

## **FERTILITE DES SOLS ET GESTION DU POTENTIEL INFECTIEUX MYCORHIZIEN**

par Bilgo A.<sup>1,2</sup>, Sanon A.<sup>2</sup>, Sangaré S. K.<sup>1</sup>, Dabire P.<sup>1</sup>, Hien V.<sup>1</sup>, Duponnois R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire Sol-Eau-Plante (SEP). Institut de l'environnement et de recherches agricoles (Inera). 01 BP 476 Ouagadougou. Burkina Faso.

<sup>2</sup> Institut de recherche pour le développement (IRD). Centre de Ouagadougou. 01 BP 182 Ouagadougou. Burkina Faso.

<sup>3</sup> IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2, Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM), Campus international de Baillarguet. Montpellier, France.

## 1. INTRODUCTION

Au Burkina Faso, la forte croissance démographique et la pression foncière ont entraîné la surexploitation des ressources naturelles (terres, forêts, ...) obligeant les producteurs à adopter des techniques culturales peu respectueuses de l'environnement. De ce fait, ces systèmes d'exploitation inappropriés engendrent la baisse continue de la fertilité des sols et des services écosystémiques rendus. La tendance régressive des productions agricoles suite à la baisse de la capacité productive des sols menace l'atteinte des *Objectifs du millénaire pour le développement* (OMD) dont la sécurité alimentaire et la réduction de la pauvreté.

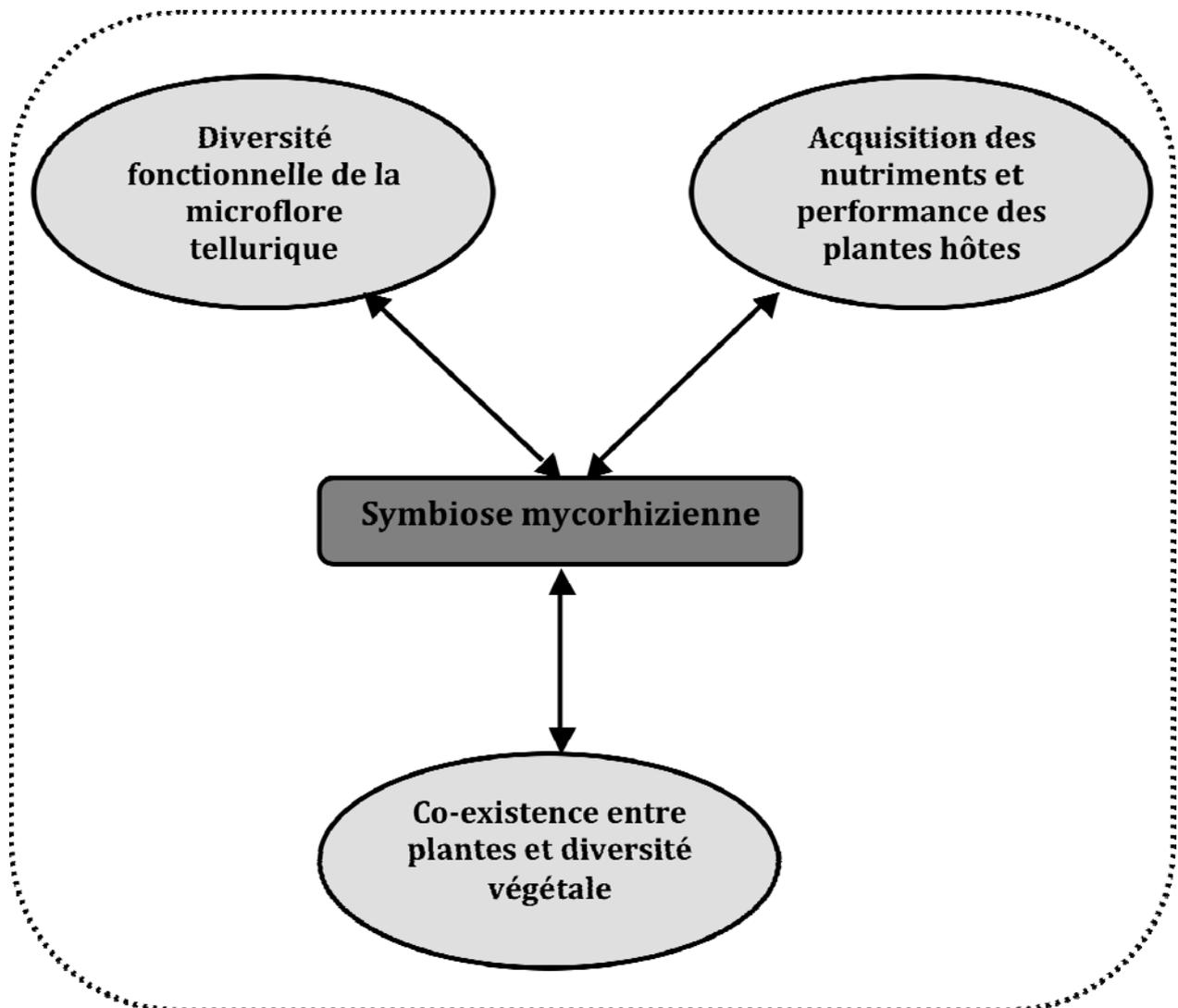
Diverses technologies de conservation des eaux et des sols ont été expérimentées par les producteurs pour s'adapter aux changements globaux. Dans la zone sahélienne, ces technologies sont entre autres les demi-lunes, les cordons pierreux (Zougmore *et al.*, 2004), le zaï (Traoré *et al.*, 2003), le tapis herbacé et le scarifiage motorisé (Sangaré, 2002), ainsi que les apports de fertilisants organiques ou minéraux (Bationo *et al.*, 1986 ; Bationo et Mowunye, 1991). Dans la zone soudanienne, les technologies les plus utilisées pour s'adapter à la baisse de la fertilité des sols sont les jachères naturelles ou améliorées ou de légumineuses (Bilgo, 2005). L'application de ces techniques est inéluctablement conditionnée par les conditions socio-économiques des utilisateurs. Suite aux difficultés rencontrées dans la diffusion de certaines techniques d'amélioration de la fertilité des sols, la recherche scientifique a été mise à contribution pour la mise au point et la diffusion de techniques biologiques de fertilisation plus facile d'application, plus écologique et avec des effets durables. Les perspectives de recherche sont donc de plus en plus orientées vers l'introduction d'espèces améliorantes locales et/ou exotiques susceptibles de permettre la restauration de la fertilité des sols (Guissou, 1994). En outre, il est bien établi que l'utilisation d'inocula mycorhiziens est une alternative innovante qui permet d'améliorer durablement le statut organo-minéral des sols et la production agricole et forestière (Duponnois *et al.*, 2001a ; Johansson *et al.*, 2004 ; Smith et Read, 2008). Ainsi, '*pouvoir continuer à produire de la biomasse végétale de manière à ne pas compromettre l'intégrité environnementale et la santé publique*' constitue un challenge pour notre décennie (Tilman *et al.*, 2002) auquel l'utilisation harmonieuse des microorganismes symbiotiques du sol devrait nous aider à aboutir (SBSTTA, 2001).

Le concept de résilience écologique fait référence à la capacité d'un écosystème à supporter diverses perturbations et adopter différentes stratégies pour recouvrer certaines de ses propriétés originelles (fonctions, structure, composition, etc.) (Peterson *et al.*, 1998). La capacité d'une espèce végétale à tolérer un stress d'origine biotique ou abiotique est fortement dépendante du degré d'établissement et de fonctionnement des relations symbiotiques entre le champignon et la plante hôte (Barea *et al.*, 1997). À l'échelle de la communauté végétale, il est aussi admis que les peuplements plurispécifiques présentent une plus grande capacité d'adaptation et/ou de recouvrement face aux adversités biotiques et abiotiques (Peterson *et al.*, 1998 ; Kennedy *et al.*, 2002).

Les champignons mycorhiziens jouent un rôle majeur dans l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes végétaux terrestres (Kisa *et al.*, 2007 ; Sanon *et al.*, 2010, 2011). Outre leur impact direct sur la croissance de la plante *via* principalement une amélioration de la nutrition minérale de la plante hôte, il a été aussi démontré que la structure du couvert végétal ainsi que son développement étaient intimement liés à l'établissement de la symbiose mycorhizienne (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Sanon *et al.*, 2010). Il est aussi parfaitement démontré que la symbiose mycorhizienne conditionne le fonctionnement microbien des sols en exerçant une pression sélective sur les microorganismes saprophytes du sol tant au niveau de leur diversité génétique que de leur diversité fonctionnelle (Frey-Klett *et al.*, 2005) afin de constituer un complexe trophique associant le symbiote fongique, la microflore mycorhizosphérique et la plante.

Jusqu'à un temps très récent, la plupart des résultats obtenus sur l'écologie des symbioses mycorhiziennes étaient issus d'études réalisées en milieu tempéré notamment. Des résultats similaires étaient peu disponibles en ce qui concerne les régions sahéliennes, le Burkina Faso en particulier, malgré les possibilités de valorisation de cette ressource microbienne pour réhabiliter et optimiser la productivité des écosystèmes terrestres. La mise en œuvre d'un certain nombre de projets de recherche en collaboration entre l'IRD (Institut de recherche pour le développement) et les institutions locales de recherches agricoles et environnementales comme l'Inera (Institut de l'environnement et de recherches agricoles), est venue à point nommé renforcer le stock de connaissances scientifiques disponibles. Les études réalisées ont abordé divers aspects du fonctionnement de la symbiose mycorhizienne (fig. 1), à savoir les interactions trophiques avec la microflore associée, l'incidence sur le développement des plantes hôtes, les interférences dans les interactions '*plante-plante*' et les conséquences qui en découlent en termes de coexistence entre espèces végétales, ...

Figure 1 : Représentation schématique des principaux axes de recherche développés au Burkina Faso sur les symbioses mycorhiziennes en collaboration entre l'IRD et certaines équipes de recherche de l'Inera.



Le principal objectif de cet article est de présenter les principaux résultats issus des expérimentations réalisées au Burkina Faso en collaboration entre l'IRD et des équipes de l'Inera sur la gestion du potentiel mycorhizien des sols et ses implications en termes d'amélioration de la fertilité des sols, d'optimisation des performances des formations forestières et de promotion de la biodiversité végétale.

## 2. ROLE ECOLOGIQUE DES MYCORHIZES DANS LES AGRO-ECOSYSTEMES

Bien que des interactions de type parasitaire aient, dans certaines conditions, été rapportées concernant les partenaires mycorhiziens (Johnson *et al.*, 1997 ; Klironomos, 2003 ; Purin et Rillig, 2008), les champignons mycorhiziens sont généralement décrits comme des composantes essentielles des systèmes sol-plantes. Représentant une interface clef entre les plantes hôtes et les (macro- et micro-) nutriments du sol, les avantages de la symbiose mycorhizienne comportent également un accroissement de la résistance végétale face aux pathogènes et autres stress environnementaux (c.-à-d. les pollutions organiques et métalliques, la salinité, l'acidité, ...) et une amélioration de la nutrition hydrique des plantes hôtes en échange de photosynthétats (St-Arnaud *et al.*, 1997 ; Joner et Leyval, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008 ; Smith et Read, 2008). Des interactions synergiques ont été décrites entre le développement des symbiotes mycorhiziens et celui d'autres microorganismes, également importants par leur rôle dans l'amélioration de la croissance des plantes et communément appelés *Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* (PGPR). Parmi les microorganismes dits PGPR, on peut citer ceux impliqués dans les cycles des nutriments (bactéries fixatrices d'azote, pseudomonads fluorescents, bactéries solubilisatrices des phosphates, ... (Founoune *et al.*, 2002 ; André *et al.*, 2005 ; Duponnois *et al.*, 2005 ; Ramanankierana *et al.*, 2006) qui améliorent substantiellement le gain en poids des plantes, et donc susceptibles, en association avec les champignons mycorhiziens, de pérenniser la productivité végétale (Johansson *et al.*, 2004). De plus, le réseau d'hyphes mycorhiziens qui se développe dans le sol améliore significativement la structure du sol par la formation d'agrégats plus stables (Rillig et Mummey, 2006) et influence profondément la composition et la dynamique des communautés végétales (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Simard et Durall, 2004 ; Kisa *et al.*, 2007 ; Sanon *et al.*, 2011 ; Klironomos *et al.*, 2011). À cet égard, il a été rapporté que ce réseau d'hyphes faciliterait l'établissement de plantules de même espèce ou d'espèces différentes sous un arbre mature en homogénéisant l'accès aux nutriments (Simard et Durall, 2004 ; Smith et Read, 2008) ou pourrait promouvoir la diversité végétale entre espèces dominantes et celles moins compétitives (Kisa *et al.*, 2007). D'une manière générale, les symbioses mycorhiziennes constituent des agents biologiques de promotion de biodiversité et de productivité dans les communautés végétales (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Hart *et al.*, 2003 ; Klironomos *et al.*, 2011), ceci, bien entendu, en relation avec la dépendance mycorhizienne et la position dans la hiérarchie locale des espèces végétales (Hart *et al.*, 2003 ; Urcelay et Diaz, 2003). Enfin, la contribution des symbioses mycorhiziennes dans la séquestration au niveau du sol du carbone

et des nutriments est également un sujet en plein débat (Rygiewicz et Andersen, 1994 ; Wilson *et al.*, 2009).

La dégradation du couvert végétal est généralement le premier symptôme visible de la désertification, mais cet état de dégradation est souvent accompagné ou précédé de perturbations profondes des propriétés physicochimiques et biologiques du sol (Requena *et al.*, 2001 ; Cardoso et Kuyper, 2006 ; Siddiqui et Pichtel, 2008). Or, ces propriétés déterminent largement la qualité et la fertilité, donc la capacité productive du sol. Il résulte ainsi de cette dégradation du sol, une réduction drastique du potentiel mycorhizien à tel point que dans de nombreuses situations, il devient nécessaire d’*aider* les plantes à faire face à l’adversité de la nature. Une des alternatives qui se veut efficiente, peu onéreuse et respectueuse de l’environnement est la mycorhization contrôlée.

La mycorhization contrôlée est un ensemble de techniques (culture, sélection, multiplication, incorporation au sol et suivi écologique du symbiote fongique) qui a pour objectif la production de plants *‘biologiquement améliorés’* par optimisation de l’établissement de la symbiose (Garbaye, 1991). Il s’agit ainsi de provoquer la symbiose entre un jeune plant et un champignon d’une souche particulière sélectionnée pour ses performances intrinsèques et sa synergie vis-à-vis de l’espèce végétale considérée.

### **3. MYCORHIZATION CONTROLEE ET CONSEQUENCES SUR LA DIVERSITE FONCTIONNELLE DE LA MICROFLORE NATIVE DU SOL**

La microflore du sol joue un rôle majeur dans les processus biologiques régissant les cycles biogéochimiques, favorisant ainsi le retour des éléments nutritifs dans le pool des nutriments biodisponibles nécessaires au développement des plantes. En affectant (1) la quantité et la qualité des composés carbonés produits par la plante et transportés dans la mycorhizosphère qui est le volume de sol influencé par la mycorhize (Andrade *et al.*, 1997), (2) la compétition pour les nutriments entre les différents microorganismes rhizosphériques (Ravnskov *et al.*, 1999), (3) l’exsudation mycorhizienne de composés inhibiteurs ou stimulateurs pour les bactéries (Ames *et al.*, 1984), et (4) la structure du sol (Andrade *et al.*, 1998 ; Rillig et Mummey, 2006), les champignons mycorhiziens impactent considérablement sur les communautés bactériennes du sol. La diversité des capacités cataboliques développée par les microorganismes hétérotrophes du sol représente un indicateur clef de la diversité

fonctionnelle microbienne et une approche simple pour mesurer cette diversité est d'évaluer le nombre de substrat organiques susceptibles d'être dégradés par les communautés microbiennes des sols (Degens et Harris, 1997 ; Graham et Haynes, 2005).

Dans leur expérimentation, Duponnois *et al.* (2005) ont cultivé *Acacia holosericea*, une espèce végétale à croissance rapide d'origine australienne, dans des gaines en polyéthylène (0,5 l) contenant du sol stérilisé de Gampéla (20 km à l'est de Ouagadougou, Burkina Faso) en appliquant 4 traitements (plant Témoin, sol amendé avec du phosphate naturel de Kodjari, sol inoculé avec le champignon endomycorhizien *Glomus intraradices*, combinaison amendement phosphaté + inoculation endomycorhizienne). Après 4 mois de culture, une partie des plants a été récoltée pour les mesures et analyses et les plants restants ont été transférés dans des pots (20 l) contenant le même sol utilisé précédemment, mais non stérilisé. Les plants ont été cultivés pendant 12 mois. À la récolte, des échantillons de sol ont été prélevés pour l'établissement des profils cataboliques. Les résultats obtenus à l'issue de l'analyse de co-inertie révèlent une meilleure métabolisation de l'acide  $\alpha$ -kétoglutarique lorsque les plants étaient préalablement inoculés, suggérant que la mycorhization contrôlée de *A. holosericea* aurait favorisé une sélection ou une prolifération de bactéries susceptibles de cataboliser ce substrat organique. Pour le traitement témoin, les microorganismes ont préférentiellement catabolisé d'autres substrats dont la phenylalanine entre autres. Ainsi, les microorganismes ayant la capacité de cataboliser l'acide kétoglutarique auront une compétitivité plus élevée en situation de forte présence de propagules mycorhiziennes. En outre, la production et la libération de cet acide notamment par ces microorganismes devraient contribuer à altérer et/ou solubiliser les minéraux et donc libérer dans le sol du phosphore soluble et assimilable pour les plantes (Drever et Vance, 1994).

Par ailleurs, dans une autre expérimentation de mycorhization contrôlée, Sanon (2004) et Sanon *et al.* (2006) ont réalisé un essai portant sur la plante exotique *Gmelina arborea* avec 3 traitements appliqués sur sol stérilisé : Témoin (non inoculé et/ou non fertilisé), Inoculé et Fertilisé (+ NPK). À la récolte (4 mois) d'une partie des plants pour les mesures et analyses, le reste des plants a été transféré dans des pots (50 l) contenant le même sol de culture, mais non stérilisé. Un 4<sup>e</sup> traitement a été mis en place et a consisté à laisser le pot contenant le sol non stérilisé sans plantation d'arbre afin de permettre à la strate herbacée issue de la germination du stock de graines endogènes de croître sans influence de l'arbre. Dans ce cas également, ces auteurs ont observé que la mycorhization contrôlée stimulait significativement la réponse de la communauté microbienne du sol en faveur des acides carboxyliques d'une

manière générale en comparaison du traitement Témoin. Cependant, la richesse (nombre de substrats utilisés) et l'équitabilité (uniformité dans l'utilisation des substrats) cataboliques n'ont pas été significativement affectées (tabl. 1).

En outre, Dabiré (2007) a réalisé une étude sur différents sols du Burkina Faso et ses résultats ont clairement démontré qu'il existait une corrélation positive significative entre le PIM<sub>50</sub> des sols et l'activité catabolique induite par le groupe des hydrates de carbones et celui des acides carboxyliques ( $R^2 \geq 0,60$ ), indiquant que les sols plus riches en propagules mycorhiziennes infectives ont le mieux réagi avec ces substrats. Le même auteur a également observé une corrélation significative entre le PIM<sub>50</sub> et le cumul de l'activité induite par l'ensemble des substrats ( $R^2 \geq 0,60$ ). En plus de ces premières observations, Dabiré *et al.* (2007) ont également testé l'effet du nombre de propagules mycorhiziennes sur la diversité fonctionnelle de la microflore tellurique dans des sols stérilisés ou non. Les résultats obtenus ont montré que la richesse et l'équitabilité cataboliques étaient positivement corrélées au nombre de propagules de *Glomus intraradices* inoculées dans le sol stérilisé. Ceci est d'autant écologiquement pertinent qu'il est bien établi qu'une diversité et une équitabilité cataboliques plus importantes dans un sol traduiraient une résistance face aux stress et perturbations et conduiraient à une meilleure résilience (Degens *et al.*, 2001). En revanche, la corrélation était négative pour le sol non stérilisé (Dabiré *et al.*, 2007). À cet effet, il a été préalablement rapporté que l'inoculation de *G. intraradices* dans un sol non stérilisé pouvait réduire la diversité catabolique microbienne en inhibant la prolifération de certains types de microorganismes (exemple : '*r-strategists*') fortement impliqués dans l'activité microbienne du sol (Vazquez *et al.*, 2000). Dabiré *et al.* (2007) ont par ailleurs observé que ces indicateurs (richesse et équitabilité cataboliques) du fonctionnement du compartiment mycorhizosphérique avaient des valeurs largement plus importantes lorsque le sol était stérilisé et inoculé par le champignon mycorhizien à arbuscules (MA) en comparaison des cas où (1) le sol était stérilisé et (2) le sol non stérilisé était sans inoculation (Dabiré *et al.*, 2007).

Une autre étude portant sur l'évaluation de l'effet de la mycorhization contrôlée de *A. holosericea* sur le développement de cette espèce végétale après 4 années de culture au champ (après une phase de culture en serre pour l'obtention de plants à transférer *in situ*) et sur la microflore endémique du sol a également été conduite à la station de recherche agricole de l'Inera à Kamboinsé (12 km au nord de Ouagadougou).

Tableau 1 : Paramètres de croissance des plants de *Gmelina arborea* fertilisés (+ NPK) ou inoculés par *Glomus intraradices* après 4 mois de culture dans du sol stérilisé ; et paramètres de croissance, niveau de colonisation racinaire par les champignons MA, teneurs en P et N des plants de *G. arborea* transplantés dans le sol non stérilisé, richesse et équitabilité cataboliques, biomasses et indices de diversité de la strate herbacée sous-jacente (adapté de Sanon *et al.*, 2006).

	Pots non plantés par <i>G. arborea</i>	Témoin	Plants fertilisés (+ NPK)	Plants inoculés par <i>G. intraradices</i>
Développement des plants après 4 mois de culture dans du sol stérilisé				
Hauteur (cm)		22,7 a <sup>(1)</sup>	36,1 b	34,2 b
Biomasse aérienne (mg de matière sèche)		876 a	1540 b	1573 b
Biomasse racinaire (mg de matière sèche)		330 a	760 b	890 b
Développement des plants après 12 mois de culture dans le sol non stérilisé				
Hauteur (cm)		226 a	265,1 a	240,4 a
Biomasse totale aérienne (g de matière sèche, MS)		1570 a	2695 b	2425 b
Biomasse totale racinaire (g de MS)		520 a	750 b	710 a
Colonisation racinaire par les champignons MA (%)		32,3 a	25,6 a	69,3 b

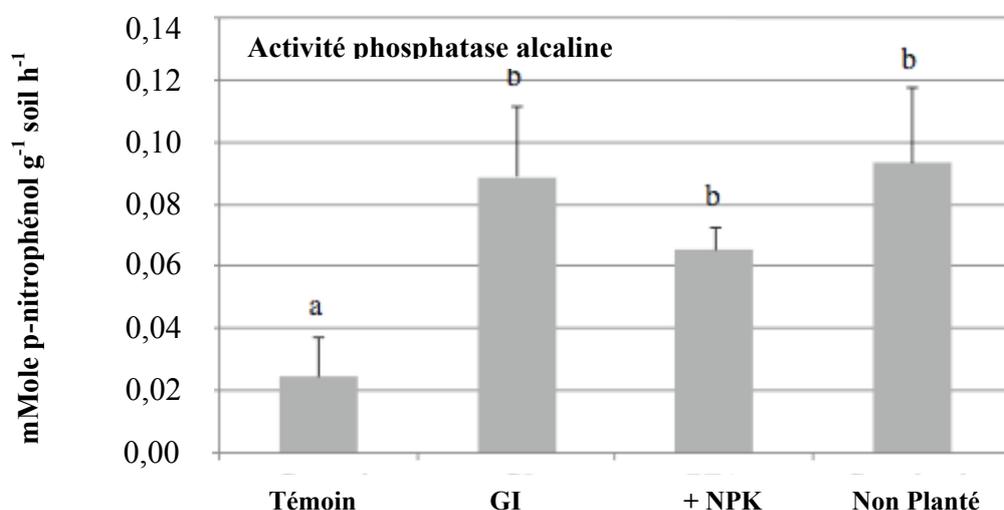
Teneur en P des feuilles (mg/plant)		1,78 a	3,56 b	3,55 b
Teneur en N des feuilles (mg/plant)		16,6 a	30,1 b	27,2 ab
Richesse catabolique	24,8 a	28,3 ab	30,8 b	28,1 ab
Équitabilité catabolique	12,7 a	15,4 b	15,4 b	14,4 ab
Richesse spécifique de la strate herbacée sous-jacente	7,8 c	3,0 ab	2,8 a	5,7 bc
Indice de diversité de Simpson-Yule de la strate herbacée	3,46 b	1,62 a	1,69 a	3,16 b
Biomasse totale aérienne de la strate herbacée (mg de MS)	65,9 c	12,1 ab	1,64 a	16,8 b
Biomasse totale racinaire de la strate herbacée (mg de MS)	18,2 c	2,8 ab	0,5 a	3,6 b

---

<sup>(1)</sup> : les valeurs de la même ligne indexées par la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p < 0,05$ ).

Sangaré (2007) et Bilgo *et al.* (2011) ont observé que, comparé au Témoin non inoculé, l'inoculation de *G. intraradices* conduisait préférentiellement à une métabolisation plus importante des acides carboxyliques alors que les acides aminés l'étaient moins, suggérant une modification profonde de la capacité d'utilisation des substrats par les communautés microbiennes post-inoculation. En outre, ces mêmes auteurs ont observé des valeurs de diversité et d'équitabilité cataboliques, ainsi que le quotient respiratoire ( $qCO_2$ ) plus importants pour le traitement mycorhizé comparativement au traitement Témoin (tabl. 2). Concernant la même expérimentation, Bilgo *et al.* (2011) ont observé une nette augmentation de l'activité microbienne totale (mesurée par l'hydrolyse de la fluorescéine di-acétate) et l'activité de la phosphatase alcaline dans les sols prélevés sous *A. holosericea* inoculé avec *G. intraradices* en comparaison au traitement Témoin (fig. 2). Du reste, aucune différence significative n'a été mise en évidence lorsqu'on compare les activités de la phosphatase acide et de la deshydrogénase. Il ressort de cette étude que la mycorhization préalable des plants tend à limiter l'effet négatif de la plantation de *A. holosericea* sur le fonctionnement biologique du sol (nos analyses montrent en effet que les plants du traitement Témoin modifient profondément l'activité fonctionnelle de la microflore tellurique en comparaison des sols sans plantation de *A. holosericea*), voire ramener le fonctionnement du sol à sa situation d'avant perturbation (c.-à-d. la plantation de l'espèce exotique). En effet, pour certains indicateurs mesurés, les situations de 'site non planté' et de '*A. holosericea* inoculé' se rapprochent le plus (tabl. 2).

Figure 2 : Activité phosphatase alcaline mesurée dans les sols de culture de *Acacia holosericea* au champ (adaptée de Bilgo *et al.*, 2011)



#### 4. GESTION DU POTENTIEL MYCORHIZIEN ET PERFORMANCE DES ESPECES VEGETALES

Il est clairement établi que la symbiose mycorhizienne améliorerait la croissance de la plante hôte aussi bien en conditions contrôlées qu'au champ. Ainsi, Sanon *et al.* (2006) ont observé que l'inoculation préalable a significativement amélioré la croissance des plantes dans du sol stérilisé comparé au témoin (hauteur : + 50 % ; biomasse aérienne : + 80 % ; biomasse racinaire : + 169 %) (tabl. 1). Cette stimulation de la croissance des plantes est également rapportée lorsque les plants sont transférés dans du sol non stérilisé et cultivés pendant 12 mois (hauteur : + 6 % ; biomasse des tiges : + 26 % ; biomasse des feuilles : + 95 % ; biomasse racinaire : + 37 %). L'effet bénéfique de l'apport massif de propagules pourrait, en partie, résulter du meilleur développement du réseau d'hyphes mycorhiziens (augmentation de la longueur des hyphes mycorhiziens suite à l'inoculation : + 200 % ; tabl. 2, Bilgo *et al.*, 2011) qui accroîtrait considérablement la mobilisation et l'accès aux nutriments pour la plante (Smith et Read, 2008). De ce fait, concomitamment à la meilleure croissance végétale, des disponibilités plus importantes en nutriments sont mesurées dans les biomasses des plantes inoculées ou dans le sol ayant servi à la culture de la plante inoculée. Ainsi, Sanon *et al.* (2006) ont observé 12 mois après la transplantation dans les pots contenant du sol non stérilisé, des teneurs en P et N significativement plus élevées dans les feuilles des plants inoculés comparativement aux plants non préalablement inoculés (P : + 99 % ; N : + 64 %) (tabl. 1). Concernant l'étude sur la mycorhization contrôlée de *Acacia holosericea*, en plus des teneurs en P et N plus élevées dans les biomasses foliaires des plants inoculés et cultivés pendant 4 années au champ, des teneurs plus élevées de P sont également observées dans les sols de culture des plants inoculés comparativement à ceux qui ne l'ont pas été préalablement (P soluble : + 152 %) (tabl. 2, Bilgo *et al.*, 2011).

Après 4 mois de culture dans du sol stérilisé, Duponnois *et al.* (2005) ont noté que la mycorhization des plants augmentait la biomasse des plants de *A. holosericea* (x 1,78 et x 2,23 pour les biomasses aériennes et racinaires respectivement) pendant que l'amendement par du phosphate naturel n'avait pas eu d'effet. Après 12 mois de culture dans du sol non stérilisé, la croissance des plants mycorhizés était meilleure que celle des plants amendés par du phosphate naturel et des plants témoins. Lorsque l'inoculation mycorhizienne et l'amendement au phosphate naturel étaient combinés, la croissance des plants était encore meilleure que celle des plants des traitements pris isolément (x 1,45 environ pour chaque traitement pris isolément). Ici également, les teneurs en P et N des feuilles étaient significativement plus élevées pour les plantes mycorhizées comparativement aux témoins,

mais le traitement combiné (inoculé + phosphate naturel) a eu les teneurs les plus élevées. De plus, la mycorhization préalable des plants a significativement stimulé les colonies de *Pseudomonas* fluorescents en comparaison des témoins (Duponnois *et al.*, 2005).

Il est important de noter que la stimulation de croissance des plants générée par l'inoculation mycorhizienne est similaire à l'effet obtenu lorsque les plants sont préalablement fertilisés (apport d'engrais minéraux), suggérant ainsi que les inocula mycorhiziens peuvent constituer des candidats sérieux pour la fertilisation des plantes (biofertilisants).

De ces trois études (Duponnois *et al.*, 2005 ; Sanon *et al.*, 2006 et Bilgo *et al.*, 2011), il ressort clairement que le champignon mycorhizien *Glomus intraradices* préalablement inoculé dans du sol stérilisé pouvait se maintenir dans un sol non stérilisé (présence de la microflore native) et faire perdurer son activité bénéfique vis-à-vis de la plante hôte. Ce résultat trouve tout son intérêt dans le fait de la non-nécessité de multiplier les apports de propagules aux plants et répond ainsi à un souci économique majeur dans un contexte de faibles revenus économiques des producteurs sahétiens. En outre, après les 5 années de culture de la légumineuse *A. holosericea* préalablement inoculée et cultivée au champ (site de Kamboinsé), Sangaré *et al.* (2009) ont observé un 'effet fertilisant' des sols suite à une remise en culture (*Zea mays* L.) des parcelles inoculées. Les résultats ont montré une amélioration significative du taux de carbone (+ 15 %) et d'azote (+ 22 %) dans les sols. De plus, un impact positif sur la croissance du maïs (+ 12 %), les rendements en grains (+ 15 %) et en paille (+ 17 %) du maïs par rapport aux témoins a été noté (fig. 3, Sangaré *et al.*, 2009).

Les résultats de Dabiré (2007) ont montré que l'inoculation avec *G. intraradices* a entraîné une augmentation du nombre de nodules, du poids sec des nodules, de la matière sèche aérienne et racinaire du niébé (*Vigna unguiculata* Walp.) pour tous les sols utilisés lors de son étude. De plus, Dabiré *et al.* (2007) indiquent également que, quel que soit le type de sol (stérilisé ou non), un effet positif de l'inoculation mycorhizienne est observé sur le développement de la plante hôte (*Sorghum bicolor* L.) et cet effet positif est corrélé au nombre de propagules infectives de champignon MA inoculé. Ces résultats suggèrent ainsi que l'effet de l'inoculation avec le champignon MA serait fonction du potentiel mycorhizien du sol de culture (Sylvia, 1990 ; Duponnois *et al.*, 2001b). En outre, il a été observé de cette étude que l'inoculation de *G. intraradices* induisait un meilleur développement du sorgho lorsque le sol de culture était préalablement stérilisé comparativement au sol non stérilisé.

Tableau 2 : Paramètres de croissance des plants de *Acacia holosericea* fertilisés (+ NPK) ou inoculés par *Glomus intraradices* après 4 mois de culture dans du sol stérilisé ; et paramètres de croissance, niveau de colonisation racinaire par les champignons MA, teneurs en nutriments des plants et des sols, et diversité fonctionnelle microbienne des sols (adapté de Bilgo *et al.*, 2011).

	Strate herbacée avoisinante	Témoin	Plants fertilisés (+ NPK)	Plants inoculés par <i>G. intraradices</i>
Développement des plants après 4 mois de culture dans du sol stérilisé				
Hauteur (cm)		26,1 a <sup>(1)</sup>	34,8 b	32,6 b
Biomasse aérienne (mg de matière sèche)		856 a	1356 b	1298 b
Biomasse racinaire (mg de matière sèche)		321 a	552,3 b	543,2 b
Développement des plants après 4 mois de culture au champ				
Hauteur (m)		3,51 a	4,62 b	4,43 b
Diamètre (cm)		5,67 a	8,77 b	8,23 b
Biomasse totale aérienne (kg de matière sèche, MS)		8,91 a	28,54 b	21,17 b
Biomasse totale racinaire (kg de MS)		0,15 a	1,8 b	1,7 b
Colonisation racinaire par les champignons MA (%)		25,8 a	21,6 a	45,3 b
Longueur des hyphes dans le sol de culture (m g <sup>-1</sup> sol)	1,3 a	1,9 a	2,1 a	3,9 b
Teneur en P des feuilles (g/plant)		0,11 a	0,36 b	0,26 b
Teneur en N des feuilles (g/plant)		3,50 a	7,5 b	6,61 b
Équitabilité catabolique des sols de culture	17,9 a	20,4 b	22,7 bc	22,9 c

Teneur en N dans le sol de culture (%)	0,058 b	0,041 a	0,051 b	0,050 b
Teneur en C total dans le sol de culture (%)	0,676 b	0,577 a	0,682 b	0,669 b
Teneur en P soluble dans le sol de culture (mg kg <sup>-1</sup> )	6,9 a	8,4 a	6,8 a	17,4 b
Biomasse microbienne (µg C g <sup>-1</sup> sol)	378,0 c	190,9 b	240,5 b	108,8 a
qCO <sub>2</sub> (µg C-CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> MBC h <sup>-1</sup> )	0,10 a	0,17 a	0,13 a	0,33 b
CBM : COT (%)	5,59 c	3,31 b	3,53 b	1,63 a

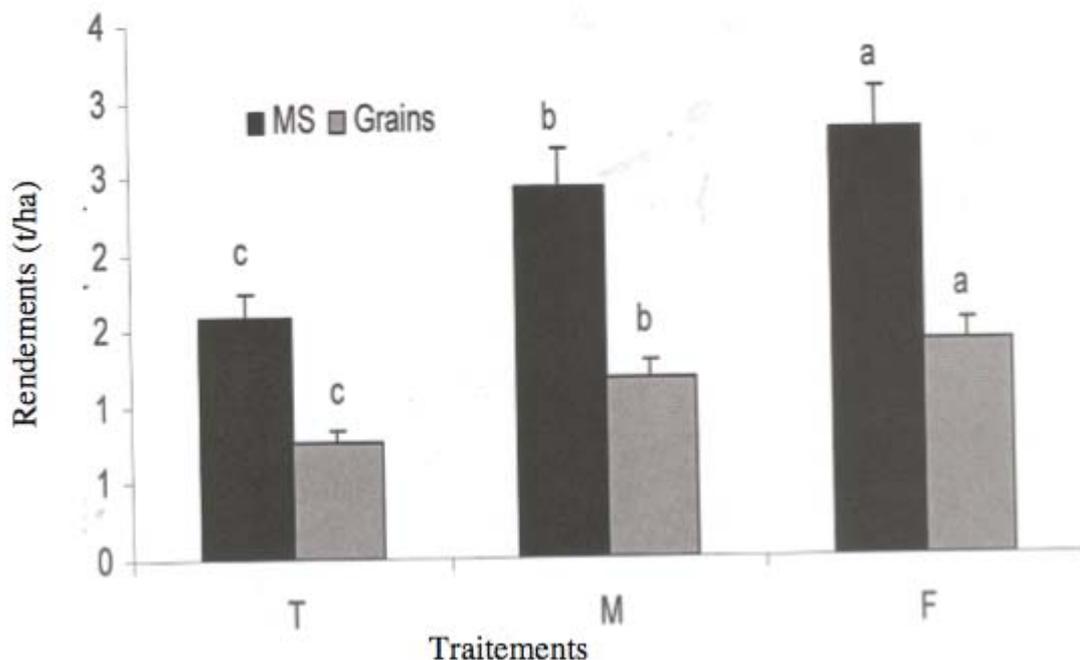
---

<sup>(1)</sup> : les valeurs de la même ligne indexées par la même lettre ne sont pas significativement différentes (p < 0,05).

CBM : C de la biomasse microbienne, COT : C organique total.

Dans ce cas de figure, le résultat obtenu traduit toute la complexité de l'inoculation mycorhizienne dans du sol non stérilisé et souligne que les interactions entre la microflore native du sol et la souche fongique apportée en masse pourraient éventuellement aboutir à une réduction de l'effet stimulant sur la croissance de la plante hôte inhérent à l'inoculum mycorhizien (Duponnois *et al.*, 2005). Il faut également noter qu'un effet positif significatif sur la croissance de la plante est observé dès l'apport de 3 propagules mycorhiziennes, indiquant que *Glomus intraradices* est un inocula mycorhizien très compétitif vis-à-vis de la microflore native, comme cela a été préalablement noté (Duponnois *et al.*, 2005 ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007).

Figure 3 : Rendements en matière végétale sèche et en grains du maïs après culture dans des parcelles où a été cultivé *Acacia holosericea* avec différents traitements (T = Témoin, M = Inoculé avec *Glomus intraradices*, F = Fertilisé au NPK) (d'après Sangaré *et al.*, 2009).



## 5. POTENTIEL MYCORHIZIEN ET BIODIVERSITE VEGETALE : ROLE DES MYCORHIZES DANS LES MECANISMES REGISSANT LA COEXISTENCE ENTRE ESPECES VEGETALES

La restauration et la préservation de la biodiversité (*'la diversité de la vie sur terre'*) constituent des priorités majeures dans l'élaboration des stratégies de lutte contre la pauvreté et de développement durable au niveau planétaire. En effet, la diversité biologique est assujettie actuellement à des changements drastiques sans précédent conduisant à une réduction, voire une dégradation de la richesse biologique terrestre entre autres. Pourtant, il est clairement établi que les pays du Sud souffrent le plus de cette perte de la biodiversité, car leur survie en dépend la plupart du temps (*Millenium Ecosystem Assessment, 2005*). La diversité biologique participe ainsi, directement ou indirectement, sous différentes formes au bien-être de la planète et en particulier de l'homme.

Le terme '*coexistence*' a été utilisé par les écologues pour décrire une association équilibrée d'espèces dans une communauté biotique (*Hart et al., 2003*). En ce qui concerne les communautés végétales, les interactions entre espèces peuvent être positives, négatives ou neutres (*Chesson, 2000 ; Bais et al., 2002 ; Ouahmane et al., 2006 ; Brooker et al., 2008*).

Différents processus permettent de réguler et de maintenir la biodiversité végétale, à savoir (1) la compétition entre plantes voisines (*Grace et Tilman, 1990*), (2) la répartition spatiale et temporelle des ressources nutritives (*Tilman, 1982*), (3) les perturbations édaphiques créant des nouvelles zones ou « patches » pour la colonisation par les plantes (*Huston, 1979*), et (4) les interactions avec les autres organismes constituant les écosystèmes (*Bever et al., 1997 ; Sanon et al., 2010*).

En se focalisant sur la composante biotique, il ressort que la dynamique de la flore épigée est liée au développement des organismes vivant dans le sol. En effet, un des paramètres fondamentaux de la composition et de l'activité des communautés microbiennes du sol est principalement déterminé par les caractéristiques de la strate végétale (composition et âge de la formation végétale) qui interviennent par la qualité et la quantité des exsudats racinaires et des résidus végétaux retournés au sol (*Grayston et al., 2001*), ces facteurs s'ajoutant aux caractéristiques physico-chimiques, à l'humidité du sol, etc. (*Stotzky, 1997*). En retour, les microorganismes du sol, les champignons mycorhiziens entre autres, interviendraient fortement dans le déterminisme de la composition et de la dynamique des communautés végétales (*van der Heijden et al., 1998 ; Wardle, 2002 ; Sanon et al., 2010, 2011*).

Dans le cas des régions sahéliennes et soudano-sahéliennes où la faible pluviométrie ne permet pas le développement d'une strate forestière dense, la compétition interspécifique pour l'accès à la lumière a une importance relativement réduite. Les phénomènes de coexistence sont donc principalement régis au niveau du sol (accès aux ressources nutritives, interférences allélopathiques, ...) en impliquant les organismes qui y vivent. Ainsi, une meilleure compréhension de ces mécanismes est d'une importance cruciale dans toutes les opérations visant à restaurer et à revégétaliser des milieux dégradés, et ainsi conserver la diversité des ressources naturelles des écosystèmes terrestres.

En Afrique au sud du Sahara, l'espèce végétale exotique *Gmelina arborea* a largement été utilisée lors des programmes de reboisement (Ouedraogo, 1995). Or cette espèce végétale à croissance rapide est susceptible d'entraîner des impacts écologiques négatifs notamment sur la flore indigène. En effet, le développement des herbacées annuelles adjacentes aux plants de *G. arborea* est fortement inhibé. Il est rapporté dans la littérature que certaines espèces végétales, les espèces exotiques en particulier, ont la capacité de produire et de libérer dans le biotope des substances allélopathiques, entravant ainsi le développement des plantes voisines (Ridenour et Callaway, 2001 ; Bais *et al.*, 2002). Ces composés secondaires (acides phénoliques, flavonoïdes, terpénoïdes et alcaloïdes) se retrouvent ainsi dans l'environnement *via* quatre principaux mécanismes : l'exsudation racinaire, la lixiviation des pluviollessivats, la volatilisation et la décomposition de la litière.

Dans leur expérimentation, Sanon *et al.* (2006) ont évalué l'impact de la mycorhization contrôlée de *G. arborea* sur la structuration de la strate herbacée sous-jacente. Après 12 mois de culture dans le sol non stérilisé de Gampéla des plants préalablement traités, ces auteurs ont observé que les biomasses aériennes et racinaires des herbacées spontanées sous-jacentes suivaient l'ordre suivant : Non planté >> Plants inoculés > Plants témoins > Plants fertilisés (tabl. 1). Plus particulièrement, ils ont noté que l'effet négatif sur le développement des herbacées est corrélé à la croissance racinaire de l'arbre. En outre, la richesse spécifique et l'indice de diversité de Simpson-Yule des herbacées étaient significativement plus élevés dans les pots contenant les plants mycorhizés comparativement aux plants témoins et fertilisés (tabl. 1). Ces résultats corroborent ceux préalablement obtenus et qui sous-tendent que les champignons mycorhiziens étaient susceptibles de promouvoir la coexistence entre espèces végétales (Janos, 1980 ; van der Heidjen *et al.*, 1998) en constatant que l'augmentation des propagules mycorhiziennes dans le sol, et par voie de conséquence la longueur des hyphes, conduisaient à une plus grande diversité végétale et à une productivité plus élevée de

l'écosystème (van der Heijden *et al.*, 1998). Dans ce cas précis, les auteurs ont suggéré que l'effet positif pourrait résulter de la présence d'un réseau mycélien bien développé qui assurerait une uniformisation à l'accès aux ressources nutritives entre les espèces végétales dominantes (*G. arborea*) et celles qui le sont moins (herbacées annuelles) (Wirsel, 2004). Les microorganismes peuvent aussi agir sur les substances allélopathiques, en les inactivant ou en les dégradant. Les champignons MA et la microflore mycorhizosphérique qui leur est associée pourraient ainsi, par les mécanismes précités, protéger les herbacées des substances toxiques libérées par les ligneux exotiques (Pellissier et Souto, 1999 ; Blum *et al.*, 2000).

En revanche, Sangaré (2007) au cours de son expérimentation sur *Acacia holosericea* transplanté *in situ* à la station expérimentale de Kamboinsé n'a pas observé cet effet promoteur de la diversité herbacée sous-jacente dû à la mycorhization contrôlée de la ligneuse exotique. Les tests statistiques qu'il a réalisés n'ont pas révélé de différence significative de diversité herbacée entre les différents traitements (Témoin, Inoculé, Fertilisé ;  $p < 0,05$ ). Toutefois, il a observé une meilleure production herbacée sous les plants de *A. holosericea* témoins. La production herbacée n'était pas différente pour les plants mycorhizés et fertilisés. Lorsqu'il a comparé cette production de biomasse herbacée en fonction de la distance au tronc de l'arbre (50, 100 et 150 cm), la même tendance (50 cm > 100 cm > 150 cm) était observée pour les trois traitements.

## 6. CONCLUSION

Les travaux de recherche réalisés au Burkina Faso, en mettant en place diverses approches expérimentales (*in situ* et en conditions contrôlées) et méthodes d'analyse, ont permis de passer en revue différents aspects de l'écologie des symbioses mycorhiziennes. Ces investigations ont abouti à une meilleure compréhension des interactions entre les espèces végétales et leur cortège microbien rhizosphérique (en particulier les champignons mycorhiziens et leur microflore mycorhizosphérique) dans un écosystème sahélien pour une meilleure gestion et une valorisation de la diversité des ressources naturelles.

Divers constats peuvent être relevés.

- La symbiose mycorhizienne intervient largement pour déterminer les diversités structurelles et fonctionnelles de la microflore mycorhizosphérique, quand on sait la fonction majeure dévolue à cette microflore dans la régulation des cycles

biogéochimiques des nutriments. Cette modification des capacités métaboliques des communautés bactériennes peut, *in fine*, être perçue comme bénéfique surtout que des groupes fonctionnels à intérêt écologique avéré sont souvent stimulés (bactéries fixatrices d'azote, pseudomonads fluorescents, bactéries solubilisant les phosphates, ...). Cela dénote encore une fois la nécessité d'une gestion harmonieuse du potentiel mycorhizien des sols dans la perspective d'une agriculture durable à faible apport d'intrants agrochimiques. En outre, nos résultats montrent que la symbiose mycorhizienne permettrait d'atténuer les perturbations induites dans les communautés microbiennes telluriques suite à la plantation d'espèces végétales exotiques et ceci, en restaurant une microflore semblable à la situation précédant la plantation de l'espèce exotique.

- La mycorhization contrôlée des espèces végétales améliore substantiellement leur croissance (biomasses foliaire, racinaire, des tiges ; rendement en grains, ...) et cette amélioration de la croissance végétale peut justement être imputable à une meilleure nutrition minérale, entre autres. Cette observation est justifiée par une teneur plus élevée en nutriments dans les biomasses des plants mycorhizés. De plus, nos résultats indiquent que les effets de la mycorhization peuvent perdurer dans le temps et surtout en conditions de sol non stérilisé. Par exemple, des meilleurs rendements de maïs ont été obtenus sur des parcelles ayant préalablement porté des plants de *Acacia holosericea* inoculés et remis en culture. Le choix du symbiote mycorhizien à inoculer revêt donc une importance capitale afin d'optimiser les bénéfices de la mycorhization. Efficacité et compétitivité vis-à-vis de la microflore native, entre autres, seront donc les qualités à rechercher chez l'inoculum mycorhizien.
- Les ligneux exotiques à croissance rapide peuvent avoir des effets antagonistes sur la strate herbacée sous-jacente. Nous avons observé que cet effet négatif était modifié lorsque ces arbres étaient préalablement inoculés par des champignons mycorhiziens, mettant ainsi en évidence un des nombreux mécanismes d'action des communautés microbiennes dans les processus favorables à la coexistence des espèces végétales. Ces résultats soulignent ainsi l'importance des réseaux d'hyphes mycorhiziens dans les interactions microbiennes au niveau du sol et dans les 'dialogues' plante-plante régissant la structuration des communautés végétales.

Les pépiniéristes privés ou les services forestiers évaluent rarement le statut mycorhizien des plants forestiers malgré les bénéfices potentiels de l'inoculation contrôlée sur la croissance des plants en pépinière comme en plantation. La sensibilisation des pépiniéristes est à encourager d'autant que les techniques de mycorhization contrôlée permettent d'obtenir des plants équilibrés, vigoureux et sains en réduisant notamment les traitements phytosanitaires et les fertilisants.

Ensuite, les techniques de production de plants en pépinière sont à optimiser en apportant l'associé fongique approprié lorsqu'il est absent, tout en économisant l'utilisation d'intrants agrochimiques. Le choix du partenaire fongique adapté à l'essence et aux conditions pédoclimatiques est primordial pour la réussite des plantations des essences indigènes ou introduites. Le problème de la spécificité peut se poser lorsqu'on introduit par exemple des essences en dehors de leur aire d'origine. On pourra envisager, dans le cas où les symbiotes indigènes ne sont pas compatibles avec la plante introduite, de nous orienter vers le choix de champignons ayant coévolué avec la plante dans l'aire d'origine de celle-ci en n'occultant pas le soin de réaliser un suivi écologique du matériel biologique introduit (inoculum fongique). Toutefois, la production d'inoculum commercialisé reste encore un des obstacles majeurs pour la diffusion de la technique de mycorhization contrôlée. Des procédés de fabrication d'inoculum mycorhizien sont à promouvoir puisque la demande en produits ligneux va croissant dans les pays sahéliens notamment.

Enfin, une plus grande attention sera à accorder, dans les programmes de recherche à venir, aux inoculations multiples avec des champignons mycorhiziens (inocula endo- et ectomycorhiziens) et des rhizobiums dans la mesure où la plupart des légumineuses forestières exotiques ou indigènes hébergent concomitamment ces microorganismes symbiotiques.

## **7. REFERENCES**

- Ames, R.N., Reid, C.P.P. & Ingham, E.R. (1984). Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 96:555-563
- Andrade, G., Mihara, K.L., Linderman, R.G. & Bethlenfalvay, G.J. (1997). Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 192:71-79

- Andrade, G., Mihara, K.L., Linderman, R.G. & Bethlenfalvay, G.J. (1998). Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant and Soil*, 202:89-96
- André, S., Galiana, A., Le Roux, C., Prin, Y., Neyra, M. & Duponnois, R. (2005). Ectomycorrhizal symbiosis enhanced the efficiency of two Bradyrhizobium inoculated on *Acacia holosericea* plant growth. *Mycorrhiza*, 15:357-364
- Bais, H.P., Walker, T.S., Stermitz, F.R., Hufbauer, R.A. & Vivanco, J.M. (2002). Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of ( $\pm$ ) catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, 128:1173-1179
- Barea, J.M., Azcon-Aguilar, C. & Azcon, R. (1997). Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems. In: Gange AC, Brown VK (eds) *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*, Blackwell Science, Cambridge, pp 65-77
- Bationo, A. & Mowunye, A.U. (1991). Role of manure and crop residue in alleviating soil fertility constraints to crop production with special reference to the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Soil Fertility Research*, 29 : 117-125.
- Bationo, A., Mugbogho, S.K. & Mowunye, A.U. (1986). Agronomic evaluation of phosphate fertilizers in Tropical Africa. In: Mowunye AU, Vleck PLG (eds) *Management of nitrogen and phosphorus fertilizers in sub-saharian Africa*. Martinus Nijhoff Dordrech, Netherlands, pp 283-318
- Bever, J.D., Westover, K.M. & Antonovics, J. (1997). Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85: 561-573.
- Bilgo, A. (2005). Statut organo-minéral et biologique des sols dans les systèmes culture-jachère naturelle de courte durée ou améliorée à *Andropogon gayanus* Kunth. Cas de Bondoukuy en zone sud soudanienne du Burkina Faso. Thèse de l'Université de Ouagadougou. 183 p.
- Bilgo, A., Masse, D., Sall, S., Serpantié, G., Chotte, J-L. & Hien, V. (2007). Chemical and microbial properties of semiarid tropical soils of short-term fallows in Burkina Faso, West Africa. *Biology & Fertility of Soils*, 43:313-320

- Bilgo, A., Sangare, S.K., Thioulouse, J., Prin, Y., Hien, V., Galiana, A., Baudoin, E., Hafidi, M., Bâ, A.M. & Duponnois, R. (2011). Response of native soil microbial functions to the controlled mycorrhization of an exotic tree legume, *Acacia holosericea* in a Sahelian ecosystem. *Mycorrhiza*. doi [10.1007/s00572-011-0390-2](https://doi.org/10.1007/s00572-011-0390-2)
- Blum, U., Statman, K.L., Flint, L.J. & Shaefer, S.R. (2000). Induction and/or selection of phenolic acid-utilizing bulk-soil and rhizospheric bacteria and their influence on phenolic acid phytotoxicity. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 2059-2078
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34
- Cardoso, I.M. & Kuyper, T.M. (2006). Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116:72-84
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review Ecological Systems*, 31: 343-366
- Dabiré, A.P. (2007). Evaluation du Potentiel Infectieux Mycorrhizogène de sols du Burkina Faso par la mesure de la nodulation rhizobienne et l'activité fonctionnelle de la microflore mycorrhizosphérique. Mémoire de DEA de l'Institut de Développement Rural (IDR) de Bobo. 56 p
- Dabiré, A.P., Hien, V., Kisa, M., Bilgo, A., Sangare, K.S., Plenchette, C., Galiana, A., Prin, Y. & Duponnois, R. (2007). Responses of soil microbial catabolic diversity to arbuscular mycorrhizal inoculation and soil disinfection. *Mycorrhiza*, 17: 537-545
- Degens, B.P. & Harris, J.A. (1997). Development of a physiological to measuring the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 29:1309-1320
- Degens, B.P., Schipper, L.A., Sparling, G.P. & Duncan, L.C. (2001). Is the microbial community in a soil with reduced catabolic diversity less resistant to stress or disturbance. *Soil Biology & Biochemistry*, 33:1143–1153

- Drever, J.L. & Vance, G.F. (1994). Role of soil organic acids in mineral weathering processes. In: Lewan MD, Pittman ED (eds) *The role of organic acids in geological processes*. Springer Verlag, New York, pp 138-161
- Duponnois, R., Colombet, A., Hien, V. & Thioulouse, J. (2005). The mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil Biology & Biochemistry*, 37: 1460-1468
- Duponnois, R., Plenchette, C. & Bâ, A.M. (2001a). Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology*, 37: 181-186
- Duponnois, R., Plenchette, C., Thioulouse, J. & Cadet, P. (2001b). The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology*, 17:239–251
- Founoune, H., Duponnois, R., Meyer, J.M., Thioulouse, J., Masse, D., Chotte, J.-L. & Neyra, M. (2002). Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent pseudomonads on *Acacia holosericea*: isolation of Mycorrhiza Helper Bacteria (MHB) from a Soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 41:37-46
- Frey-Klett, P., Chavatte, M., Clause, M.L., Courier, 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 Phytologist*, 165: 317-328
- Garbaye, J. (1991). Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experienta*, 47: 370-375
- Grace, J.D. & Tilman, D. (1990). *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York
- Graham, M.H. & Haynes, R.J. (2005). Catabolic diversity of soil microbial communities under sugarcane and other land uses estimated by Biolog and substrate-induced respiration methods. *Applied Soil Ecology*, 29:155-164

- Grayston, S., Griffith, G., Mawdsley, J., Campbell, C. & Bardgett, R. (2001). Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 33:533-551
- Guisso, T. (1994). Amélioration de la croissance et de la fixation d'Azote chez deux Acacia australiens (*Acacia holosericea* A. Cunn. Ex G. Don. et *Acacia mangium* Wild.). Mise en évidence d'une diversité de Glomales dans les sols du Burkina Faso. Mémoire de l'Institut de Développement Rural de Bobo (Burkina Faso) ; 49 p.
- Hart, M.M., Reader, R.J. & Klironomos, J.N. (2003). Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 418-423
- Huston, M.A. (1979). General hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113: 81-101
- Janos, D.P. (1980). Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12: 56-64
- Johansson, J.F., Paul, L.R. & Finlay, R.D. (2004). Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48: 1-13
- Johnson, N.C., Graham, J.H. & Smith, F.A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, 135:575-585.
- Joner, E.J. & Leyval, C. (2003). Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza. *Environmental Sciences & Technology*, 37: 2371-2375
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D. & Reich, P. (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417: 636-638
- Kisa, M., Sanon, A., Thioulouse, J., Assigbetse, K., Sylla, S., Spichiger, R., Dieng, L., Berthelin, J., Prin, Y., Galiana, A., Lepage, M. & Duponnois, R. (2007). Arbuscular mycorrhizal symbiosis can counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 62:32-44
- Klironomos, J.N. (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84:2292-2301

- Klironomos, J., Zobel, M., Tibbett, M., Stock, W.D., Rillig, M.C., Parrent, J.L., Moora, M., Koch, A.M., Facelli, J.M., Facelli, E., Dickie, I.A. & Bever, J.D. (2011). Forces that structure plant communities: quantifying the importance of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 189:366-370
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R. & Smith, S.E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23:95-103
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and human well-being : Biodiversity synthesis. [http:// www.worldcat.org/title/ecosystems-and-human-well-being-biodiversity-synthesis-a-report-of-the-millennium-ecosystem-assessment/](http://www.worldcat.org/title/ecosystems-and-human-well-being-biodiversity-synthesis-a-report-of-the-millennium-ecosystem-assessment/). Cited 26 July 2011.
- Ouahmane, L., Duponnois R., Hafidi, M., Kisa, M., Boumezouch, A., Thioulouse, J. & Plenchette, C. (2006). Some Mediterranean plant species (*Lavandula* spp. and *Thymus satureioides*) act as potential ‘plant nurses’ for the early growth of *Cupressus atlantica*. *Plant Ecology*, 185: 123-134
- Ouédraogo, S.J. (1995). Les parcs agroforestiers au Burkina Faso. Rapport AFRENA N°79.
- Pellissier, F. & Souto, X. (1999). Allelopathy in Northern temperate and boreal semi-natural woodland. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18: 637-652
- Peterson, G., Allen, C.R. & Holling, C.S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1: 6-18
- Purin, S. & Rillig, M.C. (2008). Parasitism of arbuscular mycorrhizal fungi : reviewing the evidence. *FEMS Microbiology Ecology*, 279: 8-14
- Ramanankierana, N., Rakotoarimanga, N., Thioulouse, J., Kisa, M., Randrianjohany, E., Ramaroson, L. & Duponnois, R. (2006). The Ectomycorrhizosphere effect influences functional diversity of soil microflora. *International Journal of Soil Sciences*, 1:8-19
- Ravnskov, S., Nybroe, O. & Jakobsen, I. (1999). Influence of arbuscular mycorrhizal fungus on *Pseudomonas fluorescens* DF57 in rhizosphere and hydrosphere soil. *New Phytologist*, 142: 113-122
- Requena, N., Perez-Solis, E., Azcon-Aguilar, C., Jeffries, P. & Barea, J.M. (2011). Management of indigenous Plant-Microbe Symbioses aids restoration of desertified

- ecosystems. *Applied Environmental Microbiology*, 67:495-498
- Ridenour, W.M. & Callaway, R.M. (2001). The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126: 444-450
- Rillig, M.C. & Mummey, D.L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171: 41-53
- Rygielwicz, P.T. & Andersen, C.P. (1994). Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated belowground. *Nature*, 36: 58-60
- Sangaré, S.A.K. (2002). Evaluation de la performance agro-écologique des techniques de lutte contre la désertification: cas du Zaï, de la demi-lune et du tapis herbacé dans les provinces du Passoré et du Yatenga. Mémoire d'Ingénieur de l'Institut de Développement Rural. 84 p.
- Sangaré, S.K. (2007). La mychorization contrôlée de *Acacia holosericea* A. Cunn ex G. Don: conséquences sur le développement de la plante et la diversité fonctionnelle de la microflore endémique du sol dans les agrosystèmes du Burkina Faso. Mémoire de DEA de l'Institut de Développement Rural (IDR) de Bobo. 92 p
- Sangaré, S.K., Bilgo, A. & Hien, V. (2009). Effets de la mycorhization contrôlée de *Acacia holosericea* A. Cunn ex G. Don sur les caractéristiques chimiques d'un lixisol et impact sur les rendements du maïs (*Zea mays* L.). *Science et Technique*, 31 : 27-39
- Sanon, A. (2004). Impact de la mycorhization contrôlée du *Gmelina arborea* sur le biofonctionnement du sol et sur la structure de la strate herbée. Mémoire de DESS du Centre Régional d'Enseignement Spécialisé en Agriculture (CRESA) de Niamey. 60 p
- Sanon, A., Martin, P., Thioulouse, J., Plenchette, C., Spichiger, R., Lepage, M. & Duponnois, R. (2006). Displacement of an herbaceous plant species community by mycorrhizal and non-mycorrhizal *Gmelina arborea*, an exotic tree, grown in a microcosm experiment. *Mycorrhiza*, 16: 125-132
- Sanon, A., Beguiristain, T., Cébron, A., Berthelin, J., Ndoye, I., Leyval, C., Prin, Y., Galiana, A., Baudoin, E. & Duponnois, R. (2010). Towards the influence of plant-soil-microbes feedbacks on plant biodiversity, grassland variability and productivity. In: Runas J,

- Dahlgren T (eds) *Grassland Biodiversity: Habitat types, Ecological Processes and Environmental impacts*. Nova Sciences Publishers, Inc, New York, pp 267-301
- Sanon, A., Baudoin, E., Prin, Y., Galiana, A., Duponnois, R. & Ndoye, F. (2011). *Plant Coexistence and Diversity Mediated Belowground: the Importance of Mycorrhizal Networks*. Nova Sciences Publishers, Hauppauge New York
- SBSTTA (Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice) (2001). *Soil biodiversity and sustainable agriculture; paper submitted by the Food and Agriculture Organization of the United Nations to the Secretariat of the Convention on Biological Diversity*. 28p. Site web: <http://www.cbd.int/doc/meetings/sbstta/sbstta-07/information/sbstta-07-inf-11-en.doc>. Cited 26 July 2011
- Siddiqui, Z.A. & Pichtel, J. (2008). *Mycorrhizae : an overview*. In: Siddiqui ZA, Akhtar MS, Futai K, (eds) *Mycorrhizae : Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer Dordrecht, pp1-35
- Simard, S.W. & Durall, D.M. (2004). *Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance*. *Canadian Journal of Botany*, 82:1140-1165
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. Elsevier, London
- St-Arnaud, M., Hamel, C., Vimard, B., Caron, M. & Fortin, J.A. (1997). *Inhibition of Fusarium oxysporum f.sp. dianthi in the non-VAM species Dianthus caryophyllus by co-culture with Tagetes patula companion plants colonized by Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Botany*, 75: 998-1005
- Stotzky, G. (1997). *Soil as an environment for microbial life*. In: Van Elsas JD, Trevors JT, Wellington EMH (eds) *Modern Soil Microbiology*. Dekker, New York, pp 1-20
- Sylvia, D.M. (1990). *Inoculation of native woody plants with vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mine lands reclamation*. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 31: 253–261
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton Monographs in Population Biology 17. Princeton University Press, Princeton
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. & Polasky, S. (2002). *Agricultural sustainability and intensive production practices*. *Nature*, 418: 671-677

- Traoré, K., Hien, F. & Hien, V. (2003). Durabilité du système zaï dans la zone nord du Burkina Faso : Etude des flux de matières organiques dans l'exploitation et gestion de la production agricole. Symposium "Sustainable Dry Land Agriculture System". Niamey 2 - 5 décembre 2003
- Urcelay, C. & Diaz, S. (2003). The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters*, 6: 388-391
- 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
- Vazquez, M.M., Cesar, S., Azcon, R. & Barea, J.M. (2000). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial populations and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. *Applied Soil Ecology*, 15: 261-272
- Wardle, D.A. (2002). *Communities and Ecosystems: Linking the aboveground and belowground components*. Monographs in Population Biology, vol 34. Princeton University Press, Princeton
- Wilson, G.W.T., Rice, C.W., Rillig, M., Springer, A. & Hartnett, D.C. (2009). Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters*, 12: 452-461
- Wirsel, S.G.R. (2004). Homogenous stands of wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 48: 129-138
- Zougmore, R., Mando, A., Stroosnijder, L. & Ouédraogo, E. (2004). Economic benefits of combining soil and water conservation measures with nutrient management in semiarid Burkina Faso. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 70: 261-269

# DES CHAMPIGNONS SYMBIOTIQUES CONTRE LA DESERTIFICATION

ECOSYSTEMES MEDITERRANEENS, TROPICAUX ET INSULAIRES

*Editeurs scientifiques*

ROBIN DUPONNOIS<sup>1,2,4</sup>, MOHAMED HAFIDI<sup>2</sup>, IBRAHIMA NDOYE<sup>3,4</sup>,  
HERINIAIRANA RAMANANKIERANA<sup>5</sup>, AMADOU M. BÂ<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM). Campus international de Baillarguet, Montpellier. France.

<sup>2</sup> Laboratoire Écologie & Environnement (Unité associée au CNRST, URAC 32). Faculté des sciences Semlalia. Université Cadi Ayyad. Marrakech. Maroc.

<sup>3</sup> Université Cheikh Anta Diop. Département de Biologie végétale. Dakar. Sénégal.

<sup>4</sup> IRD. Laboratoire commun de microbiologie IRD/ISRA/UCAD. Centre de recherche de Bel Air. BP 1386. Dakar. Sénégal.

<sup>5</sup> Laboratoire de microbiologie de l'environnement. Centre national de recherches sur l'environnement. BP 1739. Antananarivo. Madagascar.

**IRD Editions**

**INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DEVELOPPEMENT**

**Marseille, 2013**