



HAL
open science

Efficacité d'utilisation du phosphore pour la fixation symbiotique de l'azote et phytases des nodules de légumineuses

Jean-Jacques Drevon

► To cite this version:

Jean-Jacques Drevon. Efficacité d'utilisation du phosphore pour la fixation symbiotique de l'azote et phytases des nodules de légumineuses. *Innovations Agronomiques*, 2017, 60, pp.3-10. <10.15454/1.5138504822863843E12>. <hal-01684897>

HAL Id: hal-01684897

<https://hal.science/hal-01684897v1>

Submitted on 15 Jan 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0 - Attribution - Non-commercial use - No Derivative Works - International License

Efficacité d'utilisation du phosphore pour la fixation symbiotique de l'azote et phytases des nodules de légumineuses

Drevon J.-J.¹

¹INRA, UMR1222 Eco&Sols - Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agroécosystèmes, CIRAD-INRA-IRD-SupAgro, 1 place Viala, F-34060 Montpellier Cedex

Correspondance : jean-jacques.drevon@inra.fr

Résumé

La faible disponibilité du phosphore dans les sols arables de la planète limite le rendement des récoltes, plus particulièrement pour les légumineuses quand leur croissance dépend de la fixation symbiotique de N₂ (FSN). Dans ce contexte, notre objectif est d'accroître l'efficacité d'utilisation du phosphore (EUP) pour la FSN, afin de favoriser sa contribution à un couplage efficace entre les cycles bio-géochimiques de P et de N. Le *myo*-inositol hexakisphosphate, dénommé phytate, constitue la source principale de P organique des sols, mais il n'est pas assimilable par les plantes. Les phytases sont les seules phosphatases capables d'hydrolyser efficacement le phytate en P inorganique (Pi), accroissant ainsi la bio-disponibilité du P pour les plantes. Par RT-PCR *in situ*, l'expression du gène codant pour une phytase de type acide-pourpre, a pu être localisée dans le cortex interne du nodule de *Phaseolus vulgaris*. Son expression ainsi que l'activité nodulaire de la phytase sont significativement accrues lors de carences en P. Cette stimulation est plus forte parmi les lignées recombinantes de *P. vulgaris* ayant la plus forte EUP pour la FSN. L'expression de phytase de plante dans les nodules offre ainsi des perspectives nouvelles sur la physiologie des nodules fixateurs de N₂ et les besoins spécifiques en P des légumineuses. Il est proposé que ce gène soit utilisé comme marqueur moléculaire d'adaptation des légumineuses aux sols pauvres en P et de leur contribution à un cercle vertueux de fertilité P et N dans une stratégie intégrée de recherche participative pour une intensification écologique des systèmes agricoles mettant à profit les services écosystémiques des légumineuses supportés par leur FSN.

Mots-clés : Carence en P, Cycles bio-géochimiques, Lignées recombinantes, Marqueur moléculaire, Nodule, *Phaseolus vulgaris*, RT-PCR *in situ*

Abstract: Efficiency in utilization of phosphorus for symbiotic nitrogen fixation and phytase of legume nodules

Decreasing chemical inputs in agriculture, like fertilizers or pesticides, becomes of paramount importance for the nutritional safety and environmental impact of food productions. This implies new requirements with regard to the selection of legume cultivars for cropping- systems and their beneficial interactions with soil microbes. Low phosphorus availability in about 40% of the world's arable land limits crop yield, most particularly for legume crops when their growth depends upon symbiotic N₂ fixation (SNF). Therefore, our work aims to increase the phosphorus use efficiency (PUE) for SNF, and its contribution to a more effective coupling between the P and N bio-geochemical cycles. *Myo*-inositol hexakisphosphate, i.e. phytate, constitutes a major source of organic P (Po) in soils, but is unavailable to plants. Phytases are the only phosphatases able to hydrolyse phytate efficiently into inorganic P (Pi), thus increasing soil-P bio-availability for plants. In the FABATROPIMED project we have demonstrated the existence of phytases, both histidine acid and *beta*-propeller among rhizobia nodulating *Vicia faba* and *Vigna unguiculata*, and shown by *in situ* RT-PCR, their expression within nodule infected-cells. Phytase mRNA of the host-legume was also localized in nodules and shown to increase under P-

deficiency with significant variation among recombinant inbred lines of *Phaseolus vulgaris* which are contrasting in their PUE for SNF. A subsequent virtuous cycle of P and N fertility of soils is being tested through a participatory approach with farmers in reference agroecosystems offering a wide range of agroclimatic and socioecological situations. It is concluded that the interdisciplinary research strategy FTM may increase the benefit of grain-legumes for cereal systems and the environment, by better understanding the interactions between soil microbes and plants to acquire and use N and P most efficiently.

Keywords : Bio-geochemical cycles, Molecular marker, P-deficiency, *Phaseolus vulgaris*, Recombinant inbred lines, *in situ* RT-PCR.

Introduction

Diminuer les intrants chimiques, fertilisants et pesticides, devient essentiel pour la sécurité nutritionnelle et la conservation environnementale de la production alimentaire. La déficience en phosphore dans environ 40% des sols de la Terre limite le rendement des récoltes, d'autant plus pour les légumineuses quand leur croissance dépend de la fixation symbiotique de N₂ (FSN) (Ribet et Drevon, 1995). Il en résulte de nouveaux objectifs dans la sélection de légumineuses parmi lesquels celui d'augmenter l'efficacité d'utilisation du phosphore (EUP) pour la FSN dans notre travail, afin de contribuer à un couplage efficace entre les cycles bio-géochimiques de P et N en agriculture.

Le myo-inositol hexakisphosphate, dénommé phytate, constitue une source majeure de P organique dans les sols, mais il n'est pas assimilable par les plantes. Les phytases sont les seules phosphatases capables d'hydrolyser efficacement le phytate en P inorganique (Pi). Elles augmentent ainsi la bio-disponibilité du P pour les plantes. Des phytases bactériennes de type histidine acides et *beta*-propeller, ont été trouvées parmi des rhizobia nodulant diverses espèces de légumineuses. Par RT-PCR *in situ*, l'expression des gènes correspondant a été localisée dans les cellules infectées, et celle d'un gène codant pour une phytase végétale dans le cortex interne des nodules qui augmente sous carence phosphatée, et de manière plus importante pour les lignées recombinantes de haricot (*Phaseolus vulgaris*) à forte EUP pour la FSN.

Dans ce contexte, la stratégie de recherche interdisciplinaire FTM pour fabacées tropicales et méditerranéennes, a pour objectif d'accroître les services écologiques des légumineuses dans les systèmes de cultures céréalières sous faible fertilisation minérale, en favorisant les interactions avec les micro-organismes des sols qui permettent aux légumineuses de mieux acquérir et utiliser le N et le P. Les activités au champ incluent l'approche participative du diagnostic nodulaire les agriculteurs qui consiste à mesurer la nodulation et la croissance de la légumineuse dans les parcelles d'agriculteurs (Drevon et al., 2011 ; Lazali et al., 2017). Sa réalisation dans des agro-écosystèmes offrant une grande diversité de situations pédo-climatiques et socio-écologiques permet de comparer l'efficacité d'associations ou de rotations de légumineuses en systèmes céréalières. L'objectif finalisé est de promouvoir la diversité de microbes natifs efficaces pour un cercle vertueux de fertilité P et N des sols selon l'hypothèse qu'une légumineuse parviendrait d'autant mieux que son EUP pour la FSN est élevée, à initier en sol carencé en P une symbiose rhizobienne qui assure sa nutrition azotée et sa photosynthèse qui en dépend, ainsi que son développement racinaire associé à des mycorhizes et des rhizobactéries qui contribuent à la bio-disponibilité du P (Figure 1).

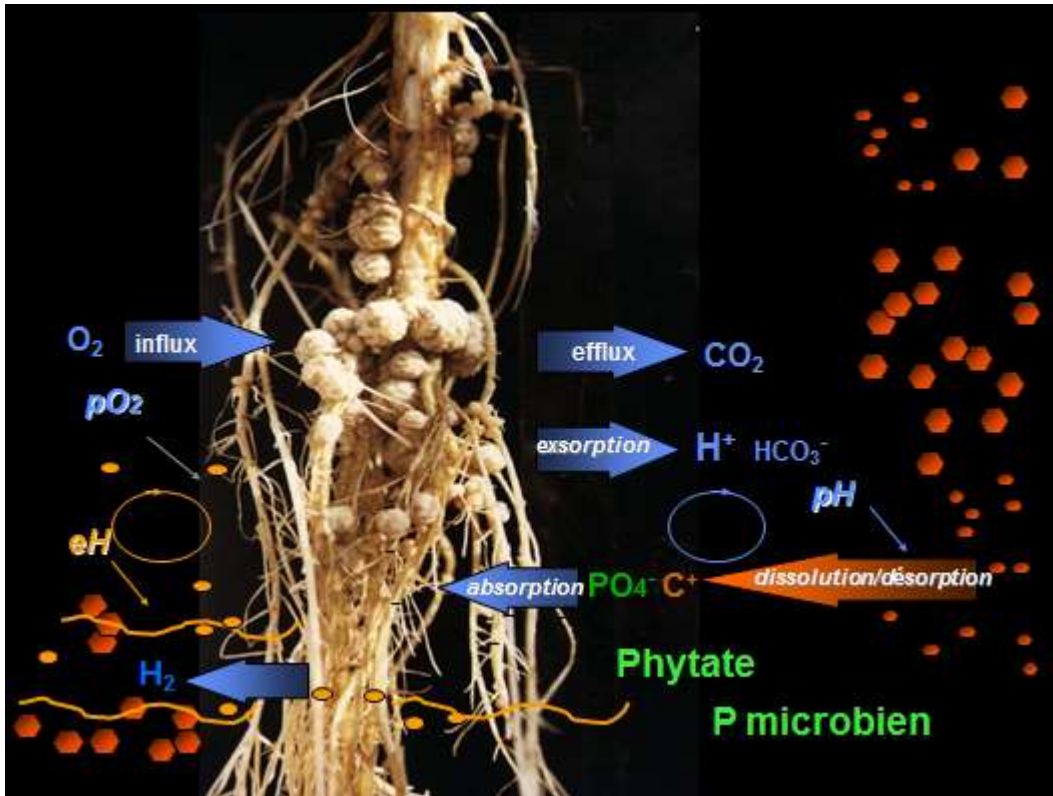


Figure 1: Cercle vertueux de fertilité du sol par couplage des cycles biogéochimiques de N et P via la fixation d'azote. Une légumineuse à forte efficacité d'utilisation du P pour la fixation symbiotique pouvant noduler dans un sol pauvre en P assure la nutrition N de la plante pour sa photosynthèse et la croissance qui en dépend. Il en résulte en particulier au niveau racinaire, une stimulation des divers mécanismes de la stratégie externe d'acquisition du P qui en retour augmenteront la fixation d'azote via la biodisponibilité du P pour la symbiose rhizobienne.

1. Besoins en P dans les nodules fixateurs de N₂ des légumineuses

Après avoir infecté les légumineuses au niveau de la courbure en croise d'un poil absorbant ou d'une cellule épithéliale proche de l'émergence d'une racine latérale, le rhizobia se multiplie dans un cordon d'infection qui progresse entre les cellules du parenchyme cortical. Simultanément, des cellules du périderme de la trace vasculaire se différencient en cellules méristématiques formant le nodule. Certaines cellules deviennent polypléïdes et intègrent les rhizobia par endocytose lorsque le cordon d'infection les atteint. Il en résulte un organite nommé symbiosome, composé : i) d'un ou plusieurs rhizobia transformés en bactéroïdes capables de fixer le N₂ avec la nitrogénase; ii) d'une membrane pér bactéroïdienne (MPB) d'origine plasmalemmique enrichie en protéines spécifiques. Ainsi une cellule infectée peut contenir plus de 10000 bactéroïdes. La zone infectée du nodule est entourée de vaisseaux de phloème entrant et de xylème sortant, en lien avec le système vasculaire de la légumineuse.

En conséquence, l'organogénèse nodulaire immobilise de grandes quantités de P dans les membranes phospholipidiques et les acides nucléiques bactériens et végétaux. Ainsi Vadez et al. (1997) ont trouvé des concentrations en P 3 fois plus élevées dans les nodules que dans les racines et parties aériennes du haricot. Il s'y ajoute l'ATP nécessaire à l'activité de la nitrogénase, $N_2 + 8 e^- + 8 H^+ + 16 ATP$ donne $2NH_3 + H_2 + 16 ADP + 16 Pi$.

Durant la croissance végétative de la légumineuse, les nodules peuvent consommer jusqu'à 20% des photosynthétats (La moitié est respirée en CO₂, bien que jusqu'à 30% de ce CO₂ puisse être réassimilé via une phosphoenolpyruvate carboxylase nodule-spécifique. Cette dernière contribue à la synthèse de

malate pour la respiration bactériodienne, et l'aspartate pour la synthèse d'acides aminés à partir du N_2 fixé. L'asparagine ou des uréides sont ensuite transportés par voie xylémique aux autres organes de la légumineuse pour la synthèse de protéines et autres composés azotés supportant sa croissance.

2. Caractérisation de génotypes efficaces en utilisation du P pour la fixation de N_2

Pour s'adapter à la carence phosphatée, les plantes disposent d'une stratégie externe avec les divers processus impliqués dans l'acquisition du P, et d'une stratégie interne pour la répartition et l'utilisation du P dans les divers organes de la plante (Figure 2). Pour les nodules de légumineuse, la stratégie interne consiste à optimiser l'efficacité d'utilisation du P pour la FSN. Une FSN élevée du haricot a été associée à une masse nodulaire élevée (Kipe-Nolt et Giller, 1993), un retard de la sénescence nodulaire (Hungria et Franco, 1988), une nodulation précoce (Chaverra et Graham, 1992), et une forte nodulation secondaire (Wolyn et al., 1989).

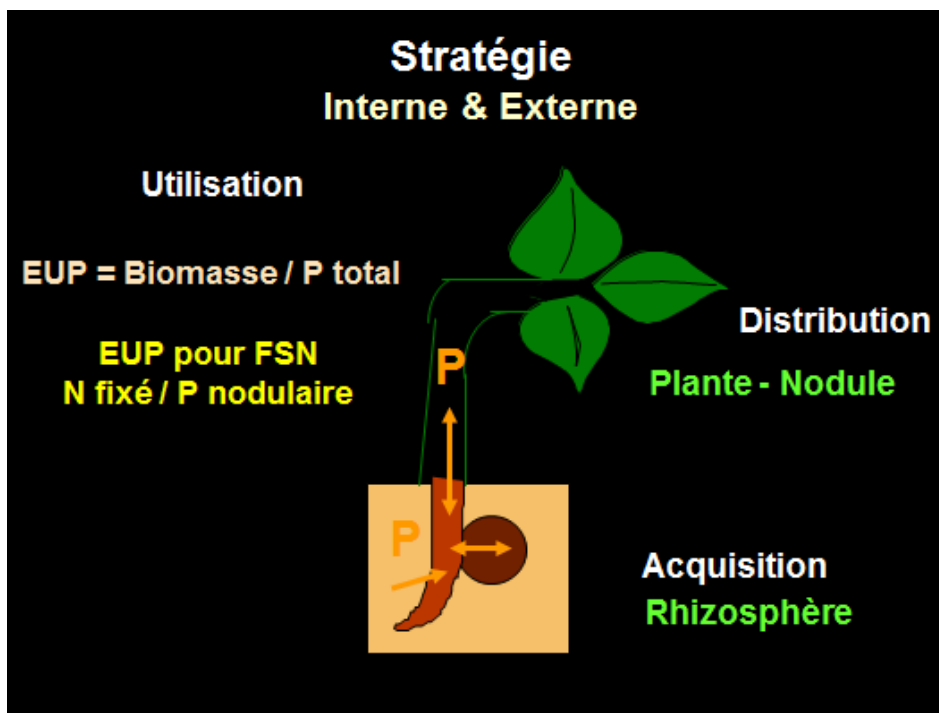


Figure 2 : Stratégies d'adaptation à la déficience en phosphore pour une légumineuse nodulée. Pour toute plante peuvent être distinguées 1) la stratégie externe consistant en divers mécanismes impliqués dans l'acquisition du P du sol, dont ceux directement dépendant du génome de la plante comme les transporteurs de P, les exophosphatases, les exudations d'acides organiques, et ceux indirectement liés à la plante comme les symbiotes mycorhiziens et les bactéries rhizosphériques solubilisatrices de P organique et minéral, 2) la stratégie interne consistant en allocation du P aux divers organes de la plante et en efficacité d'utilisation du P (EUP) dans les activités métaboliques des tissus cellulaires. Dans le cas des légumineuses, les nodules s'ajoutent en organes spécifiques avec l'efficacité d'utilisation du P pour la fixation symbiotique d'azote (FSN). L'EUP pour la FSN est estimée par le ratio de la quantité d'azote fixé sur la quantité de P dans les nodules.

Par un criblage en hydroaéroponie de 600 génotypes de haricot, Vadez et al. (1999) ont trouvé une grande variabilité génétique de tolérance de la FSN à la carence phosphatée, en particulier parmi les génotypes tardifs, qui était corrélée à : (i) une nodulation intense et précoce ; (ii) une forte activité nitrogénase ; (iii) une faible concentration de P nodulaire. La corrélation négative entre cette dernière et la FSN est en accord avec une forte EUP pour la FSN des génotypes tolérants à la P déficience en hydroaéroponie.

L'accroissement plus élevé d'activité phytase (Araújo *et al.*, 2008) et d'expression d'un gène de phytase végétale (Lazali *et al.*, 2013) nodulaire sous P déficience pour les génotypes de haricot tolérants comparés aux génotypes sensibles, suggère que l'utilisation du phytate dans le cortex nodulaire peut contribuer à l'EUP pour la FSN. L'expression de la phosphoénolpyruvate phosphatase suggère une remobilisation du Pi des cellules sénescents, ainsi qu'une détoxification des formes actives de l'oxygène via une décarboxylation oxydative du pyruvate par le peroxyde d'hydrogène (Bargaz *et al.*, 2012). Ces deux gènes pourraient contribuer à la fourniture d'énergie aux bactéroïdes dans la zone infectée. Tandis que l'expression de la tréhalose 6P phosphatase dans le cortex externe du nodule pourrait contribuer à l'adaptation à diverses contraintes abiotiques via le tréhalose (Bargaz *et al.*, 2013).

Tous ces gènes candidats d'activité phosphatase sont intensément exprimés dans les assises cellulaires situées entre les traces vasculaires et la zone infectée du nodule, révélant un intense métabolisme du P organique dans ce tissu. Ce dernier peut fournir du Pi pour le catabolisme du saccharose provenant du phloème, en acides organiques comme source d'énergie pour les bactéroïdes et de carbone pour l'export xylémique de N₂ fixé sous forme d'acides aminés ou uréides. Les acides organiques peuvent aussi être une source d'énergie et d'osmoticum pour la turgescence des cellules osmocontractiles de ce tissu (Serraj *et al.*, 1994) qui sont présumées être impliquées dans l'osmorégulation de la conductance pour la diffusion de O₂ dans le cortex nodulaire (Schulze et Drevon, 2005). En revanche, sous carence phosphatée, cette conductance est accrue (Ribet et Drevon, 1995) ainsi que l'expression d'une anhydrase carbonique (Schump *et al.*, 2003) et d'une phytase (Lazali *et al.*, 2013), toutes deux spécifiques des nodules (Figure 3).

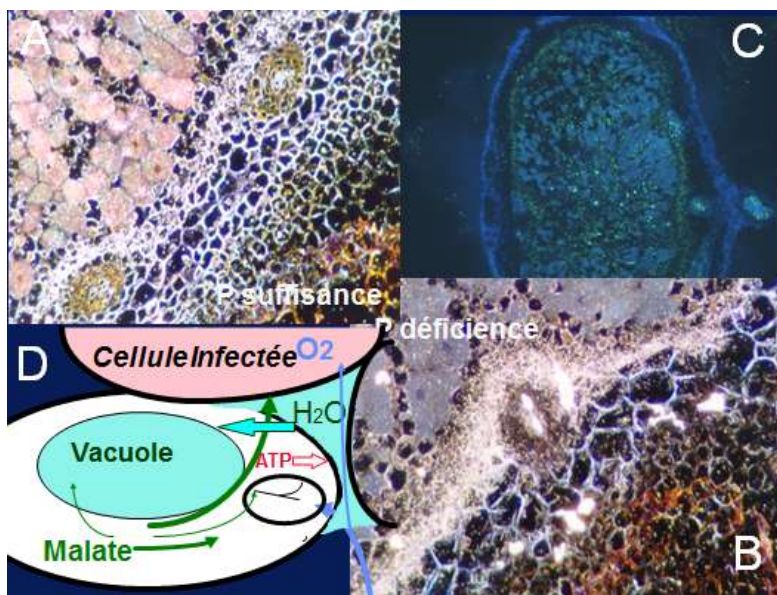


Figure 3 : Hypothèse d'osmorégulation de la perméabilité des nodules à l'oxygène. La variation de la perméabilité des nodules à l'oxygène, régulant la respiration liée à l'activité nitrogénase, serait due à des contractions réversibles de cellules du cortex interne nodulaire. Dans les images d'hybridation *in situ* en A et B, ces cellules sont marquées par le signal en blanc des transcrits d'anhydrase carbonique. Selon le schéma en C, la contraction cellulaire serait due à une dépolarisation du plasmalemme qui induirait un efflux de cations, probablement K⁺, et d'anions, provoquant une baisse de pression osmotique résultant en un efflux d'eau, comme pour les cellules de garde stomatique ou les cellules motrices de pulvinus. L'expansion inverse de ces cellules exigerait l'absorption de cations et, pour l'équilibre ionique, d'anions autres que le nitrate, qui est l'anion majeur d'ajustement osmotique chez les plantes, mais est absent dans les nodules. L'augmentation de l'expression du gène codant pour une anhydrase carbonique sous carence en P, en B (d'après Schump *et al.*, 2003), corrobore cette hypothèse en contribuant à la synthèse de malate nodulaires qui jouerait, entre autres, le rôle d'anion organique pour l'osmorégulation. La figure C de RT-PCR *in situ* illustre l'expression de gènes codant pour des aquaporines dans ces cellules du cortex interne.

3. Interactions microbiennes des légumineuses en agro-écosystèmes

La carence en P est une contrainte majeure de la croissance des plantes dans de nombreux écosystèmes terrestres en raison : (i) du faible contenu en P total de sols très lessivés ou pauvres en matière organique ou en P minéral de la roche mère ; (ii) de la précipitation du Pi avec des cations comme l'Al ou le Fe, principalement en sols acides sous climat tropical, ou comme le Ca, principalement en sols calcaires sous climat méditerranéen ; (iii) de l'adsorption du Pi par les argiles (Bonser et al., 1996). D'autres facteurs peuvent aussi limiter la bio-disponibilité du P comme la faible humidité du sol (Raychaudhury et al., 2003) et la compétition avec les microbes dans la rhizosphère (Tang et al., 2014). De nos jours, de vastes surfaces de potentiellement bonne terre sont encore peu fertiles en raison de la carence en P (Basu et al., 2008). Bien que la fertilisation P permette généralement d'accroître la FSN et le rendement en grains qui en résulte (Mugwira et al., 1997), le coût des fertilisants P augmente avec l'épuisement des mines de P facilement solubilisable.

En conséquence, le bénéfice maximal des légumineuses dans les agro-écosystèmes pourrait dépendre de l'EUP pour la FSN. C'est pourquoi des lignées recombinantes de haricot contrastant en EUP pour la FSN ont été comparées dans divers agro-écosystèmes du bassin Méditerranéen avec une approche participative de diagnostic nodulaire (Drevon et al., 2011). Par exemple Lazali et al. (2016) ont trouvé pour le haricot dans l'agro-écosystème de Sétif (Algérie) où les sols sont relativement pauvres en N, avec des teneurs faibles à modérées de P, des relations significativement positives entre biomasse nodulaire et teneur en P, d'une part, et biomasse aérienne, d'autre part ; es régressions correspondantes montrant une plus forte efficacité d'utilisation de la symbiose rhizobienne par les génotypes à plus forte EUP, confirment que la sélection pour ce trait fonctionnel peut contribuer à améliorer la croissance N₂-dépendante des légumineuses dans des agro-écosystèmes où la carence en P des sols est un facteur limitant de la FSN.

Puisque le partenaire rhizobien peut influencer l'EUP pour la FSN, des essais d'inoculation croisée ont été réalisés entre génotypes contrastés de haricot et des rhizobia isolés à partir de diagnostics nodulaires en France et Tunisie. Par exemple, l'isolat RH28 induit la tolérance à la carence en P pour la RIL124 alors que ce génotype est sensible avec *R. tropici* CIAT899 (Zaman-Allah et al., 2006). De même pour le partenaire mycorhizien, la symbiose tripartite a montré un effet spécifiquement favorable de *Glomus intraradices* tandis que *Gigaspora* sp inhibait la nodulation en hydroaéroponie (Tajini et al., 2009).

Remerciements

L'auteur remercie chaleureusement les doctorants et leurs co-encadrants qui ont contribué à l'obtention de résultats présentés dans cette synthèse, en particulier dans le cadre des projets Fabatropimed d'Agropolis Montpellier, sous la référence ID 1001-009, Imoteph et Tassili du Programme Hubert Curien et le programme Averroes de l'Union Européenne: Abadie Josiane, Amenc Laurie, Arnal Didier, Aslan-Attar Hesham, Bargaz Adnane, Becquer Thierry, Bekki Abdelkader, Belarech Samia, Benadis Chahinez, Blavet Didier, Braumann Alain, Carlsson Georg, Clermont-Dauphin Cathy, Delajudie Philippe, Delporte Philippe, Desclaux Dominique, Djekoun Abdelamid, Domergue Odile, Duponnois Robin, Faghire Mustapha, Galiana Antoine, Gérard Frédéric, Ghoulam Cherki, Gomez Luis, Hafidi Mohamed, Hatira Abdessadar, Hien Edmond, Kaci Ghiles, Latati Mourad, Lullien-Pellerin Valérie, Ibrahim Hatem, Lazali Mohamed, L'Taief Boulbalba, Makoudi Bouchra, Mandri Btissam, Maougal Rym, Masse Dominique, Mazaoui Houda, Morales Amalia, Oufdou Khalid, Ounane Sidi Mohamed, Pansu Marc, Plassard Claude, Rabary Bodovololona, Rabeharisoa Lilia, Ramaroson Vola, Sifi Bouaziz, Some Der, Souche Gérard, Tajini Fatma, Traoré Mohamed, Trives Carlos, Wahbi Sanaa, Wissem Hamdi, Yattara Inamoud, Zaman-Allah Mohamed, Zongo Fidel.

Références bibliographiques

- Araújo A.P., Plassard C., Drevon J.J., 2008. Phosphatase and phytase activities in nodules of common bean genotypes at different levels of phosphorus supply. *Plant and Soil* 312, 129-138.
- Bargaz A., Ghoulam C., Amenc L., Lazali M., Faghire M., Abadie J., Drevon J.J., 2012. Phosphoenol pyruvate phosphatase is induced in the root nodule cortex of *Phaseolus vulgaris* under phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany* 63, 4723–4730.
- Bargaz A., Lazali M., Amenc L., Ghoulam C., Farissi M., Drevon J.J., 2013. Differential expression of trehalose 6-P phosphatase and ascorbate peroxidase transcripts in nodule cortex of *Phaseolus vulgaris* and regulation of nodule O₂ permeability. *Planta* 238, 107-119.
- Basu M., Bhadoria P.B.S., Mahapatra S.C., 2008. Growth, nitrogen fixation, yield and kernel quality of peanut in response to lime, organic and inorganic fertilizer levels. *Bioresource Technology* 99, 4675-4683.
- Bonser A., Lynch J., Snapp L., 1996. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist* 132, 281-288.
- Chaverra M.H., Graham P.H., 1992. Cultivar variation affecting early nodulation of common bean. *Crop Science* 32, 1432-1436.
- Drevon J.J., Alkama N., Araujo A.P., Beebe M., Blair M., Attar H., Jaillard B., Lopez A., Martinez-Romero E., Rodino P., Tajiri F., Zaman-Allah M., 2011. Nodular diagnosis for ecological engineering of the symbiotic nitrogen fixation with legumes. *Proceedings of Environmental Sciences* 9, 40-46
- García A., Hernández G., Nuviola A., Toscazo V., 1996. Efecto del P sobre el rendimiento y extracción del NP de frijol cultivado en tres suelos. *Agronomía Mesoamericana* 7, 99-102.
- Gates C.T., 1974. Nodule and plant development in *Stylosanthes humilis* H.B.K.: Symbiosis response to phosphorus and sulphur. *Australian Journal of Botany* 22, 45-55
- Hungria M., Franco A.A., 1988. Nodule senescence in *Phaseolus vulgaris* (L.) *Tropical Agriculture* 65, 341-346.
- Israel D.W., 1987. Investigation of the role of phosphorus in symbiotic nitrogen fixation. *Plant Physiology* 84, 835-840
- Jacobsen I., 1985. The role of phosphorus in nitrogen fixation by young pea plants (*Pisum sativum*). *Physiologia Plantarum* 64, 190-196
- Kipe-Nolt J.A., Giller K.G. 1993. A field evaluation using the ¹⁵N isotope dilution method of lines of *Phaseolus vulgaris* L. bred for increased nitrogen fixation. *Plant and Soil*. 152: 107-114
- Lazali M., Zaman-Allah M., Amenc L., Ounane G., Abadie J., Drevon J.J., 2013. A phytase gene is over-expressed in root nodules cortex of *Phaseolus vulgaris* - rhizobia symbiosis under phosphorus deficiency. *Planta* 238, 317-324
- Lazali M., Brahimi S., Merabet C., Latati M., Benadis C., Maougal R.T. Blavet D., Drevon J.J., Ounane S.M., 2016. Nodular diagnosis of contrasting recombinant inbred lines of *Phaseolus vulgaris*
- Mugwira L.M., Haque I., Lupwayi N.Z., Luyindula N., 1997. Evaluation of phosphorus uptake and use efficiency and nitrogen fixation potential by African clovers. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. 65, 169-175
- Pereira P., Bliss F.A., 1989. Selection of common bean (*Phaseolus vulgaris* L) for N₂ fixation at different levels of available phosphorus under field and environmentally controlled conditions. *Plant and Soil* 115, 75-82
- Raychaudhury M., Ngachan S.V., Raychaudhury S., Singh A.L., 2003. Yield response of groundnut to dual inoculation and liming of an acid hill Ultisol of Manipur. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 73, 86-88
- Ribet J., Drevon J.J. 1995. Increase in permeability to oxygen and in oxygen uptake of soybean nodules under limiting phosphorus nutrition. *Physiologia Plantarum* 94, 298-304
- Robson A.D., O'Hara G.W., Abbott L.K., 1981. Involvement of phosphorus in nitrogen fixation by subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Plant Physiology* 8, 427-436.

Schulze J., Drevon J.J. 2005. P-deficiency increases the O₂ uptake per N₂ reduced in alfalfa. *Journal of Experimental Botany* 56, 1779–1784.

Schump O., Gherbil H., Escoute J., Payre H., Drevon J.J., 2003 In situ hybridization of a radioactive RNA probe on resin-embedded legume root-nodule sections: a tool for observing gene expression in the rhizosphere ? *Agronomie* 23, 1-6

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 concentration. *Plant Cell Environment* 18, 455–462

Sun J.S., Simpson R.J., Sands R., 1992. Nitrogenase activity of two genotypes of *Acacia mangium* as affected by phosphorus nutrition. *Plant and Soil* 144, 51-58

Tajini F., Suriyakup P., Vailhe H., Jansa J., Drevon J.J., 2009. Assess suitability of hydroaerobic culture to establish tripartite symbiosis between different AMF species, beans, and rhizobia. *BMC Plant Biology* 9, 73-81

Tang X., Bernard L., Brauman A., Daufresne T., Deleporte P., Desclaux D., Souche G., Placella S.A., Hinsinger P., 2014 Increase in microbial biomass and phosphorus availability in the rhizosphere of intercropped cereal and legumes under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 75, 86-93

Vadez V., Rodier F., Payre H., Drevon J.J., 1996. Nodule permeability to O₂ and nitrogenase-linked respiration in bean genotypes varying in the tolerance of N₂ fixation to P deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry* 34, 871-878

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, 231–24

Wolyn D.J., Attewell J., Ludden P.W.F., Bliss A., 1989. Indirect measures of N₂ fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under field conditions: The role of lateral root nodules. *Plant and Soil* 113, 181-187

Zaman-Allah M., Sifi B., L'Taief B., El Aouani M.H., Drevon J.J., 2006. Rhizobial inoculation and P fertilization response in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under glasshouse and field conditions. *Experimental Agriculture* 43, 1-10.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL.