis d'augmenter de manière contrastante le P disponible mesuré dans le sol pour les deux systèmes, où les valeurs de Q₁₀ observées tournent autour de 1. Même si le fumier a rehaussé significativement la teneur en P libéré dans le sol, l'effet du changement de température n'arrive pas à influencer la réactivité du sol à la fixation de P où l'évolution de P disponible a été marquée par une tendance décroissante suivant la durée d'incubation.

- La minéralisation de l'azote organique a été généralement plus importante dans les deux systèmes quel que soit la température d'incubation qui peut être expliquée par la minéralisation de l'azote organique issu du fumier mais aussi de la ré-minéralisation de l'azote immobilisé par la communauté microbienne (Burger and Venterea, 2008). La minéralisation de l'azote organique s'avère être moins sensible à la température avec le fumier que sans apport du fumier marqué par des valeurs de Q_{10} autour de 1 excepté quelques points d'incubation. Ainsi, on peut dire que l'apport de fumier masque progressivement l'impact de la température et de la mode de gestion du sol sur la minéralisation de N et P organique.

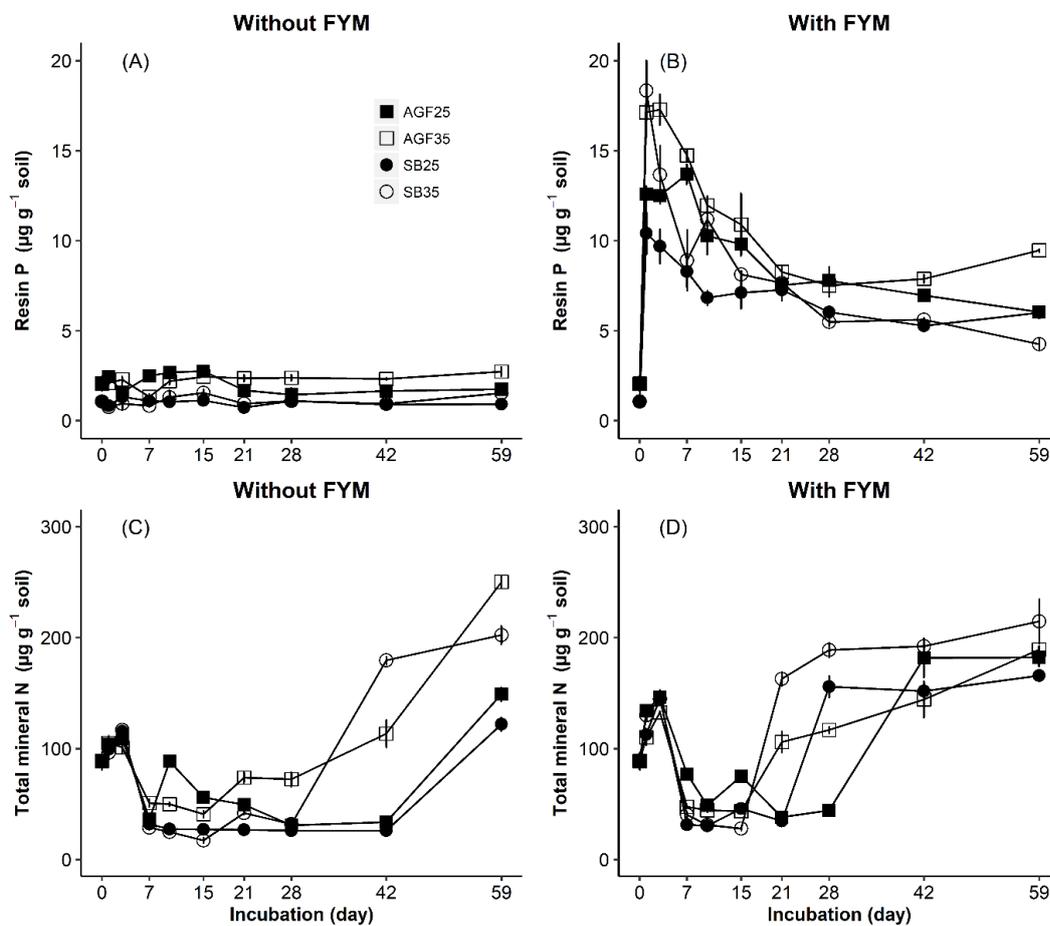


Figure 22. Evolution de la teneur en P résine et N minéral total des sols AGF et SB sous l'effet du changement de température suivant la durée d'incubation. Les barres d'erreurs représentent l'écart type ($n = 3$). AGF25 : sols d'agroforesterie incubé à 25°C ; AGF35 : sols d'agroforesterie incubé à 35°C ; SB25 : sols de « slash and burn » incubé à 25°C ; SB35 : sols de « slash and burn » incubé à 35°C.

Conclusion partielle

Ces études ont permis de montrer l'impact du mode d'usage de terre sur la minéralisation de la matière organique du sol notamment sur le stockage de C et disponibilité de N, et P. En effet, une diminution de stockage de C dans le sol de surface (0-30 cm) a été observée dans le sens de la dégradation forestière,

de la forêt naturelle vers le terrain dégradé. Le stockage élevé de COS en surface est également associé à la haute altitude qui ne favorise pas trop la décomposition et la minéralisation des MO ou la forte teneur en argile qui protège la MOS. Dans un contexte de changement climatique, la minéralisation de la MO dans l'agroforesterie (AGF) est moins sensible à l'augmentation de la température comparée au système de culture sur brûlis (SB) et que la sensibilité de température a été plus marquée sur la minéralisation de N comparée à celle du P.

III- Perspectives de recherche

A l'issu de ces différentes d'études, il a été montré que les légumineuses à l'image du voandzou sont capables de mobiliser du phosphore au profit du riz pluvial dans le système de rotation culturale. L'analyse approfondie de la potentialité de voandzou dans un environnement déficient en P a mis en évidence la tolérance de certains cultivars (comparé à d'autres cultivars « sensibles ») à la déficience phosphatée qui s'accompagne par une forte production de biomasse aérienne et nodulaire dans de condition N₂-dépendante. Cette tolérance peut être liée à la respiration des racines nodulées avec une perméabilité nodulaire à la diffusion de l'O₂ plus élevée et une forte augmentation de signal et activité phytasique comparée aux cultivars « sensibles ». Par ailleurs, le cultivar « tolérant » a présenté également une plus forte capacité de réapprovisionnement de la solution du sol en ion phosphate et augmentant ainsi la phytodisponibilité de P dans le sol. Il a été également rapporté que l'apport de la MO ne permet pas d'augmenter significativement la disponibilité du P dans le sol ni d'augmenter l'efficience d'utilisation des engrais phosphatés sur la riziculture inondée. Le fumier présente juste un effet de substitution vis-à-vis du TSP. Ceci est en contraste avec la riziculture pluviale où l'apport de MO a permis d'augmenter l'efficience d'utilisation de P des engrais phosphatés dans un sol à P-déficient avec une fertilisation continue de trois ans. L'étude de la phytodisponibilité et valeur agronomique du P des différents types de produit résiduaire organique (PRO) a montré l'efficacité du fumier de ferme à se substituer du TSP comparé aux autres PRO tels que le produit composté issu de produit résiduaire organique recyclé de la commune urbaine d'Antananarivo, ou de compost composé des produits de décharge municipale de Mahajanga. L'étude de l'évolution de la MO dans les différents modes d'usage a montré une diminution de stockage de C dans le sol de surface (0-30 cm) dans le sens de la dégradation forestière, de la forêt naturelle vers le terrain dégradé. Le stockage élevé de COS en surface est également associé à la haute altitude qui ne favorise pas trop la décomposition et la minéralisation des MO ou la forte teneur en argile qui protège la MOS. La minéralisation de la MO dans l'agroforesterie (AGF) est moins sensible à l'augmentation de la température comparée au système de culture sur brûlis (SB) et que la sensibilité de température a été plus marquée sur la minéralisation de N comparée à celle du P.

Mes perspectives de recherche concerneront les matières organiques du sol et leur dynamique au cours du temps en fonction des modes d'usage des terres. L'objectif principal est de pouvoir comprendre et prédire l'équilibre ou le meilleur compromis entre le rôle joué par les MOS dans la gestion de la fertilité des sols notamment en ce qui concerne les cycles des nutriments disponibles pour les plantes, et le rôle de la MOS dans la séquestration du Carbone de l'atmosphère dans les sols permettant d'atténuer les émissions de gaz à effet de serre en lien avec les pratiques agricoles ou forestières. Mon projet de recherche sur les prochaines années à venir se décline en deux parties : (i) l'étude des mécanismes de

stabilisation de MOS et (ii) des processus de minéralisation de MOS dans les différents modes d'usages de terre à l'échelle locale et régionale.

III.1. Contexte des travaux de recherche

III.1.1. De la sécurisation alimentaire au changement climatique

Les principaux défis du pays du Sud sont d'intensifier la production agricole tout en préservant l'environnement et les ressources naturelles. Dans cette optique l'un des enjeux concerne les sols et les services écosystémiques pour lesquels ils interviennent. Le sol est en effet un élément majeur de la production agricole notamment par les cycles biogéochimiques qui les traversent et qu'ils déterminent. Ces derniers conditionnent également des processus de régulation tels que par exemple la compensation par le stockage de carbone des émissions de gaz à effet de serre.

Les programmes internationaux actuels soutiennent l'initiative qui permet d'accroître la fertilité des sols tout en luttant contre les dérèglements climatiques grâce à la séquestration de carbone dans le cadre des objectifs de développement durable (ODD2, ODD13, ODD15) qui favorise la gestion durable des écosystèmes terrestres afin de lutter efficacement contre le changement climatique tout en améliorant la productivité. Ces deux objectifs, production primaire et puits de carbone, peuvent apparaître antagoniste vis-à-vis de la matière organique du sol et de sa dynamique. D'un côté on cherchera à assurer la minéralisation de cette matière organique pour libérer des nutriments dans le sol, de l'autre côté sera privilégié une stabilisation de cette matière organique sur le long terme. L'enjeu des futures pratiques agricoles ou d'aménagement sera d'accéder au meilleur compromis entre ces deux objectifs.

La gestion de la matière organique du sol (MOS) est un paramètre indissociable à la productivité agricole mais également à la protection de l'environnement. La matière organique du sol (MOS) influence fortement le biofonctionnement du sol notamment la disponibilité et le cycle des nutriments, et l'accumulation de C du sol (Hurisso et al. 2016). Le mode de gestion de sol à Madagascar est généralement basé sur la gestion de la MOS. Le niveau de matière organique du sol est le résultat du bilan entre les apports de C dans le sol (à travers les litières, biomasses souterraines, résidus, amendements) et les pertes par minéralisation. Dans le contexte actuel, le changement de mode d'usage et le changement du climat agissent sur le biofonctionnement du sol incluant la disponibilité de la MOS (*via* les litières et rhizodépositions), les processus de décomposition et de stabilisation de cette MOS rendant les systèmes actuels vulnérables. Ainsi, la MOS permet d'apprécier comment le changement de mode d'usage de terre affecte le cycle de nutriment et le potentiel d'accumulation de C du sol dans un contexte de changement global de température (Wardle, 1992 ; Lewis et al., 2011). De cette

compréhension, on pourra ainsi mieux définir les modes d'usage de terre favorisant la productivité des sols tout en minimisant l'impact environnemental.

Il est donc essentiel de pouvoir comprendre au mieux la dynamique des matières organiques apportées au sol et contenu dans le sol. Il s'agira de s'intéresser à la qualité intrinsèque de cette matière organique, mais également les éléments nutritifs contenus dans le sol et que la vie biologique (micro-, méso- et macro-organismes, plantes) en interactions cherchera à prélever. Il est important de d'étudier simultanément la dynamique des principaux cycles biogéochimiques : carbone, azote et phosphore. On parle alors d'étude sur le couplage des cycles biogéochimiques (Figure 23).

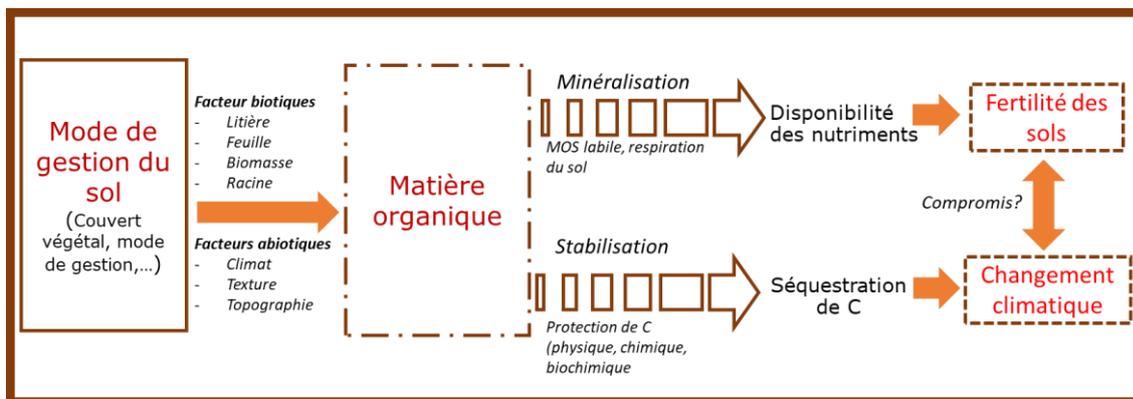


Figure 23. Devenir de la MOS sous l'influence du mode d'usage.

III.1.2. Les principaux mécanismes liés au devenir de la MOS des sols tropicaux : synthèses bibliographiques

La MOS est à la fois une source et un réservoir de formes organiques de C et de nutriments majeurs incluant l'azote et le phosphore (Sarker et al., 2018). Le bilan entre l'entrée du C dans le sol (via les amendements, résidus culturaux, production végétale) et la sortie de C (via la minéralisation par la respiration microbienne de CO₂) détermine le niveau de MO dans le sol (Hurisso et al., 2016). Les deux mécanismes (stabilisation vs minéralisation) jouent un rôle important dans la décomposition de MOS et la nutrition des plantes. Il est donc important de considérer ces deux processus dans le mode de gestion des pratiques agronomiques, notamment en favorisant la minéralisation pour la productivité à court terme tout en préservant la stabilisation pour renforcer la résilience du sol.

Mécanismes liés à la protection de la MOS

Les principaux mécanismes de stabilisation de C sont : stabilisation chimique, la protection physique, et la stabilisation biochimique (Christensen, 1996; Stevenson, 1994).

La stabilisation chimique de MOS résulte de la liaison physico-chimique entre la MOS et les minéraux du sol tels que l'argile ou le limon. Plusieurs travaux ont montré cette forte relation entre la stabilisation de COS et teneur en argile (Feller et Beare, 1997 ; Six et al., 2002a ; Andriamananjara et al., 2016a). Par ailleurs, le type d'argile influence également la protection de COS (Feller et Beare, 1997 ; Torn et al., 1997). Hassink (1997) a défini la capacité du sol à protéger le COS par son association avec les particules limoneuses et argileuses. La quantité de C protégé augmente suivant l'augmentation de la proportion de limon et argile dans le sol (Puget et al., 1999 ; Six et al., 2002b). D'autres études ont reportées que le C associé avec les complexes organo-minérales (issus de l'interaction de produits microbiens et des fractions limoneuses et argileuses) présente une meilleure protection. En effet, les produits microbiens sont plus enrichis dans la fraction limono-argileuses que dans la fraction sableuse. Le modèle de régression linéaire entre la teneur de C associée aux particules limoneuses et argileuses et la proportion des particules limono-argileuses a montré une meilleure protection de C dans le sol de prairie non cultivé (présentant forte pente) comparé au sol cultivé (Feller et al., 1997 ; Six et al., 2002a). Cette différence peut être attribuée à la perturbation liée aux travaux du sol qui entraîne une libération de MOS et augmente la disponibilité de C pour la décomposition sur terrain de culture (Six et al., 2002a). Par ailleurs, une teneur élevée en oxyde de Fe et Al, associée souvent aux sols à dominance argile 1 : 1 notamment la kaolinite, résulte à une faible stabilisation de C (Six et al., 2002a).

La protection physique est liée à la structure des agrégats (macro ou microagrégat) vis-à-vis de C de la MO. Une grande partie de la MOS est localisé voire enfermé au centre des agrégats dont la taille de la porosité limite l'accessibilité du substrat aux microbes (situé à la partie externes des agrégats) (Golchin et al., 1994). La stabilisation de C est plus forte à l'intérieur des microagrégats qu'à l'intérieur des macroagrégats. Des travaux ont montré que le macroagrégat exerce une force minimale de protection physique (Beare et al., 1994). Plus encore, la minéralisation de C des microagrégats broyés a été de 3 à 4 fois plus élevée que les macroagrégats broyés (Bossuyt et al., 2002). Plusieurs études ont confirmé que la stabilisation de C est donc plus importante dans les microagrégats que dans les macroagrégats à vitesse rapide de renouvellement de C (Jastrow et al., 1996 ; Gale et al., 2000 ; Six et al., 2000). L'augmentation de la protection de MOS par les agrégats dans les sols moins perturbés entraîne une accumulation de C plus labile comparé aux sols perturbés.

La stabilisation biochimique de la MOS est principalement liée à la composition chimique complexe de la MO. Cette composition chimique complexe peut être une propriété spécifique du matériel végétal ou le résultat d'un processus de condensation et complexation des résidus durant la décomposition résultant ainsi à une forme plus résistante à la décomposition (Six et al., 2002a). Il a été reporté que la fraction non hydrolysable de C obtenue à partir d'une hydrolyse acide inclue le C très ancien d'un point de vue datation qui peut expliquer sa composition biochimique récalcitrante (Paule et al., 2001).

Minéralisation de MOS

La minéralisation est définie comme étant la transformation catalysée par les microbes des éléments organiques en composés inorganiques (CO_2 , CH_4 , NH_4^+ , NO_3^- , HPO_4^{2-} , SO_4^{2-} , ...) (Zech et al., 1997). La décomposition microbienne de MOS est contrôlée par les activités de la communauté décomposeur microbien. La décomposition de la MO peut être influencée par (i) l'efficacité d'utilisation du C qui est l'allocation du C à l'anabolisme (tel que la croissance microbienne) ou au catabolisme (tel que la décomposition), (ii) l'activité des exo-enzymes produits par ces décomposeurs, et (iii) la biomasse des microorganismes décomposeurs (Riggs and Hobbie, 2016).

La décomposition est étroitement liée à la minéralisation et la stabilisation de MOS (Zech et al., 1997). Parmi les pools de MOS existants, le pool labile constitue la fraction de la MO à cycle rapide qui se renouvelle à court terme (allant de quelques jours à quelques années) comparé aux pools intermédiaire (de quelques années à des dizaines d'années) et stable (de dizaine à centaine d'année) (Wander, 2004). En effet durant la première phase de décomposition, la minéralisation rapide des composantes labiles s'avère être le processus dominant. Dans la deuxième phase de décomposition, la minéralisation est encore présente mais elle est ralentie à cause de l'accumulation des molécules récalcitrantes. La fraction labile peut être représentée par la MO particulaire constituée de litière végétale fragmentée, la fraction légère, les substances non-humiques non liées aux constituants minéraux, les différentes formes solubles, les macroorganismes (faune), et la biomasse microbienne (Theng et al., 1989 ; Haynes, 2005). Les formes solubles de MO sont constituées des composés organiques présents dans la solution du sol et agissent comme un substrat pour l'activité microbienne, une source primaire de N, S et P minéralisable. La fraction de MO particulaire agit comme un substrat et un centre pour l'activité microbienne du sol, un réservoir à court terme de nutriments, une source de nourriture pour la faune du sol et un lieu de formation de macroagrégats stable dans l'eau (Haynes, 2005). Toutefois, l'accumulation de MO particulaire est considérée également pour représenter la phase initiale de la séquestration de C dans les sols (Haynes, 2005 ; Awale et al., 2013) .

La fraction de la MOS stable est représentée par les substances humiques et d'autres macromolécules organiques résistantes à l'attaque microbienne ou physiquement protégées par l'association avec les surfaces minérales ou piégées à l'intérieur des agrégats minéraux ou couches argileuses (Zech et al., 1997). Le pool labile qui représente une faible fraction de MOS totale influence considérablement les fonctions clés du sol notamment la disponibilité et le cycle des nutriments, l'agrégation du sol, et l'accumulation de C dans le sol (Hurisso et al., 2016). Etant donné qu'une partie de MOS se trouve être dans une forme qui se recycle lentement, la MOS totale n'est pas l'indicateur idéal de la disponibilité de nutriments dans le sol (Robertson et al., 2000). Le pool de MO labile fournit actuellement une meilleure information pour étudier l'effet des différents facteurs tels que le mode de gestion du sol sur

le cycle des nutriments et l'accumulation ou la perte de C du sol (Wander 2004 ; Haynes, 2005 ; Hurisso et al., 2016).

D'une manière générale, les facteurs susceptibles de contrôler la dynamique de la MOS sont les facteurs distaux incluant le climat ou le mode de gestion de sol, mais aussi les facteurs proximaux incluant les propriétés physico-chimiques du sol tels que la teneur en argile, le pH, le ratio C/N, les propriétés biochimiques (teneur en lignine et polyphénol) (Zech et al., 1997). Pour le climat, une forte température et une humidité élevée entraîne une décomposition rapide de la MOS (Six et al., 2002a). Pour la fraction de MOS labile, les résidus ou MO qui ne sont pas liés avec les minéraux du sol constituent le pool de MOS non protégé et qui est donc potentiellement minéralisable. Les fractions légères (FL) et les fractions de MO particulaire (FMOP) (>250 μ m) sont facilement décomposables et sont appauvries considérablement avec la mise en culture (Solomon et al., 2000 ; Six et al., 2002a). En d'autres termes, la mise en culture entraîne la perte des macro-agrégats riches en C et une augmentation des micro-agrégats pauvres en C (Six et al., 2000). Il a été reporté que LF et FMOP sont de bons indicateurs pour la MO labile. Une forte corrélation existe entre C de la FL et la respiration du sol. Par ailleurs, la FMOP contribue significativement à la minéralisation et le renouvellement de N où une corrélation significative a été observée entre N de la FMOP et le prélèvement de N par le maïs (Vanlauwe et al., 1998, 1999). Des études antérieures ont observé une tendance de C stabilisé récalcitrant dans les sols tropicaux comparés aux sols tempérés qui est probablement liée à un renouvellement/cycle rapide de C (Six et al., 2002b). Les différentes pratiques de mode de gestion du sol peuvent influencer les propriétés physico-chimiques du sol notamment l'agrégation, les teneurs en oxyde métallique (Fe, Al) mais également le niveau de C et nutriment dans le sol par les apports des MO à travers la litière, biomasse aérienne et souterraine, et aussi par les activités biologiques faunistiques du sol. Le devenir de la MOS peut varier donc en fonction des facteurs extérieurs le climat, topographie, mais aussi les facteurs internes qui sont des facteurs locaux incluant les modes d'usage, la végétation et les propriétés du sol. Prendre en compte simultanément les mécanismes de la protection et minéralisation de MOS reste un défi dans les sols tropicaux.

Parmi les différentes méthodes d'extraction de la fraction de MOS impliquées dans le processus de stabilisation ou de minéralisation de MOS, le C oxydable au permanganate (« permanganate-oxydizable C ») (POXC) et le C potentiellement minéralisable ont été proposées comme d'importants paramètres très prometteurs indicateurs de la fraction de MO labile (Haynes, 2005 ; Hurisso et al., 2016). La détermination de POXC est basée sur l'oxydation chimique de la MO par une solution faible de permanganate de potassium (Hurisso et al., 2016). Le C minéralisable est mesuré à partir de l'émission de CO₂ des sols humidifiés au cours d'une incubation aérobie de 1-3 j (Hurisso et al., 2016). Il a été montré que le POXC est étroitement lié avec les fractions particulaires qui indique que le POXC reflète le pool stabilisé du C labile du sol (Culman et al., 2012). Cet indicateur POXC est également plus

sensible au changement de mode d'usage de sol comparé aux autres fractions de C. Par ailleurs, le C minéralisable à court terme a été bien corrélé avec la minéralisation de C à long-terme (28 j d'incubation), la biomasse microbienne du sol, la MO particulaire, et la minéralisation des nutriments (Franzluebbers et al., 2000; Haney et al., 2008). Ainsi, le C minéralisable est également sensible et est un bon indicateur du changement induit par le mode de gestion dans le C total du sol (Franzluebbers et al., 2000).

III.2. Questionnement de recherche

Cherchant à définir les meilleurs compromis entre minéralisation et stabilisation de la matière organique, notre question d'étude concerne les interactions entre dynamique de l'azote, du phosphore et des matières organiques dans les sols des agroécosystèmes de Madagascar. L'étude de leur dynamique dans les différents agroécosystèmes devrait permettre d'identifier les pratiques et mode d'usage qui permettront d'améliorer la gestion de la fertilité des sols limitant le recours aux intrants extérieurs tout en maintenant voire augmentant la séquestration de C dans les sols et le rôle des sols en terme d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre.

Les questions se déclinent ainsi (Figure 24) :

- (1) Quelles sont les dynamiques temporelles du C, de l'N et du P dans les sols après défrichage, au cours de la phase de culture et après abandon de la culture ?
- (2) Peut-on accumuler de la matière organique (MO) dans les sols tout en libérant du N et du P pour la production végétale? Quel part de la MO qui rentre dans le sol participe à la libération de N et de P et quel part est stabilisée et stockée ? Ces proportions sont-elles modifiées en fonction du mode de gestion de sol?
- (3) L'influence de la qualité de la MO, récalcitrant ou labile, sur les processus de stabilisation et de minéralisation dans les différents agroécosystèmes ? Cet effet est-il modifié en fonction de la variation du climat?
- (4) Quelles pratiques pour obtenir le meilleur compromis entre production et séquestration du carbone dans les sols ?

suivies de cycle de culture d'environ deux ans, ensuite une période de jachère d'environ 8 à 15 ans fait suite à la culture pour la régénération de la productivité du sol. Le raccourcissement de cette période de jachère de 3 à 5 ans à cause de la pression démographique et la pression sur la terre a accéléré la dégradation de sol et réduit par la suite la durabilité de ce système sur brûlis. Le système de culture pérenne représenté par l'agroforesterie est l'un des systèmes alternatives à la pratique sur brûlis où des plantes pérennes telles que le giroflier, ou bananier, ou litchi, ou caféier sont associées avec ces cultures annuelles telles que le riz pluvial ou le manioc (Nambena, 2003). Le système de riziculture inondée représente le système classique de production rizicole dans les zones de bas-fonds dans tous Madagascar. Des échantillons de sols sont disponibles dans la pédothèque du Laboratoire des Radioisotopes et si besoin des prélèvements sur terrains seront effectués.

Les indicateurs analytiques utilisés dans cette perspective de recherche pour définir la stabilisation de la MOS sous l'effet de mode d'usage sont : qualité chimique et qualité biochimique des MOS. Ces qualités déterminent à la fois la protection de MOS contre la décomposition mais également la minéralisation de MOS.

Afin de répondre au questionnement posé, différentes mesures et analyses physico-chimiques seront effectuées. La teneur en CO, N et P disponible dans le sol sera mesurée à 0–30 cm de profondeur pour chaque système étudié afin d'avoir une information globale sur le stockage de C et les nutriments disponibles dans le sol et d'analyser par la suite l'éventuelle impact de l'évolution du mode d'usage de terre (temporelle et spatiale) sur ces éléments. Une analyse spectrale par la spectrométrie à moyen infra-rouge (SMIR) sera utilisée afin de faciliter l'évaluation de CO, N et P du sol. Le C oxydable au permanganate (POXC) et le C minéralisable à court terme seront également mesurés afin d'évaluer la fraction de la MO labile. Le POXC et le C minéralisable nous fournira une indication sur le processus de stabilisation et de minéralisation de C du sol. Le POXC reflète plus les pratiques qui favorisent l'accumulation et la stabilisation de la MO et peut être utilisé en tant qu'indicateur de la séquestration de C à long-terme. La détermination de POXC sera effectuée suivant la méthode de Weil et al. (2003). La concentration de POXC sera mesurée par un spectrophotomètre à 550 nm après oxydation de la MOS avec 0.2 M KMnO₄. Le C minéralisable est un bon indicateur de la disponibilité des nutriments du sol puisqu'il reflète plus les pratiques qui favorisent la minéralisation de MO. Le C minéralisable à court terme sera évalué à partir de l'émission de CO₂ durant 1 à 3 j d'incubation en utilisant des sols séchés à l'air puis réhumidifiés (Franzluebbers, 2016 and 2000; Drinkwater et al., 1996 ; Haney et al., 2001). Brièvement, le sol séché à l'air sera humidifié à 50% de sa capacité de saturation en eau et incubé à 25°C dans un bocal de 1-L pendant 24 h. La concentration de CO₂ sera mesurée par la suite à l'aide d'un microCPG (Varian Chromatography Group, Walnut Creek, CA, USA). Les mesures de POXC et de C minéralisable seront également réalisées sur des sols broyés à 50 µm et 200 µm pour évaluer

l'influence de la protection de MOS dans les macro- et microagrégats sur la MO labile ainsi que sur le processus de stabilisation et de minéralisation.

Une analyse isotopique de l'abondance naturelle ^{13}C sera également effectuée pour chaque système étudié afin d'avoir une évaluation quantitative du renouvellement de COS suivant l'historique de la parcelle. Le renouvellement de COS suivant l'historique de la parcelle peut être évalué à partir de la différence de l'abondance naturelle ^{13}C entre les plantes (générant le C de la MOS) de différentes voies photosynthétiques : plantes C_3 (Cycle Calvin) vs plantes C_4 (Hatch-Slack cycle) (Cerri et al., 1985). Cette analyse isotopique peut également nous donner une information sur la qualité de MOS.

Les essais en incubation des sols de ces systèmes étudiés seront conduits avec ou sans apports de MO exogène sous variation de température ($25^\circ\text{C}/35^\circ\text{C}$) afin d'étudier l'évolution de la MOS sous l'effet de la variation climatique. La MO représente les pratiques culturales liées au mode de gestion de fertilisant en milieu paysanne. Cette expérimentation permettra également de suivre de près le devenir de la MO apportée en termes de MO labile ou récalcitrant. L'évolution de la MO exogène apportée et MO native du sol sera ainsi suivie en termes de MO minéralisée et stabilisée suivant la période d'incubation. Les mesures porteront sur le POXC, le C minéralisable, le COS, ainsi que les nutriments disponibles (N et P minéral) évaluées avec les méthodes de routine incluant le P extraite par les membranes échangeuses d'anions (P résine), et avec l'approche isotopique utilisant ^{32}P ou ^{33}P . Cette étude nous permettra également d'avoir une description précise sur la sensibilité des différentes qualités de MOS (récalcitrant vs labile) dans les différents systèmes/mode d'usages des sols tropicaux où les connaissances sont encore très limitées et où les avis restent encore sensiblement mitigés sur ces mécanismes.

Les résultats de l'étude de ces deux processus stabilisation et minéralisation de MOS nous permettront de faire le lien entre l'optimisation du mode de gestion de sol pour la sécurité alimentaire et la protection environnementale dans l'actuel contexte du changement climatique.

Afin de considérer la dynamique de la MOS sur le long terme, l'approche de modélisation mathématique sera utilisée dans ces différents systèmes. La dynamique de la MOS peut être affectée par des facteurs biophysiques aussi bien à l'échelle spatiale que verticale. Les variations du stock de C, du POXC, des nutriments (N et P disponible) seront étudiées à l'échelle locale et régionale à partir des différents facteurs distaux tels que le climat (ex. température et précipitation annuelles), l'altitude, la topographie, la pente, et facteurs proximaux comme la végétation (ex. biomasse), le mode de gestion de sol, les propriétés physico-chimiques du sol (ex. teneur en argile, pH, le ratio C/N). Ces variations seront étudiées suivant les profondeurs et les différentes localités ou régions afin d'avoir une variabilité verticale et spatiale (Andriamananjara et al., 2017). Différentes approches de modélisations telles que le modèle de régression multivariée et le modèle linéaire mixte seront utilisées afin de prédire la variation de stock de C, du POXC, des nutriments (N et P disponible) pour chaque système étudié ou à

l'échelle globale de Madagascar. La régression linéaire multiple est l'approche classique généralement utilisée pour la modélisation des différents paramètres tels que le stock de C (Suuster et al., 2012). Le modèle de régression linéaire est utilisé pour prédire une variable dépendante à partir des variables explicatives. La précision des modèles est évaluée par le coefficient de détermination R^2 , et l'erreur-type (RMSE). Le R^2 permet d'apprécier la qualité de la prédiction d'une régression linéaire et qui est défini comme étant de la part de la variance expliquée par le modèle dans la variance totale. L'erreur-type (RMSE) permet d'apprécier l'importance des erreurs (écarts entre les prévisions et les observations) à partir de la racine carrée de l'erreur quadratique moyenne (MSE) qui représente la variance résiduelle. Le meilleur modèle est celui qui présente le RMSE plus faible et le R^2 plus élevé. La contribution de ces variables explicatives sur la distribution des variables dépendantes (stock de C, du POXC, des nutriments (N et P disponible)) permet d'identifier les principaux variables susceptibles de contrôler la distribution des paramètres étudiées. L'importance relative de chaque variable explicative est évaluée à partir de leur contribution séquentielle R^2 qui est obtenue par le rapport entre la somme des carrés séquentielle et la somme des carrés totale. Le modèle linéaire mixte qui est une extension de modèle de régression linéaire considère les effets fixes dans la prédiction et où les effets aléatoires (comme le site) sont inclus pour décrire les structures hiérarchiques dans les données.

Références bibliographiques

Alkama, N., Bolou, B.B.E., Vailhe, H., Roger, L., Ounane, S.M., Drevon, J.J. 2009. Genotypic variability in P use efficiency for symbiotic nitrogen fixation is associated with variation of proton efflux in cowpea rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1814–1823.

Ando, K., Shinjo, H., Noro, Y., Takenaka, S., Miura, R., Sokotela, S.B., Funakawa, S. 2014. Short-term effects of fire intensity on soil organic matter and nutrient release after slash-and-burn in Eastern Province, Zambia, *Soil Science and Plant Nutrition* 60, 173–182.
<http://dx.doi.org/10.1080/00380768.2014.883487>

Andriamananjara, A., Abdou, M.M., Rabeharisoa, L., Amenc, L., Pernot, C., Masse, D., Drevon, J-J. 2013. Genotypic variation in phosphorus use efficiency for symbiotic nitrogen fixation in voandzou (*Vigna subterranea*). In: “Optimizing productivity of food crop genotypes in low nutrient soils.” Prepared by Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture. IAEA-TECDOC N°1721, p173–185.

Andriamananjara, A., Hewson, J., Razakamanarivo, H., Andrisoa, R.H., Ranaivoson, N., Ramboatiana, N., Razafindrakoto, M., Ramifehiarivo, N., Razafimanantsoa, M.-P., Rabeharisoa, L., Ramananantoandro, T., Rasolohery, A., Rabetokotany, N., Razafimbelo, T. 2016a. Impact of land use changes on aboveground and soil carbon stocks in a humid tropical forest of Madagascar. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 233, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.030>

Andriamananjara, A., Rabeharisoa, L., Prud’homme, L., Morel, C. 2016b. Drivers of plant-availability of phosphorus assessed by isotopic labeling in a thermally conditioned sewage sludge applied to soil. *Frontiers in Nutrition* 3, 19. doi: 10.3389/fnut.2016.00019

Andriamananjara, A., Rakotoson, T., Razanakoto, O.R., Razafimanantsoa, M.-P., Rabeharisoa, L., Smolders, E. 2016c. Farmyard manure application has little effect on yield or phosphorus supply to irrigated rice growing on highly weathered soils. *Field Crops Research* 198, 61–69.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.029>.

Andriamananjara, A., Rakotoson, T., Razanakoto, O.R., Razafimanantsoa, M.-P., Rabeharisoa, L., Smolders, E. 2018. Farmyard manure application in weathered upland soils of Madagascar sharply increase phosphate fertilizer use efficiency for upland rice. *Field Crops Research*. 222: 94-100.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.03.022>

Andriamananjara, A., Ranaivoson, N., Razafimbelo, T., Hewson, J., Ramifehiarivo, N., Rasolohery, A., R.H. Andrisoa, R.H., Razafindrakoto, M.A., Razafimanantsoa, M.-P., Rabetokotany, N.,

- Razakamanarivo, R.H. 2017. Towards a better understanding of soil organic carbon variation in Madagascar. *European Journal of Soil Science*. 68, 930–940. doi: 10.1111/ejss.12473
- Auber, G. 1965. La classification des sols, tableau des classes, sous-classes, groupes et sous-groupes utilisée par la section de pédologie de l'ORSTOM. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie, III. n°3*.
- Awale, R., Chatterjee, A., Franzen, D. 2013. Tillage and N-fertilizer influences on selected organic carbon fractions in a North Dakota silty clay soil. *Soil & Tillage Research* 134, 213–222. doi:10.1016/j.still.2013.08.006
- Beare, M.H., Cabrera, M.L., Hendrix, P.F. Coleman, D.C. 1994. Aggregate-protected and unprotected organic matter pools in conventional- and no-tillage soils. *Soil Science Society of America Journal* 58, 787–795.
- Biasi, C., Meyer, H., Rusalimova, O., Hämmerle, R., Kaiser, C., Baranyi, C., Daims, H., Lashchinsky, N., Barsukov, P., Richter, A. 2008. Initial effects of experimental warming on carbon exchange rates, plant growth and microbial dynamics of a lichen-rich dwarf shrub tundra in Siberia. *Plant and Soil*. 307 (1), 191–205.
- Bockel, L. 2002. Review of Madagascar's rice sub-sector. World Bank, Background Report, Madagascar Rural and Environmental Review.
- Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P.F.. 2002. Aggregate-Protected Carbon in No-tillage and Conventional Tillage Agroecosystems Using Carbon-14 Labeled Plant Residue. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1965–1973. doi:10.2136/sssaj2002.1965
- Brussaard, L. 2012. Ecosystem services provided by the soil biota. In: Wall, D.H., Bardgett, R.D., Behan-Pelletier, V., Herrick, J.E., Jones, H., Ritz, K., Six, J., Strong, D. R., van der Putten, H. (Eds.), *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 45–58. doi:http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199575923.003.0005.
- Cerri C., Feller C., Balesdent J., Victoria R., Plenecassagne A. 1985. Application du traçage isotopique naturel en ^{13}C à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 300(9), 423–428.
- Chang, R.Y., Fu, B.J., Liu, G.H., Liu, S.G. 2011. Soil carbon sequestration potential for grain for green project in Loess plateau, China. *Environmental Management* 48 (6), 1158– 1172.
- Chen, M., Ye, T-R., Krumholz, L.R., Jiang, H-L. 2014. Temperature and Cyanobacterial Bloom Biomass Influence Phosphorous Cycling in Eutrophic Lake Sediments. *PLoS One* 9, e93130. doi:10.1371/journal.pone.0093130

- Christensen, B.T. 1996. Carbon in primary and secondary organomineral complexes. In *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. Eds. M R Carter and B A Stewart. pp 97–165. CRC Press, Inc, Boca Raton, FL.
- Conant, R.T., Drijber, R.A., Haddix, M.L., Parton, W.J., Paul, E.A., Plante, A.F., Six, J., Steinweg, J.M. 2008. Sensitivity of organic matter decomposition to warming varies with its quality. *Global Change Biology* 14, 868–877. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01541.x
- Culman, S.W., Snapp, S.S., Freeman, M.A., Schipanski M.E., Beniston, J., Lal, R., Drinkwater, L.E., Franzluebbers, A.J., Glover, J.D., Grandy, A.S., Lee, J., Six, J., Maul, J.E., Mirksy, S.B., Spargo, J.T., Wander, M.M. 2012. Permanganate oxidizable carbon reflects a processed soil fraction that is sensitive to management. *Soil Science Society of America Journal* 76, 494–504. doi:10.2136/sssaj2011.0286
- Dabin, B. 1971. Evolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. *ORSTOM* 58, 1–14.
- Dalias, P., Anderson, J.M., Bottner, P., Coûteaux, M.M. 2002. Temperature responses of net nitrogen mineralization and nitrification in conifer forest soils incubated under standard laboratory conditions. *Soil Biology and Biochemistry*. 34, 691–701. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00234-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00234-6).
- Davidson, E.A., Janssens, I.A. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440, 165–173. doi:10.1038/nature04514.
- Day, M., Baldauf, C., Rutishauser, E., Sunderland, T.C.H. 2013. Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: implications for REDD. *Environmental Conservation* 41 (1), 64–72.
- Dobermann, A., Cassman, K.G., Mamaril, C.P., Sheehy, J.E. 1998. Management of phosphorus, potassium, and sulfur in intensive, irrigated lowland rice. *Field Crops Research* 56, 113–138.
- Dorrepaal, E., Toet, S., Van Logtestijn, R.S.P., Swart, E., Van De Weg, M.J., Callaghan, T. V., Aerts, R. 2009. Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic. *Nature* 460, 616–619.
- Drevon, J-J., Abadie, J., Alkama, A., Andriamananjara, A., Amenc, L., Bargaz, B., Carlsson, G., Jaillard, B., Lazali, M., Ghoulam, C., Ounane, S.M., 2015. Phosphorus Use Efficiency for N₂ Fixation in the Rhizobial Symbiosis with Legumes. In: Frans J. de Bruijn, Editor. *Biological Nitrogen Fixation*, Volume, Wiley & Sons, p. 455–464. doi: 10.1002/9781119053095.ch46

Drinkwater, L.E., Cambardella, C.A., Reeder, J.D., Rice, C.W. 1996. Potentially mineralizable nitrogen as an indicator of biologically active soil nitrogen. In: J.W. Doran and A.J. Jones, editors, *Methods for assessing soil quality*. SSSA Spec. Publ. 49. SSSA, Madison, WI. p. 217–219.

Dubus, I.G., Becquer, T. 2001. Phosphorus sorption and desorption in oxid-rich ferralsol of New Caledonia. *Australian Journal of Soil Research*, 403–414.

Dusserre, J., Douzet, J.-M., Ramahandry, F., Sester, M., Muller, B., Rakotoarisoa, J. 2010. Identification of the main constraints for upland rice crop in direct-seeding mulch-based cropping systems under the high altitude conditions of the Madagascar highlands. In: Kiepe, P., Diatta, M., Millar, D. (Eds.), *Innovation and partnerships to realize Africa's rice potential: Second Africa Rice Congress, 22–26 March 2010, Bamako, Mali*. pp. 84.

FAO 2001. *Lecture notes on the major soils of the world*. Paul Driessen (Ed.) Information Division, FAO, Rome, Italy (<http://www.fao.org/docrep/003/y1899e/y1899e08a.htm> Accéder le 07/11/2017)

FAO 2017. *Soil Organic Carbon: the hidden potential*. Food and Agriculture Organization of the United Nations Rome, Italy

Fardeau, J.C., Jappe, J. 1988. Valeurs caractéristiques des cinétiques de dilution isotopique des ions phosphate dans les systèmes sol-solution. In: L. Gachon (Ed.), *Phosphore et potassium dans les relations sol-plante : conséquence sur la fertilisation*. INRA, Paris, pp. 78–99.

Fardeau, J.C., Stengel, P. 1998. Sol et échange avec le couvert végétal. In: Nathan (Ed.), pp. 1–23.

Feller, C., Beare, M.H. 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* 79, 69–116.

Feller C., Albrecht, A., Tessier, C. 1997 Aggregation and organic matter storage in kaolinitic and smectitic tropical soils. In *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. Eds. M R Carter and B A Stewart. pp 309–359. CRC Press, Boca Raton, FL.

Fleurat-Lessard, P., Michonneau, P., Maeshima, M., Drevon, J.J., Serraj, R. 2005. The distribution of aquaporin subtypes (PIP1, PIP2 and g-TIP) is tissue dependent in Soybean (*Glycine max*) root nodules. *Annals of Botany* 96, 457–460.

Franzluebbers, A.J., Haney, R.L., Honeycutt, C.W., Schomberg, H.H., Hons, F.M. 2000. Flush of carbon dioxide following rewetting of dried soil relates to active organic pools. *Soil Science Society of America Journal* 64, 613–623. doi:10.2136/sssaj2000.642613x

Franzluebbers, A.J. 2016. Should soil testing services measure soil biological activity? *Agricultural & Environmental Letters* 1:150009. doi:10.2134/ael2015.11.0009

- Fripiat, J.J., Gastuche, M.C. 1952. Etude physico-chimique des surfaces des argiles. Les combinaisons de la kaolinite avec les oxydes de fer trivalents. Publ. Inst. Nation. Et. Agron. Congo (I.N.E.A.C.), Bruxelles, 54, 60 pp.
- Fujii, K. 2014. Soil acidification and adaptations of plants and microorganisms in Bornean tropical forests. *Ecological Research* 29, 371–381. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1144-3>
- Gale, W.J., Cambardella, C.A, Bailey, T.B. 2000. Root-derived carbon and the formation and stabilization of aggregates. *Soil Science Society of America Journal* 64, 201–207.
- Gerardeaux, E., Giner, M., Ramanantsoanirina, A., Dusserre, J. 2012. Positive effects of climate change on rice in Madagascar. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 619–627. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0049-6>
- Ghee, C., Neilson, R., Hallett, P.D., Robinson, D., Paterson, E. 2013. Priming of soil organic matter mineralisation is intrinsically insensitive to temperature. *Soil Biology and Biochemistry* 66, 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.020>
- Giller, K.E., Wilson, K.J. 1991. Nitrogen Fixation in Tropical Cropping Systems. CAB International
- Girardin, C.A.J., Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K.J., Rapp, J., Silva-Espejo, J.E., Silman, M., Salinas, N., Whittaker, R.J. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16 (12), 3176–3192.
- Golchin, A, Oades, J.M., Skjemstad, J.O., Clarke, P. 1994, Study of free and occluded particulate organic matter in soils by solid state ¹³C CP/MAS NMR spectroscopy and scanning electron microscopy. *Australian Journal of Soil Research* 32, 285–309.
- Gougoulias, C., Clark, J.M., Shaw, L.J. 2014. The role of soil microbes in the global carbon cycle: tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 94, 2362–2371. [doi:10.1002/jsfa.6577](https://doi.org/10.1002/jsfa.6577)
- Greder, R.R., Orf, J.H., Lambert, J.W. 1986. Heritabilities and associations of nodule mass and recovery of *Bradyrhizobium japonicum* serogroup USDA 110 in soybean. *Crop Science* 26, 33–37.
- Guppy, C.N., Menzies, N.W., Moody, P.W., Blamey, F.P. 2005. Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: a review. *Australian Journal of Soil Research* 43, 189–202.
- Hamdi, S., Moyano, F., Sall, S., Bernoux, M., Chevallier, T. 2013. Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and

soil conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 115–126.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.012>

Haney, R., Hons, F., Sanderson, M., Franzluebbbers, A. 2001. A rapid procedure for estimating nitrogen mineralization in manured soil. *Biology and Fertility of Soils* 33, 100–104. doi:10.1007/s003740000294

Haney, R.L., Brinton, W.H., Evans, E. 2008. Estimating soil carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization from short-term carbon dioxide respiration. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 39, 2706–2720. doi:10.1080/00103620802358862

Harvey, C.A., Rakotobe, Z.L., Rao, N.S., Dave, R., Razafimahatratra, H., Rabarijohn, R.H., Rajaofara, H., MacKinnon, J.L. 2014. Extreme vulnerability of smallholder farmers to agricultural risks and climate change in Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130089. doi:<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0089>.

Hassink, J. 1997. The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil* 191, 77–87.

Haynes, R.J. 2005. Labile organic matter fractions as central components of the quality of agricultural components of the quality of agricultural soils: An overview. *Advances in Agronomy* 85, 221–268. doi:10.1016/S0065-2113(04)85005-3

Henintsoa, M., Andriamananjara, A., Razafimbelo, T., Rabeharisoa, L., Becquer, T. 2012. Productivity of upland rice–bean intercropping under intensive tillage and no-tillage with organic and mineral fertiliser inputs on ferrallitic soil of Malagasy highlands. In: Hauswirth, D. et al. (Eds.), *Conservation Agriculture and Sustainable Upland Livelihoods. Innovations for, with and by Farmers to Adapt to Local and Global Changes. Proceedings of the 3rd International Conference on Conservation Agriculture in Southeast, Asia, 10–15 December 2012, Hanoi, Vietnam*. CIRAD, Montpellier, France, pp. 267–268.

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.

Hurisso, T.T., Culman, S.W., Horwath, W.R., Wade, J., Cass, D., Beniston, J.W., Bowles, T.M., Grandy, A.S., Franzluebbbers, A.J., Schipanski, M.E., Lucas, S.T., Ugarte, C.M. 2016. Comparison of permanganate-oxidizable carbon and mineralizable carbon for assessment of organic matter stabilization and mineralization. *Soil Science Society of America Journal* 80, 1352–1364.

Jaillard, B. 2001. Flux de protons dans la rhizosphère et acidification des sols. *Colloque Acidification des sols*, INRA Versailles.

- Jastrow, J.D., Boutton, T.W., Miller, R.M. 1996. Carbon dynamics of aggregate-associated organic matter estimated by carbon-13 natural abundance. *Soil Science Society of America Journal* 60, 801–807.
- Jebara, M., Drevon, J.J. 2001. Genotypic variation in nodule conductance to the oxygen diffusion in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Agronomie* 21, 667–674.
- Kemper, W.D., Rosenau, R.C. 1986. Aggregate stability and size distribution. In: A. Klute (Ed.) *Methods of soil analysis, Part 1. Physical and mineralogical methods - Agronomy monographs*. Madison, WI. pp. 425–442.
- Kitayama, K. 2013. The activities of soil and root acid phosphatase in the nine tropical rain forests that differ in phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil* 37, 215–224.
- Kouas, S., Alkama, N., Abdelly, C., Drevon, J.J. 2008. Proton release by nodulated roots varies among common bean genotypes (*Phaseolus vulgaris*) under phosphorus deficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 242–248.
- Kvarnström, M.E., Morel, C., Krogstad, T. 2004. Plant-availability of phosphorus in filter substrates derived from small-scale wastewater treatment systems. *Ecological Engineering* 22, 1–15. doi:10.1016/j.ecoleng.2003.12.005
- Lal, R., 2008. Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363, 815–830.
- Lazali, M., Zaman-Allah, M., Amenc, L., Ounane, G., Abadie, J., Drevon, J-J. 2013. A phytase gene is overexpressed in root nodules cortex of *Phaseolus vulgaris*–rhizobia symbiosis under phosphorus deficiency. *Planta* 238, 317–324. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1893-1>
- Lewis, D.B., Kaye, J.P., Jabbour, R., Barbercheck, M.E. 2011. Labile carbon and other soil quality indicators in two tillage systems during transition to organic agriculture. *Renewable Agriculture and Food Systems* 26, 342–353.
- Ma, J.F., Ryan, P.R., Delhaize, E. 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Sciences* 6, 273–278.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Morel, C. 2002. Caractérisation de la phytodisponibilité du phosphore du sol par la modélisation du transfert des ions «phosphate» entre le sol et la solution. Considérations théoriques et analyses du cycle de P et du comportement des plantes dans les parcelles de grandes cultures. . Institut National Polytechnique de Lorraine, p. 80.

- Morel, C. 2007. Mobilités et biodisponibilité du phosphore dans les sols cultivés : mécanismes, modélisation et diagnostic. *Océanis* 33 (1–2): 51–74
- Muñoz, C., Zagal, E., Ovalle, C. 2007. Influence of trees on soil organic matter in Mediterranean agroforestry systems: an example from the ‘Espinal’ of central Chile. *European Journal of Soil Science* 58, 728–735. doi:10.1111/j.1365-2389.2006.00858.x
- Namayanja, A., Semoka, J., Buruchara, R., Nchimbi, S., Waswa, M. 2014. Genotypic Variation for Tolerance to Low Soil Phosphorous in Common Bean under Controlled Screen House Conditions. *Agricultural Sciences* 5, 270–285.
- Nambena, S.M. 2003. Using Geographic Information Systems to Assess Possibilities of Expanding Traditional Agroforestry in Slash-and-Burn Zones in Madagascar. *Mountain Research and Development* 23, 329–333. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2003\)023\[0329:UGISTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2003)023[0329:UGISTA]2.0.CO;2)
- Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L., Renella, G. 2011. Role of phosphatase enzymes in soil. In: Bünemann E, Oberson A, Frossard E (Eds) *Phosphorus in action: biological processes in soil phosphorus cycling*. *Soil biology*, vol 26. Springer, Heidelberg, pp 215–243
- Nelson, G.C., Rosegrant, M.W., Koo, J., Robertson, R., Sulser, T., Zhu, T., Ringler, C., Msangi, S., Palazzo, A., Batka, M., Magalhaes, M., Valmonte-Santos, R., Ewing, M., Lee, D. 2009. *Climate change: Impact on agriculture and costs of adaptation*. Food Policy Report 21. Washington, D.C.: International Food Policy Research Institute (IFPRI). <http://www.ifpri.org/publication/climate-change-1>
- Neumann, G., Massonneau, A., Langlade, N., Dinkelaker, B., Hengeler, C., Römheld, V., Martinoia, E. 2000. Physiological aspects of cluster root function and development in phosphorus-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.). *Annals of Botany* 85, 909–919.
- Ngo, K.M., Turner, B.L., Muller-Landau, H.C., Davies, S.J., Larjavaara, M., Hassan, N.F., Bin, N., Lum, S. 2013. Carbon stocks in primary and secondary tropical forests in Singapore. *Forest Ecology and Management* 296, 81–89.
- Nziguheba, G., Merckx, R., Palm, C.A., Mutuo, P. 2002. Combining *Tithonia diversifolia* and fertilizers for maize production in phosphorus deficient soil in Kenya. *Agroforestry Systems* 55, 165–174. <https://doi.org/10.1023/A:1020540411245>
- Nziguheba, G., Merckx, R., Palm, C.A., Rao, M.R. 2000. Organic residues affect phosphorus availability and maize yields in a Nitisol of Western Kenya. *Biology and Fertility of Soils* 32, 328–339. <https://doi.org/10.1007/s003740000256>

- Oertel, C., Matschullat, J., Zurba, K., Zimmermann, F., Erasmi, S. 2016. Greenhouse gas emissions from soils—A review. *Chemie der Erde – Geochemistry*. 76(3), 327–352. <https://doi.org/10.1016/j.chemer.2016.04.002>
- Paul, E.A., Collins, H.P. Leavitt, S.W. 2001. Dynamics of resistant soil carbon of Midwestern agricultural soils measured by naturally occurring ¹⁴C abundance. *Geoderma* 104, 239–256.
- Puget, P., Angers, D.A. Chenu, C. 1999 Nature of carbohydrates associated with water-stable aggregates of two cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 55–63.
- Rabary, B., Sall, S., Letourmy, P., Husson, O., Ralambofetra, E., Moussa, N., Chotte, J.L., 2008. Effects of living mulches or residue amendments on soil microbial properties in direct seeded cropping systems of Madagascar. *Applied Soil Ecology* 39, 236–243. doi:10.1016/j.apsoil.2007.12.012
- Rabeharisoa, L.R. 2004. Gestion de la fertilité et de la fertilisation phosphatée des sols ferrallitiques des hautes terres de Madagascar. Faculté des Sciences - Département de Biologie et Ecologie végétales. Université d'Antananarivo, Antananarivo, p. 199.
- Randrianarisoa, J-C., Minten, B. 2003. Accessibilité et Utilisation des Engrais Chimiques à Madagascar. Conférence "Agriculture et Pauvreté ». 20 Mars 2003. Antananarivo
- Randrianjafizanaka, M.T., Autfray, P., Andrianaivo, A.P., Ramonta, I.R., Rodenburg, J. 2018. Combined effects of cover crops, mulch, zero-tillage and resistant varieties on *Striga asiatica* (L.) Kuntze in rice-maize rotation systems, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 23–33, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.005>.
- Rasoamampionona, B., Rabeharisoa, L., Andrianjaka, A., Duponnois, R., Plenchette, C. 2008. Arbuscular Mycorrhizae in Malagasy Cropping Systems. *Biological Agriculture and Horticulture* 25, 327–337.
- Ribet, J., Drevon, J.J. 1995. Increase in permeability to oxygen diffusion and oxygen uptake of soybean nodules under limiting phosphorus nutrition. *Physiologia Plantarum* 94, 298–304.
- Richey, J., Melack, J., Aufdenkampe, A., Ballester, V., Hess, L. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large source of tropical CO₂. *Nature* 416, 617–620.
- Riggs, C.E., Hobbie, S.E. 2016. Mechanisms driving the soil organic matter decomposition response to nitrogen enrichment in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 99, 54–65. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.023>
- Robertson, G.P., Paul, E.A., Harwood, R.R. 2000. Greenhouse gases in intensive agriculture: Contributions of individual gases to the radiative forcing of the atmosphere. *Science* 289, 1922–1925. doi:10.1126/science.289.5486.1922

Rumpel, C., Chaplot, V., Chabbi, A., Largeau, C., Valentin, C. 2008. Stabilisation of HF soluble and HCl resistant organic matter in sloping tropical soils under slash and burn agriculture. *Geoderma* 145, 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.04.001>.

Sanchez, P.A., Shepherd, K.D., Soule, M.J., Place, F.M., Buresh, R.J., Izac, A.M.N., Mokwunye, A.U., Kwesiga, F.R., Ndiritu, C.G., Woomer, P.L. 1997. Soil Fertility replenishment in Africa : An Investment in Natural Resource Capital. In: Buresh, R.J., Sanchez, P.A., Calhoun, F. (Eds.), *Replenishing soil fertility in Africa*. SSSA Spec. Publ., Madison, WI, pp. 1–46.

Sarker, J.R., Singh, B.P., Dougherty, W.J., Fang, Y., Badgery, W., Hoyle, F.C., Dalal, R.C., Cowie, A.C. 2018. Impact of agricultural management practices on the nutrient supply potential of soil organic matter under long-term farming systems. *Soil and Tillage Research*. 175, 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.08.005>

Schwertmann, U., Taylor, R.M. 1989. Iron Oxides. In: J.B. Dixon and S. Weed (Eds). *Minerals in soil environment*, 2nd edn. pp. 379–438. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.

Serraj, R., Fleurat-Lessard, P., Jaillard, B., Drevon, J.J. 1995. Structural changes in the inner-cortex cells of soybean root nodules are induced by short-term exposure to high salt or oxygen concentrations. *Plant, Cell & Environment* 18, 455–462.

Six, J., Elliott, E.T. Paustian, K. 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 2099–2103.

Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A., Paustian, K. 2002a. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241, 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>

Six, J., Feller, C., Denef, K., Ogle, S., de Moraes Sa, J.C., Albrecht, A. 2002b. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - Effects of no-tillage. *Agronomie*, 2002b, 22 (7–8), 755–775. DOI: 10.1051/agro:2002043

Solomon, D., Lehmann, J., Zech, W. 2000. Land use effects on soil organic matter properties of chromic Luvisols in semi-arid northern Tanzania: carbon, nitrogen, lignin and carbohydrates. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78, 203–213.

Stevenson, F.J., 1994. *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*. John Wiley & Sons, New York. 496 p.

Styger, E., Rakotondramasy, H.M., Pfeffer, M.J., Erick, C.M., Fernandes, E.C.M., Bates, D.M. 2007. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119 (3–4), 257–269.

Styger, E., Fernandes, E.C.M., Rakotondramasy, H.M., Rajaobelinirina, E. 2009. Degrading uplands in the rainforest region of Madagascar: fallow biomass, nutrient stocks, and soil nutrient availability. *Agroforestry Systems* 77 (2), 107–122.

Tate, K.R., Wilde, R.H., Giltrap, D.J., Baisden, W.T., Saggar, S., Trustrum, N.A., Scott, N. A., Barton, J.P. 2005. Soil organic carbon stocks and flows in New Zealand System development, measurement and modelling. *Canadian Journal of Soil Science* 85, 481–489.

Theng, B.K.G., Tate, K.R., Sollins, P., Moris, N., Nadkarni, N., Tate, R.L., III, 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. In: Coleman, D.C., Oades, J.M., Uehara, G. (Eds.), *Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. NitTAL project, University of Hawaii Press, Honolulu, HI, pp. 5–32.

Fairhurst, T., Lefory, R., Mutert, E., Batjes, N.H. 1999. The importance, distribution and causes of P deficiency as a constraint to crop production in the tropics. *Agroforestry Forum*. 9: 2–8.

Thompson, I.D., Ferreira, J., Garnder, T., Guariguata, M., Pin Koh, L., Okabe, K., Pan, Y., Schmitt, C.B., Tylianakis, J., Barlow, J., Kapos, V., Kurz, W.A., Parrota, J.A., Spalding, M.D., van Vliet, N. 2012. Forest biodiversity, carbon and other ecosystem services: relationships and impacts of deforestation and forest degradation. In: *Understanding Relationships between Biodiversity, Carbon, Forests and People: The Key to Achieving REDD+ Objectives*. A Global Assessment Report IUFRO World Series Volume 31. pp. 21–50.

Tongwane, M., Mdlambuzi, T., Moeletsi, M., Tsubo, M., Mliswa, V., Grootboom, L. 2016. Greenhouse gas emissions from different crop production and management practices in South Africa. *Environmental Development* 19, 23–35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envdev.2016.06.004>

Torn, M.S., Trumbore, S.E., Chadwick, O.A., Vitousek, P.M., Hendricks, D.M. 1997. Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature* 389, 170–173

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

Vanlauwe, B., Aman, S., Aihou, K., Tossah, B.K., Adebisi, V., Sangina, N., Lyasse, O., Diels, J. Merckx, R. 1999. Alley cropping in the moist savanna of West-Africa III. Soil organic matter fractionation and soil productivity. *Agroforestry Systems* 42, 245–264.

- Vanlauwe, B., Sanginga, N. Merckx, R. 1998. Soil organic matter dynamics after addition of nitrogen-15-labeled *Leucena* and *Dactyladenia* residues. *Soil Science Society of America Journal* 62, 461–466.
- Vieira, S.A., Alves, L.F., Duarte-Neto, P.J., Martins, S.C., Veiga, L.G., Scaranello, M.A., Picollo, M.C., Camargo, P.B., do Carmo, J.B., Sousa Neto, E., Santos, F.A.M., Joly, C. A., Martinelli, L.A. 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecology and Evolution* 1, 421–434.
- Wander, M.M. 2004. SOM fractions and their relevance to soil function. In: F. Magdoff and R.R. Weil, editors, *Soil organic matter in sustainable agriculture*. CRC Press, Boca Raton, FL. p. 67–102. doi:10.1201/9780203496374.ch3
- Wardle, D.A. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 67, 321–358.
- Weil, R.R., Islam, K.R., Stine, M.A., Gruver, J.B., Samson-Liebig, S.E. 2003. Estimating active carbon for soil quality assessment: A simplified method for laboratory and field use. *American Journal of Alternative Agriculture* 18, 3–17. doi:10.1079/AJAA2003003
- Winowiecki, L., Vågen, T.-G., Huising, J. 2016. Effects of land cover on ecosystem services in Tanzania: a spatial assessment of soil organic carbon. *Geoderma* 263, 274–283. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.010.
- Wood, S.A., Sokol, N., Bell, C.W., Bradford, M.A., Naeem, S., Wallenstein, M.D., Palm, C.A. 2016. Opposing effects of different soil organic matter fractions on crop yields. *Ecological Applications* 26, 2072–2085. doi:10.1890/16-0024.1
- Wrage, N., Chapuis-Lardy, L., Isselstein, J. 2010. Phosphorus, plant Biodiversity and climate change, in: Lichtfouse E.: *Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science, Sustainable Agriculture Reviews*. Springer Science+Business Media B.V., pp. 147–169.
- Zech, Z., Senesi, N., Guggenberger, G., Kaiser, K., Lehmann, J., Miano, T.M., Miltner, A., Schroth, G. 1997. Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma*. 79(1–4), 117–161. https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00040-2.
- Zhang, H., Huang, Y., Ye, X., Shi, L., Xu, F. 2009. Genotypic differences in phosphorus acquisition and the rhizosphere properties of *Brassica napus* in response to low phosphorus stress. *Plant and Soil* 320, 91–102.