

Diversité des Rhizobiums associés à *Dolichos lablab* utilisé pour l'amélioration de la jachère en zone sahélienne

Inamoud Ibny Yattara*, Marc Neyra**, Messaoud Mohamed Lahbib***,
Harouna Yossi****, Philippe de Lajudie*****

En zone sahélienne d'Afrique de l'Ouest, l'utilisation de légumineuses herbacées et arborescentes apparaît comme une pratique prometteuse dans la lutte contre l'appauvrissement des sols et la restauration de la fertilité : leur importance du point de vue agronomique et écologique est largement liée à leur capacité à fixer l'azote atmosphérique en association avec des rhizobiums. L'inoculation avec des souches de rhizobium sélectionnées pour leur fort potentiel fixateur d'azote permet souvent une nette amélioration des rendements des cultures de ces légumineuses. Au Mali, des plantations de *Dolichos lablab* (*Lablab purpureus*) inoculées avec des rhizobiums ont été mises en place dans des jachères, soit en culture pure, soit en association avec du maïs. L'effet des inoculations a été en général négligeable (Yattara, 1997). Cela pourrait s'expliquer par le faible pouvoir de compétition des souches inoculées vis-à-vis des souches indigènes, ou par leur inadaptation aux conditions environnementales. Il est donc nécessaire d'approfondir les connaissances sur l'écologie de ces bactéries dans les sols sahéliens, afin de sélectionner les souches les plus performantes. Une première étude de la diversité de quelques souches isolées de nodules formés sur les racines de doliques récoltés au Mali avait permis de mettre en évidence l'existence probable de groupes taxonomiques nouveaux (Yattara, 1994). L'objectif de la présente étude était d'initier la caractérisation d'un nombre plus important de souches de rhizobium de dolique provenant de différents systèmes de culture, par l'étude de leurs profils protéiques, de leur résistance intrinsèque aux antibiotiques et de leur sensibilité au pH.

Matériel et méthodes

Isolement des rhizobiums

Des bactéries ont été isolées à partir de nodules racinaires de dolique (*Dolichos lablab* = *Lablab purpureus*). Les nodules ont été récoltés soit sur plantes cultivées en station ou au

* Laboratoire de microbiologie, Institut supérieur de formation et de recherche appliquée (Isfra)-École normale supérieure (Ensup)-Faculté des sciences et techniques (Fast). Département de biologie, université du Mali, B.P. E 3206, Bamako (Mali).

** Laboratoire de microbiologie Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom)-Institut sénégalais de recherches agricoles (Isra)-Université Cheikh-Anta-Diop (Ucad)-Cirad-Forêt, B.P. 1386, Dakar (Sénégal).

*** Laboratoire de microbiologie, Institut supérieur de formation et de recherche appliquée (Isfra)-École normale supérieure (Ensup)-Faculté des sciences et techniques (Fast), Institut supérieur de formation et de recherche appliquée (Isfra), université du Mali, B.P. 241, Bamako (Mali).

**** Institut d'économie rurale, programme Ressources forestières, B.P. 2528, Sotuba, Bamako (Mali).

***** Laboratorium voor Microbiologie, Universiteit Gent, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgique).

champ au Mali et au Sénégal, soit sur des plantules inoculées au laboratoire par des suspensions d'échantillons de sol provenant de jachères naturelles de différentes classes d'âge au Mali (Tableau I).

Culture et conservation des isolats

Les isolats ont été cultivés sur milieu gélosé stérile *yeast extract mannitol agar* (Vincent, 1970) en boîtes de Petri incubées à vingt-huit degrés Celsius. Au bout de trois à sept jours, les cultures sur milieu *yeast extract mannitol agar* sont observées pour la vitesse de croissance, la morphologie des bactéries et la pureté des colonies bactériennes. Tous les isolats ont été ensuite conservés à moins quatre-vingts degrés Celsius dans du milieu *yeast extract mannitol* contenant vingt pour cent de glycérol.

Cinétique de croissance

La cinétique de croissance a été étudiée pour cinq isolats (ORS 1583, ORS 1585, ORS 2349, ORS 2364, ORS 2368) provenant de différents types de systèmes de culture (Tableau I). Elle a été effectuée, en milieu *yeast extract mannitol* liquide, par la mesure de la densité optique ($\lambda = 600$ nm) à intervalle de deux heures.

Spécificité d'hôte

La capacité des isolats à former des nodules sur des racines de légumineuses a été testée en tube sur *Dolichos lablab*, *Vigna unguiculata*, *Macroptilium atropurpureum*, *Stylosanthes hamata* et *Phaseolus vulgaris*.

Sensibilité à l'acidité

La tolérance à l'acidité a été étudiée pour trente et un isolats de *D. lablab* et cinq souches de la collection NifTAL (Tableau I) utilisées comme inoculum pour plusieurs légumineuses (Somasegaran, 1993). Les souches ont été cultivées en milieu liquide *yeast extract mannitol* ajusté à quatre valeurs de pH (3,5 ; 4,5 ; 5,8 et 7,5) qui encadrent les valeurs fréquemment rencontrées dans les sols du Mali. Une colonie de chaque culture pure bactérienne a servi à ensemercer cinq millilitres de chaque milieu. Le degré de tolérance à l'acidité de chaque souche a été estimé par observation de la turbidité du milieu après croissance sous agitation pendant sept jours.

Sensibilité aux antibiotiques

La sensibilité de vingt-neuf souches à huit antibiotiques (acide nalidixique, carbénicilline, chloramphénicol, erythromycine, gentamycine, kanamycine, streptomycine, tétracycline) a été étudiée en utilisant la technique des disques antibiotiques (diamètre de 6,35 mm, bioMérieux S.A. CA-S.F.M., 1996). Pour chaque isolat, une suspension de quatre millilitres a été préparée à partir d'une culture pure en milieu liquide *yeast extract mannitol*. Deux millilitres de chaque suspension ont servi pour ensemercer une boîte de Petri contenant du milieu *yeast extract mannitol agar*, en appliquant la méthode préconisée par Sanofi Diagnostics Pasteur (CA-S.F.M., 1996). Après avoir aspiré l'excès de suspension, les disques sont légèrement appliqués à la surface du milieu *yeast extract mannitol agar*, à l'aide de pinces stériles. Au bout de trois à sept jours d'incubation selon les souches, les diamètres de la zone d'inhibition ont été mesurés à l'aide d'une règle graduée appliquée au contact de la surface de la boîte de Petri. Cette distance est ensuite reportée sur l'échelle de concordance entre le diamètre (mm) de la zone d'inhibition et la concentration minimale inhibitrice (mg.l^{-1}). Les valeurs mesurées permettent de catégoriser les souches en fonction de leur sensibilité. Les données ont été analysées par analyse factorielle en composantes principales à l'aide du logiciel ADE4.

Tableau I. Liste des isolats

Nom souches	Site/source d'origine	Système cultural ^a	Zone agro-écologique ^b	Groupes ^c		Sensibilité au pH ^d			
				SDS	antibio	3,5	4,5	5,8	7,5
ORS 1582	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	sep	1	-	+	+++	+
ORS 1583	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	2	1	+	+++	+	+
ORS 1584	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	2	1	+++	+++	+++	+++
ORS 1585	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	2	1	+++	+++	+++	+++
ORS 1586	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	3	1	-	+	+	+
ORS 1587	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	3	1	-	+	+	+
ORS 1588	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	3	1	-	+	+	+
ORS 1589	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	2	1	+	+	+	+++
ORS 1590	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	2	1	+	+	+	+++
ORS 1591	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	1	sep	-	+	+	+++
ORS 1592	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	1	nd	nd	nd	nd	nd
ORS 1595	Koutiala	Dolique/maïs	M.Bani Oriental	1	1	-	+	+	+++
ORS 2351	Koutiala	Jachère	M.Bani Oriental	6	nd	-	+	+	+++
ORS 2352	Koutiala	Jachère	M.Bani Oriental	nd	1	-	+	+	+
ORS 2357	Koutiala	Jachère	M.Bani Oriental	6	2	-	+	+	+++
ORS 2348	Gouani	Jachère	Bani Occidental	6	2	-	+	+	+++
ORS 2349	Gouani	Jachère	Bani Occidental	nd	nd	-	+	+	+++
ORS 2350	Gouani	Jachère	Bani Occidental	nd	2	-	+	+	+++
ORS 2368	Gouani	Jachère	Bani Occidental	sep	nd	-	+	+	+
ORS 2353	Lagassagou	Jachère	Plaine du Gondo	nd	2	-	+	+	+
ORS 2354	Lagassagou	Jachère	Plaine du Gondo	nd	nd	-	+	+	+++
ORS 2355	Lagassagou	Jachère	Plaine du Gondo	nd	2	-	+	+	+
ORS 2356	Lagassagou	Jachère	Plaine du Gondo	nd	2	-	+	+	+++
ORS 2358	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	nd	nd	-	+	+	+
ORS 2359	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	4	4	-	-	-	-
ORS 2360	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	sep	nd	-	-	+	+
ORS 2361	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	5	nd	-	-	+	+
ORS 2362	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	5	1	-	-	+	+
ORS 2363	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	4	3	-	+	+	+
ORS 2364	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	4	3	-	+	+++	+
ORS 2365	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	sep	3	-	-	+	+
ORS 2366	Bel-Air	Station exp.	Dakar (S)	4	3	-	-	+	+
TAL 309	NiFTAL	<i>M. africanum</i>	Zimbabwe	Brady	4	-	+	+	+++
TAL 1380	NiFTAL	<i>Crot. paulina</i>	Brésil	Brady	4	-	+	+	+
TAL 569	NiFTAL	<i>Cajanus cajan</i>	Zimbabwe	Brady	1	-	+	+	+
TAL 850	NiFTAL	<i>Crotalaria</i> sp.	Malaisie	Brady	1	-	+	+	+
ORS 1600	Marondéra	<i>Dolique</i>	Zimbabwe	sep	sep	-	+	+	+++

^a Station exp. : Station expérimentale. *Crot.* : *Crotalaria* ; ^b M. Bani oriental : Moyen Bani Oriental ; S : Sénégal ; ^c sep : position séparée ; nd : non déterminé ; ^d - : pas de croissance. + : faible croissance. ++ : croissance moyenne. +++ : forte croissance ; 1, 2, 3, 4 ; 5 et 6 : différents groupes de souches en SDS-PAGE et de sensibilité aux antibiotiques ; Brady. : *Bradyrhizobium*.

Analyse des protéines totales par électrophorèse sur gel de polyacrylamide en présence de dodécyl sulfate de sodium

L'analyse des protéines totales par électrophorèse sur gel de polyacrylamide en présence de dodécyl sulfate de sodium (S.D.S.-Page) a été effectuée par la méthode de Laemmli (1970) légèrement modifiée (De Lajudie *et al.*, 1994). Les profils électrophorétiques de trente-quatre isolats comparés à soixante et onze souches de références ont été groupés par analyse numérique en utilisant le logiciel GelCompar 2.2 (Vauterin & Vauterin, 1992). Le degré de similarité entre paires de profils a été exprimé par le coefficient de corrélation de Pearson converti en pourcentage (Pot *et al.*, 1989; 1994).

Résultats

Constitution de la collection de souches

Trente-deux isolats ont été obtenus de nodules de *D. lablab* (Tableau I) : vingt-trois proviennent de plusieurs sites au Mali sur lesquels différents types de culture étaient pratiqués : dolique en association avec le maïs, jachères naturelles âgées de un à vingt ans ; neuf souches ont été isolées de nodules formés sur des plantes cultivées sur le sol de la station expérimentale de Bel-Air (Sénégal).

Caractéristiques morphologiques et de croissance des isolats

La majorité des isolats provenant de sols du Mali forment, au bout de trois jours, de grosses colonies sur milieu *yeast extract mannitol agar*. Les bactéries isolées de nodules de dolique cultivé en association avec du maïs ont une forme de gros bâtonnets aux extrémités plus ou moins arrondies ; les colonies formées sont blanchâtres et présentent un aspect gommeux. Celles formées par les isolats des sols des jachères naturelles sont plus muqueuses et présentent un aspect jaune-orangé ; les bactéries observées sont de petits bâtonnets mobiles. Trois isolats du Mali forment des colonies plus petites, isolées, avec des bactéries plus allongées. La majorité des isolats (7 sur 9) du sol de Bel-Air forment, après un temps un peu plus long, de petites colonies de couleur beige très souvent isolées. Tous les isolats de ce site sont des bactéries en forme de petits bâtonnets mobiles. Le temps de génération pour les cinq souches étudiées est compris entre trois à quatre heures.

Spécificité d'hôte

L'ensemble des isolats forme des nodules sur *D. lablab* et forme parfois des pseudo-nodules (nodules non efficients). Les autres plantes tests ne sont pas nodulées, excepté *Phaseolus vulgaris* avec la souche ORS 2368 ; en revanche, une fréquente pseudo-nodulation est observée.

Sensibilité à l'acidité

Les différents isolats testés présentent une tolérance variable à l'acidité (tabl. I). Globalement, les isolats obtenus à partir de nodules récoltés au niveau d'associations dolique-maïs présentent une tolérance aux différents pH : cinq de ces isolats sont capables de croître à pH 3,5. À l'inverse, la tolérance à l'acidité des souches isolées de *D. lablab* du site de Bel-Air est dans l'ensemble plus restreinte : aucune ne se développe à pH 3,5, et seules trois souches sur neuf tolèrent un pH 4,5.

Sensibilité aux antibiotiques

Les vingt-neuf souches testées se répartissent en quatre groupes principaux (Figure 1). Le groupe I est constitué de quatorze souches ayant une grande sensibilité à la kanamycine, une sensibilité intermédiaire à la gentamycine (Gm) et une grande résistance au chloramphéni-

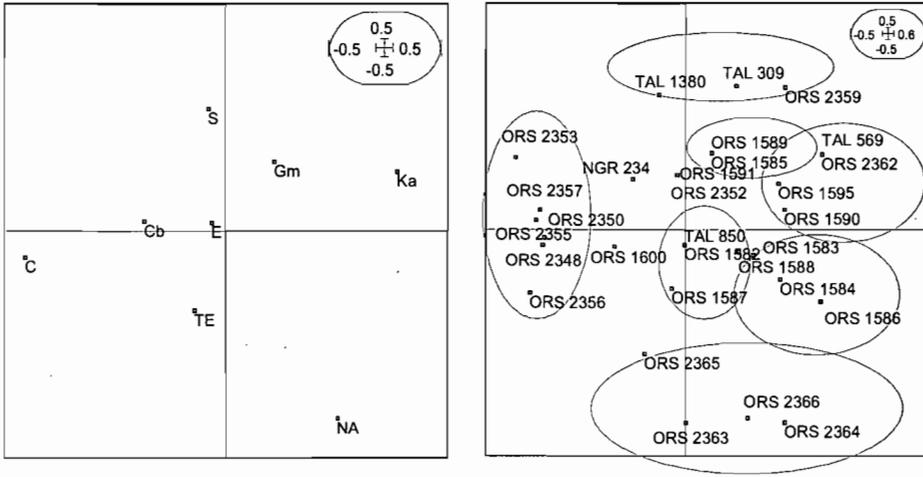


Figure 1. Regroupement des souches de rhizobium de *Dolichos lablab* en fonction de leur sensibilité à huit antibiotiques : chloramphénicol : **C** (30 µg); streptomycine : **S** (10 µg); carbénicilline : **Cb** (100 µg) tétracycline : **TE** (30 µg); érythromycine : **E** (15 µg); gentamycine : **Gm** (10 µg); acide nalidixique : **NA** (30 µg); kanamycine **Ka** : (30 µg).

col. Il inclut des souches à sensibilité intermédiaire vis-à-vis de la majorité des antibiotiques testés et comprend la majorité des souches isolées de l'association dolique-maïs. Le groupe 2 est constitué de six isolats provenant de jachères, sensibles au chloramphénicol (C) et résistants à la kanamycine (Ka). Le groupe 3 est formé uniquement de souches isolées à partir des sols de Bel-Air, sensibles à l'acide nalidixique (NA) et à la tétracycline (TE), résistantes à la streptomycine (S) et à l'érythromycine (E). Le groupe 4 comporte trois souches seulement, dont deux de référence (TAL 1380, TAL 309) résistantes à l'érythromycine, à la tétracycline, à l'acide nalidixique et au chloramphénicol et présentant une sensibilité souvent intermédiaire à la streptomycine, à la gentamycine et à la carbénicilline.

SDS-PAGE

Les souches isolées de *D. lablab* se répartissent en six petits groupes de deux à six souches, distincts des soixante et onze souches de référence (Figure 2). Trois groupes (1, 2 et 3) proviennent exclusivement du site de Koutiala, et ont été isolés de doliques cultivés en association avec le maïs. Les groupes 4 et 5 sont constitués de souches isolées de nodules de dolique cultivé dans la station expérimentale de Bel-Air au Sénégal. Les souches du groupe 4 sont très proches de *Agrobacterium biovar* 1. Le groupe 6 n'est formé que de souches isolées de nodules de dolique obtenus à partir de sols de différentes jachères. Les souches restantes sont très éloignées les unes des autres et de celles de références.

Discussion

Les isolats obtenus à partir de nodules de *D. lablab* de différentes provenances présentent une morphologie caractéristique des rhizobiums; ils sont capables d'induire la nodulation de *D. lablab* et peuvent donc être considérés comme appartenant à la famille des *Rhizobiaceae*. Leur spectre d'hôte ne semble pas très large, puisque dans nos conditions ils ne nodulent que le dolique et pas les autres légumineuses testées (*Vigna unguiculata*, *Macroptilium atropurpureum*, *Stylosanthes hamata* et *Phaseolus vulgaris* c. v. Phenomene), con-

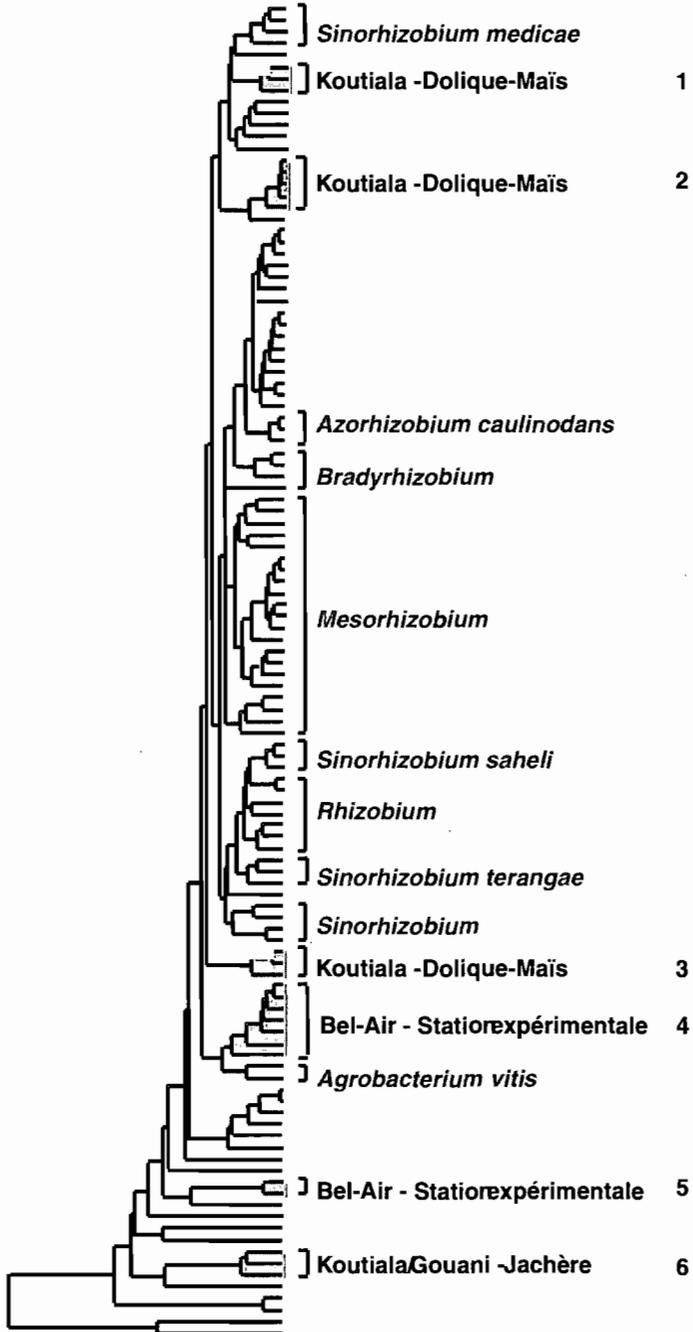


Figure 2. Dendrogramme montrant les relations entre les profils électrophorétiques des protéines totales de 24 souches isolées de *D. lablab* comparées à 71 souches de référence.

trairement à la souche NGR 234, également isolée de *Lablab purpureus* (L) Sweet, qui est capable de noduler plus de cent légumineuses différentes (Lewin *et al.*, 1987). L'apparition fréquente de pseudo-nodules rejoint les résultats obtenus pour diverses souches à croissance rapide isolées de dolique, notamment la NGR 234 (Trinick, 1980; Relic *et al.*, 1993). Ces auteurs ont pu observer que cette formation de pseudo-nodules dépendait de la concentration de l'inoculum.

Des vitesses de croissance variables ont été rapportées pour des souches de rhizobiums isolées de *D. lablab*. Certaines, dont la NGR 234, sont à croissance rapide (Trinick, 1980), d'autres sont à croissance lente (Trinick & Hadobas, 1989). L'observation de la croissance sur boîte de Petri et la détermination du temps de génération de cinq souches en milieu liquide *yeast extract mannitol* montrent que toutes les souches que nous avons isolées de *D. lablab* peuvent être classées dans le groupe des rhizobiums à croissance rapide. L'analyse globale de la résistance intrinsèque aux antibiotiques permet des regroupements cohérents avec la taxonomie des rhizobiums (Beynon *et al.*, 1980; Graham *et al.*, 1991; Novikova *et al.*, 1994; Madrzak *et al.*, 1995; Xu *et al.*, 1995; Amarger *et al.*, 1997; Chen *et al.*, 1997). En comparant les résultats obtenus à ceux de ces auteurs, la majorité de nos isolats présente globalement une sensibilité aux antibiotiques la rapprochant des rhizobiums à croissance rapide. L'analyse des profils de protéines totales par S.D.S.-page confirme également cette affirmation pour certaines souches. C'est le cas notamment pour les souches formant le groupe 4, isolées de nodules récoltés à Bel-Air, qui sont très proches de *Agrobacterium biovar 1*. Cependant, l'analyse des profils de protéines totales et de la résistance aux antibiotiques ne permet pas de positionner précisément les isolats obtenus par rapport aux espèces connues de rhizobiums, car les groupes mis en évidence sont nettement différents de ces espèces déjà décrites. Ces résultats confirment les observations faites auparavant par Yattara (1994) sur un petit nombre de souches de rhizobiums isolés de *D. lablab*, qui avaient montré l'existence de groupes nouveaux, par analyse des protéines totales et RAPD. La position taxonomique exacte de ces groupes nouveaux devra être précisée par d'autres techniques faisant appel, en particulier, à l'analyse de l'ADN ribosomal 16S (Wayne *et al.*, 1987; Graham *et al.*, 1991; Vandamme *et al.*, 1996).

En revanche, la résistance aux antibiotiques et la comparaison des profils électrophorétiques des protéines par S.D.S.-Page permettent dès à présent de mettre en évidence une corrélation entre le regroupement des isolats et leur origine. Les isolats se répartissent en trois grands groupes de résistance aux antibiotiques (Tableau I), correspondant globalement à leurs trois origines différentes : sols de Koutiala présentant des cultures associées dolique-maïs, sols de jachère et sol de Bel-Air. L'analyse des profils protéiques permet des regroupements plus fins, mais confirme cette observation : les groupes S.D.S.-Page 1, 2 et 3 ne contiennent que des souches isolées de doliques cultivés en association avec du maïs à Koutiala. De même les six souches des groupes 4 et 5 proviennent toutes du sol de la station expérimentale de Bel-Air. Une étude plus approfondie sera nécessaire pour déterminer si ces regroupements correspondent à des différences d'adaptation aux conditions environnementales. Une première information est fournie par l'analyse de la sensibilité des isolats à l'acidité. Une grande disparité existe parmi les isolats pour leur capacité de se développer à pH acide. Cependant, on peut noter une meilleure capacité globale des souches isolées des cultures dolique-maïs (cinq étant capables de croître à pH 3,5), alors que les souches isolées de la station expérimentale de Bel-Air présentent globalement une plus grande sensibilité aux pH acides. Ces résultats sont à mettre en parallèle avec les pH mesurés dans ces sols : les sols de la région de Koutiala présentent un pH compris entre cinq et six, qui peut être lié à l'effet acidifiant des engrais chimiques fréquemment utilisés (van der Pol & Traoré, 1993). À l'inverse, le pH du sol de la station expérimentale de Bel-Air utilisé pour cette expérience est de 7,7, ce qui pourrait expliquer la moins grande aptitude des isolats de cette provenance à se développer en milieu acide.

Cette étude de la diversité de rhizobiums isolés de nodules de dolique au Mali et au Sénégal montre l'existence de groupes de souches dont la position taxonomique exacte reste à préciser. Une corrélation apparaît entre les regroupements obtenus et l'origine des isolats. Dans la perspective de l'inoculation du dolique avec des souches de rhizobiums sélectionnées, il apparaît indispensable de poursuivre cette étude en déterminant l'effet de facteurs environnementaux sur ces différents groupes, en particulier au Mali dans la zone de la Compagnie malienne pour le développement des textiles (C.M.D.T.) où les pratiques culturales, notamment l'utilisation fréquente d'engrais et de pesticides, entraînent une évolution rapide des sols.

Conclusion

L'étude a permis de :

- disposer d'une collection de trente-deux souches de rhizobiums de *Dolichos lablab* en majorité à croissance rapide ;
- mettre en évidence l'existence de groupes de souches différentes des souches connues, dont la position taxonomique reste à préciser, et une certaine corrélation entre ces groupes et l'origine des souches.

Remerciements

Ce travail a été financé par le projet du Fonds européen pour le développement 7 ACPRPR 269 (sous contrat d'assistance) ; il a bénéficié de l'appui du Laboratoire de microbiologie commun à l'Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom), à l'Institut sénégalais de recherches agricoles (Isra), à l'Université Cheikh-Anta-Diop et au Cirad-Fo-rêt, de Dakar. Nous remercions également l'Unesco et sa division des sciences de base ; Les auteurs tiennent particulièrement à remercier le Docteur Charles Sloger, de l'Usaid (*Office of Agriculture and Food Security, University of Hawaii NifTAL*) et Messieurs Joseph Rourk et R. Martin Bruce, du *Centre Nitrogen Fixation Tropical Agriculture Legume* (NifTAL center, Paia, HI) qui leur ont fourni les souches testées.

Références

- Amarger N., Macheret V. & Laguere G. (1997). « *Rhizobium gallicum* sp. nov. and *Rhizobium giardenii* sp. nov., from *Phaseolus vulgaris* nodules », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 47 : pp. 996-1006.
- Beynon J.L. & Josey D.E. (1980). « Demonstration of heterogeneity in a natural population of *R. phaseoli* using variation in intrinsic antibiotic resistance », *J. Gen. Microbiol.*, n° 118 : pp. 437-442.
- CA-S.F.M. (comité de l'antibiogramme de la société française de microbiologie) (1996). « Valeurs critiques pour l'antibiogramme », *Bull. Soc. Fr. Microbiol.*, n° 11 : pp. 315-320.
- Chen W.X., Tan Z.Y., Gao J.L., Li Y. & Wang E.T. (1997). « *Rhizobium hainanense* sp. nov., isolated from tropical legumes », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 47 : pp. 870-873.
- De Lajudie Ph., Willems A., Pot B., Dewettinck D., Maestojuan G., Neyra M., Collins M.D., Dreyfus B.L., Kersters K. & Gillis M. (1994). « Polyphasic taxonomy of Rhizobia : emendation of genus *Sinorhizobium* and description of *Sinorhizobium meliloti* comb. nov. ; *Sinorhizobium sahari* sp. nov., and *Sinorhizobium teranga* sp. nov. », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 44 : pp. 715-733.
- De Lajudie Ph., Willems A., Nick G., Moreira F., Moulouba F., Hoste B., Torck U., Neyra M., Collins M.D., Lindström K., Dreyfus B.L. & Gillis M. (1998). « Characterization of tropical tree rhizobia and description of *Mesorhizobium plurifarum* sp. nov. », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 48 : pp. 369-382.

- Graham P.H., Sadowsky M.J., Keyser H.H., Barnett Y.M., Bradley R.S., Cooper J.E., De Ley D.J., Jarvis B.D.W., Roslycky E.D., Strijdom B.W. & Young J.P.W. (1991). « Proposed minimal standards for the description of new genera and species of root and stem nodulating bacteria », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 41 : pp. 582-587.
- Laemmli U.K. (1970). « Cleavage of structural protein during assembly of the head of bacteriophage T4 », *Nature*, n° 227 : pp. 680-685.
- Lewin A., Rosenberg C., Meyer H., Wong C.H., Nelson L., Manen J.F., Stanley J., Dowling D.N., Dénarié J. & Broughton W.J. (1987). « Multiple host-specificity loci of the broad host-range *Rhizobium* sp. NGR 234 selected using the widely compatible legume *Vigna unguiculata* », *Plant Mol. Biol.*, n° 8 : pp. 447-459.
- Madzrak C., Golinka B., Krolczak J., Pudelko K., Lazewska D., Lampka B. & Sadowska M.J. (1995). « Diversity among field population of *Bradyrhizobium japonicum* in Poland », *Appl. Environ. Microbiol.*, n° 61 : pp. 1194-1200.
- Novikova N.I., Pavlova E.A., Vorobjev N.I. & Limeshchenko E.V. (1994). « Numerical taxonomy of *Rhizobium* Strain from legumes of the temperate zone », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 44 : pp. 734-742.
- Pot B., Gillis M., Hoste B., Van De Volde A., Bekaert F., Kersters K. & De Ley J. (1989). « Intra and intergeneric relationships of the genus *Oceanospirillum* », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 39 : pp. 23-34.
- Pot B., Vandamme P. & Kersters K. (1994). « Analysis of electrophoresis whole organism protein fingerprints », in Goodfellow & O'donnel (éd., 1994), *Chemical methods in bacterial systematics*, Chichester, John Wiley and Sons : pp. 493-521.
- Relic B.F., Talmont J., Kopcinsk A., Golinowski W., Promé J.-C. & Broughton W.J. (1993). « Biological activity of *Rhizobium* sp. NGR 234 Nod-factors on *Macroptilium atropurpureum* », *Molecul. Plant Microbe Interact.*, n° 7 : pp. 1-6.
- Somasegaran P. (1993). *Abridged catalogue of Rhizobia from the collection of the NifTAL Microbiological Resource Center*, Paia, Hawaii, University of Hawaii, 14 p.
- Trinick M.J. (1980). « Relationships amongst the fast-growing rhizobia of *Lablab purpureus*, *Leucaena leucocephala*, *Mimosa* spp., *Acacia farnesiana* and *Sesbania grandiflora* and their affinities with other rhizobial groups », *J. Appl. Bacteriol.*, n° 49 : pp. 39-53.
- Trinick M.J. & Hadobas P.A. (1989). « Effectiveness and competition for nodulation of *Vigna unguiculata* and *Macroptilium atropurpureum* with *Bradyrhizobium* from *Parasponia* », *Can. J. Microbiol.*, n° 35 : pp. 1156-1163.
- Vandamme P., Pot B., Gillis M., De Vos P., Kersters K. & Swings J. (1996). « Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics », *Microbiol. Rev.*, n° 60 : pp. 407-438.
- Van Der Pol F. & Traore B. (1993). « Soil nutrient depletion by agricultural production in Southern Mali », *Fertilizer Research*, n° 36 : pp. 79-90.
- Vauterin L. & Vauterin P. (1992). « Computer-aided objective comparison of electrophoresis patterns for grouping and identification of microorganism », *Eur. Microbiol.*, n° 1 : pp. 37-41.
- Vincent J.M. (1970). « A manual for the practical study of root. nodule bacterial », in Biol. Programme (I.P.B.), n° 15, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 164 p.
- Wayne L.G., Brenner D.J., Colwell R.R., Grimont P.A.D., Kandler O., Krichevsky M.I., Moore L.H., Moore W.E.C., Murray R.G.E., Stackebrandt E., Starr M.P. & Truper H.G. (1987). « Report of the Ad Hoc Committee on Reconciliation for Approches to Bacterial Systematic », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 37 : pp. 463- 464.
- Xu L.M., Ge C., Cui Z., Li J. & Fan M. (1995). « *Bradyrhizobium liaoningense* sp. nov., isolated from the root nodules of soybeans », *Int. J. Syst. Bacteriol.*, n° 45 : pp. 706-711.
- Yattara I.I. (1994). *Étude et Caractérisation par SDS/PAGE et RAPD des rhizobiums (s.l.) de Dolichos lablab Linn., de Vigna unguiculata (L.) Walp. et de Acacia albida Del. provenant de 3 zones agro-écologiques du Mali*, mém. D.E.A., Dakar, Université Cheikh-Anta-Diop, 52 p.
- Yattara I.I. (1997). *Les rhizobia des jachères : étude écologique et valorisation pour l'amélioration de la fertilité des sols au Mali : évaluation in situ de la performance des souches de rhizobiums sélectionnées sur le comportement de 5 légumineuses en plantation pour l'amélioration de la jachère en zone soudanienne sud au Mali*, Rapport Scientifique 1997, Projet FED 7 ACP. RPR 269, Bamako, IER-Orstom, 33 p.

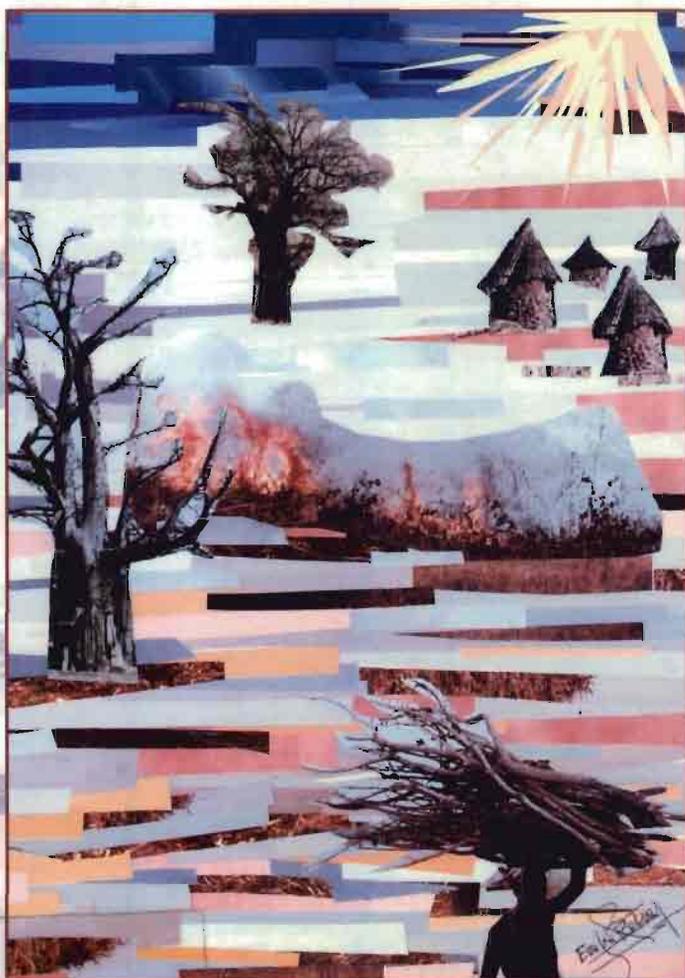
La jachère en Afrique tropicale

Rôles, Aménagement, Alternatives

Ch. Floret et R. Pontanier

Volume 1

Actes du Séminaire international, Dakar, 13-16 avril 1999



La jachère en Afrique tropicale.
Rôles, aménagement, alternatives

Fallows in tropical Africa.
Roles, Management, Alternatives

Volume I

Actes du Séminaire international

Dakar, 13-16 avril 1999

Proceedings of the International Seminary

Dakar, Avril 13-16, 1999

Édité par

Ch. Floret et R. Pontanier



ISBN : 2-7099-1442-5

ISBN : 2-7420-0301-0

Éditions John Libbey Eurotext

127, avenue de la République, 92120 Montrouge, France

Tél : (1) 46.73.06.60

e-mail: contact@john-libbey.eurotext.fr

[http : www.john-Libbey.eurotext.fr](http://www.john-Libbey.eurotext.fr)

John Libbey and Company Ltd

163-169 Brompton Road,

Knightsbridge,

London SW3 1PY England

Tel : 44(0) 23 80 65 02 08

John Libbey CIC

CIC Edizioni Internazionali

Corso Trieste 42

00198 Roma, Italia

Tel. : 39 06 841 26 73

© John Libbey Eurotext, 2000, Paris