

**METHODES D'ANALYSE MULTIVARIEE POUR L'ETUDE DE L'INFLUENCE DE
LA MYCORHIZOSPHERE SUR LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT DES
COMMUNAUTES BACTERIENNES DU SOL**

PAR THIOULOUSE J.¹, SANGUIN H.², PRIN Y.², DUPONNOIS R.³

¹ Université de Lyon, F-69000, Lyon ; université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558
Laboratoire de biométrie et biologie évolutive. F-69622, Villeurbanne Cedex, France.
Tél. : +33 472 432756. Fax : +33 472 431388 e-mail : jean.thioulouse@univ-lyon1.fr

² Cirad. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes. UMR 113 Cirad, IRD,
université Montpellier 2, SupAgro, USC INRA. Campus international de Baillarguet TA-
A82/J. F-34398 Montpellier cedex 5, France. e-mail : herve.sanguin@cirad.fr

³ IRD. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes. UMR 113 Cirad, IRD,
université Montpellier 2, SupAgro, USC Inra. Campus international de Baillarguet TA-
A82/J. F-34398 Montpellier cedex 5, France. e-mail : robin.duponnois@ird.fr

1. INTRODUCTION

Les champignons mycorhiziens sont une composante ubiquiste de la plupart des écosystèmes mondiaux (Brundrett, 2002). Ils sont généralement considérés comme un facteur-clé d'un système sol-végétation durable. En effet, ils gouvernent les cycles des principaux nutriments et contribuent au maintien du couvert végétal (Schreiner *et al.*, 1997 ; Johansson *et al.*, 2004). Les bénéfices tirés par la plante de la symbiose mycorhizienne comprennent (i) une augmentation de l'assimilation des minéraux à faible mobilité (i.e., phosphore), des micronutriments et de l'azote, (ii) une augmentation de l'absorption d'eau et (iii) une amélioration de la santé de la plante du fait de son action contre certains pathogènes (Smith et Read, 2008). La symbiose avec des champignons mycorhiziens à arbuscules (AM) est l'association la plus répandue, elle concerne 80 à 90 % des plantes à racines (i.e., ptéridophytes, gymnospermes et angiospermes) dans les écosystèmes naturels et les agrosystèmes (Brundrett, 2002).

La translocation trophique entre la plante hôte et les symbiotes fongiques a été considérée comme résultant de la relation étroite entre les composantes de l'association symbiotique. Il a été établi (Wirsel, 2004 ; Smith et Read, 2008 ; van der Heijden *et al.*, 1998) que, en plus de l'augmentation de la surface d'absorption du système racinaire de la plante hôte, le mycélium extramatriciel fournit une surface plus importante pour les interactions avec le microbiote du sol. La zone placée sous l'influence des racines et du champignon mycorhizien a été appelée la « mycorhizosphère ». Elle inclut un compartiment microbien soumis à la double influence des racines et des symbiotes mycorhiziens (la « mycorhizosphère » *stricto sensu*) et un autre compartiment soumis à l'influence des hyphes mycorhiziens [l'« hyphosphère », Linderman (1988)]. En plus de l'effet de la symbiose mycorhizienne sur le microbiote du sol, il a aussi été démontré qu'elle exerçait une pression de sélection sur les communautés bactériennes et favorisait les microorganismes du sol potentiellement bénéfiques à la symbiose et à la plante hôte (Frey-Klett *et al.*, 2005 ; Ouahmane *et al.*, 2009). Les relations entre la plante hôte et le champignon symbiotique ont donc été élargies au microbiote du sol, pour créer un « complexe mycorhizien multitrophique » (Frey-Klett *et al.*, 2005).

Le compartiment mycorhizosphérique est habituellement caractérisé par une activité bactérienne élevée. Ceci pourrait contribuer au biocontrôle des pathogènes et à

l'amélioration de l'apport de nutriments dans les sols dégradés, permettant un maintien de la croissance et l'état sanitaire des espèces végétales (Johansson *et al.*, 2004). L'effet positif de la symbiose mycorhizienne sur la nutrition minérale et hydrique ainsi que sur la résistance aux maladies des plantes hôtes, conjointement à l'état du microbiote mycorhizosphérique, pourrait être considéré comme un indicateur de qualité des sols. La qualité du sol a été définie comme « la capacité d'un sol à fonctionner, dans les limites imposées par l'écosystème, à préserver la productivité biologique et la qualité environnementale, et à favoriser l'état sanitaire végétal, animal et humain » (Doran et Parkin, 1994).

La quantification de la qualité d'un sol est souvent basée sur des indices physico- chimiques. Il a été clairement établi (Giller *et al.*, 1997 ; Smith et Read, 2008) que le fonctionnement du sol résultait d'un équilibre entre des facteurs biologiques, physiques et chimiques. La qualité d'un sol ne peut donc pas être évaluée à l'aide d'un seul paramètre, mais par une combinaison de plusieurs facteurs (Barrios *et al.*, 2006) décrivant l'état du sol (Dumanski et Pieri, 2000). Un grand nombre de méthodes ont été utilisées pour caractériser la diversité génétique et fonctionnelle de communautés bactériennes complexes dans le sol. Toutes ces méthodes génèrent de grands volumes de données qui ne peuvent pas être analysées par des méthodes conventionnelles du fait du grand nombre de paramètres qui sont mesurés (comparativement au nombre d'échantillons), de la corrélation potentiellement élevée entre ces paramètres, et de la faiblesse de la densité d'information qu'ils contiennent individuellement. Des outils statistiques appropriés doivent donc être utilisés pour explorer ces interactions microbiennes complexes et pour fournir des interprétations pertinentes sur le rôle de chaque variable intervenant dans la qualité des sols.

Dans ce domaine, cette revue est orientée vers l'évaluation des bénéfices liés à l'utilisation de méthodes d'analyse de données multivariées telles que l'analyse en composantes principales, l'analyse inter-groupes, et l'analyse de co-inertie comparativement à d'autres méthodes d'analyse statistique classiques dans le but de fournir de nouvelles idées sur le fonctionnement de la mycorhizosphère, et d'aider à mettre au point des indicateurs de qualité des sols et de résilience écologique. Les résultats espérés seront particulièrement utiles pour décrire et expliquer certaines interactions biologiques considérées comme des facteurs-clés de la stabilité et de la productivité des écosystèmes terrestres.

Les objectifs de cet article sont doubles. Tout d'abord, nous voulions présenter certaines des méthodes utilisées par les auteurs pour analyser de tels jeux de données, en les comparant avec d'autres méthodes d'analyse de données classiques, et en montrant les résultats qu'elles permettent d'obtenir. Ensuite, nous voulions également discuter le potentiel de ces méthodes pour proposer de nouvelles idées sur le fonctionnement de la mycorrhizosphère et l'aide qu'elles peuvent apporter pour développer des indicateurs de qualité des sols et de résilience écologique, bien que cette dernière étape soit encore en cours de développement. Les jeux de données nécessaires pour ces études doivent prendre en compte tous les acteurs qui y participent, en particulier les plantes, les champignons, les bactéries, et l'environnement (i.e. les caractéristiques abiotiques). Cette diversité d'origine des données doit être réduite à une forme compatible avec les méthodes d'analyse multivariée, c'est-à-dire généralement des tableaux rectangulaires avec les échantillons en lignes et les variables en colonnes.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons analysé 16 articles scientifiques que nous avons publiés entre 2005 et 2009, et dans lesquels nous avons utilisé diverses méthodes d'analyse multivariée, comme l'analyse en composantes principales (PCA : principal component analysis), l'analyse inter-classes [BGA : between-group analysis (Doledec et Chessel, 1987 ; Culhane *et al.*, 2002)], et l'analyse de coinertie [CoIA : co-inertia analysis (Doledec and Chessel, 1994 ; Dray *et al.*, 2003)]. Nous présenterons d'abord le type de données analysées dans ces articles, et nous donnerons un court résumé des propriétés des méthodes d'analyse de données, dans le cadre du schéma de dualité (Escoufier, 1987 ; Holmes, 2006) et du package *ade4* (Chessel *et al.*, 2004 ; Dray et Dufour, 2007) pour le logiciel statistique R (R Development Core Team, 2010). Nous montrerons également les avantages de ces méthodes à l'aide de plusieurs exemples tirés de ces articles. Enfin, les graphiques jouent un rôle fondamental en analyse de données. En effet, le principal objectif de ces méthodes est de permettre de tracer des graphiques synthétiques qui facilitent l'interprétation des données numériques. Nous montrerons plusieurs exemples de tels graphiques pour les analyses inter-classes et l'analyse de coinertie.

2. LES TABLEAUX DE DONNEES

Les données nécessaires pour analyser l'effet mycorhizosphérique sur la structure et le fonctionnement des communautés bactériennes du sol sont très diversifiées. Elles peuvent être classées en fonction du sujet de mesure : plante, champignon, bactérie, et environnement (i.e. les caractéristiques abiotiques).

Les mesures concernant le champignon peuvent être basées par exemple sur le taux de mycorhization, la longueur des hyphes, l'espèce ou la souche. Les communautés bactériennes sont trop complexes pour être analysées de façon exhaustive, mais leur diversité génétique peut être approchée avec les méthodes de biologie moléculaire basées sur la PCR (empreintes ADN). Citons par exemple la DGGE [denaturing gradient gel electrophoresis, Nakatsu *et al.* (2000)], et les méthodes récentes de type puce à ADN taxonomique (Sanguin *et al.*, 2006) ou de séquençage haut débit (Uroz *et al.*, 2010). L'utilisation des profils d'acides gras de phospholipides ou de lipopolysaccharides (Zelles, 1999) est également possible. La diversité fonctionnelle des communautés bactériennes peut être analysée rapidement grâce aux profils de potentiel catabolique *in situ* (ISCP : *in situ* catabolic potential) (Degens et Harris, 1997 ; Degens *et al.*, 2001). Les profils ISCP fournissent une mesure en temps réel de la diversité microbienne fonctionnelle en évaluant le catabolisme des communautés microbiennes du sol sans procédé d'extraction préalable des organismes, par opposition aux méthodes faisant intervenir une phase de culture *in vitro*. Les profils ISCP sont basés sur la mesure de production de CO₂ par des sols additionnés d'une série de composés organiques simples. Ce processus est appelé respiration induite par le substrat (SIR : substrate-induced respiration). Les plantes peuvent être décrites par leurs paramètres de croissance, le poids sec de la totalité de la plante ou de certains organes (feuilles, racines), la teneur en azote ou en phosphore, et de nombreuses autres variables. Enfin, les échantillons de sol peuvent être caractérisés par un grand nombre de paramètres physico-chimiques (taille des particules, pH, teneur en composés chimiques) qui déterminent les conditions environnementales.

Les 16 articles scientifiques publiés durant la période 2005-2009 sur lesquels cette revue est basée sont résumés dans deux tableaux : le tableau 1 pour les articles utilisant la BGA, et le tableau 2 pour les études utilisant la CoIA. Ces tableaux donnent, pour chaque article, la

référence bibliographique, les principales questions écologiques, et un résumé des paramètres biologiques et des facteurs environnementaux analysés.

3. LES METHODES D'ANALYSE MULTIVARIEE

Nous avons vu que cinq types de tableaux peuvent intervenir dans l'analyse de l'effet mycorhizosphérique sur la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes du sol. Ce sont les tableaux des paramètres relatifs aux champignons, à la plante hôte ou au sol, les tableaux de profils ISCP ou les tableaux d'empreintes ADN. Chaque tableau peut être analysé séparément, et des analyses plus poussées peuvent ensuite être réalisées en fonction de la question scientifique posée.

Les méthodes d'analyse multivariée peuvent être utilisées pour atteindre plusieurs sortes d'objectifs. Le plus simple concerne la réduction de dimension, l'utilisateur cherchant simplement à réduire la taille du tableau de données, sans perdre trop d'information. C'est la cas en particulier pour les analyses de tableaux d'empreintes ADN du type RFLP, AFLP, DGGE, TTGE, ARISA, ou issus de données plus complexes de type puces à ADN. Dans le cas des méthodes classiques d'empreintes ADN, chaque bande d'électrophorèse, ou chaque pic d'intensité, n'apporte que très peu d'informations utiles. C'est seulement la combinaison d'un grand nombre de bandes qui permet d'utiliser ces profils pour discriminer les échantillons.

D'autres objectifs sont par exemple la recherche d'un code des échantillons de corrélation maximale avec les variables de départ, ou la recherche d'un ensemble de variables orthogonales utilisables dans un problème de régression (technique de la régression orthogonale). Ce qui est important ici, par rapport aux approches univariées, est que l'approche multivariée permet de conserver les relations entre variables et entre échantillons. C'est la structure de corrélation des variables (et des échantillons) qui apporte l'information et non pas les valeurs de chaque variable prise indépendamment.

Tableau 1 Référence bibliographique, questions écologiques et paramètres analysés dans les neuf articles utilisant la BGA.

Référence	Questions écologiques	Paramètres analysés
Duponnois <i>et al.</i> (2006a), <i>Science of the Total Environment</i>	Impact of termite mound amendment on the sorghum tolerance to soil Cd content	Plant growth, fluorescent Pseudomonads abundance and functional diversity, ISCP
Duponnois <i>et al.</i> (2009) in <i>Microbial Strategies for Crop Improvement</i>	Nurse plant effect in reforestation programs	Plant growth, abundance and functional diversity, ISCP
Faye <i>et al.</i> (2009), <i>Soil Biology and Biochemistry</i>	Response of native Bradyrhizobial community diversity (structure and functional diversity) to the introduction of an exotic tree species (Australian <i>Acacia</i> species)	Genetic and functional diversity, symbiotic performance of Bradyrhizobial strains on <i>Faidherbia albida</i>
Kisa <i>et al.</i> (2007), <i>FEMS Microbiology Ecology</i>	Response of soil microbial functions and diversity to the introduction of an exotic tree species and assessment of the role of the mycorrhizal symbiosis in plant co-existence	Plant growth, herbaceous plant species layer composition, soil microbial diversity, ISCP
Ouahmane <i>et al.</i> (2009), <i>Plant and Soil</i>	Ectomycorrhizal impact on plant growth, rock phosphate solubilization and soil microbial functions	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal colonization, ISCP
Ramanakierana <i>et al.</i> (2006), <i>International Journal of Soil Science</i>	Effect of ectomycorrhizal symbiosis on soil microbial functions	mycorrhizal colonization, soil microbial functional diversity, fluorescent Pseudomonads, ISCP
Ouahmane <i>et al.</i> (2006), <i>Plant Ecology</i>	Impact of shrub species on soil microbial and chemical characteristics and consequences on the early growth of <i>C. atlantica</i>	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal colonization, soil chemical characteristics, ISCP
Ramanakierana <i>et al.</i> (2007), <i>Mycorrhiza</i>	Potential benefits of inoculation with mycorrhizal fungi (ectomycorrhizal and/or arbuscular mycorrhizal fungi) on plant growth and on functional diversity of soil microflora	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal colonization, ISCP
Remigi <i>et al.</i> (2008), <i>Applied Environmental Microbiology</i>	Response of native soil microflora functions to the introduction of an exotic tree species	ISCP

Tableau 2 Référence bibliographique, questions écologiques et paramètres analysés dans les sept articles utilisant la CoIA.

Références	Questions écologiques	Paramètres analysés
Andrianjaka <i>et al.</i> (2007), <i>Applied Soil Ecology</i>	Impact of termite mound amendment on <i>Striga</i> development	Plant growth, mycorrhizal colonization, actinomycete abundance, ISCP
Duponnois <i>et al.</i> (2006b), <i>FEMS Microbiology Ecology</i>	Impact of termite mound amendment on ectomycorrhizal symbiosis between <i>Acacia holosericea</i> and <i>Scleroderma dictyosporum</i>	Plant growth, mycorrhizal colonization, rhizobial colonization, ISCP
Diallo <i>et al.</i> (2006), <i>European Journal of Soil Biology</i>	Impact of litter amendments on plant growth, soil fertility and soil microbial biomass	Plant growth, litter chemical characteristics, soil microbial biomass
Duponnois <i>et al.</i> (2005a), <i>Geoderma</i>	Impact of termite mound amendments on plant growth, rock phosphate dissolution and soil microbial characteristics	Plant growth, plant mineral nutrition, mycorrhizal colonization, ISCP
Ouahmane <i>et al.</i> (2006), <i>Applied Soil Ecology</i>	Impact of <i>Lavandula</i> species on mycorrhizal soil potential, soil microbial functions and on the regeneration process of <i>Cupressus</i> spp.	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal soil potential, ISCP
Ouahmane <i>et al.</i> (2007), <i>Forest Ecology and Management</i>	Influence of native or exotic fungal symbionts on the plant growth, soil microbial functional diversity and rock phosphate alteration	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal colonization, ISCP
Duponnois <i>et al.</i> (2005b). <i>Soil Biology and Biochemistry</i>	Arbuscular mycorrhizal effect on plant growth, soil microbial functions, rock phosphate solubilization and plant P uptake	Plant growth, plant nutrition, mycorrhizal colonization, ISCP

L'ACP est la plus simple des méthodes d'analyse multivariée. Plusieurs modèles théoriques conduisent au même algorithme de calcul, basé sur une décomposition en valeurs propres et vecteurs propres. Le plus simple de ces modèles est le modèle géométrique (LeRoux et Rouanet, 2004), qui n'est basé sur aucune hypothèse de distribution des variables et n'impose aucune contrainte sur les dimensions du tableau de données. Dans ce modèle, l'ACP peut être appliquée à n'importe quel tableau de données numériques, indépendamment du nombre de variables, de leurs corrélations, et de leur distribution. Si le tableau de données contient un mélange de variables quantitatives et qualitatives, la procédure de Hill et Smith (Hill et Smith, 1976 ; Kiers, 1991) peut être utilisée. Deux autres méthodes sont d'intérêt général : l'analyse inter-groupes et l'analyse de coinertie. La BGA peut être utilisée quand les échantillons appartiennent à plusieurs groupes. C'est le cas par exemple quand on veut comparer les effets de différents traitements, comme divers niveaux d'amendement ou différents taux d'inoculation mycorhizienne, sur la croissance de la plante ou sur les communautés bactériennes. La CoIA est utile pour analyser les relations entre deux tableaux de données possédant les mêmes échantillons en lignes. Elle peut être utilisée par exemple pour explorer les relations entre profils ISCP (représentant la diversité bactérienne fonctionnelle) et les paramètres de croissance de la plante, ou bien entre un ensemble de variables pédologiques et des profils d'empreintes ADN.

L'absence de contraintes sur le nombre d'échantillons par rapport au nombre de variables, sur l'existence de corrélation entre les variables, et sur leur distribution est valable aussi pour la BGA et la CoIA. C'est une propriété importante car le nombre de variables peut être très élevé (nombre de bandes d'un profil d'empreinte ADN, ou nombre de sondes sur une puce à ADN). Même des techniques moins sophistiquées, comme les profils ISCP, peuvent aussi produire des tableaux possédant un nombre de variables supérieur au nombre d'échantillons. Or, beaucoup de méthodes statistiques ne peuvent pas être utilisées quand le nombre d'échantillons est inférieur au nombre de variables (ou même s'il est comparable), ou quand le nombre de variables explicatives est trop élevé.

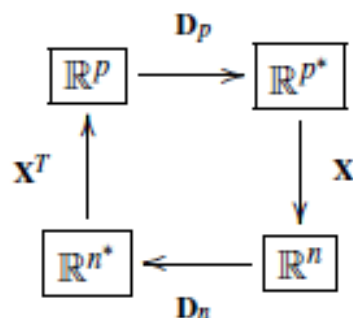
3.1 L'ANALYSE INTER-GROUPES

L'analyse inter-groupes peut être considérée comme une alternative à l'analyse discriminante (Huberty, 1994) quand le nombre d'échantillons est trop faible par rapport au nombre de variables. Le but de l'analyse discriminante est de séparer les groupes, ou, plus précisément, de trouver une combinaison linéaire des variables initiales qui maximise le rapport de la variance inter sur la variance intra (Venables et Ripley, 2002). Ici, les groupes correspondent aux traitements utilisés pour analyser l'effet mycorrhizosphérique sur les communautés bactériennes du sol. Par exemple, cela peut être le niveau d'un amendement phosphoré, le taux d'inoculation mycorrhizienne, ou l'origine des échantillons de sols (différentes parcelles). Quand le nombre d'échantillons est élevé, l'analyse discriminante fournit les coefficients des fonctions discriminantes qui séparent au mieux les groupes. Mais quand le nombre d'échantillons est faible, et en particulier quand il est inférieur au nombre de variables, l'analyse discriminante ne peut plus être utilisée. Dans ce cas, la BGA peut être très utile, et elle propose des graphiques illustrant efficacement les différences entre groupes.

La BGA peut aussi être présentée comme un cas particulier d'analyse des redondances (RDA). Elle correspond au cas où les covariables sont réduites à une seule variable indicatrice décrivant la répartition des échantillons en groupes.

Les paragraphes suivants proposent une présentation rapide de la BGA dans le cadre du schéma de dualité (Holmes, 2006). Il convient de définir en premier lieu le schéma de dualité d'une analyse en composante principale simple.

Soit $X = [x_{ij}](n, p)$ le tableau de données, à n lignes (échantillons) et p colonnes (variables). X^T est la transposée de X . Soit D_n la matrice diagonale ($n \times n$) de pondération des échantillons : $D_n = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$, et soit D_p une métrique sur \mathbb{R}^p . Le schéma de dualité de l'analyse générale de ce tableau est :



Ce diagramme est appelé « schéma de dualité » car \mathbb{R}^{p^*} et \mathbb{R}^{n^*} sont les espaces duaux de \mathbb{R}^p et \mathbb{R}^n , et parce que les opérateurs duaux $\mathbf{X}^T \mathbf{D}_n \mathbf{X} \mathbf{D}_p$ et $\mathbf{X} \mathbf{D}_p \mathbf{X}^T \mathbf{D}_n$ possèdent le même spectre (valeurs propres). Ce schéma est complètement défini par la « notation en triplet » : $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$, et l'inertie totale de ce triplet statistique vaut :

$$I_X = \text{trace}(\mathbf{X} \mathbf{D}_p \mathbf{X}^T \mathbf{D}_n)$$

L'ACP généralisée (gPCA) de ce triplet correspond à la décomposition spectrale de $\mathbf{X}^T \mathbf{D}_n \mathbf{X} \mathbf{D}_p$. Quand \mathbf{D}_n est la matrice de pondération uniforme des lignes ($w_i = 1/n$), et quand \mathbf{D}_p est l'identité (métrique euclidienne), cette analyse est une simple ACP. Quand de plus les variables sont centrées, l'inertie totale est égale à la somme de leurs variances.

On peut maintenant définir le schéma de dualité d'une analyse inter-groupes. Les échantillons appartiennent à g groupes, notés G_1, \dots, G_g , d'effectifs n_1, \dots, n_g , vérifiant $\sum n_k = n$. L'analyse inter-groupes est l'analyse du triplet $(\mathbf{X}_B, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_g)$, où \mathbf{X}_B est la matrice (g, p) des moyennes par groupe :

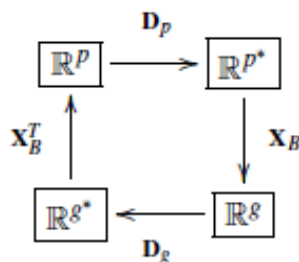
$$\mathbf{X}_B = [\bar{x}_j^k]_{(g,p)}$$

Le terme $\bar{x}_j^k = \frac{1}{n_k} \sum_{i \in G_k} x_{ij}$ est la moyenne de la variable j dans le groupe k . En notation matricielle, si \mathbf{B} est la matrice des indicatrices de classes :

$\mathbf{B} = [b_i^k]_{(n,g)}$, avec $b_i^k = 1$ si $i \in G_k$ et $b_i^k = 0$ si $i \notin G_k$, alors on a :

$$\mathbf{X}_B = \mathbf{D}_g \mathbf{B}^T \mathbf{X}$$

La matrice $\mathbf{D}_g = \text{Diag}(1/n_k)$ est la matrice diagonale des poids des groupes, et \mathbf{B}^T est la transposée de \mathbf{B} . Le schéma de dualité correspondant est le suivant :



L'analyse inter-groupes est donc l'analyse du tableau des moyennes par groupe, ce qui conduit à la diagonalisation de la matrice $X_B^T D_g X_B D_p$. Son but est de mettre en évidence les différences entre groupes, et les scores des lignes maximisent la variance inter-groupes. La significativité statistique de ces différences peut être testée à l'aide d'un test de permutation (test de Monte-Carlo), en prenant comme critère le rapport variance inter/variance totale. Les scores des lignes du tableau initial peuvent être calculés en projetant les lignes du tableau X sur les sous-espaces engendrés par les composantes principales.

3.1.1 UTILISATION DE L'ANALYSE INTER-GROUPES

Un avantage supplémentaire de la BGA est sa simplicité d'utilisation : dans les cas simples, elle se réduit à l'ACP du tableau des moyennes par groupe, suivie d'une projection des échantillons de départ comme éléments supplémentaires dans cette ACP. Cette seconde étape fournit des scores des échantillons qui peuvent être utilisés pour tracer des graphiques intéressants.

Un autre avantage de la BGA est qu'elle peut être utilisée après n'importe quel type d'analyse. Dans le package `ade4` pour R, les analyses de base à un tableau comprennent l'ACP (pour les tableaux de variables quantitatives), l'analyse des correspondances (COA, pour les tables de contingences), et l'analyse des correspondances multiples (ACM, pour les tableaux de variables qualitatives). Mais il existe d'autres types d'analyses, comme par exemple l'analyse en coordonnées principales (PCO, pour les matrices de distances), les analyses sur variables floues (fuzzy principal component analysis FPCA et fuzzy correspondence analysis FCA), les analyses non symétriques (NSCA), les analyses décentrées, etc. Toutes ces analyses sont adaptées à des types de données particuliers, ou à des objectifs d'analyse différents, et l'analyse inter-groupes peut être appliquée après n'importe laquelle de ces analyses de base.

3.1.2 EXEMPLES DE BGA

Neuf des articles publiés entre 2005 et 2009 utilisent la BGA (tabl. 1). Dans huit de ces articles, la BGA a été calculée sur des profils ISCP, et dans le dernier (Faye *et al.*, 2009), elle a été appliquée à des paramètres fongiques et de la plante hôte. Dans ces articles, les groupes correspondent à différentes situations : l'effet de l'inoculation avec *Pisolithus* sp. comparé à d'autres facteurs comme un amendement phosphoré (Ouahmane *et al.*, 2009), l'introduction d'une espèce végétale exotique (un Acacia Australien, *Acacia holosericea*) (Remigi *et al.*, 2008), une inoculation de bactéries symbiotiques (Faye *et al.*, 2009), l'effet de « plante facilitatrice » (Ouahmane *et al.*, 2006 ; Duponnois *et al.*, 2009), ou l'effet de la désinfection des sols (Ramanankierana *et al.*, 2007).

D'autres analyses sont basées sur les interactions entre des plantules d'eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis*), l'inoculation avec *Glomus intraradices*, et l'apport d'engrais (Kisa *et al.*, 2007), sur la résistance au cadmium induite par un amendement avec une poudre de termitière (Duponnois *et al.*, 2006a), et sur la comparaison de la diversité fonctionnelle microbienne entre les compartiments rhizosphérique, hyphosphérique, et mycorrhizosphérique (Ramanankierana *et al.*, 2006).

Dans toutes ces analyses sauf trois, le nombre d'échantillons était inférieur au nombre de variables, ce qui signifie qu'il n'aurait pas été possible d'utiliser des méthodes du type analyse discriminante pour séparer les groupes et tester la significativité des différences entre groupes. L'analyse inter-groupes nous a permis d'analyser ces données et de tester la significativité des différences malgré le faible nombre d'échantillons.

3.1.3 GRAPHIQUES EN BGA

Le but des représentations graphiques après une BGA est de souligner les différences entre les groupes, quand ces différences sont significatives. Trois exemples de graphiques sont présentés ici : des enveloppes convexes [Figure 1, Faye *et al.* (2009)], des étoiles [Figure 2, Kisa *et al.* (2007)], et des courbes de Gauss [Figure 3, Ouahmane *et al.* (2009)].

Dans le premier exemple (fig. 1), Faye *et al.* (2009) utilisent la BGA pour montrer que l'augmentation de biomasse des plantules de *Faidherbia albida* est positivement influencée

par l'inoculation des *Bradyrhizobia*. De plus, cet effet varie en fonction de l'origine des isolats de *Bradyrhizobia*. Les souches de *Bradyrhizobia* provenaient d'une expérience de mycorhization en conditions contrôlées avec une espèce d'Acacia exotique (*A. holosericea*) et un champignon ectomycorhizien *Pisolithus albus* IR100. Cette plantation était située au Sénégal. Les isolats de *Bradyrhizobia* de trois origines ont été comparés, et quatre variables ont été mesurées sur les plants de *F. albida* : biomasse aérienne et racinaire (SB et RB), nombre total et poids sec des nodules (TN et WN). Les trois origines des isolats étaient :

1. Souche bactérienne isolée du sol provenant d'une plantation d'*A. holosericea* qui avaient été inoculés précédemment avec le champignon ectomycorhizien *P. albus* IR100 (IR100S sur la figure 1) ;
2. Souche bactérienne isolée du sol provenant d'une plantation d'*A. holosericea* non inoculés (NIS sur la figure 1) ;
3. Souche bactérienne isolée du sol provenant d'un parc à *F. albida* proche de la plantation d'*A. holosericea* (PS sur la figure 1).

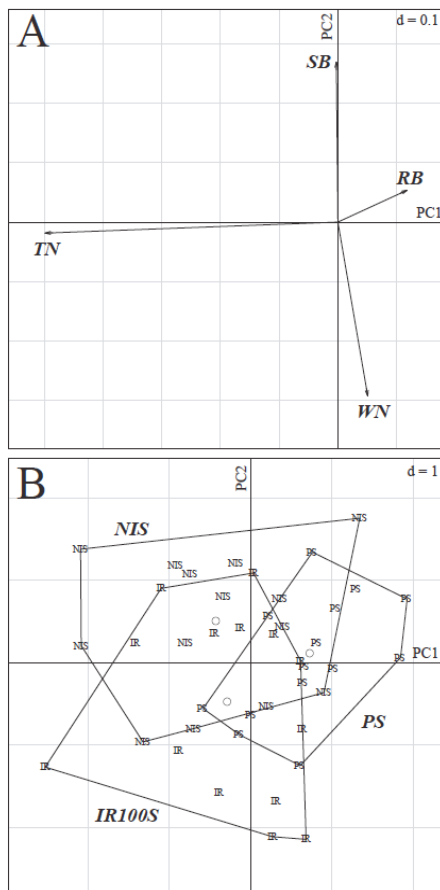


Figure 1. Analyse inter-groupes (BGA) de la croissance de *Faidherbia albida* (biomasse aérienne et racinaire : SB et RB respectivement) et de la formation des nodules (nombre total et poids sec de nodules par plante : TN et WN respectivement). A : plan factoriel des variables. B : plan factoriel des échantillons. L'échelle est donnée par la valeur de d dans le coin supérieur droit de chaque graphique : cette valeur correspond à la taille du quadrillage de l'arrière-plan. Sur le plan factoriel des variables (A), le premier axe (horizontal) oppose le nombre de nodules (à gauche) à la biomasse racinaire (à droite), et le second axe (vertical) oppose la biomasse aérienne (en haut) au poids sec des nodules (en bas). Le plan factoriel des échantillons (B) est éclaté en trois groupes en fonction de l'origine des isolats de

Bradyrhizobia : NIS = sol de plantation avec arbres non inoculés, IR100S = sol de plantation avec arbres inoculés, et PS = sol collecté en dehors de la plantation provenant d'un parc à *F. albida*. Le cercle dans chaque enveloppe convexe donne la position du centre de gravité de chaque groupe. [D'après Faye *et al.* (2009)].

Sur la figure 1, les trois origines sont représentées par des enveloppes convexes entourant les échantillons correspondant à chaque groupe. Le test de permutation a montré que les différences entre les trois origines étaient statistiquement significatives ($p < 0,01$), et l'utilisation des enveloppes convexes sur la Figure 1 permet de souligner ces différences. Faye *et al.* (2009) concluent que l'introduction d'espèces végétales exotiques (*A. holosericea* est un Acacia australien) peut affecter de façon importante la structure et l'efficacité symbiotique des populations de *Bradyrhizobia* autochtones, et ils notent que cela pourrait limiter la régénération naturelle d'espèces sahéliennes natives comme *F. albida*.

Dans le deuxième exemple (fig. 2), Kisa *et al.* (2007) utilisent la BGA pour montrer que la diversité fonctionnelle des communautés bactériennes du sol (mesurée par des profils ISCP) est modifiée par l'espèce d'Eucalyptus exotique *Eucalyptus camaldulensis*, et que l'inoculation d'un champignon mycorhizien à arbuscules (*Glomus intraradices*) peut contrebalancer cette influence négative. La figure 2 montre les 32 substrats des profils SIR (en haut) et la position des échantillons de sols sur lesquels ces profils ont été mesurés (en bas). Les étoiles à cinq branches sur cette figure correspondent aux cinq répétitions expérimentales et à leur position moyenne (cercle placé au centre de l'étoile). Le test de permutation de la BGA confirme que la différence entre les 4 traitements est très significative ($p < 0,001$). L'effet de *Eucalyptus camaldulensis* sur la diversité fonctionnelle des bactéries (différence entre WEC et FA) et l'influence compensatrice de l'inoculation de *Glomus intraradices* sont très clairs. Kisa *et al.* (2007) concluent que la symbiose avec un champignon mycorhizien à arbuscules peut compenser l'influence négative exercée par la présence d'un arbre exotique sur les communautés bactériennes du sol.

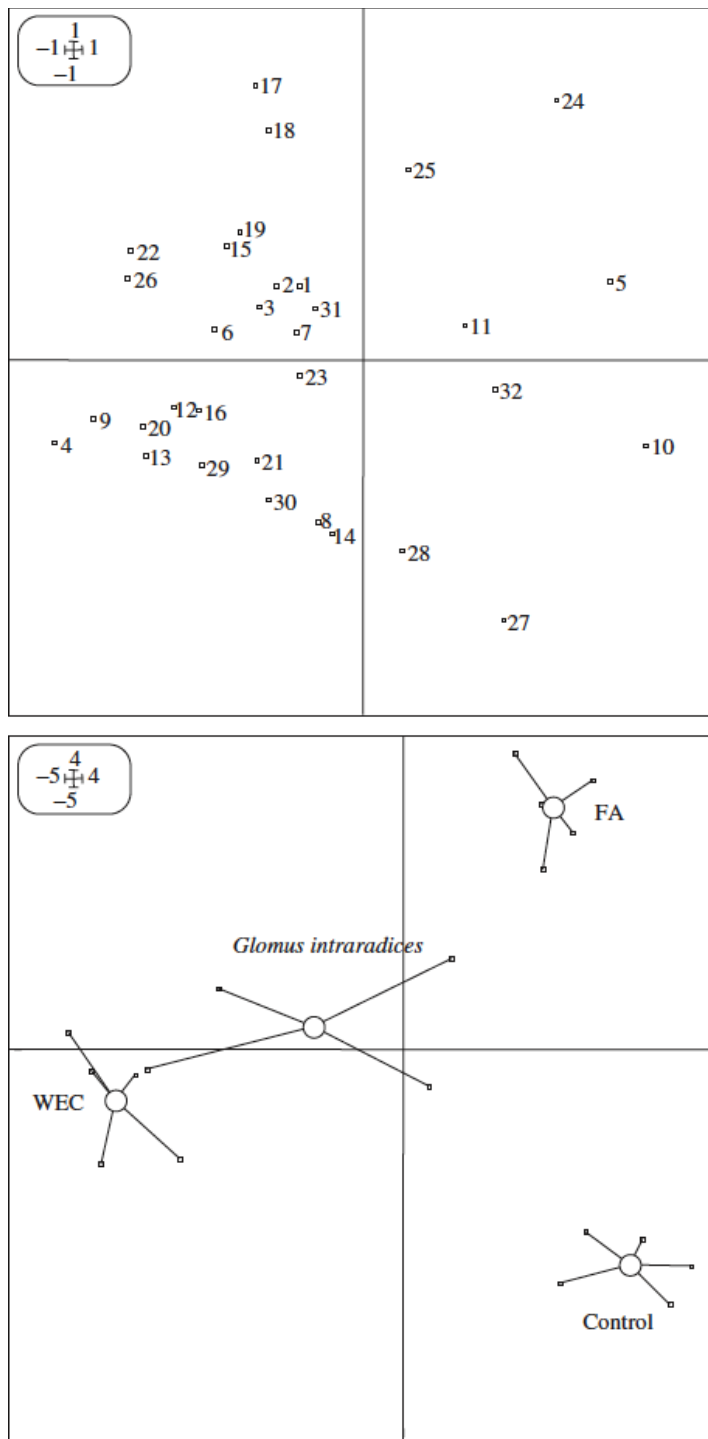


Figure 2. Analyse inter-groupes (BGA) des profils SIR pour différents traitements. Les traitements du sol sont les suivants. WEC : sans plantules d'*Eucalyptus camaldulensis*. FA : fertilisation avant plantation. *Glomus intraradices* inoculation par G.i. Liste des substrats des profils SIR : 1, L-phenylalanine ; 2, L-glutamine ; 3, L-serine ; 4, L-arginine ; 5, L-asparagine ; 6, L-histidine ; 7, L-lysine ; 8, L-glutamic acid ; 9, L-tyrosine ; 10, L-cysteine ; 11, D-glucose ; 12, D-mannose ; 13, sucrose ; 14, D-glucosamine ; 15, N-methyl-D-glucamine ; 16, succinamide ; 17, ascorbic acid ; 18, citric acid ; 19, fumaric acid ; 20, gluconic acid ; 21, quinic acid ; 22, malonic acid ; 23, formic acid ; 24, ketoglutaric acid ; 25, ketobutyric acid ; 26, succinic acid ; 27, tartaric acid ; 28, uric acid ; 29, oxalic acid ; 30, gallic acid ; 31, malic acid ; 32, DL-

hydroxy-butyric acid. [D'après Kisa *et al.* (2007)]

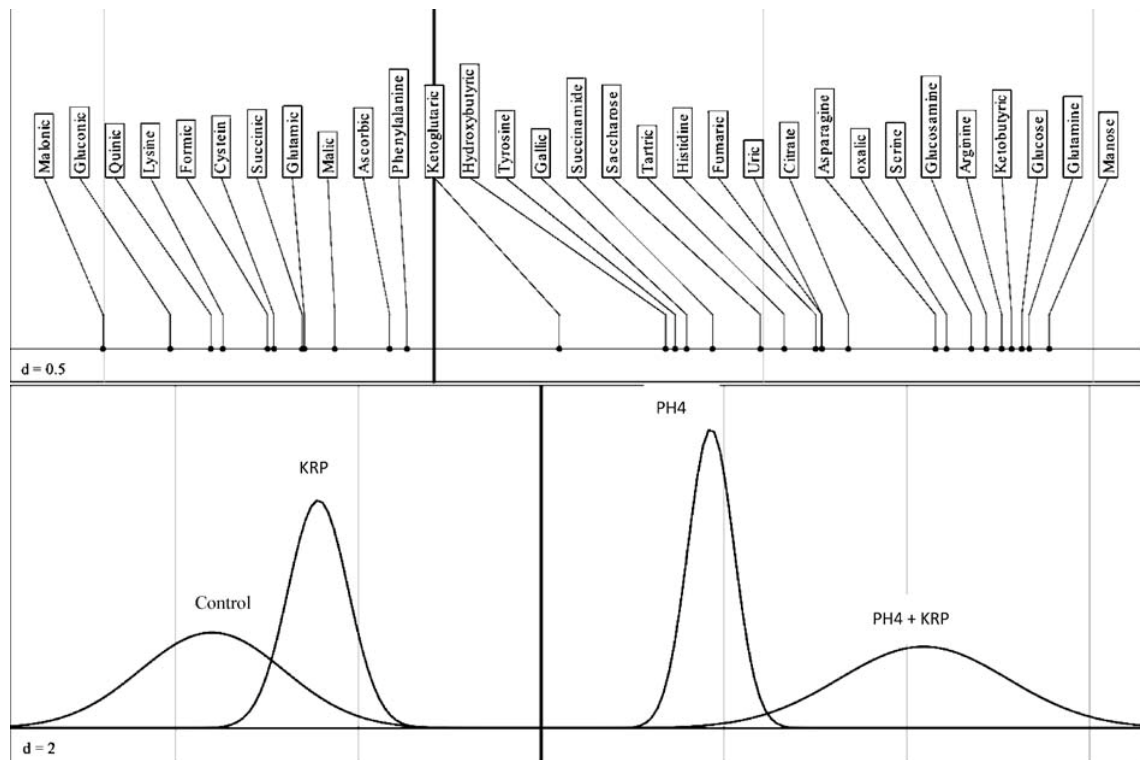
La figure 3 (Ouahmane *et al.*, 2009) montre un troisième exemple de représentation graphique en BGA, avec un seul axe principal. Le but de cette analyse est de montrer que l'inoculation de *Pinus halepensis* avec le champignon ectomycorhizien *Pisolithus* sp. (souche PH4) a un effet important sur la diversité fonctionnelle microbienne du sol et sur la solubilisation du phosphate minéral (Khouribga Rock Phosphate, KRP). Le premier axe de la BGA montre clairement l'effet de l'inoculation de PH4 sur la diversité fonctionnelle (profils ISCP), et l'utilisation du second axe pour tracer une carte factorielle n'est donc pas utile. Dans la partie supérieure du graphique, les substrats sont ordonnés en fonction de leur coordonnée sur l'axe 1 de la BGA. Dans la partie inférieure, des courbes de Gauss sont ajustées aux paramètres (moyenne et variance) des coordonnées des échantillons. La moyenne et la variance des cinq échantillons appartenant à chacun des quatre traitements (Control = Témoin, KRP, PH4, PH4 + KRP) sont calculées et les courbes de Gauss correspondantes sont tracées. Cette représentation montre, pour chaque traitement, les substrats optimaux (position du maximum de la courbe) et sa diversité fonctionnelle (amplitude de la courbe). Le test de permutation montre que les différences entre les quatre traitements sont très significatives ($p < 0,001$).

3.2 ANALYSE DE COINERTIE

Il existe de nombreuses méthodes d'analyse de données pour étudier les relations entre deux tableaux de données. En écologie, ces méthodes jouent un rôle majeur car elles peuvent être utilisées pour analyser les relations entre la distribution des espèces et les paramètres environnementaux. Classiquement, ces méthodes s'appliquent sur un tableau florofaunistique, contenant le nombre d'individus de diverses espèces (en colonnes) trouvés dans un ensemble de sites (lignes), et un tableau de données environnementales contenant les valeurs de paramètres de l'environnement (colonnes) mesurés dans les mêmes sites (lignes). La significativité statistique de la relation entre les deux tableaux peut être testée par un test de permutation, dont le critère dépend de la méthode utilisée. Par exemple, en analyse de coinertie, ce test de permutation est basé sur la coinertie totale (i.e., la somme des carrés des covariances croisées entre les variables des deux tableaux, cf. paragraphe 3.2.1).

Figure 3 Représentation graphique (de type biplot) de l'axe 1 de la BGA sur les profils ISCP des échantillons de sol provenant de différents traitements. La partie supérieure de la figure montre les coordonnées des 31 substrats le long de l'axe 1 de la BGA. Les quatre courbes de

Gauss dans la partie inférieure représentent la moyenne et la variance des coordonnées des échantillons de sols provenant des 4 traitements sur l'axe 1 de la BGA. Control : sol non inoculé et sans amendement, KRP : sol amendé avec du phosphate minéral de Khouribga, PH4 : sol inoculé avec *Pisolithus* sp. PH4, PH4 + KRP : sol amendé avec du phosphate minéral de Khouribga et inoculé avec *Pisolithus* sp. PH4. [d'après Ouahmane *et al.* (2009)].



3.2.1 COIA ET AUTRES METHODES

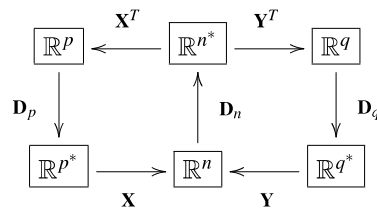
Dray *et al.* (2003) donnent une description mathématique détaillée de l'analyse de coinertie et la compare avec plusieurs autres méthodes, en particulier l'analyse des corrélations canoniques (CANCOR), l'analyse canonique des correspondances (CCA) et l'analyse des redondances (RDA). Ils notent que l'analyse de coinertie est la seule méthode qui n'a pas de contrainte sur le nombre d'échantillons par rapport au nombre d'espèces ou de variables environnementales. Ils soulignent aussi les problèmes rencontrés par les autres méthodes quand le nombre d'échantillons est faible ou quand les variables explicatives sont corrélées. Par exemple, si le nombre d'échantillons est inférieur au nombre de variables environnementales, alors la CCA est équivalente à une analyse des correspondances simple, et

la relation avec les variables environnementales est perdue. De la même façon, la RDA est réduite à une simple ACP et la relation avec l'environnement est également perdue.

La principale différence entre l'analyse de coinertie et les méthodes sous contraintes comme la CCA ou la RDA est la différence entre stratégie descriptive et stratégie prédictive (Thioulouse, 2011). Le but de la première est une description objective du jeu de données et des relations entre ses différentes composantes. La seconde approche est orientée vers la prédiction de variables expliquées (ou « dépendantes ») par des variables explicatives (ou « indépendantes »). Cette distinction implique une asymétrie des méthodes prédictives et une symétrie des méthodes descriptives. Elle introduit aussi des contraintes calculatoires : les méthodes prédictives ont une étape comprenant une inversion de matrice qui n'est pas présente dans les méthodes descriptives. Cette inversion de matrice a des conséquences négatives sur les jeux de données qui peuvent être analysés. Elle implique que les variables explicatives doivent être indépendantes (au sens statistique), car le rang de leur matrice de corrélation ne doit pas être inférieur à leur dimension. Elle implique donc que le nombre d'échantillons ne doit pas être largement supérieur au nombre de variables explicatives.

De la même façon que la BGA peut être vue comme l'analyse d'un tableau de moyennes par groupe, l'analyse de coinertie peut être vue comme l'analyse du tableau des covariances croisées entre les variables des deux tableaux. Le nombre de lignes et de colonnes de ce tableau croisé est égal au nombre de colonnes des deux tableaux de départ. Les coordonnées des échantillons sont calculées par projection des lignes des deux tableaux initiaux dans cette analyse, ce qui signifie que l'analyse de coinertie fournit deux jeux de coordonnées des échantillons (un pour chaque tableau de départ). Une description de l'analyse de coinertie en termes de schéma de dualité est donnée par Thioulouse (2011), et nous reprenons ici un court résumé de cette présentation.

Soit X le premier tableau (variables environnementales), à n lignes (échantillons) et p colonnes (variables), et soit Y le second tableau (espèces), avec les mêmes n lignes, et q colonnes (espèces). X^T et Y^T sont les transposées de X et Y . Soit D_n la matrice diagonale ($n \times n$) des poids des échantillons : $D_n = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$, et soit D_p et D_q deux métriques diagonales sur R^p et R^q respectivement. L'analyse de coinertie est définie par son « diagramme couplé », qui montre qu'il s'agit de la décomposition aux valeurs propres de la matrice $X^T D_n Y D_q Y^T D_n X D_p$:



La notation en triplet de ce diagramme est $(Y^T D_n X, D_p, D_q)$. Si les colonnes des deux tableaux sont centrées, alors l'inertie totale de chaque tableau est simplement une somme de variances : $I_X = \text{trace}(X D_p X^T D_n)$ et $I_Y = \text{trace}(Y D_q Y^T D_n)$. Et la coinertie entre X et Y est dans ce cas une somme de carrés de covariances :

$$\text{CoI}_{XY} = \text{trace}(X D_p X^T D_n Y D_q Y^T D_n)$$

C'est ce critère qui est utilisé dans le test de permutation pour vérifier la significativité statistique de la relation entre les deux tableaux.

L'analyse de coinertie est aussi liée à la régression PLS : la première étape de la régression PLS est équivalente au premier axe de l'analyse de coinertie. Elle est aussi similaire à la weighted-averaging PLS (WA-PLS) de ter Braak et Juggins (1993) et elle a les mêmes avantages, autorisant un nombre de variables quelconque sans avoir à faire appel aux méthodes de régression par pas ou de sélection automatique de variables.

3.2.2 EXEMPLES D'ANALYSE DE COINERTIE

Sept des 16 articles publiés entre 2005 et 2009 utilisent l'analyse de coinertie (tabl. 2). Dans six de ces articles, elle est utilisée pour étudier les relations entre diversité bactérienne fonctionnelle (profils ISCP) et d'autres types de données. Dans un autre article (Diallo *et al.*, 2006), elle est utilisée pour étudier l'effet de poudres de feuilles exotiques ou autochtones sur la croissance de la plante. L'analyse de coinertie est utilisée pour étudier les relations entre la diversité bactérienne fonctionnelle, la croissance de la plante hôte, et la mise en place de la symbiose mycorhizienne dans différentes conditions de traitement des sols (inoculation mycorhizienne et amendement phosphoré) (Ouahmane *et al.*, 2007). Elle a aussi été utilisée dans un article sur la relation entre diversité bactérienne fonctionnelle et la croissance du Sorgho, le développement du *Striga* avec ou sans amendement avec de la poudre de termitière

(Andrianjaka *et al.*, 2007). Un autre exemple est donné par Ouahmane *et al.* (2006) dans un article sur l'effet « plante facilitatrice » (*Lavandula* species) sur la croissance de *Cupressus arizonica* et la diversité fonctionnelle microbienne du sol. Duponnois *et al.* (2006b), Duponnois *et al.* (2005a) et Duponnois *et al.* (2005b) utilisent l'analyse de coinertie pour étudier les relations entre diversité bactérienne fonctionnelle dans le sol, croissance de la plante hôte, et certains paramètres de mycorhization dans diverses conditions d'amendement avec de la poudre de termitière, d'amendement phosphoré, et d'inoculation avec un champignon ectomycorhizien, *Scleroderma dictyosporum*. Le dernier exemple est celui de l'utilisation de l'analyse de coinertie pour étudier l'effet d'un amendement en phosphore minéral et d'une inoculation avec *Glomus intraradices* sur les relations entre diversité fonctionnelle bactérienne et croissance de la plante hôte (Duponnois *et al.*, 2005b).

Dans la plupart de ces exemples, le nombre d'échantillons est faible : ce sont des données de terrain et chaque échantillon représente beaucoup de temps et de travail. L'analyse de coinertie permet d'étudier ces jeux de données de petite dimension et d'obtenir des résultats statistiquement significatifs là où d'autres méthodes n'auraient pas pu être appliquées.

3.2.3 GRAPHIQUES EN ANALYSE DE COINERTIE

Le but des représentations graphiques d'une analyse de coinertie est de mettre en évidence des relations entre les deux tableaux analysés. L'analyse de coinertie produit quatre jeux de coordonnées : un pour les lignes et un pour les colonnes de chaque tableau. La figure 4 est tirée de Ouahmane *et al.* (2007), et elle montre un exemple des quatre graphiques qui peuvent être réalisés avec les quatre jeux de coordonnées. Dans cet exemple, l'objectif des auteurs est de montrer la différence d'influence entre l'inoculation par un champignon mycorhizien à arbuscules autochtone (AM) ou allochtone (GI) et un amendement par un phosphate minéral sur la relation entre la diversité fonctionnelle bactérienne dans le sol et la croissance de la plante hôte. Les auteurs utilisent l'analyse de coinertie pour étudier les relations entre un tableau de profils SIR et un tableau de paramètres de la plante hôte. Dans le tableau des profils SIR, les colonnes correspondent à 28 substrats et les lignes correspondent à 18 échantillons de sol ayant subi les différents traitements (inoculations et amendement phosphoré). Dans le tableau des paramètres végétaux, les colonnes sont la taille (H), la biomasse racinaire et aérienne (SB, RB), la teneur en phosphore des feuilles (P), et le taux de colonisation mycorhizienne (MC), mesurés sur des plantules de *Cupressus atlantica*

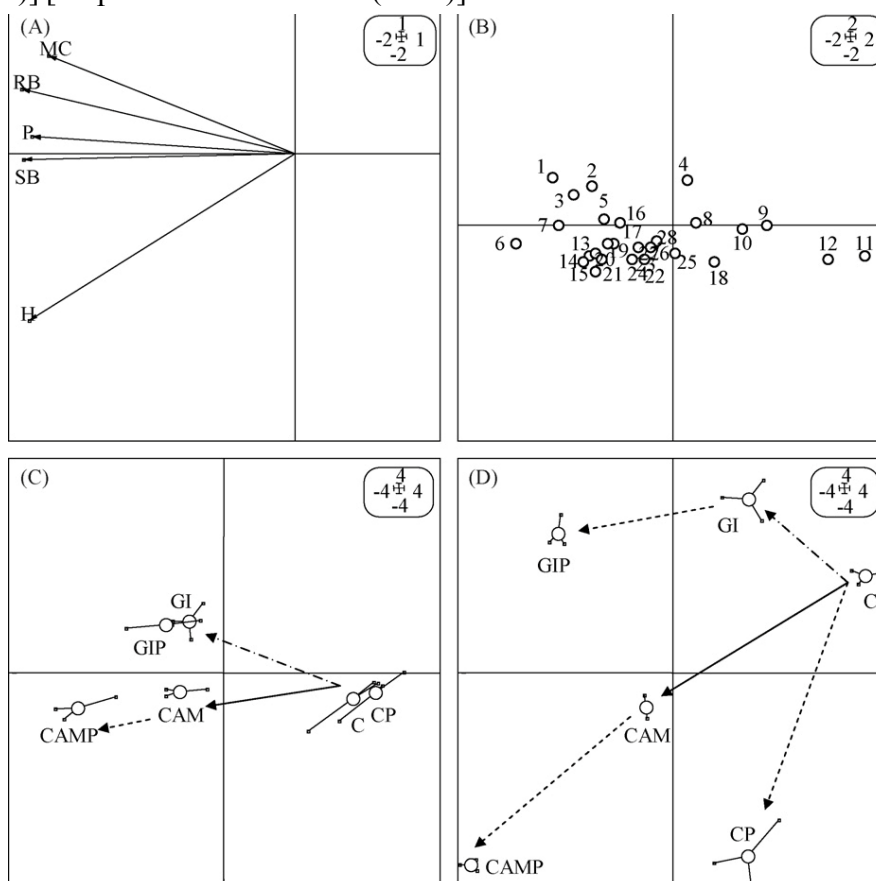
provenant des mêmes échantillons de sol que dans le premier tableau. Le test de permutation de l'analyse de co-inertie montre que la relation entre ces deux tableaux est statistiquement très significative.

Le premier graphique (fig. 4A) est le plan factoriel des paramètres auxologiques des plantules de *Cupressus atlantica*. Les cinq paramètres sont tous orientés vers la gauche, il s'agit d'un « effet taille » classique, qui signifie que le côté gauche du graphique correspond aux échantillons où la croissance de la plante est meilleure, alors qu'inversement le côté droit correspond aux échantillons où la croissance des plantules de *Cupressus atlantica* est plus faible. Sur la figure 4C, on peut voir que cette meilleure croissance est corrélée avec l'inoculation par un mélange de souches autochtones de champignons mycorhiziens à arbuscules (CAM) et que cet effet est encore plus fort avec un amendement en phosphore minéral de Khouribga (CAMP). L'inoculation avec le champignon d'origine allochtone *Glomus intraradices* (GI) est aussi corrélée à une meilleure croissance de la plante, mais dans ce cas il n'y a pas d'effet additionnel d'un amendement en phosphate minéral de Khouribga (GIP).

Sur les figures 4B et 4D, on peut constater que la croissance est aussi liée à la diversité fonctionnelle de la communauté bactérienne du sol. Les substrats SIR situés sur la gauche de la figure 4B (en particulier les acides organiques) correspondent à une meilleure croissance de la plante, et sont corrélés avec l'inoculation de champignons autochtones seuls (CAM) ou en combinaison avec un amendement phosphoré (CAMP). L'effet de l'inoculation de *Glomus intraradices* seul (GI) ou en combinaison avec un amendement phosphoré (GIP) est aussi positif sur la croissance de la plante, mais l'effet est nettement moins fort que celui des champignons autochtones. L'amendement en phosphate minéral seul (CP) est lui aussi positif, mais beaucoup moins qu'en combinaison avec l'inoculation d'un champignon mycorhizien à arbuscules.

Les auteurs concluent que l'utilisation de champignons mycorhiziens à arbuscules autochtones, avec leur effet sélectif sur la microflore du sol, doit être prise en compte pour optimiser une réimplantation durable d'espèces végétales dans un sol dégradé.

Fig. 4. Analyse de coinertie de la relation entre les profils SIR (B, D) des sols inoculés avec *Glomus intraradices* ou avec un mélange de souches de champignons mycorhiziens à arbuscules d'origine autochtone plus un amendement en phosphate minéral de Khouribga, et d'autre part les paramètres de croissance des plantules de *Cupressus atlantica* (A, C). (A) : plan factoriel des paramètres auxologiques (H : hauteur, SB : biomasse aérienne, RB : biomasse racinaire, P : teneur en phosphore des feuilles, MC : taux de mycorhization). (B) : plan factoriel des 28 substrats des profils SIR (D-mannose, 1 ; L-serine, 2 ; L-histidine, 3 ; L-tyrosine, 4 ; acide gluconique, 5 ; acide urique, 6 ; L-lysine, 7 ; acide L-glutamique, 8 ; sucrose, 9 ; succinamide, 10 ; cyclohexane, 11 ; L-glutamine, 12 ; acide citrique, 13 ; acide kétobutyrique, 14 ; acide tartrique, 15 ; acide DL-hydroxybutyrique, 16 ; N-méthyl-D-glucosamine, 17 ; D-glucose, 18 ; acide quinique, 19 ; L-asparagine, 20 ; acide succinique, 21 ; acide malique, 22 ; acide oxalique, 23 ; acide fumarique, 24 ; acide ascorbique, 25 ; acide malonique, 26 ; acide kétoglutarique, 27 ; L-arginine, 28). (C) : plan factoriel des 18 échantillons pour les paramètres végétaux (C : témoin (non inoculé), CP : amendement avec phosphate minéral de Khouribga, GI : inoculation avec *Glomus intraradices*, GIP : inoculation avec *Glomus intraradices* et amendement avec phosphate minéral de Khouribga, CAM : mélange de souches autochtones de champignons mycorhiziens à arbuscules, CAMP : mélange de souches autochtones de champignons mycorhiziens à arbuscules et amendement en phosphate minéral de Khouribga). (D) : plan factoriel des 18 échantillons pour les profils SIR [cf. (B)] [d'après Ouahmane *et al.* (2007)].



4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats présentés dans les articles de cette revue montrent que : (i) le bio-fonctionnement du sol est dirigé par un nombre élevé de composantes microbiologiques et de voies biochimiques, (ii) la symbiose mycorhizienne joue un rôle-clé dans la complexité du microbiote du sol, (iii) il est nécessaire d'utiliser des outils statistiques appropriés pour estimer les divers patrons d'agrégation d'indicateurs microbiologiques et biochimiques pour évaluer la qualité du sol. Les patrons d'agrégation d'indicateurs sont des ensembles d'indicateurs biologiques qui décrivent l'état d'un environnement particulier. Brussaard *et al.* (1997) ont proposé l'hypothèse selon laquelle une diminution de la diversité des micro-organismes présents dans le sol aurait pour conséquence une moindre résistance de ces sols au stress et aux perturbations. La quantification des impacts de divers traitements sur la qualité du sol et plus particulièrement sur la diversité fonctionnelle bactérienne du sol est donc très pertinente pour la mise au point des stratégies culturales nécessaires pour les programmes de conservation.

La mesure de la qualité des sols revêt une grande importance dans ce domaine. Dans cette discussion, nous abordons le problème de la mycorhization par inoculation contrôlée. Comme cela a été décrit par Ouahmane *et al.* (2006) dans les plans de revégétalisation, deux stratégies d'amélioration peuvent être proposées : (i) inoculation des plantes avec des microsymbiontes sélectionnés (Ouahmane *et al.*, 2007) et/ou (ii) gestion du potentiel mycorhizien autochtone grâce à des espèces végétales autochtones hautement mycotrophes et résistantes à la sécheresse (Duponnois *et al.*, 2001 ; Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). En fonction des caractéristiques du potentiel mycorhizien du sol, et de la microflore associée en termes d'abondance et de diversité, l'introduction de propagules mycorhiziennes dans le sol pourrait induire des modifications importantes des caractéristiques microbiologiques du sol qui pourraient faire baisser l'effet potentiel de ces symbiontes fongiques sur le biofonctionnement du sol et la croissance de la plante (Dabire *et al.*, 2007). La structure des communautés mycorhiziennes du sol doit donc être évaluée pour adopter l'une ou l'autre de ces stratégies culturales : mycorhization contrôlée quand le potentiel mycorhizien du sol est trop faible pour assurer un effet sur la croissance de la plante et le biofonctionnement du sol, ou bien gestion du potentiel mycorhizien du sol pour accroître la diversité et l'abondance des champignons autochtones.

Il est bien connu que la stabilité écologique (résistance et résilience) du système pédologique est un facteur-clé qui influence les processus et les propriétés écosystémiques (Orwin et Wardle, 2004). La résistance est habituellement considérée comme la quantité de changements produits par une perturbation et la résilience comme la vitesse à laquelle un écosystème revient à l'état qui précédait la perturbation (Pimm, 1984). Dans ce contexte, le développement mycorhizien joue un grand rôle dans la stabilité des écosystèmes du sol. De nombreux indices ont été proposés dans la littérature pour quantifier la stabilité d'un écosystème du sol, basés à la fois sur la résistance et sur la résilience (Lavorel, 1999 ; Orwin et Wardle, 2004). Malheureusement, la plupart de ces indices posent des problèmes dans leur interprétation ou dans leur utilisation dans certaines situations. Il est nécessaire de disposer d'indices fournissant une mesure relative quantitative de la résilience et de la résistance d'une variable réponse dans tous les cas de scénarios possibles pour comparer la stabilité de différents écosystèmes. Mais la plupart des indices utilisés actuellement en sont incapables, ou sont difficiles à interpréter pour différentes raisons, comme par exemple des différences de normalisation ou de conditions expérimentales.

Cet article a présenté des techniques d'analyse multivariée originales permettant d'analyser et de préciser les interactions entre plante, communautés microbiennes, champignons mycorhiziens, et paramètres physico-chimiques environnementaux. Les données provenant des articles de cette revue soulignent l'importance fondamentale du rôle de la symbiose mycorhizienne dans le biofonctionnement du sol, et aussi l'importance des interactions avec d'autres paramètres tels que les caractéristiques physico-chimiques, les amendements (par exemple, l'amendement phosphaté), ou la composition du couvert végétal. Toutes ces études ont été réalisées dans des conditions expérimentales différentes, avec des modèles biologiques différents, et avec des répétitions pour chaque traitement. Les résultats, analysés avec des outils statistiques adaptés, montrent les avantages de ces méthodes par rapport à des approches plus classiques.

La plupart de ces analyses sont basées sur l'étude de profils ISCP. De nombreux autres travaux ont souligné l'importance de la notion de diversité fonctionnelle des communautés bactériennes du sol dans le cadre d'un fonctionnement durable des écosystèmes terrestres (Degens *et al.*, 2000). La diversité fonctionnelle des communautés bactériennes du sol correspond à une large diversité d'activités, comme la décomposition, la transformation des nutriments, la promotion ou la suppression de la croissance des plantes, et divers processus physiques dans le sol. Les profils ISCP proposent une mesure plus réaliste que d'autres

méthodes, car ils constituent une mesure directe du catabolisme des substrats par la microflore du sol sans étape de culture préalable des bactéries. Le principal objectif de cette technique est de fournir un indicateur de la capacité de la microflore du sol à mobiliser certains nutriments (en particulier, P et N) à partir de matière organique ou minérale, et de conserver un niveau de fertilité des sols nécessaire à la productivité et à la stabilité de l'écosystème. Pour des sols soumis à diverses pratiques culturales, ou différentes couvertures végétales (plus ou moins dégradées), les profils ISCP différeront en fonction de la diversité fonctionnelle des communautés bactériennes. Ces profils ISCP apporteront donc de l'information sur la qualité et la résistance d'un sol à un stress ou à une perturbation (Remigi *et al.*, 2008), et donc sur les capacités de résilience de l'écosystème.

Néanmoins, alors que l'ISCP permet d'obtenir une vision globale du potentiel métabolique microbien d'un sol, la caractérisation de la diversité génétique des communautés microbiennes, tant au niveau taxonomique que fonctionnel, ne peut être atteinte par ce type d'approche, et les méthodes classiques d'empreintes ADN sont souvent limitées dans l'identification des différents membres d'une communauté, biaisant les conclusions écologiques. La combinaison des données d'ISCP avec celles issues des approches de type puce à ADN (Sessitsch *et al.*, 2006) et de séquençage haut débit (Metzker, 2010) représente donc une des perspectives les plus prometteuses pour une meilleure compréhension du fonctionnement biologique du sol et la détermination de bioindicateurs de la qualité des sols. Les méthodes d'analyse multivariée présentées dans cette revue sont particulièrement adaptées pour l'analyse des données issues des approches haut débit en raison, entre autres, du grand nombre de variables obtenues par ce type d'approche (nombre de taxa/OTU séquencés ou identifiés par hybridation). Cependant, la majorité des études reposant sur ces approches moléculaires restent descriptives (Buée *et al.*, 2009 ; Lumini *et al.*, 2010) et peu d'études ont utilisé ces méthodes statistiques pour tenter d'identifier les liens entre diversité microbienne et fonctionnement du sol (Sanguin *et al.*, 2009 ; DeAngelis *et al.*, 2011).

Tous ces résultats doivent enfin être comparés et les paramètres doivent être hiérarchisés pour permettre de proposer des indices mesurant le niveau de stabilité d'un écosystème utilisables dans une large gamme de situations environnementales. Avec ces outils statistiques, différentes conditions environnementales et différents cas d'études pourront être comparés quantitativement de façon plus aisée qu'avec d'autres méthodes d'analyse univariées ou multivariées. Cependant, des indicateurs opérationnels réels basés sur cette approche restent à développer.

L'idée est de synthétiser l'information apportée par ces travaux expérimentaux pour identifier les pratiques culturales qui favorisent des indicateurs biologiques potentiellement impliqués dans la résistance et la stabilité des écosystèmes. Le principal objectif est de mettre en évidence les indicateurs contribuant le plus à cette mesure synthétique de la stabilité.

Du fait que de nombreux paramètres biologiques et chimiques peuvent être analysés ensemble, et puisque des liens peuvent être identifiés entre ces paramètres, cette approche peut fournir des informations sur différentes conditions environnementales et contribuer à une généralisation de l'effet d'une pratique culturale (i.e. mycorhization contrôlée, gestion du potentiel mycorhizien du sol) sur la stabilité de l'écosystème.

Enfin, la disponibilité de logiciels adaptés est aussi une composante clé de cette approche. Dans ce domaine, le logiciel R offre une large gamme de méthodes statistiques, et le package *ade4* contient de nombreuses méthodes d'analyse multivariée en plus de l'ACP, de la BGA et de l'analyse de coinertie. D'autres packages R sont utiles dans le domaine de l'analyse de données écologiques, comme le package *ve-gan* (Oksanen *et al.*, 2010), mais le package *ade4* a la particularité d'être basé sur le modèle mathématique du schéma de dualité. Cela lui permet de proposer un cadre théorique synthétique et cohérent pour toutes les méthodes d'analyse multivariées. Ce point de vue est décrit dans une série d'articles à paraître, présentés par De La Cruz et Holmes (2011). Par exemple, Thioulouse (2011) présente plusieurs méthodes d'analyse de k couples de tableaux, comme STATICO et COSTATIS, ainsi qu'une généralisation de la BGA et de l'analyse de coinertie, appelée analyse de coinertie inter-groupes (BGCoIA) qui pourrait être particulièrement intéressante pour l'étude de la capacité de résilience d'un écosystème.

5. REFERENCES

- Andrianjaka Z, Bally R, Lepage M, Thioulouse J, Comte G, Kisa M, Duponnois R (2007) Biological control of *Striga hermonthica* by cubitermes termite mound powder amendment in sorghum culture. *Applied Soil Ecology* 37 :175–183
- Azcon-Aguilar C, Palenzuela J, Roldan A, Bautista S, Vallejo R, and Barea JM (2003) Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology* 14 :165–175

- Barrios E, Delve R, Bejunda M, Mowo J, Agunda J, Ramisch J, Trejo M, Thomas R (2006) Indicators of soil quality : a south-south development of a methodological guide for linking local and technical knowledge. *Geoderma* 135 :248–259
- ter Braak CJF, Juggins S (1993) Weighted averaging partial least squares regression (wa-pls) : an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia* 269/270 :485–502
- Brundrett M (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154 :275–304
- Brussaard L, Behanpelletier VM, Bignell DE, Brown VK, Didden W, Folgarait P, Fragoso C, Freckman DW, Gupta VVSR, Hattori T, Hawksworth DL, Klopatek C, Lavelle P, Malloch DW, Rusek J, Soderstrom B, Tiedje JM, Virginia RA, (1997) Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26 :563–570
- Buée M, Reich M, Murat C, Morin E, Nilsson RH, Uroz S, Martin F, (2009) Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist* 184 :449–456
- Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J (2004) The ade4 package-I- One-table methods. *R News* 4 :5–10
- De La Cruz O, Holmes S (2011) The duality diagram in data analysis : Examples of modern applications. *Annals of Applied Statistics* (in press)
- URL pbil.univ-lyon1.fr/JTHome/AOAS1008-036R0A0.pdf
- Culhane A, Perriere G, Considine E, Cotter T, Higgins D (2002) Between-group analysis of microarray data. *Bioinformatics* 18(12) :1600–1608
- Dabire AP, Hien V, Kisa M, Bilgo A, Sangare KS, Plenchette C, Galiana A, Prin Y, Duponnois R (2007) Responses of soil microbial catabolic diversity to arbuscular mycorrhizal inoculation and soil disinfection. *Mycorrhiza* 17 :537–545
- DeAngelis KM, Allgaier M, Chavarria Y, Fortney JL, Hugenholtz P, Simmons B, Sublette K, Silver WL, Hazen TC (2011) Characterization of trapped lignin degrading microbes in tropical forest soil. *PLoS One* 6(4) e19306.

- Degens BP, Harris JA (1997) Development of a physiological approach to measuring the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 29(9-10) : 1309–1320
- Degens BP, Schipper LA, Sparling GP, Vojvodic-Vukovic M (2000) Decreases in organic C reserves in soils can reduce the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 32 :189–196
- Degens BP, Schipper LA, Sparling GP, Duncan LC (2001) Is the microbial community in a soil with reduced catabolic diversity less resistant to stress or disturbance ? *Soil Biology and Biochemistry* 33(9) :1143–1153
- Diallo MD, Duponnois R, Guisse A, Sall S, Chotte JL, Thioulouse J (2006) Biological effects of native and exotic plant residues on plant growth, microbial biomass and n availability under controlled conditions. *European Journal of Soil Biology* 42(4) :238–246
- Doledec S, Chessel D (1987) Seasonal successions and spatial variables in fresh- water environments .1. Description of a complete 2-way layout by projection of variables. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis* 8(3) :403–426
- Doledec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis - an alternative method for studying species environment relationships. *Freshwater Biology* 31(3) :277–294
- Doran J, Parkin T (1994) Defining and assessing soil quality. In : Doran J, Coleman D, Bezdicsek D, Stewart B (eds) *Defining soil quality for a sustainable environment*, vol 35, Soil Science Society of America, Madison, WI, pp 3–21
- Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package : Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4) :1–20
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84(11) :3078–3089
- Dumanski J, Pieri C (2000) Land quality indicators : research plan. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 81 :93–102
- Duponnois R, Planchette C, Ba AM (2001) Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology* 124 :181–186

- Duponnois R, Paugy M, Thioulouse J, Masse D, Lepage M (2005a) Functional diversity of soil microbial community, rock phosphate dissolution and growth of *Acacia seyal* as influenced by grass-, litter- and soil-feeding termite nest structure amendments. *Geoderma* 124(3-4) :349–361
- Duponnois R, Colombet A, Hien V, Thioulouse J (2005b) The mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil Biology and Biochemistry* 37 :1460–1468
- Duponnois R, Kisa M, Assigbetse K, Prin Y, Thioulouse J, Issartel M, Moulin P, Lepage M (2006a) Fluorescent pseudomonads occurring in *Macrotermes subhyalinus* mound structures decrease Cd toxicity and improve its accumulation in sorghum plants. *Science of the Total Environment* 370(2-3) :391–400
- Duponnois R, Assigbetse K, Ramanankierana H, Kisa M, Thioulouse J, Lepage M (2006b) Litter-forager termite mounds enhance the ectomycorrhizal symbiosis between *Acacia holosericea* A. Cunn. Ex G. Don and *Scleroderma dictyosporum* isolates. *FEMS Microbiology Ecology* 56 :292–303
- Duponnois R, Hafidi M, Thioulouse J, Galiana A, Ouahmane L, Dreyfus B, Prin Y (2009) Monitoring the development of nurse plant species to improve the performances of reforestation programs in mediterranean areas. In : Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (eds) *Microbial Strategies for Crop Improvement*, Springer-Verlag
- Escoufier Y (1987) The duality diagramm : a means of better practical applications. In : Legendre P, Legendre L (eds) *Development in numerical ecology*, NATO advanced Institute, Serie G, Springer-Verlag, Berlin, pp 139–156
- Faye A, Krasova-Wade T, Thiao M, Thioulouse J, Neyra M, Prin Y, Galiana A, Ndoye I, Dreyfus B, Duponnois R (2009) Controlled ectomycorrhization of an exotic legume tree species *Acacia holosericea* affects the structure of root nodule bacteria community and their symbiotic effectiveness on *Faidherbia albida*, a native sahelian acacia. *Soil Biology and Biochemistry* 41(6) :1245–1252

- Frey-Klett P, Chavatte M, Clause ML, Courrier S, Roux CL, Raaijmakers J, Martinotti MG, Pierrat JC, Garbaye J (2005) Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytologist* 165(1) :317–328
- Giller KE, Beare MH, Lavelle P, Izac A-MN, Swift MJ (1997) Agricultural intensification, soil biodiversity and agrosystème function. *Applied Soil Ecology* 6 :3–16
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglou P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A and Sanders IA (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396 :69–72
- Hill MO, Smith AJE (1976) Principal component analysis of taxonomic data with multistate discrete characters. *Taxon* 25 :249–255
- Holmes S (2006) Multivariate analysis : The french way. In : Nolan D, Speed T (eds) *Festschrift for David Freedman*, IMS, Beachwood, OH., pp 1–14
- Huberty CJ (1994) *Applied Discriminant Analysis*. John Wiley and Sons, New York, USA
- Johansson JF, Paul LR, Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology* 48(1) :1–13
- Kiers HAL (1991) Simple structure in component analysis techniques for mixtures of qualitative and quantitative variables. *Psychometrika* 56(2) :197–212
- 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
- Lavorel S (1999) Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distributions*, 5 :3–13
- LeRoux B, Rouanet H (2004) *Geometric Data Analysis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Linderman RG (1988) Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora - the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78(3) :366–371

- Lumini E, Orgiazzi A, Borriello R, Bonfante P, Bianciotto V (2010) Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach. *Environmental Microbiology* 12(8) :2165–2179
- Metzker ML (2010) Sequencing technologies - the next generation. *Nature Reviews Genetics* 11 :31–46
- Nakatsu CH, Torsvik V, Ovreas L (2000) Soil community analysis using DGGE of 16S rDNA polymerase chain reaction products. *Soil Science Society of America Journal* 64(4) :1382–1388
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2010) *vegan* : Community Ecology Package. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>, r package version 1.17-4
- Orwin KH, Wardle DA (2004) New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry* 36(11) :1907–1912
- Ouahmane L, Hafidi M, Plenchette C, Kisa M, Bournezzough A, Thioulouse J, Duponnois R (2006) *Lavandula* species as accompanying plants in *Cupressus* replanting strategies : Effect on plant growth, mycorrhizal soil infectivity and soil microbial catabolic diversity. *Applied Soil Ecology* 34(2-3) :190–199
- Ouahmane L, Thioulouse J, Hafidi M, Prin Y, Ducouso M, Galiana A, Plenchette C, Kisa M, Duponnois R (2007) Soil functional diversity and P solubilization from rock phosphate after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Forest Ecology and Management* 241(1-3) :200–208
- Ouahmane L, Revel JC, Hafidi M, Thioulouse J, Prin Y, Galiana A, Dreyfus B, Duponnois R (2009) Responses of *Pinus halepensis* growth, soil microbial catabolic functions and phosphate-solubilizing bacteria after rock phosphate amendment and ectomycorrhizal inoculation. *Plant and Soil* 320(1-2) :169–179
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307(5949) : 321–326

- R Development Core Team (2010) R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org>, ISBN 3-900051-07-0
- Ramanankierana N, Rakotoarimanga N, Thioulouse J, Kisa M, Randrianjohany E, Ramaroson L, Duponnois R (2006) The ectomycorrhizosphere effect influences functional diversity of soil microflora. *International Journal of Soil Science* 1 :8–19
- Ramanankierana N, 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) : spore diversity, patterns of root colonization, and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. *Mycorrhiza* 17(3) :195–208
- Remigi P, Faye A, Kane A, Deruaz M, Thioulouse J, Cissoko M, Prin Y, Galiana A, Dreyfus B, Duponnois R (2008) The exotic legume tree species *Acacia holosericea* alters microbial soil functionalities and the structure of the arbuscular mycorrhizal community. *Applied and Environmental Microbiology* 74(5) :1485–1493
- Sanguin H, Remenant B, Dechesne A, Thioulouse J, Vogel TM, Nesme X, Moenne-Loccoz Y, Grundmann GL (2006) Potential of a 16S rRNA-based taxonomic microarray for analyzing the rhizosphere effects of maize on *Agrobacterium* spp. and bacterial communities. *Applied and Environmental Microbiology* 72(6) :4302–4312
- Sanguin H, Sarniguet A, Gizenkel K, Moenne-Loccoz Y, Grundmann (2009) Rhizosphere bacterial communities associated with disease suppressiveness stages of take-all decline in wheat monoculture. *New Phytologist* 184(3) :694–707
- Schreiner RP, Mihara KL, McDaniel H, Bethlenfalvay GJ (1997) Mycorrhizal fungi influence plant and soil functions and interactions. *Plant and Soil* 188(2) :199–209
- Sessitsch A, Hackl E, Wenzl P, Kilian A, Kostic T, Stralis-Pavese N, Sandjong BT, Bodrossy L (2006) Diagnostic microbial microarrays in soil ecology. *New Phytologist* 171(4) :719–736
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press

- Thioulouse J (2011) Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables : a comparison of several methods. *Annals of Applied Statistics* (in press). URL pbil.univ-lyon1.fr/JTHome/AOAS0910-034R2A0.pdf
- Uroz S, Buée M, Murat C, Frey-Klett P, Martin F (2010) Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil. *Environmental Microbiology Reports* 2(2) :281–288
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*. Springer-Verlag.
- Wirsel SGR (2004) Homogenous stands of wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 48 : 129–138
- Zelles L (1999) Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil : a review. *Biology and Fertility of Soils* 29(2) :111–129

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