

**EFFET DE L'INOCULATION AVEC DES SOUCHES DE *MESORHIZBIUM* SP. ET/OU
DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS A ARBUSCULES SUR LA CROISSANCE ET LA
NUTRITION MINERALE DE PLANTS D'*A. SEYAL* DEL.**

par Diouf D.^{1,2}, Fall D.^{1,2}, Kane A.^{1,2}, Bakhoun N.^{1,2}, Ba A. T.^{1,3}, Ba A. M.²,
Duponnois R.^{2,4}

¹ Département de biologie végétale. Université Cheikh Anta Diop. Dakar. Sénégal

² Laboratoire commun de microbiologie IRD/Isra/Ucad. Dakar. Sénégal

³ Université de Ziguinchor. Ziguinchor. Sénégal

⁴ IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/SUP-AGRO/UM2, Laboratoire des symbioses
tropicales et méditerranéennes (LSTM). Campus international de Baillarguet. Montpellier.
France

1. INTRODUCTION

La salinisation des terres est un problème environnemental majeur et croissant, particulièrement dans les zones arides et semi-arides du monde. Environ 800 millions d'hectares de terres à travers le monde sont affectées par le sel (Munns, 2005). Au Sénégal, 6 % des terres, principalement dans les zones côtières, sont affectées par le phénomène de salinisation (Barbiero *et al.*, 2004). Les changements climatiques, notamment le déficit pluviométrique de ces dernières années, ont contribué à accentuer les effets de la salinité en aval des quatre principaux bassins versants du territoire, à savoir le Sénégal, le Sine, le Saloum et la Casamance (Zeng, 2003).

Le phénomène de salinisation des sols est un facteur de désertification. Il provoque une dégradation des propriétés biologiques, chimiques et physiques des sols (Qadir et Schubert, 2002). Cette dégradation des propriétés des sols a pour conséquence la diminution de leur fertilité, qui entraîne une réduction des rendements des cultures et l'abandon des terres, et parfois la disparition du couvert végétal naturel remplacé par d'immenses étendues de zones salées (ou Tannes) (Boivin et Job, 1988). Ainsi, l'offre de services provenant des forêts naturelles devient insuffisante pour satisfaire la demande, accentuant alors la pauvreté en milieu rural.

La remise en état de vastes zones de terres salines à travers le monde semble difficile en raison de contraintes économiques et climatiques. Cependant, l'utilisation de plantes tolérantes au sel se présente comme une approche intégrée et appropriée de gestion des terres salées (Singh, 2009). La réintroduction de plantes autochtones, associées à une bonne gestion des communautés de symbiotes microbiens, est un outil biotechnologique efficace pour la reconstitution des écosystèmes dégradés (Dommergues, 1995 ; Requena *et al.*, 2001 ; Thrall *et al.*, 2005). Ces associations symbiotiques sont d'une importance capitale pour l'agriculture (Saxena *et al.*, 2006 ; Yang *et al.*, 2009 ; Zahran, 1999). Les études menées sur les *Acacia* ont montré que ces espèces produisent non seulement du fourrage pour le bétail et du bois de chauffage, mais ont également l'avantage supplémentaire d'apporter de l'engrais naturel au sol grâce à l'association symbiotique avec des rhizobiums compatibles et des champignons mycorrhiziens (Allen et Allen, 1981 ; Dommergues, 1995). Les rhizobiums d'*Acacia* spp. ont une tolérance au sel plus élevée que celle de la plupart des rhizobiums (Fall *et al.*, 2008 ; Odee *et al.*, 1997 ; Zhang *et al.*, 1991). Les champignons mycorrhiziens à arbuscules (CMA)

ont également été observés dans des environnements salins où ils améliorent la tolérance au sel des plants en début de croissance (Juniper et Abbott, 1993 ; Ruiz-Lozano et Azcón, 2000).

Dans les basses vallées du Sine et du Saloum, la salinisation a eu pour conséquence de fortes pressions sur les terres cultivables et la disparition de la végétation sur de grandes superficies. Cependant, au sein de ces écosystèmes particuliers se développent de grandes plaines à graminées dominées par des espèces de *Sporobolus* sp. et de *Leptochloa fusca*, souvent associées à des îlots d'*A. seyal* (fig. 1). Cette légumineuse tropicale, hautement fixatrice d'azote (Ndoye *et al.*, 1995), s'associe également à des champignons mycorhiziens (Manga *et al.*, 2007) et pourrait jouer un important rôle dans le cycle de l'azote. De plus, *A. seyal* est une espèce modérément tolérante au sel (Fall *et al.*, 2009). Ces adaptations naturelles font qu'elle est potentiellement utile pour des applications écologiques, en matière d'agroforesterie, d'aménagement paysager ou de réhabilitation des écosystèmes dégradés.

Figure 1 : Un arbre d'*Acacia seyal* dans une tanne entouré de graminées (*Sporobolus* sp.) dans les basses vallées du Sine (Foundiougne-région de Fatick). © D. Diouf



L'inoculation avec des souches de rhizobiums tolérantes pourrait améliorer la tolérance au sel de leurs hôtes (Zou *et al.*, 1995). Les champignons MA permettent de réduire les pertes de rendement des cultures dans des sols salins (Al-Karaki, 2006). Cet effet serait dû à une absorption accrue de nutriments à faible mobilité, tels que P, Fe, Cu et Zn (Colla *et al.*, 2008 ; Garg et Manchanda, 2008), et une diminution de l'absorption de Na (Al-Karaki, 2000 ; Giri *et*

al., 2007). En outre, les champignons MA peuvent améliorer les processus physiologiques tels que la capacité d'absorption d'eau des plantes en augmentant la conductivité hydraulique des racines et en ajustant favorablement l'équilibre osmotique et la teneur en hydrates de carbone (Palmieri et Swatzell, 2004 ; Sheng *et al.*, 2008 ; Smith et Read, 1997). Pour faire face aux problèmes osmotiques induits par la contrainte saline, les plantes s'adaptent par la synthèse de *novo* des solutés organiques compatibles agissant comme osmolytes. Parmi eux, la proline sert en tant que puits de stockage de carbone et d'azote et réservoir de radicaux libres. Il stabilise les structures subcellulaires (membranes et protéines) et tamponne le potentiel redox cellulaire en conditions de stress salin (Garg et Manchanda, 2009 ; Yokota, 2003).

Des résultats positifs ont été obtenus par la co-inoculation d'acacias avec les CMA et les rhizobiums en conditions contrôlées (André *et al.*, 2003 ; Diouf *et al.*, 2005 ; Hatimi, 1999 ; Weber *et al.*, 2005). Toutefois, peu de travaux de recherche ont porté sur les effets des combinaisons des rhizobia et des champignons mycorrhiziens sur la croissance des acacias sahéliens en conditions de stress salin. En outre, il existe peu d'informations sur les effets de la salinité sur l'efficacité de la fixation d'azote et l'absorption de P, et des accumulations d'osmoprotectants des légumineuses inoculées avec des CMA et/ou des rhizobiums. Une croissance efficace des plantes en conditions de stress salin nécessite à la fois une tolérance au sel et un apport suffisant de nutriments tels que N et P, par une meilleure fixation de l'azote et une absorption efficace de P. Par conséquent, les recherches en biochimie et de réactions physiologiques des plantes inoculées sont nécessaires pour améliorer la performance de la plante hôte dans un environnement dégradé (Al-Karaki *et al.*, 2004 ; Giri *et al.*, 2003).

L'objectif de la présente étude était de déterminer les effets de trois niveaux de salinité sous forme de concentrations croissantes de solutions de chlorure de sodium (NaCl) sur l'efficacité de l'inoculation microbienne des plants d'*A. seyal* avec des souches *Mesorhizobium* sp. et/ou un cocktail de CMA du genre *Glomus*. Nous déterminerons l'effet de l'inoculation microbienne sur la croissance, l'absorption des éléments nutritifs minéraux, et la stratégie de tolérance au stress osmotique de plants d'*A. seyal* cultivés en serre sous contrainte saline pendant 4 mois sur un sol non désinfecté.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. MATERIEL VEGETAL ET CONDITIONS DE CULTURE DES PLANTS

Les graines d'*A. seyal* ont été fournies par l'Institut sénégalais de recherches agricoles/Centre national de la recherche forestière (Isra/CNRF). La scarification, la stérilisation superficielle et la germination des graines ont été réalisées comme décrit plus haut. Les plants d'*A. seyal* ont été repiqués individuellement dans des sacs en plastique contenant 1 kg de sol sableux (sol de Sangalkam) pauvre en azote et en phosphore. Ce sol est très riche en rhizobiums, mais avec un faible potentiel mycorhizien (Duponnois *et al.*, 2002). Les caractéristiques physico-chimiques de ce sol sont les suivantes : pH (H₂O) 6,5 ; argile (3,6 %) ; limon fin (7,4 %) ; limon grossier (25,4 %) ; sable fin (36,6 %) ; sable grossier (21,55 %) ; C total (0,54 %) ; azote total (0,06 %) ; C/N, 8,5 ; P total (39 ppm), et Olsen P (4,8 ppm) (Olsen *et al.*, 1954). Les plants cultivés en serre en lumière naturelle (30 °C le jour, 25 °C la nuit, avec une photopériode de 14 h) ont été régulièrement arrosés à l'eau distillée.

2.2. PRODUCTION D'INOCULUM DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS ARBUSCULAIRES ET DE RHIZOBIUM

Trois isolats de champignons mycorhiziens à arbuscules *Glomus intraradices*, *G. mosseae* et *G. verruculosum* ont été propagés en serre sur des racines de plants de maïs (*Zea mays*) cultivés sur un substrat TerraGreen (argile calcinée) pendant 12 semaines (Plenchette *et al.*, 1989). Les plants de maïs ont ensuite été récoltés et les racines ont été délicatement lavées et coupées en morceaux de 0,5 cm (contenant environ 250 vésicules/cm). Les quatre souches de *Mesorhizobium* sp. (ORS 3324, ORS 3356, ORS 3359 et ORS 3365) ont été isolées à partir de nodules de racines d'*A. seyal*, comme décrit par Diouf *et al.* (2007). Ces souches ont été choisies sur la base des résultats de leur performance symbiotique et de leur tolérance au sel (Diouf *et al.*, 2008). Les souches ont été cultivées sur milieu YEM pendant 2 jours à 28 °C sous agitation orbitale dans des flacons en verre.

2.3. INOCULATION MICROBIENNE ET TRAITEMENTS SALES

Avant le repiquage, un trou de 1 cm de diamètre et 5 cm de profondeur a été préparé dans chaque pot et rempli avec 1 g de fragments de racines de maïs mycorhizées. Des racines de maïs non mycorhizées, préparées comme décrit ci-dessus, ont servi pour les traitements témoin sans inoculation CMA. Les trous ont été recouverts avec le même sol sableux non désinfecté. Les jeunes plants d'*A. seyal* ont été inoculés au moment du repiquage avec 5 ml de la suspension des quatre souches (10^9 cellules bactériennes) ou 5 ml du milieu de culture sans bactéries dans le cas des traitements témoins. Le même volume d'inoculum bactérien a été ajouté dans les traitements combinant ORS 3324, ORS 3356, ORS 3359 et ORS 3365. Les traitements ont été définis par une combinaison factorielle de trois niveaux de salinité (non salé et deux niveaux de salinité) et quatre traitements microbiens [plants témoins non inoculés (C), inoculés avec *Mesorhizobium* sp. (R), inoculés avec CMA (M), inoculés avec *Mesorhizobium* sp. et CMA (RM)]. Les plants ont été disposés en blocs aléatoires complets avec neuf répétitions par traitement combiné. Les solutions salines 170 mM NaCl et 340 mM NaCl ont des valeurs de conductivité électrique (CE) de 16,75 $\mu\text{S}/\text{cm}$ et 30,40 $\mu\text{S}/\text{cm}$, respectivement. Le témoin non salé (0 mM de NaCl) a été réalisé avec de l'eau distillée (CE-1,8 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Pour augmenter la salinité dans le sol, deux solutions différentes (170 mM et 340 mM de NaCl) ont été ajoutées aux sacs en plastique. Les solutions salines ont été appliquées une seule fois au début de l'expérience pour chaque traitement de sel pour simuler le lessivage du sel de la surface du sol durant la saison des pluies. Pour éviter les effets du sel sur l'établissement des symbioses rhizobiennes et mycorhiziennes, l'application de sel a été effectuée trois semaines après l'inoculation. Afin de minimiser le choc du stress salin, les semis ont été progressivement exposés au NaCl. La teneur en sel a été incrémentée de 25 mM par jour jusqu'à ce que les concentrations finales aient été atteintes. Par la suite, les plants ont été irrigués à l'eau distillée tout au long de l'expérience.

2.4. EVALUATION DE LA NODULATION, DE LA COLONISATION MYCORHIZIENNE ET DE L'EFFECTIVITE DES SYMBIOSES RHIZOBIENNES ET MYCORHIZIENNES

Les effets relatifs de l'inoculation sur la croissance des plants ont été comparés en mesurant la hauteur des plants au bout de 4 mois. Les plants ont été récoltés et leur système racinaire soigneusement rincé. Des aliquotes ont été conservés pour l'évaluation de la colonisation par

les champignons. L'infectivité des rhizobiums a été évaluée par le décompte du nombre de nodules. Tous les tissus végétaux ont été séchés à l'étuve à 80 °C pendant 72 h pour la détermination de la biomasse totale (parties aériennes et racines). La colonisation des racines par des champignons mycorhiziens a été déterminée sur les mêmes plants échantillonnés.

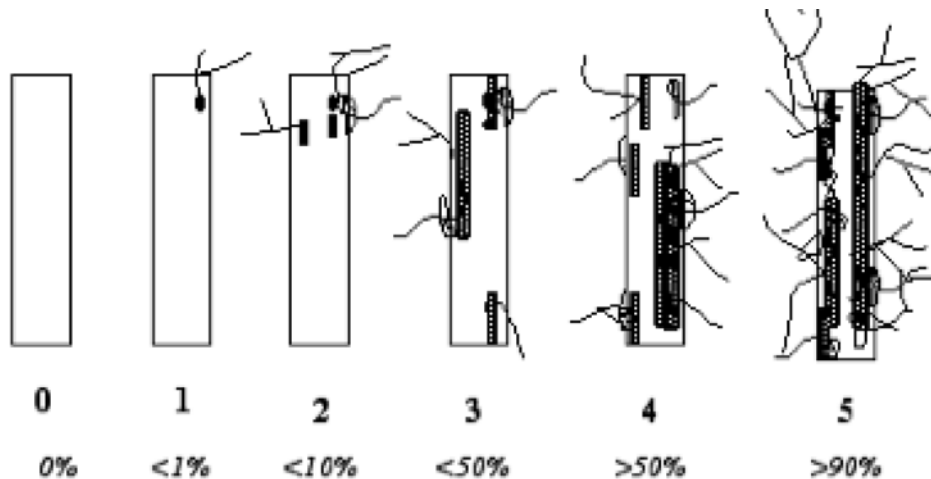
Les racines préalablement prélevées et conservées dans de l'alcool ont été étudiées au laboratoire. Elles ont été colorées au bleu trypan 0,05 % (v/v) dans lactophénol selon la méthode de Phillips et Hayman (1970) modifiée. Les racines ont d'abord été rincées soigneusement à l'eau de robinet, mises dans des tubes à essai contenant une solution de KOH à 10 % et l'ensemble porté à ébullition dans un bain-marie à 90 °C pendant 1 h. Cette opération permet de vider les cellules de leur contenu cytoplasmique. Afin de les éclaircir davantage, les racines ont été rincées et trempées dans de l'eau de javel diluée au 1/10 (10 ml d'eau de javel ramenée à 100 ml avec de l'eau déminéralisée) pendant 3 min. Après un rinçage à l'eau courante, elles ont été trempées dans une solution de bleu trypan (0,05 %) et les tubes placés à nouveau au bain-marie à 90 °C pendant 30 min. Au terme de cette opération, le colorant a été égoutté et les racines trempées dans de l'eau de robinet. La coloration au bleu trypan permet d'observer la colonisation du système racinaire des plants par les champignons MA.

Vingt (20) fragments de racines fines d'environ 1 cm de long sont prélevés à différents niveaux de chaque échantillon coloré puis monté entre lame et lamelle dans du glycérol. Le taux d'endomycorhization du système racinaire ou fréquence d'infection (F %), ainsi que l'intensité d'endomycorhization des racines (I %) ont été évalués au microscope optique (fig. 2), comme décrit par Trouvelot *et al.* (1986). Le taux de colonisation endomycorhizienne de chaque fragment a été estimé selon un barème constitué de six classes notées de zéro (0) à cinq (5). La fréquence et l'intensité de mycorhization ont été calculées selon les formules suivantes :

$$F \% = (\text{nombre de fragments mycorhizés} / \text{nombre total de fragments observés}) \times 100$$

$$I \% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / \text{nombre total de fragments observés}$$

Figure 2 : Notation de l'infection mycorhizienne (classe 0 à classe 5) selon Trouvelot *et al.* (1986).



n5 = nombre de fragments notés 5, n4 = nombre de fragments notés 4, n3 = nombre de fragments notés 3, n2 = nombre de fragments notés 2, n1 = nombre de fragments notés 1.

2.5. ANALYSE DES TENEURS MINÉRALES DES FEUILLES ET DES RACINES

Les teneurs en proline des feuilles ont été mesurées par colorimétrie à 520 nm (Monnevaux et Nemmar, 1986). Un échantillon de 100 mg de matière fraîche des feuilles a été mélangé avec 2 ml de méthanol 40 % (v/v). Le mélange a ensuite été porté au bain-marie à 85 °C pendant 1 h. Après refroidissement à température ambiante, 1 ml de ninhydrine acide 2,5 % (v/v) dans de l'acide acétique, 1 ml d'un réactif (constitué de 60 ml d'acide acétique glacial, 16 ml d'acide phosphorique et 24 ml d'eau) ont été ajoutés à 1 ml du surnageant. Le mélange a ensuite été chauffé dans un bain d'eau bouillante pendant 30 min, puis refroidi à température ambiante et extrait avec 5 ml de toluène. La phase de toluène a été recueillie et déshydratée avec du sulfate de sodium anhydre. La densité optique de la phase de toluène a été mesurée à 520 nm en se servant du toluène pur comme blanc. La teneur en proline a été déterminée à partir d'une gamme étalon en $\mu\text{mole/g}$ de poids de matière fraîche. Les teneurs en N (Kjeldhal), P total, K et Na des parties aériennes et des racines ont été mesurées au laboratoire LAMA, ISO 9001-2000, Dakar, US IMAGO, IRD, www.lama.ird.sn.

2.6. ANALYSES STATISTIQUES

Les données métriques des plants, ainsi que le nombre de nodules ont été traités à l'aide du logiciel SuperANOVA™ (Abacus Concepts, Berkeley, Inc, en Californie, 1989). Les moyennes obtenues ont été comparées sur la base du test Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

3. RESULTATS

3.1. COLONISATION MICROBIENNE DES RACINES DE PLANTS D'*A. SEYAL* EN CONDITIONS DE STRESS SALIN

La présente étude a montré une influence positive de l'inoculation microbienne sur la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens à arbuscules et les rhizobiums, quel que soit le niveau du stress salin (tabl. 1). Toutefois, le taux de nodulation et le niveau de colonisation des racines varient avec le traitement microbien et la concentration en sel. Il est intéressant de noter que les CMA et les rhizobiums colonisent avec succès les racines d'*A. seyal*, même en présence de NaCl (fig. 3).

Les plus forts taux de mycorhization (fréquence et intensité) et de nodulation ont été observés sur les racines des plants avec une double inoculation par les CMA et les rhizobiums (RM). Aucune structure mycorhizienne n'a été enregistrée sur les traitements non inoculés avec les CMA (C et R). En revanche, une faible nodulation a été observée sur des plants témoins non inoculés. Contrairement à la salinité, l'inoculation microbienne a un effet significatif sur la nodulation, qui augmente 2 fois pour les plants avec les rhizobiums seuls ou les CMA seuls (R, M) et 2,9 fois pour les plants doublement inoculés (RM), en comparaison aux plants témoins non inoculés. Il est à noter la corrélation négative entre les niveaux de salinité des sols et la mycorhization des racines des plants (fréquence et intensité). La colonisation mycorhizienne des racines décroît avec l'augmentation du niveau de salinité. Pour les plants doublement inoculés (RM), la fréquence de mycorhization diminue, passant de 100 % pour les plants qui poussent sur un milieu dépourvu de NaCl à 70 % pour ceux qui sont cultivés en présence de NaCl à 340 mM (fig. 4).

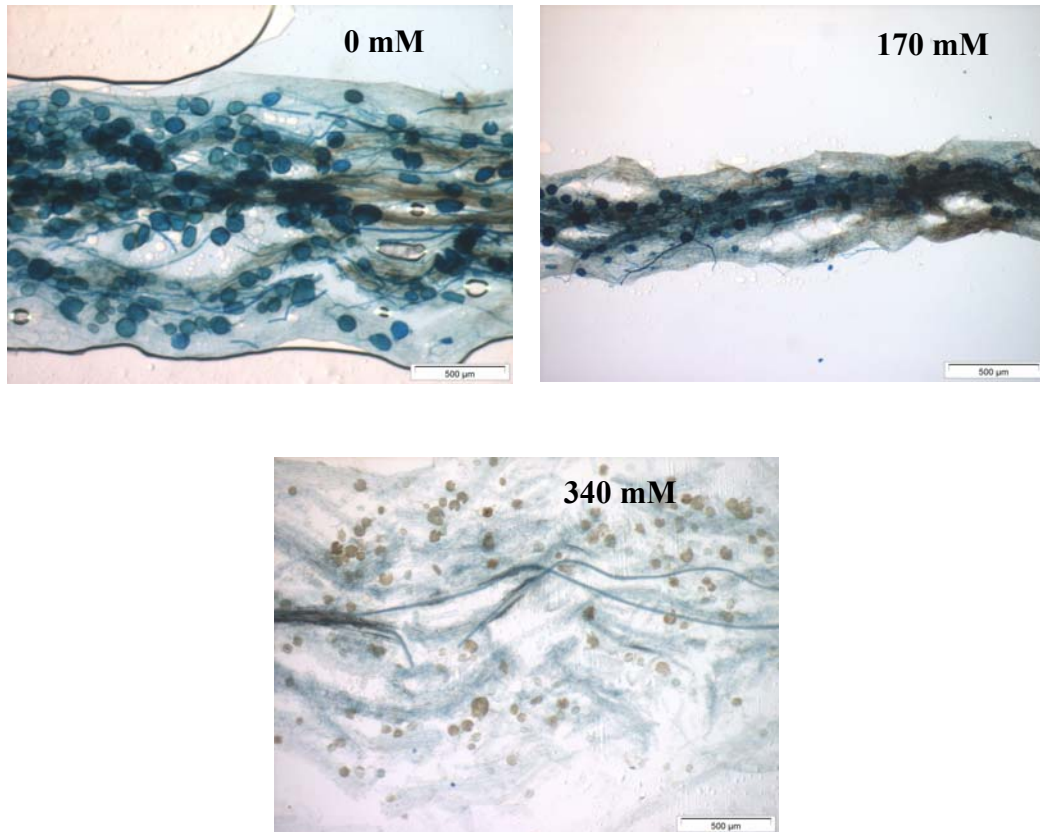
Tableau 1 : Effet de l'inoculation microbienne avec *Rhizobium* et/ou les champignons mycorrhiziens à arbuscules sur la production de biomasse (g/plant) et le nombre de nodules de plants d'*A. seyal* cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0, 170 ou 340 mM NaCl

Traitements	Biomasse aérienne	Biomasse racinaire	Biomasse totale	Nombre de nodules
Dose de NaCl				
(mM)				
0	0,586 (0,026) ⁽¹⁾ a	0,638 (0,032) a	1,223 (0,047)a	18,4 (1,741) ab
170	0,576 (0,026) a ⁽²⁾	0,850 (0,032) b	1,426 (0,046)b	16,7 (1,504) a
340	0,699 (0,024) a	0,699 (0,03) a	1,249 (0,047)a	22,2 (1,793) b
Inoculation				
C	0,451 (0,021) a	0,616 (0,031) a	1,067 (0,036)a	9,8 (1,154) a
R	0,578 (0,030) b	0,783 (0,047) b	1,361 (0,066)b	17,8 (1,415) b
M	0,622 (0,028) b	0,732 (0,040) b	1,354 (0,056)b	20,7 (1,057) b
RM	0,632 (0,023) b	0,784 (0,033) b	1,416 (0,035)b	28,1 (2,079) c
Signification ⁽³⁾				
Salinité (S)	NS	**	**	NS
Inoculation (Inoc,)	**	**	**	**
S x Inoc,	*	**	**	NS

C, plants témoins non inoculés ; R, plants inoculés avec *Mesorhizobium* spp. ; M, plants inoculés avec *Glomus* spp. ; RM, plants inoculés avec *Mesorhizobium* spp. et *Glomus* spp.

⁽¹⁾ Erreur standard. ⁽²⁾ Pour chaque facteur, les valeurs (moyennes de 24 répétitions pour le traitement inoculation microbienne et 32 répétitions pour le traitement salinité) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls. ⁽³⁾NS, *, ** : Non significatif, significatif à $P < 0,05$, ou à $P < 0,001$, respectivement.

Figure 3 : Racines mycorhizées de plants d'*A. seyal* inoculés avec des champignons mycorhiziens à arbuscules et cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0,170 ou 340 mM de NaCl.

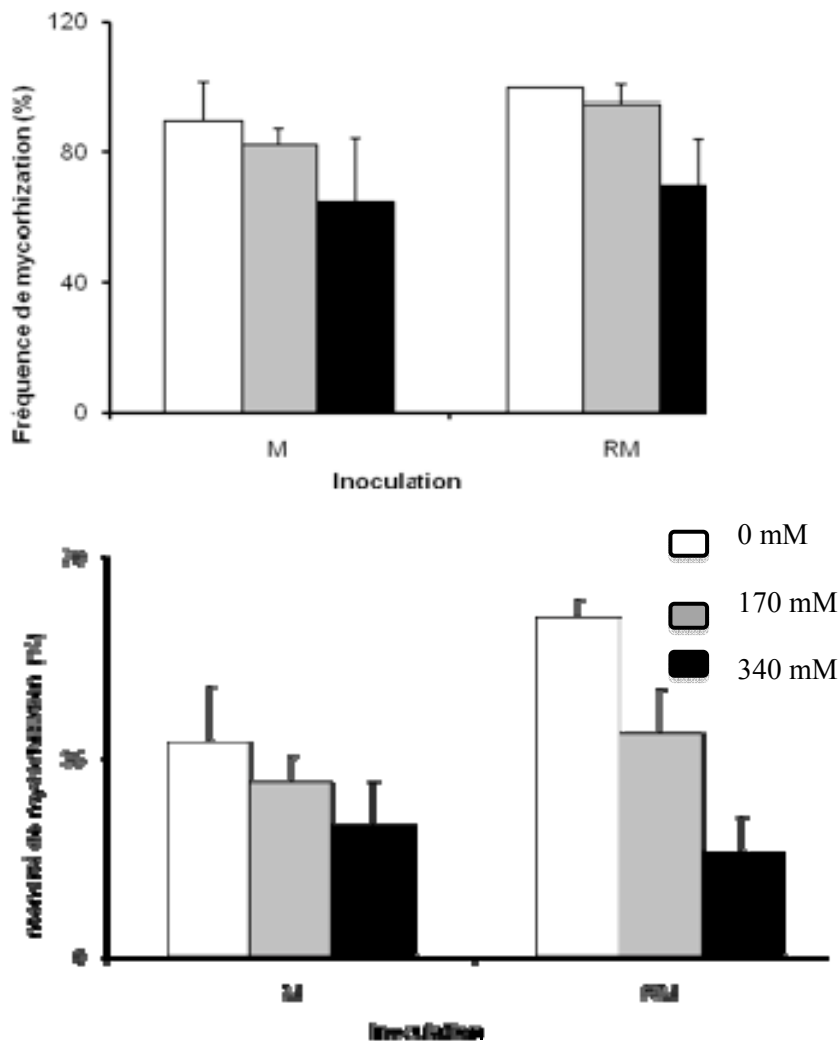


3.2. L'INOCULATION MICROBIENNE AMELIORE LA CROISSANCE DES PLANTS D'*A. SEYAL* EN CONDITIONS DE STRESS SALIN

L'inoculation microbienne améliore la croissance des plants d'*A. seyal*, quel que soit le niveau de salinité. Cependant, l'effet de l'inoculation microbienne sur la croissance des plants varie en fonction de l'inoculum utilisé. Les poids de matières sèches des racines et des parties aériennes sont significativement plus élevés chez les plants d'*A. seyal* inoculés avec les CMA et les rhizobiums (RM) par rapport aux plants témoins non inoculés ($P < 0,05$) (tabl. 1). La double inoculation augmente la production de biomasse, indépendamment du niveau de salinité. Les taux d'augmentation de la biomasse par rapport aux plants témoins non inoculés sont de 28 % (R), 27 % (M) et 33 % (RM). Contrairement à l'inoculation microbienne, la contrainte saline appliquée n'a pas d'effet significatif sur la masse de matière sèche produite

et le nombre de nodules. Par contre, la croissance et la production de biomasse sont significativement affectées par l'interaction des deux traitements : Inoculation x Salinité.

Figure 4 : Taux (fréquence et intensité) de mycorhization de plants d'*A. seyal* inoculés avec des champignons mycorhiziens à arbuscules et cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0,170 ou 340mM de NaCl.



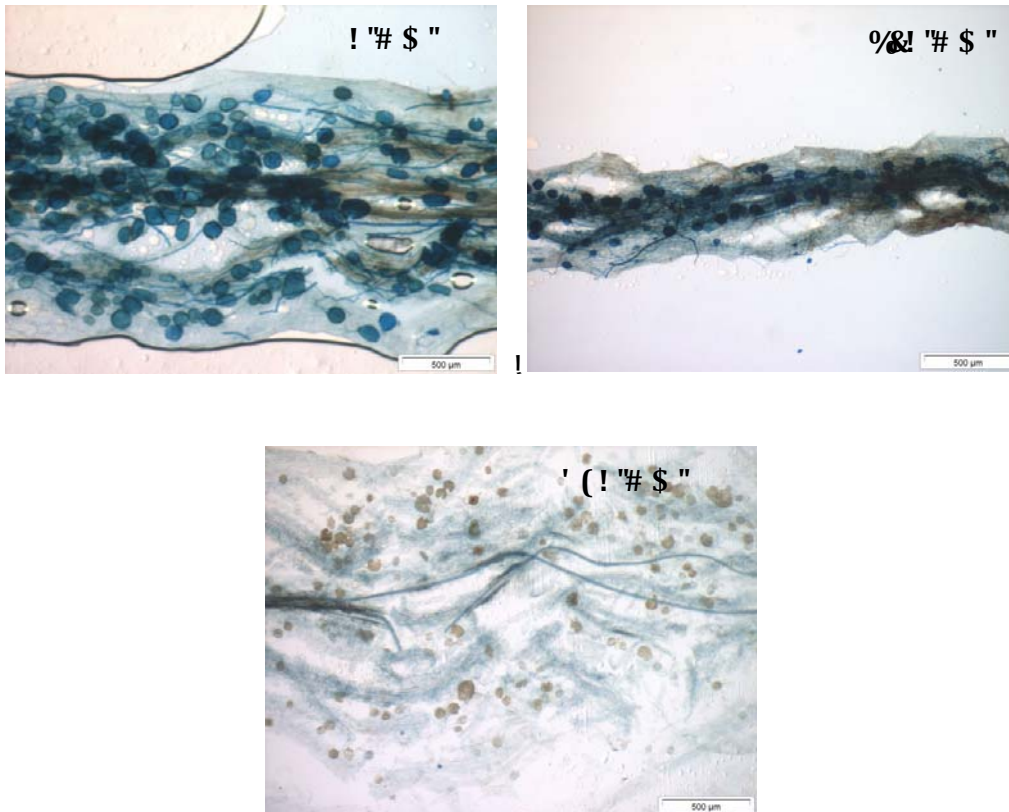
3.3. EFFET DE L'INOCULATION SUR LA NUTRITION MINERALE DES PLANTS EN RELATION AVEC LA SALINITE

L'inoculation microbienne a une influence positive significative sur la nutrition des plants, même pour des niveaux de salinité élevés ($P < 0,05$) (fig. 5 et 6). À l'exception du Na, les teneurs en éléments minéraux (N, P et K) des plants sont relativement plus élevées dans les

parties aériennes par rapport aux racines. Les plants inoculés accumulent plus de N, P, K et Na à la fois dans les racines et les parties aériennes que les plants non inoculés, quel que soit le niveau de salinité. En outre, l'effet de l'inoculation microbienne sur l'absorption des éléments minéraux est significativement plus élevé en conditions de stress salin qu'en absence de sel. En présence de NaCl à 340 mM, les plants mycorhizés (M et RM) ont une teneur en N dans les racines significativement plus élevée que celle des plants non mycorhizés. Les teneurs en azote des parties aériennes et des racines des plants doublement inoculés (RM) à 340 mM de NaCl sont respectivement 1,7 fois et 1,6 fois plus élevées que celles des plants témoins non inoculés. En absence de sel, l'inoculation microbienne a un léger effet sur la concentration de P dans les parties aériennes et les racines. En revanche, en conditions de stress salin, l'inoculation microbienne augmente de façon significative l'absorption de P. Les traitements mycorhiziens, en particulier, ont un important effet sur l'absorption de P de plants stressés. À un niveau élevé de NaCl (340 mM), la concentration de P dans les parties aériennes des plants inoculés par les champignons mycorhiziens seuls (M) augmente de 37 % par rapport à celle des plants témoins non inoculés.

De même que la teneur en P, l'inoculation microbienne augmente la concentration en K dans les racines et les parties aériennes des plants en conditions de stress salin. En outre, les plants mycorhizés (M et RM) accumulent une plus forte concentration de K dans les racines et les parties aériennes, quel que soit le niveau de salinité. Ainsi, la concentration en K dans les plants doublement inoculés en présence de 340 mM de NaCl augmente de 71 % et 49 %, respectivement dans les racines et les parties aériennes par rapport aux mêmes organes des plants témoins. La concentration en Na des racines est supérieure à celle des parties aériennes, quel que soit le niveau de salinité. En conditions de stress salin, l'inoculation microbienne augmente légèrement les concentrations en Na. Les champignons MA ont un effet positif dans l'augmentation de l'absorption du Na. Les parties aériennes ont un rapport K/Na plus élevé que les racines, quel que soit le niveau de salinité (données non présentées). Toutefois, le rapport K/Na des parties aériennes diminue avec l'augmentation de la salinité des sols. En revanche, le rapport K/Na des racines n'est pas corrélé aux doses de sel appliquées dans le milieu de culture.

Figure 5 : Teneur foliaire en N, P, K et Na de plants d'*A. seyal* inoculés avec des rhizobiums et/ou des champignons mycorhiziens à arbuscules et cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0, 170 ou 340 mM de NaCl. Pour chaque dose de NaCl, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($P < 0,05$).



!

3.4. TENEUR EN PROLINE DES FEUILLES EN RAPPORT AVEC LA SALINITE

À l'exception des plants inoculés avec des rhizobiums, les concentrations en proline des feuilles sont faibles chez les plants cultivés dans des conditions non salines (fig. 7). Chez les plants inoculés avec des rhizobiums dans des conditions non salines, la teneur en proline des feuilles atteint $11 \mu\text{mol/g}$ de matière fraîche et le niveau de salinité ne modifie pas significativement sa concentration. En revanche, pour les autres traitements la teneur en proline foliaire augmente avec le stress salin. La concentration en proline des feuilles est plus élevée pour les plants d'*A. seyal* non inoculés ou inoculés avec des rhizobiums. En présence de NaCl à 340 mM, les plants colonisés par les CMA (M) accumulent respectivement 8 % et 22 % de proline en moins que les plants témoins non inoculés (C) et les plants inoculés avec des rhizobiums (R).

4. DISCUSSION

4.1. COLONISATION MICROBIENNE DES RACINES DE PLANTS D'*A. SEYAL* EN CONDITIONS DE STRESS SALIN

Parmi les nombreuses études consacrées à la tolérance au sel des légumineuses, très peu de recherches traitent de la réponse des légumineuses ligneuses à la double inoculation par des champignons mycorhiziens et des rhizobiums en conditions de stress salin (Diouf *et al.*, 2005 ; Hatimi, 1999). La présente étude évalue les aspects physiologiques et biochimiques liés à la tolérance au sel de plants d'*A. seyal* inoculés ou non avec des champignons mycorhiziens à arbuscules et/ou des rhizobiums et soumis à un stress salin. Les plants inoculés montrent une plus grande tolérance au stress de sel que les plants non inoculés, comme le montrent l'augmentation de la production de biomasse et l'amélioration de la nutrition minérale.

Nos résultats montrent une influence positive de l'inoculation microbienne sur la colonisation des racines par les CMA et/ou les rhizobiums, quel que soit le niveau de salinité. Dans nos conditions expérimentales, les CMA et les rhizobiums colonisent avec succès les racines d'*A. seyal*, montrant que ces symbiotes microbiens survivent dans des conditions de stress salin. Le taux de mycorhization (intensité et fréquence) et le nombre de nodules des plants inoculés ont sensiblement augmenté, même si les systèmes racinaires des plants ont été soumis à un stress salin. Toutefois, le niveau de colonisation des racines varie avec le traitement microbien. L'absence de mycorhization des plants témoins non inoculés pourrait être due à des facteurs combinés tels que la faible densité de propagules infectieux des champignons mycorhiziens signalée précédemment dans le sol utilisé (Duponnois *et al.*, 2002) et/ou des facteurs environnementaux tels que la présence d'antagonistes des CMA dans la microflore (Oliveira *et al.*, 1997).

Figure 6 : Teneur racinaire en N, P, K et Na de plants d'*A. seyal* inoculés avec des rhizobiums et/ou des champignons mycorhiziens à arbuscules et cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0,170 ou 340 mM de NaCl. Pour chaque dose de NaCl, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($P < 0,05$).

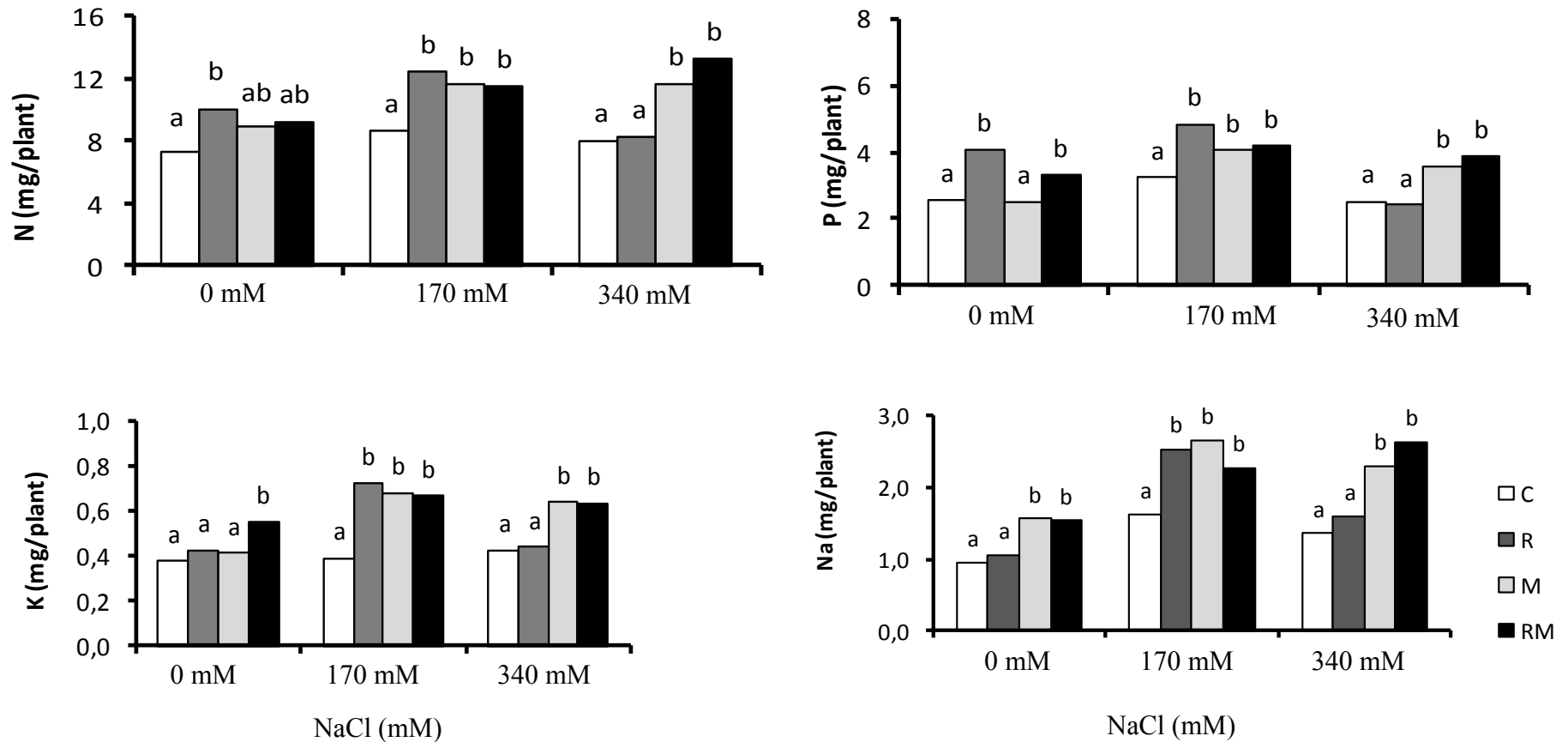
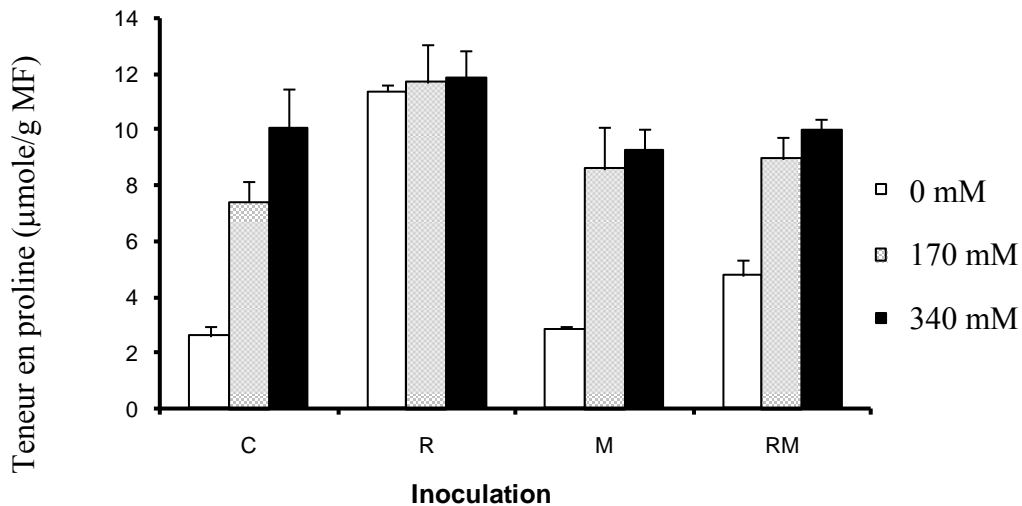


Figure 7 : Teneur foliaire en proline ($\mu\text{mole/g}$ matière fraîche) de plants d'*A. seyal* inoculés avec des rhizobiums et/ou des champignons mycorhiziens à arbuscules et cultivés pendant 4 mois sur un sol non désinfecté. Les plants ont été soumis à 0,170 ou 340 mM de NaCl.



La mycorhization s'est produite quelle que soit l'intensité du stress salin. Cependant, les fortes concentrations de NaCl entraînent une réduction de la colonisation mycorhizienne. La mycorhization a été plus importante en l'absence de NaCl que dans des conditions de sols salés (Al-Karaki *et al.*, 2001 ; Aliasgharzadeh *et al.*, 2001). La réduction de la mycorhization en conditions de stress salin pourrait être due à un effet direct de NaCl sur les champignons, probablement par la diminution de leur capacité à germer et à croître en présence de NaCl dans la solution du sol (Juniper et Abbott, 2006). Comme pour les plants d'*A. auriculiformis* et d'*A. mangium* inoculés avec des souches de *Bradyrhizobium* spp. et de *G intraradices* (Diouf *et al.*, 2005), la mycorhization des plants d'*A. seyal* est plus fortement affectée que la nodulation par les traitements salés (170 mM et 340 mM). Contrairement à l'inoculation microbienne, les doses de sel testées n'ont pas d'effet significatif sur la nodulation des plants (Cordovilla *et al.*, 1999). Il est intéressant de noter que le nombre de nodules a augmenté en conditions de stress salin chez les plants inoculés, ce qui pourrait expliquer le niveau plus élevé de leur fixation d'azote. Il pourrait également s'agir d'une réaction symbiotique à l'augmentation du sel. Des résultats antérieurs ont montré que l'exposition de plantes de *Cajanus cajan* à un stress salin stimulait la formation des nodules. Cependant, la croissance

des nodules était affectée et une réduction de la biomasse nodulaire a été notée (Garg et Manchanda, 2008).

Quelques nodules se sont formés sur les racines des plants témoins non inoculés, indiquant que le sol contenait des souches autochtones capables de former des nodules sur les racines d'*A. seyal*. Cette faible nodulation observée sur les racines des plants témoins non inoculés pourrait aussi être due à des contaminations microbiennes du moment que l'expérience a été réalisée sur un sol non désinfecté et en conditions naturelles en serre. D'autant plus que nos résultats antérieurs ont confirmé la promiscuité de l'espèce *A. seyal*. Cependant, la faible croissance des plants témoins non inoculés a montré que les souches autochtones sont moins efficaces que les souches de *Mesorhizobium* sp. utilisées comme inoculum dans cette étude. Des résultats similaires ont été observés avec *A. mangium* et *A. auriculiformis* sur le même sol (Diouf *et al.*, 2005) et suggèrent la nécessité d'inoculer le sol avec des rhizobiums sélectionnés pour améliorer la tolérance au sel de cette légumineuse ligneuse, largement répandue au Sahel.

4.2. L'INOCULATION MICROBIENNE PEUT AMELIORER LA TOLERANCE AU STRESS SALIN DES PLANTS D'*A. SEYAL*

Le poids de matière sèche des plants a été utilisé comme critère pour évaluer la tolérance relative des plantes au sel (Cordovilla *et al.*, 1999). Nos résultats montrent que les effets du sel sur la croissance et la productivité des plants ne sont pas toujours négatifs. Une dose de NaCl de 170 mM dans le milieu de culture stimule le développement du poids de matière sèche des racines des plants. Des résultats similaires ont été précédemment rapportés (Anthraper et DuBois, 2003 ; Hussain *et al.*, 1995). En effet, certaines légumineuses ligneuses telles que *Prosopis* spp. et *Acacia* spp., peuvent contracter des relations symbiotiques avec des rhizobium set fixer l'azote même en conditions de forte salinité (Zahran, 1999 ; Zhang *et al.*, 1991). Cela indique que la sensibilité de la symbiose au stress salin n'est pas un phénomène universel (Cordovilla *et al.*, 1999). La présente étude montre que, dans un sol salin, une inoculation avec des souches de *Mesorhizobium* sp. et de *Glomus* spp. peut favoriser l'installation des plants et stimuler leur croissance. En conditions de stress salin, la biomasse sèche totale des plants inoculés augmente significativement comparativement à celle des plants non inoculés. Ce résultat appuie les conclusions

précédentes qui démontrent que les plants inoculés avec des CMA et/ou des rhizobiums croissent mieux en conditions de stress salin que les plants non inoculés (Al-Karaki, 2000 ; Diouf *et al.*, 2005 ; Giri *et al.*, 2007 ; Serraj, 2002). Nos résultats montrent une relation synergique en conditions de stress salin entre les rhizobiums et les CMA. En fait, la réaction d'une plante à une double ou triple inoculation peut conduire à des effets antagonistes ou synergiques en fonction des souches bactériennes et fongiques utilisées ou du biovar de la plante hôte. Ces effets entraînent des effets dépressifs ou stimulants sur la croissance des plants. Des effets antagonistes ont été notés chez *Dalbergia nigra* entre souches de champignons (*Gigaspora* sp. et *Glomus* sp.) et de *Bradyrhizobium* sp. (Santiago *et al.*, 2002). Alors que la double inoculation de plants d'*A. mangium* avec des souches de *Bradyrhizobium* sp. et de *G. intraradices* a stimulé la croissance des plants en cultures aéroponiques (Weber *et al.*, 2005) et sur sol en pépinière (Diouf *et al.*, 2005). Ces effets antagonistes seraient liés à une compétition trophique entre les symbiotes pour l'approvisionnement en squelettes carbonés (Weber *et al.*, 2005).

4.3. EFFET DE L'INOCULATION SUR LA NUTRITION MINERALE DES PLANTS SOUS CONTRAINTE SALINE

La croissance des plants et l'acquisition des éléments minéraux sont stimulées par la double inoculation au même titre que la mycorhization et la nodulation des plants. Des résultats similaires ont été signalés sur des cultivars de soja (Meghvansi *et al.*, 2008) et des plants d'*A. cyanophylla* (Hatimi, 1999) inoculés avec des rhizobiums et des CMA. Il semble que le cocktail de souches de CMA, non seulement améliore la nodulation et la fixation d'azote, mais pourrait aussi modifier le développement des inoculum bactériens le long du système racinaire, ce qui suggère que les relations spécifiques peuvent survenir durant le développement de la symbiose tripartite, aux niveaux physiologiques et moléculaire (André *et al.*, 2003 ; Garg et Manchanda, 2008).

Les concentrations en éléments nutritifs (N, P, Na et K) ont augmenté de façon significative dans les organes des plants inoculés par rapport aux plants non inoculés. Une meilleure assimilation des éléments nutritifs (N et P) des plants inoculés peut améliorer leur croissance en conditions de stress salin et réprimer les effets néfastes du stress salin. Les souches de bactéries et les champignons mycorhiziens contribuent à la croissance des plants sous stress

salin par un approvisionnement accru, respectivement en azote et en phosphore. Nos résultats montrent que les concentrations en N et en P des racines et des parties aériennes sont plus élevées chez les plants inoculés par rapport à des plants témoins non inoculés, quel que soit le niveau du stress salin. L'amélioration de la nodulation et la fixation d'azote par les CMA sont universellement reconnues. Nos résultats montrent que l'effet positif de la double inoculation avec les rhizobiums et les CMA sur la nutrition des plants est plus évident en conditions de stress salin (Diouf *et al.*, 2005 ; Hatimi, 1999).

Contrairement aux résultats obtenus sur des plants d'*A. nilotica* inoculés avec des CMA, *Glomus fasciculatum* par Giri *et al.* (2007), la concentration en Na des racines et des parties aériennes est plus élevée chez les plants inoculés par rapport aux plants témoins non inoculés. Les concentrations en Na et K des racines et des parties aériennes augmentent avec les niveaux de salinité. Des concentrations élevées en K dans les parties aériennes et les racines des plants en conditions de stress salin, pourraient être bénéfiques pour maintenir un rapport K/Na élevé et ainsi influencer l'équilibre ionique du cytoplasme (Founoune *et al.*, 2002). La littérature rapporte qu'en général, l'augmentation de la concentration de Na dans les parties aériennes et les racines est due en premier lieu à une augmentation du transport (Rogers *et al.*, 2003). Toutefois, cette augmentation de concentrations dans les parties aériennes peut avoir des effets néfastes sur la croissance et la survie des plantes (Barrett-Lennard, 2003).

4.4. TENEUR EN PROLINE DES FEUILLES EN RAPPORT AVEC LA SALINITE

La présence de NaCl dans le substrat d'enracinement a provoqué une importante accumulation de proline dans les feuilles, avec cependant une différence en fonction du traitement microbien. Les valeurs les plus élevées ont été enregistrées chez les plants inoculés avec des rhizobiums. Dans les autres traitements microbiens, l'augmentation de la teneur en proline des feuilles est positivement corrélée à la dose de sel appliquée, même si le stress salin n'a pas significativement affecté la croissance des plants. Une teneur en proline 20 fois plus importante a été notée dans les feuilles de plants halophytes de *Plantago crassifolia* traités avec 500 mM NaCl (Vicente *et al.*, 2004). La concentration en proline de nombreuses halophytes a été jugée plus élevée que celle des glycophytes (Ashraf et Harris, 2004). Ces tendances laissent penser que la proline est impliquée dans la tolérance au sel des plants

d'*A. seyal* en assurant un rôle protecteur des tissus en conditions de stress salin élevé (Jain *et al.*, 2001 ; Vicente *et al.*, 2004). Cependant, il existe une grande controverse sur l'accumulation de proline, qui semble être plus un symptôme de vulnérabilité au stress qu'une réponse adaptative (Cordovilla *et al.*, 1996), et son utilisation comme critère de sélection pour la tolérance au sel est remise en cause (Ashraf et Harris, 2004).

En effet, le taux d'accumulation de la proline dans la plante varie en fonction des organes (Silveira *et al.*, 2001). Des études antérieures ont montré que le taux d'accumulation de la proline dans les feuilles et les racines n'était pas lié au niveau de tolérance au sel chez les espèces d'acacias australiens et donc ne pouvait pas servir comme indice de tolérance au sel pour ces espèces d'acacias, même si une corrélation positive a été notée entre le niveau du stress salin et le taux d'accumulation de proline (Yokota, 2003).

5. RÉFÉRENCES

- Al-Karaki, G., McMichael, B. & Zak, J. (2004). Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*, 14: 263-269.
- Al-Karaki, G.N. (2000). Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza*, 10: 51-54.
- Al-Karaki, G.N. (2006). Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water. *Science Horticultura*, 109: 1-7.
- Al-Karaki, G.N., Hammad, R. & Rusan, M. (2001). Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress. *Mycorrhiza*, 11: 43-47.
- Aliasgharzadeh, N., Rastin, N.S., Towfighi, H. & Alizadeh, A. (2001). Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of the Tabriz Plain of Iran in relation to some physical and chemical properties of soil. *Mycorrhiza*, 11: 119-122.
- Allen, O.N. & Allen, E.K. (1981). *The Leguminosae: A source book of characteristics, uses and nodulation*. The University of Wisconsin Press, Madison. 812 p.

- André, S., Neyra, M. & Duponnois, R. (2003). Arbuscular mycorrhizal symbiosis changes the colonization pattern of *Acacia tortilis* spp. *raddiana* rhizosphere by two strains of rhizobia. *Microbial Ecology*, 45: 137-144.
- Anthraper, A. & DuBois, J.D. (2003). The effect of NaCl on growth, N₂ fixation (acetylene reduction), and percentage total nitrogen in *Leucaena leucocephala* (Leguminosae) var. K-8. *American Journal of Botany*, 90: 683-692.
- Ashraf, M. & Harris, P.J.C. (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 166: 3-16.
- Barbiero, L., Mohamedou, A.O., Laperrousaz, C., Furian, S. & Cunnac, S. (2004). Polyphasic origin of salinity in the Senegal delta and middle valley. *Catena*, 58: 101-124.
- Barrett-Lennard, E.G. (2003). The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: causes, consequences and implications. *Plant and Soil*, 253: 35-54.
- Boivin, P. & Job, J.O. (1988). Conductivimétrie électromagnétique et cartographie automatique des sols salés. *Cahiers ORSTOM de Pédologie* 24.
- Colla, G., Roupael, Y., Cardarelli, M., Tullio, M., Rivera, C. & Rea, E. (2008). Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biology and Fertility of Soils*, 44: 501-509.
- Cordovilla, M.D.P., Berrido, S.I., Ligeró, F. & Lluch, C. (1999). Rhizobium strain effects on the growth and nitrogen assimilation in *Pisum sativum* and *Vicia faba* plant growth under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 154: 127-131.
- Cordovilla, M.P., Ligeró, F. & Lluch, C. (1996). Growth and nitrogen assimilation in nodules in response to nitrate levels in *Vicia faba* under salt stress. *Journal of Experimental Botany*, 47: 203-210.
- Diouf, D., Duponnois, R., Ba, A.T., Neyra, M. & Lesueur, D. (2005). Symbiosis of *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* with mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* spp. improves salt tolerance in greenhouse conditions. *Functional Plant Biology*, 32: 1143-1152.

- Diouf, D., Ndoye, I., Fall, D., Kane, A., Ba, A.T. & Neyra, M. (2008). Caractérisation phénotypique et symbiotique de souches de *Mesorhizobium* spp. nodulant *Acacia seyal* Del. Journal des Sciences et Technologies, 7: 1-10.
- Diouf, D., Samba-Mbaye, R., Lesueur, D., Ba, A.T., Dreyfus, B., de Lajudie, P. & Neyra, M. (2007). Genetic diversity of *Acacia seyal* Del. rhizobial populations indigenous to Senegalese soils in relation to salinity and pH of the sampling sites. Microbial Ecology, 54: 553-566.
- Dommergues, Y.R. (1995). Nitrogen fixation by trees in relation to soil nitrogen economy. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 42: 215-230.
- Duponnois, R., Founoune, H. & Lesueur, D. (2002). Influence of the controlled dual ectomycorrhizal and rhizobial symbiosis on the growth of *Acacia mangium* provenances, the indigenous symbiotic microflora and the structure of plant parasitic nematode communities. Geoderma, 109: 85-102.
- Fall, D., Diouf, D., Neyra, M., Diouf, O. & Diallo, N. (2009). Physiological and biochemical responses of *Acacia seyal* (Del.) seedlings under salt stress conditions. Journal of Plant Nutrition, 32: 1122 -1136.
- Fall, D., Diouf, D., Ourarhi, M., Faye, A., Abdelmounen, H., Neyra, M., Sylla, S.N. & Missbah El Idrissi, M. (2008). Phenotypic and genotypic characteristics of *Acacia senegal* (L.) Willd. root-nodulating bacteria isolated from soils in the dryland part of Senegal. Letters in Applied Microbiology, 47: 85-97.
- Founoune, H., Duponnois, R., Ba, A.M. & El Bouami, F. (2002). Influence of the dual arbuscular endomycorrhizal/ectomycorrhizal symbiosis on the growth of *Acacia holosericea* (A. Cunn. ex G. Don) in glasshouse conditions. Annals of Forest Science, 59: 93-98.
- Garg, N. & Manchanda, G. (2008). Effect of Arbuscular Mycorrhizal inoculation on salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (Pigeonpea). Journal of Plant Growth Regulation, 27: 115-124.
- Garg, N. & Manchanda, G. (2009). Role of Arbuscular Mycorrhizae in the alleviation of Ionic, osmotic and oxidative stresses induced by salinity in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (pigeonpea). Journal of Agronomy and Crop Science, 195: 110-123.

- Giri, B., Kapoor, R. & Mukerji, K.G. (2003). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. *Biology and Fertility of Soils*, 38: 170-175.
- Giri, B., Kapoor, R. & Mukerji, K. (2007). Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. *Microbial Ecology*, 54: 753-760.
- Hatimi, A. (1999). Effect of salinity on the association between root symbionts and *Acacia cyanophylla* Lind.: growth and nutrition. *Plant and Soil*, 216: 93-101.
- Hussain, G., Al-Jaloud, A., Al-Shammary, S. & Karimulla, S. (1995). Effect of saline irrigation on the biomass yield, and the protein, nitrogen, phosphorus, and potassium composition of alfalfa in a pot experiment. *Journal of Plant Nutrition*, 18: 2389-2408.
- Jain, M., Mathur, G., Koul, S. & Sarin, N.B. (2001). Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Reports*, 20: 463-468.
- Juniper, S. & Abbott, L. (1993). Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza*, 4: 45-57.
- Juniper, S. & Abbott, L.K. (2006). Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 16: 371-379.
- Manga, A., Diop, T.A., van Tuinen, D. & Neyra, M. (2007). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acacia seyal* in a semiarid zone of Senegal. *Sécheresse*, 18: 129-133.
- Meghvansi, K.M., Prasad, K., Harwani, D. & Mahna, S. (2008). Response of soybean cultivars toward inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* in the alluvial soil. *European Journal of Soil Biology*, 44: 316-323.
- Monneveux, P. & Nemmar, M. (1986). Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et le blé dur (*Triticum durum* Desf.) Etude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie*, 6: 583-590.

- Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167: 645-663.
- Ndoye, I., Gueye, M., Danso, S.K.A. & Dreyfus, B. (1995). Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ¹⁵N isotope dilution technique. *Plant and Soil*, 172: 175-180.
- Odee, D.W., Sutherland, J.M., Makatiani, E.T., McInroy, S.G. & Sprent, J.I. (1997). Phenotypic characteristics and composition of rhizobia associated with woody legumes growing in diverse Kenyan conditions. *Plant and Soil*, 188: 65-75.
- Oliveira, V.L., Schmidt, V.D.B. & Bellei, M.M. (1997). Patterns of arbuscular- and ectomycorrhizal colonization of *Eucalyptus dunnii* in southern Brazil. *Annales des Sciences Forestières*, 54: 473-481.
- Olsen, S.R., Cole, C.V., Watanabe, F.S. & Dean, L.A. (1954). Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *In* USDA Circular 939. U.S. Department of Agriculture, Washington D.C.
- Palmieri, M. & Swatzell, L.J. (2004). Mycorrhizal fungi associated with the fern *Cheilanthes lanosa*. *Northeastern Naturalist*, 11: 57-66.
- Phillips, J.M. & Hayman, D.S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55: 158-161.
- Plenchette, C., Perrin, R. & Duvert, P. (1989). The concept of soil infectivity and method for its determination as applied to endomycorrhizas. *Canadian Journal of Botany*, 67: 12-115.
- Qadir, M. & Schubert, S. (2002). Degradation processes and nutrient constraints in sodic soils. *Land Degradation & Development*, 13: 275-294.
- 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. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 495-498.

- Rogers, M.E., Grieve, C.M. & Shannon, M.C. (2003). Plant growth and ion relations in lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to the combined effects of NaCl and P. *Plant and Soil*, 253: 187-194.
- Ruiz-Lozano, J.M. & Azcón, R. (2000). Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp. from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza*, 10: 137-143.
- Santiago, G.M., Garcia, Q. & Scotti, M.R. (2002). Effect of post-planting inoculation with *Bradyrhizobium* sp and mycorrhizal fungi on the growth of Brazilian rosewood, *Dalbergia nigra* Allem. ex Benth., in two tropical soils. *New Forests*, 24: 15-25.
- Saxena, A., Shende, R. & Grover, M. (2006). Interactions among beneficial microorganisms. *In* *Microbial Activity in the Rhizosphere*. pp 121-137.
- Serraj, R. (2002). Response of symbiotic nitrogen fixation to drought and salinity. *Physiology and Molecular Biology of Plant*, 8: 77-86.
- Sheng, M., Tang, M., Chen, H., Yang, B., Zhang, F. & Huang, Y. (2008). Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18: 287-296.
- Silveira, J.A.G, Melo, A.R.B., Viégas, R.A. & Oliveira, J.T.A (2001). Salinity-induced effects on nitrogen assimilation related to growth in cowpea plants. *Environmental and Experimental Botany*, 46: 171-179.
- Singh, G. (2009). Salinity-related desertification and management strategies: Indian experience. *Land Degradation & Development*, 20: 367-385.
- Smith, S. & Read, D. (1997). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, New York.
- Thrall, P.H., Millsom, D.A., Jeavons, A.C., Waayers, M., Harvey, G.R., Bagnall, D.J. & Brockwell, J. (2005). Seed inoculation with effective root-nodule bacteria enhances revegetation success. *Journal of Applied Ecology*, 42: 740-751.
- Trouvelot, A., Fardeau, J.C., Plenchette, C., Gianinazzi, S. & Gianinazzi-Pearson, V. (1986). Nutritional balance and symbiotic expression in mycorrhizal wheat. *Physiologie Vegetale*, 24: 300.

- Vicente, O., Boscain, M., Naranjo, M.A., Estrella, E., Bellé, J.M. & Soriano, P. (2004). Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (Plantaginaceae). *Journal of Arid Environments*, 58: 463-481.
- Weber, J., Ducouso, M., Tham, F.Y., Nourissier-Mountou, S., Galiana, A., Prin, Y. & Lee, S.K. (2005). Co-inoculation of *Acacia mangium* with *Glomus intraradices* and *Bradyrhizobium* sp. in aeroponic culture. *Biology and Fertility of Soils*, 41: 233-239.
- Yang, J., Kloepper, J.W. & Ryu, C-M. (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 14: 1-4.
- Yokota, S. (2003). Relationship between salt tolerance and proline accumulation in Australian acacia species. *Journal of Forest Research*, 8: 89-93.
- Zahran, H.H. (1999). Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 63: 968-989.
- Zeng, N. (2003). Atmospheric science. Drought in the Sahel. *Science*, 302: 999-1000.
- Zhang, X., Harper, R., Karsisto, M. & Lindström, K. (1991). Diversity of rhizobium bacteria isolated from the root nodules of leguminous trees. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 41: 104-113.
- Zou, N., Dart, P.J. & Marcar, N.E. (1995). Interaction of salinity and rhizobial strain on growth and N₂-fixation by *Acacia ampliceps*. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 409-413.

DES CHAMPIGNONS SYMBIOTIQUES CONTRE LA DESERTIFICATION

ECOSYSTEMES MEDITERRANEENS, TROPICAUX ET INSULAIRES

Editeurs scientifiques

ROBIN DUPONNOIS^{1,2,4}, MOHAMED HAFIDI², IBRAHIMA NDOYE^{3,4},
HERINIAIRANA RAMANANKIERANA⁵, AMADOU M. BÂ^{1,4}

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

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

³ Université Cheikh Anta Diop. Département de Biologie végétale. Dakar. Sénégal.

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

⁵ 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

© IRD, 2013 – ISBN : 978-2-7099-1827-5