

ETUDE DE LA NODULATION DES LEGUMINEUSES
PASTORALES AUTOCHTONES DES REGIONS ARIDES DE TUNISIE*

H. JEDER*, P. de LAJUDIE**, B. DREYFUS**,
E. LE FLOC'H***, T. BEHAEGHE****,
M.S. ZAAFOURI* et N. AKRIMI*

ملخص :

مكنت الاستكشافات التي جرت بمختلف المناطق القاحلة التونسية من دراسة 42 أصلا وراثيا من عائلة البقوليات. وقعت معاينة تواجد العقد الجذرية وشكلها على جذور مختلف النباتات. لم يتم العثور على عقد على جذور شجرة الخروب. لأول مرة يقع تسجيل وجود عقد جذرية على 8 أصول وراثية. يعتبر الشكل الخارجي للعقد الجذرية أحد خاصيات الفصيلة النباتية العائلية وليس له ارتباط بالسلالة البكتيرية المثبتة "الريزوبيا".

Résumé :

Des prospections ont été conduites dans différents sites des régions arides de Tunisie. Ces prospections ont touché 42 taxons de la famille des légumineuses réparties en 39 *Fabaceae*, 2 *Mimosaceae* et une *Caesalpiniaceae*. Ces observations ont porté sur la présence/absence et la morphologie des nodules. Tous les taxons prospectés sont nodulés exceptée *Ceratonia siliqua*. La nodulation a été observée pour la première fois sur 8 taxons. La morphologie des nodules est caractéristique de l'espèce végétale et non de la souche de *Rhizobium*.

Mots clés : régions arides, légumineuses pastorales, fixation symbiotique, azote, nodulation.

Abstract :

Prospections in different arid regions were led forty two pastoral legume taxas, among which 39 of *Fabaceae*, 2 *Mimosoideae* and 1 *Cesalpinoideae* were concerned. Occurrence of nodulation and morphology of nodules were observed. Nonodules were found on *Ceratonia siliqua*. Nodulation is reported for the first time on 8 taxas. Nodule shapes are characteristic of legume specie but independent of *Rhizobium* strains.

1- INTRODUCTION

L'azote est un élément majeur qui joue un rôle fondamental dans la constitution

* Institut des Régions Arides

** Laboratoire de microbiologie ORSTOM Dakar, Sénégal

*** Faculté d'Agronomie, Université de Gent, Belgique

**** CEPE/CNRS Montpellier, France



010023979

Fonds Documentaire IRD

Cote: B *23979 Ex: 1

de la matière vivante. L'atmosphère est la principale réserve naturelle d'azote. Malheureusement cet azote moléculaire, en abondance considérable, n'est pas accessible à la plupart des êtres vivants. L'azote combiné est la seule forme d'azote biologiquement assimilable par les plantes et les animaux. La fixation symbiotique joue donc un rôle important dans le cycle de l'azote et dans l'écosystème tout entier puisqu'elle constitue la plus grande source d'azote combiné produit dans la nature (DREYFUS, 1982).

Ce phénomène est très important pour la production végétale car il permet de minimiser les dépenses, de réduire les apports d'engrais azotés et donc éviter les problèmes écologiques liés à l'usage de ces engrais.

La capacité de fixer l'azote est restreinte à environ 200 espèces bactériennes (de LAJUDIE, 1983). Parmi les bactéries autotrophes vis-à-vis de l'azote les symbioses *Rhizobium-légumineuses*, constituent un groupe dont l'importance est considérable, puisqu'elles peuvent fixer jusqu'à 350 kg/ha/an d'azote (HELLER, 1969).

Chez ces légumineuses fixatrices d'azote, la symbiose aboutit à la formation et au développement d'un organe nouveau, le nodule (ou la nodosité) qui est le siège de l'assimilation de l'azote moléculaire.

Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote, bien que constituant sur le plan morphologique et écologique, un groupe assez homogène, offrent cependant une certaine variation dans l'aptitude à réaliser la symbiose avec les différents genres de légumineuses (DUPUY, 1993). Chaque souche de *Rhizobium* ne peut former de nodules et fixer l'azote que sur un nombre limité d'espèces de légumineuses. Cette spécificité d'hôte a été depuis longtemps mise en évidence et a conduit à la constitution de groupes d'inoculation croisée pour les légumineuses et à la définition d'espèces de *Rhizobium* correspondantes (DREYFUS et DOMMERGUES, 1981).

Contrairement aux espèces tropicales, les légumineuses des régions arides méditerranéennes n'ont pas été sérieusement étudiées, du point de vue leur aptitude à la nodulation et de leur capacité à fixer l'azote atmosphérique. On estime en effet que moins de 20 % des légumineuses ont été examinées pour leur aptitude à noduler (GALIANA, 1990 ; De FARIA et coll., 1989).

Cette étude s'intègre dans un projet qui vise le rétablissement de la fertilité des sols des régions arides par l'accroissement du niveau de production des ressources végétales naturelles sur la base de l'utilisation de la symbiose *Rhizobium-légumineuses* arborescentes et herbacées. Cependant, le rôle et l'importance écologique de cette symbiose ne sont pas encore connus et les connaissances sur ces différents aspects sont très succinctes.

Dans le présent travail nous rapportons les données relatives à la nodulation des légumineuses pastorales autochtones des régions arides tunisiennes en conditions naturelles.

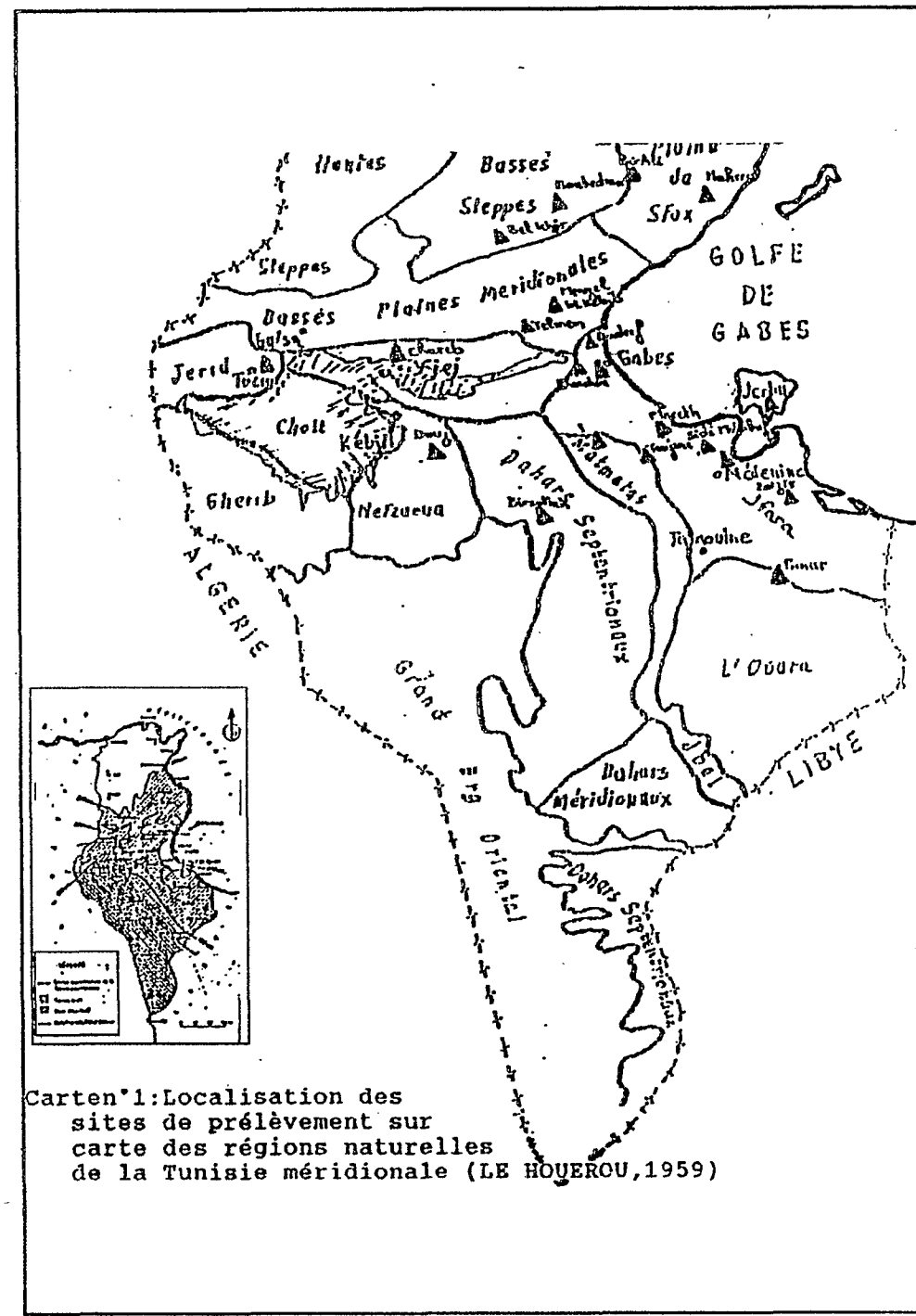


Tableau N°1 : Nodulation et morphologie des nodules des espèces prospectées

Espèce (1)	Type biologique (2)	Abondance de l'espèce(3)	Degré de nodulation (4)	Morphologie des nodules (5)	Sites de prospection (6)
<i>Acacia tortilis</i> (Forssk. Hayne) subsp. <i>raddiana</i> (Savi) Brenan	PhanérophYTE	Rare	+	Globulaire multilobée	Bouhedma
<i>Anthyllis henoniana</i> Batt.	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme	Bir Soltane
<i>Anthyllis tetraphylla</i> L.	Thérophyte	Rare	++	Fusiforme	Matmata
<i>Argyrobolium uniflorum</i> (Decne.) Jaub. et Spach	Chaméphyte	Commun	++	Fusiforme lobée	Bir Ali
<i>Astragalus armatus</i> Willd. - subsp. <i>tracacantoides</i> (Desf.) Maire	Chaméphyte	Très commun	+	Fusiforme lobée	Menzel Habib
<i>Astragalus tenuifolius</i> Maire	Hemicryptophyte	Rare	+	Globulaire	Oudref
<i>Astragalus caprinus</i> L. subsp. <i>lanigerus</i> (Desf.) Maire	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme lobée	Mareth
<i>Astragalus gombiformis</i> Pomel	Chaméphyte	Très rare	+	Fusiforme lobée	Bir Soltane
<i>Astragalus cruciatus</i> Link	Thérophyte	Commun	++	Fusiforme lobée	Chenchou
<i>Astragalus hamosus</i> L.	Thérophyte	Rare	+	Fusiforme	Bel Khir
<i>Astragalus gyzensis</i> Del.	Thérophyte	Rare	+	Fusiforme	Tozeur
<i>Calicotome villosa</i> (Poir.) Link. subsp. <i>villosa</i> Rouy	NanophanérophYTE	Commun	++	Coralloïde	Mareth Toujane
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	PhanérophYTE	Commun	-		Toujane Chenchou
<i>Coronilla scorpioides</i> (L.) Koch	thérophyte	Rare	+	Fusiforme	Jerba
<i>Ebenus pinnata</i> Aiton	Chaméphyte	Commun	++ +++	Fusiforme lobée	Matmata Mahres
<i>Genista microcephala</i> Cosson et Durieu	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme	Matmata
<i>Genista saharae</i> Cosson et Durieu	PhanérophYTE	Rare	+	Fusiforme	Tozeur
<i>Hedysarum spinosissimum</i> L.	Thérophyte	Commun	+	Fusiforme lobée	Tozeur
<i>Hedysarum carnosum</i> Desf.	Thérophyte	Commun	++	Fusiforme	Telmem
<i>Hippocrepis biconorta</i> Lois.	Thérophyte	Commun	++	Fusiforme lobée	Zarzis
<i>Lathyrus numidicus</i> Batt.	Thérophyte	Commun	+	Fusiforme	Jerba
<i>Lotus creticus</i> L.	Chaméphyte	Commun	+++	Globulaire	Bir Ali
<i>Lotus roudairei</i> Bonnet	Chaméphyte	Très rare	+	Globulaire	Chareb
<i>Lotophyllus argenteus</i> Link	Chaméphyte	Très rare	+	Globulaire	Jerba
<i>Medicago marina</i> (L.)	Chaméphyte	Rare	+	Globulaire	Jerba
<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal.	Thérophyte	Commun	+	Globulaire	Sidi Makhoulouf
<i>Medicago sativa</i> L.	Chaméphyte	Commun	+++	Fusiforme	Gabès (oasis)
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Thérophyte	Commun	+	Fusiforme	Anra
<i>Melilotus indica</i> (L.) All.	Thérophyte	Commun	+++	Fusiforme	Gabès (oasis)
<i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>falacata</i> (Viv. Sirj.)	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme	Gabès
<i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>filifolia</i> (Murb.) Sirj.	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme lobée	Bouhedma
<i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>polyclada</i> (Murb.) sirj.	Chaméphyte	Commun	+	Fusiforme	Mareth
<i>Ononis vaginalis</i> Vahl.	Chaméphyte	Rare	+	Fusiforme	Zarzis
<i>Ononis serrata</i> Forssk.	Chaméphyte	Rare	+	Fusiforme	Zarzis
<i>Prosopis stephaniiana</i> (M.B) (Willd.) Sprengel	Nano-phanérophYTE	Très rare	+	Fusiforme	Gabès
<i>Psoralea bituminosa</i> L.	Chaméphyte	Très rare	+	Fusiforme	Chenchou

<i>Retama raetam</i> (Forssk) Webb	Nano-phanérophYTE	Commun	+	Fusiforme lobée	Bouhedma Douz
<i>Trigonella maritima</i> Poir.	Thérophyte	Commun	+	Fusiforme	Zarzis
<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	Thérophyte	Commun	++	Fusiforme lobée	Mareth
<i>Trigonella monspeliaca</i> L.	Thérophyte	Commun	+	Fusiforme	Zarzis
<i>Tetragonolobus purpureus</i> Mouch.	Thérophyte	Rare	+	Fusiforme	Mareth
<i>Vicia villosa</i> Roth. subsp. <i>dasycarpa</i> (Ten.) Cav.	Thérophyte	Très commun	++	Globulaire	Mareth

2- MATERIEL ET METHODES

L'objectif de notre travail est de rechercher in situ des nodules sur des légumineuses pastorales présentes dans différents sites et dans différentes régions naturelles de la Tunisie présaharienne (LE HOUEROU, 1956) (carte n°1). Nos recherches ont été aussi bien conduites sur des plantes adultes que sur des jeunes plants en pépinières. La prospection a touché 42 taxons repertoriés dans la première colonne du tableau n°1.

3- OBSERVATIONS ET RÉSULTATS

Les légumineuses de la sous-famille des *Fabaceae* constituent le groupe le plus répandu dans les régions arides tunisiennes. Ainsi parmi les 42 taxons examinés, 39 sont des *Fabaceae*, deux des *Mimosaceae* et une *Caesalpiniaeeae*. Ces données confortent le constat de la très faible fréquence des phanérophytes spontanées dans les sites prospectés en conséquence à une surexploitation sélective de certaines espèces.

Les observations sur le degré de nodulation (4) et la morphologie des nodules (5) sont présentées dans le tableau n°1. Dans ce tableau sont aussi consignées les données relatives au lieu de prospection (6), le type biologique du taxon (2) et son abondance relative (3).

La majorité des taxons observés sont moyennement nodulés très peu d'entre eux sont fortement nodulés en particulier *Ebenus pinnata* et *Melilotus indica*. Les espèces annuelles sont généralement plus nodulées que les pérennes. Ce résultat est à mettre en relation avec le caractère d'adaptation à l'aridité des différents taxons. En effet, il a été constaté l'absence totale de nodule frais en période sèche, chez les taxons arido-passifs (EVENARI, 1975). Les nodules sont aussi moins fréquents chez les espèces qui conservent leurs organes photosynthétiques dans la mauvaise saison (dits arido-actifs). Il est à noter que parmi les 42 taxons touchés il a été compté 25 taxons pérennes dont environ 40 % sont arido-passifs.

La seule espèce appartenant à la sous-famille des *caesalpiniaees*, inventoriée, *Ceratonia siliqua* n'est pas nodulée. Notons la fragilité des racines de cette espèce a beaucoup compliqué notre tâche d'exploration.

Généralement les petits nodules sont assez souvent arrondis blanchâtres les plus anciens acquièrent des formes et des tailles différentes caractéristiques de l'hôte. La taille des nodules varie de la fraction du millimètre au centimètre et peut même excé-

der le diamètre de la racine de la plante hôte (ex : *Calicotome villosa*, *Lotus creticus*). Les nodules sont aussi de formes très variables globulaires (*Lotus*, *Lotophyllus*) fusiformes (*Medicago*, *Mellilotus*, *Retama*) allongés bilobés ou même coralloïdes (*Calicotome villosa*).

Des coupes histologiques de nodules de luzerne (*Medicago sativa*) de *Retama raetam* et de *Mellilotus indica* ont montré l'existence de 3 zones cytologiquement distinctes : une zone périphérique méristématique, une zone médiane caractérisée par la présence limite du cordon d'infection et une zone de cellules de grande taille contenant les *Rhizobia*. La pigmentation rouge, dans le nodule est liée à la présence d'une chromoprotéine spécifique : la leghémoglobine. Sa présence dans le nodule semble être indispensable au fonctionnement de la nitrogénase : complexe enzymatique responsable de la fixation de l'azote. Cette pigmentation est par conséquent le symbole d'une activité fixatrice intense (HELLER, 1969).

Lors de l'étude, il a été aussi remarqué que certains nodules étaient attaqués soit par des insectes tels que les fourmis soit par des prédateurs microscopiques, très probablement des protozoaires ou même des bactériophages. La présence de structures nodales complètement vidées de leur contenu a été relevé chez plusieurs espèces (*Retama raetam*, *Astragalus armatus*) et pour différents sites (Bouhedma, Mareth, Sidi Makhlof). En général les nodules les plus âgés et qui atteignent le stade de dissémination de la plante hôte verdissent avant leurs dégénérescence. Ce n'est qu'après leur mort que l'augmentation de la teneur en azote du sol a lieu et que l'azote réduit est mis à la disposition des autres végétaux.

4- DISCUSSION

Toutes les Fabaceae examinées in situ étaient nodulées. Parmi les Mimosaceae touchées par cette étude, seule *Acacia raddiana* était nodulée. *Ceratonia siliqua*, la seule Caesalpiniaceae examinée n'est pas nodulée. CORBY (1971), SUBBA (1972) rapportaient déjà qu'une large proportion (65 %) de Caesalpiniaceae n'est pas nodulée. Ce constat a été confirmé par HALLIDAY (1981) qui a précisé que la majorité des Caesalpiniaceae n'est pas nodulée. De FARIA et coll. (1989), dans un travail de synthèse sur la nodulation des espèces dont 53 genres de Caesalpiniaceae, 62 genres de Mimosaceae, et 40 genres de Fabaceae ont signalé l'existence au sein du même genre, d'espèces nodulées et d'espèces non nodulées.

Le présent travail rapporte pour la première fois, la présence de nodule sur les espèces suivantes : *Astragalus gombiformis*, *Astragalus gyzensis*, *Calicotome villosa*, *Ebenus pinnata*, *Genista saharae*, *Genista microcephala*, *Lothyrus numidicus* et *Lotus roudairei*. L'intensité de la fixation semble être très significative pour plusieurs espèces telles que *Mellilotus indica* et *Astragalus armatus*. Cette dernière espèce qui s'installe sur les sols les plus pauvres en azote (croûtes et encroûtements

ce des légumineuses pastorales vis-à-vis de l'azote. SHEARER et coll. (1983) ont précisé que *Prosopis glandulosa* peut fixer jusqu'à 60 % de ses besoins en azote évalués à 30 kg/ha/an. HOGBERG et KVARNSTROM (1982) ont estimé que *Leucaena leucocephala* peut fixer jusqu'à 110 kg/ha/an.

La morphologie des nodules est caractéristique de l'espèce végétale et ne dépend pas de la souche de *Rhizobium* (NUTMAN, 1956 ; DART, 1977).

La présence de nodules noires a été remarquable sur du *Retama raetam* à Bouhedma. Cette particularité est liée à certaines souches de *Rhizobium*. Cependant, la couleur des nodules n'est pas liée à celle des racines. Elle dépend beaucoup plus de la qualité physico-chimique, de la couleur du sol, et de la présence de la légghémoglobine dans le nodule (CLOONAN, 1963 ; DOBEREINER, 1965).

5- PERSPECTIVES

L'étude de la symbiose *Rhizobium*-légumineuse pose des difficultés méthodologiques particulières dues au fait que les nodules sont des organes complexes issus de l'interaction de deux organismes : une plante supérieure et une bactérie.

Une meilleure compréhension du rôle de chaque partenaire est une condition nécessaire à l'amélioration rationnelle du rendement de cette unité fonctionnelle.

L'étude génétique de quelques légumineuses a mis en évidence le rôle des gènes de la plante dans la formation des nodosités, la spécificité vis-à-vis des souches de *Rhizobium* et l'efficacité de la symbiose. Ces études doivent être plus approfondies pour améliorer le rendement de la fixation de l'azote, dans les régions arides surtout, où l'absence d'humus est le principal obstacle au développement normal des cultures.

Remerciements :

Nous tenons à remercier la CCE pour son soutien matériel pour la réalisation de ce travail. Un remerciement particulier est adressé à Messieurs KHALADI A., FARHAT K. et REGUIG M. qui ont contribué au bon déroulement des prospections sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- COLAN M.J. (1963) : Black nodules in Dolichos. Australian Journal Sci. 26, 121.
- CORBY H.D.L (1971) : The shape of leguminous nodules and the color of leguminous roots ; Plant and Soil, Spacial volume, 305-314.
- DART P.J. (1977) : Infection and development of leguminous nodules. in A treatise on dinitrogen fixation, Section III, Hady R.W.S (de) John Willey and Sons, New York, 367-472.
- DOBEREINER J. (1965) Black nodules on *Centrosoma pubescens* ; Soil Biol. Intern. News Bul. n°2
- DREYFUS B.L. ; DOMMERGUES Y. (1981) : Nodulation of *Acacia* species by fast and slow growing tropical strains of *Rhizobium* ; Appl. Environ. Micro., 41 ; 97-99.

- da et Bradyrhizobium sp. Thèse de Doctorat de l'Université de Lille - Flandres Artois, pp 158.
- de FARIA S.M. ; LEWIS G.P. ; SPRENT J.I. and SUTHERLAND J.M. (1989) : Occurrence of nodulation in the leguminosae. New Phytol. 111, 607-619.
- HALLIDYA J. (1981) : Nitrogen fixation by leucaena in acid soils. Leuceana Res. Rep., 2, 71-72.
- HELLER R. (1969) : Biologie végétale Tome II - Nutrition et métabolisme-Mason et Cie, pp. 578.
- HOGBERG P. and KVARNSROM M. (1982) : Nitrogen fixation by the woody legume *Leucaena leucocephala* in Tanzania. Plant Soil, 66, 21-28.
- de LAJUDIE P. (1983) : Contribution à l'étude de deux symbioses fixatrices d'azote *Medicago sativa*, *Sesbania rostrata*. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Paris-Sud.
- LE HOUEROU H.N. (1959) : Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale-Première partie : les milieux naturels, la végétation. Université d'Alger, Inst. Rech. Sahariennes, pp 281 + annexes.

TYPOLOGIE ET DIVERSITE SYNTAXONOMIQUE DES PHYTOCENOSSES-DUNAIRES DE LA TUNISIE SEPTENTRIONALE

CHAABANE ABDELAZIZ

Maître-assistant à l'institut sylvo-pastoral
de Tabarka - Tunisie

ملخص :

يحتوي هذا العمل على دراسة تصنيفية للمجموعات النباتية الطبيعية للسواحل الشمالية التونسية لا سيما العشائر الجيوجي/الرملية والنترو/الرملية وذلك اتباعا لمنهجية مدرسة زيورخ (Zurich) ومونتبليي (Montpellier) وسعيا وراء احكام عملية فرز عينات

S O M M A I R E

Etude de la nodulation des légumineuses pastorales autochtones des régions arides de TUNISIE <i>H. JEDER, P. de LAJUDIE, B. DREYFUS, E. LE FLOC'H, T. BEHAEGHE, M.S. ZAAFOURI et N. AKRIMI</i>	3
Typologie et diversité syntaxonomique des phytogenoses dunaires de la Tunisie septentrionale <i>CHAABANE ABDELAZIZ</i>	11
Nouvelle méthode pour le dimensionnement des ouvrages de petite hydraulique dans le centre et sud tunisien <i>Chehbani BELLACHEB</i>	33
Impact du commerce informel sur le milieu rural en Tunisie Etude de cas : la dynamique transfrontalière tuniso-libyenne <i>LAROUSSE Kamel</i>	47
Dynamique des systèmes de production agro-pastoraux dans la délégation d'El Hamma Gabès (sud tunisien) <i>Abderrazak ROMDHANE</i>	69
THESES ET DOCTORATS PRESENTES PAR LES CHERCHEURS DE L'INSTITUT DES REGIONS ARIDES	85
RENCONTRES SCIENTIFIQUES ET SEMINAIRES INTERNATIONAUX ORGANISES PAR L'INSTITUT DES REGIONS ARIDES	91