

B. Dreyfus et Y. Dommergues
 ORSTOM B.P. 1386 Dakar, Sénégal
 et BSSFT (ORSTOM/CTFT) 45bis Avenue de la Belle Gabrielle
 94736 Nogent-sur-Marne Cedex, France

1. RHIZOBIUM ASSOCIÉS

1.1. Rappel taxonomique.

En dehors des bactéries qui forment les nodules sur les tiges de *Sesbania rostrata*, et qui constituent un groupe très particulier, on admet maintenant que les bactéries qui forment des nodules sur le système racinaire des légumineuses appartiennent à deux genres: *Rhizobium* (sensu stricto) et *Bradyrhizobium* (Jordan, 1982, 1984; Elkan, 1984). Toutes les souches de *Rhizobium* sont à croissance rapide, le genre *Rhizobium* comprenant quatre espèces: *R. leguminosarum*, *R. meliloti*, *R. loti*, et *R. fredii*. L'espèce *R. leguminosarum* résulte de la fusion des trois espèces connues antérieurement sous les noms de *R. trifolii*, *R. phaseoli*, et *R. leguminosarum* (in Jarvis et al., 1986). *R. fredii* est une nouvelle espèce de *Rhizobium* qui nodule le soja (Scholla et Elkan, 1984).

Le genre *Bradyrhizobium* comprend toutes les souches à croissance lente formant le complexe de souches connu antérieurement sous le nom de *Rhizobium* du Vigna (cowpea miscellany), ainsi que *Bradyrhizobium japonicum* (désigné antérieurement sous le nom de *Rhizobium japonicum*).

Jusqu'à présent, on admettait que la plupart des bactéries fixatrices d'azote nodulant les légumineuses tropicales faisaient partie du complexe Vigna. En fait, ces bactéries peuvent être soit des *Rhizobium* (sensu stricto), soit des *Bradyrhizobium*.

Beaucoup de souches à croissance rapide ont déjà été isolées d'arbres tropicaux appartenant aux genres suivants: *Acacia*, *Leucaena*, et *Sesbania*. Une étude taxonomique en cours au laboratoire ORSTOM de Dakar montre que ces souches sont très voisines des souches tempérées à croissance rapide et qu'en conséquence elles peuvent être incluses dans le groupe des *Rhizobium* (sensu stricto).

1.2. Rappel concernant le concept de spécificité

Il convient de faire une distinction entre la spécificité relative à la nodulation et la spécificité relative au potentiel fixateur d'azote. Le premier type de spécificité est connu depuis de nombreuses années. Il est bien établi que les plantes hôtes présentent des degrés de spécificité variable, les espèces nodulant de nombreux types de souches étant désignées sous le terme de non-spécifiques (en anglais: promiscuous). Il est probable que les espèces les moins spécifiques appartiennent au groupe 1 des légumineuses ligneuses défini ci-après.

Le concept de spécificité relative au potentiel fixateur d'azote découle des recherches effectuées par Date et Halliday (1980) sur une série d'espèces et de cultivars de *Stylosanthes*. Nous avons trouvé que ce concept peut s'appliquer à des arbres fixateurs d'azote, tel qu'*Acacia seyal*. Cette espèce ligneuse nodule également bien avec des souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium*; mais, en général, elle fixe l'azote activement seulement avec des souches de *Rhizobium*.

1.3. Application au cas des légumineuses ligneuses sahéliennes et soudanaises.

On peut classer ces légumineuses en trois groupes suivant leur aptitude à noduler et fixer l'azote (les souches fixant l'azote étant désignées sous le terme de souches effectives) avec *Rhizobium* et *Bradyrhizobium* (Dreyfus et Dommergues, 1981):

(i) arbres du groupe 1, nodulant effectivement avec *Bradyrhizobium*, par exemple *Acacia albida*, *Dalbergia melanoxylon*, *D. sisso*, *Prosopis africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Gliricidia sepium*;

(ii) arbres du groupe 2, nodulant effectivement avec *Rhizobium*, par exemple *Acacia nilotica* (var. *nebebe* et *tomentosus*), *A. raddiana*, *A. senegal*, *Prosopis juliflora*;

(iii) arbres du groupe 3, nodulant à la fois avec les deux genres de bactéries symbiotiques, *Rhizobium* et *Bradyrhizobium*, par exemple *Acacia seyal*, *A. sieberana*.

Il est probable qu'à l'avenir l'on sera amené à réviser cette classification, car l'on a trouvé que des plantes antérieurement considérées comme nodulant soit seulement avec des souches de *Rhizobium* soit seulement avec des souches de *Bradyrhizobium* pouvaient effectivement noduler avec les deux types de souches. C'est ce que l'on a constaté pour *Acacia senegal* et *Leucaena leucocephala*. C'est ainsi que cette dernière espèce, qui nodule généralement avec *Rhizobium*, peut noduler occasionnellement avec *Bradyrhizobium* (Dreyfus et Dommergues, 1981; Sangina et al., 1986).

2. LES PLANTES HÔTES

La famille des légumineuses comprend trois sous-familles: Mimosoïdées, Césalpinoïdées et Papilionoïdées. En règle générale, les membres de la sous-famille des Césalpinoïdées, qui se trouvent presque exclusivement sous les tropiques, ne nodulent pas. C'est ainsi que sont dépourvues de nodules six espèces de *Cassia*, dont *Cassia siamea* (Halliday, 1984). Il y a des exceptions à cette règle: on sait par exemple que *Cordeauxia edulis* nodule. Presque toutes les Mimosoïdées, arbres ou arbustes que l'on rencontre fréquemment sous les tropiques, arides ou humides, nodulent. Il y a toutefois certaines exceptions telles que *Parkia biglobosa*, qui ne nodule pas.

Presque toutes les Papilionoïdées, que l'on rencontre dans le monde entier, souvent comme plantes herbacées ou arbustes, sont nodulées. On trouvera des informations précises sur l'aptitude à noduler des légumineuses dans l'ouvrage remarquable d'Allen et Allen (1984) et dans des revues telles que celle de Halliday (1984).

On a tenté de classer un certain nombre d'arbres fixateurs d'azote originaires d'Afrique ou exotiques suivant leurs caractéristiques de nodulation (Tableau). On admet, en général, que les légumineuses ligneuses tropicales sont beaucoup moins spécifiques que les légumineuses tempérées (Halliday, 1985). En fait, le caractère de non-spécificité des arbres fixateurs d'azote varie suivant l'espèce considérée, certaines étant indiscutablement non-spécifiques (par exemple *Acacia albida*), alors que d'autres sont nettement spécifiques, par exemple *Leucaena leucocephala*. En général, les plantes hôtes qui nodulent avec des souches à croissance rapide, c'est à dire avec des *Rhizobium*, sont plus spécifiques que celles qui nodulent avec des souches à croissance lente, c'est à dire des

Bradyrhizobium ou simultanément avec des *Rhizobium* et des *Bradyrhizobium* (Tableau).

Dans les régions arides ou semi-arides, on observe souvent une bonne nodulation en pépinière, mais les nodules sont très rares ou absents au champ, probablement en raison de la sécheresse qui inhibe la nodulation (Felker, 1984).

Les espèces de légumineuses fixatrices d'azote dans la zone sahélienne et dans la zone soudanienne qui semblent les plus prometteuses sont les suivantes:

Acacia albida, *A. raddiana* et *A. senegal*

Ces *Acacia*, originaires d'Afrique, jouent un rôle important en agroforesterie et en tant que source de bois et de fourrage.

Malheureusement ils semblent avoir un potentiel fixateur d'azote relativement faible. Toutefois ce potentiel pourrait être amélioré en exploitant la variabilité génétique considérable de ces espèces.

Acacia holosericea

Originnaire d'Australie, cette espèce nodule assez abondamment avec *Bradyrhizobium*, mais la fixation d'azote est relativement faible (Cornet et al., 1985), souvent en raison d'attaques de nématodes.

Albizia lebbek

On observe des nodules perennes de grande taille sur cet arbre très largement introduit dans tous les pays tropicaux, mais on n'a aucune information sur son potentiel fixateur d'azote.

Prosopis sp.

D'après une revue récente (Felker, 1984), le potentiel fixateur d'azote de certaines espèces de ce genre serait de l'ordre de 20 à 40 kg N₂ fixé ha⁻¹ an⁻¹ chiffre assez important pour les zones arides ou semi-arides. Mais on ne connaît pas encore bien le potentiel fixateur d'azote de nombreuses espèces; en outre, il semble y avoir des différences importantes à ce point de vue entre les populations d'arbres au sein d'une même espèce.

CLASSIFICATION DE LEGUMINEUSES LIGNEUSES DE L'AFRIQUE DE L'OUEST
 EN FONCTION DE LEUR SPECIFICITE
 (d'après Dreyfus et Dommergues, 1981)

| Groupes | Espèces | Spécificité ⁽¹⁾ |
|---|------------------------------|----------------------------|
| Groupe 1 (nodulant avec <i>Bradyrhizobium</i>) | <i>Acacia albida</i> | P |
| | <i>Acacia holosericea</i> | P |
| | <i>Acacia sieberana</i> | S |
| | <i>Prosopis africana</i> | P |
| Groupe 2 (nodulant avec <i>Rhizobium</i>) | <i>Acacia farnesiana</i> | S |
| | <i>Albizia lebbek</i> | S |
| | <i>Acacia nilotica</i> | S |
| | <i>Acacia raddiana</i> | S |
| | <i>Acacia senegal</i> | S |
| | <i>Leucaena leucocephala</i> | S |
| | <i>Prosopis juliflora</i> | S |
| | <i>Sesbania sp.</i> | S |
| Groupe 3 (nodulant avec <i>Rhizobium</i> et <i>Bradyrhizobium</i>) | <i>Acacia seyal</i> | S |

(1) S: spécifique ; P: non-spécifique (promiscuous)

REFERENCES

- Allen, O.N. and Allen, E.K. (1981). The Leguminosae. A source book of characteristics, uses, and nodulation. University of Wisconsin Press, Madison.
- Cornet, F., Otto, C., Rinaudo, G., Diem, H.G. and Dommergues, Y. (1985). Nitrogen fixation by Acacia holosericea grown in field-simulating conditions. Oecol. Plant. 6, 211-218.
- Date, R.A., Halliday, J. (1980). Relationships between rhizobium and tropical forage legumes. In Advances in legume science (eds R.J. Summerfield and A.H. Bunting) pp. 597-601. Royal Botanical Gardens Kew.
- Dreyfus, B., and Dommergues, Y.R. (1981). Nodulation of Acacia species by fast- and slow-growing tropical strains. Appl. Environ. Microbiol. 41, 97-9.
- Elkan, G.H. (1984). Taxonomy and metabolism of Rhizobium and its genetic relationships. In Biological nitrogen fixation, ecology, technology, and physiology (ed. M. Alexander) pp. 1-38. Plenum Press, New York.
- Felker, P. (1984). Legume trees in semi-arid and arid areas. Pesq. Agropec. Bras. Brasilia 19, 47-59.
- Halliday, J. (1984). Integrated approach to nitrogen-fixing tree germplasm development. Pesq. Agropec. Bras. Brasilia 19, 91-117.
- Halliday, J. (1985). Biological nitrogen fixation in tropical agriculture. In Nitrogen fixation research progress (eds H.J. Evans, P.J. Bottomley and V.E. Newton) pp.675-81. Nijhoff/Junk, The Hague.
- Jarvis, B.D.W., Gillis, M. and De Ley, J. (1986). Intra- and intergeneric similarities between ribosomal ribonucleic acid cistrons of Rhizobium, Bradyrhizobium and some related bacteria. Int. J. System. Bacteriol. 36, 129-138.
- Jordan, D.C. (1982). Transfer of Rhizobium japonicum Buchanan 1980 to Bradyrhizobium gen. nov., a genus of slow-growing root nodule bacteria from leguminous plants. Int. J. Syst. Bacteriol. 32, 136-9.
- Jordan, D.C. (1984). International committee on systematic bacteriology. Subcommittee on the taxonomy of Agrobacterium and Rhizobium. Int. J. Syst. Bacteriol. 34, 248.
- Sanginga, N., Mulongoy, K. and Ayanaba, A. (1986). Evaluation of indigenous strains of Rhizobium for Leucaena leucocephala (Lam.) De Wit in Nigerian conditions. In Manuscript reports. Proc. Seminar on Nitrogen-Fixing Trees Dakar March 1986. IDRC, Ottawa (in press).

Scholla, M.H. and Elkan, G.H. (1984). Rhizobium fredii sp. nov., a fast growing species that effectively nodulates soybean. Int. J. Syst. Bacteriol. 34, 283-6.