

Gestion et valorisation des ressources microbiennes des sols pour une revégétalisation durable des milieux sahéliens

ROBIN DUPONNOIS

IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2.
Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), Montpellier: France
Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISRA/UCAD.
Centre de Recherche de Bel Air: Dakar: Sénégal

MOHAMED HAFIDI

Laboratoire Ecologie et Environnement. Faculté des Sciences Semailia.
Université Cadi Ayyad. Marrakech. Maroc

IBRAHIMA NDOYE

Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISRA/UCAD.
Centre de Recherche de Bel Air: Dakar: Sénégal
Université Cheikh Anta Diop de Dakar (UCAD).
Faculté des Sciences et Techniques. Département de biologie végétale. Dakar: Sénégal

ANTOINE GALIANA

IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2.
Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), Montpellier: France

BERNARD DREYFUS

IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2.
Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), Montpellier: France

YVES PRIN

IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2.
Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), Montpellier: France

Résumé

Les perturbations observées dans la structuration du couvert végétal (diversité spécifique, abondance) permettent généralement d'évaluer l'impact des phénomènes de désertification dans l'évolution spatio-temporelle de la strate herbacée, arbustive et arborée. Parallèlement, la dégradation du couvert végétal aggrave les effets néfastes des processus d'érosion éolienne et hydrique sur la qualité des sols, en altérant leurs caractéristiques physiques, chimiques et biologiques. Plus particulièrement, la structure et la diversité fonctionnelle de la microflore tellurique, composante fondamentale dans la dynamique des principaux cycles biogéochimiques des sols

(C, N et P), sont significativement modifiées et peuvent ne plus remplir leur rôle quant au maintien durable de la fertilité des sols et en conséquence, une productivité optimale de l'agro-système ou de l'écosystème. Parmi les composantes microbiennes majeures particulièrement sensibles à la désertification figurent les champignons mycorhiziens, microorganismes évoluant en symbiose avec les plantes et qui sont considérés comme des éléments clés dans le bio-fonctionnement du sol. Ces symbiotes fongiques optimisent la nutrition minérale des plantes (N, P) ainsi que leur résistance aux stress biotiques et abiotiques environnementaux.

La gestion de cette ressource microbienne pour améliorer la croissance des plantes dans des sols dégradés est généralement envisagée selon deux approches : (i) une gestion du potentiel mycorhizien par des plantes hautement mycotrophes (ou plantes facilitatrices) ou (ii) un apport en masse d'une souche mycorhizienne préalablement sélectionnée pour un caractère donné (mycorhization contrôlée).

Cet article présente les principaux acquis scientifiques et techniques obtenus au cours de ces dernières années montrant l'importance de la symbiose mycorhizienne dans la croissance des arbres et dans la réussite des plantations expérimentales en milieu aride, dans les zones méditerranéennes et sahéliennes. Ces résultats permettent également de proposer certains aménagements dans les itinéraires sylvicoles classiques pour valoriser pleinement les propriétés de la symbiose mycorhizienne afin d'assurer un maintien durable des opérations de revégétalisation des milieux dégradés.

Mots clés

SYMBIOSE MYCORHIZIENNE, MICROFLORE DU SOL, REFORESTATION, DÉSSERTIFICATION

Introduction

Dans les milieux arides et semi-arides, le phénomène de désertification des terres a pris une ampleur croissante au cours de ces dernières décennies du fait de conditions climatiques particulièrement drastiques (longues périodes de sécheresse, précipitations irrégulières) conjuguées aux activités anthropiques (surexploitation des ressources naturelles, irrigation, surpâturage, etc.) (Francis & Thornes, 1990). La désertification est liée à une altération de la structure du couvert végétal (diversité spécifique, abondance) mais aussi des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (structure du sol, biodisponibilité en éléments nutritifs, activité microbienne, etc.) (Garcia *et al.*, 1997 ; Requena *et al.*, 2001). En effet, du fait de l'exposition des sols à l'érosion éolienne et hydrique, la diversité génétique et fonctionnelle de la microflore tellurique se trouve particulièrement affectée par ces dysfonctionnements d'ordre biotique et abiotique. Parmi les composantes microbiennes des sols sensibles à la désertification figurent les champignons mycorhiziens dont la diversité et l'abondance sont significativement réduites (Bethlenfalvay &

Schüepp, 1994). Les champignons mycorhiziens jouent un rôle majeur dans l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes végétaux terrestres (Boucher *et al.*, 1982). Outre leur impact direct sur le développement de la plante *via* principalement une amélioration de la nutrition minérale de la plante hôte, il a été récemment démontré que la structure du couvert végétal ainsi que son développement étaient intimement liés à l'établissement de la symbiose mycorhizienne (Odum, 1959 ; Van der Heijden *et al.*, 1998). La capacité d'une espèce végétale à tolérer un stress d'origine biotique ou abiotique est également fortement dépendante du degré d'établissement et de fonctionnement des relations symbiotiques entre le champignon et la plante hôte (Odum, 1959 ; Barea *et al.*, 1997). Il est aussi maintenant parfaitement démontré que la symbiose mycorhizienne conditionne le fonctionnement microbien des sols *via* son influence sur certains groupes bactériens impliqués dans le déroulement des principaux cycles biogéochimiques (N, P et C) (Frey-Klett *et al.*, 2005).

Afin de réhabiliter ces sols dégradés et d'installer durablement un couvert végétal, un axe d'intervention serait de remédier à ces carences en propagules mycorhiziennes en (i) inoculant en masse une souche de champignon lors de la phase d'élevage des plants en pépinière (mycorhization contrôlée) (Duponnois *et al.*, 2005, 2007) et/ou (ii) en augmentant le potentiel mycorhizien des sols par l'introduction dans les itinéraires sylvicoles de plantes hautement mycotrophes et rudérales (plantes nurses) susceptibles de stimuler le développement des symbiotes fongiques dans le sol (Duponnois *et al.*, 2001 ; Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Le choix entre ces deux pratiques repose sur le degré d'infection naturelle de la zone à revégétaliser. Un faible niveau d'infection peut être dû à l'absence ou à la rareté des champignons mycorhiziens dans le sol (sites perturbés, remblais, etc.) et l'apport artificiel de souches fongiques efficaces sera nécessaire pour procurer un gain significatif de production. Si le niveau d'infection est plus élevé (sites peu perturbés, etc.), il sera alors possible d'augmenter l'abondance des propagules mycorhiziennes infectieuses *via* l'introduction de plantes pionnières hautement mycotrophes.

Les conditions environnementales rencontrées sur le tracé de la « Grande Muraille Verte » (aridité, carences minérales des sols, etc.) représentent un champ expérimental exceptionnel pour valoriser les propriétés de la symbiose mycorhizienne selon les différents processus d'intervention décrits précédemment. Toutefois l'effet bénéfique de la symbiose mycorhizienne sur la croissance de la plante hôte et sur le rôle potentiel du champignon dans l'amélioration de la tolérance de la plante vis-à-vis de stress d'origine biotique et abiotique a souvent été étudié en conditions contrôlées (expériences en serre ou en conditions axéniques). Il n'existe actuellement que très peu d'exemples où cette biotechnologie a été testée en conditions naturelles et ceci plus particulièrement dans les régions arides et semi-arides.

Le principal objectif de cet article sera de présenter des résultats d'expériences de mycorhization contrôlée ou de gestion du potentiel mycorhizien des sols par des plantes nurses, menées dans des zones arides (Ex : Sénégal) ou méditerranéennes (Ex : Maroc) et de démontrer l'intérêt d'introduire dans les itinéraires sylvicoles le facteur « mycorhizes » afin d'optimiser les performances des formations forestières naturelles ou artificielles.

La mycorhization contrôlée : mode opératoire et impact sur le développement de l'arbre

En ce qui concerne le domaine de la foresterie, de nombreux résultats expérimentaux ont montré que (i) le développement normal des arbres était atteint lorsque le taux d'infection mycorhizienne est élevé et (ii) l'efficacité de la symbiose en terme de bénéfice pour la plante hôte dépendait du champignon associé (Smith & Read, 2008). Ces acquis scientifiques ont permis d'envisager une « mycorhization contrôlée » des plants forestiers lors de la phase d'élevage en pépinière en sélectionnant des souches fongiques performantes pour les introduire dans les systèmes culturaux forestiers. Deux facteurs déterminent l'efficacité de la mycorhization contrôlée : la fertilité chimique du sol et le potentiel mycorhizien du sol de la zone à reboiser.

La relation entre le niveau de fertilité chimique du sol (P assimilable, N total) et la réponse de la plante hôte à l'inoculation mycorhizienne est schématisée dans la figure 1. L'effet positif du champignon se manifeste principalement lorsque la fertilité des sols est très faible. L'utilisation de la mycorhization contrôlée est donc particulièrement adaptée aux opérations de réhabilitation de sols dégradés qui présentent généralement de fortes carences en éléments minéraux et plus particulièrement en phosphore assimilable. D'autre part, les sols exposés aux phénomènes d'érosion présentent également un déficit en propagules mycorhiziennes (Duponnois *et al.*, 2001). Cette carence permet indirectement une meilleure efficacité de l'apport artificiel de champignon mycorhizien qui procure un gain significatif de production pour la plantation.

Exemples d'expériences de mycorhization contrôlée réalisées au Sénégal (Duponnois *et al.*, 2005, 2007)

L'effet de la mycorhization d'un acacia australien, *Acacia holosericea*, par des champignons ectomycorhiziens appartenant aux genres *Pisolithus* et *Scleroderma* a été étudié au Sénégal en conditions contrôlées (expériences en serre) et en conditions naturelles. Les résultats obtenus montrent que l'inoculation fongique stimule de manière spectaculaire la croissance des plants pendant leur phase d'élevage en pépinière mais également l'établissement de la symbiose fixatrice d'azote (Symbiose résultant de l'association entre la légumineuse et des bactéries du groupe des rhizobia) (Tableau 1). Ces interactions symbiose mycorhizienne/symbiose fixatrice d'azote ont été très étudiées chez les arbres du genre *Acacia* et de nombreux résultats témoignent des liens très étroits qui régulent le fonctionnement de ces 2 types de symbiose (André *et al.*, 2003, 2005).

Les plants inoculés ont été transférés dans 2 sites localisés au sud du bassin arachidier au Sénégal (site A : village de NGane, 14°10'N-17°50'W ; site B : village de Sonkorong, 13°45'N-15°40'W). La crise de transplantation, fréquemment observée dans les opérations de reboisement en milieu aride, était très limitée chez les plants mycorhizés (3 % de mortalité chez les plants mycorhizés alors qu'elle était de 19 % chez les plants non mycorhizés) (Duponnois *et al.*, 2005). L'effet bénéfique de

l'inoculation fongique sur la croissance des arbres a été mesuré dans toutes les plantations expérimentales (Tableau 2). En prenant comme exemple l'expérience EC13 (18 mois de plantation) et en considérant le rendement à l'hectare pour une densité de plantation de 1 100 plants à l'hectare, la production ligneuse chez les plants mycorhizés était de 18,4 t ha⁻¹ alors que chez les plants non mycorhizés, elle était de 3,2 t ha⁻¹ soit un coefficient multiplicateur de 5,75 (Duponnois *et al.*, 2007). Pour l'ensemble des plantations, les gains procurés par l'inoculation mycorhizienne ont varié de x 1,35 (EC11) à x 5,75 (EC13) (Tableau 2).

Exemple d'une expérience de mycorhization contrôlée réalisée au Maroc (Ouahmane *et al.*, 2007)

Cette expérience de mycorhization contrôlée a été réalisée dans la vallée de N'Fis (Haut Atlas, Maroc) au niveau de la station forestière d'Idni (8°17'02" W, 31°54'34" N, Altitude : 1 700 m) en utilisant le cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica*), inoculé ou non lors de la phase d'élevage en pépinière par un mélange de souches de champignons mycorhiziens à arbuscules. L'effet mycorhizien a été de nouveau observé au terme de la phase pépinière (stimulation de la croissance des parties aériennes et racinaires, augmentation des teneurs en N et P des parties aériennes, etc.) (Ouahmane *et al.*, 2007). Une année après la mise en place de la plantation, la mortalité cumulée des plants mycorhizés était de 15 % alors que celle des plants témoins (non inoculés) était de 38 %. La croissance en hauteur des plants a également été suivie au cours de cette période. La figure 2 montre que l'accroissement en hauteur est significativement plus élevé chez les plants mycorhizés, plus particulièrement à la sortie de la période estivale lors de l'apparition des premières pluies. Ce résultat montre que la symbiose mycorhizienne permet une meilleure utilisation des réserves hydriques du sol. Cet effet bénéfique du champignon sur l'alimentation hydrique de la plante résulte vraisemblablement du fait que les plants mycorhizés ont une meilleure croissance racinaire, qui, en association avec le mycelium extramatriciel, leur permet de prospecter un volume plus large de sol (Fitter, 1985 ; Koide, 1993). Ainsi, outre un effet bénéfique de la symbiose mycorhizienne sur la croissance de la plante *via* une amélioration de la nutrition minérale (principalement pour le phosphore, principale carence des sols tropicaux), ce processus symbiotique permet également aux jeunes arbres d'avoir un meilleur accès à l'eau et ainsi de mieux résister au stress hydrique, plus particulièrement dans les premiers mois de la plantation.

Utilisation de plantes nurses pour accroître les performances des plantations forestières

Le couvert végétal des zones arides et semi-arides est généralement organisé suivant une mosaïque de poches de végétation (patchy distribution) constituées par des espèces végétales pionnières (Francis & Thorne, 1990). Ces plantes étant particulièrement

adaptées aux conditions de stress rencontrées dans ces régions, il a été envisagé de les utiliser en tant que « plantes facilitatrices » pour favoriser le développement des essences forestières retenues dans les programmes de reboisement au Maroc. L'hypothèse scientifique sur laquelle reposent les modalités de cette pratique culturale est « *qu'il est possible de simuler l'évolution naturelle d'un écosystème forestier tout en raccourcissant les différentes étapes de ce processus* ».

Ainsi des arbustes fréquemment observés dans les écosystèmes forestiers dégradés ont été identifiés dans le Haut Atlas Marocain. Il a été ensuite démontré que le sol influencé par ces plantes (Ex : *Lavandula multifida*) constituait un substrat de culture hautement favorable à la croissance du cyprès (Tableau 3) (Ouahmane *et al.*, 2006a). Afin d'évaluer les possibles interconnexions susceptibles de s'établir entre les 2 types de plantes, plante nurse/essence forestière, des co-cultures associant *L. multifida* et une espèce de Cyprès (*C. arizonica*) ont été réalisées en conditions contrôlées (Ouahmane *et al.*, 2006b). L'effet bénéfique de la présence de la plante nurse (*L. multifida*) sur la croissance en hauteur des plants de cyprès étant comparable à l'effet du champignon mycorhizien, *Glomus intraradices* (Fig. 3), il est hautement probable que l'arbuste exerce un effet promoteur sur le développement du potentiel mycorhizien des sols qui profitera au cyprès. Ainsi, des ponts mycéliens pourront associer les 2 plantes partenaires et permettront des échanges de type trophique entre les 2 espèces végétales. Toutes ces expériences ont été réalisées en conditions contrôlées et les résultats obtenus doivent être vérifiés en milieu naturel. Des plantations expérimentales associant le cyprès et certaines espèces de plantes « nurses » sont en cours de réalisation au Maroc.

Conclusion

L'ensemble des résultats qui ont été présentés dans ce document montre clairement l'intérêt de valoriser la symbiose mycorhizienne dans les opérations de reboisement des zones dégradées.

Pour chaque date, les valeurs indexées par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après le test de Newman-Keul ($p < 0,05$).

Son potentiel se manifestant préférentiellement dans des sols carencés en éléments nutritifs et faiblement colonisés par une microflore mycorhizienne, la symbiose mycorhizienne apparaît comme un « outil » fondamental pour assurer l'installation durable d'un couvert forestier et optimiser sa productivité. Toutefois, malgré les nombreux travaux qui ont démontré tout l'intérêt de ce phénomène symbiotique pour la croissance de la plante dans des environnements dégradés, l'introduction dans les itinéraires sylvicoles de cette dimension microbiologique est encore très discrète. Il convient alors de s'interroger sur les raisons de ce manque d'intérêt de la part des acteurs du monde de la foresterie pour cette biotechnologie. Le

facteur limitant majeur semble être le surcoût financier occasionné par l'inoculation fongique. Il est ainsi nécessaire de limiter les apports de biomasse fongique afin de rentabiliser cette pratique. L'utilisation de poudre de termitière dans le processus de mycorhization contrôlé peut diminuer de manière significative la quantité d'inoculum fongique requise (Duponnois, 2008). En conséquence, des actions de démonstration et de sensibilisation sont à entreprendre rapidement en s'appuyant sur des plantations expérimentales de démonstration qui manquent cruellement en Afrique de l'Ouest et en Afrique du Nord.

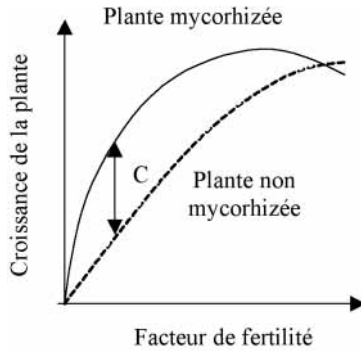


Figure 1.

Effet de la fertilité du sol sur l'efficacité de la mycorhization en terme de gain de croissance (C) pour la plante hôte (d'après Garbaye, 1988).

Tableau 1.

Effet de l'inoculation par différentes souches de champignons ectomycorhiziens sur la croissance de *Acacia holosericea* et sur la symbiose fixatrice d'azote après 4 mois de culture en conditions contrôlées (D'après Duponnois et al., 2005).

Paramètres mesurés	Traitements			
	Témoin	<i>Pisolithus albus</i> CO1024	<i>P. albus</i> IR100	<i>Scleroderma dictyosporum</i> IR109
Biomasse aérienne (mg poids sec)	652 a ⁽¹⁾	1310 b	1515 b	1382 b
Biomasse racinaire (mg poids sec)	378 a	470 a	762 b	494 a
Nombre de nodules de Rhizobium par plant	9,5 a	14,8 a	11,2 a	34,6 b
Poids total des nodules de Rhizobium par plant	3 a	34 b	8 a	58 c
Taux de mycorhization (%)	-	20,8 a	25,2 a	53,4 b

⁽¹⁾ Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après le test de Newman-Keul ($p < 0,05$).

Tableau 2.
Diamètre, hauteur et paramètres de croissance des arbres inoculés ou non par *Pisolithus albus* souche IR100 dans les différentes plantations expérimentales de *Acacia holosericea* réalisées au Sénégal.
D'après Duponnois et al. (2007)

Plantations	Sites	Durée	Paramètres de croissance							
			SD ⁽¹⁾	H	PB	SBB	VB	TB	LiB	
EC7	A	30 mois	Non inoculé	9,9 a ⁽²⁾	4,39 a	13,2 a	11,8 a	17,9 a	42,6 a	1,7 a
<i>P. albus</i> IR100			13,8 b	4,93 b	27,4 b	24,7 b	42,5 b	91,6 b	3,6 b	
EC8	B	18 mois	Non inoculé	2,7 a	2,49 a	0,77 a	0,64 a	0,60 a	2,11 a	0,08 a
<i>P. albus</i> IR100			3,3 b	2,82 b	1,20 b	1,00 b	1,02 b	3,37 b	0,13 b	
EC9	B	18 mois	Non inoculé	2,6 a	2,43 a	0,71 a	0,59 a	0,55 a	1,94 a	0,07 a
<i>P. albus</i> IR100			3,5 b	2,87 b	1,36 b	1,15 b	1,19 b	3,86 b	0,15 b	
EC10	B	18 mois	Non inoculé	2,5 a	2,37 a	0,65 a	0,54 a	0,49 a	1,77 a	0,07 a
<i>P. albus</i> IR100			4,3 b	3,15 b	2,14 b	1,82 b	2,03 b	6,21 b	0,24 b	
EC11	B	18 mois	Non inoculé	5,7 a	3,63 a	3,96 a	3,42 a	4,24 a	11,89 a	0,47 a
<i>P. albus</i> IR100			6,5 b	3,81 a	5,28 b	4,59 b	5,97 b	16,11 b	0,64 b	
EC13	A	18 mois	Non inoculé	3,1 a	2,60 a	1,04 a	0,88 a	0,86 a	2,91 a	0,11 a
<i>P. albus</i> IR100			6,6 b	3,81 b	5,46 b	4,75 b	6,21 b	16,68 b	0,66 b	

⁽¹⁾ SD : Diamètre du tronc (cm) ; H : Hauteur (m) ; LB : Biomasse foliaire (kg par arbre) ; SBB : Biomasse des branches (kg par arbre) ; VB : Biomasse ligneuse (kg par arbre) ; a TB : Biomasse totale (kg par arbre) ; LiB : Biomasse de la litière (kg m⁻²). ⁽²⁾ : Pour chaque expérience, les données d'une même colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes (p < 0,05).

Tableau 3.
Croissance de *C. atlantica* dans des sols prélevés sous *L. dentata*, *L. stoechas*, *T. satureioides*, *C. atlantica* ou hors couvert (témoin) après 6 mois de culture en conditions contrôlées
(D'après Ouahmane et al., 2006a).

	Origines des sols				
	Hors couvert	<i>L. dentata</i>	<i>L. stoechas</i>	<i>T. satureioides</i>	<i>C. atlantica</i>
Hauteur (cm)	14,2 a ⁽¹⁾	18,6 b	21,0 cd	23,0 d	19,4 bc
Biomasse aérienne (mg poids sec)	330 a	634 bc	738 c	666 bc	486 ab
Biomasse racinaire (mg poids sec)	76 a	176 c	157 bc	115 abc	104 ab
N (mg par plant)	0,785 a	1,559 b	1,823 c	2,029 d	1,480 b
P (mg par plant)	0,033 a	0,107 c	0,115 c	0,147 d	0,090 b
K (mg par plant)	3,71 a	9,54 b	26,53 c	25,16 c	8,58 b
Taux de mycorhization (%)	35 a	48 b	50 b	75 c	54 b

⁽¹⁾ Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après les test de Newman-Keul ($p < 0,05$).

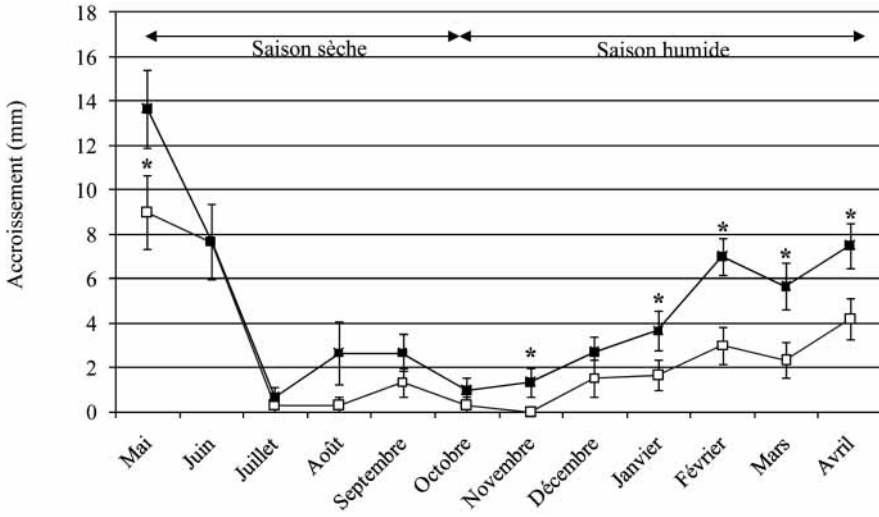


Figure 2.

Accroissement en hauteur des plants de *Cupressus atlantica* préalablement inoculés ou non (plants témoins) par un mélange de champignon mycorhiziens arbusculaires au cours de la première année de plantation.

□ : plants non inoculés, ■ : plants inoculés.

Pour une date donnée, les mesures indexées par un astérisque signifient que les données sont significativement différentes ($p < 0,05$).

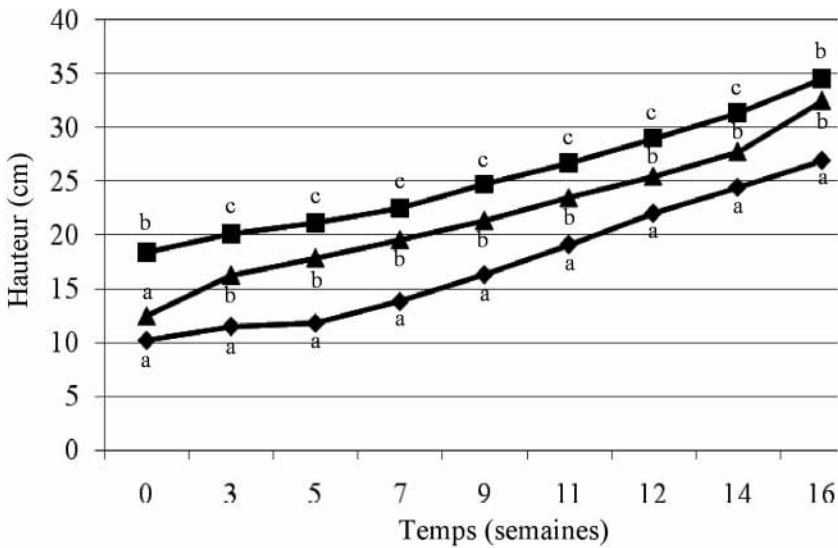


Figure 3.

Evolution de la croissance de *C. arizonica* dans différents traitements.

◆ : *C. arizonica* cultivé seul,

■ : *C. arizonica* cultivé en association avec *L. multifida*

et ▲ : *C. arizonica* inoculé par le champignons mycorhizien *Glomus intraradices*.

D'après Ouahmane et al. (2006b).

Références

- André, S., Neyra, M. & Duponnois, R. (2003). Arbuscular mycorrhizal symbiosis changes the colonization pattern of *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* rhizosphere by two strains of *Rhizobia*. *Microb. Ecol.*, 45 :137-144.
- André, S., Galiana, A., Le Roux, C., Prin, Y., Neyra, M. & Duponnois, R. (2005). Ectomycorrhizal symbiosis enhanced the efficiency of inoculation with two *Bradyrhizobium* strains and *Acacia holosericea* growth. *Mycorrhiza*, 15 : 357-364.
- Azcon-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldan, A., Bautist, S., Vallejo, R. & Barea, J.M. (2003). Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Appl. Soil Ecol.*, 22: 29-37.
- Barea, J.M., Azcon-Aguilar, C., Azcon, R., 1997. Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere micro-organisms within the context of sustainable soil-plant systems. In : Gange, A.C., Brown, V.K. (Eds.), *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Science, Cambridge, pp. 65-77.
- Bethlenfalvay, G.J. & Schuëpp, H. (1994). Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. In : Gianinazzi, S., Schuëpp, H. (Eds.), *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 171-313.
- Boucher, D.H., James, S. & Keeler, K.H. (1982). The ecology of mutualism. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 315-347.
- Duponnois, R., Plenchette, C., Thioulouse, J. & Cadet, P. (2001). The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Appl. Soil Ecol.*, 17 : 239-251.
- Duponnois, R., Founoune, H., Masse, D. & Pontanier R. (2005). Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal : growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity. *For. Ecol. Manage.*, 207 : 351-362.
- Duponnois, R., Plenchette, C., Prin, Y., Ducouso, M., Kisa, M., Bâ, A.M. & Galiana, A. (2007). Use of mycorrhizal inoculation to improve reafforestation process with Australian *Acacia* in Sahelian ecozones. *Ecol. Eng.*, 29 :105-112.
- Duponnois, R. (2008). Nouvelles compositions d'inocula fongiques, leur procédé de preparation et leur application à l'amélioration de la croissance des cultures. Brevet d'invention N°06 06793.
- Fitter, A.H. (1985). Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytol.* 99, 257-265.
- Francis, D.F. & Thornes, J.B. (1990). Matorral : erosion and reclamation. In : Albaladejo, J., Stocking, M.A., Diaz, E. (Eds.), *Soil Degradation and Rehabilitation in Mediterranean Environmental Conditions*. CSIC, Murcia, Spain, pp. 87-115.
- Frey-Klett, P., Chavatte M., Clause, M. L., Courrier, S., Le Roux, C., Raaijmakers, J., Martinotti, M. G., Pierrat, J. C. & Garbaye, J. (2005). Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytol.*, 165 : 317-328.
- Garbaye, J. (1988). Les plantations forestières tropicales. *Bois & Forêts des Tropiques*, 216 : 23-34.
- Garcia, C., Hernandez, T., Roldan, A. & Albaladejo, L. (1997). Biological and biochemical quality of a semiarid soil after induced revegetation. *J. Environ. Qual.*, 26 : 1116-1122.
- Koide, R. (1993). Physiology of the mycorrhizal plant. *Adv. Plant Pathol.*, 9: 33-54.
- Odum, E.P. (1959). *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia, 546 pp.
- Ouahmane, L., Duponnois, R., Hafidi, M., Kisa, M., Boumezzough, A., Thioulouse, J. & Plenchette, C. (2006a). Some Mediterranean plant species (*Lavandula* spp. and *Thymus satureioides*) act as potential "plant nurses" for the early growth of *Cupressus atlantica*. *Plant Ecol.*, 185 : 123-124.

- Ouahmane, L., Hafidi, M., Kisa, M., Boumezouch, A., Thioulouse, J. & Duponnois, R. (2006b). *Lavandula* species as a source of arbuscular mycorrhizal propagules facilitating the early development of *Cupressus arizonica*. *Appl. Soil Ecol.*, 34 : 190-199.
- Ouahmane, L., Hafidi, M., Thioulouse, J., Ducouso, M., Kisa, M., Prin, Y., Galiana, A., Boumezzough, A. & Duponnois, R. (2007). Improvement of *Cupressus atlantica* Gaussen growth by inoculation with native arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Appl. Microbiol.*, 103 : 683-690.
- Requena, N., Perez-Solis, E., Azcon-Aguilar, C., Jeffries, P. & Barea, J.M. (2001). Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol.* 67 : 495-498.
- Smith, S. & Read, J. (2008). Mycorrhizal symbiosis, 3rd edn. Clarendon Press, Oxford
- Van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69-72.