ETUDE COMPARATIVE DE L'EFFICACITÉ DES SOUCHES DE *RHIZOBIUM D'ACACIA* ISOLÉES DE SOLS DU SÉNÉGAL ET EFFET DE LA DOUBLE SYMBIOSE *RHIZOBIUM - GLOMUS MOSSEAE* SUR LA CROISSANCE DE *ACACIA HOLOSERICEA* ET *A. RADDIANA*

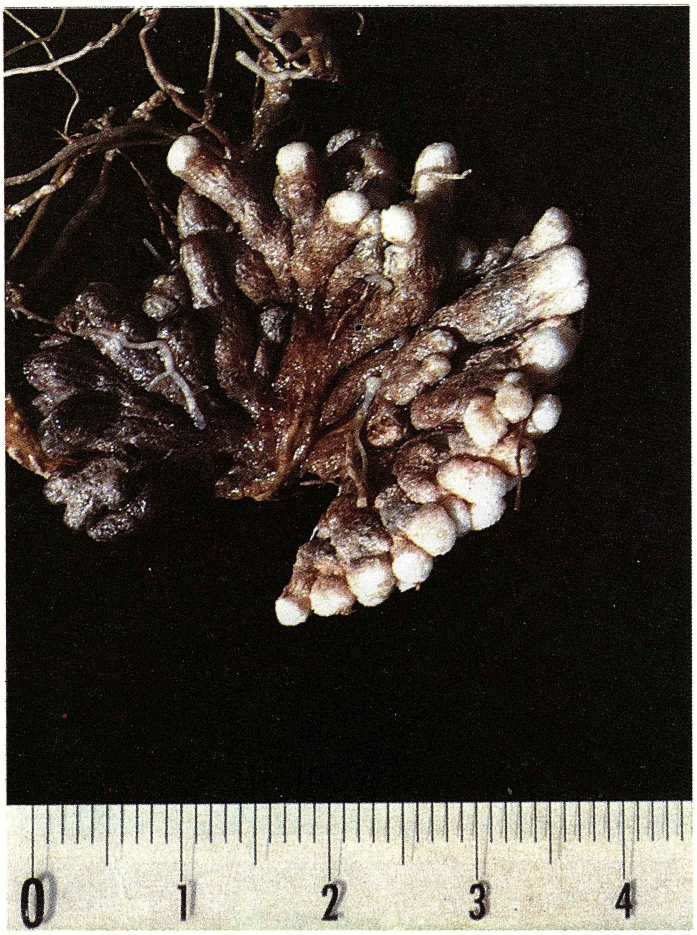


Photo 1

Nodule produit par Rhizobium *sur des racines d'*Acacia holosericea *(Photo Boureau).*

Par

F. CORNET(*) et H.G. DIEM(**)

SUMMARY

A COMPARATIVE STUDY OF STOCKS OF *ACACIA RHIZOBIUM* ISOLATED FROM SENEGALESE SOILS AND THE EFFECT OF THE DOUBLE SYMBIOSIS *RHIZOBIUM — GLOMUS MOSSEAE* ON THE GROWTH OF *ACACIA HOLOSERICEA* AND *A. RADDIANA*

After a brief review of the economical interest of Acacia *and the effect of* Rhizobium *and endomycorrhizae on the growth of these legume trees growing under semi-arid tropical conditions, the authors have studied the effectiveness of 21 strains of* Rhizobium, *mainly isolated from senegalese soils, by comparing their effect on the growth and nitrogen content of* Acacia holosericea *and* A. raddiana.

On a sterile and phosphorus deficient soil, inoculation of these species of Acacia *with an endomycorrhizal fungus* (Glomus mosseae) *greatly stimulated their growth and nodulation, but the response of* A. holosericea *to inoculation was more distinct and rapid than that of* A. raddiana.

The beneficial effect of G. mosseae *was also expressed by the increased weight of the roots of mycorrhizal plants and by their higher percentage of opened stomata when the plants were in conditions of low hygrometry of the air. This suggests a possible role of endomycorrhizae in protection of* Acacia *trees against drought.*

These beneficial effects of G. mosseae *inoculation, well marked in sterile soil, were nevertheless masked when this soil had not been sterilized. This suggests that the effect of endomycorrhizal inoculation can presumedly be limited by the presence of indigenous endomycorrhizal Fungi.*

* Ingénieur de Recherche au CTFT, en service au Centre National de Recherches Forestières du Sénégal.

** Office de Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer ORSTOM/CNRS Dakar.

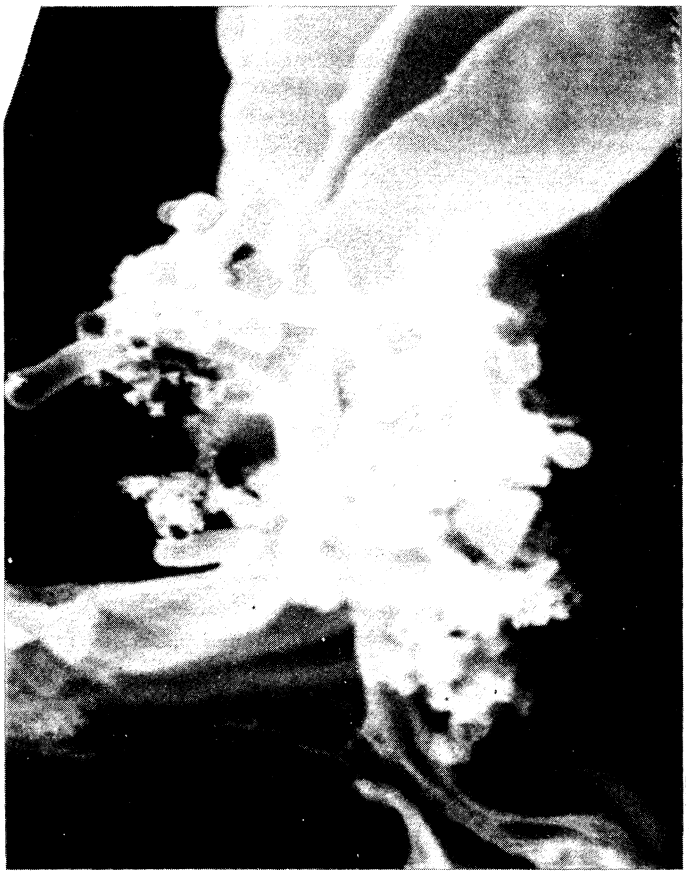


Photo 2

Bactéries du genre Rhizobium *à l'intérieur d'une cellule d'un nodule d'*Acacia holosericea *(× 7.000) (Photo Vitalis-Brun).*

RESUMEN

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA EFICACIA DE LAS CEPAS DE *RHIZOBIUM* DE *ACACIA* AISLADAS, DE SUELOS DEL SENEGAL Y EFECTO DE LA DOBLE SIMBIOSIS *RHIZOBIUM - GLOMUS MOSSEAE* RESPECTO AL CRECIMIENTO DE *ACACIA HOLOSERICEA* y *A. RADDIANA.*

Tras breve mención del interés económico de las Acacia *y el papapel desempeñado por los* Rhizobium *y de los endomicorizas en el crecimiento de estas luguminosas arborescentes en medio tropical semiárido, los autores han comparado la eficacia de 21 cepas de* Rhizobium, *en su mayor parte aisladas en los suelos del Senegal, procediendo a una evaluación de su efecto respecto al crecimiento y el aumento del contenido de nitrógeno de* A. holosericea *y* A. raddiana.

En suelo esterilizado con carencia de fósforo, la inoculación de estos Acacia *con un hongo endomicoriciano* (Glomus mosseae) *ha permitido estimular su crecimiento y su nodulación, pero* A. holosericea *ha respondido de forma más neta y con mayor rapidez a esta inoculación que* A. raddiana.

El efecto benéfico de G. mosseae *se ha manifestado también por un aumento del peso de las raíces de las plantas micorizadas y por un porcentaje más elevado de estomas que permanecen abiertos cuando estas plantas se encuentran en condiciones de bajo grado de higrometría del aire. Ello trae a la mente el cometido posible de los endomicorizas en la protección de las* Acacia *contra la sequía.*

Estos efectos benéficos de G. mosseae, *sumamente señalados en suelos esterilizados, quedan ocultos, no obstante, al tratarse del mismo suelo, pero no esterilizado. Ello sugiere que el efecto de la inoculación con hongos MVA puede, en ciertos casos, quedar limitado por la presencia de hongos MVA indígenas.*

Parmi les essences forestières utilisées dans les zones tropicales semi-arides, les légumineuses telles que les *Acacia* présentent un intérêt économique considérable. Leur feuillage et leurs gousses servent de fourrage au petit bétail durant la saison sèche ; le bois, principale source d'énergie domestique dans les régions semi-arides, est très souvent fourni par des espèces de ce genre ; la gomme arabique produite par *Acacia senegal* peut aussi apporter aux populations de ces régions un revenu complémentaire non négligeable. De plus, *les Acacia* résistent généralement bien à la sécheresse et sont souvent adaptés à la pauvreté chimique des sols de cette zone. Ces raisons expliquent pourquoi l'on a fréquemment recours aux espèces de ce genre dans les programmes de reboisement en zone sahélienne, en particulier au Sénégal (GIFFARD 1974).

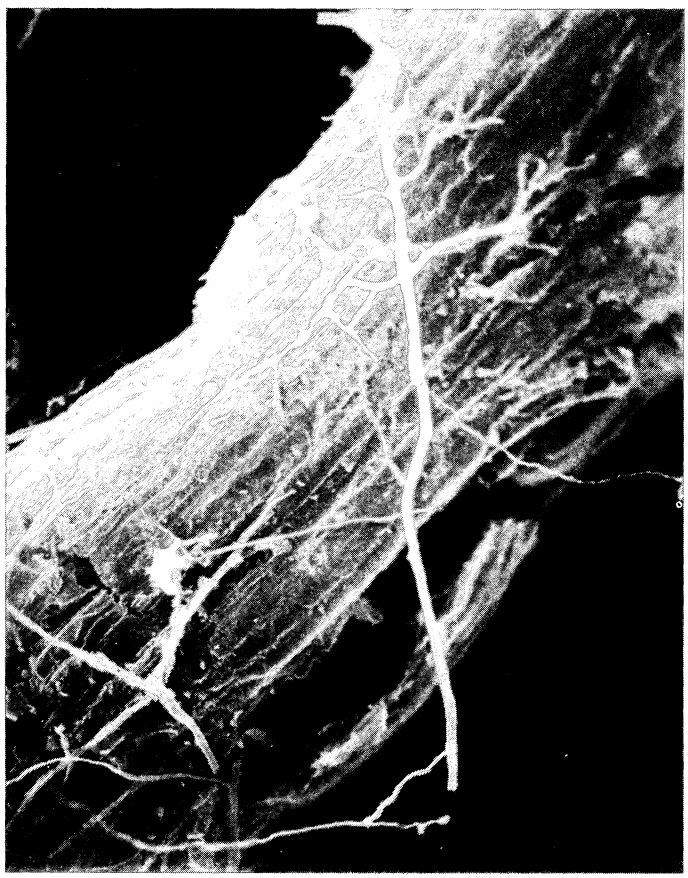


Photo 3

*Hyphes externes de champignon endomycorhizien sur une racine d'*Acacia holosericea *(× 200) (Photo Vitalis-Brun).*

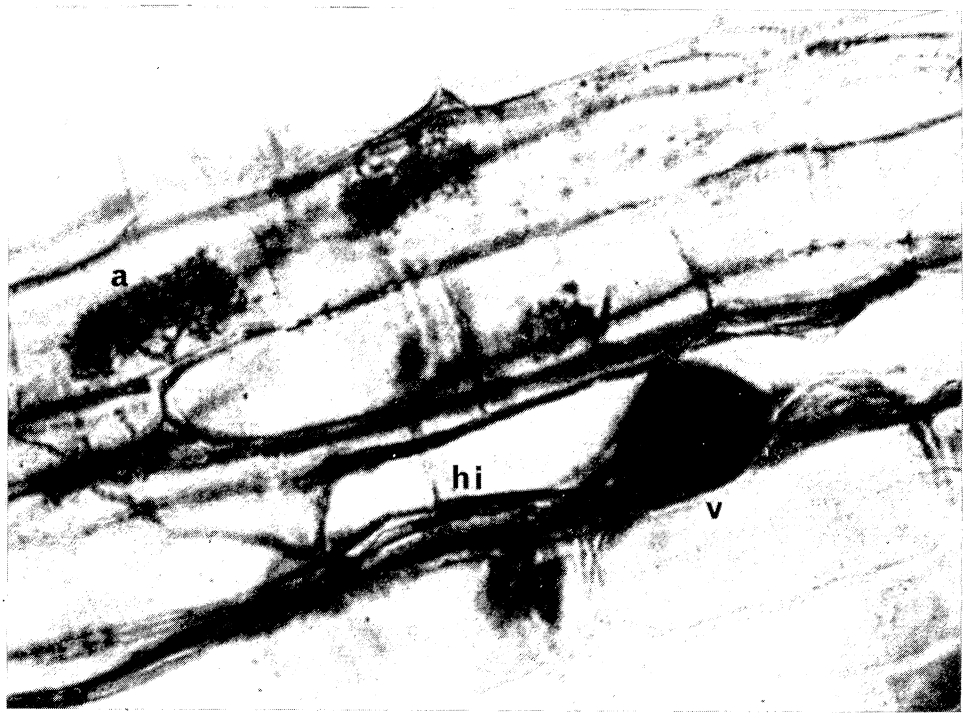


Photo 4

Structures internes d'un champignon endomycorhizien (× 40), v : vésicule, a : arbuscule, hi : hyphe interne (Photo Ollivier).

Comme chez la plupart des Légumineuses, le système racinaire des *Acacia* est susceptible de s'associer avec des microorganismes symbiotiques qui interviennent dans leur nutrition :

— Des bactéries du genre *Rhizobium,* capables de fixer l'azote atmosphérique, qui forment des excroissances racinaires appelées nodosités ou nodules (Photo 1 et 2). L'énergie nécessaire à la réaction de fixation de l'azote par les *Rhizobium* est fournie par les glucides provenant de la photosynthèse de la plante, cette dernière utilisant l'ammonium résultant de la fixation de l'azote pour la synthèse de ses protéines.

— Des champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules (MVA), qui contribuent à améliorer la nutrition de la plante en éléments peu mobiles dans les sols : essentiellement le phosphore, mais aussi quelques oligoéléments tels que le zinc et le cuivre. Contrairement aux ectomycorhizes, fréquentes surtout chez les essences forestières de la zone tempérée ainsi que chez quelques Diptérocarpacées et Césalpiniacées tropicales (REDHEAD 1982), les champignons MVA ne forment jamais de manchon autour des racines, mais développent :

— Des structures extraracinaires, les hyphes externes, dont le rôle est d'explorer le sol et d'acheminer vers la racine les éléments peu mobiles (Photo 3).

— Des structures intraracinaires à l'intérieur du cortex de la racine, les vésicules, renflements terminaux ou intercalaires des hyphes contenant de nombreuses gouttelettes lipidiques, et les arbuscules résultant de la ramification dichotomique d'une hyphe répétée un grand nombre de fois à l'intérieur même d'une cellule (Photo 4).

Les MVA se trouvent chez presque tous les végétaux supérieurs. De nombreuses études ont été faites pour inventorier les différentes espèces de champignons MVA et pour souligner leur rôle dans les écosystèmes forestiers tropicaux (REDHEAD 1968, 1982, JANOS 1980), mais très peu de travaux ont porté sur les possibilités d'amélioration de la croissance et de la fixation de l'azote chez les Légumineuses arborescentes tropicales résultant de l'inoculation avec un champignon MVA.

Nous rapportons ci-dessous l'essentiel des résultats de travaux effectués récemment au Sénégal et ayant pour objet l'amélioration de la croissance, de la nutrition minérale et de la fixation symbiotique de l'azote chez *Acacia raddiana* SAVI et *Acacia holosericea* A. CUNN. ex G. DON., deux légumineuses arborescentes d'intérêt sylvopastoral en zone semi-aride.

Notre démarche a consisté :

1) A isoler et sélectionner quelques souches de *Rhizobium* indigènes hautement efficaces pour ces deux espèces *d'Acacia.*

2) A étudier l'effet de l'inoculation avec un champignon MVA soit sur des plants cultivés sur un sol stérilisé déficient en phosphore mais non déficient en azote, soit sur des plants cultivés sur un sol déficient en ces deux éléments, stérilisé ou non stérilisé.

ISOLEMENT ET SÉLECTION DES SOUCHES DE *RHIZOBIUM* INDIGÈNES

A partir de sols provenant de diverses régions du Sénégal nous avons isolé deux souches de *Rhizobium* (ORS 831 et ORS 841) nodulant *A. holosericea* et 11 autres (ORS 920 à 930) nodulant *A. raddiana.* Nous avons comparé l'efficacité de ces souches à celle de diverses souches de collection isolées de :

Glycine max (Soja) : ORS 402, 403, 406 et 407 ; NIG et CB 756, toutes reconnues efficaces sur *Acacia albida* (JARA, DREYFUS et DOMMERGUES 1981).

Psophocarpus sp : TAL 651.

Acacia farnesiana : ORS 911.

Les tests d'infection ont été réalisés en apportant 1 ml. d'une suspension dense de *Rhizobium* (10^9 bactéries/ml) sur le système racinaire des plants âgés de deux semaines au moment de leur repiquage dans des gaines de polyéthylène contenant un sol sableux pauvre en azote (180 ppm) prélevé sur le domaine de l'ORSTOM à Dakar — Bel air. Avant utilisation, ce sol a été stérilisé à l'autoclave pendant une heure à 120 °C.

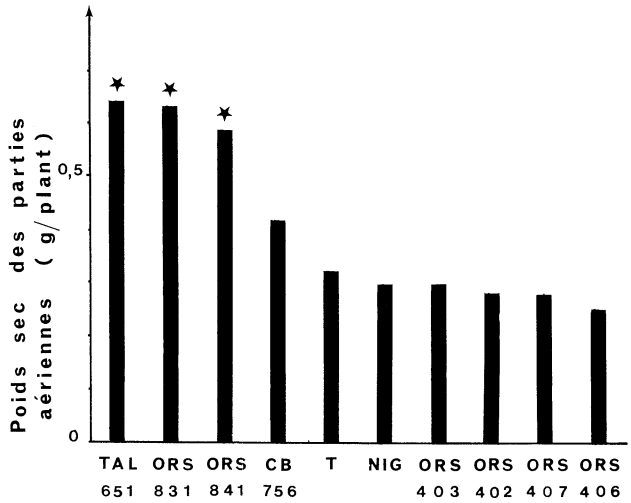


FIG. 1

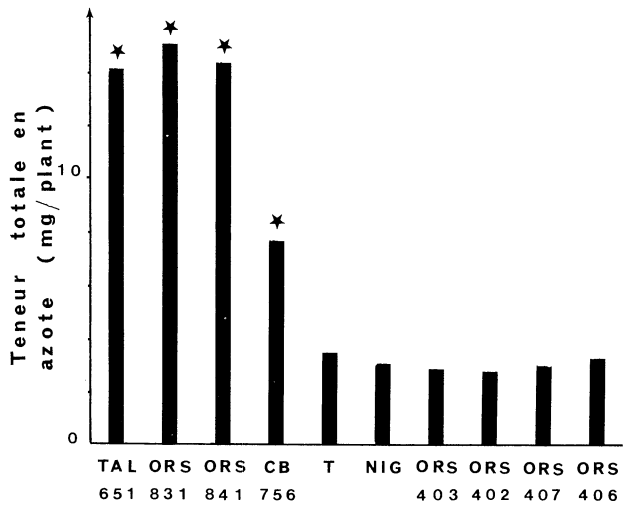
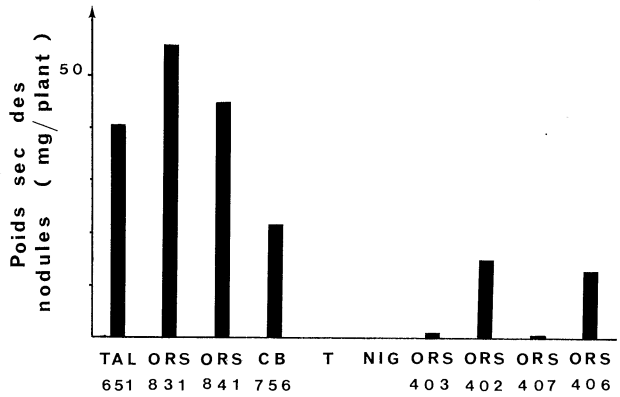


FIG. 2

FIG. 3



EXPÉRIENCE SUR *ACACIA HOLOSERICEA*

Après 13 semaines de culture, l'effet de l'inoculation était nettement visible (Photo 5). Trois souches apparaissaient plus efficaces que les autres : TAL 651, ORS 831 et ORS 841. Par rapport aux plants témoins, les plants inoculés avec ces souches avaient deux fois plus de matière sèche (fig. 1) et les teneurs totales en azote des parties aériennes étaient quatre fois supérieures (fig. 2). La souche CB 756, quoique fréquemment utilisée pour l'inoculation de nombreuses Légumineuses tropicales, n'a pas augmenté de façon significative le poids sec des plants d'*A. holosericea*, bien qu'elle en ait augmenté significativement la teneur totale en azote. Les souches ORS 402 et ORS 406 ont été infectives mais inefficaces, tandis que les souches ORS 403, ORS 407 et NIG n'ont pratiquement pas formé de nodules (fig. 3).

Il est intéressant de noter que la souche la plus

Ci-contre, à gauche, de haut en bas :

FIG. 1. — *Poids sec des parties aériennes des plants d'*Acacia holosericea *inoculés avec différentes souches de* Rhizobium. *Les traitements surmontés d'une étoile sont significativement différents du témoin (T) au seuil de probabilité de 5 %.*

FIG. 2. — *Teneur totale en azote des parties aériennes des plants d'*Acacia holosericea *inoculés avec différentes souches de* Rhizobium. *(*) Voir figure 1.*

FIG. 3. — *Poids sec des nodules obtenus après inoculation d'*Acacia holosericea *par diverses souches de* Rhizobium.

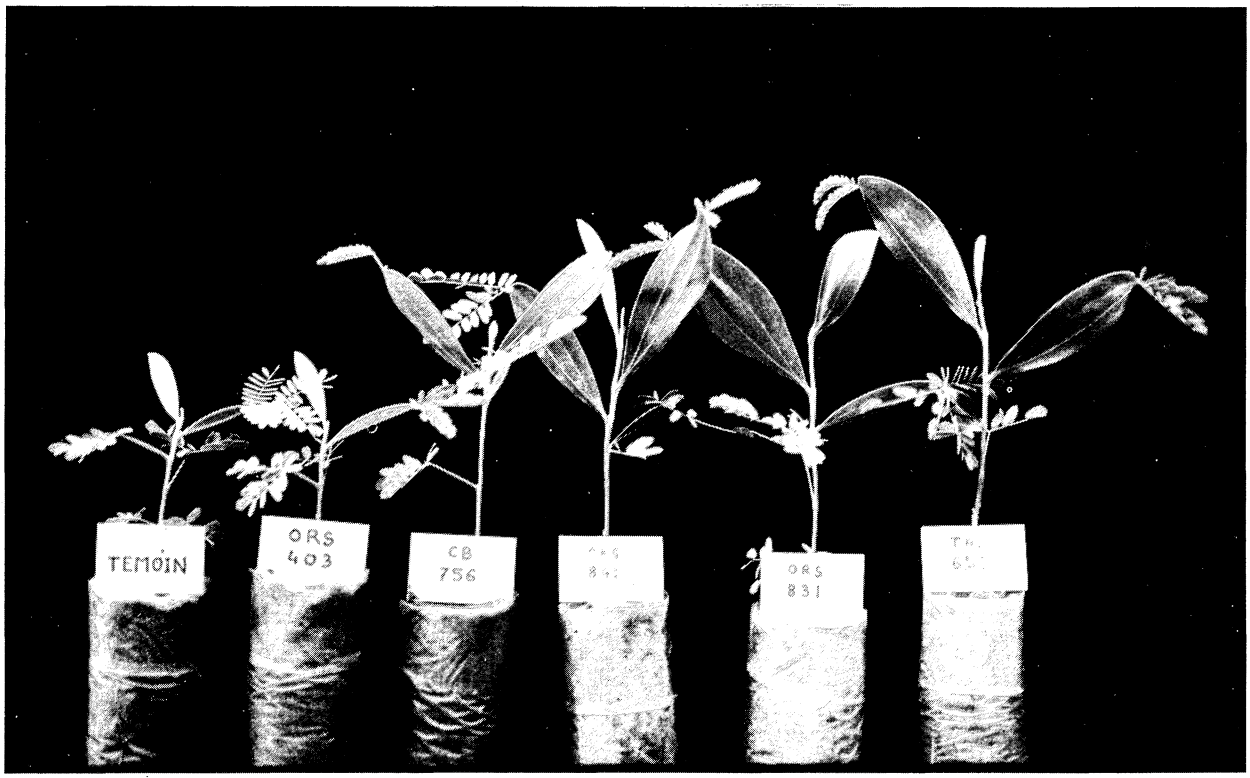


Photo 5

Effet bénéfique de l'inoculation avec des souches de Rhizobium *efficaces sur la croissance d'*Acacia holosericea *cultivé sur un sol pauvre en azote (Photo Boureau).*

efficace (TAL 651) a été isolée à partir de nodules de *Psophocarpus* sp. (Papilionacée), plante taxonomiquement éloignée d'*A. holosericea* (Mimosacée), ce qui nous amène à penser que, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, il n'est pas possible de prévoir l'efficacité d'une souche de *Rhizobium* tropical sur une plante d'après la position taxonomique de l'hôte d'origine.

EXPÉRIENCE SUR *ACACIA RADDIANA*

La figure 4 montre que les 11 souches de *Rhizobium* isolées à partir de nodules d'*A. raddiana* constituent un continuum en ce qui concerne le caractère d'efficacité de la symbiose : tous les intermédiaires existent entre la souche la plus efficace (ORS 928) et la moins efficace (ORS 925).

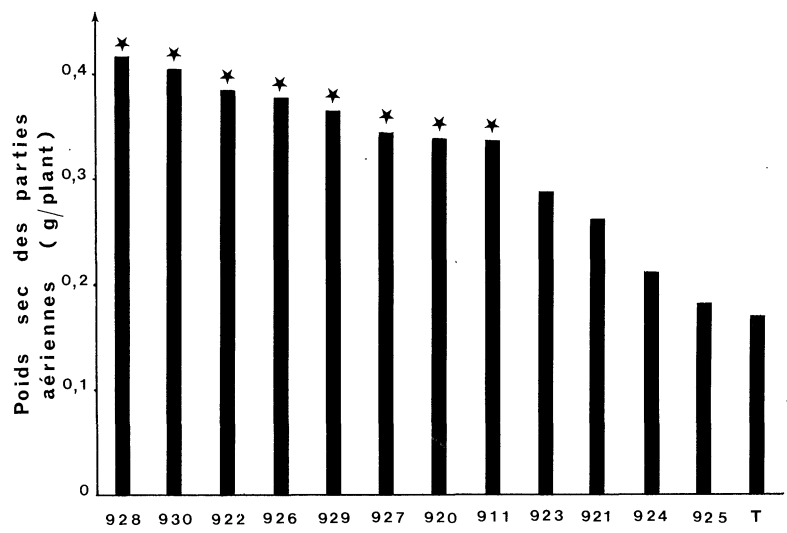


FIG. 4. — *Poids sec des parties aériennes des plants d'*Acacia raddiana *inoculés avec diverses souches de* Rhizobium. *(*) Voir figure 1.*

Le gain maximal dans la production de matière sèche a été de 147 % lorsque les plants ont été inoculés avec la souche ORS 928. Si l'on admet que l'azote fixé symbiotiquement est égal à la différence de teneur en azote des parties aériennes entre plants inoculés et plants non inoculés (méthode par différence), la quantité d'azote fixé, dans le cas d'*A. raddiana* inoculé avec la souche ORS 928, a été de 15 mg par gramme de matière sèche produit (parties aériennes). Cette valeur est légèrement plus faible que celle obtenue pour *A. holosericea* inoculé avec la souche TAL 651 (17 mg/g), ou pour des Légumineuses herbacées telles que le Soja (21 mg/g) ou le Niébé (*Vigna unguiculata*, 19 mg/g) (JARA 1981). Au cours des trois premiers mois de culture, le potentiel fixateur de ces deux *Acacia* inoculés avec les souches de *Rhizobium* les plus efficaces n'est donc que légèrement plus faible que celui de Légumineuses annuelles à pouvoir fixateur élevé.

SYMBIOSE *ACACIA* — MVA

Afin de déterminer les effets de l'endomycorhization sur la croissance, exprimée en poids de matière sèche des parties aériennes, nous avons comparé la production de matière sèche et les teneurs en azote et phosphore des plants d'*A. raddiana* soumis aux trois traitements suivants :

T : plants témoins non inoculés

M : plants inoculés avec *G. mosseae*

P : plants ayant reçu un apport de 57 ppm de phosphore soluble sous forme de KH_2PO_4.

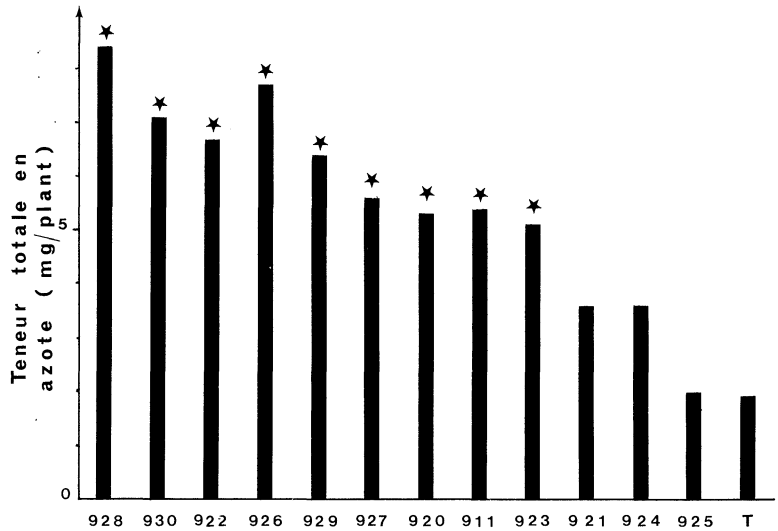


FIG. 5. — *Teneurs totales en azote des parties aériennes d'*Acacia raddiana *inoculés avec diverses souches de* Rhizobium. *(*) Voir figure 1.*

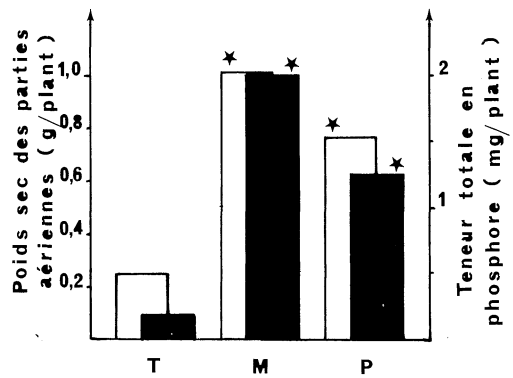


FIG. 6. — *Effets de l'inoculation avec* Glomus mosseae *ou d'un apport de phosphore soluble sur la croissance et la teneur totale en phosphore (colonnes en noir) d'*Acacia raddiana *cultivé sur un sol stérilisé pauvre en phosphore. (*) Voir figure 1.*

Cette expérience a été réalisée sur un sol gris ferrugineux fréquent au Sénégal, le sol « Dek ». Ce sol est caractérisé par une teneur en phosphore assimilable très faible (11 ppm) et une teneur en azote total moyenne (300 ppm). Comme dans l'expérience précédente, ce sol a été stérilisé par autoclavage. L'inoculation a été réalisée selon une méthode classique (GIANINAZZI-PEARSON 1976) : au moment du repiquage des jeunes plantules dans les gaines de polyéthylène, 1 g (poids frais) de racines de Niébé préalablement infectées avec *G. mosseae* a été appliqué contre le système racinaire.

Huit semaines après l'inoculation, les plants inoculés ont présenté une augmentation de la production de matière sèche 340 % par rapport aux témoins. Cette stimulation a été très largement supérieure à celle résultant d'un apport massif de phosphates solubles (fig. 6), qui équivalait pourtant à une fertilisation de 395 kg/ha de P_2O_5, dose très largement supérieure à celles habituellement utilisées en agronomie. L'augmentation de la teneur en phosphore des plants mycorhizés (fig. 6) peut expliquer en partie le gain de croissance observé après inoculation avec *G. mosseae*. En effet, un apport de phosphore et l'inoculation font varier ce paramètre dans le même sens. Cependant,

l'endomycorhization n'intervient pas seulement en améliorant la nutrition phosphatée ; elle peut aussi favoriser l'absorption d'autres éléments peu mobiles tels que le cuivre ou le zinc (MOSSE 1973).

Le comportement d'*A. raddiana* vis-à-vis de l'endomycorhization paraît similaire à celui de nombreuses plantes (MOSSE 1973, HAYMAN 1978), dont quelques arbres : *Acacia farnesiana* (JOHNSON et MICHELINI 1974), *Liquidambar styraciflua* (BRYAN et RUEHLE 1976), *Platanus occidentalis* (POPE 1980). Sur sol déficient en phosphore assimilable, comme le sol Dek, la nutrition minérale et la croissance d'*A. raddiana* semblent très dépendantes de l'endomycorhization.

DOUBLE SYMBIOSE *ACACIA-RHIZOBIUM*-MVA

Effets de l'inoculation avec *Rhizobium* et *G. mosseae* sur la croissance d'*A. raddiana* et *A. holosericea* cultivés sur un sol déficient en azote et en phosphore (sol de Kébémer).

Une expérience visant à mettre en évidence l'influence de l'endomycorhization sur la croissance et la fixation symbiotique de l'azote chez *A. raddiana* et *A. holosericea* a été réalisée sur un sol dunaire peu évolué de la région de Kébémer qui était à la fois pauvre en azote total (170 ppm) et en phosphore assimilable (11 ppm). Pour chacune des espèces, l'expérience comportait les trois traitements suivants :

R : plants témoins inoculés avec *Rhizobium* seul,

RM : plants inoculés avec *Rhizobium* et *G. mosseae*,

RP : plants inoculés avec *Rhizobium* et ayant reçu un apport de phosphore soluble (57 ppm pour *A. raddiana* et 10 ppm pour *A. holosericea*).

La dose de phosphore apportée au sol a varié selon l'espèce d'*Acacia* car nous avons remarqué qu'*A. holosericea* était très sensible à un excès de phosphore assimilable. L'importance de cette observation sera discutée ultérieurement.

Les souches de *Rhizobium* utilisées ont été :

CB 756 pour *A. holosericea,*

ORS 911 pour *A. raddiana*

car nous ne disposions pas encore des résultats des expériences décrites p. 5 et suivantes lorsque celle-ci a été lancée. Cette expérience, réalisée sur sol stérilisé par autoclavage, a ensuite été répétée sur le même sol non stérilisé.

EXPÉRIENCE SUR SOL STÉRILISÉ

Effets sur la croissance des plants.

L'apparition de l'effet dû à l'endomycorhization a varié selon l'espèce d'*Acacia* : dès la cinquième semaine après l'inoculation, les plants mycorhizés d'*A. holosericea* ont paru plus développés que les témoins ; tandis que pour *A. raddiana*, il a fallu attendre la huitième semaine pour voir un effet se manifester. Ultérieurement, la croissance des témoins a été pratiquement nulle, ce qui fait que la différence avec les traitements RM s'est accrue jusqu'en fin d'expérience (14 semaines après l'inoculation) où les gains de croissance ont été respectivement de 665 % et 160 % pour *A. holosericea* et *A. raddiana* (fig. 7).

FIG. 7. — *Effets de l'inoculation avec* Glomus mosseae *ou d'un apport de phosphore soluble sur la croissance et la teneur totale en phosphore (colonnes en noir) d'*Acacia raddiana *et* A. holosericea *cultivés sur un sol stérilisé pauvre en azote et en phosphore. (*) Voir figure 1.*

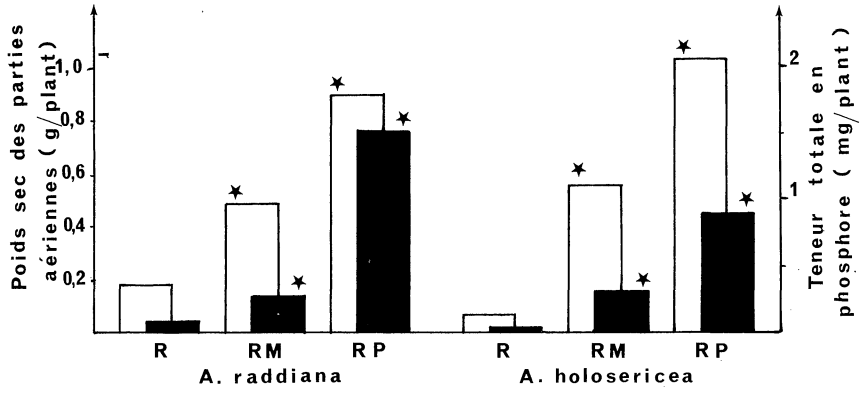


TABLEAU I

Influence de l'endomycorhization et de l'apport de phosphore sur le rapport :

$$\frac{\text{poids sec des parties racinaires}}{\text{poids sec des parties aériennes}}$$

chez *Acacia raddiana* et *A. holosericea* cultivés sur sol de Kébémer stérilisé.

Traitement	*A. raddiana*	*A. holosericea*
R	1,47	1,10
RM	2,43	1,72
RP	0,86	0,42

L'amélioration des rendements a surtout porté sur le système racinaire (Photo 6) et s'est traduite par une augmentation du rapport

$$\frac{\text{poids sec des parties racinaires}}{\text{poids sec des parties aériennes}} \quad \frac{(PR)}{(PA)}$$

chez les plants mycorhizés comparés aux plants non inoculés avec *G. mosseae* (tableau 1). SANNI (1967) a fait une observation similaire sur la tomate, mais cet effet des endomycorhizes n'est pas systématiquement rapporté dans la littérature. Ce phénomène n'est probablement pas dû à une meilleure nutrition phosphatée car une fertilisation phosphatée a précisément l'effet inverse, qui se traduit par une diminution du rapport $\frac{PR}{PA}$. On ne connaît pas encore la raison exacte de l'augmentation de la production de racines chez les plantes mycorhizées. Cependant, puisque ALLEN, MOORE et CHRISTENSEN (1980) ont signalé une production accrue de phytohormones dans les racines de plantes mycorhizées, on peut penser que ces substances peuvent intervenir dans la stimulation de la rhizogenèse, comme l'ont suggéré SLANKIS (1973) pour les ectomycorhizes et divers auteurs dont BAREA et BROWN (1974) pour des bactéries de la rhizosphère.

JAYNES et STROBEL (1981) ont par ailleurs remarqué que la stimulation de la rhizogenèse due à la bactérie *Agrobacterium rhizogenes* conférait aux plantes une meilleure résistance à la sécheresse. L'endomycorhization pourrait donc avoir un effet similaire. Cette observation est importante du point de vue forestier, notamment en zone tropicale sèche, car un système racinaire plus développé donne aux plants mycorhizés un avantage notable en améliorant leur résistance au choc de la transplantation (MENGE et al. 1978).

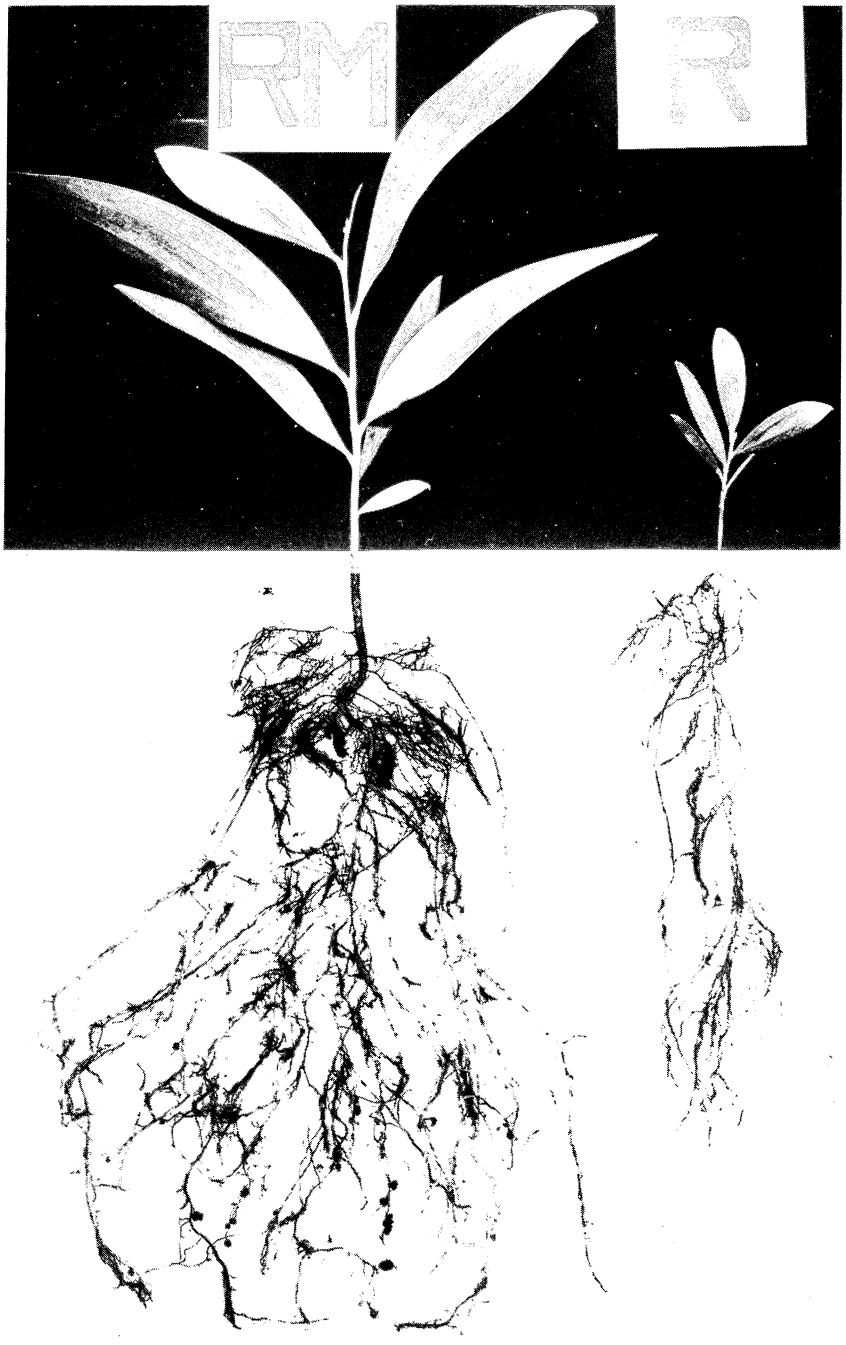


Photo 6

Influence de l'inoculation avec le champignon endomycorhizien Glomus mosseae *sur la croissance et la nodulation d'*Acacia holosericea *cultivé sur sol de Kébémer stérilisé (Photo Boureau).*

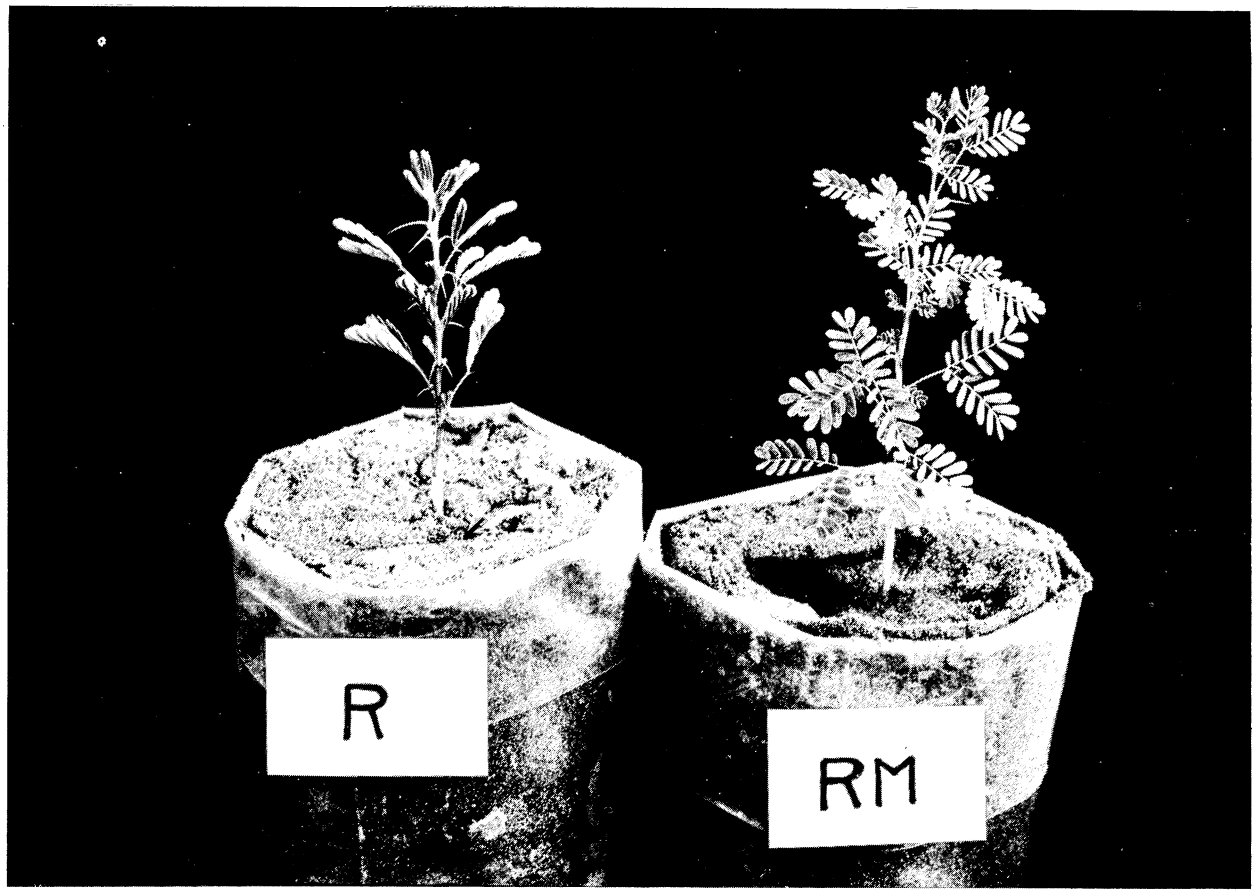


Photo 7

Effet de l'inoculation avec Glomus mosseae *sur la croissance et le comportement d'*Acacia raddiana *observé pendant des périodes de faible hygrométrie de l'air. Les feuilles de la plante inoculée avec* Rhizobium *seul (R) sont fermées tandis que les feuilles de la plante inoculée avec* Rhizobium *et* Glomus mosseae *(RM) restent ouvertes (Photo Boureau).*

Effets sur la nutrition en azote et en phosphore.

Comme pour l'expérience décrite p. 8 et suivantes, nous constatons que l'endomycorhization a permis une amélioration de la nutrition phosphatée des plants, laquelle se traduit par une augmentation des teneurs totales en phosphore des parties aériennes des plants mycorhizés (fig. 7). Cette amélioration de la nutrition phosphatée a, comme précédemment, un effet sur la croissance, mais a également stimulé de façon notable la nodulation des plants comme l'indiquent les réponses positives des plants soit à l'endomycorhization soit à l'apport de phosphore (fig. 8). Sans apport de phosphore ou sans inoculation avec *G. mosseae*, la nodulation ne parvient même pas à se manifester chez *A. holosericea* (Photo 6). La nodulation d'*A. holosericea* et *A. raddiana* semble donc limitée par la faible teneur en phosphore assimilable du sol considéré.

Différences de comportement entre les deux *Acacia*.

Le tableau 2 résume les différences dans les réponses d'*A. raddiana* et *A. holosericea* à l'endomycorhization ou à l'apport de phosphore soluble. L'effet toxique d'un apport de 57 ppm de phosphore chez *A. holosericea* indique que cette espèce est plus sensible à un excès de phosphore que *A. raddiana*. En revanche, *A. holosericea* répond très bien tant à un faible apport de phosphore qu'à l'endomycorhization. Si l'on remarque de plus que l'endomycorhization induit sensiblement le même accroissement des teneurs totales en phosphore chez les deux espèces (fig. 7), on peut conclure que les deux *Acacia* étudiés diffèrent selon leur aptitude à utiliser le phosphore du sol : un même accroissement des teneurs en phosphore des parties

TABLEAU II

Influence de l'apport de deux doses de phosphore et de l'endomycorhization sur l'accroissement en poids sec des parties aériennes d'*Acacia raddiana* et *A. holosericea* cultivés sur sol de Kébémer stérilisé.

Traitement	*A. raddiana*	*A. holosericea*
Apport de 10 ppm de phosphore	Non déterminé	+ 1.310 %
Apport de 57 ppm de phosphore	+ 387 %	Toxicité
Inoculation avec *Glomus mosseae*	+ 160 %	+ 665 %

aériennes se traduit par une stimulation de croissance beaucoup plus forte chez *A. holosericea* que chez *A. raddiana*. Il semble donc que la différence dans l'absorption du phosphore observée chez ces deux espèces conditionne la réponse des plants à l'endomycorhization.

Effets sur la résistance à la sécheresse (faible hygrométrie de l'air).

Au cours de cette expérience, nous avons remarqué qu'en mi-journée, lorsque l'hygrométrie de l'air était faible (environ 50 %), les plants non mycorhizés étaient flétris, tandis que les plants mycorhizés étaient encore turgescents (Photo 7).

Pourtant les potentiels hydriques des sols, relevés au tensiomètre, étaient identiques et ne laissaient pas apparaître de déficit hydrique.

L'examen d'empreintes foliaires réalisées à l'aide d'un vernis à ongles transparent (HELLER 1969) nous a en outre permis de constater que sur les plants mycorhizés, 70 % des stomates étaient ouverts, alors que 3 % seulement l'étaient sur les témoins (Photo 8).

Diverses théories ont été avancées pour expliquer l'amélioration de l'alimentation en eau des plantes mycorhizées :

— L'extension du système racinaire permettrait d'accroître la quantité d'eau absorbée qui pourrait alors compenser rapidement l'eau évapotranspirée.

— L'amélioration de la nutrition phosphatée de plants mycorhizés induit une diminution de la résistance au transport de l'eau (SAFIR, BOYER et GERDEMANN 1972) qui pourrait permettre à la plante de satisfaire plus facilement à une forte demande évaporative.

— Enfin, comme pour l'extension du système racinaire, ce phénomène pourrait également être dû à l'augmentation de la production de cytokinines chez les plants mycorhizés (ALLEN et al. 1980) car INCOLL et WHITELAM (1977) ont remarqué que ces substances provoquaient l'ouverture des stomates.

FIG. 8. — *Effets de l'inoculation avec* Glomus mosseae *ou d'un apport de phosphore soluble sur la nodulation et la teneur totale en azote (colonnes noires) d'*Acacia raddiana *et* A. holosericea *cultivés sur un sol stérilisé pauvre en azote et en phosphore. (*) Voir figure 1.*

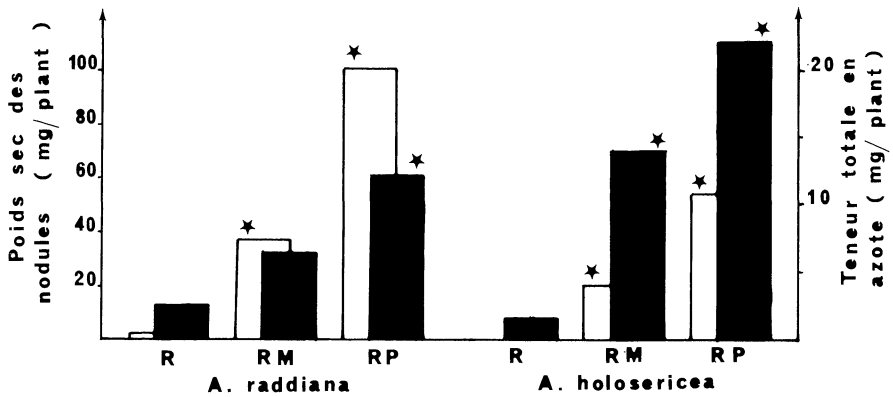
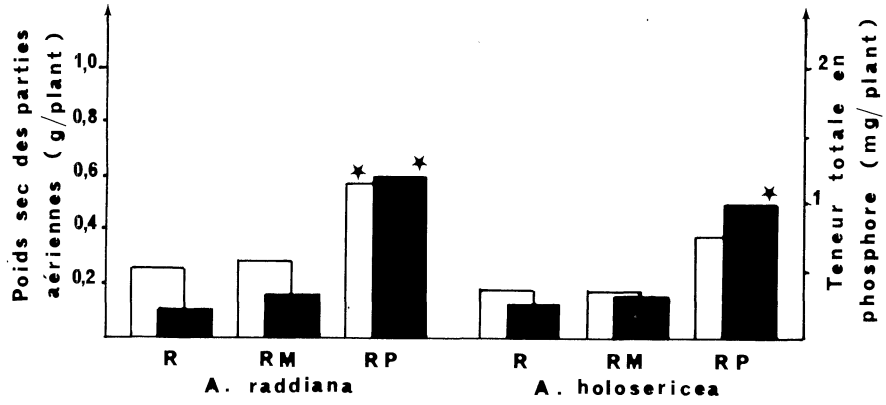


FIG. 9. — *Effets de l'inoculation avec* Glomus mosseae *ou d'un apport de phosphore soluble sur la croissance et la teneur totale en phosphore (colonnes noires) d'*Acacia raddiana *et* A. holosericea *cultivés sur un sol pauvre en azote et en phosphore non stérilisé. (*) Voir figure 1.*



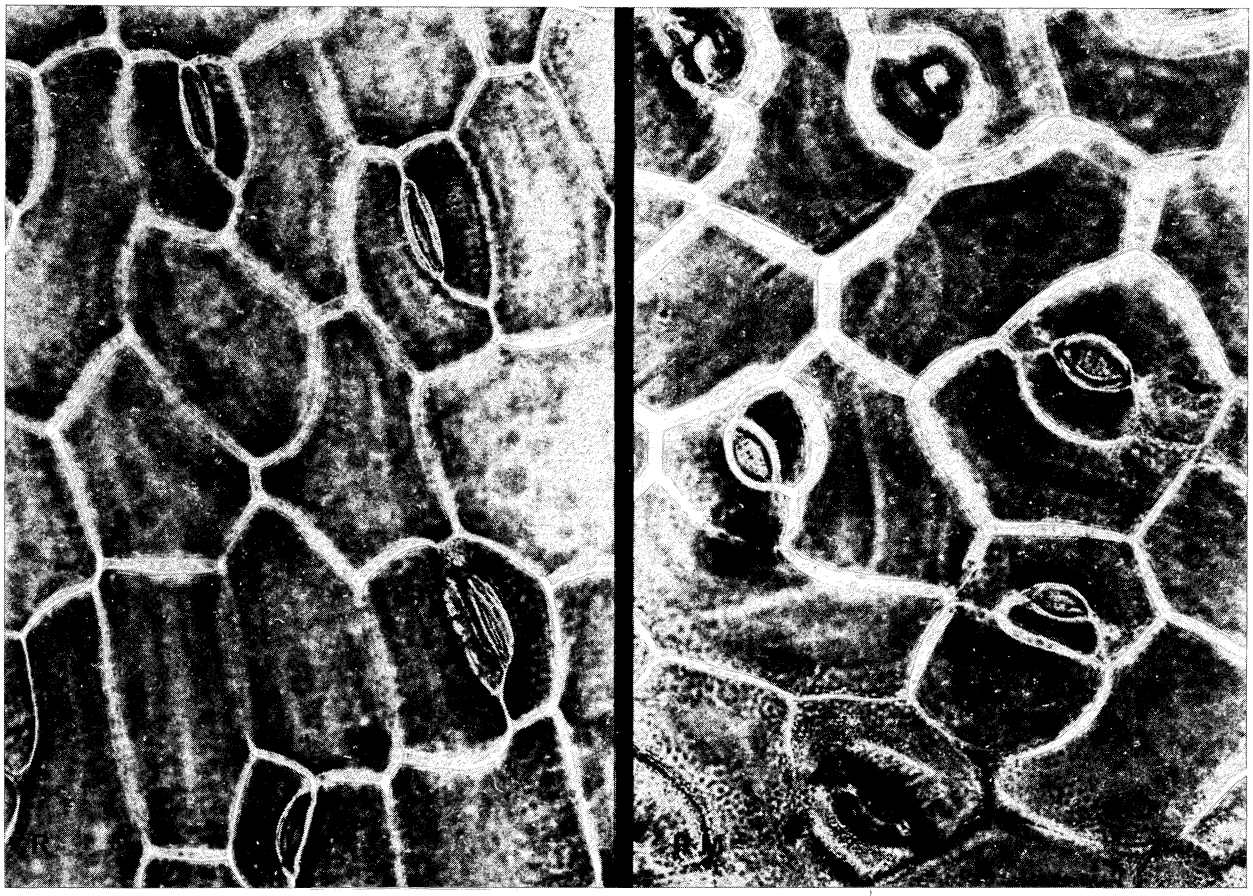


Photo 8

Effet de l'inoculation avec Glomus mosseae *sur le pourcentage de stomates ouverts observé sur* Acacia raddiana *pendant des périodes de faible hygrométrie de l'air. Sur les plants inoculés avec* Rhizobium *seul (R), 3 % des stomates sont ouverts, tandis que sur les plants inoculés avec* Rhizobium *et* Glomus mosseae *(RM), 70 % des stomates sont ouverts (Photo Cornet).*

Ces processus sont toutefois très mal connus ; il serait utile de mieux les étudier en raison de l'intérêt évident qu'ils présentent pour le reboisement, ou l'agriculture, en zone tropicale sèche.

EXPÉRIENCE SUR SOL NON STÉRILISÉ

Contrairement à ce que nous avons observé sur sol stérilisé, l'inoculation avec *G. mosseae* n'a eu aucun effet significatif sur la croissance des plants lorsque le sol n'a pas été au préalable stérilisé (fig. 9). Le fait que les témoins soient totalement infectés par les champignons indigènes du sol indique que son potentiel infectieux est élevé. Or les propagules des champignons MVA indigènes sont répartis dans toute la masse du sol, ce qui leur confère un avantage important sur le champignon introduit, qui est appliqué en un seul point du système racinaire. Il semble donc difficile pour *G. mosseae* de s'installer dans le cortex des racines déjà colonisé par les champignons indigènes. En pratique, la compétition exercée par les champignons MVA indigènes risque donc bien souvent de limiter les possibilités d'introduction de souches plus efficaces.

CONCLUSION

Cette étude nous a permis de montrer que la croissance d'*A. raddiana* et *A. holosericea*, cultivés sur un sol stérilisé et pauvre en azote (sol de K) pouvait être sensiblement améliorée en inoculant les plantules

avec des souches de *Rhizobium* sélectionnées pour leur efficacité. De façon analogue, l'inoculation avec un champignon endomycorhizien de plantules d'*A. raddiana* cultivées sur un sol stérilisé déficient en phosphore stimule largement leur croissance. Dans le cas d'un sol carencé en azote et en phosphore stérilisé (sol de Kébémer), la double inoculation avec *Rhizobium* et un chamignon MVA permet une croissance satisfaisante des plants. L'endomycorhization permet notamment dans ce cas de stimuler la fixation symbiotique de l'azote grâce à une meilleure nutrition phosphatée des plants. En revanche, sur ce même sol non stérilisé, nous n'avons pas pu obtenir de résultats similaires à ceux obtenus sur sol stérilisé. Ce fait est en général attribué à la compétition exercée par les champignons MVA indigènes (GIANINAZZI-PEARSON et DIEM 1982).

Des résultats précédents, nous pouvons déduire les cas où l'inoculation avec *Rhizobium* et ou un champignon MVA est nécessaire :

a) Absence du symbiote concerné (cas, par exemple, d'une pépinière stérilisée).

b) Déficience du sol en l'élément dont le microorganisme peut pallier la déficience (azote ou phosphore).

Le tableau 3 présente schématiquement les différentes combinaisons possibles entre ces facteurs et indique celles pour lesquelles l'inoculation avec l'un ou l'autre des microorganismes est nécessaire. Nous constatons que sur 16 cas, six nécessitent l'inoculation avec l'un ou l'autre des symbiotes, tandis qu'un seul justifie la double inoculation. Ceci illustre la complexité des relations entre les microorganismes, les plantes et les caractéristiques physico-chimiques des sols. Bien d'autres facteurs interviennent aussi sur l'efficacité de ces symbioses : déficiences en d'autres éléments que l'azote et le phosphore, effets spécifiques entre partenaires de la symbiose, etc. Il importe de bien connaître les caractéristiques du milieu avant d'entreprendre des inoculations systématiques avec des microorganismes.

Un des facteurs qui risque de limiter le plus souvent l'introduction de symbiotes sélectionnés est la présence dans les sols de symbiotes indigènes moins efficaces. Trois méthodes peuvent être proposées pour contourner cette difficulté :

— Dans le cas des pépinières forestières ou horticoles, il est possible de stériliser le sol par fumigation. Cette pratique a en outre l'avantage d'éliminer les parasites qui peuvent être présents dans le sol.

— Opérer une sélection de souches de microorganismes très compétitives face aux souches indigènes.

— Mettre au point une technique d'inoculation appropriée permettant aux souches introduites de coloniser le système racinaire avant les souches indigènes.

D'autre part, il serait aussi nécessaire de mettre au point un inoculum facile à utiliser, à conserver et à transporter, ce qui n'est pas le cas avec l'inoculum mycorhizien habituellement utilisé au laboratoire (racines mycorhizées excisées). D'autres aspects de la recherche sur les symbiotes racinaires des Légumineuses arborescentes devraient être approfondis, notamment l'influence de l'endomycorhization sur l'alimentation en eau des plantes et la sélection d'espèces végétales, voire de variétés, répondant le mieux à l'endomycorhization et à l'infection rhizobienne.

TABLEAU III

Représentation schématique des cas où l'inoculation avec *Rhizobium* ou un champignon MVA est nécessaire.

Caractéristiques des sols				Nécessité de l'inoculation	
Azote	Phosphore	*Rhizobium*	MVA	avec *Rhizobium*	avec MVA
+	+	+	+	0	0
+	+	+	0	0	0
+	+	0	+	0	0
+	+	0	0	0	0
+	0	+	+	0	0
+	0	+	0	0	+
+	0	0	+	0	0
+	0	0	0	0	+
0	+	+	+	0	0
0	+	+	0	0	0
0	+	0	+	+	0
0	+	0	0	+	0
0	0	+	+	0	0
0	0	+	0	0	+
0	0	0	+	+	0
0	0	0	0	+	+

+ : Teneur optimale en azote ou en phosphore, ou présence de *Rhizobium* ou de champignon MVA, ou inoculation nécessaire.

0 : Teneurs en azote ou en phosphore insuffisantes, ou absence de *Rhizobium* ou de champignon MVA, ou inoculation inutile.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec la participation financière de la DGRST dans le cadre du projet LAT/OG2.

Nous remercions M. Y. R. DOMMERGUES pour la correction du manuscrit et M. B. L. DREYFUS pour avoir fourni plusieurs souches de *Rhizobium* utilisées au cours de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN M. F., MOORE T. S. et CHRISTENSEN M., 1980. — Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae : I. Cytokinin increase in the host plant. Canadian Journal of Botany 58, 371-374.

BAREA J. M. et BROWN M. E., 1974. — Effects on plant growth produced by *Azotobacter paspali* related to synthesis of plant growth regulating substances. Journal of applied bacteriology 37, 583-593.

BRYAN W. C. et RUEHLE J. L., 1976. — Growth stimulation of sweetgum seedlings induced by the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Tree planters' note 27, 9, 24.

GIANINAZZI-PEARSON V., 1976. — Les mycorhizes endotrophes : état actuel des connaissances et possibilités d'application dans la pratique culturale. Annales de phytopathologie 8, 249-256.

GIANINAZZI-PEARSON, V. et DIEM, H. G., 1982. — Endomycorrhizae in the tropics. In : Microbiology of tropical soils and plant productivity (Dommergues, Y. R. et Diem, H. G., eds.), Martinus Nijhoff, The Hague, 209-251.

GIFFARD P. L., 1974. — L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche. CTFT, Dakar, 431 pp.

HAYMAN D. S., 1978. — Endomycorrhizae. In : Interaction between non pathogenic soil microorganisms and plants (Dommergues Y. R. et Krupa S. V. eds.), Elsevier scientific publishing company, Amsterdam, 401-442.

HELLER R., 1969. — Biologie végétale. II : Nutrition et métabolisme. Masson et Cie, Paris, p. 297.

INCOLL L. D. et WHITELAM G. C., 1977. — The effect of kinetin on stomata of the grass *Anthephera pubescens* Nees. Planta 137, 243-245.

JANOS D. P., 1980. — Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. Ecology 61, 151-162.

JARA P., 1981. — Le continuum *Rhizobium japonicum-Rhizobium* Cowpea. Thèse de troisième cycle, Université d'Aix-Marseille I.

JARA P., DREYFUS B. et DOMMERGUES Y. R., 1981. — Is it necessary to inoculate soybean in West African soils ? Proceedings of the 8th North American *Rhizobium* conference, University of Manitoba, Winipeg, Canada, 2-7 août 1981.

JAYNES J. M. et STROBEL G. A., 1981. — The position of *Agrobacterium rhizogenes*. In : Biology of the Rhizobiaceae (Giles K. L. et Atherly A. G. eds.), Academic press, New York, 105-125.

JOHNSON C. R. et MICHELINI S., 1974. — Effect of mycorrhizae on container grown *Acacia*. Florida agricultural experimental station journal, Series n° 5649, 520-522.

MENGE J. A., DAVIS R. M., JOHNSON E. L. V. et ZENTMYER G. A., 1978. — Mycorrhizal fungi increase growth and reduce transplant injury in avocados. California agriculture 32, 6-7.

MOSSE B., 1973. — Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. Annual review of phytopathology 11, 171-196.

POPE P. E., 1980. — Influence of *Glomus fasciculatus* on some physical and chemical characteristics of *Platanus occidentalis* seedlings. Canadian Journal of Botany 58, 1601-1606.

REDHEAD J. F., 1968. — Mycorrhizal association in some Nigerian forest trees. Transactions of the British mycological society 51, 377-387.

REDHEAD J. F., 1982. — Ectomycorrhizae in the tropics. In : Microbiology of tropical soils and plant productivity (Dommergues, Y. R. et Diem H. G. eds.), Martinus Nijhoff. The Hague, 253-269.

SAFIR G. R., BOYER J. S. et GERDEMANN J. W., 1972. — Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Plant physiology 49, 700-703.

SANNI S. O., 1976. — Vesicular-arbuscular mycorrhiza in some Nigerian soils and their effect on the growth of cowpea, tomato and maize. The new phytologist 77, 667-671.

SLANKIS V., 1973. — Hormonal relationships in mycorrhizal development. In : Ectomycorrhizae (Marks G. C. et Kozlowski T. T. eds.), Academic press, New York, 232-298.