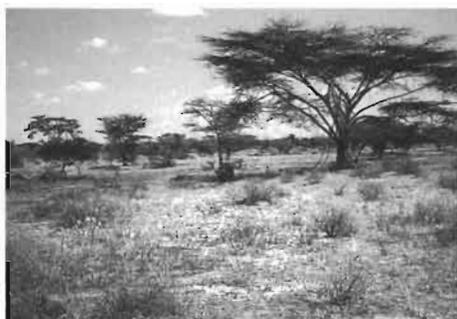


Activité biochimique de la rhizosphère d'*Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara

S. GREGO
M. C. MOSCATELLI
E. DI MATTIA
S. MARINARI
I. CACCIARI



Résumé

Afin de caractériser l'effet rhizosphérique d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, la biomasse microbienne, sa diversité et son activité métabolique ainsi que l'activité de quelques enzymes impliquées dans le cycle de l'azote et du phosphore ont été comparées dans des sites soumis à l'influence du système racinaire et dans des sites témoins de deux biotopes situés au nord et au sud du Sahara.

Les résultats montrent que presque tous les paramètres suivis sont modifiés par le système racinaire d'*Acacia raddiana*. Cet effet rhizosphérique varie en fonction de la distance au tronc, de l'âge du peuplement et des conditions trophiques stationnelles. Des différences notables ont été mises en évidence entre les biotopes sénégalais et tunisiens : l'activité métabolique des micro-organismes est largement supérieure dans ces derniers. La sensibilité des bio-indicateurs dans ces milieux extrêmes est par ailleurs discutée.

Mots-clés :

ACACIA TORTILIS SUBSP. RADDIANA, RHIZOSPHERE, MICRO-ORGANISMES DU SOL,
BIO-INDICATEURS, N, P, TUNISIE, SÉNÉGAL, SAHEL.

Abstract

In order to test the quality and the characteristics of north and south Saharian soils in the presence of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* root system, microbial biomass, microbial respiration, several enzymatic activities, microbial physiological groups and their ammonification-nitrification potential in the rhizosphere were compared with those in a distant zone of soil not influenced by the plant.

Almost all the chemical, biochemical and microbiological parameters were influenced by the *Acacia* root system. This « rhizosphere effect » can be affected by several variables. Thus, it depends on the distance from the base of the tree, the age of the planting and the local ecological conditions. Noticeable differences were found between the south and the north areas: in these latter the microbial metabolic activities are higher. The bioindicators sensibility in these oligotrophic environments is also discussed.

Keywords:

ACACIA TORTILIS SUBSP RADDIANA, RHIZOSPHERE, SOIL MICRO-ORGANISMS,
BIO-INDICATORS, N, P, TUNISIA, SENEGAL, SAHEL

Introduction

La nécessité de développer des recherches sur les indices de qualité des sols a été récemment mise en exergue par DORAN et PARKIN (1994). En effet, la caractérisation de l'état de santé et de qualité des sols à l'aide de bio-indicateurs est très utile dans l'évaluation des caractères de durabilité des sols, des pratiques d'aménagement des terres et des projets de réhabilitation des milieux.

Les processus de désertification conduisent à une chute drastique du potentiel biologique du sol, révélée par la diminution de la teneur en matières organiques et en nutriments du sol ainsi que par l'abaissement des populations de micro-organismes et de leurs activités métaboliques.

Le rôle primordial de l'arbre dans la protection des sols, la production de litière et plus globalement dans l'amélioration des conditions édapho-climatiques a été largement démontré : BELSKY et al. (1989), CAMPBELL et al. (1994), GROUZIS et AKPO (1997 ; cet ouvrage¹) et AKPO (1998). Les racines influencent significativement les caractéristiques biologiques du sol environnant.

La rhizosphère est une zone d'intense activité microbiologique et biochimique en raison de l'exudation de nutriments organiques et minéraux par les plantes. Un « effet rhizosphère » peut ainsi être mis en évidence en comparant entre elles et

1. « Influence d'*Acacia raddiana* sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée dans le Ferlo sénégalais ». In Grouzis M., Le Floch E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 249-262.

pour certains paramètres (populations de micro-organismes, groupes physiologiques, activité métabolique) des zones situées à proximité des plantes à d'autres qui en sont plus ou moins éloignées (BURNS, 1985). La concentration des nutriments du sol et des micro-organismes au voisinage des arbustes et des arbres isolés des écosystèmes arides et semi-arides se traduit par des « îlots de fertilité » (« *islands of fertility* ») (HERMAN *et al.*, 1995), car ces zones abritent les populations de micro-organismes les plus nombreuses et les plus actives.

De récentes études (GROUZIS, 1997) ont mis l'accent sur l'utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes qui leur sont associés pour la réhabilitation des terres dégradées. En Afrique de l'Ouest et du Nord, des espèces comme *Faidherbia albida*, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Acacia senegal*, *Astragalus armatus*, espèces autochtones, largement distribuées et bien adaptées aux conditions climatiques sévères et de pauvreté édaphique, peuvent donc être utilisées. Cependant, les connaissances sur leurs potentialités d'amélioration de la fertilité des sols sont encore éparées, en particulier celles concernant l'influence des racines sur les propriétés biochimiques du sol et sur la diversité des micro-organismes.

Les objectifs de ce travail sont donc de suivre quelques paramètres biochimiques et microbiologiques connus pour être des indicateurs sensibles des changements biologiques du sol afin de caractériser l'effet rhizosphère d'*Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan au nord (Tunisie) et au sud (Sénégal) du Sahara.

Matériel et méthodes

Les stations d'études

Au Sénégal, deux stations correspondant à un gradient d'aridité ont été suivies. Il s'agit de la station de Souilène, appartenant à la zone sahélienne *sensu stricto* (200-400 mm de pluviométrie annuelle) qui est située dans la réserve de Sogobe (Ferlo), et de la station de Dahra, appartenant à la zone soudano-sahélienne (400-600 mm). Elle se trouve dans la zone sylvo-pastorale au-dessous de la vallée sèche du Ferlo (Ferlo-Djolloff).

En Tunisie, deux stations appartenant au même climat régional ont été retenues : la station de Haddej dans la vallée du Bled Talah et les piémonts sud du Djebel Bou Hedma.

Le tableau I synthétise les conditions édapho-climatiques déjà largement décrites par Pontanier *et al.* (cet ouvrage)². Les deux contextes écologiques, semblables de

2. « Écologie et régime hydrique de deux formations à *Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara (Tunisie, Sénégal) ». In Grouzis M., Le Floc'h E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 79-101.

par leur aridité, présentent des spécificités pour ce qui concerne les conditions régionales : pluies de saison chaude au Sénégal, contrairement aux pluies de saison froide en Tunisie ; déficit hydrique maximal en période hivernale au Sénégal et en période estivale en Tunisie.

Ces conditions engendrent d'ailleurs des types de végétation contrastés : formations dominées par des espèces annuelles au Sénégal et des chaméphytes en Tunisie. Malgré des différences dans le détail (Pontanier *et al.*, cf. note 2), les sols des différentes stations présentent en commun une texture sableuse et une teneur faible en matières organiques.

▽ Tableau 1 – Caractéristiques écologiques comparées des stations nord- et sud-sahariennes.

Stations	Sahel - Sénégal	Tunisie
Coordonnées géographiques	Souilène: 16° 21' N - 15° 26' W Dahra : 15° 21' N - 15° 26' W	Haddej : 9° 38' N - 34° 30' E Bou Hedma
Précipitations annuelles	Souilène: 280 mm Dahra : 445 mm	220 mm
Variabilité	Forte	Très forte
Régime des précipitations	Pluie de saison chaude	Pluie de saison froide
Évapotranspiration potentielle (ETP)	# 2 000 mm	# 2 500 mm
Climat	Tropical sec sahélien à soudano-sahélien	Méditerranéen aride inférieur
Sol	Brun rouge sub-aride à texture très sableuse, profond, filtrant, bon drainage teneur en matières organiques faible	Peu évolué d'apport alluvial à texture sableuse à sablo-limoneuse, calcaire teneur en matières organiques faible
Disponibilité en eau du sol	Très limitée dans le temps ; zone d'absorption préférentielle à 200-300 cm	Très limitée dans le temps ; plutôt favorable dans les horizons inférieurs
Végétation	Thérophytes et phanérophytes dominants	Steppe à chaméphytes dominants

Échantillonnage

Vingt-six échantillons ont été prélevés en saison sèche dans les deux stations du Sénégal dans la zone rhizosphérique et dans une zone témoin à deux niveaux (0-20 cm et 20-40 cm). Vingt prélèvements ont été effectués dans l'horizon de surface (0-20 cm) des stations tunisiennes.

À Dahra (Sénégal), l'étude de l'influence de la distance au tronc d'un *Acacia raddiana* a été réalisée dans les conditions suivantes. Cinq plots de 3 x 3 m ont été délimités en fonction de la distance au tronc :

A : 1-3 m, zone d'ombrage stricte ; B : 3-6 m, limite de la frondaison ; C : 6-9 m, hors frondaison, soumise à une forte influence racinaire ; D : 9-12 m, hors couvert,

faible influence racinaire ; E : 30 m du tronc, influence racinaire nulle, zone témoin. Dans chaque plot, 4 carottes (10 x 20 cm) ont été prélevées à 40-60 cm de profondeur. Ce niveau correspond au milieu de la tranche de sol (25-75 cm) où se situent le maximum de nodules (Diouf et al., cet ouvrage)³ et où l'influence des racines de la strate herbacée est faible (BILLE, 1977 ; AKPO, 1992). Une fois collectés, les sols de chaque plot sont mélangés, séchés à l'air, passés au travers d'un tamis de 2 mm et stockés à 4 °C.

Analyses biochimiques

Avant analyse, les sols sont amenés à 60 % de leur capacité au champ et mis à équilibrer à la température du laboratoire pendant une semaine. Tous les paramètres ont été analysés d'après les méthodes décrites par ALEF et NANNIPIERI (1995).

Le NH_4^+ est extrait par du KCl 1M. Le NO_3^- est dosé par colorimétrie après extraction par K_2SO_4 0,5M. Le phosphore assimilable est extrait par NH_4F 1N. Le carbone organique total est déterminé après oxydation par du $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 1N à 100 °C pendant 90 minutes.

La biomasse microbienne du sol, calculée comme étant le carbone de la biomasse (C biomasse), est évaluée par la méthode de fumigation-extraction de VANCE et al. (1987). Cette biomasse comprend la totalité des micro-organismes qui vivent dans le sol ayant des dimensions $< 5\,000\ \mu\text{m}^3$. C'est une petite partie de la fraction organique du sol, très labile mais importante comme réserve de nutriments. Notons cependant que la méthode ne permet pas d'évaluer les changements de structure de la communauté microbienne comme par exemple les variations du rapport champignons/bactéries du sol.

La production de CO_2 est déterminée par incubation des sols à 28 °C pendant 24 à 192 h et piégeage dans du NaOH 1N.

Pour mettre en évidence des différences entre les cycles nutritifs dans les horizons du sol, l'activité de certains enzymes impliqués dans le cycle de P et N (NANNIPIERI et al., 1990) a été évaluée. L'activité de la déshydrogénase a été évaluée par colorimétrie après incubation pendant 20 h à l'obscurité à la température du laboratoire avec du (2-(p-iodophenyl)-3-(p-nitrophenyl)-5-phényl tétrazolium chlorure) 0,4 %. L'activité de la phosphatase est analysée en suivant l'hydrolyse du p-nitrophenyl-phosphate (0,115 M) en p-nitrophénol pendant 20 mn à 37 °C à pH 5. L'activité de la protéase est déterminée par l'hydrolyse de la caséine pendant 1 h d'incubation à 52 °C à pH 8. La production d'acides aminés est déduite d'une courbe d'étalonnage établie avec différentes concentrations de tyrosine. La L-Glutaminase est dosée par hydrolyse de la L-Glutamine pendant 2 h d'incubation à 37 °C et à pH 10. Enfin, l'activité de l'uréase est évaluée par hydrolyse de l'urée pendant 2 h d'incubation à 37 °C à pH 9.

Nous ne reviendrons pas sur les méthodes relatives à la caractérisation microbiologique qui ont été largement décrites par GREGO et al. (2000). Rappelons

3. « Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel ». In Grouzis M., Le Floch E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 171-182.

brèvement que cette caractérisation a été conduite comme suit :

- les bactéries du sol ont été extraites selon la méthode de LINDAHL et BAKKEN (1995) et dénombrées sur lame à l'épifluorescence ;
 - dénombrement sur lame des NEG (groupes des bactéries efficaces pour l'azote) ; c'est un groupe de bactéries hétérotrophes capables de vivre avec des concentrations d'azote presque nulles (HERMAN *et al.*, 1995) ;
 - comptage par la méthode MPN (*most probable number*) des groupes physiologiques ammonificateurs et des nitro-oxydants, qui font partie du cycle de l'azote.
- Les données ont été soumises à une analyse de variance. La plus petite différence significative (PPDS) a été utilisée pour évaluer la signification des différences pour une $p < 0,05$.

Résultats

Sénégal

EFFET RHIZOSPHERIQUE - VARIABILITÉ INTERSITE

Le sol témoin de la station de Souilène a un $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ presque neutre avec une tendance à l'alcalinité (7,4) ; le pH_{KCl} est sub-acide (6,8).

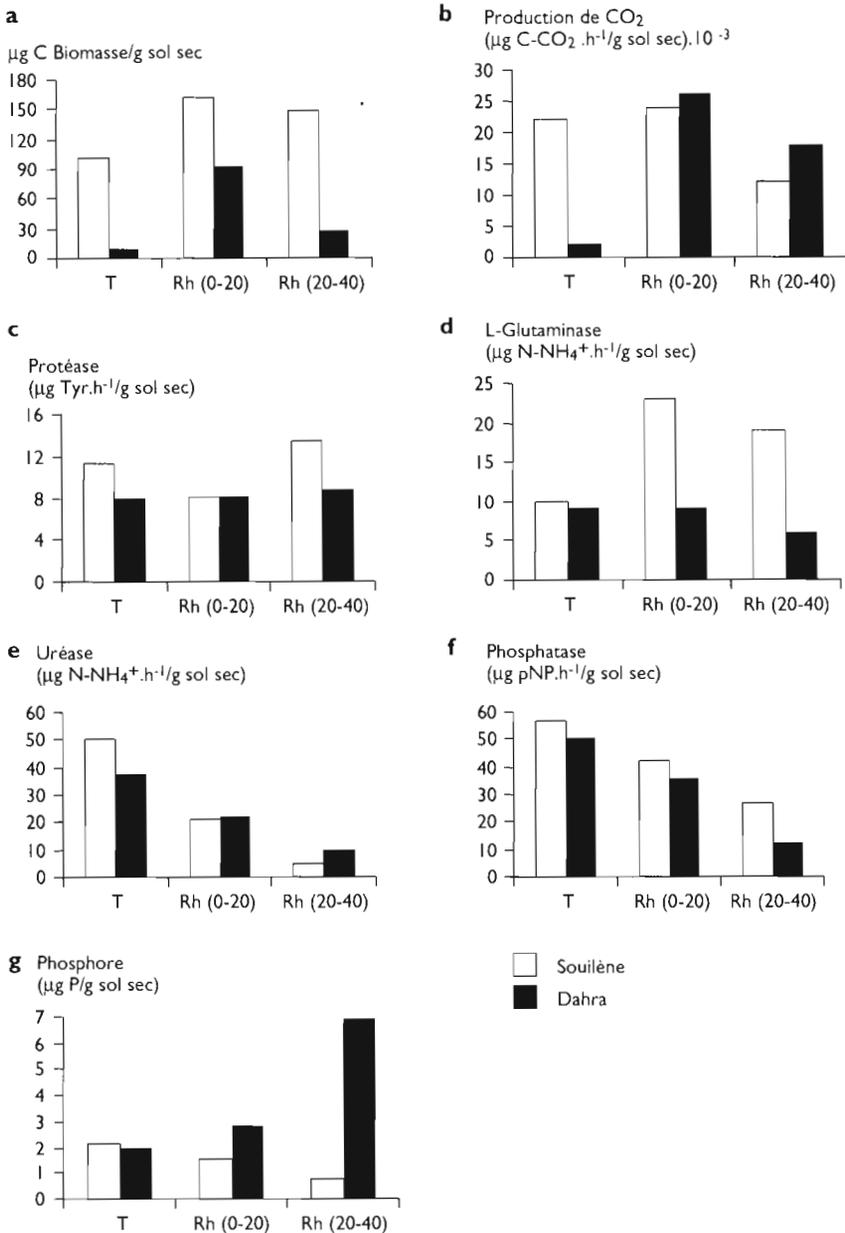
Les observations effectuées dans le sol rhizosphérique (0-20 et 20-40 cm) à la base d'*Acacia raddiana* attestent que les racines ne semblent pas influencer le pH. En effet, les variations par rapport aux témoins sont très faibles. À Dahra, par contre, le sol rhizosphérique d'*A. raddiana* est nettement plus basique que le témoin : le pH évolue de 7,1 à 8,5. Dans cette station, les micro-organismes évoluent dans un milieu alcalin ayant une bonne capacité d'échange.

Les variations des principaux paramètres biochimiques du sol des stations du Sénégal sont représentées sur la figure 1.

La biomasse microbienne de l'horizon de surface est toujours plus élevée dans la zone rhizosphérique, attestant de conditions trophiques plus favorables, imputables à l'apport de matières organiques par des racines ou autres débris végétaux (fig. 1 a). L'effet rhizosphère se manifeste aussi au niveau 20-40 cm, où la valeur du carbone-biomasse sous *Acacia* est significativement plus élevée que dans le témoin. L'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana* est plus important à Dahra (2 à 8 fois plus que le témoin) qu'à Souilène (environ 1,5 fois plus que le témoin).

Les valeurs relatives à la respiration (fig. 1 b) montrent que la vitalité des micro-organismes à Dahra est nettement plus forte qu'à Souilène. En effet, la production de CO_2 sous *Acacia* à Dahra est 10 à 14 fois plus élevée que dans le témoin. À Souilène, la respiration sous *Acacia* est équivalente (0-20), voire inférieure (20-40), à celle du témoin.

La L-glutaminase et la protéase sont des enzymes importantes pour la minéralisation de l'azote de la matière organique du sol. Bien que la protéase soit légèrement



▽ Fig. 1

Influence de la rhizosphère d'*Acacia raddiana*
sur les paramètres biochimiques du sol des stations du Sénégal.

supérieure dans le deuxième horizon de la zone rhizosphérique, les différences relatives à son activité (fig. 1 c) ne sont pas significatives, aussi bien à Souilène qu'à Dahra. À Souilène, l'activité de la Glutaminase est pratiquement doublée dans la rhizosphère d'*Acacia* par rapport au témoin (fig. 1 d). À Dahra, les différences ne

sont pas significatives. Il est possible que ce résultat soit lié à l'environnement de la zone racinaire, plus riche en matière organique produite par les plantes et par les micro-organismes. Par ailleurs, il faut souligner que ces activités sont remarquablement faibles.

Dans le sol rhizosphérique d'*Acacia raddiana*, les activités de l'uréase (fig. 1 e) et de la phosphatase (fig. 1 f) sont toujours significativement plus élevées dans le sol témoin (phosphatase : PPDS = 11, $p < 0,01$; uréase : PPDS = 8, $p < 0,01$). Les activités enzymatiques ont tendance à être plus élevées dans la couche superficielle que dans la couche 20-40 cm, mais les différences ne sont pas significatives et les résultats sont comparables entre Souilène et Dahra.

Les teneurs en P assimilable (fig. 1 g) augmentent dans les sols de la rhizosphère à Dahra et ont tendance à diminuer à Souilène. La comparaison des teneurs en P avec celles de l'activité de la phosphatase montre qu'il existe une relation inverse entre ces deux paramètres.

EFFET RHIZOSPHÉRIQUE - VARIATION EN FONCTION DE LA DISTANCE AU TRONC

Cette étude a été conduite, d'une part, pour préciser l'influence du système racinaire d'*Acacia raddiana* sur les propriétés biochimiques et microbiologiques du sol environnant et, d'autre part, pour vérifier que la sensibilité des indicateurs biologiques est suffisamment élevée pour mettre en évidence des différences, même en milieux extrêmes.

Les résultats relatifs aux paramètres biochimiques sont consignés dans le tableau II.

▽ Tableau II – Valeurs moyennes des paramètres biochimiques du sol en fonction de la distance au tronc.

Site (distance au tronc)	CO _t (%)	C _B (µg C/g ss)	Déshydrogénase (µg INT F/g ss h)	N-NH ₄ (µg NH ₄ /g ss)	N-NO ₃ (µg NO ₃ /g ss)	P _{ass} (µg P/g ss)	Phosphatase (µg pNP/g ss h)
A (1-3 m)	0,18	71,0	1,6	3,3	1,80	21,1	14,9
B (3-6 m)	0,15	64,7	2,2	2,8	2,3	31,2	11,1
C (6-9 m)	0,13	13,1	1,8	4,2	0,9	37,9	10,7
D (9-12 m)	0,11	16,9	1,1	3,6	1,0	40,7	15,2
E (30 m)	0,10	50,0	nd	4,3	0,3	0,7	29,4
PPDS	0,03	40	0,6	0,5	0,7	8,0	4,0

Carbone organique total (CO_t) ; Biomasse microbienne (C_B) ; Déshydrogénase ; Azote minéral (N-NH₄, N-NO₃) ; Phosphore assimilable (P_{ass}) et Phosphatase ; PPDS : plus petite différence significative à $p < 0,05$; nd : non décelable ; ss : sol sec.

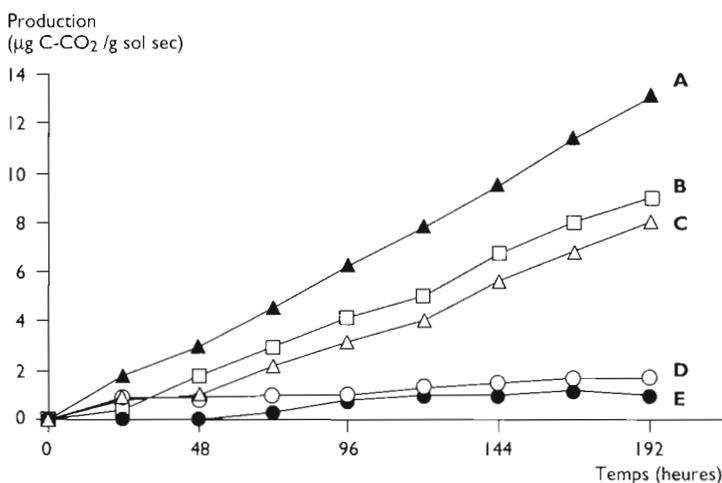
Les teneurs en matière organique (CO_t) sont en général faibles. Ce caractère est certainement dû au niveau de prélèvement (40-60 cm), car il est bien connu que la teneur en matières organiques diminue le long du profil en milieu tropical

(CAMPBELL *et al.*, 1994). On constate néanmoins que cette teneur décroît significativement le long du transect et qu'il n'y a pas de différences significatives entre les sites D et E.

Une fraction importante de la matière organique est piégée dans la biomasse microbienne, dont les valeurs sont élevées et similaires sous couvert (A et B) ; elles décroissent ensuite jusqu'à 12 m du tronc (C et D). Dans le site E, la biomasse microbienne augmente, ce qui témoigne d'un comportement particulier de ce site témoin. Cette biomasse est très sensible aux conditions du sol et les variations de la matière organique lui sont significativement corrélées ($r = 0,63$, $p < 0,1$).

La biomasse de carbone informe sur l'importance de la population microbienne sans toutefois renseigner sur son activité métabolique. C'est pourquoi la production de CO_2 cumulée pendant 8 jours, l'activité de la déshydrogénase, indicateur de l'activité métabolique des cellules, et le quotient métabolique ($q \text{ CO}_2$: quantité de CO_2 produite par heure et par unité de biomasse) ont été mesurés.

Les variations de la production cumulée de CO_2 en fonction du temps, reportées sur la figure 2, montrent que la respiration du sol est très faible et diminue du site A au site C. Elle est presque nulle au niveau du site D et du témoin (site E).



▽ Fig. 2
Variations de la production cumulée de CO_2 en fonction du temps
A (1-3 m) ; B (3-6 m) ; C (6-9 m) ; D (9-12 m) ; E (30 m).

Par ailleurs, les valeurs du quotient métabolique ($q \text{ CO}_2$) des cinq sites échantillonnés ne sont pas significativement différentes, en raison certainement de la production horaire de CO_2 qui est extrêmement faible ; elle n'est pratiquement pas mesurable.

La production de CO_2 est considérée comme un indicateur très sensible de l'activité de la biomasse du sol. À proximité du tronc (A), où la biomasse est élevée, la production de CO_2 est également élevée. Par contre, à 30 m (E), où la

biomasse microbienne est de nouveau élevée, la production de CO₂ est faible. Ce résultat indique que la biomasse n'est pas métaboliquement active à ce niveau. Cela est confirmé par les données de l'activité de la déshydrogénase. En effet, les données sur l'activité de la déshydrogénase (tabl. II) semblent être en parfait accord avec la production de CO₂. On observe une différence significative entre les sites soumis à l'influence racinaire (A, B et C) et le site D. L'activité de la déshydrogénase n'est pas décelable au niveau du témoin (E).

Les disponibilités en N minéral et en P sont aussi consignées dans le tableau II. Il existe une corrélation inverse entre les teneurs en N-NH₄⁺ et en N-NO₃⁻ ($r = -0,95, p < 0,05$). La distribution de N-NH₄⁺ est plus constante et représente la quasi-totalité de l'azote minéral dans le site témoin (E).

La teneur en P augmente de manière significative du site A au site D (+ 95 %). La disponibilité en phosphore est généralement en corrélation inverse avec l'activité de la phosphatase ($r = 0,90$). Cette activité est d'ailleurs très faible, caractéristique des niveaux enregistrés dans des milieux dégradés (GARCIA *et al.*, 1994). La teneur en P du site témoin (E) est très basse (0,71 µg.g⁻¹ sol sec), elle correspond à une forte activité de la phosphatase.

Tout comme pour l'accroissement de la biomasse microbienne, il apparaît que le site témoin possède des propriétés biologiques particulières.

Pour déterminer les groupes physiologiques de micro-organismes les plus représentés dans la biomasse microbienne, des méthodes d'extraction et de dénombrement des bactéries du sol ont été mises en œuvre. Les résultats sont présentés au tableau III.

On observe généralement une bonne correspondance entre la biomasse microbienne déterminée par fumigation et celle quantifiée par des techniques de comptage. Cette correspondance ne s'observe cependant pas entre la biomasse (tabl. II) et la quantité de bactéries évaluée par épifluorescence (tabl. III). Cela est particulièrement vérifié pour le site témoin (E) où un accroissement, quoique

∇ Tableau III – Nombre de bactéries à l'épifluorescence (NB_{épi} : log CFU.g⁻¹ sol sec) ;
groupe des bactéries efficientes pour l'azote (NEG : log CFU.g⁻¹ sol sec) ;
hétérotrophes totales (HTR : log CFU.g⁻¹ sol sec) ;
nombre de bactéries ammonificatrices et nitro-oxydantes ($\times 10^4$.g⁻¹ sol sec \pm erreur standard)
en fonction de la distance au tronc.

Site	NB _{épi}	NEG	HTR	Bactéries	
				ammonificatrices	nitro-oxydantes
A (1-3 m)	7,9	4,2	4,1	23,7±4,5	4,2±0,8
B (3-6 m)	7,5	4,0	3,9	9,2± 1,7	2,1±0,3
C (6-9 m)	7,4	4,0	3,9	28,5±3,6	2,7±0,4
D (9-12 m)	7,4	4,5	3,9	35,6±9,1	3,0±0,7
E (30 m)	7,3	3,4	3,4	1,7±nd	0,1±nd
PPDS	0,5	0,4	0,5	nd	1,9

Les valeurs rapportées correspondent à la moyenne de trois extractions. PPDS pour $p < 0,05$.
nd : non détectable. CFU : colonie formant unité.

non significatif, de la biomasse n'est pas accompagné par une augmentation similaire du nombre de bactéries. Étant donné que l'évaluation des champignons n'a pas été réalisée dans cette étude, il est difficile d'expliquer la nature de cette différence.

La valeur relative aux hétérotrophes strictes, qui sont une fraction des bactéries dénombrées à l'épifluorescence, diminue au niveau du site témoin, ce qui indique qu'une grande fraction des cellules bactériennes sont ici inactives.

Les NEG sont constants dans les zones influencées par le système racinaire de l'arbre, puis diminuent significativement à 30 m (tabl. III).

Les bactéries ammonificatrices sont peu représentées le long du transect et disparaissent pratiquement dans le site témoin. Le nombre de bactéries nitrificatrices est généralement très bas ; il est insignifiant dans le site témoin. Des résultats comparables ont été rapportés par DOMMERGUES *et al.* (1980) pour les sols sableux du Sénégal. Ce résultat explique l'absence de nitrate et le cumul d'ammonium dans le site témoin et suggère que dans ces sols pauvres la minéralisation de l'azote est régulée par les nitrificatrices. Cependant, les faibles valeurs observées dans cette étude peuvent aussi être dues aux limites de la méthode utilisée (MPN) (MAZZARINO *et al.*, 1991).

Tunisie

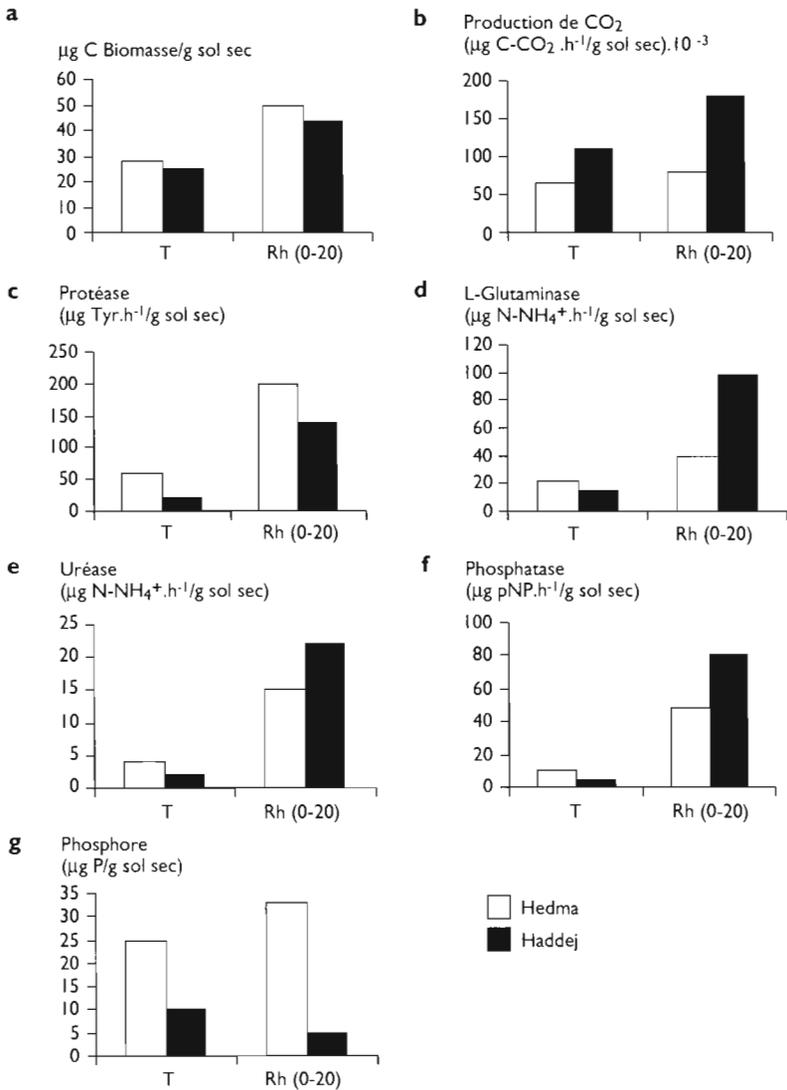
EFFET RHIZOSPHERIQUE - VARIABILITÉ INTERSITE

Le pH de l'horizon superficiel du sol témoin est basique (respectivement 8,8 à l'eau et 8,5 au KCl). Ce pH est diminué de plus d'une unité dans la rhizosphère d'*Acacia raddiana* âgé de 10 ans. La rhizosphère modifie à la fois la capacité de rétention des protons et d'absorption des éléments minéraux, ce qui détermine probablement un habitat favorable aux activités des micro-organismes et des enzymes exocellulaires, représentées sur la figure 3.

La biomasse de carbone, qui, rappelons-le, est un paramètre quantitatif de la biomasse microbienne présente dans le sol, est significativement plus élevée dans la rhizosphère d'*A. raddiana* que dans les sols témoins (fig. 3 a). Dans les deux sites de Bou Hedma et de Haddej, la biomasse est environ deux fois plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol non influencé par les racines.

La biomasse microbienne γ est relativement active, ainsi que le démontrent les valeurs de production de CO_2 . La production de CO_2 pendant 10 jours à humidité et température constantes (60 % de la capacité au champ et 25 °C) montre que la biomasse microbienne présente dans la rhizosphère des plantes analysées est très active : elle est 1,2 à près de 2 fois plus élevée que dans le sol témoin suivant les sites étudiés (fig. 3 b). Notons aussi que la respiration des sols de Tunisie est 10 fois plus élevée que celle des sols du Sénégal.

L'activité des enzymes exocellulaires (protéase, L-glutaminase et uréase) est largement plus importante sous *Acacia raddiana* que dans le sol témoin, quelle que soit la station considérée. Notons cependant que l'effet rhizosphérique est 2 à 3,5 fois plus fort à Haddej qu'à Bou Hedma (fig. 3 c, 3 d, 3 e). Il en est de même de la phosphatase (fig. 3 f). On vérifie de nouveau la relation inverse liant le P à la phosphatase.



▽ Fig. 3

Influence de la rhizosphère d'*Acacia raddiana* sur les paramètres biochimiques du sol des stations de Tunisie.

Discussion

L'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana* a été caractérisé dans deux biotopes situés au nord (Tunisie) et au sud (Sénégal) du Sahara. Cet effet a été déterminé en comparant la biomasse microbienne et sa respiration ainsi que l'activité d'un certain nombre d'enzymes impliquées dans le cycle de l'azote et du phosphore

dans des sites soumis à l'influence du système racinaire de cette espèce et dans des zones témoins. Nous avons par ailleurs éprouvé la sensibilité des indicateurs biologiques retenus.

Une faiblesse générale de l'activité biochimique et microbiologique des sols échantillonnés a tout d'abord été observée. Cela confirme que le niveau des processus biologiques dépend strictement du milieu. Les conditions d'aridité et de pauvreté édaphique (faible teneur en matières organiques, en nutriments, déficit hydrique marqué, problème de structure du sol...) engendrent un écosystème oligotrophe caractérisé par la médiocrité des activités biologiques. Dans notre étude, de nombreux paramètres se situent à la limite de détection des méthodes analytiques utilisées. Cependant, la plupart d'entre elles ont permis de mettre en évidence des différences entre sites, démontrant ainsi l'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana*.

En effet, des paramètres comme la teneur en matière organique, la biomasse microbienne, la respiration du sol, l'activité de presque toutes les enzymes impliquées dans le métabolisme de l'azote et du phosphore (à l'exception de l'uréase et de la phosphatase dans les sols sénégalais) ainsi que presque toutes les données microbiologiques présentent des valeurs plus élevées à proximité de l'arbre. Cela suggère l'existence d'un microcosme biologique dans le sol directement influencé par le système racinaire d'*Acacia raddiana*.

Cet effet rhizosphérique peut être comparé à ceux mis en évidence par GREGO *et al.* (1997) pour d'autres espèces colonisant les mêmes biotopes : *Astragalus armatus* (Tunisie) ou *Balanites aegyptiaca* et *Acacia nilotica* (Sénégal).

Dans l'ensemble, l'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana* est tout à fait similaire à celui d'*Astragalus armatus*, mais c'est l'ampleur de l'effet qui change. *Acacia raddiana* a par exemple une activité protéolytique très forte, près de dix fois plus élevée que l'activité de la même enzyme dans la rhizosphère d'*Astragalus*. Par contre, l'activité de la L-glutaminase est 2 fois plus élevée pour *Astragalus* que pour *Acacia*.

Dans la rhizosphère d'*Acacia raddiana*, l'activité d'immobilisation de l'azote pourrait être prédominante par rapport à l'activité de minéralisation des matières azotées. Il en résulterait une dégradation rapide des protéines et les aminoacides produits seraient préférablement utilisés par les micro-organismes pour la synthèse de nouvelle matière organique et non pas pour la poursuite de la minéralisation. Pour *A. armatus*, le processus de minéralisation serait au contraire prépondérant, comme l'indique l'intense activité de l'enzyme L-glutaminase.

Au Sénégal, les effets rhizosphériques d'*Acacia raddiana* et de *Balanites aegyptiaca* sont similaires quant à la biomasse microbienne, la respiration du sol et l'activité de l'uréase. Des différences notables s'observent par contre pour l'activité de la phosphatase à Dahra (GREGO *et al.*, *loc.cit.*). Sous *Acacia*, l'activité de cette enzyme diminue par rapport au témoin alors qu'elle double pratiquement sous *Balanites*. Cette différence est facilement explicable quand on sait que *Balanites* acidifie le milieu (pH témoin : 7,1, pH rhizosphère : 5,4) alors qu'*Acacia* l'alcalinise (pH témoin : 7,1, pH rhizosphère : 8,5). Les sols rhizosphériques des deux espèces sont donc très différents (plus de 3 points de pH d'écart), ce qui crée des habitats contrastés pour la fraction microbiologique et les activités enzymatiques. C'est

ce qui explique en particulier l'importance de l'activité de la phosphatase sous *Balanites*, car elle se trouve dans un milieu dont le pH est très proche de son optimum de fonctionnement.

L'effet rhizosphérique peut aussi varier avec l'âge du peuplement. En comparant cet effet dans des peuplements d'*Acacia raddiana* âgés de 10, 25 et 100 ans, GREGO *et al.* (1994) ont montré que tous les résultats obtenus avec les sols prélevés sous les vieux arbres n'étaient pas significativement différents des résultats relatifs aux sols témoins. Ce caractère est imputable à la difficulté de trouver, sous les vieux arbres, des racines jeunes métaboliquement actives.

L'effet rhizosphérique varie aussi avec les conditions stationnelles. Ainsi, l'effet rhizosphérique est pour la Tunisie nettement plus important à Haddej qu'au Bou Hedma, et pour le Sénégal à Dahra qu'à Souilène. Ces différences sont à mettre en relation avec les conditions trophiques (bilan hydrique, matière organique, nutriments).

De même, des différences notables existent entre les stations situées au nord et au sud du Sahara. La quantité de biomasse microbienne est, dans l'ensemble, plus élevée dans les sols sénégalais ; par contre, cette biomasse est près de 10 fois plus active en Tunisie. Selon INSAM (1990) des valeurs très élevées de production de CO₂ sont caractéristiques de sols ayant reçu des substrats frais facilement dégradables. Nos résultats montrent donc qu'en Tunisie *Acacia raddiana* enrichit sa rhizosphère de matériel organique soluble en quantités plus importantes qu'au Sénégal.

Les teneurs en P assimilable sont toujours plus élevées dans les sols rhizosphériques du Sénégal où la biomasse microbienne est peu active. En Tunisie, la microflore est abondante, la respiration est élevée. Les teneurs en P assimilable sont donc faibles parce que cet élément est absorbé par les micro-organismes et probablement par les végétaux eux-mêmes.

Le suivi de l'activité des enzymes extracellulaires, liées au cycle du N, comme la protéase et la glutaminase, révèle que le cycle de l'azote est plus actif dans les sols rhizosphériques de Tunisie que du Sénégal. La minéralisation de l'azote et en conséquence la disponibilité de cet élément au niveau des plantes et des micro-organismes sont meilleures en Tunisie. L'analyse des paramètres biologiques et biochimiques indique donc de meilleures conditions de fertilité en Tunisie.

Notons enfin que cette étude a permis d'éprouver la sensibilité d'un certain nombre de bio-indicateurs.

Ainsi la biomasse microbienne, déjà identifiée par GREGO *et al.* (1996) comme un bio-indicateur sensible, donne des indications précoces sur la dégradation ou la restauration des sols (GARCIA *et al.*, 1994).

L'activité de la déshydrogénase a été un indicateur sensible dans notre cas. Elle est largement considérée comme un bon indicateur pour tester l'activité biologique des sols (TREVORS, 1984). Cependant, certains auteurs ont récemment rapporté qu'elle peut être influencée par de nombreux facteurs et concluent que, pour être valable, une comparaison écologique des sols devrait prendre en compte d'autres propriétés microbiologiques (GARCIA *et al.*, 1994 ; GARCIA et HERNANDEZ, 1997).

Le quotient métabolique (qCO_2) est un paramètre sensible mais controversé pour tester quantitativement l'activité métabolique de la biomasse microbienne (WARDLE et GHANI, 1995 ; GREGO et al., 1998). Certains auteurs (INSAM et DOMSCH, 1988 ; GREGO et al., 1996) considèrent que le qCO_2 est un paramètre approprié pour évaluer les changements d'état des communautés microbiennes dans les écosystèmes jeunes et mûres. Dans cette étude, les valeurs du quotient métabolique, en relation avec les très faibles taux de CO_2 dégagés par heure, ne donnaient pas de différences significatives entre les différents sites échantillonnés. Ce résultat indique que ce paramètre n'est pas un bio-indicateur utilisable dans ces conditions écologiques extrêmes, comme l'ont déjà rapporté GARCIA et al. (1994) dans une étude antérieure.

Conclusion

L'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana* a été caractérisé dans deux biotopes situés au nord (Tunisie) et au sud (Sénégal) du Sahara.

Il est tout d'abord apparu que les activités biochimique et microbiologique des sols échantillonnés sont dans l'ensemble faibles et témoignent de conditions oligotrophes. Cependant, nous avons pu montrer, grâce à la sensibilité des indicateurs, que la presque totalité des paramètres suivis est influencée par la présence du système racinaire, démontrant ainsi un « effet rhizosphère ».

L'effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana* est tout à fait comparable à ceux d'autres espèces des zones étudiées (*Astragalus armatus*, *Balanites aegyptiaca*...), mais c'est l'ampleur de l'effet qui permet de les distinguer.

Cet effet rhizosphérique d'*Acacia raddiana*, varie avec l'âge du peuplement et les conditions trophiques (bilan hydrique, matière organique, nutriments) qui caractérisent les stations, notamment celles situées au nord et au sud du Sahara.

Les résultats obtenus permettent de confirmer l'intérêt que peut présenter *A. tortilis* subsp. *raddiana* dans les stratégies de réhabilitation des zones dégradées.

Auteurs

**S. Grego, M. C. Moscatelli,
Ē. Di Mattia, S. Marinari,
I. Cacciari**
DABAC,
Universita della Tuscia,
01100 Viterbo, Italie

Références bibliographiques

- AKPO L. E.,**
1992 – *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques.* Thèse 3^e cycle, UCAD Dakar, 174 p.
- AKPO L. E.,**
1998 – *Effet de l'arbre sur la végétation herbacée dans quelques phytocénoses au Sénégal. Variation selon un gradient climatique.* Thèse doct. d'État, UCAD Dakar, 133 p.
- ALEF K., NANNIPIERI P., (eds),**
1995 – *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry.* London, Academic Press.
- BILLE J. C.,**
1977 – *Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien.* Paris, Orstom, Trav. Doc., 65, 82 p.
- BELSKY A. J., AMUNDSON R. G., DUXBURY J. M., RIHA S. J., ALI A. R., MWONGA S. M.,**
1989 – The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology*, 26 : 1005-1024.
- BURNS R. G.,**
1985 – The rhizosphere: microbial and enzymatic gradients and prospects for manipulation. *Pédologie*, 35 (3) : 283-295.
- CAMPBELL B. M., FROST P., KING J. A., MAWANZA M., MHLANGA L.,**
1994 – The influence of trees on soil fertility on two contrasting semi-arid soil types at Matopos, Zimbabwe. *Agroforestry Systems*, 28 : 159-172.
- DOMMERMUES Y., GARCIA J. L., GANRY F.,**
1980 – « Microbiological considerations of the N-cycle in West African ecosystems ». In Rosswall T., ed : *Nitrogen Cycling in West African Ecosystems*, SCOPE/UNEP Workshop, Ibadan, December 1978, Stockholm, Royal Swedish Academy of Sciences : 55-72.
- DORAN J. W., PARKIN T. B.,**
1994 – « Defining and assessing soil quality ». In Doran J. W., Coleman D. C., Bezdicsek D. F., Stewart B. A., eds : *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*, Wisconsin, Madison, SSSA Special Publication n° 35 : 3-22.
- GARCIA C., HERNANDEZ T.,**
1997 – Biological and biochemical indicators in derelict soils subject to erosion. *Soil Biol Biochem.*, 29 (2) : 171-177.
- GARCIA C., HERNANDEZ T., COSTA F.,**
1994 – Microbial activity in soils under Mediterranean environmental conditions. *Soil Biol Biochem.*, 26 (9) : 1185-1191.
- GREGO S., CACCIARI I., BADALUCCO L., DE CESARE F., QUATRINI P., MOSCATELLI M. C.,**
1994 – « Analyses biochimiques et biologiques des sols du Bou Hedma et de Haddej (Tunisie) ». In Grouzis M., éd. : *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement des formations pluristrates*, Dakar, Orstom, rapport de deuxième année, Contrat Union européenne, STD3, TS3*CT92-0047 : 1-23.
- GREGO S., BENEDETTI A., DELL'ORCO S., ROSSI G., MARINARI S., BADALUCCO L.,**
1996 – Agricultural practices and biological activity in soil. *Fresenius Environmental Bulletin*, 5 : 282-288.
- GREGO S., CACCIARI I., BADALUCCO L., MARINARI S., DI MATTIA E., MOSCATELLI M. C.,**
1997 – « Biochimie de la rhizosphère ». In Grouzis M., éd. : *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement des formations pluristrates*, Dakar, Orstom, Rapport final, Contrat Union européenne STD3, TS3*CT92-0047 : 121-129.

- GREGO S., MARINARI S., MOSCATELLI M. C., BADALUCCO L.,**
1998 – Effect of ammonium nitrate and stabilised farmyard manure on microbiological biomass and metabolic quotient of soil under *Zea mays*. *Agr. Med.*, 128 : 132-137.
- GREGO S., DI MATTIA E., MOSCATELLI M. C., CACCIARI I.,**
2000 – « Functional diversity of microbial communities present in the rhizosphere of *Acacia tortilis*: an ecophysiological approach ». In Floret Ch., Pontanier R., éd. : *La jachère en Afrique tropicale*, Paris, John Libbey Eurotext : 300-307.
- GROUZIS M., (éd.),**
1991 – *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement des formations pluristrates.* Contrat Union européenne STD3, TS3*CT92-0047, Dakar, Orstom, 80 p.
- GROUZIS M., (éd.),**
1997 – *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement des formations pluristrates.* Dakar, Orstom, Contrat Union européenne STD3, TS3*CT92-0047, rapport final, 166 p.
- GROUZIS M., AKPO L. E.,**
1997 – Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*, 35 : 285-296.
- HERMAN R. P., PROVENCIO K., HERRERA MATOS J., TORREZ R. J.,**
1995 – Resource islands predict the distribution of heterotrophic bacteria in Chihuahuan desert soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 61 : 1816-1821.
- INSAM H., DOMSCH K. H.,**
1988 – Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation sites. *Microb. Ecol.*, 15 : 177-188.
- INSAM H.,**
1990 – Are the soil microbiol biomass and basal respiration governed by the climatic regime? *Soil Biol. Biochem.*, 22 (4) : 525-532.
- LINDAHL V., BAKKEN L. R.,**
1995 – Evaluation of methods for extraction of bacteria from soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 16 : 135-142.
- MAZZARINO M. J., OLIVA L., ABRIL A., ACOSTA M.,**
1991 – Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). *Plant and Soil*, 138 : 85-98.
- NANNIPIERI P., CECCANTI B., GREGO S.,**
1990 – « Ecological significance of the biological activity in soil ». In Bollag J. M., Stotzky G., eds : *Soil Biochemistry*, New York & Basel, Marcel Dekker Inc., vol. VI : 293-356.
- TREVORS J. T.,**
1984 – Dehydrogenase activity in soil. A comparison between the INT and TTC assay. *Soil Biol and Biochem.*, 19 : 703-707.
- VANCE E. D., BROOKES P. C., JENKINSONS D. S.,**
1987 – An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.*, 19 : 703-707.
- WARDLE D. A., GHANI A.,**
1995 – A critique of the microbial metabolic quotient (qCO_2) as a bioindicator of disturbance and ecosystem development. *Soil Biol Biochem.*, 27 : 1601-1610.