

**PLANTE NURSE : VECTEUR DE PROPAGATION DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS
POUR OPTIMISER LES PERFORMANCES DES OPERATIONS DE REBOISEMENT AU
MAROC**

Manaut N.¹, Hafidi M.¹, Ouahmmou A.¹, Baudoin E.², Chaffii K.¹, Prin Y.³, Ouahmane L.¹,
Sanguin H.³, Galiana A.³, Boumezzough A.¹, Duponnois R.^{1,2}

¹ Laboratoire Écologie et Environnement (Unité associée au CNRST, URAC 32). Faculté des sciences Semlalia. Université Cadi Ayyad. Marrakech. Maroc.

² IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM). Campus international de Baillarguet. Montpellier. France.

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

1. INTRODUCTION

Les écosystèmes méditerranéens présentent de graves dégradations résultant de longues périodes de sécheresse, de précipitations aléatoires et d'une surexploitation des ressources naturelles (surpâturage, déforestation, etc.) (Bauer, 1991 ; Perevolotsky *et al.*, 2005). Ces altérations ont entraîné une baisse significative de la surface du couvert forestier et permis l'apparition d'une strate arbustive abondante indiquant différents niveaux de dégradation de l'écosystème (Grove et Rackham, 2001). Ces conditions environnementales entravent l'évolution spatio-temporelle normale de la strate épigée et réduisent la capacité de l'écosystème à recouvrir ses propriétés originelles (Blondel et Aronson, 1999 ; Pickett *et al.*, 2001). En conséquence, l'intervention de l'homme est généralement nécessaire pour faciliter le déroulement des différentes successions végétales et ainsi aboutir à la reconstruction du couvert arboré. Les opérations de reboisement sont fréquentes en milieu méditerranéen, mais leurs performances restent faibles du fait d'une importante mortalité au moment de la plantation (crise de transplantation) (Garcia-Salmeron, 1995 ; Ouahmane *et al.*, 2007). Les arbustes évoluant au sein de la zone à reboiser sont généralement éliminés afin d'éviter tous phénomènes de compétition avec les plants forestiers transplantés (Meson et Montoya, 1993 ; Savill *et al.*, 1997). Cependant, il a été démontré que, dans des environnements hostiles, certaines plantes pionnières ou rudérales peuvent faciliter le développement d'autres espèces végétales (Pugnaire *et al.*, 1996 ; Bellingham *et al.*, 2001). Ce type d'interactions positives (ou facilitatrices) interspécifiques a été relaté par de nombreuses études dans une large gamme de conditions montrant ainsi l'importance de ce type de processus dans la dynamique des communautés végétales, la structure de la strate épigée (diversité, abondance), etc. (Boucher, 1985 ; Callaway, 1995 ; Bertness et Leonard, 1997 ; Stachowicz, 2001). En milieu méditerranéen, les dégradations d'origine anthropique au niveau du couvert végétal engendrent des modifications dans la structure, la dynamique et la diversité spécifique de la strate épigée (Barea et Jeffries, 1995). De plus, les propriétés physico-chimiques et biologiques des sols sont fréquemment altérées (Albaladejo *et al.*, 1998 ; Requena *et al.*, 2001). Dans ces conditions, le développement des plants peut être facilité par la présence d'arbustes pionniers qui vont matérialiser autour des jeunes plants forestiers un microhabitat qui va les protéger des radiations, des variations de température et améliorer la fertilité des sols (Callaway, 1995). Ces espèces arbustives facilitent la germination et la croissance juvénile des essences forestières, plus particulièrement dans les écosystèmes de type méditerranéen (Bruno *et al.*, 2003). Ce type d'interaction a été nommé « effet plante nurse »

(nurse plant effect) (Franco et Nobel, 1989 ; Tewksbury et Lloyd, 2001 ; Scarano, 2002). De nombreuses études ont mis en exergue l'importance de ce phénomène dans les processus de recolonisation par la végétation des milieux ouverts (Guevara *et al.*, 1992 ; Callaway, 1995 ; Holl, 2002) et, plus particulièrement, lors de l'installation d'un couvert forestier sur un sol dégradé. En conséquence, il serait pertinent de gérer ce potentiel offert par la strate arbustive pionnière pour améliorer les performances des opérations de reboisement.

Les plantes nurses améliorent le développement d'autres plantes en matérialisant des microhabitats favorables à la germination des semences et/ou aux besoins des plantes. Elles améliorent les conditions environnementales (température, lumière, humidité du sol, fertilité du sol, etc.), permettant ainsi l'installation d'espèces végétales moins tolérantes aux stress d'origine abiotique (Bruno *et al.*, 2003 ; Padilla et Pugnaire, 2006). Cet effet « nurse » (ou facilitateur) est d'une importance toute particulière en milieu méditerranéen où le renforcement des processus d'érosion (hydrique et éolien) et de désertification entraîne des dysfonctionnements au niveau des activités microbiennes du sol (Garcia *et al.*, 1997). De nombreuses études ont montré que dans de telles conditions de dégradation, le potentiel mycorhizien des sols (représentant l'abondance et la diversité des propagules infectieuses de champignons mycorhiziens à arbuscule) est très faible (Duponnois *et al.*, 2001a ; Palenzuela *et al.*, 2002 ; Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) sont considérés comme des éléments clés dans les processus biologiques régissant la durabilité des écosystèmes (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Requena *et al.*, 2001 ; Schreiner *et al.*, 2003 ; Caravaca *et al.*, 2005), plus particulièrement dans les écosystèmes arides et semi-arides (Carpenter et Allen, 1988 ; Requena *et al.*, 2001). Cette association symbiotique plante/champignon mobilise et achemine des nutriments (ex. : N, P) jusqu'à la plante, améliore l'agrégation du sol (Querejeta *et al.*, 1998 ; Caravaca *et al.*, 2002) et minimise l'impact du stress hydrique sur la croissance de la plante (Augé, 2001).

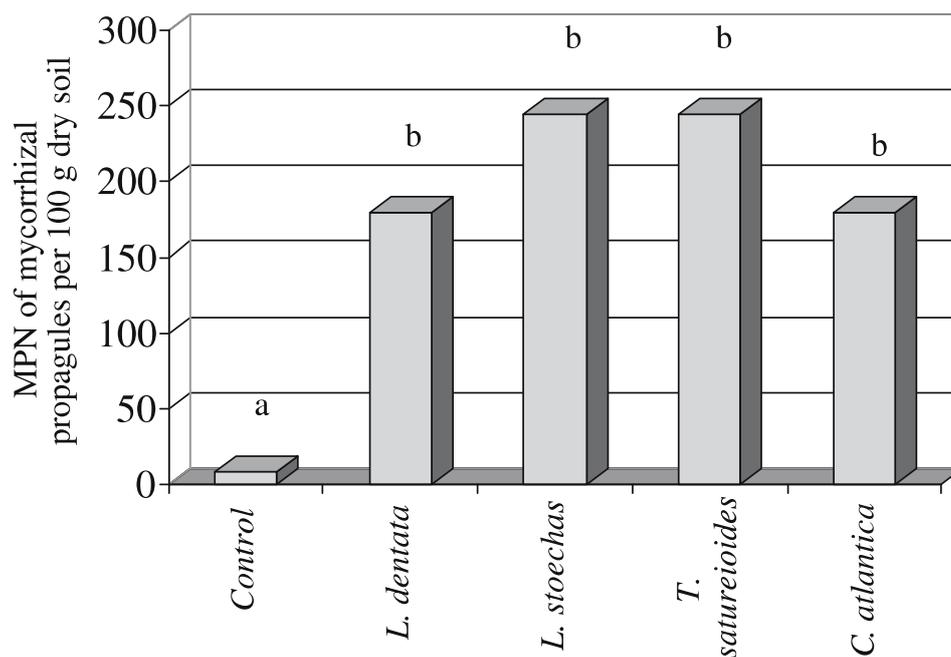
Ce chapitre a pour principal objectif de répertorier les exemples de valorisation de l'effet « plante nurse » dans des opérations de réhabilitation de formations forestières méditerranéennes en insistant plus particulièrement sur l'impact de ces espèces végétales au niveau des caractéristiques microbiennes telluriques et du potentiel infectieux mycorhizogène.

2. SELECTION DES PLANTES NURSES

Des enquêtes en milieu naturel doivent être réalisées afin de sélectionner les espèces végétales susceptibles de promouvoir la croissance (et plus particulièrement la croissance juvénile) des essences forestières ciblées. Comme il l'a été souligné précédemment, les dégradations du milieu se manifestent en particulier par une baisse significative de l'abondance et de la diversité des propagules mycorhiziennes entraînant une réduction du potentiel infectieux mycorhizogène du sol (Jasper *et al.*, 1991 ; Herrera *et al.*, 1993 ; Mc Lellan *et al.*, 1995). Ce déficit en propagules mycorhiziennes peut freiner le déroulement du processus de revégétalisation, qu'il soit naturel ou artificiel (Requena *et al.*, 2001). Au niveau des schémas de revégétalisation du milieu couplés à une amélioration de l'abondance des propagules mycorhiziennes, deux stratégies principales peuvent être envisagées : (i) soit une inoculation en masse par des symbiotes préalablement sélectionnés pour un paramètre donné (ex. : effet fongique sur la croissance de la plante) au cours de la phase d'élevage en pépinière (Duponnois *et al.*, 2005), et/ou (ii) soit une gestion du potentiel infectieux mycorhizogène résiduel *via* des espèces végétales tolérantes aux stress environnementaux (ex. : plantes pionnières), natives du milieu à réhabiliter et hautement mycotrophiques (Duponnois *et al.*, 2001b ; Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Les écosystèmes méditerranéens dégradés présentent une couverture végétale hétérogène formée par des poches de végétation (ou patches). Ces taches de végétation constituent des îlots de fertilité (fertility islands' (Garner et Steinberger, 1989 ; Schlesinger *et al.*, 1996) qui peuvent promouvoir le développement de différentes espèces végétales natives du milieu (Callaway, 1995, 1997). Certaines plantes méditerranéennes présentent une grande dépendance mycorhizienne et ont la faculté de promouvoir la multiplication des propagules mycorhiziennes dans le sol (Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Les légumineuses sont généralement considérées comme potentiellement « nurses » dans les milieux arides et semi-arides pour faciliter la survie et le développement de certaines essences forestières en améliorant la teneur en azote des sols mais également, du fait de leur haute mycotrophie, en contribuant au maintien du potentiel mycorhizien (Duponnois *et al.*, 2001b). Au Maroc, plusieurs études ont montré que les caractéristiques microbiologiques et chimiques des sols étaient favorablement influencées par des espèces arbustives telles que *Lavandula* spp. ou *Thymus satureioides* au sein d'une formation dégradée de *Cupressus atlantica* (Ouahmane *et al.*, 2006). En comparant ces données avec celles d'un sol nu (non recouvert par la végétation), les résultats montrent que le potentiel mycorhizien est beaucoup plus élevé dans le sol issu de ces poches de végétation colonisées par les espèces arbustives

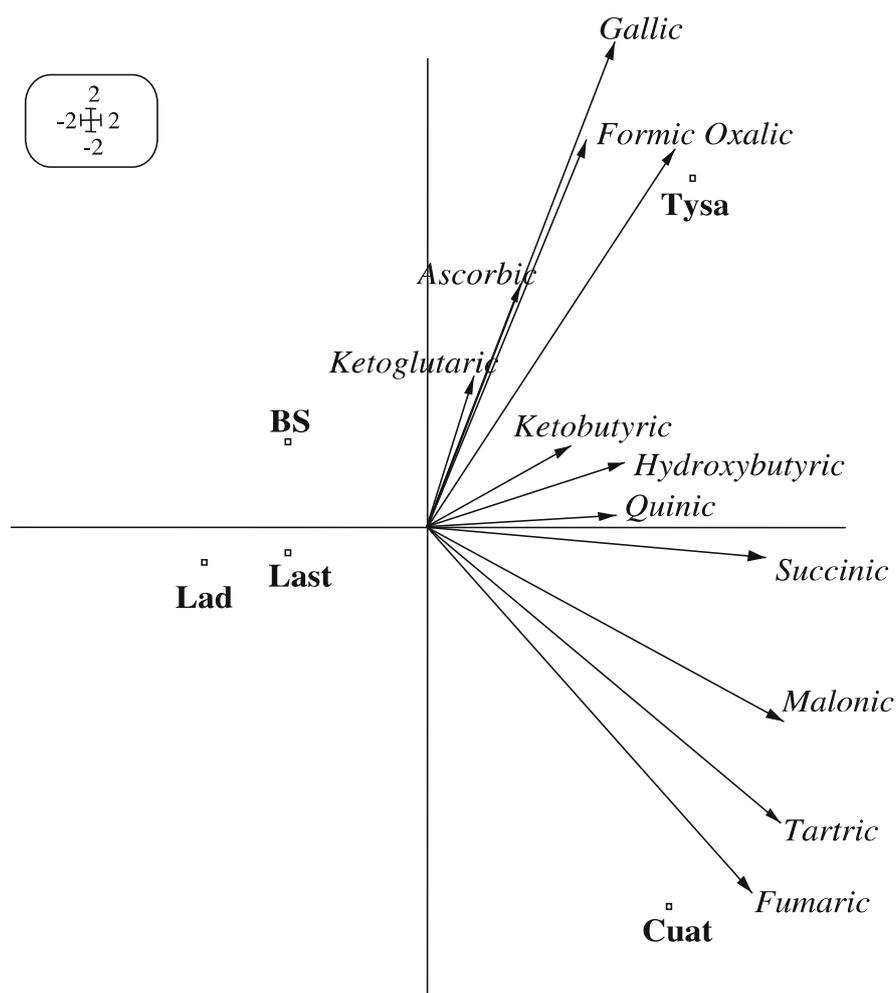
étudiées. Ces observations confirment les résultats de travaux antérieurs montrant que, en milieu méditerranéen, la majeure partie des espèces végétales sont hautement mycotrophes (Requena *et al.*, 1996, 1997). Azcon et Barea (1997) ont montré que les racines de lavande sont infectées par des CMA et que cette plante présente une dépendance mycorhizienne élevée. La lavande a été classée comme « mycorhizienne obligatoire » (Brundrett, 1991) ou comme « hautement dépendante de la symbiose mycorhizienne » (Habte et Manjunath, 1991). Les caractéristiques microbiennes du sol influencé par les plantes nurses sont significativement différentes de celles du sol nu. L'essence forestière (*Cupressus atlantica*) et les 3 espèces arbustives potentiellement facilitatrices stimulent la multiplication des propagules fongiques mycorhiziennes dans le sol. Le potentiel infectieux mycorhizogène (PIM) est en conséquence plus élevé sous les espèces végétales étudiées (fig. 1). Le nombre probable de propagules mycorhiziennes pour 100 g de sol est compris entre 7,82 (sol nu), 179,7 (*L. dentata* et *C. atlantica*) et 244,5 (*L. stoechas* et *T. satureioides*).

Figure 1. Nombre le plus probable de propagules mycorhiziennes dans les sols prélevés sous les espèces de plantes étudiées et dans le sol nu (témoin). Les colonnes indexées par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$). D'après Ouahmane *et al.* (2006).



Dans le sol, les CMA se trouvent sous forme de spores, d'hyphes ou de fragments de racines mycorhizées. Toutes ces propagules sont considérées comme des sources d'inoculum fongique (Duponnois *et al.*, 2001a). De plus, la diversité fonctionnelle de la microflore tellurique est variable selon l'origine du sol comme le montre clairement la figure 2.

Figure 2. Analyse inter-groupe des résultats de la respirométrie induite par différents substrats organiques réalisée dans les sols prélevés sous les espèces de plantes étudiées et dans le sol nu (témoin). *L. stoechas* (Last), *L. dentata* (Lade), *T. satureioides* (Tysa), *C. atlantica* (Cuat), et sol nu (BS). D'après Ouahmane *et al.* (2006).



Les échantillons de sol analysés peuvent être répartis suivant 3 groupes allant du sol prélevé sous *Thymus* (haut, droite), sous *Cupressus* (bas, droite), et le sol nu (témoin) et ceux sous *Lavandula* (gauche). Les acides organiques pouvant être catabolisés par la microflore présente dans le sol sous *Cupressus* sont les acides fumarique, tartrique et malonique, alors que dans le sol sous *Thymus*, les acides majoritairement catabolisés sont les acides gallique, formique et oxalique. Dans le sol nu et ceux prélevés sous *Lavandula*, les acides organiques testés (6) sont catabolisés dans une moindre mesure que dans les autres sols (fig. 2). Ce type d'étude a aussi été réalisée avec le caroubier (*Ceratonia siliqua*) et *Retama sphaerocarpa*, une légumineuse arbustive fréquemment observée dans les régions méditerranéennes en climat semi-aride (fig. 3). Cette légumineuse développe un système racinaire profond (Haase *et al.*, 1996) et fixe l'azote atmosphérique *via* la symbiose avec *Rhizobium* (Espigares *et al.*, 2004). Les résultats corroborent ceux obtenus avec *Lavandula* spp., *T. saturoioides* et *C. atlantica* puisque les teneurs en N, P et C sont supérieures dans le sol influencé par *R. sphaerocarpa* comparé au sol nu (tabl. 1).

3. L'EFFET « PLANTE NURSE » ET LE DÉVELOPPEMENT JUVENILE DES ESSENCES FORESTIÈRES MÉDITERRANÉENNES

3.1. EXPÉRIENCES EN SERRE

Des études ont été réalisées en conditions contrôlées afin de déterminer l'impact de certaines espèces arbustives sur la croissance juvénile de plusieurs essences forestières méditerranéennes telles que *Cupressus atlantica*, *Ceratonia siliqua* et *Acacia raddiana*. Ouahmane *et al.* (2006) ont montré que la hauteur, le diamètre au collet, les teneurs en N, P et K des feuilles, l'intensité de mycorhization des racines de jeunes plantules de *C. atlantica* étaient significativement plus élevés lorsque les semis de *C. atlantica* étaient plantés dans des sols prélevés sous *T. saturoioides*, *Lavandula* spp., et *C. atlantica* que dans le sol nu après 6 mois de culture en serre (tabl. 1). Concernant les croissances aérienne et racinaire, un effet positif des sols prélevés sous les espèces précédemment citées a également été observé (tabl. 1). Le développement des plants de caroubier a également été stimulé par le sol collecté sous *Retama* sp. (fig. 4) (données non publiées). En testant des sols prélevés sous différentes espèces arbustives des zones arides du Sud marocain, l'effet nurse a également été mesuré sur le développement de *A. raddiana* en conditions contrôlées (données non publiées).

Figure 3. Quelques plantes nurses méditerranéennes. (A) *Lavandula* sp., (B) *Retama* sp., (C) *Artemisia alla*, (D) *Ononix natrix*, (E) *Haloxylon scoparium*, (F) *Farsetia aegyptiaca*.
Photos : M. Hafidi.

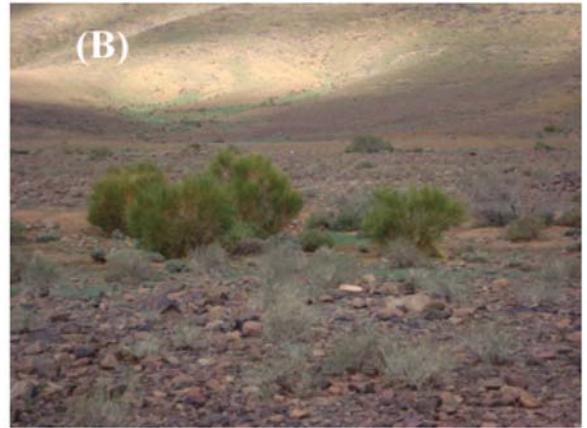


Tableau 1. Croissance et colonisation mycorhizienne des plants de *C. atlantica* se développant dans des sols collectés sous *L. dentata*, *L. stoechas*, *T. saturoioides*, *C. atlantica* et dans un sol nu après 6 mois de plantation en serre. D'après Ouahmane *et al.* (2006).

	Témoïn	Espèces végétales			
		<i>L. dentata</i>	<i>L. stoechas</i>	<i>T. saturoioides</i>	<i>C. atlantica</i>
Hauteur (cm)	14,2 a ⁽¹⁾	18,6 b	21,0 cd	23,0 d	19,4 bc
Diamètre au collet (mm)	2,02 a	2,72 bc	2,72 bc	2,94 c	2,54 b
Biomasse aérienne (mg poids sec)	330 a	634 bc	738 c	666 bc	486 ab
Biomasse racinaire (mg poids sec)	76 a	176 c	157 bc	115 abc	104 ab
N (mg par plant)	0,785 a	1,559 b	1,823 c	2,029 d	1,480 b
P (mg par plant)	0,033 a	0,107 c	0,115 c	0,147 d	0,090 b
K (mg par plant)	3,71 a	9,54 b	26,53 c	25,16 c	8,58 b
Colonisation mycorhizienne (%)	35 a	48 b	50 b	75 c	54 b

⁽¹⁾ Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après l'analyse de variance à un facteur contrôlé ($p < 0,05$).

Figure 4. Effet des sols prélevés sous *Retama* sp. et dans une zone sans végétation sur la croissance du caroubier après 4 mois de culture. Photo Manaut 2007.



3.2. EXPERIENCES AU CHAMP

L'effet facilitateur de quelques espèces arbustives sur des essences forestières méditerranéennes a été essentiellement étudié en conditions contrôlées mais, à notre connaissance, peu de données sont disponibles sur ce type d'interaction entre plantes en milieu naturel et en milieu méditerranéen. Une expérience en milieu naturel a été réalisée dans le Haut Atlas marocain afin de tester l'hypothèse que l'association plante nurse/essence forestière améliorerait la croissance de l'espèce forestière, mais également des caractéristiques microbiennes du sol de plantation et du PIM comparé aux performances des itinéraires sylvicoles classiques (Duponnois *et al.*, 2011). Après 2 années de plantation, les résultats montrent que le dispositif associant les 2 espèces végétales améliore la croissance des plants de *C. atlantica* et les caractéristiques microbiennes telluriques. Le réseau mycélien formé par les CMA, l'activité microbienne totale, l'activité deshydrogénase, l'abondance des bactéries solubilisatrices de phosphates inorganiques et la nutrition en N et P des plants de *C. atlantica*, sont significativement plus élevés en présence de *L. stoechas* que dans les autres traitements (tabl. 2). En conséquence, une plante nurse comme *L. stoechas* peut stimuler le développement de jeunes plants de cyprès en améliorant les caractéristiques microbiennes et le PIM du sol.

4. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'ensemble des résultats présentés dans ce chapitre montre que les plantes nurses offrent un réel potentiel pour améliorer les performances des opérations de reboisement dans des conditions environnementales diverses du paysage méditerranéen (tabl. 3). Cependant des expériences complémentaires doivent être réalisées afin d'évaluer l'effet nurse sur des durées de plantation plus longues, mais les informations scientifiques acquises restent pertinentes du fait que les principales limites des programmes de reboisement et des processus de régénération naturelle sont principalement observées au cours des premières années de plantation (Herrera *et al.*, 1994). Comme la plupart de ces espèces arbustives sont capables d'améliorer la croissance juvénile et la survie de jeunes plants forestiers, cette technique pourrait être utilisée pour optimiser des programmes de reboisement à objectifs multiples. L'introduction des plantes nurses dans les itinéraires sylvicoles peut être entreprise suivant deux phases successives en simulant les événements naturels à savoir, (i) la plantation d'espèces végétales susceptible de protéger les jeunes plants forestiers des radiations (effet physique), des variations de température (effet tampon) et de leur assurer un environnement tellurique favorable (PIM élevé, activités microbiennes élevées, etc.) et (ii) l'utilisation d'autres espèces végétales supportant l'impact du pâturage et ainsi minimiser l'impact du bétail sur le développement des jeunes plants forestiers.

En prenant en considération les résultats présentés dans ce chapitre, il est recommandé de ne pas éliminer totalement la strate arbustive présente sur le milieu à reboiser, comme il est couramment pratiqué dans les itinéraires sylvicoles classiques. De plus, et comme l'effet « nurse » se manifeste d'autant plus que les conditions environnementales sont hostiles au bon développement des essences forestières, cette pratique culturale associant la plante nurse et l'essence forestière doit être encouragée dans un contexte de variation climatique future sur le pourtour du milieu méditerranéen (IPCC, 2001).

Tableau 2. Caractéristiques biochimiques des sols et teneurs en azote et en phosphore des feuilles dans les traitements (i) plants de *C. atlantica* non inoculés et (ii) plants de *C. atlantica* associé à *L. stoechas*.

	Non inoculé	Associé à <i>L. stoechas</i>
Teneur en N des feuilles (g g ⁻¹ poids sec)	4,76 (0,32) ⁽¹⁾ a ⁽²⁾	6,25 (0,19) b
Teneur en P des feuilles (g g ⁻¹ poids sec)	0,343 (0,028) a	0,415 (0,036) b
Activité microbienne totale (mg de fluorescein diacetate hydrolyse h ⁻¹ g ⁻¹ de sol)	12,4 (0,33) a	23,2 (2,5) b
Activité dehydrogénase (mg INTF g ⁻¹ sol h ⁻¹)	36,9 (1,69) a	51,9 (6,5) b

⁽¹⁾ Erreur standard de la moyenne. ⁽²⁾ Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après le test de Newman Keul ($p < 0,05$).

Tableau 3. Liste des espèces nurses préconisées pour la régénération naturelle de certaines essences forestières au Maroc.

ARBRES	<i>Acacia raddiana</i>	<i>Rhus tripartitum</i>	<i>Pistacia atlantica</i>	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Quercus rotundifolia</i>	<i>Fraxinus dimorpha</i>	<i>Juniperus phoenicea</i>	<i>Juniperus thurifera</i>
ESPECES NURSES								
<i>Adenocarpus anagyriifolius</i> var. <i>leiocarpus</i>					X	X	X	
<i>Adenocarpus bacquei</i>				X	X	X	X	
<i>Alyssum spinosum</i>					X	X		X
<i>Anarrhinum fruticosum</i> ssp. <i>demnatense</i>				X	X	X	X	
<i>Anvillea radiata</i>	X	X						
<i>Arenaria pungens</i> ssp. <i>parviflora</i>								X
<i>Artemisia atlantica</i> ssp. <i>maroccana</i>				X	X	X	X	
<i>Artemisia inculta</i>			X	X			X	
<i>Artemisia mesatlantica</i>					X	X	X	
<i>Artemisia negrei</i>					X	X		X
<i>Astragalus armatus</i> ssp. <i>tragacanthoides</i>							X	
<i>Atriplex halimus</i>			X				X	
<i>Berberis hispanica</i>					X	X		X
<i>Bupleurum atlanticum</i>					X	X	X	
<i>Bupleurum spinosum</i>					X	X	X	X
<i>Buxus balearica</i>					X	X	X	
<i>Calligonum comosum</i>	X	X						
<i>Carthamus fruticosus</i>			X	X	X	X	X	
<i>Chamaerops argentea</i>			X				X	
<i>Convolvulus trabutianus</i>		X	X					

<i>Cytisus balansae</i>					X	X		X
<i>Erinacea anthyllis</i>								X
<i>Genista demnatensis</i>				X	X	X	X	
<i>Genista retamoides</i>				X			X	
<i>Genista scorpius</i> ssp. <i>myriantha</i>				X	X	X	X	
<i>Globularia nainii</i>				X			X	
<i>Marrubium litardierei</i>					X	X		X
<i>Ononis angustissima</i>			X	X			X	
<i>Ononis antiquorum</i>					X	X		
<i>Ononis atlanticum</i>					X	X	X	
<i>Ormenis scariosa</i>					X	X	X	
<i>Panicum turgidum</i>	X							
<i>Pennisetum dichotomum</i>	X							
<i>Prunus prostrata</i>					X	X		X
<i>Retama dasycarpa</i>	X		X					
<i>Retama raetam</i>	X							
<i>Retama sphaerocarpa</i>			X				X	
<i>Ribes uva-crispa</i>					X	X		X
<i>Santolina rosmarinifolia</i> var. <i>canescens</i>				X	X	X	X	
<i>Stipa tenacissima</i>			X	X			X	
<i>Teucrium malenconianum</i>				X			X	
<i>Thymus commutatus</i>				X			X	
<i>Vella mairei</i>								X
<i>Ziziphus lotus</i>	X	X	X					

6. RÉFÉRENCES

Albaladejo, J., Martinez-Mena, M., Roldan, A. & Castillo, V. (1998). Soil degradation and desertification induced by vegetation removal in a semiarid environment. *Soil Use and Management*, 14: 1-5

- Augé, R.M. (2001). Water relations, drought and vesicular- arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11: 3-42
- Azcon, R. & Barea, J.M. (1997). Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology*, 7: 83-92
- Azcon-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldan, A., Bautista, S., Vallejo, R. & Barea, J.M. (2003). Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 14: 165-175
- Barea, J.M. & Jeffries, P. (1995). Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems. In: Hock B. and Varma A. (eds.), *Mycorrhiza Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology.*, Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 521-559
- Bauer, E. (1991). *Los montes de Espana en la historia*. Second edition. Ministerio de Agricultura y Pesca, Madrid. Spain.
- Bellingham, P.J., Walker, L.R. & Wardle, D.A. (2001). Differential facilitation by a nitrogen-fixing shrub during primary succession influences relative performance of canopy tree species. *Journal of Ecology*, 89: 861-875
- Bertness, M.D. & Leonard, G.H. (1997). The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78: 1976-1989
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999). *Biology and wildlife in the Mediterranean region*. Oxford University Press. Oxford. UK
- Boucher, D.H. (1985). The idea of mutualism, past and future. In: *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution* (Boucher DH, ed.), pp. 1-27, Oxford University Press
- Brundrett, M.C. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter AH (eds), *Advances in Ecological Research*, Vol. 21. Academic Press Ltd., London, pp. 171 –313.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18: 119-125
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 : 119-125.

- Callaway, R. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349
- Callaway, R.M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112: 143-149
- Caravaca, F., Barea, J.M., Figueroa, D. & Roldan, A. (2002). Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for reafforestation with *Olea europaea* subsp. *sylvestris* through changes in soil biological and physical parameters. *Applied Soil Ecology*, 20: 107-118
- Caravaca, F., Alguacil, M.M., Barea, J.M. & Roldan, A. (2005). Survival of inocula and native AM fungi species associated with shrubs in a degraded Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 227-233
- Carpenter, A.T. & Allen, M.F. (1988). Responses of *Hedysarum boreale* Nutt. to mycorrhizas and Rhizobium: plant and soil nutrient changes in a disturbed shrub-steppe. *New Phytologist*, 109: 125-132
- Duponnois, R., Plenchette, C., Thioulouse, J. & Cadet, P. (2001a). The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology*, 17: 239-251
- Duponnois, R., Plenchette, C. & Bâ, A.M. (2001b). Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology*, 37: 181-186
- Duponnois R, Founoune H, Masse D, Pontanier R (2005) Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semiarid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management* 207: 351-362
- Duponnois, R., Ouahmane, L., Kane, A., Thioulouse, J., Hafidi, M., Boumezzough, A., Prin, Y, Baudoin, E., Galiana, A. & Dreyfus, B. (2011). Nurse shrubs increased the early growth of Cupressus seedlings by enhancing belowground mutualism and microbial soil functionalities. *Soil Biology & Biochemistry*, 43: 2160-2168
- Espirages, T., Lopez-Pintor, A. & Rey Benayas, J.M. (2004). Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally

- positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologica*, 26: 121-128
- Franco, A.C. & Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77: 870-886
- Garcia, C., Roldan, A. & Hernandez, T. (1997). Changes in microbial activity after abandonment of cultivation in a semi-arid Mediterranean environment. *Journal of Environment Quality*, 26: 285-291
- Garcia-Salmeron, J. (1995). Manual de repoblaciones forestales II. Escuela Tecnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, Spain
- Garner, W. & Steinberger, Y. (1989). A proposed mechanism for the formation of fertile islands in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environment*, 16: 257-262
- Gomez-Aparicio, L., Zamora, R., Gomez, J.M., Hodar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 4: 1128-1138
- Grove, A.T. & Rackham, O. (2001). The nature of Mediterranean Europe: an ecological history. Yale University Press, London, UK.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. (1992). Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14: 1693-1703
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Fernandez, E.M., Puigdefabregas, J., Clark, S.C. & Incoll, L.D. (1996). Investigation of rooting depth in the semi-arid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labeling of ground water with a chemical tracer. *Journal of Hydrology*, 170: 23-31.
- Habte, M. & Manjunath, A. (1991). Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza*, 1: 3-12
- Herrera, M.A., Salamanca, C.P. & Barea, J.M. (1993). Inoculation of woody legumes with selected arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia to recover desertified Mediterranean ecosystems. *Applied Environmental Microbiology*, 59: 129-133

- Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L & Amat, J.A. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monographs*, 64: 315-344.
- Holl, K.D. (2002). Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology*, 90: 179-187
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. *Climate Change 2001: third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (WG I & II)*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Jasper, D.A., Abbot, L.K. & Robson, A.D. (1991). The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist*, 118: 471-476
- Mc Lellan, A.J., Fitter, A.H. & Law, R. (1995). On decaying roots, mycorrhizal colonization and the design of removal experiments. *Journal of Ecology*, 83: 225-230
- Meson, M. & Montoya, M. (1993). *Selvicultura mediterranea*. Mundi Prensa. Madrid. Spain
- Ouahmane, L., Duponnois, R., Hafidi, M., Kisa, M., Boumezzough, 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.
- Ouahmane, L., Hafidi, M., Thioulouse, J., Ducouso, M., Kisa, M., Prin, Y., Galiana, A., Boumezzough, A. & Duponnois, R. (2007). Improvement of *Cupressus atlantica* Gaussen growth by inoculation with native arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Applied Microbiology*, 103: 683-690
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and Environment*, 4: 196-202
- Palenzuela, J., Azcon-Aguilar, C., Figueroa, D., Caravaca, F., Roldan, A. & Barea, J.M. (2002). Effects of mycorrhizal inoculation of shrubs from Mediterranean ecosystems and composted residue application on transplant performance and mycorrhizal developments in a desertified soil. *Biology and Fertility of Soils*, 26: 170-175

- Perevolotsky, A., Shachak, M. & Pickett, S.T.A. (2005). Management for biodiversity: Human and landscape effects on dry environments. In: Biodiversity in Drylands: Towards a Unified Framework, Shachak M, Gosz JR, Pickett STA, Perevolotsky A (eds). Oxford University Press: New York; 286-304
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.I. & Bartha, S. (2001). Implications from the Buell-Small succession study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science*, 4: 41-52
- Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefabregas, J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77: 1420-1426
- Querejeta, J.I., Roldan, A., Albaladejo, J. & Castillo, V. (1998). The role of mycorrhizae, site preparation, and organic amendment in the afforestation of a semi-arid Mediterranean site with *Pinus halepensis*. *Forest Science*, 43: 203-211
- Requena, N., Jeffries, P. & Barea, J.M. (1996). Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid ecosystem. *Applied Environmental Microbiology*, 62: 842-847
- Requena, N., Jimenez, I., Toro, M. & Barea, J.M. (1997). Interactions between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in Mediterranean semiarid ecosystems. *New Phytologist*, 136: 667-677
- 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 Environmental Microbiology*, 67: 495-498
- Savill, P., Evans, J., Auclair, D. & Falck, J. (1997). *Plantation silviculture in Europe*. Oxford University Press. Oxford. UK
- Scarano, F.R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90: 517-524
- Schlesinger, W.H., Raikes, J.A., Hartley, A.E. & Cross, A.F. (1996). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 7: 364-374
- Schreiner, R.P., Mihara, K.L., Mc Daniel, H. & Bethenfalvay, G.J. (2003). Mycorrhizal fungi influence plant and soil functions and interactions. *Plant and Soil*, 188: 199-209

- Stachowicz, J.J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience*, 51: 235-246
- Tewksbury, J.J. & Lloyd, J.D. (2001). Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425-434
- 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

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