

Les biofertilisants fixateurs d'azote en riziculture : potentialités, facteurs limitants et perspectives d'utilisation

P. A. ROGER¹

Résumé — Cette revue bibliographique fait le point sur l'utilisation en riziculture inondée des organismes fixateurs d'azote : bactéries hétérotrophes dans le sol et la rhizosphère du riz, cyanobactéries libres ou en symbiose avec *Azolla*, légumineuses utilisées comme engrais vert. Après avoir résumé les caractéristiques principales de la fixation biologique de l'azote dans les rizières, on considère, pour chacun des grands groupes de fixateurs de N₂, leur potentialité pour augmenter les rendements, le statut de leur utilisation, leurs facteurs limitants et leurs perspectives d'utilisation en fonction des résultats récents de la recherche. La fixation biologique de l'azote a permis une production constante à long terme dans les systèmes rizicoles traditionnels à faible productivité. Par contre, son utilisation dans une riziculture à forte productivité se heurte à de nombreux problèmes technologiques et socio-économiques. Dans le cas des fixateurs libres (hétérotrophes et cyanobactéries), un potentiel azoté bas ou modéré ainsi que des problèmes technologiques, en particulier l'absence d'établissement des souches inoculées, empêchent le développement de méthodes technologiquement et économiquement rentables. Dans le cas des engrais verts (*Azolla* et légumineuses), le potentiel azoté des systèmes est suffisant mais leur utilisation est sévèrement restreinte par des facteurs socio-économiques.

Mots-clés : riz, cyanobactéries, *Azolla*, légumineuses, rhizosphère, fixation de l'azote, engrais vert, revue bibliographique.

Introduction

Le riz est la troisième céréale mondiale en termes de volume de production (468 millions de tonnes), mais la première en termes de consommation alimentaire humaine. Il constitue la base du régime alimentaire de près de 50 % de la population mondiale. Ce n'est pas une culture de rapport et moins de 5 % de la production mondiale est commercialisée sur le marché international. Dans la majorité des pays rizicoles, le rapport entre le prix international de l'engrais et celui du riz est élevé, ce qui explique que la recherche de sources d'azote bon marché soit une préoccupation constante de ces pays.

D'ici l'année 2020, une augmentation de la production rizicole mondiale de 300 millions de tonnes (environ 60 % de la production actuelle) sera nécessaire pour assurer les besoins alimentaires de la population du globe. Cet accroissement de production sera obtenu principalement en augmentant

le rendements sur les surfaces cultivées, car la majorité des agro-écosystèmes favorables à la riziculture sont déjà plantés en riz. Les méthodes utilisées ne devront ni hypothéquer les potentialités de production à long terme, ni avoir d'effets néfastes sur l'environnement. S'il est admis que les techniques employées devront éviter l'application intensive d'engrais azotés de synthèse et de pesticides (IRRI, 1990), il est évident que l'augmentation de la production rizicole ne pourra se faire sans une utilisation plus importante de ces engrais. Une augmentation simultanée de l'utilisation de la fixation biologique de l'azote, qui fournit 60 % de l'azote réintroduit dans la biosphère, semble être une solution de bon sens (POSTGATE, 1990), bien que les techniques de gestion microbiologique des sols de rizières soient loin d'être maîtrisées, aussi bien sur le plan technologique que sur le plan économique (ROGER *et al.*, 1992).

Nous nous proposons de faire le point sur l'utilisation des organismes fixateurs de N₂ (biofertilisants) en riziculture inondée. Après avoir résumé les caractéristiques principales de la fixation biologique de l'azote dans les rizières, on examinera, pour chacun des grands groupes de fixateurs de N₂, leurs

¹ Laboratoire de microbiologie ORSTOM, Université de Provence, case 87, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

potentialités pour l'augmentation des rendements, le statut de leur utilisation, leurs facteurs limitants et leurs perspectives d'utilisation en fonction des résultats récents de la recherche.

Caractéristiques générales de la fixation de N_2 dans les rizières et utilisation agronomique

Les rizières traditionnelles inondées sont caractérisées par une productivité stable à long terme. A l'opposé des autres céréales pour lesquelles la monoculture continue en sol exondé aboutit rapidement à une diminution de la fertilité du sol et des rendements, la monoculture du riz a pu être pratiquée pendant des siècles, en obtenant des rendements modestes (1 à 2 t ha⁻¹) mais constants et sans effets néfastes sur les sols. Cela s'explique par un effet positif de la submersion sur la conservation de la fertilité azotée des sols (WATANABE *et al.*, 1988). En particulier, la submersion conduit à la formation de macro- et micro-environnements qui diffèrent par leur potentiel redox, leurs propriétés physiques, leur éclairage et leurs propriétés trophiques (figure 1). Tous les groupes d'organismes fixateurs de N_2 trouvent ainsi des niches favorables à leur développement dans les rizières. Ces organismes comprennent : les bactéries photosynthétiques et les cyanobactéries, organismes indigènes qui se développent dans la zone photique de la rizière (eau de submersion, interface sol-eau et parties submergées du riz et des macrophytes aquatiques) ; les bactéries hétérotrophes indigènes dans le sol et la rhizosphère du riz ; *Azolla* et les légumineuses, symbioses fixatrices de N_2 introduites et utilisées comme engrais vert.

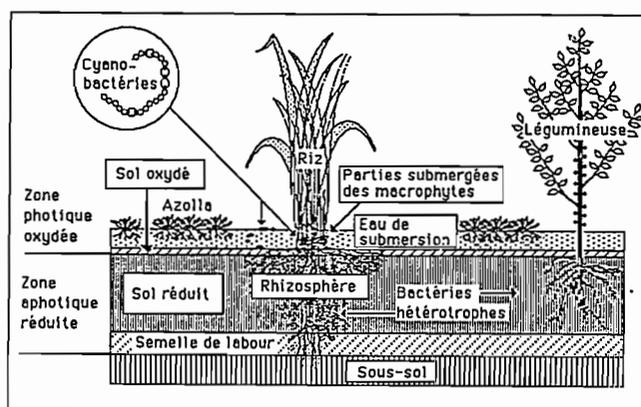


Figure 1. Schéma synthétique des principaux macro-environnements d'une rizière submergée et des principaux organismes fixateurs de N_2 .

Des revues bibliographiques récentes font le point sur la fixation biologique de N_2 dans les rizières (ROGER et WATANABE, 1986), la gestion microbiologique des rizières (ROGER *et al.*, 1992) et sur des aspects plus spécifiques qui incluent : la quantification de la fixation de N_2 (ROGER et LADHA, 1992), les fixateurs hétérotrophes (YOSHIDA, et RINAUDO, 1982), la fixation de N_2 associée avec la décomposition des pailles (LADHA et BONKERD, 1988), les différences variétales du riz dans l'aptitude à stimuler la fixation de N_2 (LADHA *et al.*, 1987), les cyanobactéries (ROGER et KULASOORIYA, 1980 ; ROGER 1991), *Azolla* (WATANABE, 1982) et les légumineuses utilisées comme engrais vert (LADHA *et al.*, 1988).

Estimation du potentiel fixateur de N_2 des sols de rizière

Les bilans d'azote classiques dans des expériences de longue durée *in situ* ou dans des expériences sur un ou plusieurs cycles culturaux en vases de végétation permettent d'estimer le potentiel fixateur des sols de rizière. Toutefois, ces bilans ne prennent pas en compte les pertes d'azote par volatilisation, dénitrification et lessivage, et fournissent des valeurs par défaut.

Le tableau I résume les résultats d'une étude bibliographique qui a analysé 211 bilans de l'azote dans des sols de rizière (ROGER et LADHA, 1992). Les valeurs s'échelonnent entre - 102 et + 171 kg N ha⁻¹ par cycle cultural et ont une moyenne de 24 kg ha⁻¹ (tableau I a). Quatre-vingt dix pour cent des valeurs sont comprises entre - 60 et + 90 kg ha⁻¹ de N par cycle (tableau I b). Le bilan est influencé par l'apport d'engrais, la présence de riz et l'exposition du sol à la lumière (tableau I c).

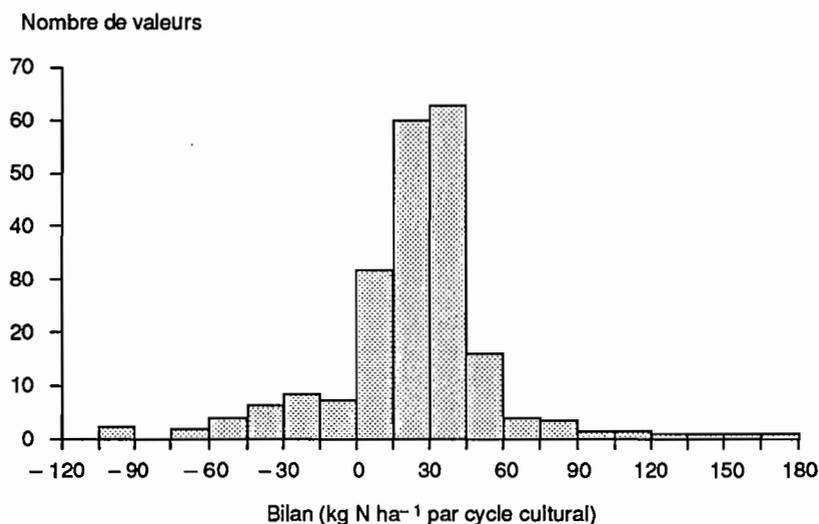
Un bilan positif moyen d'environ 30 kg N ha⁻¹ par cycle en l'absence d'engrais azoté indique que le potentiel moyen de la fixation biologique de N_2 dans les rizières traditionnelles est suffisant pour assurer à long terme une production de l'ordre de 1,5 t ha⁻¹ (en admettant qu'à plus ou moins long terme la totalité de l'azote fixé est absorbée par le riz et que 50 kg de grain sont produits par kg d'azote absorbé par la plante). Le bilan devient négligeable (4 kg N ha⁻¹ cycle) en présence d'engrais azoté (tableau I c), ce qui traduit les deux phénomènes connus d'inhibition de la fixation biologique de N_2 par l'azote minéral et de pertes d'engrais azoté par volatilisation (ROGER *et al.*, 1987 a). On observe également une corrélation négative ($p = 0,01$) entre la quantité d'azote minéral ou d'azote total appliquée et le bilan de l'azote (tableau I d). Le niveau de signification plus faible de la corrélation dans le cas de l'azote organique ($p = 0,05$) est en accord avec l'observation selon laquelle l'azote

Tableau I. Etude bibliographique du bilan de l'azote dans les sols de rizière*.

I a. Caractéristiques statistiques de l'ensemble des données.

Nombre de valeurs : 211	Unité : kg N ha ⁻¹ par cycle cultural
Minimum : - 102	Maximum : 171
Moyenne : 24,2	Médiane : 27,0
Ecart-type : 33,1	Coefficient de variation : 136 %

I b. Histogramme des valeurs.



I c. Effet de différents facteurs sur le bilan.

Facteur	Nombre d'observations	Moyenne (kg N ha ⁻¹ par cycle)	Ecart-type	Niveau de signification de la différence
Application d'engrais azoté				
-	166	29,7	25,4	1 %
+	45	4,0	47,6	
Présence de riz				
+	193	26,5	30,7	1 %
-	18	- 0,5	46,2	
Exposition du sol à la lumière (ensemble de toutes les données)				
+	197	25,0	33,9	Non significatif
-	14	13,2	13,8	
Exposition du sol à la lumière (sols sans application d'engrais azoté)				
+	152	31,2	25,7	1 %
-	14	13,2	13,8	

I d. Corrélation entre la quantité d'engrais apportée dans le sol et le bilan de l'azote.

Engrais azoté de synthèse	$r = -0,320$ (significatif à 1 %)
Engrais azoté organique	$r = -0,157$ (significatif à 1 %)
Engrais azoté de synthèse et organique	$r = -0,365$ (significatif à 1 %)

* D'après ROGER et LADHA (1992). Les valeurs analysées proviennent de travaux *in situ* et en vase de végétation. Les valeurs obtenues dans les expériences en pot ont été extrapolées en kg ha⁻¹ de N par cycle cultural sur la base de la surface du sol dans les pots.

organique est moins sensible aux pertes que l'azote minéral. La comparaison des valeurs moyennes du bilan dans des sols non fertilisés exposés ou non à la lumière (tableau I c) indique que la fixation hétérotrophe contribue pour environ un tiers au bilan et la fixation photo-dépendante pour environ deux tiers.

Rappel historique de l'utilisation de la fixation de N₂ en riziculture

La technologie la plus ancienne faisant usage des organismes fixateurs de N₂ en riziculture est celle des engrais verts (légumineuses et *Azolla*).

Azolla est une symbiose entre une fougère aquatique et une cyanobactérie fixatrice de N₂ dont l'utilisation remonte au XI^e siècle au Viêt-nam et au moins au XIV^e siècle en Chine (LUMPKIN et PLUCKNETT, 1982). La nature symbiotique d'*Azolla* et l'identification du symbiote fixateur de N₂ remontent au XIX^e siècle, les progrès concernant l'amélioration des souches et en particulier l'hybridation sexuelle et la recombinaison étant récents (WEI *et al.*, 1986 ; LIN *et al.*, 1988).

Le potentiel agronomique des cyanobactéries a été mis en lumière en 1939 par DE, qui a attribué la fertilité des sols de rizière à la fixation biologique de N₂ par ces organismes. Les recherches sur l'inoculation algale des rizières ont été initiées au Japon en 1951 par WATANABE et ses collaborateurs.

SEN a suggéré la présence de bactéries fixatrices de N₂ dans la rhizosphère du riz en 1929. En 1971, des mesures de réduction d'acétylène (ARA) par RINAUDO et DOMMERGUES et par YOSHIDA et ANCAJAS ont montré une activité fixatrice de N₂ associée aux racines de riz. Les premiers essais d'inoculation avec *Beijerinckia* (DOBEREINER et RUSCHEL) et *Azotobacter* (SUNDARA *et al.*) datent de 1962, mais la plupart des expériences ont été faites à partir de 1976. Les recherches sur la fixation hétérotrophe ont récemment montré l'existence de différences entre variétés de riz en ce qui concerne la fixation rhizosphérique, et suggéré la possibilité de sélectionner des variétés ayant un potentiel fixateur de N₂ accru.

Fixateurs de N₂ hétérotrophes

Potentiel pour augmenter les rendements

Potentiel comme source d'azote

Les valeurs extrapolées de la fixation hétérotrophe totale estimées par APP *et al.* (1986) dans des pots couverts avec du tissu noir afin d'inhiber la fixation photodépendante sont en moyenne de 7 kg N ha⁻¹

par cycle cultural en sol non fertilisé. Avec des sols ayant reçu de l'engrais azoté, TROLLDENIER (1987) a trouvé une corrélation négative entre la quantité d'engrais appliquée et la balance azotée, dont la valeur moyenne était de 19 kg N ha⁻¹ par cycle avec l'application de 65 kg N ha⁻¹, - 0,3 avec 112 kg N ha⁻¹ et - 14 avec 146 kg N ha⁻¹. En utilisant la méthode de dilution isotopique et l'azote assimilable d'un sol marqué avec ¹⁵N et stabilisé comme contrôle, ZHU *et al.* (1984) ont estimé que la fixation hétérotrophe produisait de 16 à 21 % de l'azote du riz, soit 11 à 16 kg N ha⁻¹ par cycle.

Les estimations de la fixation hétérotrophe associée avec le riz à partir de mesures d'ARA correspondent à 1-5 kg N ha⁻¹ par cycle. Les extrapolations à partir d'expériences d'incorporation de ¹⁵N sont comprises entre 1,3 et 7,2 kg ha⁻¹ par cycle (ROGER et WATANABE, 1986).

Des mesures semi-quantitatives et des expériences de laboratoire suggèrent que l'incorporation de paille permet de fixer environ 2 à 4 kg N t⁻¹ de paille épandue ou incorporée (LADHA et BONKERD, 1988).

Ces données indiquent que, parmi les différents systèmes fixateurs de N₂ présents ou introduits dans les rizières, les bactéries hétérotrophes ont le plus faible potentiel (tableau II).

Potentiel estimé à partir des expériences d'inoculation

Le tableau III présente une analyse de 210 essais d'inoculation bactérienne du riz rapportés dans 23 articles. La majorité des études se borne à comparer les rendements en riz, et l'absence de données sur l'établissement des souches et la fixation de N₂ rend l'interprétation des résultats hypothétique. Le rendement en grain calculé sur l'ensemble des essais est supérieur de 20 % dans les traitements inoculés. Les résultats sont extrêmement variables (- 33 % à + 125 %) et l'effet moyen de l'inoculation est significativement plus élevé dans les expériences en pot (+ 27 %) qu'*in situ* (+ 14 %).

L'augmentation de rendement dans les expériences *in situ* est très proche de la différence minimale détectable avec le dispositif expérimental le plus couramment employé (14,5 % pour des parcelles de 16 m² et 4 répétitions) (GOMEZ, 1972). Les résultats d'expériences présentés sans analyse statistique doivent donc être interprétés avec précaution. La distribution des différences de rendement entre parcelles inoculées et parcelles non inoculées est dissymétrique (tableau III). Elle montre une quasi-absence de valeurs négatives, un mode corres-

Tableau II. Fourchette des estimations de l'azote fixé par différents organismes dans les rizières (kg N ha⁻¹ par cycle cultural) et maximum théorique (d'après ROGER et LADHA, 1992).

Organisme	Valeurs rapportées	Maximum théorique et hypothèse de calcul
Fixation associative dans la rhizosphère du riz	1-7 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural	40 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural • Toutes les bactéries rhizosphériques sont fixatrices • Le flux de C dans la rhizosphère est de 1 t ha ⁻¹ par cycle cultural et 40 mg N sont fixés par g de C
Fixation hétérotrophe associée avec la décomposition des pailles	2-4 kg N par tonne de paille	35 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural • Application de 5 t de paille par ha • 7 mg N sont fixés par gramme de paille
Fixation hétérotrophe totale	1-31 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural	60 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural • La totalité du flux de carbone dans le sol (2 t par cycle cultural) est utilisée par des fixateurs de N ₂
Cyanobactéries	0-80 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural	70 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural • La biomasse photosynthétique aquatique est composée uniquement de cyanobactéries fixatrices (C/N = 7) et la production primaire est de 0,5 t C ha ⁻¹ par cycle cultural
<i>Azolla</i>	20-140 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural (études en parcelles expérimentales) 10-50 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural (études <i>in situ</i> , en vraie grandeur)	224 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural • La biomasse maximale d'une culture d' <i>Azolla</i> correspond à 140 kg N ha ⁻¹ • Deux cultures d' <i>Azolla</i> sont effectuées par cycle cultural de riz • 80 % de l'azote d' <i>Azolla</i> est de l'azote fixé
Légumineuses utilisées en engrais vert	20-260 kg N ha ⁻¹ par cycle cultural	260 kg N ha ⁻¹ en 55 jours • <i>Sesbania rostrata</i> est utilisée comme engrais vert • 290 kg N ha ⁻¹ sont accumulés en 50-60 jours • 90 % de l'azote de <i>Sesbania</i> est de l'azote fixé

pondant à la première classe positive et une forme générale correspondant à la moitié droite d'une distribution gaussienne centrée sur le zéro ! Cela laisse penser que les essais infructueux d'inoculation *in situ* n'ont généralement pas été rapportés et invite à une certaine prudence quant à l'interprétation globale des expériences effectuées jusqu'à présent.

Les différences de rendement similaires pour le grain (14,3 %) et la paille (15,1 %) et les indices de récolte (rendement en grain/rendement en paille) similaires dans les parcelles inoculées ou non suggèrent que les effets de l'inoculation se produisent dès le début du cycle cultural. Les résultats obtenus avec *Azotobacter* (+ 16,6 %) et *Azospirillum* (+ 15,2 %) ne sont pas significativement différents (tableau III). L'augmentation de rendement plus forte observée avec les autres micro-organismes est sans doute imputable à l'expérimentation en pot.

Les effets bénéfiques de l'inoculation bactérienne peuvent être attribués à quatre processus :

- fixation de N₂ accrue dans la rhizosphère ;
- production de régulateurs de croissance qui améliorent la croissance du riz ;
- disponibilité accrue d'éléments nutritifs due à leur solubilisation par les bactéries inoculées ;

- compétition des bactéries inoculées avec des pathogènes dans la rhizosphère.

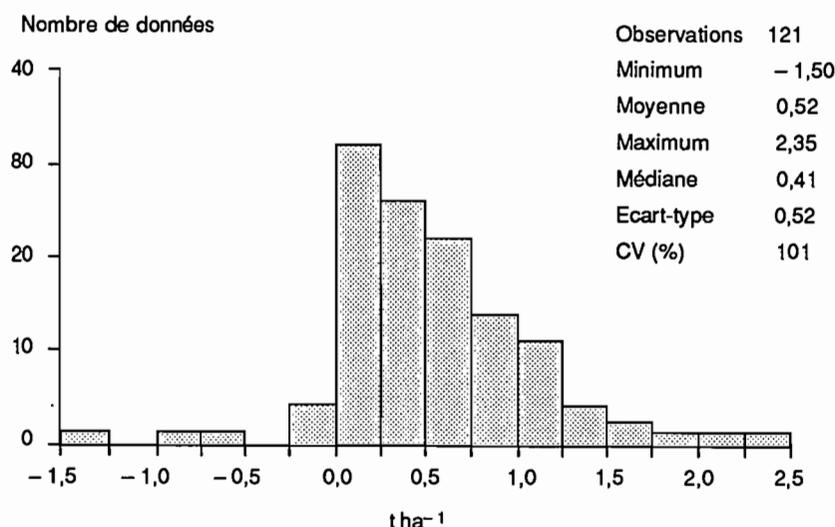
L'importance relative de ces différents processus n'a pas encore été déterminée. En particulier, il n'existe pas de résultats expérimentaux démontrant une augmentation significative et durable de la fixation de N₂ dans des parcelles ou des pots inoculés et permettant d'expliquer une augmentation significative de rendement. Une différence moyenne de rendement de 0,5 t ha⁻¹ demanderait, dans les conditions les plus favorables, l'absorption de 10 kg d'azote par la culture de riz. Cela correspond à une augmentation moyenne de l'activité fixatrice de N₂ de l'ordre de 30 kg ha⁻¹, étant donné qu'en moyenne 36 % de l'azote fixé est absorbé par la plante (tableau IV). Cette valeur est largement supérieure aux estimations de la fixation hétérotrophe.

Une autre hypothèse souvent avancée pour expliquer des effets positifs de l'inoculation sur les rendements est la production de régulateurs de croissance par les bactéries inoculées, qui augmenterait l'absorption des éléments nutritifs par le riz. Cette hypothèse n'est pas en accord avec l'absence de différence d'efficacité de l'engrais azoté (kg de grain produit/kg de N épandu) entre les contrôles (18,7 kg de grain/kg de N) et les parcelles inoculées

Tableau III. Analyse de 210 données bibliographiques concernant les effets de l'inoculation bactérienne sur les rendements en riz (d'après ROGER *et al.*, 1993).

	Rendement en grain			Rendement en paille Différence (%)	Indice de récolte (grain/paille)		Efficacité de l'azote (kg grain/kg N)	
	Contrôle (t ha ⁻¹)	Différence (t ha ⁻¹) (%)			Contrôle	Inoculé	Contrôle	Inoculé
Ensemble des données (123 expériences <i>in situ</i> , 87 expériences en pot)								
Moyenne	4,0	0,5	19,8	15,9	0,66	0,69	18,7	19,1
Ecart-type	1,6	0,5	25,0	16,2	0,20	0,22	17,1	13,7
Maximum	11,1	2,4	125,0	66,7	1,12	1,20	78,0	54,7
Minimum	1,0	-1,5	-32,6	-20,9	0,10	0,10	-20,0	-12,0
Nbre données	121	121	210	130	130	130	60	59
Expériences <i>in situ</i> (123)								
Moyenne	4,0	0,5	14,3	15,1	0,57	0,57	18,7	19,1
Ecart-type	1,6	0,5	14,1	14,9	0,17	0,17	17,1	13,7
Maximum	11,1	2,3	59,6	64,8	0,86	0,88	78,0	54,7
Minimum	1,0	-1,5	-25,0	-7,5	0,25	0,25	-20,0	-12,0
Nbre données	121	121	123	51	51	51	60	59
Inoculation avec <i>Azotobacter</i> (40 expériences <i>in situ</i> , 18 expériences en pot)								
Moyenne	3,9	0,4	16,6	13,3	0,52	0,54	18,5	17,0
Ecart-type	1,6	0,5	20,4	15,5	0,20	0,21	18,9	12,3
Nbre données	40	40	58	28	28	28	26	23
Inoculation avec <i>Azospirillum</i> (83 expériences <i>in situ</i> , 11 expériences en pot)								
Moyenne	4,1	0,6	15,2	16,0	0,62	0,62	18,8	21,4
Ecart-type	1,7	0,5	18,3	13,3	0,21	0,21	16,0	14,8
Nbre données	81	81	94	45	45	45	34	33
Inoculation avec d'autres bactéries (58 expériences en pot)								
Moyenne			30,6	17,1	0,75	0,81		
Ecart-type			34,2	18,5	0,15	0,15		
Nbre données	néant	néant	58	57	57	57	néant	néant

Histogramme des différences de rendement entre parcelles non inoculées et parcelles inoculées



(18,7 kg de grain/kg de N) et les parcelles inoculées (19,1 kg de grain/kg de N) (tableau III).

Il n'existe que peu d'informations sur le devenir des souches inoculées. Les variations des populations bactériennes après inoculation n'ont généralement pas été analysées par des méthodes statistiques, mais elles sont fréquemment trop faibles pour être significatives (ROGER *et al.*, 1992). Une étude avec une souche marquée a montré la persistance d'*Azospirillum lipoferum* dans le sol pendant quelques semaines, mais pas de multiplication (NAYAK *et al.*, 1986). Les populations d'*Azospirillum* indigènes étaient environ 500 fois plus abondantes que celles de la souche inoculée. Toutefois, une augmentation du poids sec des plantes inoculées a été observée.

Les résultats des expériences d'inoculation sont inconsistants. Les augmentations de rendement observées ne sont pas mises en relation avec une augmentation de la fixation ou du bilan de l'azote.

Généralement, les souches inoculées disparaissent rapidement et ne se multiplient pas. En conclusion, l'intérêt agronomique de l'inoculation bactérienne du riz reste encore à démontrer.

Utilisation actuelle : facteurs limitants et perspectives

Si les connaissances actuelles ne permettent pas d'envisager une utilisation de l'inoculation bactérienne en riziculture, en revanche, la sélection variétale est une approche récente qui mérite d'être approfondie. L'existence de différences variétales pour la fixation de N₂ hétérotrophe a été montrée par des bilans de l'azote (APP *et al.*, 1986) et des mesures d'ARA (LADHA *et al.*, 1987) et d'abondance isotopique de l'azote (WATANABE *et al.*, 1987). Les caractéristiques de la plante associées avec la fixation hétérotrophe sont le poids sec des racines et des parties submergées de la plante à la montaison, le poids sec des parties aériennes à la montaison et

Tableau IV. Utilisation par le riz de l'azote de biofertilisants épandus ou enfouis (d'après ROGER *et al.*, 1987 a ; BISWAS, 1988 ; DIEKMANN *et al.*, 1991).

Matériel étudié		Faune *	Dispositif	N absorbé (%)		Référence
Nature	Etat			Epandu	Enfoui	
Cyanobactéries						
Cyanobactéries	Frais	?	Pot	37	52	WILSON <i>et al.</i> , 1980
Cyanobactéries	Sec	-	Pot	14	28	TIROL <i>et al.</i> , 1982
Cyanobactéries	Sec	+	<i>In situ</i>	23	23	TIROL <i>et al.</i> , 1982
Cyanobactéries	Frais	-	Pot	-	38	TIROL <i>et al.</i> , 1982
Cyanobactéries	Frais	-	Pot	24	44	GRANT et SEEGER, 1985
Cyanobactéries	Frais	+	Pot	25	30	GRANT et SEEGER, 1985
Cyanobactéries	Sec	-		-	35-40	MIAN et STEWART, 1985
Moyenne				25	36	
Macrophytes aquatiques						
<i>Eichornia</i> sp.	Frais	+	<i>In situ</i>	-	25	SHI <i>et al.</i> , 1980
<i>Azolla pinnata</i>	Frais	+	<i>In situ</i>	-	26	WATANABE <i>et al.</i> , 1981
<i>A. caroliniana</i>	Frais	+	<i>In situ</i>	12-14	26	ITO et WATANABE, 1985
<i>A. caroliniana</i>	Sec	?	Pot	-	34	MIAN et STEWART, 1985
<i>A. caroliniana</i>	Frais	+	<i>In situ</i>	-	32	KUMARASINGHE <i>et al.</i> , 1986
Moyenne				13	29	
Légumineuses						
<i>Sesbania rostrata</i>	Frais	+	<i>in situ</i>		32	BISWAS, 1988
<i>Sesbania rostrata</i>	Frais	+	<i>in situ</i>		49	BISWAS, 1988
<i>Sesbania rostrata</i>	Frais	+	<i>in situ</i>		42	DIEKMANN <i>et al.</i> , 1991
<i>Aeschynomene afraspera</i>	Frais	+	<i>in situ</i>		47	DIEKMANN <i>et al.</i> , 1991
<i>Aeschynomene afraspera</i>	Frais	+	<i>in situ</i>		40	DIEKMANN <i>et al.</i> , 1991
Moyenne					42	

* + : présente dans le sol ; - : absente du sol utilisé.

l'azote absorbé à maturité (LADHA *et al.*, 1987). En utilisant ces caractéristiques et des mesures d'ARA, Ladha *et al.* (1987) ont établi un classement de 21 variétés de riz qui s'est révélé relativement reproductible lors de deux cycles culturaux de saison sèche. Toutefois, les bases physiologiques des différences variétales sont encore inconnues. La condition préalable à la sélection de variétés à potentiel fixateur élevé est la mise au point d'une technique de criblage rapide (la collection mondiale de riz contient plus de 80 000 accessions !). La méthode de réduction de l'acétylène est lente et ne permet pas de tester simultanément un grand nombre de variétés. La méthode de dilution isotopique demande l'identification de variétés de référence ayant un potentiel nul ou très bas pour stimuler la fixation de N_2 hétérotrophe.

Cyanobactéries

Potentiel pour augmenter les rendements

Potentiel comme source d'azote

La fixation de N_2 par les cyanobactéries dans les rizières a le plus fréquemment été estimée à partir de mesures d'ARA. Les 38 estimations publiées avant 1980 s'échelonnent entre 0 et 80 $kg\ N\ ha^{-1}$ par cycle cultural et ont une moyenne de 27 $kg\ N\ ha^{-1}$ (ROGER et KULASOORIYA, 1980). Une étude présentant 190 estimations de la fixation de N_2 dans des parcelles soumises à différentes pratiques culturales (ROGER *et al.*, 1988) a montré des activités variant de 2 à 50 $kg\ N\ ha^{-1}$ par cycle (figure 2). Les valeurs moyennes étaient de 20 $kg\ N\ ha^{-1}$ dans les parcelles ne recevant pas de fertilisation azotée, de 8 kg lorsque l'engrais azoté avait été épandu dans l'eau de submersion et de 12 kg dans les parcelles où il avait été enfoui. L'activité fixatrice de N_2 était négligeable dans les trois quarts des parcelles où l'azote avait été épandu dans l'eau de submersion (tableau VI).

Les mesures de biomasse permettent d'estimer approximativement la fixation de N_2 par les cyanobactéries des rizières. Les espèces fixatrices de N_2 ne prolifèrent que lorsque la concentration en azote soluble de l'eau de submersion est faible. On peut donc admettre que la majeure partie de l'azote accumulé dans la biomasse provient de la fixation de N_2 . Cette hypothèse est confirmée par une étude sur sol marqué avec ^{15}N qui a estimé que 90 % de l'azote des cyanobactéries provenait de la fixation biologique (INUBUSHI et WATANABE, 1986). Les estimations de biomasse ne prennent pas en compte le turn-over du matériel algaire. Toutefois, la valeur maximale de la biomasse d'une fleur d'eau à

cyanobactéries fournit une bonne approximation de l'azote fixé étant donné que l'azote éventuellement excrété durant la phase de croissance est réabsorbé par la biomasse. L'étude de biomasses de cyanobactéries, récoltées *in situ* (figure 3) ou produites en microparcelles, et de croûtes algaires dans des rizières asséchées montre que, dans la majorité des cas, la biomasse des cyanobactéries, correspond à moins de 10 $kg\ N\ ha^{-1}$. Une fleur d'eau très dense peut correspondre à 10-20 $kg\ N\ ha^{-1}$.

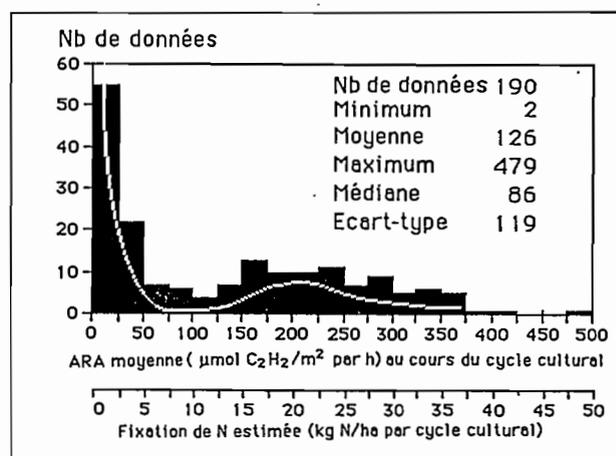


Figure 2. Distribution de 190 estimations de la valeur moyenne de l'ARA durant un cycle cultural et de l'azote fixé par les organismes photodépendants dans des parcelles expérimentales soumises à 26 pratiques culturales différentes. Chaque valeur est la moyenne de 13 mesures journalières au cours du cycle cultural, chaque mesure étant effectuée sur 13 carottes comprenant le premier centimètre de sol et l'eau de submersion. La partie gauche de l'histogramme correspond principalement à des parcelles avec épandage d'engrais azoté, la partie droite à des parcelles sans application d'azote ou avec enfouissement de l'azote (d'après ROGER *et al.*, 1988).

Tableau V. Analyse des résultats de 259 expériences d'inoculation avec des cyanobactéries, publiés entre 1980 et 1987 (d'après ROGER, 1991).

	Rendement en grain ($kg\ ha^{-1}$)		Différence de rendement ($kg\ ha^{-1}$)
	Contrôle	Traitement inoculé	
Nbre données	259	259	259
Minimum	830	1 120	- 1 060
Maximum	7 708	7 929	1 770
Médiane	3 900	4 156	203
Moyenne	3 898	4 175	278
Ecart-type	1 245	1 250	357
CV (%)	32	30	129

Des valeurs supérieures (20-45 kg N ha⁻¹) ont été mesurées uniquement dans des parcelles utilisées pour la production expérimentale d'inoculum qui reçoivent des apports importants de phosphore et d'insecticides (ROGER *et al.*, 1987 a). Etant donné qu'au cours d'un cycle cultural on observe rarement le développement de plus de deux fleurs d'eau, 20 à 30 kg N ha⁻¹ par cycle cultural constituent une estimation raisonnable du potentiel azoté des cyanobactéries. Cette valeur est en accord avec les estimations obtenues par les mesures de fixation et indique un potentiel modéré comparé à celui d'*Azolla* ou des légumineuses (tableau II).

Les études avec du matériel marqué avec ¹⁵N (tableau IV) ont montré que le pourcentage de l'azote des cyanobactéries retrouvé dans la plante variait entre 13 et 50 % (moyenne 30 %).

Tableau VI. Valeur moyenne de l'activité réductrice d'acétylène au cours d'un cycle cultural en fonction de la fertilisation azotée (d'après ROGER *et al.*, 1988).

Traitement (60 répétitions)	ARA moyenne (μmol C ₂ H ₂ m ⁻² h ⁻¹)	Rendement en grain (t ha ⁻¹)
Contrôle sans azote	195 ± 14	4,08 ± 0,10
38 kg N ha ⁻¹ épandus au repiquage + 17 kg N ha ⁻¹ à l'initiation paniculaire	80 ± 13	4,82 ± 0,12
55 kg N ha ⁻¹ enfouis (supergranules) au repiquage	116 ± 16	4,78 ± 0,09

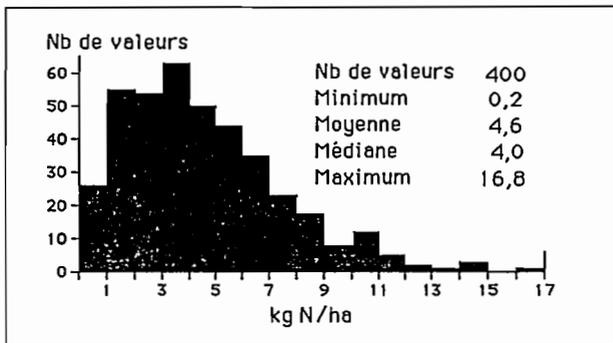


Figure 3. Histogramme de la distribution de 400 estimations de la biomasse des cyanobactéries dans 65 parcelles expérimentales (ROGER, ARDALES et JIMENEZ, résultats non publiés).

Autres effets favorables

Les effets favorables, autres que l'apport d'azote, attribués aux cyanobactéries et relevés dans la bibliographie par ROGER (1991) comprennent :

- un effet malherbicide dû à l'occupation de la surface de l'eau et la compétition ;

- l'augmentation de la teneur en matière organique du sol et de l'agrégation du sol ;

- l'excrétion d'acides organiques qui solubilisent le phosphore du sol et augmentent sa disponibilité pour le riz ;

- la diminution des effets de sulfato-réduction néfastes pour le riz par oxygénation du milieu et augmentation de la résistance de la plante ;

- l'augmentation de la température de l'eau qui favorise le tallage et la production de substances de croissance.

Ce dernier point demande à être démontré. ROGER et KULASOORIYA (1980) citent 12 articles faisant référence à des effets auxiniques des cyanobactéries sur les plantules de riz. Toutefois, l'étude des effets de 133 souches unialgales sur la germination du riz (PEDURAND et REYNAUD, 1987) a montré un effet négatif dans 70 % des cas et un effet de stimulation dans seulement 21 % des cas. Comme l'ont fait remarquer METTING et PYNE (1986), aucun des nombreux articles faisant référence à des substances de croissance produites par des algues ne présente de résultats faisant apparaître l'isolement et la caractérisation d'une telle substance.

Potentiel estimé à partir des expériences d'inoculation

Les résultats des expériences d'inoculation publiés avant 1980 et analysés par ROGER et KULASOORIYA (1980) montrent une augmentation moyenne de rendement en grain de 475 kg ha⁻¹ sur 80 résultats, tandis que la moyenne de 259 expériences publiées entre 1980 et 1987 est significativement plus basse, de l'ordre de 280 kg ha⁻¹ (tableau V) (ROGER *et al.*, 1992). L'analyse de 634 expériences *in situ*, publiées dans des revues scientifiques et dans les rapports de différents organismes de recherche, montre une augmentation moyenne de rendement de 350 kg ha⁻¹ dans les traitements ne différant des contrôles que par l'apport d'inoculum (ROGER, 1991). Toutefois, l'histogramme des différences de rendement entre parcelles inoculées et non inoculées montre une dissymétrie marquée qui provient en grande partie de l'absence de données dans les classes négatives (figure 4). Cela indique que les expériences n'ayant pas montré d'effet positif n'ont généralement pas été publiées. La forme de l'histogramme suggère donc que le mode (200 kg ha⁻¹) est une valeur plus réaliste que la moyenne pour estimer le potentiel moyen de l'inoculation avec des cyanobactéries. Les différences observées ne sont significatives que dans 17 % des cas. Ces résultats indiquent que l'inoculation algale peut augmenter les rendements. Toutefois les résultats sont très variables et l'augmentation reste le plus souvent inférieure au seuil de détection statistique.

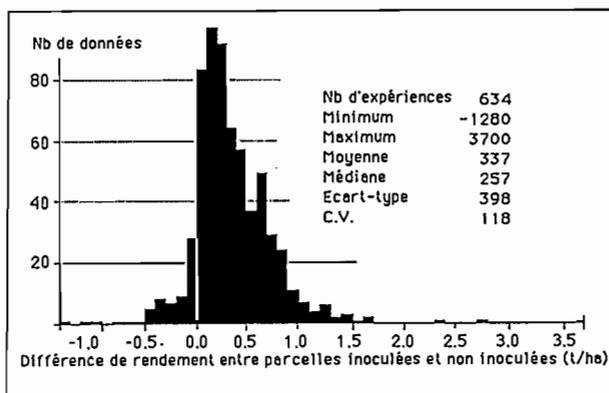


Figure 4. Histogramme de 634 différences de rendement ($t\ ha^{-1}$) entre parcelles inoculées et parcelles non inoculées (d'après ROGER, 1991).

Utilisation actuelle : facteurs limitants et perspectives

Les recherches appliquées sur l'inoculation des rizières avec des cyanobactéries ont été effectuées principalement en Inde, où un projet spécial (All-India Coordinated Project on Algae) avait été établi en 1977. Des essais ont également été faits en Birmanie, en Egypte et en Chine. La technique la plus fréquente (VENKATARAMAN, 1981) utilise un inoculum composite produit à partir de cultures de laboratoire, qui est propagé *in situ* dans des microparcelles avec 5 à 15 cm d'eau, 4 kg de sol par m^2 , 100 g de superphosphate par m^2 et des insecticides. Le tapis algaire, qui se développe en 2-3 semaines, est séché et concassé pour être utilisé comme inoculum, à raison de $10\ kg\ ha^{-1}$.

Les données quantitatives sur l'utilisation de l'inoculation algale sont quelque peu contradictoires ; selon les estimations les plus optimistes, cette technique n'est en usage que dans un faible pourcentage des rizières de quelques états de l'Inde (Tamil Nadu et Uttar Pradesh), de l'Egypte et peut-être de Birmanie. Son adoption très faible par les fermiers reflète les effets modestes et imprévisibles de l'inoculation algale sur les rendements en riz.

Le principe même de l'inoculation algale doit être reconsidéré en fonction des connaissances acquises au cours des dernières années, à savoir :

- les cyanobactéries fixatrices de N_2 sont ubiquistes dans les sols de rizière (ROGER *et al.*, 1987 b) ;
- les facteurs de l'environnement limitant leur développement sont un pH bas et une faible teneur en P du sol (ROGER *et al.*, 1987 a), et la prédation par des invertébrés aquatiques (GRANT *et al.*, 1985) ;
- l'épandage d'engrais azoté inhibe fortement la fixation de N_2 photodépendante et le placement en

profondeur de l'engrais diminue l'inhibition (figure 5 et tableau VI) ; le développement d'une activité fixatrice de N_2 est parfois observé après application d'engrais azoté (tableau VI) mais indique généralement une mauvaise utilisation de cet engrais par la plante (figure 6) ;

- les propagules de souches indigènes fixatrices de N_2 présentes dans les rizières sont généralement nettement plus nombreuses que les propagules contenues dans la quantité d'inoculum sec qu'il est recommandé d'appliquer (ROGER *et al.*, 1987 b) ;
- les souches étrangères inoculées dans un sol ne s'y établissent généralement pas (REDDY et ROGER 1988 ; BISOYI et SINGH, 1988 ; REYNAUD et METTING, 1988).

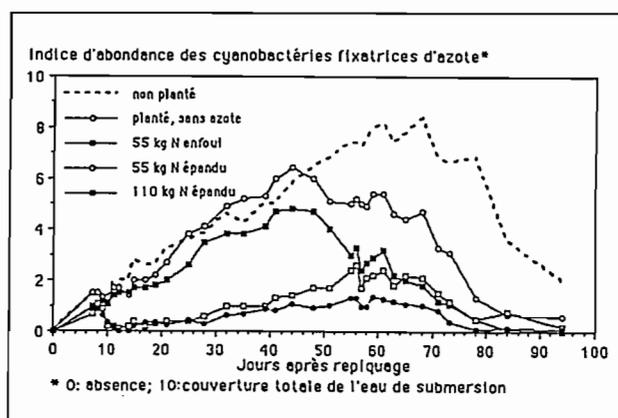


Figure 5. Dynamique de la population de cyanobactéries fixatrices de N_2 au cours d'un cycle cultural en fonction de la méthode de fertilisation azotée (IRRI, Annual report 1991).

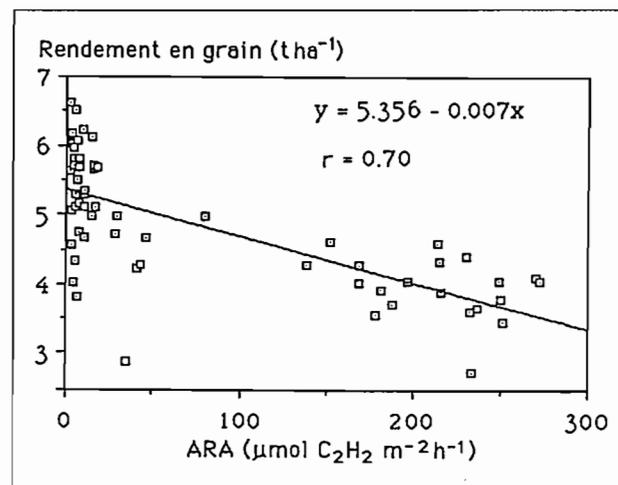


Figure 6. Rendement en riz et valeur moyenne de la fixation de N_2 (ARA) au cours du cycle cultural dans des parcelles recevant $55\ kg\ N\ ha^{-1}$ épandus sous forme d'urée (ROGER, ARDALES et JIMENEZ, résultats non publiés).

Des expériences en microparcelles (IRRI, 1990) et *in situ* confirment que l'apport de P, l'absence de fertilisation azotée ou l'enfouissement de l'engrais et le contrôle des prédateurs des algues permettent généralement un développement conséquent de la flore autochtone fixatrice de N₂. Ces pratiques culturales seraient également un préalable à l'établissement de souches étrangères inoculées. Toutefois, leur coût est généralement supérieur au bénéfice obtenu. En particulier, on observe que, si le contrôle des prédateurs et l'application de phosphore permettent l'accumulation de 5 à 40 kg N ha⁻¹ en quatre semaines dans la biomasse algale, par contre, le rapport entre le gain d'azote et le phosphore épandu s'établit à une moyenne de 1,4 et un maximum de 3, alors que le rapport moyen entre les prix des engrais phosphoré et azoté est de l'ordre de 3 dans les pays rizicoles (IRRI, 1990).

Ces résultats indiquent également que l'inoculation algale n'est justifiée que si les conditions de milieu sont favorables au développement des cyanobactéries, et qu'elle permet un développement de la biomasse fixatrice de N₂ plus rapide que le développement spontané à partir des propagules présentes dans le sol. Ceci peut être réalisé sous les conditions suivantes :

- sols alcalins avec un niveau de phosphore élevé ;
- ensoleillement suffisant en début de cycle cultural ;
- fertilisation azotée non utilisée, enfouie ou retardée au cours du cycle cultural ;
- utilisation d'un inoculum frais, produit *in situ* à partir du sol de la parcelle destinée à être inoculée, enrichi en P et ne contenant pas de prédateurs ou de pathogènes.

L'inoculation aura des effets d'autant plus marqués que le niveau de propagules de souches indigènes présentes à la surface du sol au moment de la mise en eau sera bas. L'inoculation devrait être efficace dans des sols soumis à de longues périodes de dessiccation (jachère sèche ou culture en sol exondé), où la densité des propagules de cyanobactéries et des formes de conservation de prédateurs des algues diminue durant la saison sèche.

Des progrès importants ont été faits en génétique des cyanobactéries, en particulier en ce qui concerne la résistance aux herbicides (BRUSSLAN et HASELKORN, 1988), et il est tentant de spéculer sur les possibilités de sélectionner ou de créer par manipulation génétique des souches ayant des performances améliorées et destinées à être inoculées dans les sols.

On a pu isoler des souches ayant une activité fixatrice de N₂ *in vitro* élevée ; toutefois, il n'y a pas de raison pour que cette activité soit corrélée avec l'aptitude à la colonisation *in situ*. En fait, les souches

à croissance rapide sont des *Anabaena* à filaments courts, très sensibles à la prédation et qui ne s'établissent pas *in situ* (ANTARIKANONDA et LORENZEN, 1982 ; HUANG, 1983).

Il est possible d'isoler des souches déréprimées qui manifestent une activité fixatrice de N₂ en présence d'azote minéral et excrètent une fraction importante de l'azote fixé. Un mutant d'*Anabaena variabilis* présentant ces propriétés a pu, en culture gnotobiotique, fournir suffisamment d'azote à des pieds de riz pour permettre leur développement (LATORRE *et al.*, 1986). Toutefois, cette souche n'est pas compétitive et ne se multiplie pas dans le sol, même si des traitements destinés à favoriser le développement des cyanobactéries sont appliqués simultanément (ROGER et SANTIAGO-ARDALES, 1991).

La manipulation génétique des cyanobactéries est actuellement limitée à des souches unicellulaires très différentes morphologiquement et physiologiquement de celles qui pourraient être utilisées pour inoculer les rizières. Probablement, des « super-souches » ayant un potentiel fixateur de N₂ *in vitro* élevé pourront être sélectionnées ou construites, mais les caractéristiques qui leur permettraient de coloniser un sol et d'y produire une biomasse agronomiquement significative sont encore inconnues.

Dans l'état actuel des connaissances, il apparaît que le potentiel agronomique de l'inoculation algale se limite à l'utilisation de souches autochtones dans des agrosystèmes favorables au développement des cyanobactéries, lorsqu'elle permet d'accélérer le développement de la flore autochtone. Les propriétés du sol, le climat et les pratiques culturales à réunir pour obtenir ces conditions limitent le potentiel d'utilisation de l'inoculation à un faible pourcentage des rizières.

Azolla

Azolla est une fougère aquatique de petite taille qui héberge une cyanobactérie symbiotique fixatrice de N₂. *Azolla* a été traditionnellement utilisée comme engrais vert au Viêt-nam et en Chine. Bien qu'étant indigène dans la majorité des pays rizicoles (LUMPKIN et PLUCKNETT, 1982), son développement spontané est rare et elle doit être inoculée dans les rizières avant chaque cycle cultural.

Potentiel pour augmenter les rendements

Potentiel comme source d'azote

Les quantités d'azote fixées par *Azolla* ont été le plus souvent estimées à partir de mesures de biomasse et

de l'hypothèse que la majeure partie de l'azote provenait de la fixation biologique. Des résultats récents confirment cette hypothèse et montrent qu'en moyenne 74 % de l'azote d'*Azolla* provient de la fixation de N₂. Cette valeur est identique en présence ou en l'absence d'engrais azoté (tableau VII). Des résultats similaires (Ndfa de 59 à 99 %) ont été obtenus avec la mesure de l'abondance isotopique naturelle (YONEYAMA *et al.*, 1987).

Un essai international en vraie grandeur conduit pendant 4 ans dans 37 sites et 10 pays (WATANABE, 1987) montre que la biomasse maximale d'*Azolla* cultivée avant et après repiquage du riz varie entre 5 et 25 t ha⁻¹ en poids frais (moyenne 15 t), soit 10-50 kg N ha⁻¹ (moyenne 30 kg).

En moyenne, 30 % de l'azote accumulé dans *Azolla* est absorbé par les parties aériennes de la récolte du riz cultivé durant le cycle cultural qui suit l'incorporation d'*Azolla* (tableau IV).

Autres effets favorables

Les effets favorables autres que l'apport d'azote attribués à *Azolla* et relevés dans la bibliographie par ROGER *et al.* (1993) comprennent :

- un effet malherbicide par compétition ;
- l'amélioration de l'utilisation de P appliqué sous forme d'engrais minéral ;
- la concentration de K présent dans l'eau de submersion à des teneurs (1-5 ppm) inférieures au seuil d'absorption par le riz (8 ppm) ; le seuil d'absorption est d'environ 0,85 ppm pour *Azolla* ;
- la diminution des pertes d'eau par évapotranspiration ;

– la diminution du pH de l'eau de submersion et, par suite, des pertes d'azote par volatilisation.

Effets sur les rendements

Des essais internationaux dans 37 sites de 10 pays rizicoles (WATANABE, 1987) ont montré que, en moyenne, l'incorporation d'une culture d'*Azolla* avant ou après le repiquage du riz était équivalente à l'épandage de 30 kg d'azote et augmentait les rendements d'environ 0,6 t ha⁻¹, et que l'incorporation de deux cultures d'*Azolla* avant et après le repiquage était équivalente à l'épandage de 60 kg d'azote et augmentait les rendements d'environ 1 t ha⁻¹ (tableau VIII).

Utilisation actuelle : facteurs limitants et perspectives

Après avoir été utilisée sur plusieurs millions d'hectares de rizières en Chine et au Viêt-nam, *Azolla* a vu son emploi constamment diminuer au cours des dix dernières années et cette technique ne s'est pas répandue dans les pays qui ont testé son utilisation. Le tableau IX résume cette évolution.

Les facteurs qui ont empêché l'adoption par les pays rizicoles des techniques utilisées en Chine et au Viêt-nam sont à la fois technologiques et socio-économiques. Ces différents facteurs sont résumés ci-après, ainsi que les méthodes possibles pour les surmonter.

Azolla, ne résistant pas au dessèchement, demande la présence d'eau pendant la totalité de son cycle cultural. Elle est multipliée de façon végétative et doit être conservée dans des pépinières. Son uti-

Tableau VII. Pourcentage de l'azote d'*Azolla* provenant de la fixation biologique de N₂ (Ndfa %) estimé par la méthode de dilution avec ¹⁵N (d'après WATANABE *et al.*, 1991).

Auteurs*	Plante de référence	Ndfa (%)	Remarques
KUMARASINGHE <i>et al.</i> , 1985	<i>Salvinia</i>	92	+ 15 mg N/microparcelle
	<i>Salvinia</i>	79	+ 75 mg N/microparcelle
	<i>Salvinia</i>	76	+ 150 mg N/microparcelle
	<i>Lemna/Salvinia</i>	81-83	En présence de riz
	<i>Lemna/Salvinia</i>	82-79	En l'absence de riz
You <i>et al.</i> , 1987	<i>Lemna</i>	40-59	
	<i>Lemna</i>	63-71	<i>Azolla</i> marquée
KULASOORIYA <i>et al.</i> , 1988	<i>Salvinia/Lemna</i>	52-55	Sans riz + 40 ppm N
	<i>Salvinia/Lemna</i>	58-64	Avec du riz + 40 ppm N
WATANABE <i>et al.</i> , 1990	<i>Lemna/Spirogyra</i>	86-93	3 cultures d' <i>Azolla</i>
	<i>Lemna</i>	80-81	Après une culture de riz
Moyenne		74	

* Références citées dans WATANABE *et al.*, 1991.

lisation requiert donc l'existence de réseaux d'irrigation et de réseaux de conservation et distribution de l'inoculum. Son adoption par les riziculteurs dépend de décisions politiques pour l'établissement de tels réseaux (ROGER et WATANABE, 1986). La conservation d'*Azolla* sous forme de sporocarpes utilisés ensuite pour inoculer les rizières n'a, pour le moment, pas donné de résultats satisfaisants. Les conditions de la formation et de la germination des sporocarpes ne sont que très imparfaitement comprises et la croissance à partir des sporocarpes est trop lente pour assurer l'établissement d'une biomasse suffisante dans un laps de temps raisonnable. Une étude en Chine a montré que 160 kg ha⁻¹ de sporocarpes produisaient de 16 à 21 t ha⁻¹ d'*Azolla* en 52 jours (LU SHU-YING, 1987).

Tableau VIII. Résultats d'essais internationaux (INSFFER, 1979-1980) de l'utilisation d'*Azolla* dans 37 sites de 10 pays rizicoles (d'après WATANABE, 1987).

Traitement	Rendement	
	t ha ⁻¹	% du contrôle
Contrôle sans azote	3,00	100 c
30 kg N ha ⁻¹ en 3 applications	3,65	121 b
60 kg N ha ⁻¹ en 3 applications	4,24	141 a
<i>Azolla</i> incorporée après repiquage	3,73	124 b
<i>Azolla</i> incorporée après repiquage	3,67	122 b
<i>Azolla</i> inoculée après repiquage mais non incorporée	3,61	120 b
Combinaison des traitements 2 et 4	4,15	138 a
Combinaison des traitements 2 et 5	4,07	135 b
<i>Azolla</i> incorporée avant et après repiquage	4,09	136 a

Le phosphore est un facteur clé de la croissance d'*Azolla* et son addition est requise dans la majorité des sols. Le temps de doublement d'*Azolla* sur 972 sols des Philippines était inférieur à 5 jours (sols modérément favorables) dans 40 % des cas et inférieur à 3,5 jours (sols favorables) dans seulement 13 % des cas (CALLO *et al.*, 1985). Pour être économiquement rentable, l'apport de phosphore doit avoir une efficacité azotée (N fixé/P épandu) supérieure à 3. Cette valeur n'est pas atteinte pour une application unique en début de culture. Le fractionnement de la fertilisation permet d'obtenir une efficacité de 5 à 10 (WATANABE *et al.*, 1980) mais augmente le coût de l'application. Une forte fertilisation initiale de l'inoculum lui permet de se multiplier 6 à 7 fois dans la rizière sans fertilisation supplémentaire et assure une efficacité azotée élevée. Toutefois, cette méthode diminue la teneur en azote du matériel produit et sa valeur comme engrais vert. Des espèces présentant des besoins en P réduits ont été identifiées (WATANABE, communication personnelle).

Une trentaine d'insectes, deux arachnoïdes et neuf mollusques (MOCHIDA, 1987) peuvent diminuer la productivité d'*Azolla* de 10 à 60 %. Des maladies fongiques qui se développent sur les blessures causées par les insectes augmentent l'effet de ces derniers (GARCIA, 1986). Des méthodes de lutte ont été identifiées mais l'application de pesticides n'est pas économiquement rentable dans les rizières. Elle doit être limitée aux parcelles de production d'inoculum (MOCHIDA, 1987).

La température optimale pour le développement de la majorité des espèces (20-30 °C) est inférieure à la température moyenne de la zone tropicale. Un

Tableau IX. Utilisation d'*Azolla* en riziculture.

Pays où <i>Azolla</i> est ou a été utilisée de façon significative			Référence
Chine	Avant 1978	> 6,5 millions ha	FAO, 1978
	Avant 1979	1,34 million ha	LIU CHUNG-CHU, 1987
	Avant 1980	0,7 million ha	LUMPKIN et PLUCKNETT, 1982
	1987	Diminution de l'utilisation comme engrais vert, recherches pour l'utilisation comme aliment du bétail	LIU CHUNG-CHU, 1987
Viêt-nam	En 1980	Environ 500 000 ha	ROGER et WATANABE, 1986
	Depuis 1980	L'utilisation a continuellement diminué	
Philippines	En 1981	Adoption sur 5 000 ha	KIKUCHI <i>et al.</i> , 1984
	En 1986	84 000 ha	<i>Azolla</i> Workshop, IRRI, 1987
	Depuis 1986	L'utilisation a constamment diminué	
Pays où les possibilités d'utilisation d' <i>Azolla</i> ont été à l'étude ou sont en cours : Brésil, Inde, Italie, Pakistan, Sénégal, Sri Lanka, Thaïlande			
En 1990, l'utilisation d' <i>Azolla</i> concerne moins de 1 % des surfaces cultivées en riz.			

climat tempéré explique le succès d'*Azolla* en Chine et au Viêt-nam. Il est possible de sélectionner des souches résistantes à des températures élevées (LUMPKIN, 1987). Toutefois, les effets négatifs des températures tropicales sur la productivité d'*Azolla* ne sont pas uniquement des effets physiologiques directs mais également des effets indirects ; en particulier, une température élevée en climat tropical humide favorise le développement des parasites et pathogènes d'*Azolla*.

Les principaux facteurs qui limitent l'utilisation d'*Azolla* sont socio-économiques. Les méthodes traditionnelles utilisées au Viêt-nam et en Chine demandent énormément de travail. Les études de KIKUCHI *et al.* (1984) aux Philippines, dans une région où la teneur exceptionnellement élevée des sols en P assimilable permet le développement spontané d'*Azolla* sans apport de P, ont montré un bénéfice de 35 dollars par hectare. Ces auteurs ont cependant conclu que le seuil de rentabilité était dépassé lorsque le coût de la journée de travail était supérieur à deux dollars ou lorsqu'il fallait appliquer des insecticides pour contrôler les parasites d'*Azolla*. Une étude dans une région moins favorable (ROSEGRANT *et al.*, 1985) a conclu que le coût de l'utilisation d'*Azolla* était supérieur à celui de l'application d'urée et que son adoption était peu probable lorsque de l'engrais azoté était disponible. Ces études ne prennent pas en compte les effets à long terme d'*Azolla* sur la fertilité des sols. Au cours des dernières années, les études de la recombinaison de différents partenaires, fougère et cyano-bactérie (LIN *et al.*, 1988), et de l'hybridation interspécifique (WEI *et al.*, 1986) ont montré qu'il est possible d'améliorer les propriétés des souches en combinant, par exemple, le potentiel fixateur de N₂ élevé d'*A. filiculoides* avec la résistance à la chaleur d'*A. microphylla* (tableau X).

Le potentiel agronomique d'*Azolla* n'est pas limité à l'utilisation comme engrais vert. *Azolla* peut être également utilisée comme aliment du bétail pour les porcs et les poulets et en pisciculture, ainsi que dans

des systèmes culturels complexes. LIU CHUNG CHU (FAO, 1988) a présenté un système combinant la culture du riz et d'*Azolla* avec la pisciculture. Dans ce système, le rendement en riz augmentait de 8 % par rapport au système riz-*Azolla*, le développement des adventices et des parasites du riz était significativement réduit, la surface du sol était enrichie en N et en P, et les pertes de l'azote d'*Azolla* étaient de 21 % contre 39 % dans le système riz-*Azolla*.

Azolla est un engrais vert qui a un potentiel azoté du même ordre de grandeur que celui des légumineuses. Elle présente l'avantage de croître en sol submergé en même temps que le riz et elle est plus facile à incorporer que les légumineuses. Depuis la redécouverte d'*Azolla* par les agronomes des pays rizicoles autres que la Chine et le Viêt-nam, aux alentours de 1980, de nombreux travaux de recherche ont été entrepris pour étendre cette technologie à d'autres pays rizicoles. Des progrès importants ont été faits dans l'identification de méthodes permettant de contourner les facteurs technologiques limitants et dans l'amélioration des souches. Dans le même temps, l'utilisation d'*Azolla* a pratiquement disparu des pays où elle était traditionnelle et ne s'est pas développée dans les pays qui ont testé les technologies disponibles ou tenté d'en développer d'autres. Les raisons sont principalement d'ordre socio-économique. Les écosystèmes favorables qui permettent le développement d'*Azolla* sans pratiques culturales additionnelles après l'inoculation représentent une infime fraction des surfaces cultivées. Dans les autres écosystèmes, l'utilisation d'*Azolla* est limitée par le coût de production. De plus, en conditions de semis direct, *Azolla* devient une adventice préjudiciable par ses effets mécaniques sur les jeunes plantules de riz. L'évolution actuelle de la riziculture, du repiquage vers le semis direct, est un facteur négatif pour son adoption. A moins de changements économiques importants (taxation des engrais azotés et éventuellement subvention de la fertilisation organique), il est peu probable que l'utilisation d'*Azolla* se développe sur un pourcentage significatif des surfaces cultivées en riz. En revanche, l'identification d'*Azolla* comme un biofertilisant à usages multiples (aliment du bétail, producteur primaire dans des systèmes culturels complexes riz-*Azolla*-poisson) est susceptible de relancer l'intérêt de son utilisation agronomique.

Tableau X. Biomasse, activité fixatrice de N₂ et teneur en azote de deux espèces d'*Azolla* et de leur hybride cultivés pendant 28 jours à deux niveaux de température (WATANABE et SANTIAGO-VENTURA, comm. pers.).

Espèce	Température	Poids frais (g m ⁻²)	ARA*	% N
<i>A. microphylla</i>	37-29 °C	1 400	3,1	3,8
<i>microphylla x filiculoides</i>	37-29 °C	1 100	3,4	5,0
<i>A. filiculoides</i>	37-29 °C	300	0,4	1,5
<i>A. filiculoides</i>	26-18 °C	1 800	4,6	5,2

* En nmol C₂H₂ g⁻¹ poids frais h⁻¹.

Légumineuses

Les légumineuses étaient traditionnellement utilisées comme engrais vert en riziculture (tableau XI). La découverte d'espèces à nodules caulinaires aptes à

se développer dans les sols submergés (DREYFUS et DOMMARGUES, 1981 ; ALAZARD et DUHOIX, 1987)) et présentant une activité fixatrice de N_2 élevée (tableau XII) a ravivé l'intérêt des chercheurs pour l'utilisation des engrais verts en riziculture. Les 25 espèces répertoriées appartiennent aux genres *Aeschynomene* (21 espèces), *Sesbania* (3 espèces) et *Neptunia* (une espèce : *N. oleracea*). Deux espèces, *S. rostrata* et *A. afraspera*, présentent des caractéristiques permettant leur utilisation comme engrais vert.

Tableau XI. Légumineuses traditionnelles utilisées comme engrais vert en riziculture et quantités d'azote accumulées (d'après ROGER et WATANABE, 1986).

Espèce	kg ha ⁻¹	% du poids frais
<i>Astragalus sinicus</i>	108-123	0,35-0,47
<i>Canavalia ensiformis</i>	98	0,47
<i>Cassia mimosoides</i>	97	0,44
<i>Crotalaria anagyroides</i>	98	0,33
<i>Crotalaria juncea</i>	105-129	0,30
<i>Crotalaria quinquefolia</i>	88	0,19
<i>Dolichos biflorus</i>	89	0,58
<i>Gycine koidzumii</i>	71	0,42
<i>Phaseolus sp.</i>	-	0,28
<i>Phaseolus lathyroid</i>	90	-
<i>Phaseolus calcaratus</i>	42	0,22
<i>Sesbania aculeata</i>	96-122	0,32-0,36
<i>Sesbania rostrata</i>	267	-
<i>Sesbania sesban</i>	100-202	0,39
<i>Sesbania microcarpa</i>	87	0,50
<i>Sesbania sirececa</i>	146	-
Moyenne	114	0,37

La majeure partie des valeurs concerne des cultures conduites jusqu'à maturité.

Potentiel pour augmenter les rendements

Potentiel comme source d'azote

Le potentiel azoté des légumineuses utilisées traditionnellement comme engrais vert en riziculture a généralement été estimé à partir de mesures de biomasse et de l'hypothèse que 50 à 80 % de l'azote accumulé provenait de la fixation de N_2 . Des mesures récentes sur des espèces à nodules caulinaires montrent des valeurs de Ndfa comprises entre 38 et 94 % et une moyenne de 70 % (tableau XII).

Les valeurs de l'azote accumulé par des cultures de légumineuses traditionnelles utilisables comme engrais vert en riziculture et cultivées jusqu'à

maturité sont en moyenne de 114 kg N ha⁻¹ (tableau XI). Les valeurs publiées après 1985, exprimées en kg N ha⁻¹, varient de 40 à 225 pour les légumineuses aquatiques à nodules caulinaires, de 33 à 115 pour les légumineuses à graines traditionnelles, et de 24 à 39 pour les légumineuses arborescentes (LADHA *et al.*, 1988).

Toutefois, un engrais vert requiert généralement d'être incorporé à 40-50 jours. Au-delà, le riziculteur aura intérêt à cultiver une culture vivrière ou une culture de rapport et non un engrais vert. Les valeurs de l'azote accumulé par 32 cultures de 11 espèces cultivées pendant 30 à 45 jours sont comprises entre 7 et 143 kg N ha⁻¹, et ont une moyenne de 63 kg N ha⁻¹ (tableau XIII).

Autres effets favorables

Les effets favorables des engrais vert autres que l'apport d'azote sont de trois types :

- amélioration des propriétés physico-chimiques du sol (BECKER *et al.*, 1988), en particulier : augmentation des teneurs en matière organique et en azote total, de la teneur en Zn assimilable, de la capacité de rétention de l'eau et de l'agrégation du sol, une propriété importante dans les sols de rizière utilisés en alternance pour une culture exondée ;

- contrôle de certaines mauvaises herbes, parasites et maladies ; en particulier, des expériences récentes *in situ* montrent un effet nématocide des légumineuses à nodules caulinaires (PROT, communication personnelle) ;

- piégeage de l'azote minéralisé dans les jachères de saison sèche, qui permet la diminution des pertes d'azote par dénitrification lors de la resubmersion du sol (BURESH et DE DATTA, 1991).

Effets sur les rendements

Les estimations d'augmentation de rendement après l'incorporation d'un engrais vert sont comprises entre 30 et 100 kg de grain par tonne (poids frais) de légumineuse incorporée (ROGER et WATANABE, 1986). L'incorporation d'une légumineuse à nodules caulinaires de 40 à 60 jours permet des augmentations de rendement en riz de l'ordre de la tonne par hectare (figure 7). L'efficacité de l'azote de l'engrais vert (kg de grain produit /kg d'azote appliqué) diminue avec la quantité appliquée et est similaire à celle de l'engrais minéral pour des applications de 50-60 kg ha⁻¹ (figure 8).

Utilisation actuelle : facteurs limitants et perspectives

Malgré un potentiel azoté élevé, une diminution continue de l'utilisation des engrais verts en

Tableau XII. Estimation de l'azote fixé par deux légumineuses à nodules caulinaires cultivées en sol submergé.

	Longueur des jours	Nbre de jours de culture	Ndfa* (%)	N fixé (kg ha ⁻¹)	Méthode de mesure	Référence
<i>Sesbania rostrata</i>						
	Long	56	38	-	¹⁵ N dil.	RINAUDO <i>et al.</i> , 1988
	Long	60	36-51	83-109	¹⁵ N dil.	NDOYE et DREYFUS, 1988
	Long	56	88	175	ARA/ ¹⁵ N ₂	BECKER 1990
	Court	56	83	70	ARA/ ¹⁵ N ₂	BECKER 1990
	Long	25	76	10	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
	Long	45	88	140	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
	Long	65	94	458	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
	Court	25	53	7	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
	Court	45	71	100	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
	Court	65	86	324	¹⁵ N dil.	PAREEK <i>et al.</i> , 1990
<i>Aeschynomene afraspera</i>						
	Long	56	77	145	ARA/ ¹⁵ N ₂	BECKER 1990
	Court	56	68	105	ARA/ ¹⁵ N ₂	BECKER
Moyenne				70		
* % de l'azote total dérivé de la fixation de N ₂						

riziculture a été observée au cours des dernières décennies. Durant les années 80, la Chine a été le seul pays où les engrais verts étaient utilisés de façon notable et leur usage n'a cessé de décroître (figure 9). Dans les autres pays, leur emploi semble être devenu pratiquement inexistant.

Les facteurs qui limitent l'utilisation des légumineuses comme engrais vert sont à la fois technologiques et socio-économiques. Ces derniers sont cependant les plus importants.

Des effets défavorables des engrais verts sur le riz ont été observés dans les pays tempérés. La disparition de leur utilisation au Japon a été attribuée à une diminution des rendements résultant d'un effet dépressif des produits de décomposition anaérobie de l'engrais vert sur la croissance du riz en début de cycle et d'un décalage entre la minéralisation de l'azote de l'engrais vert et la demande par le riz, qui conduisait à une croissance excessive en fin de cycle (WATANABE, 1984).

Les aspects technologiques qui ont limité l'utilisation des légumineuses en engrais vert incluent le manque de main-d'œuvre et de matériel pour l'incorporation d'une biomasse volumineuse et l'impossibilité de prévoir la quantité d'azote apportée. La teneur en azote des légumineuses est de 0,2 à 0,6 % du poids frais et l'apport de 50 kg N demande l'incorporation de 10 à 26 t d'engrais vert. D'autres facteurs limitants sont le broutage par le bétail en liberté, la destruction par des ravageurs, et la persistance de fragments

ligneux dans le sol qui blessent les pieds des riziculteurs.

Les facteurs limitants d'ordre socio économique sont les plus importants. Les engrais verts sont peu attrayants pour les riziculteurs car ce ne sont ni des cultures vivrières ni des cultures de rapport, et le bilan économique de leur utilisation est rarement avantageux (GARRITY et FLINN, 1988).

Dans les régions où l'engrais azoté est disponible,

Tableau XIII. Quantités d'azote accumulées dans les légumineuses utilisées comme engrais vert en riziculture (calculées à partir des valeurs présentées par BURESH et DE DATTA, 1991).

	Poids sec (t ha ⁻¹)	N accumulé	
		kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹ /jour
110 cultures de 16 espèces cultivées pendant 30 à 178 jours (moyenne 52 jours)			
Moyenne	4,3	99	1,9
Maximum	13,3	267	5,1
Minimum	0,2	7	0,2
32 cultures de 11 espèces cultivées pendant 30 à 45 jours (moyenne 40 jours)			
Moyenne	2,5	63	1,6
Maximum	6,7	143	3,2
Minimum	0,2	7	0,2

son prix par rapport à celui du riz est généralement favorable pour le paysan en raison des politiques gouvernementales de subvention de l'engrais et de crédit. Par contre, le coût des semences de légumineuses, de préparation du sol et d'incorporation, comparé à l'augmentation de rendement obtenue, n'est pas favorable, en particulier avec des engrais verts traditionnels au potentiel azoté imprévisible. Le plus souvent, une culture vivrière dérobée ou de rapport est plus avantageuse pour le paysan qu'un engrais vert. Dans les régions où l'engrais azoté n'est pas disponible, la riziculture est de type autarcique, les exploitations sont de petite taille et le paysan ne peut utiliser sa terre pour cultiver un engrais vert au détriment d'une culture vivrière. Cette situation avait déjà été analysée par NORMAN (1982) qui écrivait : « Green manures have always loomed larger in the agronomist's mind than in the farmer's except in parts of China. With increasing pressure on the tropical world's cultivated land for food production, I cannot see them becoming any more significant. »

Une étude de GARRITY et FLINN (1988) indique que les engrais verts ne peuvent être utilisés de façon économiquement rentable que si les conditions suivantes sont réunies :

- les graines sont disponibles ;
- il n'existe pas d'alternative culturale plus rentable sur les parcelles considérées ;
- l'établissement de la légumineuse se fait sans travail du sol ou à un coût très bas ;
- la productivité de l'engrais vert est stable dans le temps ;

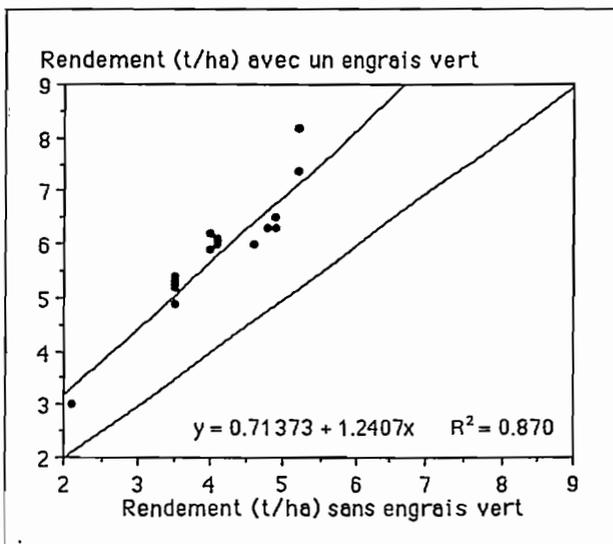


Figure 7. Effet de l'incorporation de cultures de *Sesbania* et *Aeschynomene*, âgées de 42 à 59 jours, sur le rendement en grain (à partir des valeurs publiées par : Ventura *et al.*, 1987 ; Diekmann *et al.*, 1991 ; Becker, 1990 ; Furoc et Morris, 1989 ; Biswas, 1988).

- la main-d'œuvre et le matériel adéquat sont disponibles pour l'incorporation ; en particulier, il ne doit pas y avoir de compétition avec la main d'œuvre nécessaire pour le repiquage du riz.

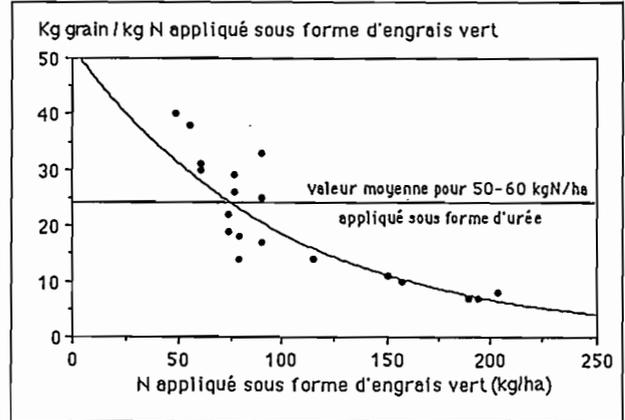


Figure 8. Efficacité de l'azote de cultures de *Sesbania* et *Aeschynomene*, âgées de 42 à 59 jours, sur le rendement en riz (à partir des valeurs publiées par : Ventura *et al.*, 1987 ; Diekmann *et al.*, 1991 ; Becker, 1990 ; Furoc et Morris, 1989 ; Biswas, 1988).

La découverte des légumineuses à nodules caulinaires ouvre la voie à la sélection de plantes particulièrement adaptées aux sols submergés et ayant un potentiel azoté plus élevé que celui des légumineuses traditionnelles. Un certain nombre des caractéristiques souhaitables pour un engrais vert adapté à la riziculture sont déjà présentes chez *S. rostrata* ou *A. afraspera* (tableau XIV). Toutefois, les problèmes d'incorporation, de résistance aux parasites et maladies et de production des graines ne

Tableau XIV. Caractéristiques souhaitables pour une légumineuse utilisable comme engrais vert en riziculture (adapté de Becker, 1990).

	<i>S. rostrata</i>	<i>A. afraspera</i>
Cycle court, croissance rapide	+	+
Taux d'accumulation d'azote élevé	+	+
Etablissement facile de la culture	+	±
Tolérance à la submersion	+	+
Initiation rapide de la fixation de N ₂	+	+
Absence de sensibilité à la photopériode	-	+
Facilité d'incorporation	±	±
Adaptabilité à des environnements variés	+	+
Résistance aux maladies	?	?
Production de graines élevée	?	?

sont pas encore résolus. De plus, la majorité des facteurs socio-économiques rencontrés avec les légumineuses traditionnelles s'appliquent également aux légumineuses caulinaires.

Les zones de riziculture pluviale submergée constituent l'environnement le plus prometteur pour l'utilisation des engrais verts. Ces zones, qui couvrent près de 20 millions d'hectares en Asie, sont caractérisées par une seule culture de riz repiqué par an et de mauvaises conditions de drainage qui se traduisent par de courtes périodes de submersion imprévisibles, lors de la transition entre saison sèche et saison des pluies. C'est dans ces zones que les conditions d'utilisation énumérées par GARRITY et FLINN (1988) sont le plus susceptibles d'être rencontrées.

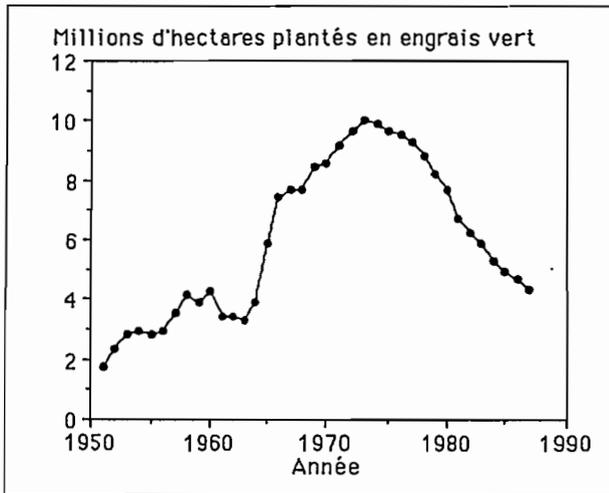


Figure 9. Evolution de l'utilisation des engrais verts en Chine entre 1950 et 1988 (d'après STONE, 1990).

Conclusion

La fixation biologique de N_2 qui se manifeste de façon spontanée dans les rizières traditionnelles a permis une production de riz modeste mais constante à long terme. Par contre, l'utilisation des fixateurs de N_2 dans une riziculture à forte productivité se heurte à des problèmes technologiques et socio-économiques. Dans le cas des fixateurs libres (bactéries hétérotrophes et cyanobactéries), un potentiel azoté bas ou modéré ainsi que des difficultés technologiques (en particulier l'absence d'établissement des souches inoculées) empêchent le développement de méthodes technologiquement et économiquement

rentables. Dans le cas d'*Azolla* et des légumineuses, le potentiel azoté est suffisant mais son utilisation est sévèrement limitée par des facteurs socio-économiques.

A l'origine, les recherches sur l'utilisation pratique de la fixation de N_2 et les biofertilisants avaient pour but principal de trouver des sources d'azote bon marché pour remplacer les engrais de synthèse. A cet aspect est venu s'ajouter récemment la préoccupation de la conservation à long terme de la fertilité des sols de rizière. Aux niveaux de fertilisation pratiqués en riziculture, la quantité d'azote absorbée par le riz qui provient du sol est supérieure à celle provenant de l'engrais (figure 10). Il est donc possible que l'intensification culturale se traduise par une diminution à long terme de la fertilité du sol. Une étude en Louisiane a montré qu'après 40 ans de riziculture un sol argilo-limoneux a vu sa teneur en azote passer de 0,20 % à 0,08 % et sa teneur en matière organique diminuer jusqu'à 40 % de la valeur initiale. Les effets possibles de l'intensification culturale et de l'utilisation de niveaux élevés d'intrants agrochimiques sur l'évolution à long terme des environnements rizicoles sont devenus une préoccupation prioritaire de la recherche en riziculture. Les connaissances sur ce sujet sont encore très fragmentaires, mais le rôle clé de la biomasse microbienne et de la biomasse photosynthétique aquatique, et en particulier de leurs composants fixateurs de N_2 , dans la conservation de la fertilité azotée des sols submergés est reconnu (WATANABE *et al.*, 1988).

Notre analyse indique que les possibilités d'utilisation des biofertilisants fixateurs de N_2 n'ont actuellement qu'un potentiel très restreint en riziculture. Il faut toutefois garder présent à l'esprit que l'engrais azoté de synthèse provient de ressources

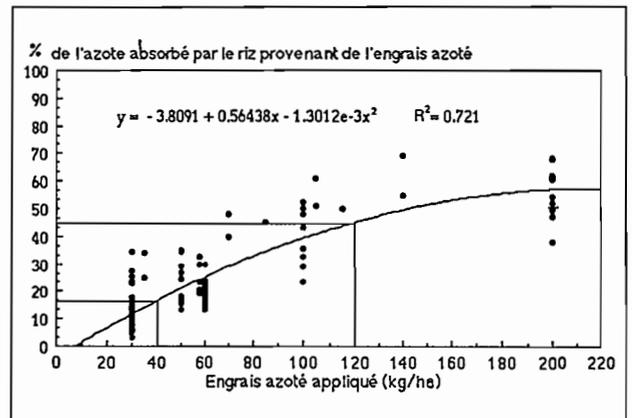


Figure 10. Origine de l'azote absorbé par le riz à différents niveaux de fertilisation (à partir des valeurs publiées par : BROADBENT *et al.*, 1989 ; IAEA, 1970 ; JOHN *et al.*, 1989 ; BURESH, résultats non publiés).

non renouvelables et qu'à long terme la mise au point de technologies moins perturbantes pour les écosystèmes cultivés et leur environnement peut devenir une nécessité. Ce qui justifie amplement la continuation de recherches sur les bio-fertilisants, en s'orientant vers les aspects les plus prometteurs.

Les études sur la fixation de N₂ hétérotrophe indiquent que l'approche la plus prometteuse est la sélection de variétés favorisant la fixation rhizosphérique. Le potentiel de la fixation hétérotrophe comme source d'azote est très modeste ; cependant, s'il est inhérent à une variété ou introduit dans une variété, son utilisation aurait l'avantage de ne demander aucune intervention du riziculteur.

Les cyanobactéries ont un potentiel plus élevé, de l'ordre de 20-30 kg N ha⁻¹ par cycle cultural. Les résultats récemment obtenus indiquent que le principe de l'inoculation algale doit être revu en privilégiant la multiplication des souches indigènes dans les agro-écosystèmes favorables au développement des cyanobactéries, en l'absence d'engrais azoté. Toutefois, les superficies concernées ne devraient représenter qu'un faible pourcentage des sols plantés en riz.

Les progrès récents en génie génétique incitent à spéculer sur les possibilités de sélectionner des souches de bactéries ou de cyanobactéries plus efficaces pour l'inoculation. Toutefois, les expériences d'inoculation montrent que les souches étrangères de bactéries et de cyanobactéries libres inoculées dans un sol ne s'y établissent pas et que les conditions qui leur permettraient de le faire sont encore totalement inconnues.

Azolla a un potentiel azoté de 30 à 60 kg N ha⁻¹ par cycle cultural. Les facteurs édaphiques et nutritionnels qui limitent son utilisation en climat tropical peuvent être partiellement contournés par la sélection variétale, l'hybridation et la recombinaison de souches. Les facteurs limitants majeurs sont des facteurs socio-économiques dont l'effet va probablement aller en s'accroissant, ainsi que le montrent la très forte récession de l'utilisation d'*Azolla* en Chine et au Viêt-nam et son absence dans les autres pays rizicoles. Le potentiel d'*Azolla* comme aliment du bétail et producteur primaire dans des systèmes culturaux complexes (riz-*Azolla*-poisson) est susceptible de relancer l'intérêt de son utilisation agronomique dans des agro-écosystèmes spécifiques.

Les légumineuses à nodules caulinaires ont le potentiel le plus élevé en tant que source d'azote. Leur utilisation est limitée principalement par des facteurs socio-économiques. Priorité doit être donnée à l'identification des agro-écosystèmes où leur utilisation est économiquement valable.

Les zones de riziculture pluviale submergée constituent l'environnement le plus prometteur. Une première possibilité est de planter un engrais vert lors de la transition entre la saison sèche et la saison des pluies, lorsque de courtes périodes de submersion imprévisibles ne permettent pas d'autre culture. L'autre possibilité est une culture de saison sèche qui, en plus de la fixation de N₂, piège l'azote minéralisé en saison sèche et permet une diminution des pertes d'azote par dénitrification lors de la submersion du sol en saison des pluies.

L'évaluation de technologies d'utilisation des biofertilisants devrait prendre en compte, dans la mesure du possible, les effets à long terme sur la fertilité des sols et sur l'environnement.

Remerciements. Ce travail résulte d'un accord de collaboration scientifique entre l'IRRI et l'ORSTOM. L'auteur exprime ses remerciements à J.L. GARCIA et D. ALAZARD (ORSTOM) pour leurs commentaires sur le manuscrit.

Références bibliographiques

- ALAZARD D., DUHOUX E., 1987 Nitrogen-fixing stem nodules on *Aeschynomene afraaspera*. Biol. Fert. Soils, 4 : 61-66.
- ANTARIKANONDA P., LORENZEN H., 1982. N₂-fixing blue-green algae (cyanobacteria) of high efficiency from paddy soils of Bangkok, Thailand : characterization of species and N₂-fixing capacity in the laboratory. Arch. Hydrobiol. Suppl., 63 (1) : 53-70.
- APP A.A., WATANABE I., SANTIAGO-VENTURA T., BRAVO M., DAEZ-JUREY C., 1986. The effect of cultivated and wild rice varieties on the nitrogen balance of flooded soil. Soil Sci., 141 : 448-452.
- BECKER M., LADHA J.K., OTTOW J.C., 1988. Stem-nodulating legumes as green manure for lowland rice. Philipp. J. Crop Sci., 13 (3) : 121-127.
- BECKER M., 1990. Potential use of the stem-nodulating legumes *S. rostrata* and *A. afraaspera* as green manure for lowland rice. PhD Thesis, Justus-Liebig University, Giessen.
- BISOYI R.N., SINGH P.K., 1988. Effect of phosphorus fertilization on blue-green algal inoculum production and nitrogen yield under field condition. Biol. Fert. Soils, 5 : 338-343.

- BISWAS T.K., 1988. Nitrogen dynamics and ^{15}N balance in lowland rice as affected by green manure and urea application. PhD Thesis, Indian Agric. Res. Inst., New Delhi.
- BRUSSLAN J., HASELKORN R., 1988. Molecular genetics of herbicide resistance in cyanobacteria. *Photosyn. Res.*, 17 : 115-124.
- BURESH R.J., DE DATTA S.K., 1991. Nitrogen dynamics and management in rice-legume cropping systems. *Adv. Agron.*, 45 : 1-59.
- CALLO D.P., DILAG R.T., NECESARIO R.S., WOOD D.M., TAGALOG F.C., GAPASIN D.P., RAMIREZ C.M., WATANABE I., 1985. A 14-day *Azolla* adaptability test on farmer's fields. *Philipp. J. Crop Sci.*, 10 (3) : 129-133.
- DE P.K., 1939. The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice fields. *Proc. R. Soc. Lond.*, 127 B : 121-139.
- DIEKMANN K.H., DE DATTA S.K., OTTOW J.C.G., 1991. ^{15}N balance in lowland rice involving various soil N fractions as affected by green manure and urea amendment. *Plant Soil* (in press.)
- DOBEREINER J., RUSCHEL A.P., 1962. Inoculation of rice with N_2 -fixing genus *Beijerinckia* Derx. *Rev. Brasil. Biol.*, 21 : 397-402.
- DREYFUS B.L., DOMMARGUES Y.R., 1981. Nitrogen-fixing nodules induced by *Rhizobium* on the stem of the tropical legume *Sesbania rostrata*. *FEMS Microbiol. Letter*, 10 : 313-317.
- FAO, 1978. China : *Azolla* propagation and small-scale biogas technology. *FAO Soils Bull.*, 41.
- FAO, 1988. The rice-*Azolla*-fish system. *RAPA Bull.*, 4, 37 p.
- FUROC R.C., MORRIS R.A., 1989. Apparent recovery and physiological efficiency of nitrogen in *Sesbania* incorporated before rice. *Agron. J.*, 81 : 797-802.
- GARCIA R.P., 1986. Survey of microflora associated with *Azolla* spp. *Philipp. Agric.*, 69 : 529-534.
- GOMEZ K.A., 1972. Techniques for field experiments with rice. Los Baños, IRRI, 46 p.
- GARRITY D.P., FLINN J.C. 1988. Farm-level management systems for green manure crops in Asian rice environments. *In* : Green manure in rice farming. Los Baños, IRRI, p 111-129.
- GRANT I.F., ROGER P.A., WATANABE I., 1985. Effect of grazer regulation and algal inoculation on photo-dependent nitrogen fixation in a wetland rice field. *Biol. Fert. Soils*, 1 : 61-72.
- HUANG TAN-CHI, 1983. Inoculation of the nitrogen-fixing blue-green alga in the submerged soil. *Natl. Sci. Counc. Monthly, ROC*, 11 (6) : 521-526.
- INUBUSHI K., WATANABE I., 1986. Dynamics of available nitrogen in paddy soils. II. Mineralized N of chloroform-fumigated soil as a nutrient source for rice. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 32 : 561-577.
- IRRI, 1990. IRRI toward 2000 and beyond. Los Baños, IRRI, 72 p.
- IRRI, 1987. *Azolla* utilization. Los Baños, IRRI.
- KIKUCHI M., WATANABE I., HAWS L.D., 1984. Economic evaluation of *Azolla* in rice production. *In* : Organic matter and rice. Los Baños, IRRI, p. 569-592.
- LADHA J.K., BONKERD N., 1988. Biological nitrogen fixation by heterotrophic and phototrophic bacteria in association with straw. *In* : Proc. 1st International symposium on paddy soil fertility, Chiangmai, Thailand, December 6-13, 1988. *ISSS (ed.)*, p. 173-187.
- LADHA J.K., TIROL-PADRE A., PUNZALAN G.C., WATANABE I., 1987. Nitrogen-fixing C_2H_2 -reducing activity and plant growth characters of 16 wetland rice varieties. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 33 : 187-200.
- LADHA J.K., WATANABE I., SAONO S., 1988. Nitrogen fixation by leguminous green manure and practices for its enhancement in tropical lowland rice. *In* : Sustainable agriculture : green manure in rice farming. Los Baños, IRRI, p 165-183.
- LATORRE C., LEE J.H., SPILLER H., SHANMUGAM K.T., 1986. Ammonium ion-excreting cyanobacterial mutants as a source of nitrogen for growth of rice : a feasibility study. *Biotech. Lett.*, 8 : 507-512.
- LIN CHANG, LIU CHUNG-CHU, ZENG DE-YIN, TANG LONG-FEI, WATANABE I., 1988. Reestablishment of symbiosis to *Anabaena*-free *Azolla*. *Zhونغguo Kexue*, 30B (7) : 700-708.
- LIU CHUNG-CHU, 1987. Reevaluation of *Azolla* utilization in agricultural production. *In* : *Azolla* utilization. Los Baños, IRRI, p. 67-76
- LU SHU-YING, 1987. Method for using *Azolla filiculoides* sporocarp to culture sporophytes in the field. *In* : *Azolla* utilization. Los Baños, IRRI, p. 26-32.
- LUMPKIN T.A., 1987. Environmental requirements for successful *Azolla* growth. *In* : *Azolla* utilization. Los Baños, IRRI, p. 89-97.
- LUMPKIN T.A., PLUCKNETT D.L., 1982. *Azolla* as a green manure. Boulder Co, Westview Press, 230 p. (Westview Tropical Agriculture Series).
- METTING B., PYNE J.W., 1986. Biologically active compounds from microalgae. *Enzyme Microb. Technol.*, 8 (7) : 385-394.
- MOCHIDA O., 1987. Pests of *Azolla* and control practices. Text book for the training course on *Azolla* use. *Fujian Acad. Agric. Sci. and IRRI*, 60 p.
- NAYAK D.N., LADHA J.K., WATANABE I., 1986. The fate of marker *Azospirillum lipoferum* inoculated into rice and its effect on growth, yield and N_2 fixation of plants studied by acetylene reduction, $^{15}\text{N}_2$ feeding and ^{15}N dilution techniques. *Biol. Fert. Soils*, 2 : 7-14.
- NDOYE I., DREYFUS B., 1988. N_2 fixation by *Sesbania rostrata* and *Sesbania sesban* estimated using ^{15}N and total N difference methods. *Soil Biol. Biochem.*, 20 : 209-213.

- NORMAN M.J.T., 1982. A role for legumes in tropical agriculture. *In* : Biological nitrogen fixation in tropical agriculture. P.H. Graham, S.C. Claris (eds). Cali, CIAT, p 9-25
- PAREEK R.P., LADHA J.K., WATANABE I., 1990. Estimation of N₂ fixation by *Sesbania rostrata* and *S. cannabina* in lowland rice soil by ¹⁵N dilution method. *Biol. Fert. Soils*, 10 : 77-88.
- PEDURAND P., REYNAUD P.A., 1987. Do Cyanobacteria enhance germination and growth of rice ? *Plant Soil*, 101 : 235-240.
- POSTGATE J., 1990. Fixing the nitrogen fixers. *New Scientist* Feb., 3, 57-61.
- REDDY P.M., ROGER P.A., 1988. Dynamics of algal populations and acetylene reducing activity in five soils inoculated with blue-green algae. *Biol. Fert. Soils*, 6 : 14-21.
- REYNAUD P.A., METTING B., 1988. Colonization potential of Cyanobacteria on temperate irrigated soils of Washington State, USA. *Biol. Agric. Hortic.*, 5 : 197-208.
- RINAUDO G., ALAZARD D., MOUDIONGUI A., 1988. Stem-nodulating legumes as green manure for rice in West Africa. *In* : Green manure in rice farming. Los Baños, IRRI, p. 97-109.
- RINAUDO G., DOMMERGUES Y.D., 1971. Validité de l'estimation de la fixation biologique de l'azote dans la rhizosphère par la méthode de réduction de l'acétylène. *Ann. Inst. Pasteur*, 121 : 93-99.
- ROGER P.A., 1991. Reconsidering the utilization of blue-green algae in wetland rice cultivation. *In* : Biological N₂ fixation associated with rice production. S.K Dutta, C. Sloger (eds). New Delhi, Oxford and IBH Pub., p 119-141
- ROGER P.A., GRANT I.F., REDDY P.M., WATANABE I., 1987 a. The photosynthetic aquatic biomass in wetland rice fields and its effects on nitrogen dynamics. *In* : Efficiency of nitrogen fertilizers for rice. Los Baños, IRRI, p. 43-68
- ROGER P.A., KULASOORIYA S.A., 1980. Blue-green algae and rice. Los Baños, IRRI, 112 p.
- ROGER P.A., LADHA J.K., 1992. Biological nitrogen fixation in wetland ricefields : estimation and contribution to nitrogen balance. *In* : Nitrogen fixation for sustainable agriculture. J.K. Ladha, T. George, B.B. Bohlool (eds). *Plant Soil*, 49 (141) : 41-55.
- ROGER P.A., REDDY P.M., REMULLA-JIMENEZ R., 1988. Photodependant acetylene reducing activity ARA in ricefields under various fertilizer and biofertilizer management. *In* : Nitrogen fixation : hundred years after. H. Bothe, F.J. de Bruijn, W.E. Newton (eds). Gustav Fischer Pub. p. 827.
- ROGER P.A., SANTIAGO-ARDALES S., 1991, USAID-funded subproject on nitrogen excreting blue-green algae, Final report. Los Baños, IRRI, 64 p.
- ROGER P.A., SANTIAGO S., REDDY P.M., WATANABE I., 1987 b. The abundance of heterocystous blue-green algae in rice soils and inocula used for application in rice fields. *Biol. Fert. Soils*, 5 : 98-105.
- ROGER P.A., WATANABE I., 1986. Technologies for utilizing biological nitrogen fixation in wetland rice : potentialities, current usage, and limiting factors. *Fert. Res.*, 9 : 39-77.
- ROGER P.A., ZIMMERMAN W.J., LUMPKIN T., 1993. Microbiological management of wetland rice fields. *In* : Soil microbial technologies. B. Metting (ed.). New York, Marcel Dekker, p. 417-455.
- ROSEGRANT M.W., ROUMASSET J.A., BALISACAN A., 1985. Biological technology and agricultural policy : an assessment of *Azolla* in Philippines rice production. *Am. J. Agric. Econ.*, 67 : 726-732.
- SEN M.A., 1929. Is bacteria association a factor in nitrogen assimilation by rice plant ? *Agric. J. India*, 24 : 229.
- STONE B., 1990. Evolution and diffusion of agricultural technology in China. *In* : Sharing innovation, global perspectives of food, agriculture and rural development. N.G. Kotle (ed.). Los Baños, IRRI, p. 35-93.
- SUNDARA W.V.B., MANN H.S., PAUL N.B., MATHUR S.P., 1962. Bacterial inoculation experiments with special references to *Azotobacter*. *Indian J. Agric. Sci.*, 33 : 279-290.
- TROLLDENIER G., 1987. Estimation of associative nitrogen fixation in relation to water regime and plant nutrition in a long-term pot experiment with rice. *Biol. Fert. Soils*, 5 : 133-140.
- VENKATARAMAN G.S., 1981. Blue-green algae for rice production. A manual for its promotion. *FAO Soil Bull.*, 46, 102 p.
- VENTURA W., MASCARINIA G.B., FUROC R.E., WATANABE I., 1987. *Azolla* and *Sesbania* as biofertilizers for lowland rice. *Philipp. J. Crop Sci.*, 12 : 61-69.
- WATANABE A., NISHIGAKI S., KONISHI C., 1951. Effect of nitrogen fixing blue green algae on the growth of rice plant. *Nature*, 168 : 748-749.
- WATANABE I., 1982. *Azolla-Anabaena* symbiosis, its physiology and use in tropical agriculture. *In* : Microbiology of tropical soils. Y.R. Dommergues, H.G. Diem (eds). The Hague, M. Nijhoff, p. 169-185.
- WATANABE I., 1984. Use of green manures in Northeast Asia. *In* : Organic matter and rice. Los Baños, IRRI, p. 229-234.
- WATANABE I., 1987. Summary report of the *Azolla* program of the International Network on Soil Fertility and Fertilizer Evaluation for Rice. *In* : *Azolla* utilization. Los Baños, IRRI, p. 197-205.
- WATANABE I., BERJA N.S., DEL ROSARIO D.C., 1980. Growth of *Azolla* in paddy fields as affected by phosphorus fertilizer. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 26 : 301-307.

WATANABE I., DE DATTA S.K., ROGER P.A., 1988. Nitrogen cycling in wetland rice soils. *In* : Advances in nitrogen cycling in agricultural ecosystems. J.R. Wilson (ed.). Wallingford, CABI, p. 239-256.

WATANABE I., YONEYAMA T., PADRE B., LADHA J.K., 1987. Difference in natural abundance of ^{15}N in several rice varieties : application for evaluating N_2 fixation. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 33 : 407-415.

WATANABE I., YONEYAMA T., TALUKDAR H., VENTURA W., 1991. The contribution of atmospheric N_2 to *Azolla* spp. growth in flooded soils. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 36.

WEI WEN-XIONG, JIN GUI-YING, ZHANG NING, 1986. Preliminary report on *Azolla* hybridization studies in Chinese. *Bull. Fujian Acad. Agric. Sci.*, 1 : 73-79.

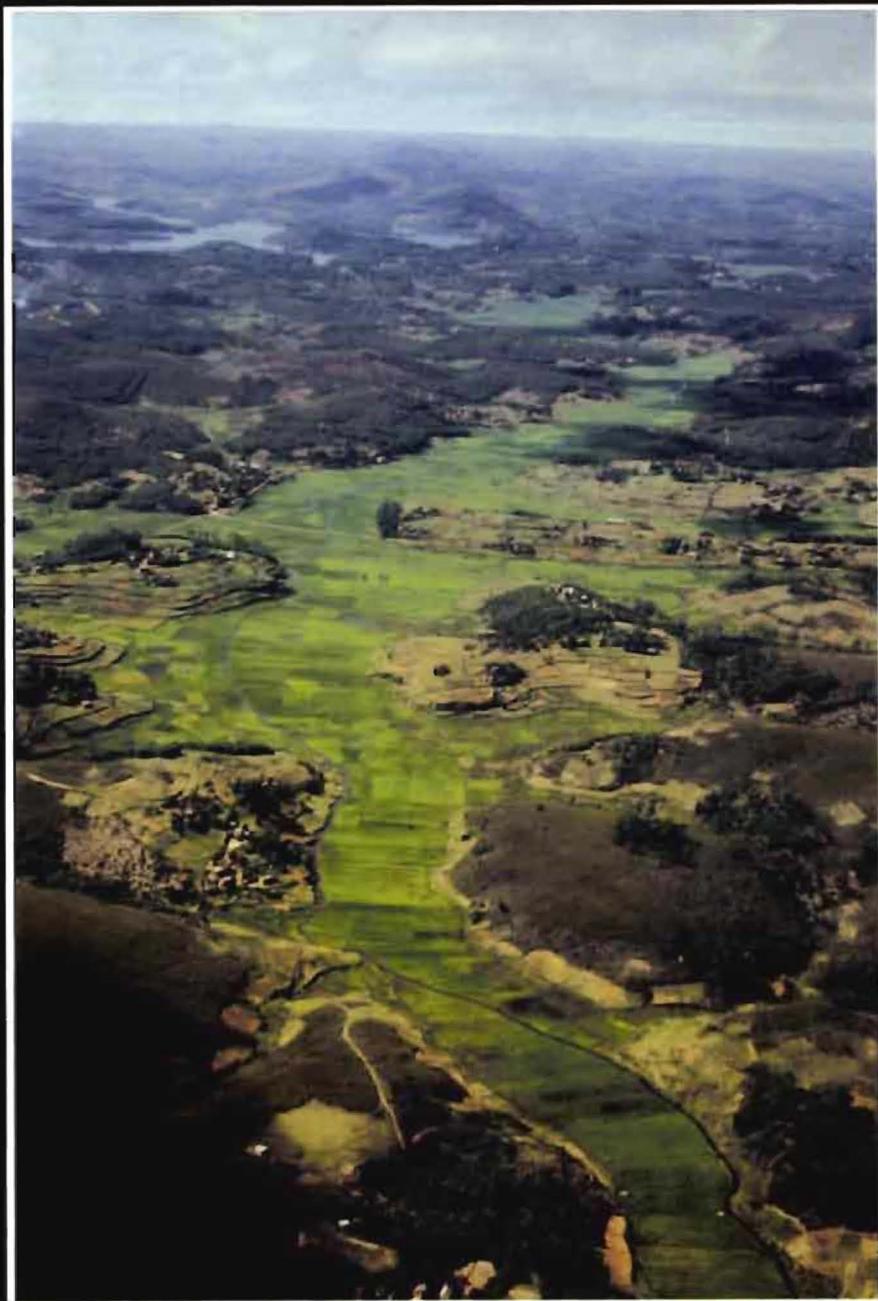
YONEYAMA T., LADHA J.K., WATANABE I., 1987. Nodule bacteroids and *Anabaena* : natural ^{15}N enrichment in the legume-rhizobium and *Azolla*-*Anabaena* symbiotic systems. *J. Plant Physiol.*, 127 : 251-259.

YOSHIDA T., RINAUDO G., 1982. Heterotrophic N_2 fixation in paddy soils. *In* : Microbiology of tropical soils and plant productivity. Y.R. Dommergues, H.G. Diem (eds). The Hague, M. Nijhoff, p. 75-107.

YOSHIDA T., ANCAJAS R.R., 1971. Nitrogen fixation by bacteria in the root zone of rice. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 35 : 156-157.

ZHU ZHAO-LIANG, LIU CHONG-QUN, JIANG BAI-FAN, 1984. Mineralization of organic nitrogen, phosphorus, and sulfur in some paddy soils of China. *In* : Organic matter and rice. Los Baños, IRRI, p. 259-272.

Bas-fonds et riziculture



ORSTOM

Actes
du séminaire
d'Antananarivo
Madagascar
9-14 décembre
1991

Bas-fonds et riziculture

Editeur scientifique
Michel Raunet

Actes du séminaire d'Antananarivo
Madagascar
9-14 décembre 1991

ISBN 2-87614-100-0
© CIRAD Mars 1993

Publié et diffusé par CIRAD-CA
Service des publications, de l'information et de la documentation
BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France