Chapitre 42

Fonctionnement microbien des sols rhizosphériques d'espèces végétales natives d'un écosystème minier de Madagascar

Rondro Harinisainana BAOHANTA
CNRE, Madagascar

Irinah RATSIZAFY
CNRE, Madagascar
Université d'Antananarivo, Madagascar

Hermance MAEVATIANA
Université d'Antananarivo Madagascar

Felana Niaina Joseph RAKOTO
Université d'Antananarivo, Madagascar

Martial Doret ANDRIANANDRASANA
CNRE, Madagascar

Faly RANDRIATAFIKA
Qit Madagascar Minerals Rio Tinto, Madagascar

Jean Baptiste RAMANAMANJATO
Tropical Biodiversity & Social Enterprise, Madagascar

Tsoushima E. RAZAKATIANA
CNRE, Madagascar

Hibrahim R. RAVONJIMALALA
CNRE, Madagascar

Herizo RANDRIAMBANONA
CNRE, Madagascar

Robin DUPONNOIS
IRD, France

Heriniaina RAMANANKIERANA
CNRE, Madagascar

Introduction

Les exploitations minières ont des conséquences significatives sur l'environnement, entraînant la destruction des écosystèmes naturels et des risques de pollution ; elles peuvent également menacer les zones agricoles (LE ROUX, 2002). Au terme d'une exploitation minière, une absence totale de sol arable, au sens pédologique et/ou biologique, est généralement constatée (BRADSHAW, 1983). C'est pourquoi les acteurs de l'environnement cherchent comment faciliter la réhabilitation écologique de tels sites et comment accélérer les processus naturels de succession afin d'accroître la productivité biologique, de réduire les taux d'érosion des sols,

d'augmenter leur fertilité et de renforcer le contrôle biotique des flux biogéochimiques au sein des écosystèmes en cours de restauration (Parrotta, 1992).

Le choix des espèces végétales à prioriser durant la première étape du processus de restauration écologique est un critère essentiel qui peut avoir une influence significative sur la réussite de la revégétalisation de ces sites (Pidwirny, 2006). En effet, les espèces végétales sélectionnées doivent être non seulement capables de tolérer les conditions pédoclimatiques extrêmes des sites concernés mais aussi de s'y développer pour créer de nouveaux micro-habitats favorables à l'installation des nouvelles espèces (Manaut *et al.,* 2013). Parmi elles figurent quelques espèces arbustives pionnières, parfois baptisées « espèces cicatricielles », qui sont les premières à coloniser les sols dégradés (Pidwirny, 2006). Selon la théorie de la succession végétale, certaines espèces végétales pionnières peuvent agir comme des plantes facilitatrices vis-à-vis des plantules d'autres espèces ligneuses qui vont leur succéder (Baohanta *et al.,* 2012).

Ces plantes facilitatrices ou « plantes nurses » font l'objet de plusieurs études dans le cadre de programmes de restauration écologique (Baohanta, 2011 ; Houles, 2017 ; Danet *et al.*, 2017 ; Bordez *et al.,* 2018). En effet, ces plantes sont capables de restaurer les propriétés du sol par la stimulation des micro-organismes rhizosphériques ou par l'amélioration de sa qualité physicochimique, permettant ainsi l'installation d'autres espèces végétales. Ces espèces sont donc directement impliquées dans l'amélioration et le maintien de la fertilité des sols (Wezel *et al.,* 2000), via la formation d'îlots de fertilité qui favorisent l'activité microbienne du sol au niveau de la rhizosphère (Duponnois *et al.,* 2001 ; Ramanankierana *et al.,* 2006 ; Parraga-Aguado *et al.,* 2013).

Ainsi, connaître les caractéristiques du sol rhizosphérique d'une espèce – surtout lorsqu'il s'agit d'une espèce native – est un moyen efficace pour évaluer son potentiel dans une restauration écologique. En effet, les plantes natives caractéristiques d'une zone minière ont développé, au travers de la sélection naturelle, une tolérance au stress environnemental spécifique de la zone en plus de s'être adaptées au climat local (Liu *et al.,* 2014). Dans ce contexte, cette étude a pour objectif de caractériser le fonctionnement microbien des sols rhizosphériques de cinq espèces végétales caractéristiques de l'écosystème minier de Mandena à Madagascar. À terme, la finalité sera d'exploiter leur potentialité dans la mise en place d'un scénario de restauration écologique de cet écosystème minier en les combinant avec d'autres données telles que l'historique de l'écosystème, l'écologie des plantes et des micro-organismes bénéfiques, les paramètres sociaux, etc.

Matériels et méthodes

Prélèvements des échantillons de sol rhizosphérique

Les sols rhizosphériques de cinq espèces, trois pionnières (*Phillipia floribunda, Vernoniopsis caudata* et *Polyscia ornifolia)* et deux non pionnières (*Vaccinium emirnense* et *Morella spathulata),* ont été prélevés dans le site de Mandena Fort-Dauphin. Pour chaque espèce, le prélèvement a été effectué sous trois pieds différents. Pour chaque pied, trois prélèvements ont été effectués à des points différents. Les trois échantillons de sol ont été mélangés afin d'obtenir un sol composite. Au laboratoire, les sols ont été conservés à température ambiante à l'abri du soleil. Le sol forestier de la zone de conservation[1] et le sol déminéralisé ont servi de témoins.

Mesure de l'activité microbienne globale des sols

La méthode décrite par Schnürer et Rosswall (1982) a été utilisée pour mesurer l'activité microbienne des échantillons de sol. Le substrat d'hydrolyse est la fluorescéine di-acétate (FDA, Sigma F7378), mise en solution dans de l'acétone pure (concentration finale de 1 $mg.ml^{-1}$).

L'opération consiste à mesurer la quantité de fluorescéine produite pendant 1 heure d'incubation à 30 °C par le mélange composé de l'échantillon de sol (1 g) et du substrat (FDA) en présence d'une solution tampon (potassium phosphate, pH = 7,6).

Les réactions ont été arrêtées en ajoutant de l'acétone pure pour une concentration finale du mélange égale à 50 % (v/v), après une heure d'incubation à 30 °C sous agitation. Après centrifugation (5 mn à 10 000 tours/mn), les surnageants ont été récupérés par filtration sur du papier Wattman n° 1. L'absorbance des surnageants a été mesurée à 490 nm ; une gamme étalon de fluorescéine de concentration connue a été réalisée dans les mêmes conditions expérimentales. L'activité microbienne globale par type de sol est exprimée en microgrammes de fluorescéine libérés par heure et par gramme de sol (µg de fluorescéine.h^{-1}.g^{-1} de sol).

Mesure de l'activité phosphatasique acide des sols

L'activité des phosphatases du sol a été déterminée selon la méthode décrite par Tabatabai *et al.* (1982) modifiée par Schinner *et al.* (1995). Le substrat d'hydrolyse est le p-nitrophényl phosphate (p-NPP) (Sigma 104-O phosphatase substrate) mis en solution dans de l'eau déminéralisée stérilisée (concentration finale 5 mM).

1 La zone de conservation est une zone à l'intérieur du site minier et qui est destinée à la conservation des espèces végétales et animales considérées comme particulières de ce site. Cette zone est considérée également comme étant la moins perturbée.

Les mélanges constitués par le substrat, l'échantillon de sol et la solution tampon (tampon universel modifié, à pH 6) ont été incubés à 37 °C sous agitation pendant une heure. La réaction a été arrêtée par l'ajout d'une solution de NaOH 0,5 M. Après centrifugation (5 mn à 10 000 tours.mn^{-1}) et filtration sur papier Wattman n° 1, la quantité de p-nitrophénol produite a été mesurée au spectrophotomètre (longueur d'onde de 400 nm). La teneur en p-nitrophénol produite a été calculée à partir de l'équation de régression linéaire ($y = ax + b$) obtenue à partir d'une courbe étalon. L'activité des phosphatases est exprimée en µg de p-nitrophénol.g^{-1}.h^{-1}.

Évaluation du nombre le plus probable de propagules

La richesse d'un sol en propagules endomycorhiziennes capables d'infecter les racines de plantes-hôtes est déterminée par la méthode du « nombre le plus probable » (NPP). Cette méthode consiste à déterminer la présence ou l'absence de champignons endomycorhiziens dans les racines de plantes endomycotrophes, ici le sorgho. Des graines pré-germées de sorgho ont été plantées sur chacun des types de sols dilués à l'aide de sable déminéralisé stérilisé (Kuszala et Gianinazzi, 2010). Après 21 jours de culture, les systèmes racinaires des plants de sorgho ont été récupérés et colorés selon la méthode de Phillips et Hayman (1970) puis découpés en fragments d'environ 1 cm. Dix fragments ont été ensuite montés entre lame et lamelle (dix répétitions par dilution). La présence ou l'absence d'une colonisation mycorhizienne a été établie pour chaque fragment de racine. Le NPP a été calculé par la formule suivante :

$$\text{Log10 NPP} = (x \log a) - K$$

où x est la moyenne des godets mycorhizés, a le facteur de dilution et K est donné par la table de Fisher et Yates (1963)

Analyses statistiques

Pour toutes les variables étudiées, une analyse de variance a été effectuée (Anova). Les ensembles de données ne répondant pas aux hypothèses de l'Anova (normalité, homoscédasticité) ont été transformés selon les besoins, mais les résultats sont présentés dans leur échelle de mesure originale. Les moyennes ont été comparées selon le test de Newman-Keuls. La signification statistique a été déterminée à $p < 0,05$. Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel XLSTAT 2018.

Résultats

Activité microbienne globale des sols

Comme le montre la figure 1, l'activité microbienne globale du *topsoil* forestier de la zone de conservation se démarque significativement avec une activité de

l'ordre de 132,18 µg de fluorescéine.h^{-1}.g^{-1} de sol. Ensuite, vient le groupe formé par les sols sous *Vernoniopsis caudata*, *Morella spathulata*, *Vaccinium emirnense* et *Polyscia ornifolia*, avec des teneurs en fluorescéine libérées respectivement de 43,55 µg 44,10 µg ; 42,31 µg et 45,80 µg.h^{-1}.g^{-1} de sol. Le sol sous *Phillipia floribunda* présente l'activité la plus faible (29,82 µg de fluorescéine.h^{-1}.g^{-1} de sol) ainsi que le sol déminéralisé (15,64 µg de fluorescéine. h^{-1}.g^{-1} de sol).

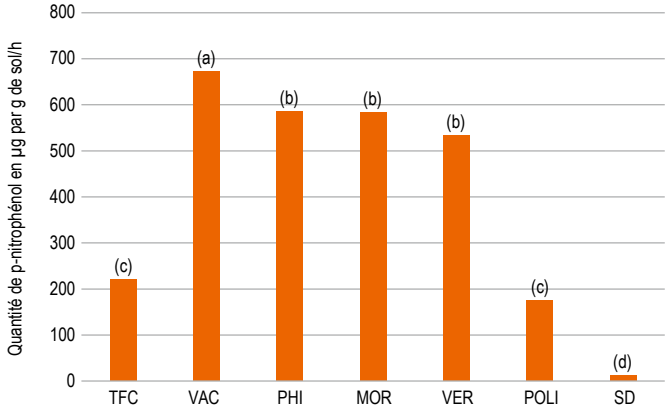

Figure 1

Activité microbienne globale des sols.

TFC : *topsoil* de la forêt de la zone de conservation, PHI : sol sous *Phillipia floribunda*, VER : *Vernoniopsis caudata,* MOR : *Morella spathulata,* VAC : *Vaccinium emirnense,* POLY : *Polyscia ornifolia,* SD : sol déminéralisé.

Les barres d'histogramme surmontées de la même lettre (a, b ou c) ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls au seuil de probabilité 0,05.

Activité phosphatasique acide des sols

La figure 2 montre l'activité de la phosphatase acide des différents sols rhizosphériques des espèces étudiées. Le sol sous l'espèce non pionnière *Vaccinium emirnense* a une activité phosphatasique significativement élevée par rapport aux autres sols avec 672,5 µg de p-nitrophénol.h^{-1}.g^{-1} de sol. Les sols sous les espèces pionnières sont dans un même groupe avec des activités phosphatasiques significativement élevées comparées à celle du sol forestier de référence. Les valeurs pour *Phillipia floribunda*, *Morella spathulata*, *Vernoniopsis caudata* sont respectivement de 585,73 ; 583,13 µg et 533,56 µg de p-nitrophénol.h^{-1}.g^{-1} de sol. Le sol sous *Polyscia ornifolia* et le *topsoil* de la forêt de la zone de conservation ont des activités significativement proches avec respectivement 173,98 et 220 µg de p-nitrophénol.h^{-1}.g^{-1} de sol.

Le sol déminéralisé a une activité significativement faible avec 11,74 µg de p-nitrophénol.h^{-1}.g^{-1} de sol. Les sols sous *Vaccinium emirnense*, *Phillipia floribunda*, *Morella spathulata* et *Vernoniopsis caudata* présentent de meilleures activités que le sol de référence.

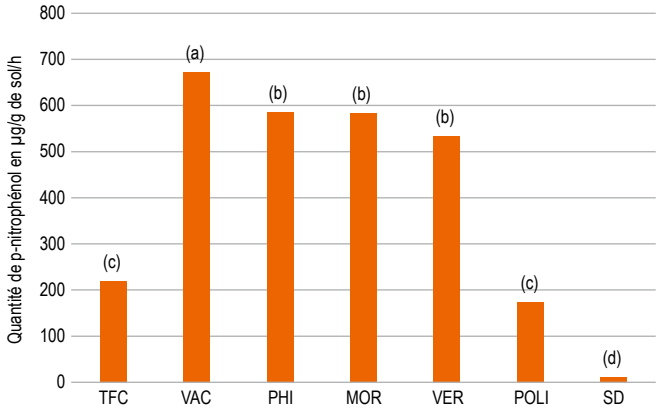

Figure 2

Quantité de para-nitrophénol produite par heure et par gramme de sol rhizosphérique étudié.

TFC : *topsoil* de la forêt de la zone de conservation, PHI : sol sous *Phillipia floribunda*, VER : *Vernoniopsis caudata,* MOR : *Morella spathulata,* VAC : *Vaccinium emirnense,* POLY : *Polyscia ornifolia,* SD : sol déminéralisé.

Les barres d'histogramme surmontées de la même lettre (a, b ou c) ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls au seuil de probabilité 0,05.

Potentiel infectieux mycorhizogène des sols

L'évaluation du potentiel infectieux mycorhizogène (PIM) des différents sols rhizosphériques (tabl. 1) a montré que le sol sous *Polyscia ornifolia* présente à la fois la densité de spores la plus élevée (3 609 spores/100 g de sol) mais aussi le nombre le plus probable de propagules (503,238 NPP/100 g de sol). Les autres espèces, pionnières ou non, ne présentent aucune différence significative que ce soit en termes de densité de spores ou de nombre le plus probable de propagules.

Le sol déminéralisé ne présente quasiment plus de PIM, puisque la densité de spores ainsi que son NPP sont très faibles.

Discussion

Concernant l'activité microbienne globale des sols, les résultats obtenus montrent que le *topsoil* de la forêt de la zone de conservation présente l'activité la plus élevée. Les sols rhizosphériques sous les espèces pionnières *Polyscia ornifolia* et *Vernoniopsis caudata*, montrent également des activités microbiennes globales élevées. Ces résultats sont en accord avec ceux d'Andriatahiana (2015) et de Baohanta (2011) qui ont mis en évidence une activité microbienne globale significativement élevée dans des sols rhizosphériques de certaines plantes pionnières. En effet, l'importance des espèces pionnières dans l'amélioration des propriétés des sols a largement été documentée. L'accent est

Tableau I
Densité de spores et nombre le plus probable de propagules de champignons endomycorhiziens dans 100 g de sol rhizosphérique.

Types de sol*	Densité de spores/100 g de sol**	Nombre le plus probable de propagules/100 g de sol
TFC	3 010,0 (b)	332,66 (a)
PHI	1 374,33 (c)	373,40 (a)
VER	1 457,00 (c)	460,59 (a)
MOR	1 251,33 (c)	332,66 (a)
VAC	1 015,50 (c)	373,40 (a)
POLY	3 601,00 (a)	503,23 (a)
SD	66,33 (d)	18,121 (b)

*TFC : *topsoil* de la forêt de la zone de conservation, PHI : sol sous *Phillipia floribunda,* VER : *Vernoniopsis caudata,* MOR : *Morella spathulata,* VAC : *Vaccinium emirnense*, POLY : *Polyscia ornifolia,* SD : sol déminéralisé.
** Les barres d'histogramme surmontées de la même lettre (a, b ou c) ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman-Keuls au seuil de probabilité 0,05.

généralement mis sur la capacité de ces espèces à former des îlots de fertilité grâce à la prolifération de micro-organismes au niveau de la rhizosphère (Ramanankierana *et al.*, 2006 ; Duponnois *et al.*, 2001). Cependant, *Phillipia floribunda,* une des espèces pionnières, diffère des deux autres car elle présente une activité significativement plus faible. Par ailleurs, *Vaccinium emirnense,* une Ericaceae non pionnière, présente une activité similaire à celle des espèces pionnières. En outre, l'activité microbienne globale d'un sol est influencée par ses caractères physicochimiques, le taux et la qualité de sa matière organique (Schnürer et Rosswal, 1982 ; Frankenberg et Dick, 1982) et par l'espèce qui le colonise (Cabugao *et al*., 2017). Une des caractéristiques des Ericaceae est de produire une litière riche en tanins qui engendre des accumulations de matière organique et des formes récalcitrantes d'azote dans les sols (Read *et al.*, 2004), essentiellement mobilisées par les symbiotes éricoïdes (Cornelissen *et al.*, 2001). Kraus *et al.* (2003) ont démontré que le tanin des Ericaceae peut influencer l'activité microbienne des sols en inhibant les enzymes extracellulaires et en rendant non disponibles certains substrats nécessaires à la croissance microbienne. D'après ces mêmes auteurs, la concentration en tanin peut varier selon l'espèce. C'est donc cette concentration en tanin qui pourrait être à l'origine de la différence des activités microbiennes.

En ce qui concerne la phosphatase acide, les sols sous Ericaceae (*Vaccinium emirnense et Phillipia floribunda*) présentent des activités significativement élevées. Dans la nature, les phosphatases acides prédominent et montrent une minéralisation optimale du phosphore dans les sols acides (Olander et Vitousek, 2000 ; George *et al.*, 2002 ; Doda et Tabatabai, 2003). Or, des études ont montré que la colonisation par les espèces d'Ericaceae entraînait une forte acidification du sol résultant généralement d'une libération de H^+ dans l'espace symplastique via l'action des H^+/ATPases (Álvarez *et al.*, 2010 ; Kim et Guerinot, 2007).

C'est donc cette acidification des sols qui pourrait être à l'origine de la forte activité dans les sols sous ces deux espèces. Pour les deux autres espèces pionnières, *Vernoniopsis caudata* et *Morella spathulata*, les résultats montrent des valeurs significativement supérieures à celles pour l'espèce secondaire *Polyscia ornifolia.* Ces résultats rejoignent encore ceux d'Andriatahiana (2015) et de Rabemanantsoa (2015) qui ont suggéré une activité importante de la phosphatase acide dans les sols sous les espèces pionnières. La production de phosphatases par les micro-organismes augmente la disponibilité des ions orthophosphates dans le sol (Marschne *et al.*, 2011). Par conséquent, la présence de ces enzymes est d'une grande importance dans les programmes de revégétalisation (Garcia, 2000). La forte activité phosphatasique des espèces pionnières de l'étude (*Phillipia floribunda, Vernoniopsis caudata)* pourrait donc contribuer à l'amélioration de la teneur en phosphore des sols à restaurer.

Le potentiel infectieux mycorhizogène d'un sol est d'une grande importance dans le cadre d'un projet de restauration des sols perturbés, notamment pour la valorisation des plantes facilitatrices (Sanon, 2005 ; Baohanta, 2011 ; Duponnois *et al.*, 2013). Les espèces pionnières tiennent ainsi une place importante dans la restauration des potentialités mycorhizogènes des sols dégradés (Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Les résultats obtenus au cours de cette étude ont ainsi mis en évidence que les sols sous l'espèce pionnière *Polyscia ornifolia* présentent à la fois la densité de spores et le NPP les plus élevés par rapport aux autres sols. De plus, les deux autres espèces pionnières induisent des valeurs de NPP similaires à celles du sol forestier bien que la densité des spores y soit significativement plus faible.

La symbiose mycorhizienne joue un rôle important dans la survie des espèces végétales. En effet, cette association symbiotique donne à certaines plantes pionnières la capacité de coloniser des sols dégradés, fréquemment carencés en éléments nutritifs tels que le phosphore ou l'azote (Duponnois *et al.*, 2007). Ainsi, l'installation d'espèces pionnières mycotrophes favoriseraient par la suite le développement d'autres espèces végétales via leur effet reconnu de « plantes nurses » (Azcon-Aguilar *et al.*, 2003). Les trois espèces pionnières de cette étude présentent un potentiel mycorhizogène intéressant et pourraient donc être valorisées dans le projet de restauration du site minier de Mandena. *Vernoniopsis caudata* et *Morella spathulata,* déjà évaluées comme des espèces pionnières hautement mycotrophes (Ramanankierana *et al.,* 2014), pourraient potentiellement jouer ce rôle de « plantes nurses ».

Conclusion

Les résultats de la présente étude ont mis en évidence que les espèces pionnières étudiées (*Phillipia floribunda*, *Vernoniopsis caudata* et *Morella spathulata)* présentent des caractéristiques microbiologiques intéressantes. Cependant, ce

sont surtout *Vernoniopsis caudata* et *Morella spathulata* qui disposent des bonnes caractéristiques microbiologiques (activités enzymatiques et richesse en propagules apte à générer une mychorization). Par ailleurs, le sol rhizosphérique de l'espèce non pionnière *Vaccinium emirnense* a des caractéristiques microbiologiques très intéressantes, similaires à celles des espèces pionnières. *V. emirnense* serait ainsi valorisable, au même titre que les espèces pionnières, dans un projet de restauration écologique. Enfin, *Polyscia ornifolia* est une source intéressante de propagules pour des inoculations futures. Ces résultats ouvrent des perspectives de valorisation des espèces pionnières natives de la région pour l'amélioration des propriétés microbiologiques des sols à restaurer et la création des conditions nécessaires à la succession végétale.

Remerciements

Les auteurs remercient vivement le programme « Sud Expert Plantes Développement Durable » (SEP2D) pour le financement accordé via le projet de recherche « Développement de la compétence locale en matière de restauration écologique du site minier de Mandena Fort Dauphin : importance des interactions hypogées et épigées » (Decore), ainsi que les partenaires techniques (Qit Madagascar Minerals, QMM) et scientifiques (Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes, LSTM, à Montpellier). Ce travail n'aurait pu avoir lieu sans l'accord du Centre national de recherches sur l'environnement (CNRE) à Madagascar.

Références bibliographiques

Álvarez E., Fernández-Sanjurjo M., Otero X. L., Macías F., 2010
Aluminium geochemistry in the bulk and rhizospheric soil of the species colonising an abandoned copper mine in Galicia (NW Spain). *Journal of Soils and Sediments*, 10 (7) : 1236-1245.

Andriatahiana L., 2015
Structure et fonctionnement des champignons mycorhiziens à vésicules et à arbuscules associés aux plantes pionnières de la forêt de Ranomafana-Est. Mémoire de master, université d'Antananarivo, 69 p.

Azcon-Aguilar C., Palenzuela J., Roldan A., Bautista S., Vallej R., Barea J. M., 2003
Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 22 (1) : 29-37.

Baohanta R. H., 2011
*Facilitation de la régénération d'*Uapaca bojeri *L. par la gestion des communautés de champignons mycorhiziens associés aux espèces pionnières de la zone dégradée de la forêt sclérophylle d'Arivonimamo*. Thèse de doctorat, université d'Antananarivo, 190 p.

Baohanta R., Thioulouse J., Ramanankierana H., Prin Y., Rasolomampianina R., Baudoin E., Rakotoarimanga, Galiana A., Randriambanona H., Lebrun M., Duponnois R., 2012
Restoring native forest ecosystems after exotic tree plantation in Madagascar: combination of the local ectotrophic species *Leptolena bojeriana* and *Uapaca bojeri* mitigates the negative influence of the exotic species *Eucalyptus camaldulensis* and *Pinus patula*. *Biological Invasions*, 14 (11) : 2407-2421.

Bordez L., Fogliani B., L'huillier L., Amid H., 2018
Guide sur l'utilisation des topsoils en restauration écologique des terrains miniers. CNRT Nickel, Nouvelle-Calédonie, 91 p.

Bradshaw A. D, 1983
Reconstruction of ecosystems: Presidential address to the British Ecological Society, December 1982. *Journal of applied ecology*, 20 (1) : 1-17.

Cabugao K. G., Timm C. M., Carrell A. A., Childs J., Lu Tse Yuan S., Pelletier D. A., Weston D. J., Norby R. J., 2017
Root and rhizosphere bacterial phosphatase activity varies with tree species and soil phosphorus availability in Puerto Rico tropical forest. *Frontiers in Plant Sciences*, 8 : 1-14.

Cornelissen J., Aerts R., Cerabolini B., Werger M., Van Der Heijden M., 2001
Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, 129 (4) : 611-619.

Danet A., Kéfi S., Meneses R. I., Anthelme F., 2017
Nurse species and indirect facilitation through grazing drive plant community functional traits in tropical alpine peatlands. *Ecology and evolution*, 7 (24) : 11265-11276.

Doda E. D., Tabatabai M. A., 2003
Effect of cropping systems on phosphatase in soils. *Soil Science*, 160 : 7-13.

Duponnois R., Plenchette C., Prin Y., Ducousso M., Kisa M., Bâ A. M., Galiana A., 2007
Use of mycorrhizal inoculation to improve reafforestation process with Australian Acacia in Sahelian ecozones. *Ecological engineering*, 29 (1) : 105-112.

Duponnois R., Plenchette C., Thioulouse J., Cadet P., 2001
The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology*, 17 (3) : 239-251.

Duponnois R., Ramanankierana H., Hafidi M., Baohanta R., Baudoin E., Thioulouse J., Sanguin H., Galiana A., Bally R., Lebfrun M., Prin Y., 2013
Des ressources végétales endémiques pour optimiser durablement les opérations de réhabilitations du couvert forestier en milieu méditerranéen et tropical : exemple des plantes facilitatrices vectrices de propagation des champignons mycorhiziens. *Comptes rendus Biologies,* 336 (5-6) : 265-272.

Fisher R.a., Yates F., 1963
Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 6th ed., Oliver And Boyd, London, 155 p.

Frankenberger W. T., Dick W. A., 1982
Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 47 : 945-951.

Garcia C., 2000
Organic amendment and mychorizal inoculation as a practice in afforestation of soil with *Pinus hallepensis* Miller: effect on their soil microbial activity. *Soil Microbiology and Biochemistry*, 32 : 1173-1181.

George T. S., Gregory P. J., Wood M., Buresh R. J., 2002
Phosphatase activity and organics acids in the rhizosphere of potential agroforestry. *Soil Biology and Biochemistry,* 34 : 1487-1494.

Houles A., 2017
Principe de facilitation appliqué à la restauration écologique de sites miniers dégradés : suivi des communautés ectomycorhiziennes au cours de successions végétales assistée par Acacia spirorbis. Biologie végétale. Thèse de doctorat, université de Montpellier, 221 p.

Kim S., Guerinot M. L., 2007
Mining iron: iron uptake and transport in plants. *FEBS Letters,* 581 : 2273-2280.

Kraus T. E., Dahlgren R. A., Zasoski R. J., 2003
Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems-a review. *Plant and soil*, 256 (1) : 41-66.

Kuszala C., Gianinazzi S., 2010
Méthode simple pour évaluer le potentiel endomycorhizogène d'un inoculum. *Cahier des techniques de l'Inra*, 70 : 17-24.

Le Roux C., 2002
La réhabilitation des mines et carrières à ciel ouvert. *Bois et forêt des tropiques*, 272 (2) : 5-19.

Liu J., Zhang X. H., Li T. Y., Wu Q. X., Jin Z. J., 2014
Soil characteristics and heavy metal accumulation by native plants in a Mn mining area of Guangxi, South China. *Environmental monitoring and assessment*, 186 (4) : 2269-2279.

Manaut N., Hafidi M., Ouahmmou A., Baudoin E., Chafi Zado C. I., Prin Y., Ouahmane L., Sanguin H., Galiana A., Boumezzough A., Duponnois R., 2013
« Plante nurse : vecteur de propagation de champignons mycorhiziens pour optimiser les performances des opérations de reboisement au Maroc ». *In* Duponnois R., Hafidi M., Ndoye I., Ramanankierana H., Bâ A. M. (éd.) : *Des champignons symbiotiques contre la désertification : écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires*. IRD Éditions, Marseille : 301-409.

Marschner P., Crowley D., Rengel Z., 2011
Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis-model and research methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 43 (5) : 883-894.

Olander L. P., Vitousek P. M, 2000
Regulation of phosphatase and chitinase activity, azote and phosphor availability. *Biogeochemistry*, 49 : 175-190.

Parraga-Aguado I., Gonzalez-Alcaraz M. N., Alvarez-Rogel J., Jimenez-Carceles F. J., Conesa H. M., 2013
The importance of edaphic niches and pioneer plant species succession for the phytomanagement of mine tailings. *Environmental pollution*, 176 : 134-143.

Parrotta J. A., 1992
The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment*, 41 (2) : 115-133.

Phillips J. M., Hayman D. S., 1970
Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British mycological Society*, 55 (1) :158-161.

Pidwirny M., 2006
Plant succession. Fundamentals of physical geography, 2nd Edition. http://www.physical geography.net/fundamentals/9i.html

Rabemanantsoa M. F., 2015
Fonctionnement des communautés microbiennes des sols dégradés : importance des plantes pionnières. Mémoire de master 2, université d'Antananarivo, Madagascar, 61 p.

Ramanankierana N., Rakotoarimanga N., Thioulouse J., Marija K., Randrianjohany E., Ramaroson L., Duponnois R., 2006
The ectomycorrhizosphere effect influences functional diversity of soil microflora. *International Journal of Soil Science*, *Academic Journals Inc*., 1 : 8-19.

Ramanankierana H., Baohanta R. H., Thioulouse J., Prin Y., Randriambanona H., Baudoin E., Rakotoarimanga N., Galiana A., Rajaonarimamy E., Lebrun M., Duponnois R., 2014
"Early Growth improvement of endemic tree species by soil mycorrhizal management in Madagascar", *In* Busso C. A. (ed.) : *From seed germination to young plants: ecology, growth and environmental influences*. Universidad Nacional del Sur, Buenos Aires, Nova science Publisher, New York : 285-308

Read D. J., Leake, J. R., Perez-Moreno J., 2004
Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1243-1263.

Sanon A. A., 2005
Rôle des champignons mycorhiziens à arbuscules dans les mécanismes régissant la coexistence entre espèces végétales. DEA de Sciences du sol, université Henri Poincaré-Nancy.

Schinner F., Öhlinger R., Kandeler E., Margesin R., 1995
Methods in soil biology. Springer Lab Manual. Springer, Berlin, 426 p.

Schnürer J., Rosswall T., 1982
Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Applied and environmental microbiology*, 43 (6) :1256-1261.

Tabatabai M. A., Bremner J. M., 1969
Use of pnitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry,* 1 : 301-307.

Tabatabai M. A., 1982
"Soil enzymes", *In* Page A. L., Miller R. H., Keeney D. R. (eds.) : Methods of soil analysis. Part 2. *Agronomy*, 9 : 903-947.

Wezel A., Rajot J. L., Herbrig C., 2000
Influence of shrubs on soil characteristics and their function in Sahelian agro-ecosystems in semi-arid Niger. *Journal of arid environments*, 44 (4) : 383-398.

Éditeurs scientifiques
J.-P. Profizi, S. Ardila-Chauvet, C. Billot, P. Couteron, M. Delmas, T. M. H. Diep, P. Grandcolas, K. Kokou, S. Muller, A. S. Rana, H. L. T. Ranarijaona, B. Sonke

Biodiversité des écosystèmes intertropicaux

Connaissance, gestion durable et valorisation

IRD Éditions

Biodiversité des écosystèmes intertropicaux

Connaissance, gestion durable et valorisation

Éditeurs scientifiques
Jean-Pierre Profizi, Stéphanie Ardila-Chauvet, Claire Billot,
Pierre Couteron, Maïté Delmas, Thi My Hanh Diep,
Philippe Grandcolas, Kouami Kokou, Serge Muller,
Anshuman Singh Rana, Hery Lisy Tiana Ranarijaona, Bonaventure Sonke

Cet ouvrage est une contribution du programme « Sud Expert Plantes Développement Durable » (SEP2D). Il a bénéficié du soutien de Agropolis Fondation.

IRD Éditions
Institut de recherche pour le développement

Collection Synthèses

Marseille, 2021

Photo 1re de couverture
© IRD/R. Oslisly – Forêt galerie dans le parc national de la Lopé, Gabon.

Photo 4e de couverture
© IRD/G. Villegier – Fruits de *Coffea liberica*, espèce endémique d'Afrique de l'Ouest, introduite à La Réunion.

Citation requise :
PROFIZI J.-P. *et al.* (éd.), 2021 : *Biodiversité des écosystèmes intertropicaux. Connaissance, gestion durable et valorisation.* Marseille, IRD Éditions, coll. Synthèse, 784 p.

Coordination fabrication
IRD/Catherine Guedj

Préparation éditoriale
Agropolis Production/Isabelle Amsallem

Mise en page
Desk (53)

Maquette de couverture
IRD/Michelle Saint-Léger

Maquette intérieure
IRD/Pierre Lopez

La loi du 1er juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 2021

ISBN papier : 978-2-7099-2938-7
ISSN : 2431-7128
ISBN PDF : 978-2-7099-2939-4
ISBN epub : 978-2-7099-2940-0