

**COMMUNAUTES MYCORHIZIENNES : STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT SELON
L'ETAT DE DEGRADATION DES ECOSYSTEMES FORESTIERS DU HAUT PLATEAU
ET DE LA RÉGION EST DE MADAGASCAR**

Par Ramanankierana H.¹, Randriambanona H.¹, Baohanta R. H.^{1, 2}, Sanon A.³,
Andrianandrasana D. M.², Rajaonarimamy E.², Duponnois R.⁴

¹ Laboratoire de microbiologie de l'environnement. Centre national de recherches sur l'environnement. Antananarivo. Madagascar

² Laboratoire de biotechnologie. Microbiologie, département de Biochimie fondamentale et appliquée. Université d'Antananarivo, Madagascar

³ IRD. Laboratoire commun de microbiologie IRD/Isra/Ucad. Centre de recherche de Bel Air. Dakar. Sénégal

⁴ IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2. Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM). Campus International de Baillarguet. Montpellier. France.

1. INTRODUCTION

Madagascar est classé parmi les pays qualifiés de « hottest-hotspots » de biodiversité (Myers *et al.*, 2000 ; Mittermeier *et al.*, 2004) grâce à son taux d'endémisme avoisinant 80 % pour la faune et la flore (Goodman et Benstead, 2003). Durant ces dernières années, une vitesse alarmante de dégradation de la couverture forestière menace cette diversité unique au monde. Entre 2000 et 2005, la Grande Île a perdu 236 560 ha de forêts avec un taux de déforestation de 0,53 % par an (MEFT, USAID et CI, 2009). Vers la fin de l'année 2005, la couverture forestière malgache n'était plus que de 9 216 617 ha (Rasolohery *et al.*, 2007), soit 15 % du territoire.

Depuis plusieurs décennies, la majorité des études sur la forêt et les écosystèmes forestiers sont focalisées essentiellement sur l'inventaire biologique à Madagascar (Goodman et Razafindratsita, 2001 ; Rakotondrainibe, 2002 ; Phillipson *et al.*, 2006). Peu d'études traitent ainsi le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes impliquant les microorganismes du sol. Particulièrement pour les champignons mycorrhiziens, bien que leur présence au sein de la flore de Madagascar ait déjà été signalée (Heims, 1937 ; Ducouso *et al.*, 2004), les travaux de recherche visant à comprendre l'implication de ces microorganismes symbiotiques dans la conservation des ressources forestières malgaches n'ont commencé que vers les années 2000 (Ramanankierana *et al.*, 2007 ; Ducouso *et al.*, 2008). Pourtant, il a déjà été clairement démontré que la gestion de la symbiose ectomycorhizienne associée aux espèces forestières indigènes, grâce à son impact sur le développement de la plante hôte et sur certaines caractéristiques physico-chimiques du sol pourrait faciliter la recolonisation du milieu par ces arbres et ainsi, outre la préservation d'essences ligneuses surexploitées, réhabiliter ces sols dégradés (Duponnois *et al.*, 2001, 2005 ; Founoune *et al.*, 2002).

Ce chapitre se propose de présenter les principaux résultats obtenus à Madagascar relatifs (i) à la description du statut symbiotique des espèces d'arbres et d'arbustes natives de la région orientale et centrale de Madagascar, (ii) à l'importance des arbustes ectotrophes (*Leptolaena bojeriana* et *Sarcolaena oblongifolia* F. Gérard) sur la régénération des espèces ligneuses endémiques des hauts plateaux malgaches, (iii) aux impacts de la prolifération d'une espèce exotique *Grevillea banksii* sur le fonctionnement des symbiotes fongiques associés à *Dalbergia trichocarpa*, un arbre de valeur socio-économique et environnementale endémique malgache.

2. LES ECOSYSTEMES FORESTIERS ETUDIES

Les résultats présentés dans ce chapitre ont été obtenus dans deux types d'écosystèmes forestiers malgaches situés respectivement sur le haut plateau et dans la forêt orientale de basse altitude.

Les hauts plateaux malgaches sont caractérisés par une grande étendue de formations herbeuses, classifiée par Humbert et Cours Darne (1965), de savane et de savane arborée. À part quelques lambeaux forestiers souvent isolés dans des endroits loin des habitations, les forêts naturelles y sont rares. Par contre, des formations forestières naturelles restent encore éparpillées dans différents endroits de la partie orientale de Madagascar. Toutes ces catégories de forêts naturelles subissent pourtant des pressions d'origine différente dont les plus connus proviennent des activités humaines (feux de brousse, culture sur abatis brûlés, exploitation illicite des arbres...).

2.1. LA FORET SCLEROPHYLLE A TAPIA DU HAUT PLATEAU MALGACHE

C'est une forêt basse sclérophylle des pentes occidentales (Humbert et Cours Darne, 1965). Elle couvre une superficie de 1 319 km², une surface qui a diminué de 43 % depuis les années 1970 (Moat et Smith, 2007). Cette formation forestière est localisée sur les pentes occidentales des hauts plateaux sur une altitude de 800 à 1 300 m où la saison sèche dure jusqu'à sept mois. Elle repose sur du grès et du socle avec gneiss, quartzite, schiste.

Cette formation végétale présente une canopée sempervirente d'une hauteur de 6 à 10 m constituée par *Uapaca bojeri* (Euphorbiaceae) avec un sous-bois constitué de buissons éricoïdes (*Erica* aff. *gracilis*, *E. cryptoclada* (Baker) Dorr & E.G.H. Oliv., *Erica trichoclada* Guthrie & Bolus) et une strate herbacée dominée par des graminées (*Aristida rufescens* Steud., *Sporobolus festivus* Hochst. ex A. Rich.). L'*Uapaca bojeri*, appelé localement *tapia*, est l'espèce ligneuse dominante de la strate arborée. Cette essence ligneuse endémique de Madagascar joue un rôle socio-économique important dans cette zone étant donné qu'elle fournit des graines comestibles et des bois de chauffe à pouvoir calorifique élevé et qu'elle fait partie des rares plantes hôtes du ver à soie (*Boroceras madagascariensis*).

Selon la répartition de deux espèces arbustives ectotrophes [*Leptolaena bojeriana* (Bail) cavaco et *Sarcolaena oblongifolia* F. Gérard] dominantes de la forêt, deux endroits ont fait l'objet de cette étude. En effet, *L. bojeriana* est dominante dans la strate arbustive de la partie nord de la forêt, tandis qu'elle est remplacée par *S. oblongifolia* dans la partie centrale et centre-sud.

La forêt de tapia étudiée est située à 50 km à l'ouest d'Antananarivo, dans la commune rurale d'Arivonimamo II (S 19° 00' 15'', E 47° 07' 00'', 1 279 m). Cette commune a une superficie de 312 km² et est couverte à 8 % de forêts de tapia, soit sur 2 500 ha environ (Randrianarisoa *et al.*, 2008). Des communautés de base ont été créées en 2000 afin de protéger la forêt. Mais la menace pèse toujours sur cette forêt à cause de diverses pressions anthropiques telles que la collecte de bois d'œuvre, la fabrication de charbon...

2.2. LA FORET ORIENTALE

Les forêts littorales sont situées à moins de 800 m d'altitude sur la côte est de Madagascar. Elles sont sous l'influence de l'alizé austral qui souffle en permanence et déverse des masses d'eau abondantes sur la côte orientale durant toute l'année. De ce fait, cette région ne compte aucun mois sec. Moat et Smith (2007) rapportent que ces forêts littorales sont les plus touchées par la déforestation ayant perdu 22,5 % de sa superficie depuis les années 1970. La conversion de la forêt en terres agricoles par la culture sur brûlis est la principale cause de cette déforestation. Or cet écosystème forestier recèle beaucoup d'espèces endémiques de valeur telles que *Dalbergia trichocarpa* Baker (Fabaceae), une espèce de palissandre caractérisée par la qualité de son bois ; *Intsia bijuga* (Colebr.) Kuntze (Fabaceae), une espèce utilisée à différentes fins (construction de case et de pirogue...).

L'étude a été menée dans la forêt littorale d'Ianjomara (S 19° 07' 59,5'', E 48° 54' 51,4'', 86 m) située à 200 km à l'est d'Antananarivo. Cette forêt est actuellement fragmentée. Mais les reliques forestières gardent encore la structure des forêts naturelles, avec plusieurs strates distinctes et des émergents comme *Dalbergia madagascariensis* Vatke, *Symphonia fasciculata* (Noronha ex Thouars) Vesque qui peuvent atteindre 12 m.

La forêt d'Analalava (S 17° 42' 30,4'', E 49° 27' 25'', 71 m) présente la même structure que celle d'Analalava. Elle porte les stigmates des anciennes activités anthropiques (culture sur brûlis, prélèvement de bois). *Ravenala madagascariensis* (Strelitzaceae) est l'espèce d'arbre la plus abondante.

3. ASSOCIATION MYCORHIZIENNE AU SEIN DES ESPECES D'ARBRES ET D'ARBUSTES DOMINANTES DE LA REGION ORIENTALE ET CENTRALE DE MADAGASCAR

3.1. APPROCHE D'ETUDE

La description du statut symbiotique des plantes a concerné toutes les espèces dominantes des trois types de formation forestière (Analalava et Ianjomara dans la partie est et Arivonimamo

dans la partie centrale de Madagascar). Afin de s'assurer de l'identité des échantillons, le prélèvement a été effectué selon la méthode de suivi racinaire dans des endroits les moins dégradés de chaque forêt durant la saison pluvieuse en décembre 2007, février 2008 et mars 2009. Pour chaque espèce de plante, 1 à 5 g de racines fines fraîches ont été prélevées et conservées dans un volume égal d'eau, d'éthanol et de glycérol pour des observations histologiques au laboratoire (Ducouso *et al.*, 2004). L'identification des plantes a été basée sur les caractères morphologiques de la tige, des feuilles et si possible des fruits en se référant aux herbiers de référence du parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (Antananarivo).

Les échantillons de racines ont été préparés et colorés selon la méthode de Phillips et Hayman (1970) pour observer la présence de champignons mycorhiziens. Pour chaque échantillon, 30 fragments racinaires longs de 10 mm ont été examinés sous microscope. Les racines sont considérées MA dès qu'on observe des structures arbusculaires et/ou vésiculaires et/ou des fragments d'hyphes intracellulaires. Le degré d'infection des racines a été évalué selon quatre niveaux : ND lorsqu'on n'est pas arrivé à établir le statut symbiotique, faiblement mycorhizées ou (MA) lorsque seulement un à trois fragments racinaires présentent des structures arbusculaires, colonisées par MA (désigné sous le terme MA) pour les échantillons dont 4 à 29 fragments présentent des structures arbusculaires et MA+ pour les échantillons où les 30 fragments racinaires présentent des structures arbusculaires.

3.2. STATUT MYCORHIZIEN DES ESPECES D'ARBRES ET D'ARBUSTES DOMINANTES DE LA REGION ORIENTALE ET CENTRALE DE MADAGASCAR

Le statut mycorhizien des espèces d'arbres et arbustes dans les deux formations forestières de la partie orientale et la forêt sclérophylle du haut plateau de Madagascar est donné dans le tableau 1. Seulement quatre espèces (*Mascarenhasia arborescens* et *Tabernaemontana coffeoides* pour la forêt d'Analalava, *Landolphia* sp. et *Voacanga thouarsii* pour la forêt d'Ianjomara) n'ont présenté aucune structure mycorhizienne au niveau de leur système racinaire. Ces quatre espèces de plantes appartiennent toutes à la famille des Apocynaceae. Parmi les 111 espèces observées, 12 sont faiblement mycorhizées (MA), 62 espèces présentent des structures bien visibles de symbiose mycorhizienne à arbuscules, 27 espèces sont fortement mycorhizées et 6 sont associées à la fois avec des champignons mycorhiziens à arbuscules et des champignons ectomycorhiziens.

Dans la famille des Sarcolaenaceae, une famille botanique entièrement endémique de Madagascar, les données obtenues sur les trois espèces étudiées confirment les résultats de Ducouso *et al.* (2008) qui ont établi pour la première fois le statut symbiotique de cette

famille. En effet, ces trois espèces sont à la fois associées avec des champignons mycorhiziens à arbuscules et des champignons ectomycorhiziens.

Tableau 1. Statut symbiotique des espèces d'arbres et arbustes dominantes dans les trois sites d'étude : Analalava, Ianjomara et Arivonimamo

Espèces de plante	Famille	Sites	Statut symbiotique
<i>Amyrea</i> sp. (?)	Euphorbiaceae	Ana.	MA
<i>Anthostema madagascariense</i> Baill. (E)	Euphorbiaceae	Ana.	MA
<i>Breonia havilandiana</i> Homolle (?)	Rubiaceae	Ana.	MA
<i>Canarium madagascariense</i> Engl. (E)	Burseraceae	Ana.	MA
<i>Casearia nigrescens</i> Tul. (E)	Salicaceae	Ana.	MA
<i>Cynometra capuronii</i> Du Puy et R. Rabev. (E)	Fabaceae	Ana.	MA
<i>Clitoria lasciva</i> Bojer ex Benth. (E)	Fabaceae	Ana.	MA
<i>Colubrina</i> sp. (?)	Rhamnaceae	Ana.	MA
<i>Conchopetalum madagascariense</i> Radlk. (E)	Sapindaceae	Ana.	MA
<i>Croton lepidotus</i> Aug. DC. (E)	Euphorbiaceae	Ana.	MA+
<i>Cryptocarya acuminata</i> Schinz (?)	Lauraceae	Ana.	MA
<i>Dicoryphe</i> sp. (?)	Hamamelidaceae	Ana.	MA
<i>Dillenia triquetra</i> (Rottb.) Gilg (?)	Dilleniaceae	Ana.	MA
<i>Diospyros bernieri</i> Hiern (?)	Ebenaceae	Ana.	MA+
<i>Diospyros</i> sp. (?)	Ebenaceae	Ana.	MA+
<i>Dracaena reflexa</i> Lam. (n)	Asparagaceae	Ana.	MA+
<i>Dypsis</i> sp. (?)	Arecaceae	Ana.	MA
<i>Ellipanthus madagascariensis</i> (G. Schellenb.) Capuron ex Keraudren (E)	Connaraceae	Ana.	MA
<i>Erythroxylum</i> sp. (?)	Erythroxylaceae	Ana.	MA+
<i>Eugenia louvelii</i> H. Perrier (?)	Myrtaceae	Ana.	MA+
<i>Fernelia</i> sp. (?)	Rubiaceae	Ana.	MA
<i>Ficus cocculifolia</i> Baker (n)	Moraceae	Ana.	MA+
<i>Ficus lutea</i> Vahl. (n)	Moraceae	Ana.	MA+
<i>Gaertnera macrostipula</i> Baker (?)	Rubiaceae	Ana.	MA
<i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Poir. (?)	Hypericaceae	Ana.	MA+
<i>Homalium involucratum</i> (DC.) O. Hoffm. (E)	Salicaceae	Ana.	MA
<i>Landolphia nitens</i> Lassia (E)	Apocynaceae	Ana.	(MA)
<i>Leptolaena multiflora</i> Thouars (E)	Sarcocaulaceae	Ana.	MA & ECM
<i>Macaranga cuspidata</i> Boivin ex Baill. (?)	Euphorbiaceae	Ana.	MA+
<i>Macphersonia madagascariensis</i> Blume (E)	Sapindaceae	Ana.	MA
<i>Malleastrum minutifoliolatum</i> J.-F. Leroy (E)	Meliaceae	Ana.	MA
<i>Mascarenhasia arborescens</i> A. DC. (n)	Apocynaceae	Ana.	ND
<i>Memecylon xiphophyllum</i> R. D. Stone (?)	Memecylaceae	Ana.	MA
<i>Nesogordonia macrophylla</i> Arènes (E)	Malvaceae	Ana.	MA
<i>Paropsia madagascariensis</i> (Mast.) H. Perrier (E)	Passifloraceae	Ana.	MA
<i>Psiadia</i> sp. (?)	Asteraceae	Ana.	MA+

<i>Psidium cattleianum</i> Sabine (n) (n)	Myrtaceae	Ana.	(MA)
<i>Psorospermum lanceolatum</i> (Choisy) Hochr. (E)	Hypericaceae	Ana.	MA
<i>Ravenala madagascariensis</i> Sonn. (E)	Strelitzaceae	Ana.	(MA)
<i>Ravenea julietiae</i> Beentje (E)	Arecaceae	Ana.	MA
<i>Rhodocolea racemosa</i> (Lam.) H. Perrier (E)	Bignoniaceae	Ana.	MA
<i>Rhopalocarpus thouarsianus</i> Baill. (E)	Sphaerosepalaceae	Ana.	MA
<i>Saldinia proboscidea</i> Hochr. (E)	Rubiaceae	Ana.	MA
<i>Suregada boiviniana</i> Baill. (?)	Euphorbiaceae	Ana.	MA
<i>Symphonia tanalensis</i> Jum. & H. Perrier (E)	Clusiaceae	Ana.	MA
<i>Syzygium emirnense</i> (Baker) Labat & G. E. Schatz (?)	Myrtaceae	Ana.	MA
<i>Tabernaemontana coffeoides</i> Bojer ex A. DC. (n)	Apocynaceae	Ana.	ND
<i>Tambourissa purpurea</i> (Tul.) A. DC. (E)	Monimiaceae	Ana.	MA
<i>Tina fulvinervis</i> Radlk. (E)	Sapindaceae	Ana.	MA
<i>Uapaca louvelii</i> Denis (E)	Euphorbiaceae	Ana.	MA & ECM
<i>Vepris</i> sp. (?)	Rutaceae	Ana.	MA
<i>Zanthoxylum tsihanimposa</i> H. Perrier (E)	Rutaceae	Ana.	MA
<i>Aphloia theiformis</i> (Vahl) Benn. (n)	<u>Aphloiaceae</u>	Ian.	MA+
<i>Aristida similis</i> Steud. (?)	Poaceae	Ian.	MA+
<i>Burasaia madagascariensis</i> DC. (E)	Menispermaceae	Ian.	MA
<i>Cinnamum camphoratum</i> Blume (n)	Lauraceae	Ian.	MA+
<i>Cinnamomum zeylanicum</i> Blume (n)	Lauraceae	Ian.	MA+
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don (n)	Melastomataceae	Ian.	(MA)
<i>Colubrina decipiens</i> (Baill.) Capuron (n)	Rhamnaceae	Ian.	MA
<i>Commelina</i> sp. (?)	Commelicaceae	Ian.	MA+
<i>Dactyloctenium</i> sp. (?)	Poaceae	Ian.	MA
<i>Dalbergia madagascariensis</i> Vatke (E)	Fabaceae	Ian.	MA+
<i>Dombeya dolichophylla</i> Arènes (?)	Malvaceae	Ian.	MA
<i>Dracaena reflexa</i> Lam. (n)	<u>Asparagaceae</u>	Ian.	(MA)
<i>Dichapetalum leucosia</i> (Spreng.) Engl. (E)	Dichapetalaceae	Ian.	MA
<i>Dyopsis</i> sp. (?)	Arecaceae	Ian.	(MA)
<i>Dyopsis nodifera</i> Mart. (E)	Arecaceae	Ian.	(MA)
<i>Agelaea pentagyna</i> (Lam.) Baill. (?)	Connaraceae	Ian.	MA
<i>Gaertnera macrostipula</i> Baker (?)	Rubiaceae	Ian.	MA
<i>Gaertnera obovata</i> Baker (?)	Rubiaceae	Ian.	MA
<i>Grevillea banksii</i> R. Br. (n)	Proteaceae	Ian.	(MA)
<i>Harungana madagascariensis</i> Lam. Ex Poir.	Hypericaceae	Ian.	MA+
<i>Hugonia</i> sp. (?)	Linaceae	Ian.	MA
<i>Landolphia myrtifolia</i> (Poir.) Markgr. (E)	Apocynaceae	Ian.	MA
<i>Landolphia</i> sp. (?)	Apocynaceae	Ian.	ND
<i>Landolphia gummifera</i> (Poir.) K. Schum. (E)	Apocynaceae	Ian.	(MA)
<i>Macaranga cuspidata</i> Boivin ex Baill. (?)	<u>Euphorbiaceae</u>	Ian.	MA+
<i>Macarisia lanceolata</i> Baill. (?)	Rhizophoraceae	Ian.	MA
<i>Machaerina flexuosa</i> (Boeckeler) J. Kern (?)	<u>Cyperaceae</u>	Ian.	MA
<i>Macphersonia madagascariensis</i> Blume (E)	Sapindaceae	Ian.	MA
<i>Merremia tridentata</i> (L.) Hallier f. (n)	Convolvulaceae	Ian.	MA
<i>Noronhia emarginata</i> (Lam.) Thouars (E)	<u>Oleaceae</u>	Ian.	MA+

<i>Osmunda regalis</i> L. (?)	Osmondaceae	Ian.	MA
<i>Ouratea</i> sp. (?)	Ochnaceae	Ian.	MA
<i>Panicum luridum</i> Hack. (?)	Poaceae	Ian.	MA
<i>Phyllanthus amarus</i> Schumach. & Thonn. (n)	Phyllanthaceae	Ian.	(MA)
<i>Poupartia chapelieri</i> (Guillaumin) H. Perrier (E)	Anacardiaceae	Ian.	MA+
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine (n)	<u>Myrtaceae</u>	Ian.	(MA)
<i>Psorospermum fanerana</i> Baker (E)	Clusiaceae	Ian.	MA
<i>Ravenala madagascariensis</i> Sonn. (E)	Strelitzaceae	Ian.	(MA)
<i>Rubus</i> sp. (?)	Rosaceae	Ian.	MA+
<i>Sauvagesia erecta</i> L. (n)	Ochnaceae	Ian.	MA
<i>Scolopia maoulidae</i> S. Hul, Labat & O. Pascal (?)	Salicaceae	Ian.	MA
<i>Streblus dimepate</i> (Bureau) C. C. Berg (?)	Moraceae	Ian.	MA
<i>Symphonia fasciculata</i> (Noronha ex Thouars) Vesque (E)	Clusiaceae	Ian.	MA
<i>Tacca leontopetaloides</i> (L.) Kuntze (?)	Discoreaceae	Ian.	MA
<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume (?)	<u>Cannabaceae</u>	Ian.	MA+
<i>Tristemma virusanum</i> Juss. (n)	Melastomataceae	Ian.	MA
<i>Trophis montana</i> (Leandri) C. C. Berg (?)	Moraceae	Ian.	MA
<i>Uapaca ferruginea</i> Baill. (E)	<u>Euphorbiaceae</u>	Ian.	MA & ECM
<i>Urena lobata</i> L. (n)	Malvaceae	Ian.	MA
<i>Voacanga thouarsii</i> Roem. & Schult. (n)	Apocynaceae	Ian.	ND
<i>Uapaca bojeri</i> L. (E)	Euphorbiaceae	Ariv	MA & ECM
<i>Leptolaena bojeriana</i> (E)	Sarcolaenaceae	Ariv	MA & ECM
<i>Trema</i> sp. (n)	Ulmaceae	Ariv	MA
<i>Aphloia theaeformis</i> (Vahl.) Benn. (n)	Flacourtiaceae	Ariv	MA+
<i>Rhus taratana</i> (Baker.) H. Perrier (n)	Anacardiaceae	Ariv	MA+
<i>Helychrysum rusillonii</i> Hochr. (?)	Asteraceae	Ariv	MA+
<i>Psiadia altissima</i> (D. C.) Drake. (?)	Asteraceae	Ariv	MA+
<i>Rubus apetalus</i> Poir. (n)	Rosaceae	Ariv	MA

(E) : endémique, (n) : non endémique, (?) : pas d'information, Sites : **Ana** : Analalava, **Ian.** : Ianjomara, **Ariv** : Arivonimamo, **AM** : mycorhize à arbuscules, **(MA)** : faiblement mycorhizé, **MA+** : fortement mycorhizé, **MA & ECM** : coexistence de mycorhize à arbuscule et d'ectomycorhize, **ND** : non déterminé.

Pour le genre africano-malgache *Uapaca*, les deux types de symbiose mycorhizienne ont été également observés en même temps au niveau des systèmes racinaires des trois espèces étudiées (*U. bojeri*, *U. louvelii*, *U. ferruginea*). Par ailleurs, nos résultats illustrent l'abondance de la structure mycorhizienne à arbuscule au sein de la flore malgache et plus particulièrement au niveau de la flore endémique. En effet, les 42 espèces étudiées et identifiées endémiques sont associées aux champignons mycorhiziens. De plus, les données rapportées dans cette partie qui concernent trois écosystèmes forestiers différents montrent que la plupart des espèces arbres et d'arbustes dans ces écosystèmes sont associées aux

champignons mycorhiziens. Ces résultats constituent ainsi une base solide des stratégies de conservation ou de gestion durable de la riche diversité floristique de Madagascar.

4. FACILITATION DE L'ÉTABLISSEMENT ET DU DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES DE *UAPACA BOJERI* PAR LES ARBUSTES PIONNIERS DES ZONES DÉGRADÉES DU HAUT PLATEAU MALGACHE : IMPORTANCE DE LA SYMBIOSE ECTOMYCORHIZIENNE

L'établissement et le développement des plantules des essences forestières peuvent être inhibés ou stimulés par les espèces arbustives pionnières qui colonisent en premier lieu les zones dégradées et/ou perturbées par les espèces exotiques. Un cas de ces phénomènes a été observé dans l'écosystème de la forêt sclérophylle à *Uapaca bojeri* du haut plateau de Madagascar. En effet, deux espèces arbustives (*Sarcolaena oblongifolia* F. Gérard et *Leptolaena bojeriana* (Baill.) Cavaco) endémiques se sont montrées capables de favoriser le développement des plantules d'*U. bojeri* dans différents endroits de la forêt et surtout dans les zones dégradées ou anciennement envahies par *Eucalyptus camaldulensis* ou *Pinus Patula*. Dans ce phénomène de facilitation du développement des plantules, la communauté de champignons ectomycorhiziens hébergée par le système racinaire des deux arbustes a été fortement impliquée.

Les investigations ont été effectuées dans l'écosystème forestier d'Arivonimamo et d'Ambatofinandrahana où les deux arbustes cités ci-dessus sont respectivement dominants. L'objectif principal étant de décrire le comportement de ces deux espèces arbustives vis-à-vis à la fois des conditions pédoclimatiques des sols dégradés ou perturbés par la propagation des espèces exotiques et du développement des plantules d'*U. bojeri*. Deux dispositifs expérimentaux ont été ainsi établis.

4.1. EXPERIMENTATION (1) : PARTAGE DE SYMBIOTES ECTOMYCORHIZIENS ENTRE *S. OBLONGIFOLIA* ET *U. BOJERI IN SITU*

La communauté de champignons ectomycorhiziens associée à *U. bojeri* et à *S. oblongifolia* a été décrite en adoptant des critères morphologiques tels que la couleur du manteau, la ramification et la profondeur du réseau de hartig et des analyses moléculaires des représentants de chaque groupe morphologique ou morphotype. Le dispositif d'échantillonnage est donné par le tableau 2. Il s'agit de récolter des morphotypes d'ectomycorhize associés uniquement à *U. bojeri* ou *S. oblongifolia* dans un premier temps et des morphotypes associés aux deux plantes par la suite.

Tableau 2. Dispositif d'échantillonnage et diversité de champignons ectomycorhiziens au niveau du système racinaire d'*U. bojeri* et de *S. oblongifolia*

	Origines		
	<i>U. bojeri</i>	<i>S. oblongifolia</i>	Végétation mixte
Nombre d'échantillons de sol	5	5	5
Nombre de bouts racinaires ectomycorhizés	665	580	780
Nombre de types RFLP (Sans comparaison des sols)	38	46	53
Pourcentage des taxons* identifiés et partagés par les deux plantes hôtes (%)	60	58,33	76,92
Indice de diversité de Simpson	6,75	10,58	11,22
Indice d'information de Shannon-Wiener	0,87	1,05	1,07

*Les taxons ont été identifiés comme types RFLP en se basant sur la similarité de la région ITS par rapport aux séquences disponibles dans la banque de donnée GenBank.

Les échantillons, composés par le système racinaire de chaque plante prélevé avec le sol rhizosphérique, ont été collectés en décembre 2006 dans les trois microhabitats différents ci-après selon la composition de la plante hôte : (i) une population homogène d'*U. bojeri*, (ii) une population homogène de *S. oblongifolia* et (iii) une formation mixte des deux plantes ou des plantules d'*U. bojeri*. Pour chaque composition de plante hôte, cinq points de prélèvement ont été identifiés dans cinq endroits différents et chaque échantillon a été prélevé à l'aide d'une tarière de 10 cm de diamètre enfoncée à 30 cm de profondeur à partir de l'humus. Afin d'éviter le mélange des échantillons provenant de plantes hôtes différentes, l'indésirable plante hôte la plus proche est située à au moins 25 m du point de prélèvement. Pour la végétation mixte, l'échantillon a été prélevé avec une plantule d'*U. bojeri* poussant entre deux ou trois pieds de *S. oblongifolia*. Au total, 15 échantillons ont été prélevés et classés en trois groupes selon la composition de la plante hôte. Les critères morphologiques établis par Agerer (1987-1996) ont été adoptés pour grouper les bouts racinaires ectomycorhizés dans différents morphotypes. Ces critères concernent la structure et la couleur du manteau, la ramification des racines mycorhizées et les caractères des rhizomorphes. Trois ectomycorhizes ont été prélevées au hasard dans chaque morphotype pour des analyses RFLP en ciblant la région ITS de l'ADN mitochondrial du champignon et en utilisant les enzymes de restriction *HaeIII* et *HinfI*. Pour les échantillons provenant de la végétation mixte, l'identification de la plante hôte a été réalisée par séquençage du gène chloroplastique ribulose-biphosphate carboxylase (*rbcL*) selon la méthode de Käss et Wink (1997). La position taxonomique de chaque type RFLP identifié a été établie par séquençage de la même région ITS fongique.

Au total, 2 025 fragments de racines ectomycorhizées ont été récoltés et classés en 165 morphotypes d'ectomycorhizes à partir des 15 échantillons. Entreprises sur 496 ectomycorhizes, l'extraction d'ADN et l'analyse RFLP ont donné 137 types RFLP sans mélanger les échantillons (tabl. 2). Après comparaison des types RFLP de la même composition de plante hôte, 10 types RFLP ont été récoltés chez *U. bojeri*, 12 sur *S. oblongifolia* et 13 au niveau de la végétation mixte. Parmi ces différents types RFLP, 21 individus ont été identifiés en se basant sur la similarité de la séquence de la région ITS avec des séquences dans la GenBank (tabl. 3). Sauf pour un type RFLP identifié comme Theleporoid mycorrhizal, les types RFLP ont été identifiés au niveau genre (3 types RFLP) ou au niveau espèce (17 types RFLP) (fig. 1). Au niveau genre, *Russula* a été le plus dominant avec 8 types RFLP suivi par *Bondarcevomyces* (5 types RFLP), *Scleroderma* (2 types RFLP) et *Amanita*, *Topinella* et *Tomentella* avec respectivement un type RFLP.

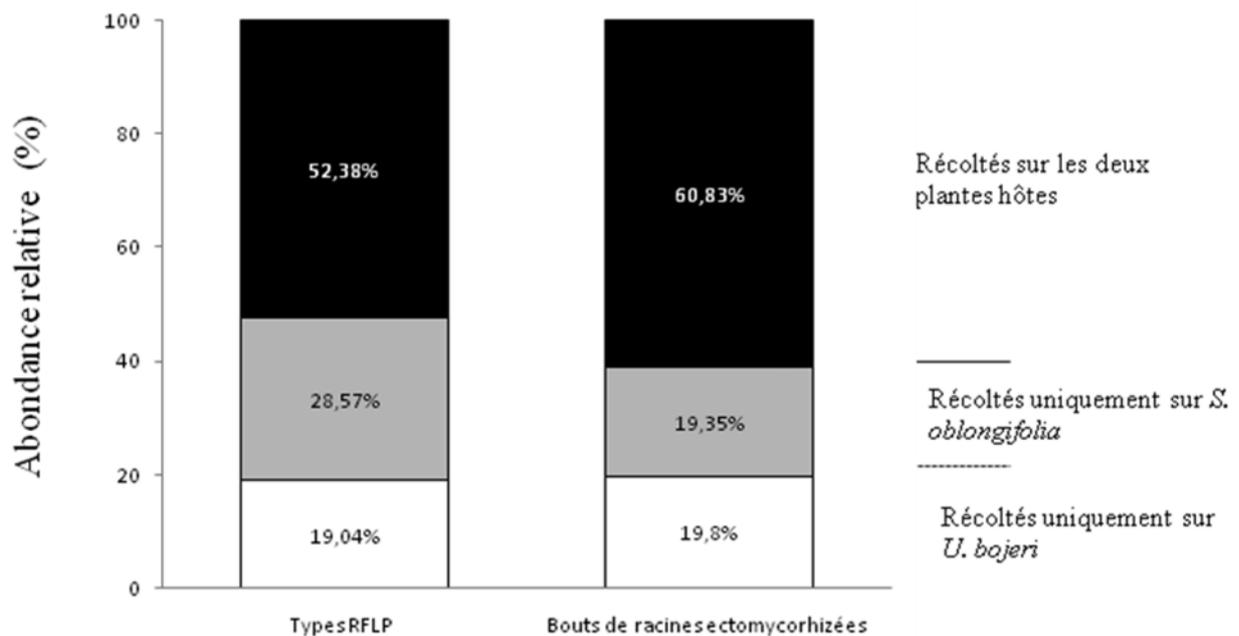
Tableau 3. Identification par séquençage de la région ITS des principaux types RFLP récoltés sur *U. bojeri* et/ou *S. oblongifolia*

Types RFLP	Espèce la plus proche au GenBank	Numéro d'accèsion au GenBank	Valeur attendue du BLAST	Plante hôte identifiée
Ja c	<i>Russula earlei</i>	AF518722	2e-142	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Bl c	<i>Amanita</i> sp. C322	AM116759	0,0	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Ja a	<i>Boletellus projectellus</i>	DQ534582	0,0	<i>U. bojeri</i>
Br a	<i>Bondarcevomyces taxi</i>	DQ534583	2e-169	<i>S. oblongifolia</i>
Mr d	<i>Bondarcevomyces taxi</i>	DQ534583	0,0	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Mr e	<i>Bondarcevomyces taxi</i>	DQ534583	0,0	<i>S. oblongifolia</i>
Nr b	<i>Bondarcevomyces taxi</i>	DQ534583	0,0	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Nr a	<i>Bondarcevomyces taxi</i>	DQ534583	0,0	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Br b	<i>Boletellus projectellus</i>	DQ534582	0,0	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Bl b	<i>Scleroderma dictyosporum</i>	AJ509787	2e-175	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Bl a	<i>Scleroderma citrinum</i>	AF393149	2e-175	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
	<i>Tapinella panuoides</i>	DQ534594	2e-98	<i>S. oblongifolia</i>
Ja f	<i>Russula exalbicans</i>	AY293269	9e-167	<i>U. bojeri</i>
Mr c	<i>Russula fulvo-ochrascens</i>	AM117671	2e-169	<i>S. oblongifolia</i>
Ja b	<i>Russula earlei</i>	AF518722	9e-154	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Ja d	<i>Russula earlei</i>	AF518722	7e-143	<i>U. bojeri</i>
Mr a	<i>Russula earlei</i>	AF518722	2e-144	<i>U. bojeri</i>
Bl d	<i>Russula</i> sp. C353gn	AM117670	2e-110	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>

Bl e	<i>Russula earlei</i>	AF518722	4e-158	<i>S. oblongifolia</i>
Mr b	<i>Tomentella</i> sp.	U86859	1e-152	<i>S. oblongifolia</i> & <i>U. bojeri</i>
Ja g	<i>Thelephoroid mycorrhizal</i> sp.	AJ509798	3e-154	<i>S. oblongifolia</i>

Plus de 52,38 % des types RFLP identifiés ont été associés à la fois avec les systèmes racinaires d'*U. bojeri* et *S. oblongifolia* (fig. 1). Les autres types RFLP restant ont été trouvés soit avec *U. bojeri* (19,04 %), soit avec *S. oblongifolia* (28,57 %). Au niveau de la diversité de symbiotes fongiques, l'arbuste *S. oblongifolia* et la végétation mixte ont présenté des indices de diversité de Simpson similaires. Par contre, cet indice de diversité a été faible pour *U. bojeri* suggérant que cet arbre héberge une communauté mycorhizienne moins riche en diversité en population homogène qu'en population mixte. Une similarité entre les trois compositions de plante hôte a été révélée par l'indice de diversité de Shannon-Wiener (tabl. 2).

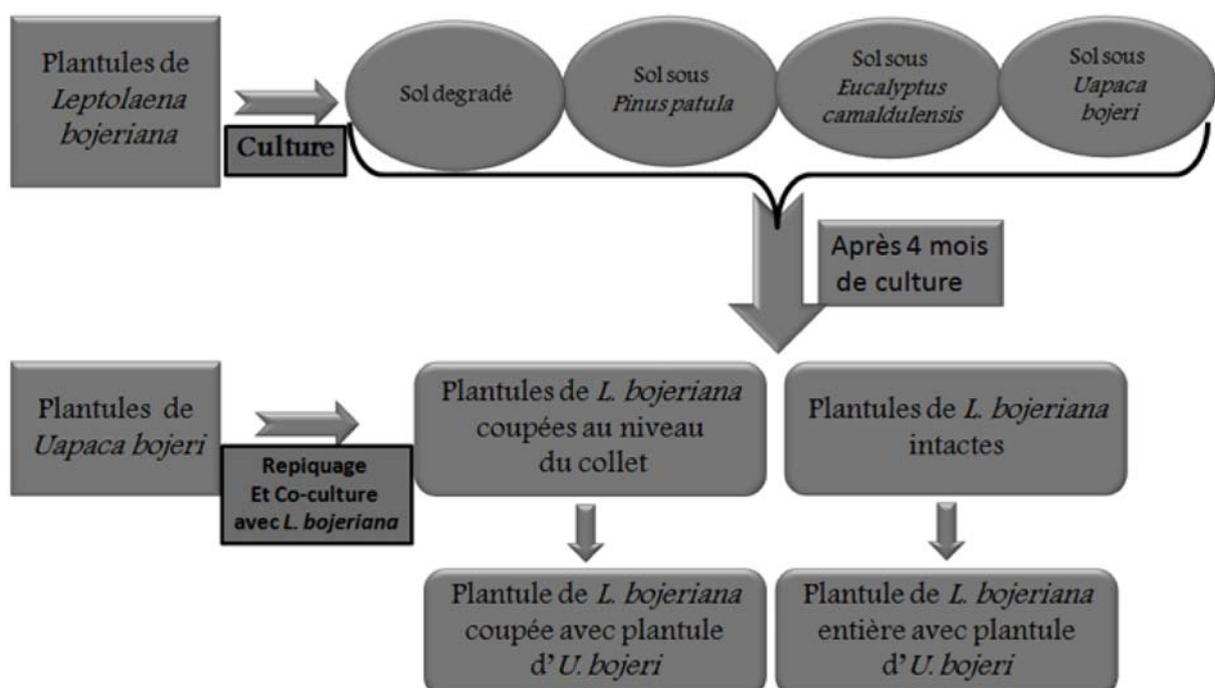
Figure 1. Distribution des symbiotes ectomycorhiziens entre *Uapaca bojeri* et *Sarcolaena oblongifolia* exprimés par le pourcentage de types RFLP et par le pourcentage du nombre total des bouts racinaires ectomycorhizés.



4.2. EXPERIMENTATION (2) : STIMULATION DU DEVELOPPEMENT DES PLANTULES DE *U. BOJERI* PAR DES SYMBIOTES ECTOMYCORHIZIENS FOURNIS PAR LES DEUX ESPECES ARBUSTIVES

Les échantillons de sol ont été prélevés dans la partie nord et centre-sud de la forêt sclérophylle à *U. bojeri* pour les expérimentations respectivement avec *L. bojeriana* et *S. oblongifolia*. Les expérimentations avec *L. bojeriana* ont été réalisées sur trois types de sol préconditionnés respectivement par *Eucalyptus camaldulensis*, *Pinus patula* et *U. bojeri*. Le sol témoin a été constitué par un sol dégradé prélevé en dehors de la forêt et sans influence des plantes ectotrophes. Après le développement de l'arbuste dans chaque type de sol pendant 4 mois, des graines prégermées d'*U. bojeri* y ont été repiquées en présence ou non de l'arbuste selon le dispositif expérimental donné par la figure 2. Les paramètres suivants ont été évalués après cinq mois de développement des plantes : biomasse aérienne et racinaire et taux d'ectomycorhization des plantules d'*U. bojeri*, activité microbienne globale et activité des enzymes phosphatasiques du sol. Au niveau du système racinaire des plantules, une étude comparative des morphotypes d'ectomycorhizes observés chez les plantules d'*U. bojeri* de chaque type de sol a été effectuée par séquençage de la région ITS de chaque type RFLP.

Figure 2. Dispositif expérimental de co-culture visant à décrire les impacts de *L. bojeriana* sur le développement des plantules d'*U. bojeri*, sur le fonctionnement de la communauté microbienne du sol.



Des expérimentations similaires ont été entreprises avec *S. oblongifolia* où les sols de culture ont été prélevés à différentes distances (0, 1, 5, 10 et 20 m) d'un pied adulte d'*U. bojeri* situé à la périphérie de la forêt. Le choix de ces points de prélèvement a été basé sur la variation de la composition du couvert végétal. En effet, les sols à 0 et à 1 m sont sous l'influence du pied adulte d'*U. bojeri*, tandis qu'à 5 et à 10 m, la couverture végétale est constituée par des touffes de *S. oblongifolia*. Cette couverture végétale est généralement transformée en prairie à 20 m de la périphérie de la forêt. Le sol témoin a été prélevé en dehors de la forêt et loin de toute autre végétation. Des graines prégermées d'*U. bojeri* ont été repiquées dans chaque type de sol à raison d'une graine par pot et 25 répétitions ont été établies par traitement. Les expérimentations ont été menées sous serre (arrosage 2 fois par semaine à l'aide de l'eau du robinet, photopériode 12 h, température environ 15 °C la nuit et 25 °C le jour). Le développement des plantules, le taux d'ectomycorhization et la diversité de communauté ectomycorhizienne associée aux plantules d'*U. bojeri* ont été évalués après cinq mois de culture dans chaque type de sol.

La précolonisation du sol par *L. bojeriana* suivie de la co-culture avec cet arbuste a eu beaucoup d'impacts sur le développement des plantules d'*U. bojeri*. En effet, le développement aérien des plantules d'*U. bojeri*, le taux d'ectomycorhization, la quantité d'azote et de phosphate minéral dans la partie aérienne des plantes sont tous significativement élevés par rapport à ceux enregistrés dans les traitements témoins (sans la pré-culture et la co-culture) dans tous les types de sols utilisés (tabl. 4). Particulièrement, la co-culture d'*U. bojeri* avec *L. bojeriana* dépourvue de sa partie aérienne a favorisé le développement des plantules de l'arbre et le taux de colonisation des racines par les champignons ectomycorhiziens. Des profondes modifications du fonctionnement de la communauté microbienne du sol ont également été enregistrées chez les traitements avec *L. bojeriana*. À l'exception du sol dégradé et du sol prélevé sous *U. bojeri* où l'activité des phosphatases alcalines a été similaire chez les trois traitements, la co-culture d'*U. bojeri* avec *L. bojeriana* a provoqué des augmentations significatives de l'activité microbienne globale et de l'activité des enzymes phosphatasiques du sol. Les résultats ont montré que ces activités microbiennes et enzymatiques ont été fortement affectées par le traitement avec *L. bojeriana* sans la partie aérienne.

Les mêmes tendances de résultats ont été obtenues avec *S. oblongifolia*. Le développement des plantules d'*U. bojeri* a été fortement stimulé sur le sol anciennement colonisé par l'arbuste *S. oblongifolia* (sol 5 et 10 m) (tabl. 5). Ce bon développement des plantules a été

accompagné par un taux d'ectomycorhization significativement élevé et un taux de mortalité faible (fig. 3) par rapport à ceux enregistrés sur les autres types de sol. Après cinq mois de culture, le nombre de plantules mortes diminue du sol prélevé à 5 m au sol témoin dans le sens : sol 5 m < sol 10 m < sol 1 m < sol 0 m < sol 20 m < sol témoin.

Au niveau de la composition des symbiotes ectomycorhiziens, une richesse taxonomique nettement plus élevée a été enregistrée chez les plantules d'*U. bojeri* du sol de 5 et 10 m par rapport aux plantules des autres types de sol. Tous ces résultats suggèrent que le partage de symbiotes fongiques entre les deux plantes, décrit lors de la première expérimentation, est à l'origine de cette facilitation de l'établissement et stimulation du développement des plantules d'*U. bojeri*. Ce phénomène de facilitation « plante-plante » par l'intermédiaire des symbiotes fongiques partagés a déjà été mentionné par certains auteurs qui ont travaillé dans des écosystèmes forestiers tempérés (Dickie *et al.*, 2004 ; Borchers et Perry, 1990 ; Horton *et al.*, 1999).

Figure 3. Taux de mortalité des plantules d'*Uapaca bojeri* sur des sols récoltés à différentes distances d'un pied adulte de cette plante après 5 mois de culture (● : témoin ; Δ : sol prélevé à 20 m ; × : sol prélevé à 10 m ; ▲ : sol prélevé à 5 m ; ■ : sol prélevé à 1 m ; ◆ : sol prélevé à 0 m).

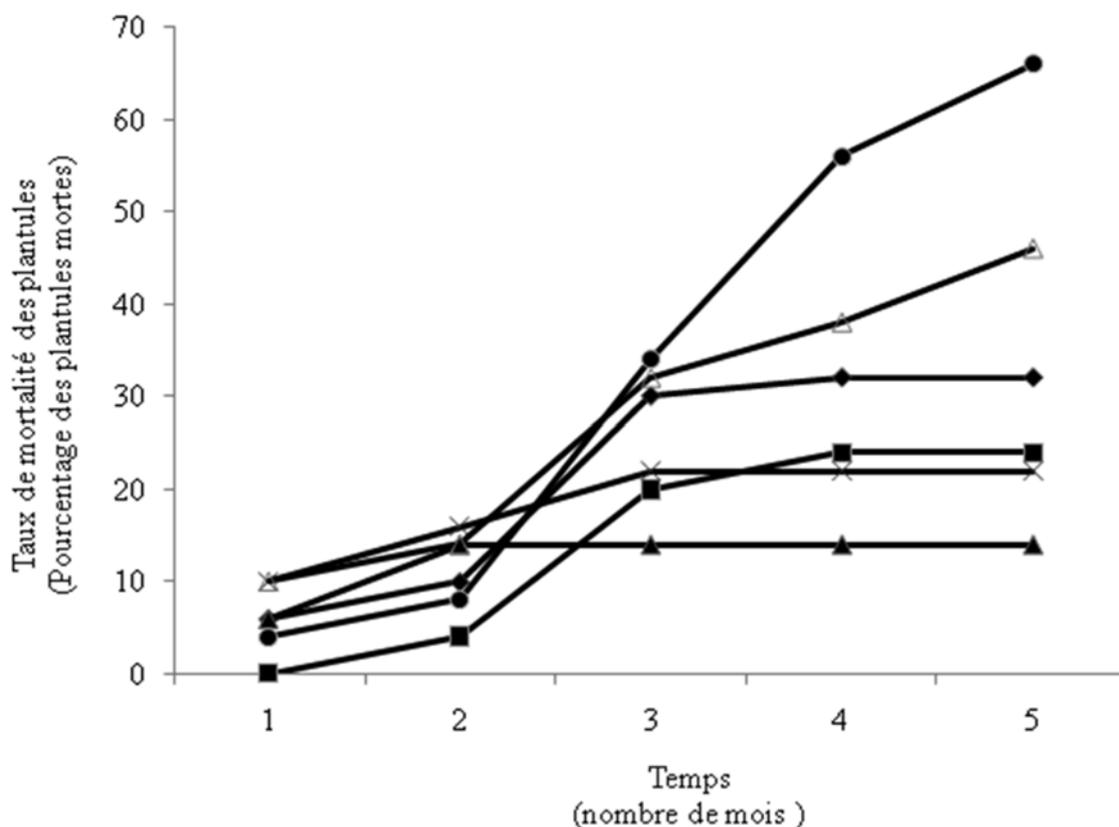


Tableau 4. Poids sec (en g) de la biomasse aérienne et racinaire et taux d'ectomycorhization d'*U. bojeri* sur les quatre types de sol avec ou sans la co-culture après cinq mois de culture

Traitements	BA ⁽⁴⁾	BR ⁽⁵⁾	RB : BA ⁽⁶⁾	N ⁽⁷⁾	P ⁽⁸⁾	ECM ⁽⁹⁾
Sol dégradé						
Témoin ⁽¹⁾	131 (11) ⁽¹⁰⁾ a ⁽¹¹⁾	113 (12) a	0,88 (0,13) b	0,89 (0,06) a	71,1 (7,3) a	36 (2,1) a
<i>L. bojeriana</i> ⁽²⁾	277 (11) b	140 (10) ab	0,51 (0,04) a	3,02 (0,12) b	253,4 (10,9) b	42 (6) a
<i>L. bojeriana</i> SA ⁽³⁾	309 (26) b	166 (3) b	0,55 (0,04) ab	3,08 (0,27) b	332,1 (29,1) b	90,3 (3,2) b
Sol d'<i>U. bojeri</i>						
Témoin	125 (15) a	295 (35) a	2,37 (0,16) b	0,85 (0,1) a	94,1 (9,9) a	73,7 (3,2) a
<i>L. bojeriana</i>	222 (38) ab	242 (38) a	1,21 (0,33) a	2,14 (0,32) b	197,7 (34,1) b	78 (2,1) a
<i>L. bojeriana</i> SA	332 (19) b	219 (39) a	0,67 (0,14) a	3,58 (0,19) c	303,9 (14,1) c	90,7 (2,4) b
Sol d'<i>E. camaldulensis</i>						
Témoin ⁽¹⁾	83 (0,9) a	27 (4) a	0,34 (0,08) a	0,65 (0,07) a	62,3 (7,3) a	16,3 (2,4) a
<i>L. bojeriana</i> ⁽²⁾	233 (41) b	99 (6) b	0,45 (0,09) a	2,30 (0,41) b	194,6 (35,5) b	65,3 (3,3) b
<i>L. bojeriana</i> SA ⁽³⁾	250 (42) b	129 (12) b	0,57 (0,17) a	3,17 (0,57) b	268,6 (44,9) b	79,3 (4,1) b
Sol de <i>P. patula</i>						
Témoin	85 (12) a	119 (10) a	1,42 (0,12) b	0,65 (0,09) a	58,9 (8,7) a	29,3 (5,5) a
<i>L. bojeriana</i>	233 (9) b	146 (27) a	0,62 (0,11) a	2,28 (0,10) b	181,3 (5,7) b	30,3 (2,4) a
<i>L. bojeriana</i> SA	333 (66) b	127 (7) a	0,41 (0,08) a	3,90 (0,78) b	278,1 (53,9) b	65,3 (1,5) b

⁽¹⁾ *U. bojeri* sans la pré-culture et la co-culture de *L. bojeriana*. ⁽²⁾ Précolonisation de *L. bojeriana* and co-culture avec des plantules de *L. bojeriana* avec la partie aérienne. ⁽³⁾ Précolonisation de *L. bojeriana* et co-culture avec des plantules de *L. bojeriana* sans la partie aérienne. ⁽⁴⁾ Biomasse aérienne (mg de poids sec). ⁽⁵⁾ Biomasse racinaire (mg de poids sec). ⁽⁶⁾ Rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne. ⁽⁷⁾ Taux d'azote minéral dans les feuilles (mg par plante). ⁽⁸⁾ Taux de phosphate minéral dans les feuilles (mg par plante) ⁽⁹⁾ Pourcentage d'ectomycorhization (%). ⁽¹⁰⁾ Écart type par rapport à la moyenne. ⁽¹¹⁾ Les données dans la même colonne, pour chaque type de sol, suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Tableau 5. Développement et taux d'ectomycorhization des plantules d'*U. bojeri* après 5 mois de culture sur des sols prélevés à différentes distances d'un pied adulte de cette plante

	Témoin	Distances à partir d'un pied adulte d' <i>U. bojeri</i>				
		20 m	10 m	5 m	1 m	0 m
Développement des plantules						
Biomasse aérienne (mg par plante)	92 a ⁽¹⁾	120 a	313 c	335 c	199 b	183 b
Biomasse racinaire (mg par plante)	61 a	75 a	168 bc	211 c	128 b	137 b
Biomasse totale (mg par plante)	154 a	195 a	481 c	546 c	328 b	320 b
Rapport biomasse aérienne/racinaire	1,53 ab	1,65 ab	1,86 b	1,59 ab	1,64 ab	1,42 a
Nombre de bouts racinaires par mg de biomasse racinaire	0,83 b	0,73 b	0,51 ab	0,39 a	0,63 ab	0,49 a
Taux d'ectomycorhization (%)	3,19 a	5,88 ab	21,06 c	22,05 c	11,70 bc	10,49 bc
Diversité ectomycorhizienne						
Richesse taxonomique (exprimée comme types RFLP)	0,5 a	0,8 a	3 c	3,5 c	1,6 ab	2 b

⁽¹⁾ Les données dans la même ligne suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Dans cette partie, il est clairement établi que la communauté de champignons ectomycorhiziens est fortement impliquée dans le phénomène de facilitation qui s'est déroulé entre deux espèces arbustives, d'une part et une espèce d'arbre toutes endémiques de Madagascar, d'autre part. Pourtant, il a également été signalé que les espèces arbustives qui colonisent en premier lieu les zones dégradées, contribuent à l'amélioration physico-chimique et biologique du sol (Aguilera *et al.*, 1999) ou à la stimulation de l'activité microbienne globale et de l'activité des phosphatases du sol (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005a, b). Dans notre cas, l'espèce arbustive *L. bojeriana* a pu modifier les conditions pédoclimatiques des sols anciennement envahis par les espèces exotiques (*Eucalyptus* sp. et *Pinus patula*) au profit du développement des plantules d'*U. bojeri*. Ce qui fait de cet arbuste un candidat potentiel pour la restauration des sites envahis par les plantes exotiques et pour la plantation des arbres natifs. Dans ce sens, l'incompatibilité de symbiotes fongiques des plantes exotiques avec les espèces de plantes natives a déjà été démontrée (Saunders et Norton, 2001) et cette situation constitue souvent un handicap dans les programmes de plantation des essences natives.

5. FRAGILITE DE LA FLORE MALGACHE ET INVASION BIOLOGIQUE

L'invasion des plantes exotiques est actuellement responsable de la perte de biodiversité, de la réduction de la productivité et la dégradation des habitats naturels, le déplacement des plantes natives et l'altération du fonctionnement des écosystèmes (Simberloff, 2005 ; Masters et Sheley, 2001). Selon le MEED en 2004, l'introduction d'espèces allogènes est aujourd'hui considérée comme la deuxième cause directe de déséquilibre de la structure végétale au niveau mondial après la destruction de l'habitat. Les espèces invasives constituent dans le monde et plus particulièrement sur les îles une menace pour tous les composants d'un milieu, pour les processus à l'échelle de l'écosystème (Vitousek et Walker, 1989), elles peuvent également influencer la répartition spatiale de la biodiversité (Brown et Gurevitch, 2004) et modifier la structure des communautés végétales et animales (Gratton et Denno, 2005). La flore insulaire est donc fragile. Les causes cette fragilité sont d'ordre génétique et démographique : (i) elle relève en premier lieu de la séparation avec la population d'origine et de la colonisation par un certain nombre restreint d'individus ne possédant qu'une partie de la variabilité génétique, (ii) les espèces ont évolué dans un système fermé pendant plusieurs millions d'années en l'absence de sélection exercée par les prédateurs, les grands herbivores, les maladies ou les perturbations (incendie), en effet, elles ne possèdent pas un système d'adaptation élevé pour la compétition et résistent mal à l'entrée d'éléments nouveaux, (iii) la

petite superficie terrestre ne permet pas aux peuplements de s'étendre et de diversifier, il y a un grand risque d'extinction.

Madagascar n'est pas épargné par ce fléau mondial. Depuis quelques années les espèces envahissantes dans différents écosystèmes de la Grande Île commencent à attirer l'attention des scientifiques (Binggeli, 2003 ; Kull *et al.*, 2007 ; Carrière *et al.*, 2008). Ainsi, une liste de quelques espèces exotiques envahissantes (*Opuntia* sp., *Psidium cattleianum* Sabine, *Grevillea banksii* R. Br., *Lantana camara*...) qui menacent la flore malgache a été dressée par Binggeli (2003) dont certaines d'entre elles ont fait l'objet récemment d'études plus approfondies (Carrière *et al.*, 2008).

5. 1. PROPAGATION DE *GREVILLEA BANKSII* R. BR. ET SES IMPACTS SUR LA COMMUNAUTE DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS

5.1.1. DESCRIPTION DE LA STRUCTURE DE LA COMMUNAUTE DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS

À Madagascar, dans les années 1950, certains auteurs ont déjà signalé la menace d'invasion des espèces exotiques (Aubreville, 1953). Cependant, les risques liés à leurs caractères invasifs sur les ressources forestières endémiques n'ont pas été considérés. Cette partie décrit les impacts de la propagation de *G. banksii* dans la partie orientale de Madagascar sur le développement d'une essence forestière de cette zone, à savoir *D. trichocarpa*. Il est à rappeler que *G. banksii* (Proteaceae) est une espèce introduite qui figure dans la liste des espèces envahissantes à Madagascar, notamment sur la côte est (Binggeli, 2003). Dans différents endroits des zones envahies ou non par cet arbre exotique, la structure de la communauté de champignons mycorhiziens a été déterminée par la description morphologique et le dénombrement des spores, ainsi que par la mesure du nombre le plus probable de propagules. Les spores et les propagules de champignons mycorhiziens à arbuscule (CMA) ont été extraites à partir du sol rhizosphérique de *G. banksii* (prélevé dans la zone envahie par cette plante), du sol rhizosphérique de *D. trichocarpa* (sol forestier), une essence forestière native et du sol témoin (prélevé sous la prairie en dehors des formations forestières) selon la méthode de centrifugation sur saccharose (Sieverding, 1991). Les spores ont été dénombrées sous stéréomicroscope et groupées selon les caractéristiques morphologiques observées sous microscope optique. L'identification des spores jusqu'au niveau genre a été basée principalement sur leur taille et couleur, aspect du contour et la forme des hyphes (Walker, 1983 ; INVAM, 1997).

5.1.2. STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS DANS LE SOL SOUS L'INFLUENCE OU NON DE *G. BANKSII*

La structure des communautés de champignons mycorhiziens à arbuscules dans trois types de sols envahis ou non par *G. banksii* est présentée dans le tableau 6. Le nombre total de spores observées autour du système racinaire de *G. banksii* est significativement élevé par rapport à ceux enregistrés dans le sol témoin et le sol rhizosphérique de *D. trichocarpa* (tabl. 6). Par contre, aucune différence significative n'a été observée entre le nombre total de spores de CMA dans le sol témoin et le sol rhizosphérique de l'essence native. Trois genres de CMA (*Scutellospora*, *Glomus*, *Entrophospora*) ont été récoltés dans les trois types de sol (tabl. 6). Chaque type de sol présente chacun au moins un genre de CMA caractéristique en considérant la différence entre le nombre des spores de chaque genre. Le nombre de spores de *Scutellospora* est significativement élevé dans le sol rhizosphérique de *D. trichocarpa* et le sol rhizosphérique de *G. banksii* comparé à celui enregistré dans le sol témoin. Par contre, seul le sol rhizosphérique de *G. banksii* a présenté un nombre significativement élevé de spores de *Glomus* sp. par rapport aux deux autres types de sol. Le sol témoin est caractérisé par le genre *Entrophospora* dont le nombre de spores a été nettement élevé comparé à ceux observés dans les deux autres types de sol.

La tendance des résultats est totalement inversée pour le nombre de propagules de CMA dans les trois types de sol. En effet, le nombre de ces propagules observées dans le sol rhizosphérique de *D. trichocarpa* est de 6 fois et de 10 fois plus élevé par rapport à ceux enregistrés respectivement dans le sol rhizosphérique de *G. banksii* et le sol témoin (tabl. 6). Pour un gramme de sol sec, ce nombre a été de 28,54 (pour le sol forestier), de 4,497 (pour le sol rhizosphérique de *G. banksii*) et de 2,716 (pour le sol témoin).

Tableau 6. Abondance des spores et nombres les plus probables de propagules de CMA dans les sols envahis ou non par *G. banksii*

	Sol de la forêt	Sol sous <i>G. banksii</i>	Sol témoin
Nombre total des spores de CMA (g ⁻¹ de sol)	(*)6,110 a	9,906 b	3,533 a
<i>Scutellospora</i> sp. (%)	75,921 b	54,486 b	33,213 a
<i>Entrophospora</i> sp. (%)	19,1902a	16,255 a	54,56 b
<i>Glomus</i> spp. (%)	4,851a	29,257 b	12,225ab
NPP de propagules de CMA (g ⁻¹ de sol sec)	28,54 b	4,497 a	2,716 a

(*) Les données dans la même ligne suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($p < 0,05$).

5.2. PROPAGATION DE *G. BANKSII* R. BR. ET SES IMPACTS SUR LE DEVELOPPEMENT DE *D. TRICHOCARPA*, UNE ESSENCE FORESTIERE ENDEMIQUE DE MADAGASCAR

5.2.1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Les expérimentations ont été réalisées sur trois types de sols récoltés respectivement dans les 3 situations suivantes : sol de la forêt récolté sous des pieds adultes de *D. trichocarpa*, une des essences endémiques de la forêt (sol de la forêt), sol sous l'influence de *G. banksii* (sol sous *G. banksii*) et sol témoin récolté sous la prairie en dehors de la forêt. Dans chaque type de sol, 20 pots de 1 litre ont été préparés et des graines prégermées de *D. trichocarpa* y ont été plantées. Après quatre mois d'élevage en serre (photopériode 12 heures, température 14 °C la nuit et 25 °C le jour), 10 plantules ont été prélevées au hasard pour chaque type de sol. Le pourcentage de colonisation des racines par les CMA a été calculé pour au moins 100 morceaux de racines fines d'environ 2 cm de long préalablement colorées selon la méthode de Phillips et Hayman (1970) pour chaque plantule. Le taux de mycorhization pour chaque traitement est calculé selon la méthode de Plenchette (1983). Le développement des plantes a été évalué par la mesure de la biomasse aérienne et racinaire. Parallèlement, l'activité microbienne globale et l'activité des enzymes phosphatasiques ont été décrites pour chaque type de sol respectivement en suivant l'hydrolyse de la fluorescéine diacétate et du *p*-nitrophényl phosphate.

5.2.2. DEVELOPPEMENT DE *D. TRICHOCARPA* SUR LES SOLS ENVAHIS OU NON PAR *G. BANKSII*

La propagation de *G. banksii* a fortement inhibé le développement des plantules de *D. trichocarpa*. La quantité de biomasse totale de cette plante produite dans les trois types de sol varie dans le sens : sol de la forêt > sol témoin > sol sous *G. banksii* (tabl. 7). Au niveau du système racinaire des plantes, la même tendance a été observée concernant le nombre de nodules formés. Aucun nodule n'a été observé sur le système racinaire des plantules élevées sur le sol envahi par *G. banksii*. Travaillant sur d'autres espèces de plantes invasives (*Gmelina arborea* et *Eucalyptus camaldulensis*), des auteurs ont déjà signalé que la propagation de ces espèces inhibe le développement de la communauté microbienne endogène (Sanon *et al.*, 2009 ; Kisa *et al.*, 2007). Ce qui a été également confirmé par les résultats relatifs aux taux de mycorhization des plantules de *D. trichocarpa*. En effet, le pourcentage de racines mycorhizées des plantules de *D. trichocarpa* a été significativement plus élevé dans le sol de la forêt par rapport à ceux enregistrés dans le sol témoin et le sol anciennement envahi par la plante exotique.

Tableau 7. Activités enzymatiques et développement de *D. trichocarpa* sur des sols envahis ou non par *G. banksii*

	Sol de la forêt	Sol sous <i>G. banksii</i>	Sol témoin
Biomasse aérienne de <i>D. trichocarpa</i>	(*)0,12 b	0,05 a	0,07 ab
Biomasse racinaire de <i>D. trichocarpa</i>	0,04 a	0,04 a	0,04 a
Biomasse totale de <i>D. trichocarpa</i>	0,16 b	0,1 a	0,12 ab
Taux de nodulation de <i>D. trichocarpa</i> (nombre de nodules par plante)	2,71 b	0 a	2,66 b
Taux de mycorhization de <i>D. trichocarpa</i> (% de racines mycorhizées par plante)	54,66 b	23,33 a	17,03 a
Activité microbienne globale (μg de di acétate de fluorescéine hydrolysée $\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ de sol sec)	18,51 a	14,07 a	12,22 a
Activité de la phosphatase alcaline (μg de p-nitrophénol. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ de sol sec)	44,84 a	63,01 a	99,04 b
Activité de la phosphatase acide (μg de p-nitrophénol. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ de sol sec)	127,30 b	85,317 a	110,95 b

(*) Les données dans la même ligne suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Entre le sol témoin et le sol envahi par *G. banksii*, le taux de mycorhization des plantules reste similaire avec une légère augmentation dans le sol de *G. banksii* bien que la différence ne soit pas significative. Globalement, la propagation de la plante exotique suivie de la plantation de *D. trichocarpa* n'a pas provoqué d'importante modification au niveau de l'activité microbienne du sol. Les activités microbiennes globales observées dans les trois types de sol ont été similaires après la culture de *D. trichocarpa*. Par contre, la précolonisation du sol par *G. banksii* a fortement inhibé l'activité des phosphatases alcalines. Sur ce dernier point, certains auteurs ont déjà mentionné que la propagation des plantes exotiques induit la réduction du Ph du sol et limite ainsi l'activité de certains enzymes du sol (Kourtev *et al.*, 2002a ; 2002b ; 2003 ; Ehrenfeld *et al.*, 2001).

6. DISCUSSION GENERALE

Les deux écorégions concernées, à savoir l'écorégion du Centre et l'écorégion de l'Est, sont parmi les plus diversifiées des écorégions de Madagascar. Parmi les composantes biologiques de ces écosystèmes, les microorganismes du sol et plus particulièrement les champignons mycorhiziens, sont fortement impliqués dans la dynamique et la conservation du couvert végétal. En effet, une grande diversité de champignons mycorhiziens sont associés avec des nombreuses espèces d'arbres forestiers de haute importance socio-économique et avec des espèces arbustives natives des écosystèmes étudiés. Par ailleurs, des formes d'interaction positive s'observent également entre les différentes espèces végétales qui coexistent, notamment entre les espèces arbustives et les espèces ligneuses qui semblent avoir des difficultés à s'adapter sur les milieux dégradés et/ou perturbés. Cependant, certaines espèces végétales peuvent avoir des impacts négatifs sur le fonctionnement biologique d'un écosystème comme c'est le cas de *Grevillea banksii*, une espèce d'arbre exotique envahissante dans la partie orientale de la Grande Île. La propagation de cette plante entraîne une réduction significative de la diversité et de l'efficacité des champignons mycorhiziens du sol au détriment des espèces autochtones dont le cycle de développement est principalement régi par la symbiose mycorhizienne (Ramanankierana *et al.*, 2007). En effet, les espèces végétales sont susceptibles de générer, *via* des «*feedbacks*» (rétroactions) positifs ou négatifs, des «*niches écologiques*» distinctes lors de leur développement. Ces niches écologiques générées peuvent soit favoriser la coexistence entre les espèces végétales (cas de *Uapaca bojeri* et de *Leptolaena bojeriana*), soit inhiber la croissance des autres espèces végétales et/ou à terme permettre la mise en place d'un peuplement végétal dominé par une seule espèce (cas des plantes invasives).

De ce fait, d'un côté la structure et le fonctionnement des communautés de champignons mycorhiziens dans le sol sont fortement reliés au type de végétation épigée et d'un autre côté, les espèces fongiques actives dans le sol influencent le cycle de développement des plantes et en même temps le bon déroulement de la succession végétale (Martineau et Saugier, 2006 ; Randriambanona, 2008). En effet, il y a le transfert ou le partage des symbiotes fongiques d'une plante à une autre qui tend à favoriser l'installation ou la régénération d'autres espèces végétales. Les espèces arbustives pionnières des zones dégradées sont parmi les principaux

acteurs en stimulant les microorganismes bénéfiques *via* l'amélioration de la qualité physico-chimique et microbiologique du sol (Pidwirny, 2006).

Il convient alors dans ce cas de gérer d'une manière rationnelle les communautés de champignons mycorhiziens dans leur milieu naturel et de favoriser des pratiques susceptibles de maintenir ou de restaurer le potentiel infectieux mycorhizogène des sols *via* la couverture végétale. La valorisation des plantes mycotrophes autochtones ou la technologie d'inoculation mycorhizienne est à prioriser afin d'éviter les risques d'invasion biologique par les espèces non endogènes. Dans ce sens, l'utilisation des espèces arbustives pionnières dans la restructuration des propriétés microbiologiques et chimiques du sol et dans la revégétalisation préliminaire des zones perturbées et/ou dégradées constitue une option intéressante. Cette technique pourrait être utilisée pour la conception de reboisements « multispécifiques », et permettrait d'éviter ainsi les problèmes issus des plantations « monospécifiques » ou l'appauvrissement des sols. Par la même occasion, elle augmenterait la diversité et l'hétérogénéité de la forêt restaurée et améliorerait aussi les processus de revégétalisation des zones dégradées.

7. REFERENCES

- Agerer, R. (1987-1996). Color atlas of ectomycorrhizae. Schwäbisch Gmünd: Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger
- Aguilera, L.E., Gutiérrez, J.R. & Meserve, P.L. (1999). Variation in soil micro-organisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environment*, 42(1): 61-70
- Aubreville, A. (1953). Il n'y aura pas de guerre de l'*Eucalyptus* à Madagascar. *Bois et Forêts des Tropiques*, 30: 3-7
- Binggeli, P. (2003). Introduced and invasive plants. In: Goodman SM, Benstead JP (ed). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 257-268
- Borchers, S.L. & Perry, D.A. (1990). Growth and ectomycorrhiza formation of Douglas-fir seedlings grown in soils collected at different distances from pioneering hardwoods in southwest Oregon clear-cuts. *Canadian Journal of Forest Research*, 20:712-721
- Brown, K.A. & Gurevitch, J. (2004). Long term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proceeding of the National Academic Sciences USA*, 101:6045-6049

- Carrière, S.M., Randrianasolo, E. & Hennenfent, J. (2008). Aires protégées et lutte contre les bioinvasions : des objectifs antagonistes? Le cas de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) autour du parc national de Ranomafana à Madagascar. *Vertigo*, 8(1):1-14
- Dickie, I.A., Guza, R.C., Krazewski, S.E. & Reich, P.B. (2004). Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytologist*, 164: 375-382
- Ducousso, M., Béna, G., Bourgeois, C., Buyck, B., Eyssartier, G., Vincelette, M., Rabevohitra, R., Randrihasipara, L., Dreyfus, B. & Prin, Y. (2004). The last common ancestor of Sarcoleanaceae and Asian dipterocarp trees was ectomycorrhizal before the Indian – Madagascar separation, about 88 million years ago. *Molecular Ecology*, 13: 231-236
- Ducousso, M., Ramanankierana, H., Duponnois, R., Rabévohitra, R., Randrihasipara, L., Vincelette, M., Dreyfus, B. & Prin, Y. (2008). Mycorrhizal status of native trees and shrubs from eastern Madagascar littoral forests with special emphasis on one new ectomycorrhizal endemic family, the Asteropeiaceae. *New Phytologist*, 178: 233-238
- Duponnois, R., Founoune, H., Masse, D. & Pontanier, R. (2005). Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207: 351-362
- Duponnois, R., Plenchette, C. & Bâ, A.M. (2001). Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology*, 37: 181-186
- Ehrenfeld, J.G., Kourtev, P. & Huang, W. (2001). Changes in soil functions following invasions of exotic understory plant in deciduous forests. *Ecological Applications*, 11: 1287-1300
- Founoune, H., Duponnois, R., Bâ, A.M., Sall, S., Branget, I., Lorquin, J., Chotte, J.L. & Neyra, M. (2002). Evidence of Mycorrhization Helper Bacteria associated with the ectomycorrhizal symbiosis of *Acacia holosericea* with *Pisolithus albus* in West Africa. *New Phytologist*, 153: 81-90
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. (2005a). Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Sciences*, 16(2): 191-198

- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. & Quero, J.L. (2005b) Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28:757-768
- Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (2003). The natural history of Madagascar. The University of Chicago Press. Chicago
- Goodman, S.M. & Razafindratsita, V.R. (2001). Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui la relie au Parc National d'Andringitra. Antananarivo, Madagascar, CIDST. Recherches pour le développement n°17
- Gratton, C. & Denno, R.F. (2005). Restoration of anthropoid assemblages in a *Spartina* salt marsh following removal of the invasive plant, *Phragmites australis*. *Restoration Ecology*, 13: 358-372
- Heims, R. (1937). Les Lactario-Russulées du domaine oriental de Madagascar. Prodrôme à une flore mycologique de Madagascar. Supplément de la revue de Mycologie. t.i. fasc.4. Paris
- Horton, T.R., Bruns, T.D. & Parker, V.T. (1999). Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Canadian Journal of Botany*, 77: 93-102
- Humbert, H. & Cours Darne, G. (1965). Note de la carte de Madagascar. Travaux de la section scientifique et technique de l'Institut français de Pondichéry, Hors série n°6
- INVAM (1997). [www:http://invam.caf.wvu.edu](http://invam.caf.wvu.edu)
- Käss, E. & Wink, M. (1997). Phylogenetic relationships in the Papilionoideae (family Leguminosae) based on nucleotide sequences of cpDNA (*rbcL*) and ncDNA (*ITS1* and 2). *Molecular Phylogenetic Evolution*, 8: 65-88
- 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 (1): 32-44
- Kourtev, P.S., Ehrenfeld, J.G. & Haegglblom, M. (2002a). Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83(11): 3152-3166
- Kourtev, P.S., Ehrenfeld, J.G. & Huang, W.Z. (2002b). Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1207-1218

- Kourtev, P.S., Ehrenfeld, J.G. & Haggblom, M. (2003). Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 895-905
- Kull, C.A., Tassin, J. & Rangan, H. (2007). Multifunctional, Scrubby, and Invasive Forests? Wattles in the Highlands of Madagascar. *Mt Research and Development*, 27 (3): 224-231
- Martineau, Y. & Saugier, B. (2006). Comportement contre-intuitif d'un modèle mécaniste de succession végétale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Biologie*, 329: 21-30
- Masters, R.A. & Sheley, R.L. (2001). Principles and practices for managing rangeland invasive plants. *Journal of Rangeland Management*, 54: 502-517
- MEDD (2004). Stratégie nationale pour la biodiversité : enjeux, finalités, orientations, Ministère de l'Ecologie et du développement Durable. République Française, Paris
- MEFT, USAID, CI (2009). Evolution de la couverture de forêts naturelles à Madagascar, 1990-2000-2005
- Mittermeier, R.A., Robles, G.P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. & Da Fonseca, GAB. (2004). Hotspots Revisited. Garza Garcia N.L. Mexico: CEMEX.)
- Moat, J. & Smith, P. (2007). Atlas de la végétation de Madagascar. Royal Botanic Garden, Kew, UK
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858
- Phillips, J.M. & Hayman, D.S. (1970). Improved procedure 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
- Phillipson, P.B. et al. (2006). A catalog of the vascular plants of Madagascar. In: Ghazanfar A, Beentje HJ (eds) *Taxonomy and ecology of African plants, their conservation and sustainable use*. Proceedings of the 17th AETFAT Congress, Addis Ababa, Ethiopia. Royal Botanical Gardens, Kew, pp 613-627
- Pidwirny, M. (2006). "Plant Succession". *Fundamentals of Physical Geography*, 2nd Edition
- Plenchette, C. (1983). Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *Plant and Soil*, 70: 199-209
- Rakotondrainibe, F. (2002). Liste commentée des ptéridophytes de la Reserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: Gautier L et Goodman SM (eds) *Inventaire*

- floristique et faunistique de la Réserve spéciale de Manongarivo (NW Madagascar). *Boissiera*, 59: 81-104
- Ramanankierana, H., Ducouso, M., Rakotoarimanga, N., Prin, Y., Thioulouse, J., Randrianjohany, E., Ramaroson, L., Kisa, M., Galiana, A. & Duponnois, R. (2007). Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L (Euphorbiaceae): sporophore diversity, patterns of root colonisation, and effects on seedlings growth and soil microbial catabolic. *Mycorrhiza*, 17:195-208
- Randriambanona, H.A. (2008). Successions écologiques dans les plantations de Pinus, D'acacia et dans les forêts naturelles de la région Nord-Ouest du corridor de Fianarantsoa (Madagascar). Thèse de Doctorat en Sciences de la vie (Biologie et Ecologie Végétales). Faculté des Sciences Université d'Antananarivo Madagascar
- Randrianarisoa, A., Raharinaivosoa, E. & Kollf, H.E. (2008). Des effets de la gestion forestière par les communautés locales de base a Madagascar: Cas d'Arivonimamo et de Merikanjaka sur les Hautes Terres de Madagascar. Workshop on Forest Governance & Decentralization in Africa. 8-11 April 2008, Durban, South Africa
- Rasolohery, A., Steininger, M., Ramaroson, B., Ranaivosoa, R. & Razafindramanga, M. (2007) Madagascar, changement de la couverture des forêts naturelles 1990-2000-2005. Carte : 1/1300000. Minenvf & USAID, Madagascar
- Sanon, A., Béguiristain, T., Cébron, A., Berthelin, J., Ndoye, I., Leyval, C., Sylla, S. & Duponnois, R. (2009). Changes in soil diversity and global activities following invasions of the exotic invasive plant, *Amaranthus viridis* L. decrease the growth of native sahelian Acacia species. *FEMS Microbiology Ecology*, 70:118-131
- Saunders, A. & Norton, D.A. (2001). Ecological restoration at Mainland Islands in New Zealand. *Biological Conservation*, 99(1) :109-119
- Scott, N.A., Tate, K.R., Ford, R.J., Giltrap, D.J. & Smith, C.T. (1999). Soil carbon storage in plantation forests and pastures: land-use change implications. *Tellus Series B Chemical and Physical Meteorology*, 51:326-335
- Sieverding (1991). Vesicular Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. GTZ, Eschborn, Germany
- Simberloff, D. (2005) Non-native species do threaten the natural environment. *J Agric Environ Ethic* 18:595-607
- Vitousek, P.M. & Walker, L.R. (1989). Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs*, 59: 247-265

Walker, C. (1983). Taxonomic concepts in the Endogonaceae. I. Spore wall characteristics in species description. *Mycotaxon*, 18: 443-445

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