

# La symbiose mycorhizienne et la fertilité des sols dans les zones arides : un outil biologique sous-exploité dans la gestion des terres de la zone sahélo-saharienne

DUPONNOIS R.<sup>1,2,\*</sup>, HAFIDI M.<sup>2</sup>, WAHBI S.<sup>1,2</sup>, SANON A.<sup>3</sup>, GALIANA A.<sup>4</sup>,  
BAUDOIN E.<sup>1</sup>, SANGUIN H.<sup>4</sup>, BÂ A.M.<sup>1</sup>, PRIN Y.<sup>4</sup>, BALLY R.<sup>5</sup>

1. IRD, UMR 113, Cirad/Inra/IRD/Sup-Agro/UM2,  
Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM),  
campus international de Baillarguet, Montpellier, France

2. Laboratoire écologie et environnement (unité associée au CNRST, Urac 32), faculté des sciences  
Semlalia, université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc

3. Institut de recherche pour le développement (IRD),  
Centre de Ouagadougou, 01 BP 182 Ouagadougou, Burkina Faso.

4. Cirad, UMR 113, Cirad/Inra/IRD/Sup-Agro/UM2,  
Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM),  
campus international de Baillarguet, Montpellier, France

5. Agence inter-établissements de recherche pour le développement (AIRD),  
Direction des programmes et de la formation pour le Sud (DPF), IRD, Marseille Cedex 02

\* Tél/Fax : +212 5 24 43 76 65  
email : Robin.Duponnois@ird.fr

## Résumé

Les contraintes majeures qui limitent la productivité des agroécosystèmes en milieu arides sont généralement attribuées aux carences minérales [plus particulièrement en phosphore (P) et en azote (N)], à un déficit en eau, aux processus d'érosion hydrique et éolienne, ainsi qu'à des perturbations dans le biofonctionnement du sol (faible diversité génétique et fonctionnelle de la microflore tellurique, etc.). Lorsque ces milieux ne sont pas soumis à une surexploitation, ils présentent une activité

biologique élevée. Il a été ainsi suggéré que leur valorisation *via* des stratégies culturales adéquates pouvait réactiver les processus écologiques impliqués dans le maintien de la fertilité des sols et ainsi assurer une meilleure productivité de l'agro-écosystème. La plupart des plantes de ces régions arides (espèces sauvages ou cultivées) sont associées à des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA). Ces symbiotes fongiques sont reconnus comme étant des composantes microbiennes majeures dans le déroulement des principaux cycles biogéochimiques des sols (C, P et N) et en conséquence dans le développement des plantes en améliorant leur nutrition minérale mais aussi hydrique et leur état sanitaire. Paradoxalement, leur valorisation au sein d'itinéraires culturaux reste encore très limitée, voire inexistante. Ce chapitre a pour objectifs principaux de décrire le rôle des CMA dans le maintien et l'amélioration de la fertilité des sols et sur le développement des plantes tant au niveau de leur nutrition minérale, de leur résistance au stress hydrique que de l'état sanitaire des sols cultivés (ex. : lutte contre *Striga* spp.). Des stratégies d'ingénierie écologique seront ensuite proposées afin d'optimiser certaines techniques culturales (ex. : agroforesterie) dans le rôle de maintien du potentiel infectieux mycorhizogène des sols en relation avec une pleine expression des propriétés de la symbiose mycorhizienne sur les plantes cultivées, permettant ainsi d'atteindre des rendements culturaux compatibles avec les besoins des populations locales.

#### Mots clés

CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS À ARBUSCULES, SOLS TROPICAUX ARIDES, FERTILITÉ DES SOLS.

## Introduction

De nombreux sols des zones tropicales sont fragilisés et assujettis à de profondes perturbations chimiques et biologiques aboutissant à une diminution des rendements des cultures et en conséquence à de nombreuses difficultés pour satisfaire les besoins alimentaires des populations locales. Selon Sanchez *et al.*, (2003), les principales contraintes entraînant une baisse des rendements agricoles se situent au niveau des caractéristiques des sols : les carences minérales (en particulier en P), la faible réserve en eau consécutive à une pluviométrie insuffisante, une érosion importante, de faibles teneurs en matière organique et une activité biologique tellurique déficiente. Au siècle dernier, les technologies relatives à la révolution verte basées sur l'utilisation de pesticides, d'engrais chimiques et de variétés améliorées de plantes ont permis de remédier à ces dégradations et ainsi atteindre une productivité agricole suffisante (Dalgaard *et al.*, 2003). Toutefois ces techniques culturales n'ont pu être adoptées par l'ensemble des pays sur la planète de par leur situation socio-économique. De plus, il a été estimé qu'un épuisement total des ressources en P provenant de la roche (stock de P utilisé pour la production d'engrais) pourrait survenir dans 50 à 100 ans avec un pic dans la demande en 2030 (Cordell

et al., 2009). Les conséquences directes sont la dégradation des terres et une insécurité alimentaire chronique touchant plus de 2 milliards de personne. De plus il est maintenant parfaitement admis que l'utilisation excessive des intrants chimiques affecte gravement et durablement le biofonctionnement du sol et présente des risques pour la santé humaine (Dalgaard et al., 2003). Le défi pour les 50 années à venir est de doubler la production agricole en respectant les règles d'une agriculture durable à faibles apports d'intrants et n'ayant aucun risque pour la santé publique (Tilman et al., 2002). Une des stratégies possibles est la mise en place de pratiques agricoles reposant sur les processus et les fonctionnalités écologiques (utilisation des ressources naturelles du sol, recyclage des nutriments, choix du matériel végétal, gestion des intrants organiques et minéraux). Selon Janssen, De Willigen (2006), la réflexion visant à identifier des pratiques culturelles performantes et respectueuses de l'environnement, doit être engagée sur l'efficacité réelle des intrants chimique au niveau du rendement agricole. Dans les régions tropicales, la gestion du potentiel biologique tellurique revêt une importance toute particulière dans le maintien et l'augmentation de la fertilité des sols (Cardoso, Kuyper, 2006). Parallèlement il est recommandé d'adopter des pratiques culturelles basées sur les processus biologiques régissant l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes végétaux non anthropisés (ex. : diversité du couvert végétal) et donc éviter la pratique de la monoculture. En conséquence, la mise en place d'un couvert végétal composé par une association d'espèces adaptées aux conditions du milieu et le recours à des plantes pérennes (arbustes, arbres) présente de nombreux intérêts susceptibles d'améliorer significativement la productivité végétale. En effet, il a été montré que les agroécosystèmes plurispécifiques (cultures associées, mélange de génotypes ou plantations mixtes) pouvaient présenter une augmentation de productivité de 30 à 60 % en comparaison des systèmes monospécifiques, ainsi qu'une meilleure utilisation des ressources naturelles, une diminution des risques face aux variations pédoclimatiques et aux ravageurs, une limitation des processus d'érosion, et une amélioration de la stabilité pluriannuelle du fonctionnement. En milieu tropical, les systèmes agroforestiers offrent un grand nombre d'intérêts favorisant le rendement des cultures parmi lesquels une amélioration de l'état sanitaire de l'agroécosystème mais également en entretenant durablement un niveau satisfaisant de fertilité (teneur en matière organique, activité biologique, etc.) (Young 1997 ; Ewel, 1999).

Parmi les composantes microbiennes impliquées dans le biofonctionnement du sol figurent les champignons mycorrhiziens considérés comme des éléments majeurs de l'interface sol/plante. Les objectifs de ce chapitre sont : (1) de montrer l'importance de la symbiose mycorrhizienne dans le maintien de la fertilité chimique des sols (plus particulièrement celle en P biodisponible) et augmenter ainsi les rendements des cultures en milieu tropical ; (2) en se référant à la plante phytoparasite, *Striga* spp., pathogène majeur des cultures céréalières dans ces zones arides et semi-arides, de montrer comment les champignons mycorrhiziens peuvent agir contre la prolifération de ce parasite ; (3) de proposer des itinéraires culturels susceptibles d'améliorer le potentiel mycorrhizien des sols et ainsi favoriser l'expression de la symbiose fongique sur les caractéristiques des sols et les cultures.

## La symbiose mycorhizienne et les espèces cultivées des milieux arides et semi-arides

Les champignons les plus abondants dans les sols cultivés sont les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA). Ils constituent 5 à 50 % de la biomasse microbienne des sols (Olsson *et al.*, 1999). La biomasse des hyphes mycorhiziens peut varier de 54 à 900 kg par hectare (Zhu, Miller, 2003). La croissance des hyphes dans le sol s'accompagne d'une production de glomaline (glycoprotéine) qui améliore l'agrégation des particules de sol et peut représenter de 10 à 20 fois le réservoir de carbone contenu issu de la biomasse microbienne (Rillig *et al.*, 2006). Le mycélium extramatriciel peut atteindre 3 % du poids des racines (Lovelock *et al.*, 2004). Le mycélium issu de l'établissement de la symbiose peut mesurer de 10 à 100 m par gramme de sol (McGonigle, Miller, 1999). Pratiquement toutes les plantes de culture tropicales évoluent en symbiose avec des CMA et présentent une haute dépendance mycorhizienne (Norman *et al.*, 1995).

Le fonctionnement de la symbiose mycorhizienne est basé sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Certaines espèces végétales ne peuvent croître normalement sans leur symbiote fongique (Gobat *et al.*, 2003). Le nouvel organe mixte résulte de l'assemblage de tissus de la plante hôte et du champignon mycorhizien et chaque composante de la symbiose optimise son développement grâce à ces interactions bidirectionnelles. Les racines de plus de 80 % des espèces de plantes vasculaires présentent ou sont susceptibles de présenter des structures mycorhiziennes. La formation de mycorhizes est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les Brassicaceae, les Caryophyllaceae, les Cyperaceae, les Juncaceae, les Chenopodiaceae et les Amaranthaceae qui présentent très peu d'associations mycorhiziennes (Norman *et al.*, 1995). Leur fonction est primordiale dans tout ou une partie du cycle de la plante, plus particulièrement pour la nutrition du végétal. Le champignon profite des ressources carbonées synthétisées par la plante *via* la photosynthèse et qui sont indispensables à son métabolisme et à sa fructification. En retour, les hyphes fongiques améliorent la nutrition hydrique et minérale de la plante hôte grâce à l'augmentation du volume de sol prospecté et à la production de divers enzymes extracellulaires (phosphatase, phytase) susceptibles de libérer du phosphore à partir de composés complexes organiques et inorganiques du sol (Gobat *et al.*, 2003).

L'établissement de la symbiose mycorhizienne entraîne l'apparition de nouveaux compartiments biologiques dans la rhizosphère. En modifiant la physiologie de la plante et donc les caractéristiques qualitatives et quantitatives de l'exsudation racinaire, le fonctionnement de la symbiose mycorhizienne va matérialiser au sein de la microflore tellurique différents compartiments microbiens composés par des communautés bactériennes et fongiques présentant des caractéristiques spécifiques (structure, diversité fonctionnelle). Le terme mycorhizosphère a été retenu pour

désigner ce volume de sol sous influence des mycorhizes (Linderman, 1988 ; Johansson *et al.*, 2004). Des études réalisées en milieu naturel sur des plantes colonisées par des champignons mycorrhiziens ont montré qu'environ 10 à 20 % du carbone fixé au niveau du végétal sont transférés aux symbiotes fongiques. Cette mobilité du carbone représente une entrée significative d'énergie dans ce compartiment et jouera un rôle crucial dans la dynamique de nombreux micro-organismes composant la mycorrhizosphère (Johnson *et al.*, 2002) (fig. 1). Par ailleurs, les hyphes mycéliens issus des associations mycorrhiziennes (ou matrice extramatricielle) peuvent s'étendre jusqu'à plusieurs centimètres de la surface racinaire. Outre leur rôle dans le prélèvement des nutriments, ces hyphes favorisent la formation d'agrégats dans le sol notamment par leur exsudation (ex. : glomaline chez les CMA). Ces structures stimulent la prolifération de micro-organismes ayant des caractéristiques propres pour constituer la mycosphère ou l'hyphosphère désignant ainsi le sol conditionné par ce réseau extramatriciel (Rambelli, 1973 ; Linderman 1988) (fig. 1).

Le rôle majeur des mycorhizes se situe au niveau de la mobilisation pour la plante d'éléments nutritifs très peu mobiles dans le sol, principalement le phosphore (Duponnois *et al.*, 2005a ; Lambers *et al.*, 2008). En fonction du pH du sol, cet élément se retrouve majoritairement piégé par le fer, l'aluminium ou le calcium sous des formes difficilement mobilisables pour les plantes (Hinsinger, 2001). L'exploration d'un plus grand volume du sol et la possibilité d'altération des minéraux primaires par les champignons mycorrhiziens améliorent la nutrition phosphatée des plantes (Landeweert *et al.*, 2001). Cette meilleure acquisition des nutriments inorganiques permise par les symbiotes fongiques concerne également d'autres macro- (N, K, Mg, Na, S) et micro- (B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si, Zn) nutriments du sol (Smith, Read, 2008). Il a également été démontré que les associations mycorrhiziennes pouvaient jouer un rôle significatif dans la décomposition et la minéralisation des matières organiques végétales et mobiliser les nutriments au bénéfice de la plante hôte (Gobat *et al.*, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008). He, Nara (2007) ont même suggéré que les mycorhizes pourraient jouer un rôle fondamental dans la réduction de la malnutrition humaine du fait que de nombreux nutriments se retrouvaient dans la biomasse des plantes mycorhizées (biofortification).

L'amélioration de la nutrition hydrique des plantes associées à des champignons mycorrhiziens a aussi été observée (Auge, 2001). De nombreux résultats indiquent également un effet bioprotecteur des mycorhizes : réduction ou même inhibition de l'effet négatif de certains agents pathogènes (Smith, Read, 2008) comme les nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* (Duponnois, Cadet, 1994) et une meilleure tolérance des plantes mycorhizées aux éléments traces métalliques ou aux hydrocarbures aromatiques polycycliques (Leyval, Joner, 2001 ; Joner, Leyval, 2003). L'établissement de la symbiose permet également de favoriser la formation d'agrégats et ainsi d'améliorer la structure du sol. La colonisation du sol par le mycélium extramatriciel et la production par les hyphes mycorrhiziens d'une glycoprotéine, la glomaline, engendrent une meilleure structuration du sol par la formation d'agrégats beaucoup plus stables (Lovelock *et al.*, 2004 ; Rillig, Mummey, 2006).

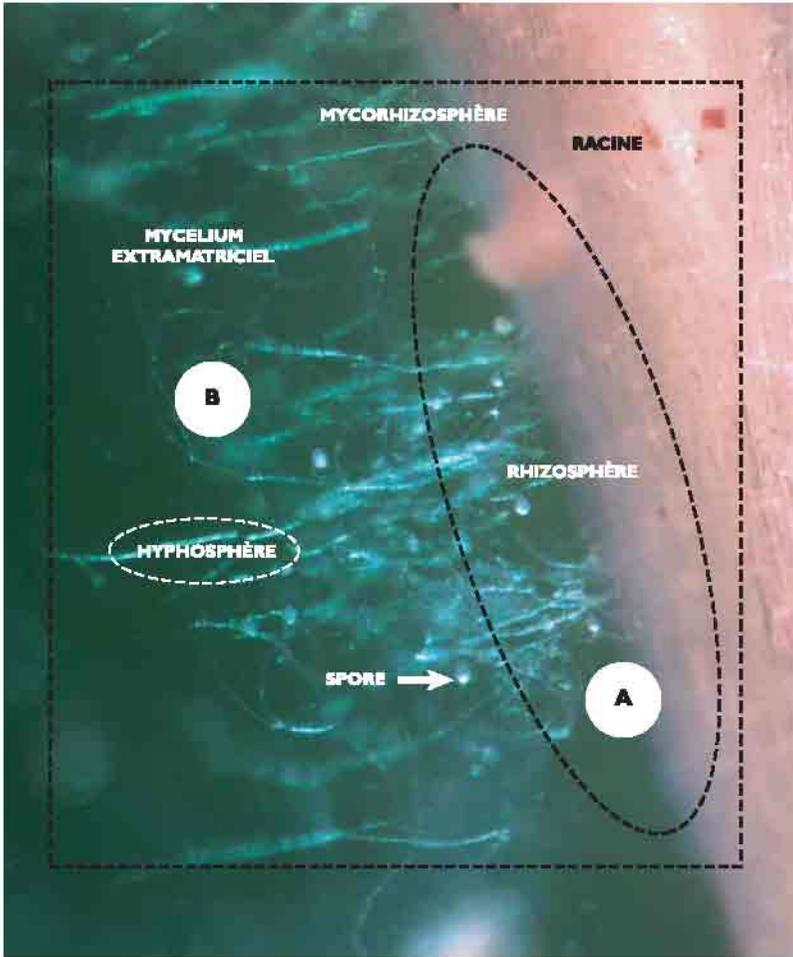


Figure 1.  
Schématisation des interactions entre les différents compartiments de la mycorhizosphère (d'après Johansson et al., 2004).

Les associations mycorhiziennes jouent un rôle clef dans le fonctionnement et la stabilité des agro- et écosystèmes terrestres en intervenant significativement dans la coexistence des plantes. En effet, l'existence de plantes matérialisant au sein de leurs systèmes racinaires des réservoirs de propagules mycorhiziennes constitue un vecteur très efficace pour assurer l'établissement de jeunes régénérations en facilitant notamment l'infection des jeunes plants, donc leur survie, dans des conditions du milieu souvent hostiles (Newman, 1988 ; Simard, Durall, 2004). En outre, les champignons mycorhiziens favorisent la coexistence entre plusieurs espèces végétales, améliorant ainsi la productivité et la biodiversité végétales dans ces

écosystèmes (van der Heijden *et al.*, 1998 a, b ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007). Des travaux ont montré qu'il existait une translocation de métabolites *via* les ponts mycéliens créés par le réseau d'hyphes entre plusieurs plantes de la même et d'espèces différentes (Yao *et al.*, 2003 ; Simard, Durall, 2004), avec le cas particulier de la mycohétérotrophie où des plantes non chlorophylliennes (Orchidées, Éricacées) sont alimentées par leurs congénères photosynthétiques *via* ce réseau mycélien (Selosse *et al.*, 2006). Par ailleurs, les associations mycorhiziennes sont fortement impliquées dans la dynamique spatio-temporelle des écosystèmes. Il a été fréquemment observé que, en début de succession, marqué par une pauvreté du sol en propagules mycorhiziennes, ce sont les espèces végétales peu dépendantes de la symbiose mycorhizienne qui vont pouvoir s'installer. Par la suite, avec l'enrichissement du sol en propagules mycorhiziennes et son appauvrissement en éléments nutritifs, les espèces plus mycotrophes prendront la succession avec une forte corrélation positive entre les biodiversités fongique et végétale (Janos, 1980 ; van der Heijden *et al.*, 1998 a ; Hart *et al.*, 2003).

## Symbiose mycorhizienne et prolifération de *Striga* spp.

En Afrique, les céréales occupent une place importante dans le régime alimentaire des populations locales. Elles fournissent aux populations l'essentiel de leur ration calorique (70 à 80 %) selon les pays. Les céréales les plus consommées sont le maïs, le sorgho, le mil, le riz et le blé. Le maïs et le sorgho prennent la première place avec une production de 70,3 10<sup>6</sup> tonnes en 2005 sur une surface cultivée de 54,6 millions d'hectare sur les 100 millions d'hectares de terrains dédiés à la culture céréalière. Cette production représente un peu plus de 50 % de la production totale de céréales ainsi que de la superficie totale cultivée en Afrique. Cependant, son évolution est très variable avec une augmentation annuelle très faible d'environ 1,3 % ne permettant pas d'assurer l'autosuffisance alimentaire des populations locales. Ce faible taux de productivité annuelle est dû à l'action de plusieurs facteurs affectant la culture en elle-même notamment la dégradation de la fertilité des sols, la sécheresse, les problèmes phytosanitaires, les dégâts provoqués par les adventices, les plantes parasites, etc.

Les pratiques culturelles traditionnelles ont montré des résultats encourageants comme la mise en jachère des sols cultivés permettant d'améliorer la fertilité des sols. Or, l'utilisation seule de ces pratiques ancestrales ne suffit plus à limiter l'impact de certains pathogènes comme le cas des plantes parasites (*Striga*, *Alectra*, *Buchnera*, *Rhamphicarpa*) du fait d'une demande accrue des populations locales et d'une sur-exploitation des ressources naturelles.

Le *Striga* est une plante à fleur parasite obligatoire des racines qui entraîne un jaunissement des feuilles de la plante hôte suivi de son dessèchement total. Connu

en Afrique depuis la fin du XVII<sup>e</sup> siècle, il constituera un véritable fléau au cours du XX<sup>e</sup> siècle (Olivier, 1995). D'après Musselman (1987), ce genre peut être originaire des montagnes de Nuba au Soudan et en Éthiopie, en particulier pour l'espèce *S. hermonthica*. Actuellement, elle est répandue aussi bien en Afrique qu'en Arabie Saoudite. Il existe 30 à 40 espèces et 80 % se rencontrent en Afrique dont les deux tiers dans l'ouest et le centre du continent et plus de la moitié dans l'est et le sud du continent. Neuf espèces sont natives d'Afrique et trois sont endémiques du continent australien (Parker, Riches, 1993).

Si la plupart de ces espèces ne montrent que peu d'effet pathogène significatif, celles qui parasitent les cultures peuvent être extrêmement ravageuses. En Afrique subsaharienne, les dégâts causés par ces parasites sont généralement très importants pour les producteurs locaux (Lenné, 2000). En effet, de nombreuses herbacées alimentaires cultivées en Afrique comme le fonio (*Digitaria excillis* L.), le maïs (*Zea mais* L.), le mil (*Pennisetum americanum* (L.) K. Schum), le riz (*Oryza sativa* L.), le sorgho (*Sorghum bicolor* L. Moench) et la canne à sucre (*Saccharum officinarum* L.) sont parasitées par une ou plusieurs espèces de *Striga*. Les espèces les plus ravageuses sont *Striga hermonthica* (Del.) Benth et *Striga asiatica* (L.) Kuntze suivies de *Striga aspera* (Willd.) Benth et *Striga forbesii* Benth (Lenné, 2000).

Au cours de ces dernières décennies, des programmes de lutte ont été mis en place afin d'éradiquer cette plante parasite (utilisation des plantes pièges, pratique de cultures associées, lutte chimique et biologique) dans les pays du Nord. Toutefois, les techniques employées sont difficilement transférables aux agriculteurs des pays du Sud compte tenu des conditions socio-économiques du monde paysan rencontrées dans ces régions. De plus, l'impact du *Striga* est aggravé par sa prédilection à se développer sur des cultures déjà confrontées au stress nutritionnel (carences en N et P) et dépourvus d'amendements fertilisants, situation fréquente dans les pays tropicaux. Les champs peu fertiles, pauvrement aménagés par les agriculteurs, avec des apports de fertilisants limités, sont fortement infestés par le *Striga*. D'autres facteurs interviennent aussi dans cette propagation comme l'adaptation biologique de la plante parasite aux conditions climatiques des zones semi-arides, l'abondance, la taille et le poids infime des graines qui facilitent leur dissémination, la surexploitation des terrains aboutissant à l'épuisement des sols, les facteurs écologiques, climatiques et culturaux. Tous ces paramètres contribuent à la perte significative des récoltes, essentiellement les céréales qui constituent le plus souvent la nourriture de base de ces populations.

Le cycle de développement de *Striga* est couplé à celui de sa plante hôte. La plante phytoparasite produit de grandes quantités de graines de très petite taille qui restent viables dans le sol pendant plus d'une décennie. La germination de ces graines est induite par les exsudats racinaires de nombreuses plantes comme les céréales mais aussi des plantes dites « faux hôtes » ou « plantes pièges » qui induisent la germination de *Striga* mais ne permettent pas l'accomplissement de son cycle de développement. La germination des graines de *Striga* est induite par des molécules (Strigolactones) présentes en trace dans les exsudats racinaires (Bouwmeester *et al.*, 2003 ; Hirsch *et al.*, 2003). L'effet phytotoxique de *Striga* vis-à-vis de la plante

hôte se déroule principalement dans le sol avant l'émergence du phytoparasite démontrant la nécessité d'agir contre ce pathogène dans les premiers stades de son développement.

Des études récentes ont démontré que la symbiose mycorhizienne pouvait agir contre le développement de *Striga* soit indirectement en améliorant la nutrition minérale de la plante hôte (meilleure tolérance à l'infection par *Striga*), soit directement en inhibant la germination, l'attachement et l'émergence de la plante phytoparasite (Lendzemo, Kuyper, 2001). De plus, il a été montré que les dialogues moléculaires entre les plantes mycorhizées et la germination des spores de champignons mycorhiziens sont assurés par des molécules traces appartenant au groupe des Strigolactones, elles-mêmes impliquées dans la germination des graines de *Striga* (Akiyama *et al.*, 2005). Ce résultat permet d'envisager une technique de lutte intégrée contre le phanérogame phytoparasite en utilisant des plantes hypermycotrophes qui vont stimuler la germination des graines de *Striga* mais inhiber son développement (« faux hôtes » ou plantes pièges). Cette propriété est valorisée classiquement en Afrique par l'introduction dans des itinéraires culturaux de plantes pièges telles que le coton (Botanga *et al.*, 2003), l'arachide (Tenebe, Kamara, 2002), etc., qui sont associées à un cortège mycorhizien abondant et diversifié (plantes hypermycotrophes). De plus, comme il a été souligné précédemment, la symbiose mycorhizienne peut interagir positivement avec le développement d'autres groupes microbiens tels que celui des bactéries libres fixatrices d'azote (*Azospirillum* spp.) connues également pour être antagonistes de *Striga* (Bouillant *et al.*, 1997). La technique de Semis sous couvert végétal permanent (SCV) pourrait constituer un support idéal pour valoriser ce type d'interaction. En réponse aux pratiques culturelles traditionnelles (labour, polyculture, abattis brûlis...), connues pour ses effets néfastes sur l'environnement, sous les contraintes de pression démographique enregistrées dans ces régions, le SCV offre des perspectives très intéressantes pour restaurer la fertilité chimique des sols dégradés, limiter l'érosion, contrôler l'enherbement, augmenter l'infiltration de l'eau, réduire l'évaporation et restaurer les fonctions naturelles de régulation des cycles biogéochimiques. La couverture végétale ainsi réalisée est généralement composée de plantes ayant des systèmes racinaires puissants et profonds et pouvant recycler les nutriments des horizons profonds vers la surface où ils peuvent être assimilés par les cultures principales (ex. : *Mucuna* sp.). Toutefois, les avantages de cette technique peuvent être élargis en diversifiant les ressources végétales utilisées dans la confection de cette couverture végétale permanente (en particulier en utilisant des plantes endémiques hautement mycotrophes et économiquement valorisables) et en évaluant leur impact sur certains indicateurs biologiques pertinents comme l'abondance et la diversité des symbiotes mycorhiziens dans le sol, cela afin de renforcer le rôle de la symbiose mycorhizienne en tant qu'agent biologique améliorant la croissance des plantes et inhibant le développement de pathogènes comme le *Striga*. Or, malgré les nombreuses études attestant de l'importance des champignons mycorhiziens dans le fonctionnement des sols, il n'existe pas à notre connaissance de travaux évaluant l'impact des composantes végétales utilisées en SCV sur le potentiel mycorhizien des sols et des fonctions qui lui sont associées (ex. : protection phytosanitaire, amélioration de la fertilité des sols, etc.). Alors que des observations attestent de l'effet

bénéfique de cette technique sur la dissémination de *Striga asiatica* à Madagascar, la valorisation de l'effet antagoniste des symbiotes mycorhiziens *via* la gestion du potentiel mycorhizien des sols avec des espèces végétales hypermycotrophes et endémiques des régions concernées est actuellement largement sous-estimée.

## La symbiose mycorhizienne et la valorisation des ressources en phosphate naturel des sols tropicaux

Les carences en phosphore biodisponible représentent la contrainte majeure des sols tropicaux limitant ainsi la productivité des agroécosystèmes (Vanlauwe *et al.*, 2002). Les fertilisants phosphatés sont généralement peu accessibles aux populations locales du fait de leur coût prohibitif et des stratégies culturales doivent être identifiées pour satisfaire les besoins en phosphore inorganique des cultures. En milieu tropical, la plupart des phosphates naturels (PN) minéraux sont d'origine sédimentaire et sont rarement utilisés en application directe comme fertilisant phosphaté. Les effets bénéfiques de l'introduction du PN dans un itinéraire cultural sont généralement observés dans des sols acides comme pour le maïs (Vanlauwe *et al.*, 2002) mais il a également été montré que la mise en place d'une rotation culturale adaptée de type légumineuse/céréales peut améliorer significativement l'impact de du PN sur la croissance de la plante. Certaines espèces de légumineuses sont connues pour leur capacité à altérer chimiquement des formes de phosphate inorganique complexes et ainsi mobiliser des formes de P soluble, biodisponible pour la plante (Braun, Helmke, 1995 ; Pypers *et al.*, 2006). Il est généralement proposé que cette altération du PN résulte principalement de l'acidification du compartiment rhizosphérique (Hinsinger, Gilkes, 1993) et par l'exsudation d'acides organiques (Hoffland, 1992). L'adoption de ce type de rotation culturale a pour principaux objectifs d'améliorer le processus de solubilisation du PN *via* les propriétés de la légumineuse. La culture céréalière mise en place à la suite de la légumineuse bénéficiera de cette biodisponibilité accrue de P mais également du phosphore issu de la décomposition de la biomasse aérienne et racinaire de la légumineuse (Horst *et al.*, 2001).

L'utilisation du pois mascate (*Mucuna pruriens*) a été largement adoptée par les populations paysannes en Afrique de l'Ouest, principalement pour sa capacité à éliminer les adventices (Tarawali *et al.*, 1999). De plus, et comme toutes les légumineuses nodulantes, cette espèce est capable de fixer l'azote atmosphérique (Houngnandan *et al.*, 2000) et ainsi améliorer la fertilité du sol (Carsky *et al.*, 1998). Vanlauwe *et al.*, (2000a, 2000b) ont clairement montré que l'apport de PN dans la rotation culturale *Mucuna*/maïs améliorerait significativement l'efficacité du PN sur le rendement cultural comparé aux effets observés lorsque ce PN était utilisé dans le

cadre d'une monoculture de maïs. Des effets similaires à ceux enregistrés avec le *Mucuna* ont été mesurés avec des espèces comme *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (Shibata, Yano, 2003) ou *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) Gray (Phiri *et al.*, 2003).

Comme il a été souligné précédemment, certaines plantes développent des stratégies leur permettant d'avoir accès à des formes de phosphate organique ou inorganique peu mobiles dans le sol. Ainsi, en conditions de carence en P, le lupin développe des racines protéoïdes (Gardner *et al.*, 1983 ; Dinkelaker *et al.*, 1989). Ces racines excrètent de grandes quantités de citrate qui a la capacité d'altérer des formes de phosphate de calcium (Ae *et al.*, 1990). Le pois d'angole peut également mobiliser du P à partir de complexes de phosphates de fer et d'aluminium (Ae *et al.*, 1990 ; Otami, Ae, 1996 ; Otami *et al.*, 1996). L'arachide présente une faible réponse à la fertilisation phosphatée suggérant ainsi que cette plante a la capacité de satisfaire ses besoins en P à partir de sources phosphatées complexes. Les racines de l'arachide excrètent également une quantité significative d'acides organiques dans la rhizosphère.

Les racines des plantes cultivées sont généralement mycorhizées par des CMA et lors de l'établissement de la symbiose, la prolifération des hyphes mycéliens dans le sol augmente le volume de prospection de la plante vis-à-vis des ressources minérales. Ces hyphes peuvent altérer ces formes complexes de phosphore et transférer le P biodisponible jusqu'à la plante. Ainsi Shibata, Yano (2003) ont démontré qu'il existait des synergies entre l'impact des exsudats racinaires et l'activité fongique au niveau des hyphes extramatriciels aboutissant à une meilleure mobilisation vers la plante de P biodisponible. Ainsi les techniques culturales susceptibles d'améliorer le potentiel mycorhizien des sols (ex. : rotations culturales) pourraient également améliorer l'efficacité des PN comme fertilisant en P et ainsi le rendement des cultures céréalières.

## Stratégies culturales et amélioration du potentiel mycorhizien des sols

Le potentiel mycorhizien des sols représente l'ensemble des formes de propagules mycorhiziennes (spores, hyphes, morceaux de racines mycorhizés, etc.). Afin d'optimiser l'effet mycorhizien sur le rendement des cultures, il convient donc de favoriser durablement l'établissement et le fonctionnement de la symbiose en agissant sur le potentiel mycorhizien tant au niveau de l'abondance des propagules que de leur diversité. Il a été démontré que dans les écosystèmes tropicaux dégradés, l'adoption de pratiques conventionnelles telles que le labour, le recours à des engrais chimiques ou des pesticides pouvait engendrer de profonds dysfonctionnements dans l'agroécosystème susceptibles de remettre en cause sa capacité à satisfaire les

services écosystémiques attendus (services d’approvisionnement, de régulation, culturels et sociaux). Les bases conceptuelles de la mise en œuvre d’une agriculture durable à faibles apports d’intrants reposent sur les connaissances acquises dans les mécanismes biologiques régissant le biofonctionnement des sols et plus particulièrement ceux impliqués dans le maintien de leur fertilité. En conséquence, l’objectif est de promouvoir les interactions entre les composantes biologiques du sol *via* différents types d’intervention (rotation culturale, agroforesterie, etc.) afin d’optimiser les ressources de l’agroécosystème et promouvoir le rendement de la culture (Altieri, 2002). Les CMA sont considérés comme étant peu spécifiques vis-à-vis de la plante hôte, même si de récentes études tendent à démontrer une certaine spécificité jusqu’alors sous-estimée (Opik *et al.*, 2009 ; Chagnon *et al.*, 2011 ; Jacquemyn *et al.*, 2011). Cette relative absence de spécificité permet aux symbiotes fongiques de pouvoir infecter différentes espèces végétales mais également de former des ponts mycéliens entre les plantes. Ces réseaux mycéliens permettent également des transferts d’éléments nutritifs entre les plantes (ex. : légumineuses/céréales) comme il a été démontré pour l’azote (He *et al.*, 2003). Dans les agroécosystèmes gérés selon des techniques d’agroécologie (ex. : en y intégrant des espèces pérennes et en limitant les opérations de labour), le réseau mycélien est généralement intact. Par contre, dans les cas de monocultures répétées d’espèces annuelles, ces réseaux sont profondément altérés entraînant une faible mycorhization des jeunes plants (plus particulièrement en début de culture) et une faible croissance de la plante (Kuyper *et al.*, 2004). Il a été montré que cette diminution du développement de l’espèce cultivée pouvait être attribuée à une nutrition en P limitée dans le cas du maïs (Miller, 2000) ou à une faible nodulation comme pour le soja (Goss, De Varennes, 2002).

Dans ce chapitre d’ouvrage, nous présenterons deux exemples de pratiques culturales susceptibles d’entretenir un niveau de potentiel mycorhizien adéquat pour maintenir la fertilité des sols : la rotation culturale et la pratique d’agroforesterie.

L’effet positif des rotations culturales sur la richesse et l’abondance des propagules mycorhiziennes dans le sol a été relaté par de nombreuses études. Par exemple, il a été montré qu’une année de culture avec une plante peu dépendante de la symbiose mycorhizienne entraînait une baisse de 13 % de l’infection mycorhizienne des plants de la culture suivante (Harinikumar, Bagyaraj, 1988). Le recours à des espèces végétales hautement mycotrophes permet à l’agroécosystème de recouvrer sa fertilité en favorisant en particulier la multiplication des propagules mycorhiziennes (abondance) et le maintien de leur diversité. Une baisse de rendement a ainsi été observée suite à des monocultures de maïs et de soja et ce déclin a été attribué à un effet sélectif de la plante cultivée au niveau des communautés de CMA en favorisant des souches fongiques moins performantes quant à leur effet sur le développement de la plante (Johnsson *et al.*, 1992). Au Bénin, il a été aussi démontré que l’activité fixatrice d’azote de *Mucuna pruriens*, une espèce très utilisée pour améliorer les jachères et pour lutter contre une adventice, *Imperata cylindrica*, était relativement faible du fait d’un déficit en rhizobia efficaces mais également de carences en P biodisponible. Pour remédier à ce dysfonctionnement de la symbiose fixatrice, il a été proposé d’adopter une technique culturale susceptible d’améliorer le potentiel mycorhizien sachant que des interactions synergiques sont généralement observées entre l’établis-

sement de la symbiose mycorhizienne et de la symbiose rhizobienne (Cardoso, Kuyper, 2006). De nombreuses études attestent de l'effet dépressif de la monoculture sur l'abondance et la diversité des propagules mycorhiziennes dans le sol ainsi que sur les réseaux d'hyphes mycéliens (Plenchette *et al.*, 2005 ; Gosling *et al.*, 2006). En dépit du potentiel avéré que la symbiose mycorhizienne peut développer pour améliorer durablement la productivité des agroécosystèmes, il subsiste de nombreuses lacunes quant aux connaissances relatives aux fonctions réelles des CMA dans le fonctionnement du sol cultivé ainsi qu'à l'impact des pratiques culturales sur le potentiel mycorhizien (Kahiluoto, 2000 ; Kahiluoto *et al.*, 2009).

La pratique de l'agroforesterie offre de nombreux avantages dans une perspective de gestion durable des ressources naturelles. L'arbre au sein du système peut être source de fourrage, d'aliments (ex. : arbres fruitiers), augmenter les teneurs en matière organique, limiter les processus d'érosion, favoriser le recyclage d'éléments nutritifs grâce à son enracinement profond, etc. Paradoxalement peu d'études ont été entreprises pour évaluer l'impact de l'arbre sur le potentiel mycorhizien du sol et ses répercussions sur les rendements culturaux (Cardoso *et al.*, 2003). Il est pourtant connu que la majeure partie des arbres utilisés en agroforesterie est hautement mycotrophes (ex. : arbres fixateurs d'azote) (Smith, Read, 2008). En utilisant des plantes pionnières, généralement associées à d'importantes communautés mycorhiziennes, il est possible d'améliorer le statut mycorhizien de l'essence agroforestière au cours de la phase d'élevage en pépinière et ainsi introduire au sein du système un inoculum mycorhizien abondant et diversifié (Duponnois, *comm. pers.*) qui optimisera dans un premier temps les performances de la plantation de l'arbre (croissance accrue, baisse de la crise de transplantation) (Duponnois *et al.*, 2005, 2007). De par ses fonctions au sein du système, l'arbre agira en tant que réservoir à propagules de CMA susceptibles de s'associer aux espèces cultivées et ainsi améliorer le rendement de la culture.

## Conclusion

Comme nous l'avons vu, l'élaboration de pratiques culturales durables et respectueuses de l'environnement doit se référer aux mécanismes impliqués dans le fonctionnement de systèmes non anthropisés, à savoir des écosystèmes naturels. De nombreuses études ont été entreprises ces dernières années sur le rôle des CMA dans la productivité et la stabilité d'écosystèmes naturels (Bever, 1999 ; van der Heijden, Sanders, 2002). Ces travaux ont mis en évidence le rôle majeur de la diversité et de l'abondance des propagules mycorhiziennes dans la structuration de la strate épigée (Kliromonos, 2002). En retour, les caractéristiques du couvert végétal vont également influencer l'évolution des communautés de CMA dans le sol (Bever *et al.*, 2002 ; Wolfe *et al.*, 2005). Les mécanismes impliqués dans ces interactions sont principalement assujettis aux facteurs biologiques suivants : (1) la spécificité fonctionnelle du couple espèce végétale/communauté de CMA (van der Heijden *et al.*, 1998) ; (2) la dépendance mycorhizienne de l'espèce végétale

considérée ; (3) la distribution de la plante au sein de la couverture végétale (plante rare vs plante abondante) (van der Heijden *et al.*, 2006).

Les résultats obtenus ont permis d'établir plusieurs bases conceptuelles définissant l'écologie de la symbiose mycorhizienne, à savoir :

– la symbiose impliquant les CMA ne montre pas de spécificité *sensu stricto* vis-à-vis de la plante (des CMA peuvent s'associer à différentes espèces végétales) mais il s'avère que des écotypes mycorhiziens peuvent être plus ou moins efficaces selon la plante hôte considérée (Sanders, 2002) ;

– le mycélium extramatriciel formant des réseaux d'hyphes mycéliens dans le sol constitue une source majeure de propagules mycorhiziennes pour les plantes constituant le couvert végétal (Read, 1998) ;

– les réseaux d'hyphes mycéliens constituent une composante essentielle dans les processus biologiques assurant une exploitation optimale des ressources en nutriments du sol (en particulier le P) plus particulièrement dans les milieux arides (Allen, 2007) ;

– l'établissement de la symbiose mycorhizienne a un effet qualitatif et quantitatif sur la structure de la microflore du sol (effet mycorhizosphère) en privilégiant en particulier la multiplication de micro-organismes saprophytes présentant des propriétés bénéfiques pour le développement de la plante (Johansson *et al.*, 2004).

L'adoption de pratiques culturales pour assurer une conservation et une gestion durable des terres doit prendre en compte ces connaissances acquises sur l'écologie de la symbiose mycorhizienne en privilégiant les ressources naturelles environnementales (ressources végétales et microbiennes), en préservant les composantes de la symbiose et en particulier l'intégrité des réseaux extramatriciels et surtout en évitant d'introduire des éléments étrangers au système (introduction d'espèces végétales ou de CMA exotiques). En dépit de l'ensemble de ces connaissances montrant l'opportunité de gérer cette composante microbienne du sol, force est de constater que de nombreuses lacunes subsistent et que des études montrant l'effet à long terme de la gestion du potentiel mycorhizien sur la qualité des sols doivent être entreprises surtout dans les situations de stress (stress hydrique) afin de contribuer à la définition de pratiques culturales susceptible de garantir la capacité de résilience d'agro- et écosystèmes dans le contexte de changement climatique global.

## Bibliographie

Ae, N., Arihara, J., Okada, K., Yoshihara, T., Johansen, C. (1990). Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indians subcontinent. *Science*, 248 : 477- 480.

Akiyama, K., Matsuzaki, K., Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435 : 824-827.

Allen, M.F. (2007). Mycorrhizal fungi : highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*, 6 : 291-297.

Altieri, M. (2002). Agroecology : the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, Ecosystem, Environment*, 93 : 1-24.

- Auge, R.M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11 : 3-42.
- Bever, J.D. (1999). Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity : inference from a model of interguild frequency dependence. *Ecology Letters*, 2 : 52-62.
- Bever, J.D., Pringle, A., Schultz, P.A. (2002). Dynamics within the plant – arbuscular mycorrhizal fungal mutualism : testing the nature of community feedback. In : van der Heijden, M.G.A., Sanders, I.R. (Eds.), *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin : 267-292.
- Botanga, C.J., Alabi, S.O., Echekwu, C.A., Lagoke, S.T.O. (2003). Genetics and suicidal germination of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. by cotton. *Crop Science*, 43 : 483-488.
- Bouillant, M.-L., Miché, L., Ouedraogo, O., Alexandre, G., Jacouda, C., Sallé, G., Bally, R. (1997). Inhibition of *Striga* seed germination associated with sorghum growth promotion by soil bacteria. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 320 : 159-162.
- Bouwmeester, H.J., Matusova, R., Zhongkui, S., Beale, M.H. (2003). Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6 : 358-364.
- Braun, S.M., Helmke, P.A. (1995). White lupin utilizes soil phosphorus that is unavailable to soybean. *Plant and Soil*, 176 : 95-100.
- Cardoso, I.M., Kuyper, T.W. (2006). Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 116 : 72-84.
- Cardoso, I.M., Boddington, C., Janssen, B.H., Oenema, O., Kuyper, T.W. (2003). Distribution of mycorrhizal fungal spores in soils under agroforestry and monocultural coffee systems in Brazil. *Agroforestry Systems*, 58 : 33-43.
- Carsky, R.J., Tarawali, S.A., Becker, M., Chikoye, D., Tian, G., Sanginga, N. (1998). *Mucuna*-herbaceous legume with potential for multiple uses. Resource and Management Research, Monograph No. 25. IITA, Ibadan, 52 p.
- Chagnon, P.-L., Bradley, R.L., Klironomos J.N. (2011). Using ecological network theory to evaluate the causes and consequences of arbuscular mycorrhizal community structure. *New Phytologist*, doi : 10.1111/j.1469-8137.2011.04044.x.
- Cordell, D., Drangert, J.-O., White, S. (2009). The Story of Phosphorus : Global food security and food for thought. *Global Environmental Change*, 19 : 292-305.
- Dalgaard, T., Hutchings, N.J., Porter, J.R. (2003). Agroecology, scaling and interdisciplinarity. *Agricultural, Ecosystems, Environment*, 100 : 39-51.
- Dinkelaker, B., Römheld, V., Marschner, H. (1989). Citric acid excretion precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell, Environment*, 12 : 285-292.
- Duponnois, R., Cadet, P. (1994). Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N<sub>2</sub> fixation of *Acacia seyal*. *Afro Asian Journal of Namatology*, 4 : 228-233.
- Duponnois, R., Colombet, A., Hien, V., Thioulouse, J. (2005a). The Mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil Biology, Biochemistry*, 37 : 1460-1468.
- Duponnois, R., Founoune, H., Masse, D., Pontanier, R. (2005b). Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal : growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207 : 351-362.

## La GMV. Capitalisation des recherches et valorisation des savoirs locaux

- Duponnois, R., Plenchette, C., Prin, Y., Ducouso, M., Kisa, M., Bâ, A.M., Galiana, A. (2007). Use of mycorrhizal inoculation to improve reforestation process with Australian *Acacia* in Sahelian ecozones. *Ecological engineering*, 29 : 105-112.
- Ewel, J.J. (1999). Natural systems as a model for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems*, 45 : 1-21.
- Gardner, W.K., Barber, D.A., Parbery, D.G. (1983). The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant, Soil*, 70 : 107-124.
- Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W. (2003). *Le sol vivant*, 2e Edition. Presses Polytechniques Universitaires Romandes, Lausanne, 568 p.
- Gosling, P., Hodge, A., Goodlass, G., Bending, G.D. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 113 : 17-35.
- Goss, M.J., De Varennes, A. (2002). Soil disturbance reduces the efficacy of mycorrhizal associations for early soybean growth and N<sub>2</sub> fixation. *Soil Biology, Biochemistry*, 34 : 1167-1173.
- Harinikumar, K.M., Bagyaraj, D.J. (1988). Effects of crop rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *Plant, Soil*, 110 : 77-80.
- Hart, M.M., Reader, R.J., Klironomos, J.N. (2003). Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology, Evolution*, 18 : 418-423.
- He, X., Nara, K. (2007). Element biofortification : can mycorrhizas potentially offer a more effective and sustainable pathway to curb human malnutrition? *Trends in Plant Science*, 12 : 331-333.
- He, X.H., Critchley, C., Bledsoe, C. (2003). Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Review in Plant Sciences*, 22 : 531-567.
- Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes : A review. *Plant, Soil*, 237 : 173-195.
- Hinsinger, P., Gilkes, R.J. (1997). Dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of five plant species grown in an acid, P-fixing mineral substrate. *Geoderma*, 75 : 231-249.
- Hirsch, A.M., Bauer, D.W., Bird, D.M., Cullimore, J., Tyler, B., Yoder, J.I. (2003). Molecular signals and receptors : controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology*, 84 : 858-868.
- Hoffland, E. (1992). Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization of rock phosphate by rape. *Plant, Soil*, 140 : 279-289.
- Horst, W.J., Kamh, M., Jibrin, J.M., Chude, V.O. (2001). Agronomic measures for increasing P availability to crops. *Plant, Soil*, 237 : 211-223.
- Houngnandan, P., Sanginga, N., Woome, P., Vanlauwe, B., van Cleemput, O. (2000). Response of *Mucuna pruriens* to symbiotic N fixation by rhizobia following inoculation in farmers' fields in the derived Savannah of Benin. *Biology and Fertility of Soils*, 30 : 558-565.
- Jacquemyn, H. Merckx, V., Brys, R., Tyteca, D., Cammue, B. P., Honnay, O., Lievens, B. (2011). Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus *Orchis* (Orchidaceae). *New Phytologist*, 192 : 518-528.
- Janos, D.P. (1980). Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12 : 56-64.
- Janssen, B. H., De Willigen, P. (2006). Ideal and saturated soil fertility as bench marks in nutrient management. 1. Outline of the framework. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 116 : 132-146.

- Johansson, J.F., Paul, L.R., Finlay, R.D. (2004). Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48 : 1-13.
- Johnson, D., Leake, J.R., Ostle, N., Ineson, P., Read, D.J. (2002). In situ (CO<sub>2</sub>)-C-<sup>13</sup> pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytologist*, 153 : 327-334.
- Johnson, N.C., Copeland, P.J., Crookston, R.K., Pflieger, F.L. (1992). Mycorrhizae : possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean. *Agronomy Journal*, 84 : 387-390.
- Joner, E.J., Leyval, C. (2003). Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza. *Environmental Science, Technology*, 37 : 2371-2375.
- Kahiluoto, H. (2000). A Systems Approach to the Management of Arbuscular Mycorrhiza - Bioassay and Study of the Impact of Phosphorus Supply. Univ. of Helsinki, Dep. of Appl. Biol., Publ. 1, Helsinki.
- Kahiluoto, H., Ketoja, E., Vestberg, M. (2009). Contribution of arbuscular mycorrhiza to soil quality in contrasting cropping systems. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 134 : 36-45.
- Khan, Z.R., Hassanal, A., Overholt, W., Khamis, T.M., Hooper, A.M., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M. (2002). Control of witchweed *Striga hermonthica* by intercropping with *Desmodium* spp., and the mechanism defined as allelopathic. *Journal of Chemical Ecology*, 28 : 1871-1885.
- Kisa, M., Sanon, A., Thioulouse, J., Assigbetse, K., Sylla, S., Spichiger, R., Dieng, L., Berthelin, J., Prin, Y., Galiana, A., Lepage, M., Duponnois, R. (2007). Arbuscular mycorrhizal symbiosis counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 62 : 32-44.
- Klironomos, J.N. (2002). Another form of bias in conservation research. *Science*, 298 : 749-750.
- Kuyper, T.W., Cardoso, I.M., Onguene, N.A., Murniati, Van Noordwijk, M. (2004). Managing mycorrhiza in tropical multispecies agroecosystems. In : Van Noordwijk, M., Cadish, G., Ong, C.K. (Eds.), *Below-Ground Interactions in Tropical Agroecosystems*. CABI, Wallingford : 243-261.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., Smith, S.E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology, Evolution*, 23 : 95-103.
- Landeweert, R., Hoffland, E., Finlay, R.D., Kuyper, T.W., van Breemen, N. (2001). Linking plant to rocks : ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology, Evolution*, 16 : 248-255.
- Lenzemo, V.W., Kuyper, T.W. (2001). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on damage by *Striga hermonthica* on two contrasting cultivars of sorghum, *Sorghum bicolor*. *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 87 : 29-35.
- Lenné, J. (2000). Pests and poverty : the continuing need for crop protection research. *Outlined Agriculture*, 29 : 235-250.
- Leyval, C., Joner, E.J. (2001). Bioavailability of heavy metals in the mycorrhizosphere. in : Trace elements in the rhizosphere. CRC Press : 165-185.
- Linderman, R.G. (1988). Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora : the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology*, 78 : 366-371.
- Lovelock, C.E., Wright, S.F., Clark, D.A., Ruess, R.W. (2004). Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *Journal of Ecology*, 92 : 278-287.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H. (1999). Winter survival of extraradical hyphae and spores of arbuscular mycorrhizal fungi in the field. *Applied Soil Ecology*, 12 : 41-50.

- Miller, M.H. (2000).  
Arbuscular mycorrhizae and the phosphorus nutrition of maize : a review of Guelph studies. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 80 : 47-52.
- Musselman, L. J. (ed.). (1987).  
Taxonomy of witchweeds. Pages 3-12.  
In *Parasitic weeds in agriculture volume I : Striga*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, U.S.A., 317 p.
- Newman, E.I. (1988).  
Mycorrhizal links between plants : their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research*, 18 : 243-270.
- Norman, M.J.T., Pearson, C.J., Searle, P.G.E. (1995). *The Ecology of Tropical Food Crops*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ohwaki, Y., Hirata, H. (1992).  
Differences in carboxylic acid exudation among P-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid level in roots. *Soil Sciences, Plant Nutrition*, 38 : 235-243.
- Olivier, A. (1995).  
Le *Striga*, mauvaises herbes parasites des céréales africaines : biologie et méthode de lutte. *Agronomie* 15, Elsevier/INRA ed. : 517-525.
- Olsson, P.A., Thingstrup, I., Jakobsen, I., Bååth, E. (1999).  
Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry*, 31 : 1879-1887.
- Opik, M., Metsis, M., Daniell, T. J., Zobel, M., Moora, M. (2009).  
Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist*, 184 : 424-437.
- Otani, T., Ae, N. (1996). Phosphorus (P) uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status. I. Screening of crops for efficient P uptake. *Soil Sciences, Plant Nutrition*, 42 : 155-163.
- Otani, T., Ae, N., Tanaka, H. (1996).  
Phosphorus (P) uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status. II. Significance of organic acids in root exudates of pigeonpea. *Soil Sciences, Plant Nutrition*, 42 : 553-560.
- Parker, C., Riches, C.R. (1993).  
*Parasitic Weeds of the World : Biology and Control*. CAB International, Wallingford, UK.
- Phiri, S., Rao, I.M., Barrios, E., Singh, B.R. (2003).  
Plant growth, mycorrhizal association, nutrient uptake and phosphorus dynamics in a volcanic-ash soil in Colombia, as affected by the establishment of *Tithonia diversifolia*. *Journal of Sustainable Agriculture*, 21 : 41-59.
- Plenchette, C., Clermont-Dauphin, C., Meynard, J.M., Fortin, J.A. (2005).  
Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 85 : 31-40.
- Pypers, P., Van Loon, L., Diels, J., Abaidoo, R., Smolders, E., Merckx, R. (2006).  
Plant available P for maize and cowpea in P-deficient soils from the Nigerian Northern Guinea savanna - Comparison of E- and L-values. *Plant and Soil*, 283 : 257-270.
- Rambelli, A. (1973).  
The Rhizosphere of Mycorrhizae. in : Marks GL, Koslowski TT (eds.) : *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*. Academic Press, New York : 299-343.
- Read, D. (1998).  
Biodiversity - plants on the web. *Nature*, 396 : 22-23.
- Rillig, M.C., Mummey, D.L. (2006).  
Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171 : 41-53.
- Sanchez, P.A., Palm, C.A., Buol, S.W. (2003).  
Fertility capability soil classification, a tool to help assess soil quality in the tropics. *Geoderma*, 114 : 157-185.
- Sanders, I.R. (2002).  
Specificity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. In : van der Heijden, M.G.A., Sanders, I.R. (Eds.), *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin : 415-437.
- Sanon, A., Martin, P., Thioulouse, J., Plenchette, C., Spichiger, R., Lepage, M., Duponnois, R. (2006).  
Displacement of an herbaceous plant species community by Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Gmelina arborea*, an exotic tree, grown in a microcosm experiment. *Mycorrhiza*, 16 : 125-132.

- Selosse, M.-A., Richard, F., He, X., Simard, S.W. (2006). Mycorrhizal networks : des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology, Evolution*, 21 : 621-628.
- Shibata, R., Yano, K. (2003). Phosphorus acquisition from non-labile sources in peanut and pigeonpea with mycorrhizal interaction. *Applied Soil Ecology*, 24 : 133-141.
- Simard, S.W., Durall, D.M. (2004). Mycorrhizal networks : a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1140-1165.
- Smith, S.E., Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*, 3<sup>rd</sup> ed. Academic Press, London, UK.
- Tarawali, G., Manyong, V.M., Carsky, R.J., Vissoh, P.V., Osei-Bonsu, P., Galiba, M. (1999). Adoption of improved fallows in West Africa : lessons from mucuna and stylo case studies. *Agroforestry Systems*, 47 : 93-122.
- Tenebe, V.A., Kamara, H.M. (2002). Effect of *Striga hermonthica* on the growth characteristics of sorghum intercropped with groundnut varieties. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 188 : 376-381.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418 : 671-677.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R. (1998a) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396 : 69-72.
- Van der Heijden, M.G.A., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R. (1998b). Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79 : 2082-2091.
- Van der Heijden, M.G.A., Sanders, I.R. (2002). *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin.
- Van der Heijden, M.G.A., Streitwolf-Engel, R., Riedl, R., Siegrist, S., Neudecker, A., Ineichen, K., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R. (2006). The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist*, 172 : 739-752.
- Vanlauwe, B., Nwoke, O.C., Diels, J., Sanginga, N., Carsky, R.J., Deckers, J., Merckx, R. (2000a). Utilization of rock phosphate on a representative topequence in the Northern Guinea savanna zone of Nigeria : response by *Mucuna pruriens*, *Lablab purpureus* and maize. *Soil Biology, Biochemistry*, 32 : 2063-2077.
- Vanlauwe, B., Diels, J., Sanginga, N., Carsky, R.J., Deckers, J., Merckx, R. (2000b). Utilization of rock phosphate by crops on a representative topequence in the Northern Guinea savanna zone of Nigeria : response by maize to previous herbaceous legume cropping and rock phosphate treatments. *Soil Biology, Biochemistry*, 32 : 2079-2090.
- Wolfe, B.E., Husband, B.C., Klironomos, J.N. (2005). Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. *Ecology Letters*, 8 : 218-223.
- Yao, Q., Li, X.L., Ai, W.D., Christie, P. (2003). Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links. *European Journal of Soil Biology*, 39 : 47-54.
- Young, A. (1997). *Agroforestry for Soil Management*, second ed. ICRAF and CAB International, Wallingford, UK.
- Zhu, Y.-G., Miller, R.M. (2003). Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. *Trends in Plant Sciences*, 8 : 407-409.



# La Grande Muraille Verte

*Capitalisation des recherches  
et valorisation des savoirs locaux*



Coordination scientifique  
**Professeur Abdoulaye DIA**  
**Docteur Robin DUPONNOIS**

# La Grande Muraille Verte

Capitalisation des recherches  
et valorisation de savoirs locaux

Coordination scientifique

Professeur Abdoulaye DIA  
Docteur Robin DUPONNOIS

IRD  
INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT

Coordination  
Corinne Lavagne

Mise en page  
Alain Doudiès Conseil

Maquette de couverture  
Michelle Saint-Léger

Maquette intérieure  
Pierre Lopez

La loi du 1<sup>er</sup> 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 1<sup>er</sup> 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, 2012  
ISBN : 978-2-7099-1738-4