B PB1755/1

Arbres fixateurs d'azote en champ ouvert pour la recherche

Les arbres fixateurs d'azote possèdent la propriété remarquable de fixer l'azote de l'air. Subviennent-ils ainsi totalement à leurs propres besoins en azote, contribuent-ils à l'enrichissement du sol et à la nutrition des cultures annuelles associées, en particulier dans les régions tropicales ? La réponse à ces questions n'est à l'heure actuelle pas encore claire.
Si de nombreuses observations ont été conduites à travers le monde, les programmes de recherche sur ces thèmes restent encore très ponctuels.
Cette synthèse fait le point des résultats disponibles depuis une quinzaine d'années.

ORSTOM Documentation
010004022

F. GANRY
CIRAD-CA, BP 5035,
34032 Montpellier Cedex 1, France
Y. R. DOMMERGUES
BSFT, CIRAD Forêt-ORSTOM
45 bis, avenue de la Belle Gabrielle
94736, Nogent-sur-Marne, France

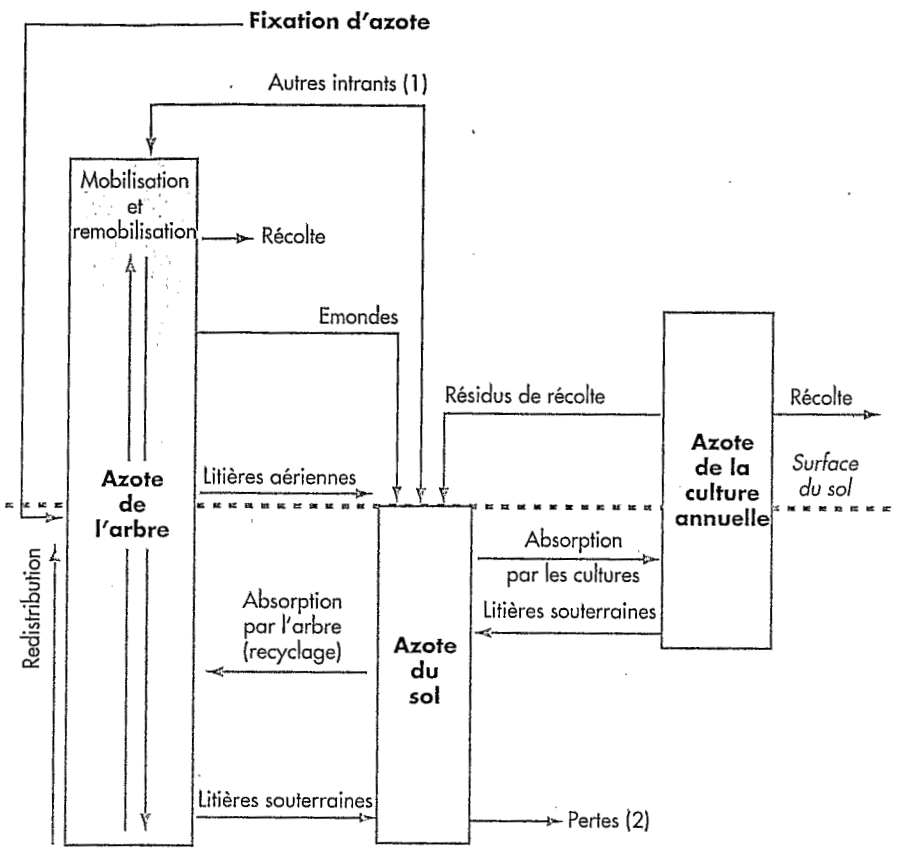
On admet généralement que les arbres, qu'ils soient fixateurs d'azote ou non, exercent un effet favorable sur la fertilité des sols par certains mécanismes, comme la réduction des pertes en éléments nutritifs par la diminution de l'érosion, leur redistribution dans les différents horizons du sol, l'amélioration des propriétés physiques et de la fraction organique du sol.

Les arbres fixateurs d'azote (azote de l'air) peuvent être des légumineuses (espèces associées symbiotiquement avec des rhizobiums) ou des plantes actinorhiziennes (espèces associées avec des frankias). On peut supposer qu'ils pourraient non seulement subvenir à leurs propres besoins en azote mais aussi assurer, au moins partiellement, la nutrition azotée de cultures associées. En fait, ce rôle n'est pas clairement établi (GANRY et DOMMERGUES, sous presse). Les essais au champ et les observations *in situ* donnent des résultats très divergents. C'est ainsi que certaines expériences montrent un effet bénéfique alors que d'autres indiquent un épuisement du sol (LUNDGREN, 1978).

Ces résultats contradictoires dépendent de nombreux facteurs. Toutes les espèces de légumineuses ne sont pas fixatrices d'azote. Par exemple, pour la sous-famille des césalpiniacées, GILLER et WILSON (1991) observent que 23 % seulement des espèces examinées ont des nodules. Quant aux espèces fixatrices d'azote, elles présentent des variations intraspécifiques parfois considérables de leur potentiel fixateur. La fixation d'azote est un processus particulièrement sensible aux contraintes du milieu, qui peuvent la limiter ou même l'inhiber. Le bilan azoté d'un écosystème comportant des espèces fixatrices peut être négatif si les exportations d'azote, provenant des récoltes, dépassent les apports.

La figure 1 représente les flux d'azote d'un écosystème sans fertilisation (engrais ou fumier), constitué par un

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 4022 Ex : 1



(1) apports autres que la fixation d'azote : dépôts secs et humides, absorption de NH_3, irrigation, apports par alluvions, eau du sous-sol.
(2) pertes : lessivage, drainage, érosion par l'eau, érosion par le vent, pertes gazeuses (dénitrification, volatilisation de NH_3).

Figure 1. Les trois principaux pools de l'azote (azote de l'arbre, azote du sol et azote des récoltes), les apports et les pertes dans un système agroforestier constitué par un arbre fixateur d'azote et une culture annuelle associée.

Stabilisation de dunes littorales au nord de Dakar par des plants de *Casuarina equisetifolia* inoculés.
Cliché Y. R. Dommergues

arbre fixateur phréatophyte (c'est-à-dire capable d'utiliser l'eau des nappes phréatiques profondes) associé à une culture annuelle. L'azote provient du processus de fixation et des apports par les pluies et les poussières (dépôts secs et humides, de l'ordre de 3 à 10 kilogrammes d'azote par hectare et par an). Les pertes sont constituées essentiellement par les exportations de la culture, par la volatilisation, la dénitrification, le lessivage et l'érosion.

Nous nous intéressons ici à la fixation et aux transferts (ou flux) d'azote pour des écosystèmes agroforestiers et forestiers.

La fixation biologique de l'azote par l'arbre

Il est essentiel de déterminer avec autant de précision que possible l'entrée d'azote dans chaque écosystème renfermant une espèce fixatrice d'azote. Pour effectuer ces mesures, on emploie les méthodes suivantes : bilans, méthodes par différence, techniques isotopiques (notamment la dilution isotopique, l'abondance naturelle en azote ^{15}N, la méthode de la valeur A), évaluation de la nodulation, détermination des uréides et des amides dans la sève du xylème, méthode de réduction de l'acétylène (PEOPLES *et al.*, 1989 ; DANSO *et al.*, 1992). Dans le cas des arbres, l'évaluation de la fixation d'azote est compliquée par l'interférence de processus spécifiques liés à leur nature pérenne.

Pour une espèce végétale donnée associée à une bactérie fixatrice donnée, la quantité d'azote fixée varie considérablement avec les conditions de climat et de sol. Sans facteur limitant, l'arbre exprimerait pleinement son potentiel fixateur, ou fixation potentielle (PFN). Si un facteur limitant intervient, la fixation est réduite : on mesure alors la fixation d'azote réelle (FNR ; tableau 1).

Tableau 1. Potentiel fixateur d'azote et fixation réelle d'azote pour *Casuarina equisetifolia*. *C. equisetifolia* peut fixer des quantités d'azote importantes lorsqu'il est cultivé dans des conditions quasi optimales (cas de Bel-Air à Dakar, Sénégal). Au champ, en conditions semi-arides, la fixation réelle de cette même espèce est réduite sous l'effet de contraintes de climat et de sol : dix fois moins pour Notto (Sénégal) et deux fois moins pour Malika (Sénégal). La différence entre les deux stations peut être attribuée à trois faits : le sol de Notto est plus pauvre que celui de Malika ; Notto est située à cinq kilomètres de la mer, alors que Malika est en bordure de la côte et bénéficie de précipitations occultes non négligeables (embruns marins et rosées nocturnes) ; les méthodes employées pour les évaluations sont différentes.

Site et référence bibliographique	Méthode de mesure*	Age de la plantation	Azote fixé par arbre (valeur cumulée)	Azote fixé par arbre et par an (moyenne)
Potentiel fixateur d'azote (arbres cultivés dans des conditions optimales d'irrigation et de fertilisation en conteneurs d'un mètre cube)				
Bel-Air à Dakar	TND	24 mois	84,8 g	42,4 g
(SOUGOUFARA *et al.*, 1990)	AV	24 mois	84,4 g	42,2 g
Fixation réelle d'azote				
Notto (SOUGOUFARA *et al.*, 1989)	TND	3 ans	13,4 g	4,5 g
Notto (MARIOTTI *et al.*, 1992)	TND	3 ans	18,0 g	6,0 g
Notto (MARIOTTI *et al.*, 1992)	NA	3 ans	13,0 g	4,3 g
Malika (DOMMERGUES, 1963)	Bilan	13 ans	377,0 g**	29,0 g

* Méthode de mesure de la fixation d'azote : TND, méthode par différence ; AV, valeur A ; Bilan, méthode des bilans ; NA, abondance naturelle de ^{15}N.
** En admettant que la densité de plantation est de 2 000 arbres par hectare.

La fixation potentielle

Il est bien établi que la fixation potentielle dépend des caractéristiques génétiques de la souche de la bactérie associée et de celles de la plante hôte. Jusqu'alors, les projets forestiers ou agroforestiers, à quelques exceptions près (BRUNCK *et al.*, 1990), n'ont jamais pris en compte l'aptitude d'une souche de rhizobium ou de frankia à fixer l'azote en symbiose (c'est ce que l'on appelle l'effectivité d'une souche). Le rôle de l'arbre dans la symbiose est aussi très important. En se fondant sur les résultats publiés jusqu'à présent concernant la nodulation et la quantité d'azote fixé, il a été possible de classer quelques-unes des espèces les plus utilisées en fonction de leur potentiel fixateur (tableau 2) (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1980, 1983, 1984 ; GILLER et WILSON, 1991 ; DANSO *et al.*, 1992 ; SUBBA RAO *et al.*, 1993). En première approximation, on peut considérer qu'une espèce a un potentiel de fixation élevé lorsqu'elle fixe en moyenne 30 à 50 grammes d'azote par arbre et par an. Cela correspond à 60 à 100 kilogrammes d'azote fixé chaque année par une plantation de 2 000 arbres par hectare.

La fixation réelle

La fixation réelle d'azote a souvent été surestimée. Les quantités d'azote fixé sont en général inférieures à 30-50 kilogrammes par hectare et par an (SUTHERLAND et SPRENT, 1993). Certains facteurs environnementaux en limitent le processus : la carence en phosphore, la sécheresse, l'acidité et l'alcalinité du sol, l'excès d'azote (favorable à la croissance de la plante mais inhibiteur de l'activité de fixation).

Des observations suggèrent que, dans un écosystème fermé, la fixation a tendance à diminuer avec l'âge de la plantation par suite de l'accumulation progressive d'azote disponible. Cette accumulation serait responsable de la raréfaction de la nodulation souvent observée dans les peuplements âgés.

Par ailleurs, il est probable que la durée de fixation active d'une plantation varie beaucoup suivant les espèces ligneuses, la densité de plantation et les conditions de climat et de sol. La nodulation et la fixation d'azote peuvent aussi rester actives longtemps : c'est le cas des plantations d'une vingtaine d'années de *Casuarina equisetifolia* au Sénégal ou d'*Allocasuarina verticillata* en Tunisie (DOMMERGUES, comm. pers.).

Tableau 2. Classement des espèces d'arbres fixatrices d'azote, en fonction de leur potentiel de fixation (PFN) (DOMMERGUES, 1995).

Espèces à PFN élevé
Leucaena leucocephala,
Calliandra spp.,
Casuarina equisetifolia, C. glauca,
C. cunninghamiana,
Acacia mearnsii, A. mangium,
A. auriculiformis, A. crassicarpa,
Gliricidia sepium, Sesbania spp.

Espèces à PFN moyen
Prosopis juliflora,
Acacia saligna
(synonyme : *A. cyanophylla*)

Espèces à PFN faible
Acacia raddiana, A. senegal,
A. cyclops, Faidherbia albida

Espèces à PFN nul
(les légumineuses non nodulantes figurant ci-dessous appartiennent à la sous-famille des césalpiniacées, sauf *Parkia biglobosa* qui est une mimosacée)
Bauhinia sp., *Cassia siamea,*
Ceratonia siliqua, Parkia biglobosa,
Parkinsonia aculeata, Tamarindus indica

Les symbioses fixatrices d'azote

Il existe trois groupes de bactéries fixatrices d'azote associées aux plantes supérieures :

– le vaste groupe des *Rhizobium,* associés à des légumineuses[1] ; la symbiose est plus fréquente avec les espèces des sous-familles des papilionacées et des mimosacées qu'avec celles des césalpiniacées ;

– les *Frankias,* bactéries filamenteuses sporulante (actinomycètes), associées aux plantes dites actinorhiziennes. Ces dernières, sauf exception, sont des arbres et des arbustes, par exemple des genres *Alnus, Casuarina, Elaeagnus ;*

– les cyanobactéries, associées à des hôtes divers allant des cycades[2] aux *Azolla* (petite fougère aquatique que l'on rencontre en particulier dans les rizières). Ce troisième groupe ne concerne pas les plantes ligneuses.

Reconnaissance et étapes préliminaires

Une bactérie doit être compatible avec l'hôte auquel elle s'associe. En d'autres termes, il existe une relation spécifique, d'intensité variable, entre les deux partenaires de la symbiose. Cette spécificité implique un système de reconnaissance parfois désigné par l'expression « dialogue moléculaire ». Dans le cas de la symbiose rhizobienne, il a été montré que la plante ouvre le dialogue en exsudant des flavonoïdes qui activent les gènes de la nodulation de la bactérie. Cette activation provoque la synthèse d'une molécule-signal de la nodulation (lipochitooligosaccharide) qui, à son tour, déclenche chez la plante des processus préparant la pénétration de la bactérie dans la racine et la genèse du nodule : déformation de poils absorbants (dans le cas d'une infection par cette voie), activation de la division des cellules corticales, formation d'un méristème nodulaire.

Infection et développement du nodule

L'infection de la racine par les rhizobiums ou par les frankias a lieu soit par les poils absorbants, soit directement à travers l'épiderme racinaire. Après pénétration dans les tissus végétaux, les rhizobiums s'installent à l'intérieur de cellules où ils subissent une différenciation en bactéroïdes ; c'est à ce stade final de l'infection que les bactéries synthétisent la nitrogénase, enzyme catalyseur de la fixation de l'azote de l'air.

Dans le cas de la symbiose actinorhizienne, les hyphes de frankias qui ont pénétré dans les cellules végétales se différencient en vésicules. Celles-ci sont le siège de la synthèse de la nitrogénase.

La morphologie et la structure du nodule rhizobien diffèrent de celle du nodule actinorhizien. Pour le premier, les tissus vasculaires entourent la zone infectée, alors que pour le second, c'est la zone infectée qui entoure les tissus vasculaires.

Quelques plantes (par exemple *Sesbania rostrata, Aechynomene* spp., *Casuarina cunninghamiana*) portent des nodules à la fois sur les racines et sur les tiges.

L'équation chimique de la fixation biologique d'azote

Le processus de fixation biologique de l'azote consiste dans la réduction de l'azote atmosphérique (N_2) sous la forme ammoniacale, utilisable par la plante :

$$N_2 + 6\ e^- \rightarrow 2\ NH_3 \quad (1)$$

Il y a simultanément réduction d'au moins deux protons en hydrogène :

$$n\ e^- + n\ H^+ \rightarrow n/2\ H_2 \quad (2)$$

La réaction globale est donc la suivante :

$$N_2 + (6 + n)\ e^- + (6 + n)\ H^+ \rightarrow 2\ NH_3 + n/2\ H_2 \quad (3)$$

En fait, n peut varier de 2 à 9 ; mais on admet souvent que n = 2. L'équation globale devient alors :

$$N_2 + 8\ e^- + 8\ H^+ \rightarrow 2\ NH_3 + H_2 \quad (4)$$

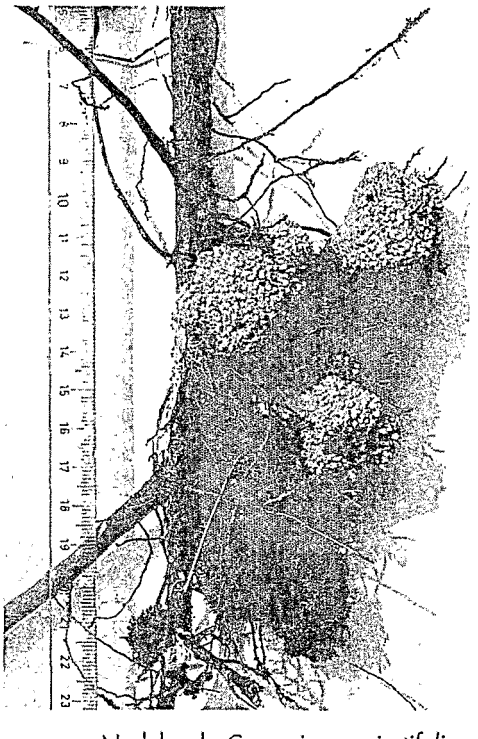
La réaction de fixation d'azote est catalysée par un complexe enzymatique connu sous le nom de nitrogénase. Les trois caractéristiques majeures de la réaction de fixation sont sa sensibilité à l'oxygène, son coût énergétique élevé et son inhibition par l'azote minéral.

De nombreux composés, autres que l'azote atmosphérique, qui renferment aussi des triples liaisons, peuvent être réduits par la nitrogénase, par exemple l'acétylène (C_2H_2), qui est réduit en éthylène (C_2H_4) :

$$C_2H_2 + 2\ e^- + 2\ H^+ \rightarrow C_2H_4 \quad (5)$$

Cette réaction est à la base de la méthode de mesure indirecte de la fixation d'azote (ARA), qui consiste à évaluer la quantité d'éthylène formé par un système fixateur.

Nodules rhizobiens sur le système racinaire d'*Acacia holosericea.* Contrairement aux nodules sphériques qui sont déterminés, ces nodules sont de type indéterminé : ils peuvent continuer à croître par leur apex.
Cliché A. Goliana



Nodules de *Casuarina equisetifolia.* Ces nodules actinorhiziens peuvent devenir très volumineux : leur diamètre dépasse fréquemment dix centimètres dans le cas d'arbres âgés d'une dizaine d'années.
Cliché Y. R. Dommergues

(1). La grande famille des légumineuses comprend trois sous-familles : les papilionacées, les mimosacées, les césalpiniacées.

(2). Les cycades sont des gymnospermes primitifs à allure de fougères arborescentes ou de palmiers, qui forment des nodules fixateurs d'azote — dits racines coralloïdes — avec des cyanobactéries.

Les méthodes de mesure de la fixation d'azote

Aucune étude sérieuse de la fixation d'azote ne peut se concevoir sans comporter une évaluation quantitative *in situ*. Différentes méthodes sont utilisées pour cela ; si aucune n'est parfaite, la combinaison de plusieurs d'entre elles permet de quantifier le processus avec une précision satisfaisante.

La méthode par différence

Deux cas doivent être distingués.

1. Si la plante fixatrice est cultivée sur un milieu dépourvu d'azote, la teneur en azote total de la plante à la récolte représente la quantité d'azote fixé pendant la culture. Cette méthode, très fiable, est couramment employée en chambre de culture ou en serre pour tester l'effectivité (aptitude à fixer l'azote) des souches de rhizobiums et de frankias.

2. Si la plante fixatrice est cultivée sur un milieu contenant de l'azote, il devient nécessaire de cultiver en même temps, dans le même milieu et dans des conditions identiques, une plante de référence non fixatrice. L'hypothèse de départ est la suivante : la plante fixatrice absorbe la même quantité d'azote du sol (Ndfsi) que la plante non fixatrice (Ndfso) : Ndfsi = Ndfso. La quantité fixée (Ndfa) est mesurée par la différence entre la teneur en azote total de la plante fixatrice (Ndfa + Ndfsi) et la teneur en azote total de la plante non fixatrice (Ndfso). On peut alors écrire :
Ndfa = (Ndfa + Ndfsi) - Ndfso.

La méthode des bilans

Dans un écosystème donné, si l'on admet que les apports d'azote (autres que la fixation) sont égaux aux pertes, la fixation est alors égale à l'accroissement en azote des deux pools d'azote (sol et plante) pendant une période considérée. On détermine la teneur en azote total des deux pools en début et en fin d'expérience et on en déduit la quantité d'azote fixé Ndfa :
Ndfa = Ntpi + Ntsi - (Ntpo + Ntso)
avec
Ntpi azote total de la plante en fin d'expérience ;
Ntsi azote total du sol en fin d'expérience ;
Ntpo azote total de la plante en début d'expérience ;
Ntso azote total du sol en début d'expérience.

Pour déterminer la fixation d'azote d'une plantation d'arbres, il est également possible de comparer la teneur en azote total du système sol/plantation avec un système témoin, par exemple une parcelle maintenue en jachère nue ou non reboisée.

La méthode de réduction de l'acéylène (test de l'ARA)

De la comparaison des réactions (4) et (5) (voir encadré « *L'équation chimique de la fixation biologique d'azote* »), on déduit que la réduction d'une molécule de N_2 implique 8 électrons (8 e^-), alors que celle de C_2H_2 implique 2 électrons (2 e^-). Le coefficient permettant de convertir la quantité d'acétylène réduit en azote fixé est alors de 2/8 = 1/4.

Pratiquement, la plante est soigneusement déracinée. Le système racinaire avec les nodules est mis en incubation pendant 30 à 60 minutes dans un récipient étanche dont 10 % de l'air a été remplacé par de l'acétylène. On prélève ensuite un échantillon du gaz d'incubation pour y doser l'éthylène formé, en chromatographie en phase gazeuse.

L'analyse des composés azotés du xylème

Cette méthode, au demeurant assez élégante, ne concerne que les légumineuses qui exportent, sous forme d'uréides (allantoïne, acide allantoïque) l'azote fixé dans les nodules. Il s'agit en fait de quelques arbres : *Sesbania grandiflora, Acacia mearnsii*. La proportion de ces composés dépendant de l'activité fixatrice, il est possible d'estimer le pourcentage d'azote fixé de la plante (% Ndfa) en s'appuyant sur l'évaluation de la proportion d'uréides dans la sève.

Les méthodes isotopiques (deux exemples)

Dilution isotopique après enrichissement du sol en ^{15}N

Les plantes fixatrices et non fixatrices sont cultivées simultanément sur un sol ayant reçu la même quantité d'engrais azoté enrichi en ^{15}N (jusqu'à 30 % d'atomes). Le postulat sur lequel est fondée cette méthode est que les deux plantes utilisent dans la même proportion l'azote du sol et l'azote de l'engrais azoté ^{15}N. Le pourcentage d'azote fixé (% Ndfa) est donné par la formule :
% Ndfa = (1 - Ei/Eo) x 100
avec
Ei excès isotopique dans la plante fixatrice ;
Eo excès isotopique dans la plante non fixatrice.

L'excès isotopique E est égal à la différence (% d'atomes ^{15}N dans les tissus végétaux - 0,3663 %), la valeur 0,3663 % correspondant à la proportion naturelle d'atomes de ^{15}N dans l'atmosphère terrestre.

Si Nt est la teneur en azote total de la plante fixatrice, la quantité fixée est : Ndfa = % Ndfa x Nt.

Cette méthode est appliquée avec succès à la sélection des clones.

Méthode de l'abondance naturelle

L'azote de l'atmosphère est constitué essentiellement de $^{14}N_2$ (99,6336 % d'atomes), le reste (0,3663 % d'atomes) étant de l'azote sous la forme $^{15}N_2$. En revanche, beaucoup de sols sont enrichis nautrellement en ^{15}N. Comme cet enrichissement est faible, il est exprimé par le taux de ^{15}N (en parties pour mille, $\delta\ ^{15}N$).

$$\delta\ ^{15}N\ (‰) = \frac{\text{Réch.*} - \text{Ratm.**}}{\text{Ratm.**}} \times 1\,000$$

$$\text{où } R = \frac{^{15}N + {}^{14}N}{^{14}N + {}^{14}N}$$

(* : échantillon du sol ou de plante ; ** : atmosphère)

Les végétaux non fixateurs ont le même taux de ^{15}N que le sol sur lequel ils poussent. Les plantes fixatrices ont en revanche un taux plus faible car elles puisent une partie de l'azote de l'air, pour lequel $\delta\ ^{15}N$ est par définition nul.

Le principe de la quantification de la fixation de l'azote par la méthode de l'abondance naturelle est le même que celui de la dilution isotopique après enrichissement en ^{15}N, mais aucun apport supplémentaire de ^{15}N n'est fait puisque seule la teneur naturelle des sols et des végétaux est prise en compte. Le pourcentage d'azote fixé (% Ndfa) est calculé à partir de la formule :
% Ndfa = ($\delta\ ^{15}Nr$ - $\delta\ ^{15}Nf$) / ($\delta\ ^{15}Nr$ - b) x 100
avec
$\delta\ ^{15}Nr$ composition isotopique de la plante de référence non fixatrice ;
$\delta\ ^{15}Nf$ composition isotopique de la plante fixatrice ;
b, coefficient de fractionnement isotopique tenant compte de la légère diminution de ^{15}N (0,2 à 2 pour mille) dans l'azote fixé, entraînée par le processus de fixation.

L'évaluation du nombre et du poids des nodules

L'évaluation du nombre et du poids des nodules est une approche simple, trop souvent négligée, qui donne un ordre de grandeur de la fixation de l'azote. Lorsque les conditions de milieu sont favorables, on admet, en moyenne, que 1 gramme de nodules (poids sec) d'un arbre fixateur (légumineuse et espèce actinorhizienne) fixe 1 gramme d'azote par an.

Cultures en couloir entre haies de *Leucaena leucophala* à Machacos, Kenya.
Cliché Y. R. Dommergues

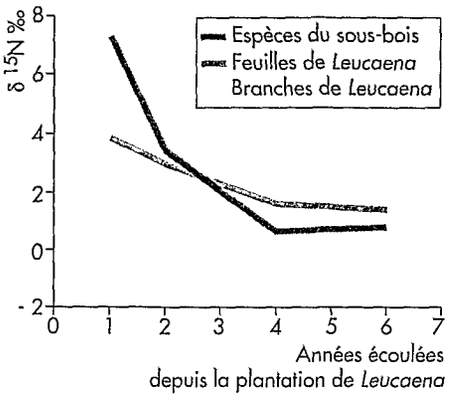


Figure 2. Variation en fonction du temps des valeurs moyennes du taux de ^{15}N ($\delta\ ^{15}N$) des feuilles et des branches de *Leucaena leucocephala* ainsi que des plantes non fixatrices d'azote du sous-bois (VAN KESSEL *et al.*, 1995).

Particularités de la nodulation des arbres

La nodulation des arbres présente trois caractéristiques que l'on ne retrouve pas, ou plus rarement, pour les plantes annuelles : elle peut être pérenne, profonde ou aérienne.

La nodulation est pérenne pour toutes les espèces actinorhiziennes. Pour les légumineuses, les nodules pérennes semblent plus rares, bien qu'ils aient été observés dans le cas d'*Albizia lebbeck*. La pérennité des nodules présente un avantage certain puisque la fixation d'azote peut recommencer dès que les conditions sont favorables : il n'est pas nécessaire d'attendre une nouvelle infection, processus qui requiert des conditions plus difficiles à réunir que la reprise de l'activité à partir de nodules déjà existants (REDDELL, 1993).

La nodulation profonde a été signalée pour des espèces phréatophytes légumineuses — *Prosopis juliflora*, (FELKER et CLARK, 1982 ; JENKINS *et al.*, 1988) — ou actinorhiziennes comme *Allocasuarina decaisneana*. Dans ce dernier cas, des nodules ont été trouvés à des profondeurs supérieures à 10 mètres (REDDELL, 1993). Cette caractéristique permet à l'arbre de continuer à fixer l'azote même lorsque les horizons supérieurs du sol sont desséchés.

La nodulation aérienne est connue depuis longtemps pour des légumineuses annuelles appartenant notamment aux genres *Sesbania* et *Aeschynomene*. Elle a aussi été observée récemment sur des espèces pérennes telles qu'*Aeschynomene elaphroxylon, Casuarina cunninghamiana* et *C. glauca* (DUHOUX *et al.*, 1993). La nodulation aérienne conférerait à l'arbre une certaine indépendance à l'égard de diverses contraintes du milieu : excès d'azote disponible, engorgement, toxicités minérales.

Les transferts d'azote

Le processus de transfert de l'azote fixé à des plantes non fixatrices a été clairement montré par une expérience de VAN KESSEL *et al.* (1995), qui a consisté à suivre les variations en fonction du temps, de l'abondance naturelle de l'azote ^{15}N dans un peuplement dense de *L. leucocephala* comportant un sous-bois d'espèces non fixatrices d'azote (figure 2).

Les modalités mises en œuvre

A moins de faire ainsi appel au marquage isotopique, il est difficile de suivre le transfert de l'azote fixé dans les différents compartiments de l'écosystème, en raison de l'interférence de trois processus liés à la nature pérenne de l'arbre fixateur : recyclage, mobilisation et remobilisation dans les tissus de l'arbre, redistribution dans le profil du sol. Pratiquement, on fait une évaluation approximative de ces transferts en déterminant les variations de la teneur en azote du sol ou celles des rendements des cultures annuelles associées.

Le recyclage partiel de l'azote

Tous les arbres réutilisent (ou recyclent) en partie l'azote minéralisé à partir des litières organiques (feuilles, rameaux, fleurs et fruits tombés) et des résidus racinaires (desquamation et exsudations racinaires, nodules), qui se décomposent dans le sol sous l'effet de la microfaune et des microorganismes. Il faut également ajouter le flux d'azote résultant du lessivage des houppiers et du ruissellement de l'eau le long des troncs *(stem-flow)*.

Certaines observations suggéreraient que la proportion d'azote recyclé des arbres fixateurs serait inférieure à celle des arbres non fixateurs : environ 20 % de l'azote assimilé pour ces derniers, 3 % pour *Alnus glutinosa* (aulne) et 7 % pour *Acacia holosericea* (LANGKAMP *et al.*, 1982 ; WHEELER, 1991).

La mobilisation et la remobilisation de l'azote

Les réserves azotées de l'arbre (résultat d'un processus de mobilisation) subissent une remobilisation et des transferts qui peuvent être importants puisque, d'après DOMENACH et KURDALI (1989), 10 % des réserves azotées d'*A. glutinosa* sont mobilisées et transférées pour la repousse.

La redistribution de l'azote dans le profil du sol

Les arbres, qu'ils soient fixateurs d'azote ou non, remontent en surface des éléments nutritifs, situés dans les horizons profonds, notamment l'azote minéral. Les espèces phréatophytes remontent en outre des éléments nutritifs des nappes phréatiques situées jusqu'à plus de 30 mètres (JENKINS *et al.*, 1988 ; DUPUY et DREYFUS, 1992). Parmi les éléments redistribués en surface, le phosphore occupe une place importante, surtout dans le cas où les arbres sont mycorhizés (WHEELER, 1991). En effet, le système racinaire des arbres, qu'ils soient fixateurs ou non, peut former des symbioses avec des champignons. L'une des principales propriétés de ces champignons dits « mycorhiziens » est de faciliter la nutrition de la plante hôte en éléments minéraux peu mobiles, notamment le phosphore.

Exemples de transfert de l'azote des arbres vers le sol

Les données d'enrichissement du sol en azote grâce aux arbres fixateurs sont très variables et dépendent largement des conditions expérimentales et des conditions naturelles.

Les champignons mycorhiziens et la mycorhization

Les champignons mycorhiziens sont des champignons symbiotiques des racines qui forment sur ces dernières des organes mixtes racine/champignon appelés mycorhizes. Ils sont de deux types : endomycorhizien ou ectomycorhizien.

Les champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules (VAM)

Ces champignons primitifs ne sont pas visibles à l'œil nu car ils se développent à l'intérieur des racines. Ils s'associent à la plupart des plantes, dont de nombreux arbres fixateurs d'azote, par exemple des espèces des genres *Leucaena, Acacia, Dalbergia, Casuarina.*

Les champignons ectomycorhiziens

Ils sont plus évolués (truffe, bolet, scléroderme, etc.) et parfaitement visibles à l'œil nu. Le champignon est présent dans la racine et à l'extérieur, formant un manchon continu de mycélium autour des racines courtes. Ils s'associent en particulier à des conifères ou à des espèces (fixatrices ou non) appartenant par exemple au genre *Acacia* (LE TACON *et al.*, 1989).

Symbioses multiples

Les arbres fixateurs d'azote peuvent être associés avec leur symbiote fixateur (rhizobium ou frankia) et avec un ou plusieurs champignons mycorhiziens. La plante bénéficie de l'apport d'azote atmosphérique des bactéries fixatrices et tire parti de l'amélioration de l'alimentation en phosphore et en eau permise par les champignons.

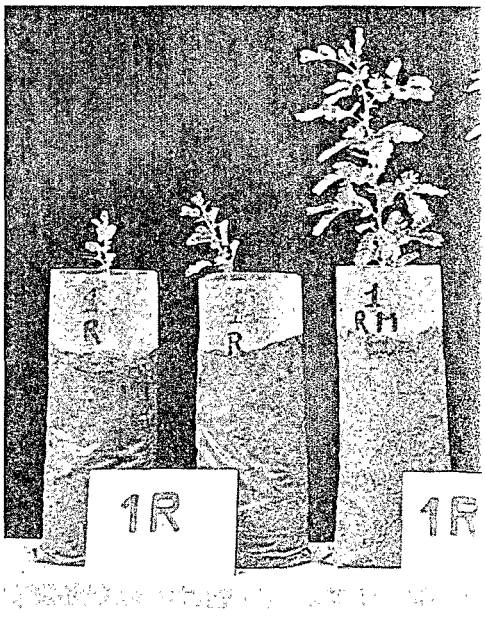
La mycorhization

Cette opération consiste à introduire une culture de champignon mycorhizien dans le sol, à proximité, ou sur des racines d'une plante. Elle est nécessaire seulement dans le cas où l'objectif est la régénération de sols dont la microflore mycorhizienne est réduite ou absente : remblais, déblais, sols épuisés et dégradés, sols désertiques.

Plantations forestières non exploitées

Dans un sol sodique de la station de Banthra à Lucknow en Inde, GARG et JAIN (1992) constatent qu'en 8 ans, la teneur en azote du sol (à l'origine de 0,02 %) a été multipliée par 4 sous une plantation d'*Acacia nilotica* et par 6 sous une plantation de *P. juliflora.*

Au Sénégal, dans un reboisement de *C. equisetifolia* âgé de 13 ans, DOMMERGUES (1963) a évalué le stock d'azote du sol à 309 kilogrammes par hectare alors que dans le sol voisin de même nature, hors reboisement, ce stock était de 80 kilogrammes par hectare. Plus récemment, MAILLY et MARGOLIS (1992) ont trouvé que le stock d'azote du sol sous des plantations de *C. equisetifolia* situées dans la même région était d'environ 1 567 kilogrammes par hectare ; mais cette évaluation, nettement plus élevée que la première, correspond à des plantations plus âgées (17-34 ans) et à des sites différents.



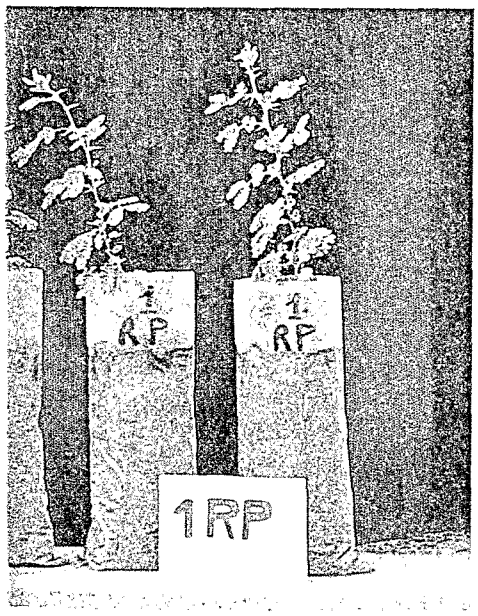
Plantations forestières de production

Lorsqu'il s'agit de plantations exploitées pour leur biomasse, la situation est également variable. Dans certains cas, le bilan azoté du sol est positif, probablement parce que la fixation est très active. En Afrique du Sud, ORCHARD et DARBY (1956) ont comparé six sites plantés en *A. decurrens* var. *mollissima* (synonyme *A. mearnsii*) et six sites témoins non plantés. Après 30 années de culture (trois générations d'arbres) d'*A. mearnsii*, la teneur moyenne en azote des sols était passée de 0,35 à 0,53 %, ce qui correspond à un apport moyen d'azote de 180 ± 40 kilogrammes par hectare et par an.

Le bilan d'azote sous plantation forestière peut être négatif si les coupes exportent plus d'azote qu'il n'en a été fixé. En Malaisie, HALENDA (1989) constate que la totalité de la biomasse aérienne d'une plantation d'*Acacia mangium* âgée de 7 ans renferme 616 kilogrammes d'azote par hectare (tableau 3). Si les exportations portaient sur la totalité de cette biomasse, les pertes d'azote seraient considérables et l'on aboutirait ainsi à l'épuisement du stock d'azote du sol. Pour diminuer ces pertes, il faudrait limiter l'exploitation au bois seul, qui correspond à une exportation moindre, de 284 kilogrammes d'azote par hectare en 6 ans. En fait, il faut aussi comptabiliser les pertes dues aux autres processus — le lessivage, l'érosion et le drainage, la volatilisation de l'azote ammoniacal, la dénitrification. Elles pourraient atteindre 10 à 20 kilogrammes par hectare et par an (WETSELAAR et GANRY, 1982 ; GANRY, 1990). En d'autres termes, pour obtenir un bilan d'azote équilibré en l'absence d'apport d'engrais azoté et en limitant les exportations au bois seul, il serait nécessaire que la fixation d'azote atteigne ou dépasse 50-60 kilogrammes par hectare et par an.

Tableau 3. Biomasse et teneur en azote des composantes d'une plantation d'*Acacia mangium* âgée de 6,8 ans (HALENDA, 1989).

Composantes	Biomasse (poids sec)		Azote	
	tonnes par hectare	%	kilogrammes par hectare	%
Fruits et fleurs	0,6	0,5	14,7	2,4
Feuilles	4,7	3,8	148,1	24,0
Rameaux (diamètre > 1 cm)	2,9	2,4	24,9	4,0
Branches (diamètre > 1 cm)	12,4	10,0	111,5	18,1
Branches mortes	5,2	4,2	32,6	5,3
Troncs	97,4	79,0	284,2	46,1
TOTAL	123,2		616,0	



Acacia raddiana cultivé en conteneurs de polyéthylène.
De gauche à droite : inoculation avec rhizobium seul (1R) ; double inoculation avec rhizobium et champignon endomycorhizien (1RM) ; inoculation avec rhizobium seul et apport de phosphate (1RP).
Cliché Y. R. Dommergues

Arbres associés à des cultures annuelles ou pérennes

Les arbres fixateurs peuvent contribuer à la nutrition azotée des cultures annuelles associées.

Dans le cas particulier des observations faites après défrichement de forêt, cet apport n'est pas suffisant pour prévenir la diminution de la teneur du sol en azote qui suit le défrichement. LAL (1989) le constate au sud du Nigeria : la teneur en azote du sol, immédiatement après défrichement de la forêt secondaire âgée de 5 ans, était de 0,214 % dans l'horizon 0-5 centimètres et de 0,134 % dans l'horizon 5-10 centimètres en 1982. Après quatre années de mise en culture en maïs et en niébé *(Vigna unguiculata)*, en l'absence de haies vives de *L. leucocephala*, la teneur en azote est tombée à 0,038 % pour l'horizon 0-5 centimètres (17 % de la teneur initiale) et 0,042 % pour l'horizon 5-10 centimètres (31 % de la teneur initiale) en 1986. En revanche, l'installation des haies vives de *L. leucocephala*, avec application des branchages émondés sur le sol cultivé, a eu pour conséquence une diminution moindre de la teneur en azote du sol : 0,103 % (48 % de la teneur initiale en azote) dans l'horizon 0-5 centimètres et 0,090 % (67 % de la teneur initiale) dans l'horizon 5-10 centimètres en 1986. Les pertes d'azote sont probablement dues en majeure partie aux exportations des cultures successives de maïs et de niébé ainsi qu'à des pertes d'origine physique (érosion, lessivage, volatilisation) ou microbiologique (dénitrification). Elles n'ont été que partiellement compensées par l'association avec *L. leucocephala*.

Dans d'autres contextes, SANCHEZ (1987) suppose que, lorsque les arbres poussent spontanément, le niveau relativement élevé de fertilité observé à leur proximité ou sous leurs houppiers est antérieur à leur installation. GEIGER *et al.* (1992) émettent la même hypothèse pour le couvert de *Faidherbia albida*, réputé

en région sahélienne pour l'effet favorable qu'il a sur les rendements du mil, de l'arachide ou du sorgho. Seules des expérimentations précises conduites dans différents milieux pourraient permettre de confirmer ou d'infirmer ces observations.

Exemples de transfert de l'azote des arbres aux cultures associées

L'azote fixé par des légumineuses annuelles ne semble pas toujours transféré à d'autres plantes. Ce processus dépendrait donc de conditions encore mal connues (FUJITA *et al.*, 1992 ; ANDERSON et SINCLAIR, 1993). En revanche, dans le cas des arbres fixateurs, ce transfert existe, bien qu'il ne porte pas sur la totalité de l'azote fixé puisque l'arbre en réabsorbe une partie et que des pertes interviennent simultanément. L'expérience de VAN KESSEL *et al.* (1995) citée plus haut, montre sans ambiguïté qu'il y a transfert de l'azote fixé vers les plantes du sous-bois.

Dans ce domaine, des données existent pour les systèmes agroforestiers suivants : cultures en couloirs, parcs arborés, jachères forestières, amendements avec des composts (VON CARLOWITZ, 1989).

Cultures en couloirs

Dans le cas des systèmes en couloirs *(alley cropping),* les cultures sont installées sur des bandes entre des haies d'arbres souvent fixateurs d'azote, appartenant notamment aux genres *Erythrina, Gliricidia, Inga, Leucaena, Mimosa, Robinia* et *Sesbania*. Les arbres sont régulièrement émondés et les émondes *(prunings)* sont appliquées sur le sol cultivé et constituent un engrais vert *(green manure)* ou un mulch.

En Australie, sous un climat tropical semi-aride continental, XU *et al.* (1993) constatent que cette pratique améliore significativement les rendements du maïs cultivé en couloirs entre des haies de *L. leucocephala* distantes de 4,5 mètres. Au Nigeria, sur la station de l'International Institute of Tropical Agriculture (IITA) à Ibadan, SANGINGA *et al.* (1988) conduisent le même système cultural. Ils observent qu'une partie de l'azote fixé par *L. leucocephala* est transféré au maïs par les émondes. Il s'en suit une augmentation de rendement du maïs équivalente à celle induite par 80 kilogrammes par hectare d'engrais azoté pour les parcelles où *L. leucocephala* a été inoculé (souche de rhizobium IRc 1045) ou équivalente à celle procurée par 40 kilogrammes dans le cas des haies sans inoculation.

Bien souvent, l'azote apporté par les émondes est mal utilisé par la culture, comme le montre l'expérience de MULONGOY (1983) conduite dans le sud du Nigeria pour les émondes de *L. leucocephala* appliquées sur maïs. Les émondes apportent 300 kilogrammes d'azote par hectare ; cela se traduit par une augmentation de rendement du maïs équivalente à celle de l'application d'une trentaine de kilogrammes par hectare de sulfate d'ammonium. Cette faible efficacité s'expliquerait par le fait que les feuilles et les rameaux libèrent rapidement leur azote (50 % au cours des quatre premières semaines après leur application sur le sol) qui est minéralisé et perdu en grande partie par volatilisation ou lessivage (SANGINGA *et al.*, 1988). Une autre partie de l'azote fixé est transférée aux cultures par les litières foliaires et racinaires (y compris les nodules). Dans l'expérience de MULONGOY (1983), la quantité d'azote transféré par cette voie serait sensiblement la même que la quantité apportée par les émondes.

Parcs à *Faidherbia albida* ou *Prosopis cineraria*

Les parcs à *F. albida* (Sahel) ou *P. cineraria* (Inde) sont considérés comme d'excellents systèmes agroforestiers. On a depuis longtemps

Culture de maïs entre haies de *Leucaena leucocephala* qui viennent d'être émondées à Machacos, Kenya.
Cliché Y. R. Dommergues

remarqué que les rendements des cultures installées sous ces arbres étaient significativement plus élevés que hors de leur couvert (MUTHANA, 1985 ; CTFT, 1988 ; ARYA *et al.*, 1991 ; VAN DEN BELT, 1992). Mais en zone sahélienne (climat semi-aride, moins de 600 millimètres de pluie par an), la fixation potentielle de *F. albida* est faible et inférieure à celle de certains *Acacia* (*A. seyal*, GUEYE, comm. pers.). La fixation réelle, déterminée par la méthode de l'abondance naturelle, est également faible (SCHULZE *et al.*, 1991). Cela n'est pas surprenant parce que la nodulation est pratiquement inexistante dans ces conditions. Sous *F. albida*, l'amélioration de fertilité observée n'est pas due à la fixation symbiotique mais plutôt à d'autres facteurs, comme la matière organique laissée par les animaux parqués à l'ombre des houppiers. En revanche, en Casamance (sud du Sénégal), sous un climat plus humide (1 000-1 500 millimètres de pluie par an), la nodulation est abondante (DUPUY et DREYFUS, 1992) ; la contribution de la fixation d'azote à l'amélioration de la fertilité du sol pourrait ne pas être négligeable, mais jusqu'à présent, il n'existe aucune mesure sur le flux correspondant.

Quant à *P. cineraria*, les données sur la fixation réelle sont encore insuffisantes pour apprécier la participation de cet arbre à l'approvisionnement du sol en azote.

Les jachères forestières améliorées

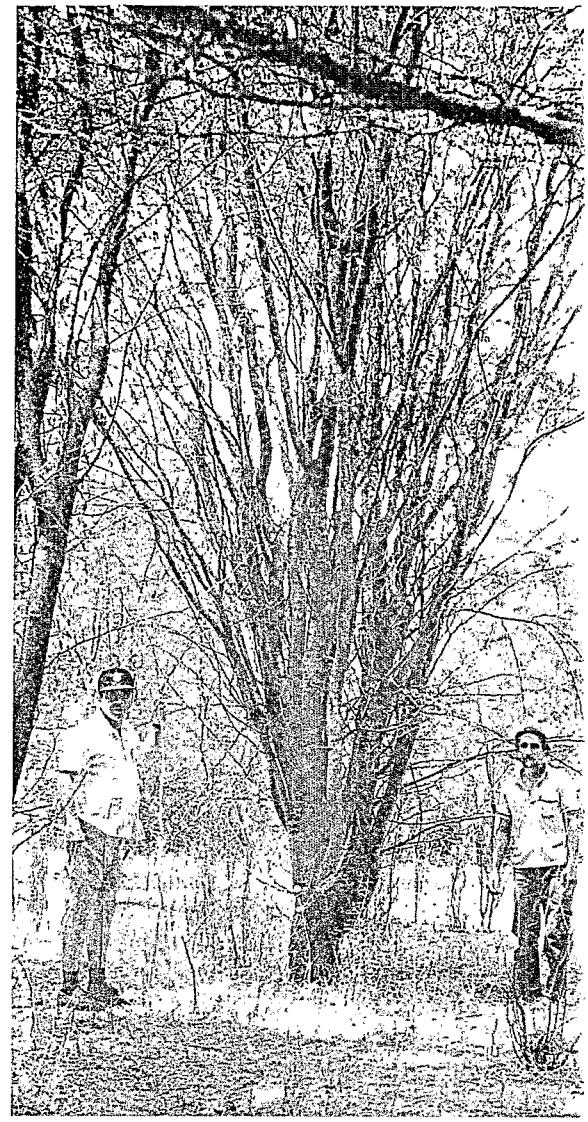
La jachère forestière améliorée est une plantation d'arbres fixateurs d'azote insérée dans le cycle cultural. C'est l'un des systèmes agroforestiers les plus réalistes à condition que la phase de culture ne soit pas trop longue et ne conduise pas à des modifications irréversibles du milieu.

ANDERSON et SINCLAIR (1993) décrivent un système expérimenté en zone sahélienne. *Acacia senegal* est cultivé pendant une dizaine d'années. La végétation est ensuite brûlée pour laisser la place à une ou deux années de sorgho. Les jeunes semis d'*A. senegal* se réinstallent spontanément sur le sol laissé en jachère. Puis le cycle recommence.

A la Réunion, les cultures de géranium ont été traditionnellement installées après défrichement de la forêt. Après 5 à 7 années de culture, les terres sont abandonnées et recolonisées par *Acacia mearnsii*. Cette espèce, à fort potentiel fixateur, régénère le sol et constitue ainsi une bonne jachère améliorée (BENOIT, 1991 ; GIRARD et SIGALA, 1991).

Une expérimentation a été récemment mise en place par le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD, France) en Côte d'Ivoire. Elle permet de comparer l'effet de quatre jachères de légumineuses arborées (*Acacia mangium, A. auriculiformis, Albizia lebbeck, L. leucocephala*) et d'une jachère naturelle herbacée (*Chromolaena odorata*, synonyme : *Eupatorium odoratum*), sur la teneur en azote total du sol et sur le rendement en maïs. La jachère forestière ne modifie pas de façon spectaculaire cette teneur ni le rendement (tableau 4). En revanche, la jachère à *A. lebbeck* a un effet significatif favorable sur l'efficience de l'engrais lorsque le mulch issu du feuillage des arbres n'est pas brûlé. Le brûlis est déconseillé, car s'il se traduit par un accroissement de rendement et une moindre pénibilité du travail en première année, il provoque une diminution du stock d'azote du sol par volatilisation (OLIVER et GANRY, 1994).

Au sein des nodules actinorhiziens, les frankias rment des structures spéciales appelées vésicules, qui sont le siège de la fixation d'azote. Ces vésicules sont sphériques dans des nodules l'*Hippophae rhamnoïdes* obtenus par inoculation avec la souche D11.
Cliché D. Gauthier



Prosopis juliflora (algaroba) est une espèce phréatophyte multicaule originaire du Pérou. Elle est plantée sur de grandes surfaces depuis 1944 dans le nord-est du Brésil et peut produire jusqu'à 400 kilogrammes de gousses par an. Ces gousses constituent un aliment de premier choix pour le bétail.
Cliché Y. R. Dommergues

Tableau 4. Effet de jachères forestières de 4 ans à *Acacia mangium, A. auriculiformis, Albizia lebbeck, Leucaena leucocephala* et d'une jachère naturelle à *Chromolaena* sp. du même âge, sur la teneur du sol en azote total (horizon 0-15 centimètres) et sur l'absorption d'azote par le maïs (OLIVER, non publié).

Espèce	Teneur du sol en azote total (%)	Azote absorbé par le maïs (grammes par mètre carré)
Jachères forestières		
A. mangium	0,185 b	14,85 a*
A. auriculiformis	0,159 b	7,55 b
A. lebbeck	0,248 a	13,58 ab
L. leucocephala	0,213 ab	11,20 ab
Jachère naturelle		
Chromolaena sp.	0,205 ab	9,99 ab

* Dans chaque colonne, les chiffres suivis par la même lettre ne diffèrent pas significativement suivant le test de Newman-Keuls (P = 0,05).

Tableau 5. Stratégies d'amélioration de la fixation de l'azote.

Amélioration de la plante hôte	
Critères	Potentiel fixateur d'azote élevé Croissance rapide Enracinement profond Compétition réduite à l'égard des autres végétaux Tolérance aux contraintes du milieu, notamment salinité et sécheresse Nodulation aérienne (dans certains cas particuliers)
Méthodes	Amélioration génétique par les voies classiques (notamment hybridation) Tri de provenances ou d'individus d'élite, suivi de leur multiplication végétative, puis identification des combinaisons hôte/rhizobium ou frankia les plus performantes Transformation (transfert de gènes)
Amélioration des souches compatibles de rhizobiums ou de frankias	
Critères	Effectivité (aptitude à fixer l'azote) élevée Aptitude compétitive élevée Tolérance aux contraintes du milieu Aptitude à modifier favorablement la physiologie de la plante hôte
Méthodes	Tri de souches sauvages Construction de nouvelles souches par génie génétique
Inoculation	Culture de rhizobiums ou de frankias Préparation et conditionnement des inoculums
Elimination de contraintes environnementales	
Sécheresse	Récolte des eaux pluviales Irrigation
Déficiences *nutritionnelles*	Fertilisation et mycorhization
Facteurs biologiques défavorables	Pesticides et lutte biologique Stérilisation, y compris solarisation*

* La solarisation est l'opération qui consiste à appliquer, pendant un ou deux mois, un film plastique noir à la surface d'une parcelle dont le sol a été préalablement humidifié (STAPLETON et DEVAY, 1986). Si l'ensoleillement du site considéré est suffisant, la température du sol s'élève assez pour détruire une partie de la microflore et de la microfaune pathogènes (par exemple les nématodes). Des microorganismes utiles sont également tués, comme certains champignons mycorhiziens ; il faut alors les réintroduire par inoculation.

Les composts

Certains résidus d'arbres (émondes) se décomposent trop rapidement ; cette décomposition n'est pas synchronisée avec les besoins de la plante cultivée. Leur compostage pourrait améliorer la qualité de la matière organique incorporée au sol. Une tentative a été effectuée dans ce sens pour valoriser les bas-fonds inondés et non cultivés au Sahel (GANRY et GUEYE, 1992). Les bas-fonds ont été plantés en *Sesbania rostrata* qui a été ensuite composté pour être apporté à des cultures. On a suggéré que ces composts pourraient être enrichis en résidus à décomposition lente, provenant d'espèces telles que les casuarinacées afin d'allonger la phase de minéralisation et de répondre plus efficacement aux besoins de la plante cultivée.

L'amélioration de la fixation biologique de l'azote

Les essais au champ conduits dans de nombreux pays tropicaux montrent que, sauf exception, la fixation réelle est insuffisante pour assurer le maintien des réserves azotées du sol chaque fois qu'il y a une récolte exportée, forestière ou agricole. Il est possible d'améliorer la fixation biologique grâce à différentes stratégies (tableau 5) (DREYFUS *et al.*, 1988 ; DANSO *et al.*, 1992 ; HARDARSON, 1993).

L'amélioration de l'arbre hôte

L'amélioration de la plante, hôte de la bactérie fixatrice d'azote, peut porter sur plusieurs points :
– la capacité de fixation de l'azote en présence d'un certain seuil d'azote disponible dans le sol ;
– l'architecture du système racinaire de l'arbre ;
– les conditions de l'inoculation préalable.

On a déjà souligné que la teneur en azote disponible du sol (azote

minéral et azote minéralisable) inhibe la fixation à partir d'un certain seuil (SANGINGA *et al.*, 1987). On sait que l'aptitude à fixer l'azote en présence d'azote combiné est fonction des différences génétiques (HERRIDGE et BETTS, 1988). Bien que les connaissances actuelles soient restreintes dans le cas des arbres, il apparaît que quelques espèces continuent à fixer l'azote dans ces conditions, comme l'aulne (DOMENACH *et al.*, 1989 ; WHEELER, 1991). Les investigations portant sur cette particularité mériteraient d'être largement développées afin d'identifier les espèces, les provenances ou les clones les plus « tolérants » à l'azote disponible.

L'architecture du système racinaire de l'arbre est une caractéristique essentielle en agroforesterie, en regard de la compétition entre les plantes cultivées associées et les arbres. Avec son système racinaire pivotant, *F. albida* ne montre aucune compétitivité à l'égard des cultures adjacentes d'arachide, de mil ou de niébé, alors que des arbres dont le système racinaire est traçant, comme *A. nilotica* et *A. tortilis* (synonyme : *A. raddiana*), les concurrencent fortement (figure 3). Ils peuvent ainsi induire une perte de 50 % de rendement jusqu'à une distance de 2,50 mètres de la ligne d'arbres. Dans le cas de *P. juliflora*, la compétition est minime et ne provoque pas de baisse significative de production des cultures associées (CAZET, 1989).

Un autre problème a été soulevé par les chercheurs : est-il judicieux de sélectionner la plante hôte de la bactérie fixatrice pour une plus grande promiscuité, c'est-à-dire pour qu'elle puisse noduler avec un grand nombre de souches de bactéries existant déjà dans le milieu, ce qui éviterait l'inoculation (HENZELL, 1988) ? La promiscuité présente l'inconvénient grave d'exposer la plante à l'infection par des souches à faible effectivité. La tendance actuelle est, au contraire, de sélectionner la plante hôte pour une plus grande spécificité par rapport à la souche. Une méthode simple vient d'être proposée pour trier des génotypes ayant une préférence marquée pour une souche effective (HARDARSON, 1993).

D'une manière générale, l'amélioration de l'arbre peut être obtenue en suivant les approches de sélection

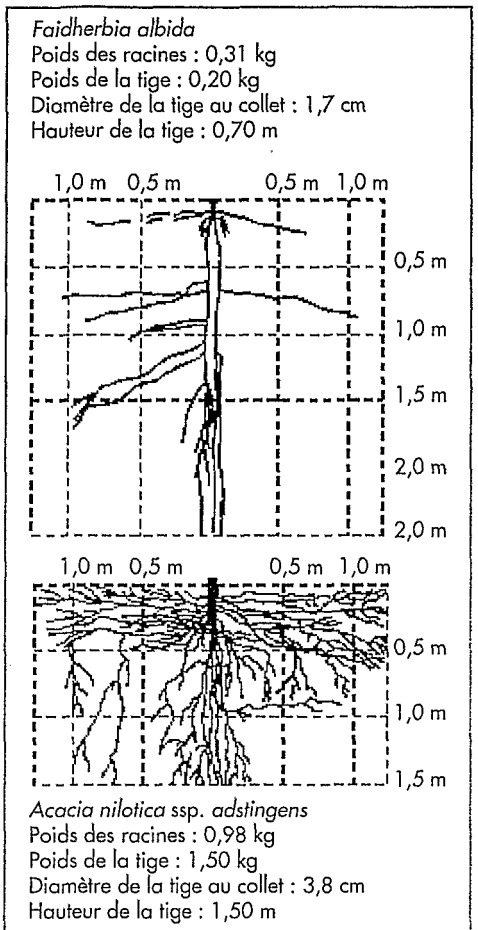


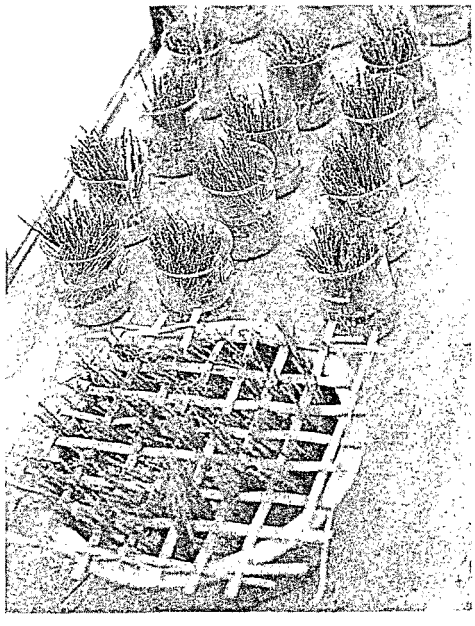
Figure 3. Systèmes racinaires d'*Acacia nilotica* et de *Faidherbia albida* âgés de 32 mois, plantés dans un sol ferrugineux tropical très sableux, à la station de Thinaba au Sénégal (CAZET, 1989).

L'amélioration des propriétés symbiotiques de l'arbre fixateur d'azote

La fixation de l'azote peut être améliorée en sélectionnant les plantes hôtes en fonction de leur potentiel fixateur (nodulation et quantité d'azote fixé) et de leur tolérance aux contraintes de l'environnement (en particulier la salinité et l'excès d'azote minéral).

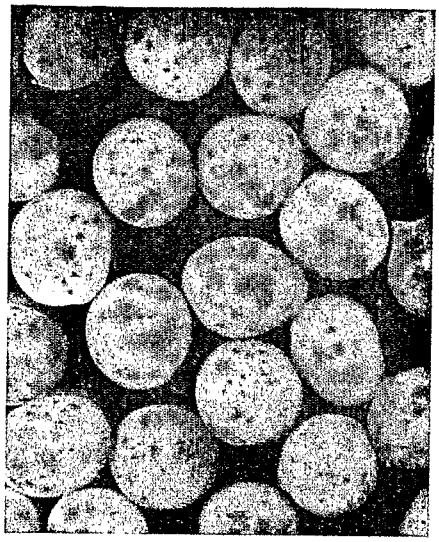
Pour cela, les techniques classiques fondées sur l'hybridation sexuée n'ont pas encore été employées. En revanche, le tri des provenances et des clones a déjà été utilisé, le principe étant identique à celui qui préside à la sélection des souches. Une fois les clones d'élite identifiés, il faut procéder à leur multiplication végétative. Les progrès dans les méthodes de micropropagation permettent d'envisager à moyen terme la mise en place de plantations multiclonales hautement performantes.

Depuis quelques années, la transformation génétique est tentée pour quelques espèces d'arbres fixateurs *(Robinia pseudoacacia, Allocasuarina verticillata)*. En 1991, l'équipe de DUHOUX *et al.* (1992) a réalisé la transformation d'*A. verticillata* en utilisant une souche d'*Agrobacterium rhizogenes* comme vecteur de gènes. Mais le phénotype obtenu était anormal (absence de dominance apicale et abondance du système racinaire). C'est seulement tout récemmment que des chercheurs ont obtenu un phénotype normal grâce à *Agrobacter tumefaciens* (AISSATOU et FRANCHE, comm. pers.). Des recherches approfondies sont encore nécessaires pour maîtriser parfaitement ces techniques.

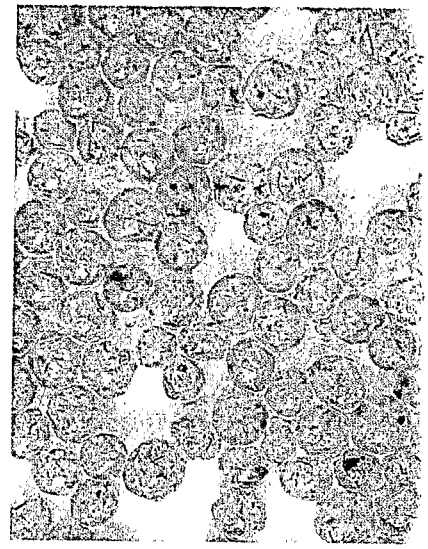


Bouturage de *Casuarina equisetifolia* en vue de l'obtention de clones résistants à *Pseudomonas solanacearum*.
Cliché D. Gauthier

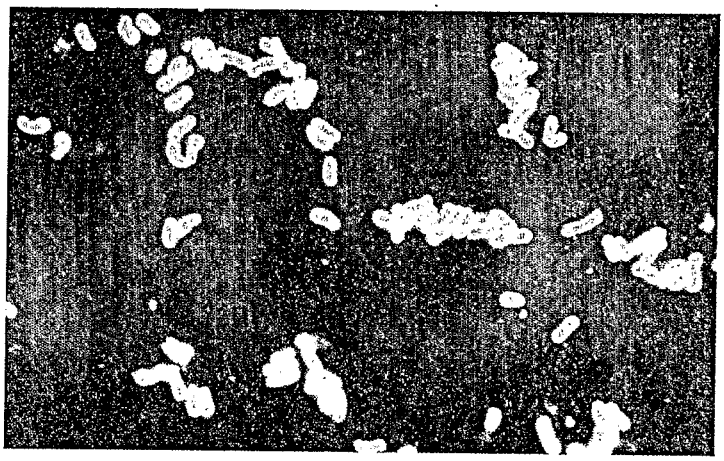
La fixation biologique de l'azote



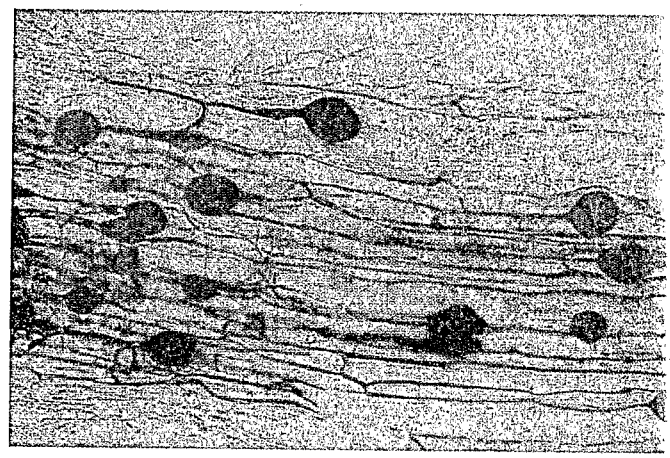
Culture de *Frankia* incluse dans des billes d'alginate. Diamètre des billes : 3-5 millimètres. La coloration rouge, qui résulte de la réduction du colorant (INT) ajouté aux billes en INT-Formazan, indique que les cellules de frankia sont bien vivantes après leur inclusion dans l'alginate.
Cliché H. G. Diem



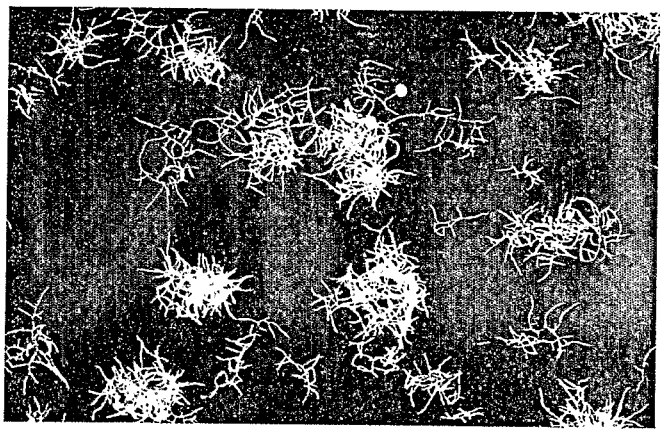
Inoculum de champignon endomycorhizien *(Glomus mosseae)* inclus dans l'alginate. Comme on ne sait pas cultiver ce champignon *in vitro* (contrairement aux rhizobiums et aux frankias), on le multiplie sur des racines vivantes découpées en petits fragments, que l'on aperçoit à l'intérieur des billes.
Cliché H. G. Diem



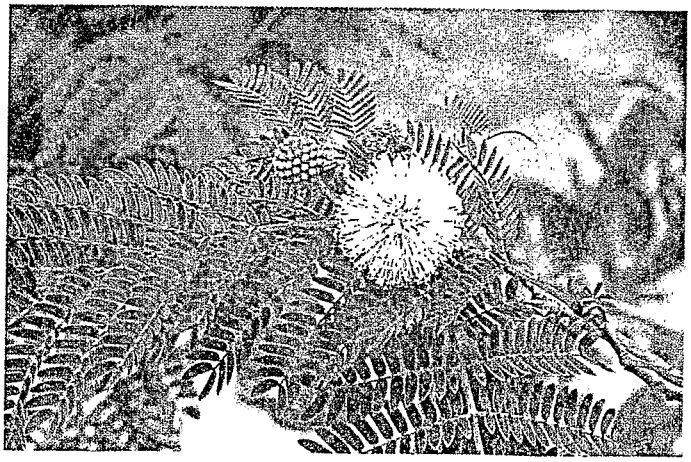
Rhizobium en culture *in vitro.*
Cliché E. L. Schmidt



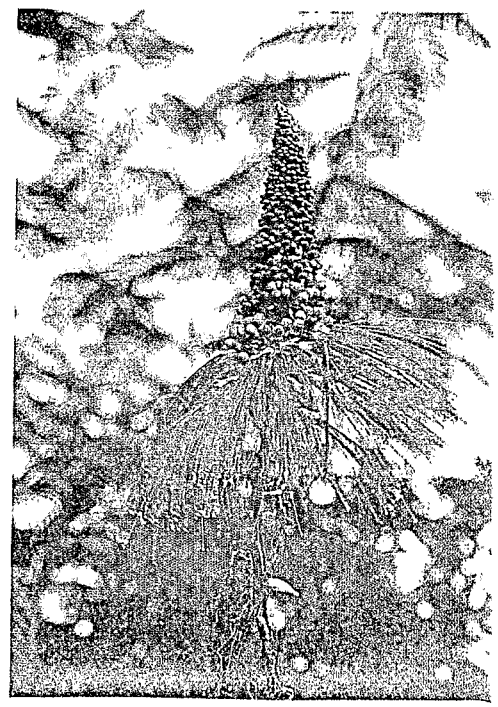
Champignon endomycorhizier vésiculo-arbusculaire *(Glomus mosseae)* vésicules dans le cortex d'une racine.
Cliché H. G. Dien



Micro-colonies (diamètre de 50 à 200 µm) de la souche de frankia Br cultivée *in vitro* (culture âgée de 4 jours).
Cliché J. Schwencke



Fleurs de *Leucaena leucocephala.*
Cliché Y. R. Dommergues



Calliandra calothyrsus est une espèce fourragère qui fixe activement l'azote à condition d'être inoculée.
Cliché Y. R. Dommergues

traditionnelle, en pratiquant le tri de génotypes ou en envisageant dans l'avenir des transformations génétiques (DUHOUX *et al.*, 1992 ; SOUGOUFARA *et al.*, 1992).

L'amélioration de la bactérie et de l'inoculation

L'amélioration de la bactérie symbiotique est obtenue par tri de souches sauvages que l'on teste *in vitro* ou en serre (figure 4) et au champ de façon à obtenir les meilleures combinaisons entre le génotype de l'arbre et la souche de rhizobium ou de frankia (SOUGOUFARA *et al.*, 1992). Ces souches sélectionnées sont utilisées pour l'inoculation des arbres en pépinière (BRUNCK *et al.*, 1990). La technique d'inoculation revêt une grande importance (SOUGOUFARA *et al.*, 1989 ; DIEM *et al.*, 1988).

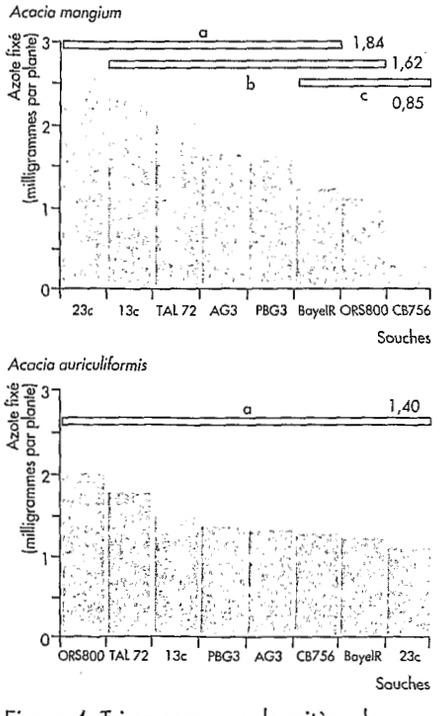


Figure 4. Tri en serre, sur le critère de l'effectivité de souches de rhizobium (*Bradyrhizobium* sp.) associées à *Acacia mangium* et *A. auriculiformis*. Les valeurs qui ne diffèrent pas significativement (test de Newman-Keuls, P = 0,05) sont regroupées sous la même barre horizontale. Pour chaque groupe de valeurs, on a fait figurer la moyenne à droite de la barre correspondante (GALIANA *et al.*, 1990).

L'inoculation

Préparation de l'inoculum

Il faut d'abord préparer une culture de la bactérie fixatrice d'azote. La culture *in vitro* des rhizobiums est au point depuis très longtemps. Pour les frankias, l'isolement et la culture présentaient des difficultés dont la plupart sont résolues depuis peu. La bactérie est adsorbée sur un support, en général de la tourbe stérile. Un nouveau mode de conditionnement consiste en l'inclusion des cellules bactériennes dans des billes d'alginate (DIEM *et al.*, 1988). Les résultats ont été satisfaisants pour l'inoculation de *Casuarina glauca* en Egypte (GIRGIS *et al.*, 1991) et d'*Acacia mangium* en Afrique de l'Ouest (LESUEUR *et al.*, 1994). Ce type de conditionnement a également été utilisé avec succès pour la préparation de l'inoculum de champignons endomycorhiziens.

Conservation et contrôle de la qualité

Le contrôle de la qualité des inoculums est indispensable. Il porte sur le nombre de bactéries vivantes (supérieur à un certain seuil) et sur les contaminations éventuelles.

Application de l'inoculum

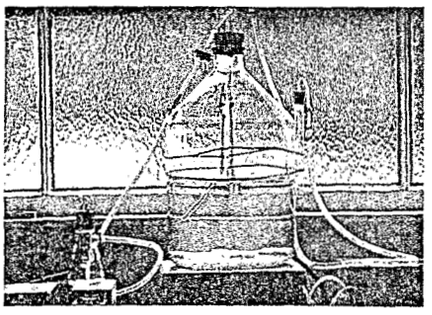
Dans le cas des arbres, l'inoculum est mélangé aux graines au moment du semis en pépinière ; il peut aussi être mis dans des trous autour des grains quelques semaines à quelques mois après le semis.

Quand est-il nécessaire d'inoculer ?

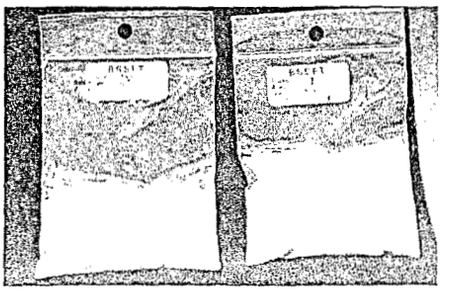
L'inoculation des espèces tropicales est indispensable toutes les fois que les populations natives du symbiote compatible (c'est-à-dire capable de s'associer avec un arbre donné) sont inexistantes ou insuffisamment nombreuses (approximativement moins de 50 rhizobiums par gramme de sol). La nécessité d'inoculer dépend dans une large mesure de la spécificité des arbres à l'égard de leurs symbiotes. De ce point de vue, les arbres fixateurs d'azote, comme les autres plantes fixatrices, peuvent être classés en deux groupes.

Le premier groupe comprend les plantes hôtes très spécifiques. Elles nodulent et fixent l'azote de l'air avec un nombre limité de souches. C'est le cas de *Leucaena leucocephala, Acacia mangium, Gliricidia sepium, Calliandra calothyrsus, Allocasuarina* spp., *Casuarina* spp. L'inoculation est presque toujours nécessaire. En l'absence d'inoculation, la croissance de la plantation est défectueuse, sauf dans les sols exceptionnellement riches en azote.

Le second groupe comporte les plantes hôtes peu (ou non) spécifiques. Elles nodulent par le biais d'un large éventail de souches génétiquement différentes. On peut citer *Acacia crassicarpa, A. auriculiformis, Albizia lebbeck, Tephrosia candida, Paraserianthes falcataria, Gymnostoma* spp. L'inoculation est en général inutile, car il existe assez de souches compatibles dans le sol, sauf dans le cas des sols très dégradés. Toutefois, l'inoculation pourra se révéler utile lorsque l'on disposera de souches compétitives, meilleures fixatrices que les souches natives.



Fermenteur constitué par une bonbonne de 20 litres pour la culture de *Frankia*. Ce type de fermenteur très simple permet de préparer suffisamment de culture pour ensemencer environ 500 semis en pépinière, ce qui correspond après la transplantation à 0,25 hectare si la densité de plantation est de 2 000 plants par hectare.
Clichés M. Girgis



Inoculum de *Frankia* séché à l'air et conservé dans des sachets en plastique. Cet inoculum peut se conserver plusieurs années. Pour l'utiliser, on le remet en suspension dans une solution de phosphate.

A l'heure actuelle, les méthodes de biologie moléculaire ont permis d'établir une carte génétique des rhizobiums, d'identifier les souches par des marqueurs génétiques, d'esquisser une taxonomie moderne des symbiotes et d'obtenir de nouvelles souches par manipulation génétique. A l'exception de souches marquées utilisées pour l'étude de leur survie et de la compétition dans les sols, la plupart des souches transformées n'ont pas été testées au champ, en raison de la réglementation qui limite strictement leur diffusion dans l'environnement. Il est vrai aussi qu'aucune de ces souches n'est pour l'instant meilleure que celles obtenues par tri de souches sauvages. Il est toutefois probable que les progrès en génie génétique permettront d'associer des « supersouches » à des hôtes dont les qualités symbiotiques et dont la tolérance aux contraintes du milieu auront été aussi significativement améliorées.

Les méthodes agronomiques

L'agronome peut améliorer la fixation de l'azote en réduisant l'effet des facteurs limitants, notamment par la maîtrise de l'eau et de la fertilisation. Il peut favoriser les transferts d'azote ou réduire la compétition entre les différentes composantes des systèmes agroforestiers.

La maîtrise de l'eau et de la fertilisation

La sécheresse est un facteur limitant majeur. Outre les méthodes de conservation, de stockage ou de récupération des eaux, il faudrait choisir des espèces phréatophytes *(Prosopis alba, P. juliflora, P. cineraria, P. tamarugo)* ou des espèces capables d'absorber l'eau des précipitations occultes *(C. equisetifolia, P. cineraria, A. tortilis)* (GATES et BROWN, 1988).

Dans de nombreuses situations, en particulier pour les cultures en couloirs sur sol peu fertile, il est indispensable d'apporter un complément minéral en phosphore et en calcium afin d'assurer l'installation des arbres et de permettre le fonctionnement correct des nodules, puis, ultérieurement, le recyclage des éléments minéraux. En effet, plus les arbres poussent rapidement, plus vite leurs racines remontent les éléments minéraux des horizons profonds (SANCHEZ, 1987). YADAV et KHANNA (1992) ont testé l'élagage des racines pour réduire la compétition pour l'eau et les éléments nutritifs entre les arbres et les cultures. Cette pratique consiste à creuser le sol au pied de l'arbre et à couper les racines latérales superficielles jusqu'à 60 centimètres de profondeur. Dans le cas de *P. cineraria,* elle a éliminé la compétition avec la culture adjacente (moutarde) et n'a pas réduit la croissance de l'arbre. On ignore cependant dans quelle mesure cette pratique modifie la fixation de l'azote par l'arbre.

La maîtrise des transferts d'azote (restitutions)

Pour assurer une synchronisation aussi bonne que possible entre le pic de minéralisation des émondes et les besoins des plantes cultivées, il faudrait programmer les dates d'émondage (SANGINGA *et al.,* 1988). Mais cette prévision est délicate car on ne connaît pas la cinétique de la minéralisation des feuilles et des rameaux des espèces ligneuses. Elle dépend en particulier de l'activité de la macrofaune et de la microfaune du sol (LAVELLE *et al.,* 1990 ; ANDERSON et SINCLAIR, 1993).

La restitution des éléments exportés reste de toute façon une règle essentielle de bonne gestion de la fertilité des sols cultivés (GANRY, 1990).

Le contrôle des parasites et des maladies

La fixation est fortement réduite par les maladies et les attaques de parasites (nématodes pathogènes). Ces dernières sont graves pour la plupart des *Sesbania* ainsi que pour *A. holosericea, A. saligna, P. juliflora.* La prolifération des nématodes dans les systèmes racinaires des arbres présente en outre le danger de contaminer les cultures adjacentes. Les nématodes peuvent être éradiqués par des pesticides chimiques. Pour l'agriculteur d'Afrique de l'Ouest, ces produits sont chers, pas toujours disponibles et dangereux à manipuler. Il serait préférable de prévenir les infestations de nématodes en plantant des espèces résistantes. Certains arbres résistent à *Meloidogyne incognita : A. senegal, L. leucocephala, Sesbania tetraptera* et certaines variétés de *Sesbania macrocarpa* (PROT, 1986 ; D'HONDT-DEFRANCQ, 1993). Il serait en outre souhaitable de disposer de méthodes de lutte biologique efficaces. Certaines espèces ligneuses fixatrices *(L. leucocephala)* ou non fixatrices *(Tamarindus indica)* donnent des litières dont les produits de décomposition sont nématicides (D'HONDT-DEFRANCQ, 1993). Des espèces herbacées de jachère naturelle *(C. odorata)* auraient des propriétés nématicides (SCHROTH, comm. pers.).

Conclusion

Pour assurer la pérennité des rendements agricoles, il est nécessaire de mettre en œuvre des méthodes tendant à équilibrer le bilan des éléments nutritifs. En ce qui concerne l'azote, cet équilibre peut être atteint par deux voies : la fertilisation ; la fixation par les plantes cultivées et par les arbres associés.

Dans les conditions actuelles de gestion des systèmes agroforestiers, la contribution des arbres à l'équilibre azoté des sols est insuffisante. A long terme, l'amélioration de la fixation symbiotique s'appuiera sur le développement de la transformation génétique des plantes hôtes. Les objectifs sont divers, mais on pense notamment à l'obtention de lignées résistantes aux nématodes, capables de fixer l'azote même dans des sols infestés.

Dans l'immédiat, nous disposons déjà de techniques performantes

pour stimuler la fixation, en particulier l'inoculation en pépinière et la multiplication végétative de clones à potentiel de fixation élevé. Mais l'application de ces techniques expérimentales est encore loin d'être réalisée. L'inoculation des jeunes arbres en pépinière est d'un coût très réduit, en comparaison de l'inoculation de plantes annuelles au champ : il s'agit de traiter 1 000 à 2 000 jeunes plants par hectare alors que ce sont 200 000 à 400 000 plantes qu'il faut traiter en culture annuelle. Ce raisonnement s'applique également à la multiplication végétative des clones d'arbres sélectionnés.

Il existe peu d'études économiques sur les systèmes agroforestiers. Toutefois, PALADA *et al.* (1993) ont montré qu'une culture maraîchère en couloirs entre des haies de *L. leucocephala* était rentable avec une fertilisation complémentaire minime (30 N-13 P-24 K par hectare). On peut même penser que la rentabilité de ce système serait plus élevée si *L. leucocephala* était inoculé avec des souches de rhizobium performantes (SANGINGA *et al.*, 1988). Enfin, pour accroître l'intérêt des arbres fixateurs, il faut préférer des espèces produisant, en plus du bois, du fourrage à haute valeur protéique pour le bétail ou des fruits et des graines comestibles, comme c'est le cas de certains *Acacia* australiens (THOMSON, 1992).

Bibliographie

ANDERSON L.S., SINCLAIR F.L., 1993. Ecological interactions in agroforestry systems. Agroforestry Abstracts 54 : 57-91.

ARYA S., TOKY O.P., BISHT R.P., TOMAR R., 1991. *Prosopis cineraria,* arbre à usages multiples prometteur pour les zones arides. L'agroforesterie aujourd'hui 3 : 3-14.

BENOIT G., 1991. Les hauts de la Réunion. La difficile mise en valeur d'une montagne tropicale. Bois et Forêts des Tropiques 229 : 43-50.

BRUNCK F., COLONNA J.-P., DOMMERGUES Y. R., DUCOUSSO M., GALIANA A., PRIN Y., ROEDERER Y., SOUGOUFARA B., 1990. La maîtrise de l'inoculation des arbres avec leurs symbioses racinaires : synthèse d'une sélection d'essais au champ en zone tropicale. Bois et Forêts des Tropiques 223 : 24-42.

CAZET M., 1989. Les plantations linéaires denses sur les sols sableux dégradés de la zone Centre-Nord du Sénégal. Bois et Forêts des Tropiques 222 : 27-37.

CTFT (CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL), 1988. *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Synonyme *Acacia albida* Del.). CIRAD-Forêt, Nogent-sur-Marne, France, 72 p.

DANSO S.K.A., BOWEN G.D., SANGINGA N., 1992. Biological nitrogen fixation in trees in agro-ecosystems. Plant and Soil 141 : 177-196.

D'HONDT-DEFRANCQ M., 1993. Nématodes et agroforesterie. L'Agroforesterie aujourd'hui 5 : 5-9.

DIEM H.G., BEN KHALIFA K., NEYRA M., DOMMERGUES Y. R., 1988. Recent advances in the inoculant technology with special emphasis on plant symbiotic microorganisms. *In* Proceedings of International Workshop on Advanced Technologies for Increased Agricultural Production, LEONE U., RIALDI G., VANORE R. (Eds), Santa Margherita Ligure, Italy, p. 96-210. Roma, Italy, Consiglio Nazionale delle Ricerche (CNR) ; Genova, Italy, Università degli Studi di Genova (USG).

DOMENACH A.-M., KURDALI F., 1989. Influence des réserves azotées sur la formation des feuilles d'*Alnus glutinosa* et ses conséquences dans l'estimation de la fixation de l'azote. Can. J. Bot. 67 : 865-871.

DOMENACH A.M., KURDALI F., BARDIN R., 1989. Estimation of dinitrogen fixation in alder forest by the method based on natural ^{15}N abundance. Plant and Soil 118 : 51-59.

DOMMERGUES Y. R., 1963. Evaluation du taux de fixation de l'azote dans un sol dunaire reboisé en filao *(Casuarina equisetifolia).* Agrochimica 7 : 335-340.

DOMMERGUES Y. R., 1995. Nitrogen fixation by trees in relation to soil nitrogen economy. Fertilizer Research (in press).

DREYFUS B.L., DIEM H.G., DOMMERGUES Y. R., 1988. Future directions for biological nitrogen fixation. Plant and Soil 108 : 191-199.

DUHOUX E., BOGUSZ D., FRANCHE C., 1992. Transformations chez les plantes fixatrices d'azote. *In* Comptes rendus du colloque sur les interactions plantes-microorganismes, Sénégal, février 1992, p. 462-474. Fondation internationale pour la science (IFS) Stockholm, Suède.

DUHOUX E., PRIN Y., DOMMERGUES Y. R., 1993. Comparison of aerial nodulation of *Casuarina* sp. with legume stem nodulation. *In* Symbioses in nitrogen-fixing trees, SUBBA RAO N.S., RODRIGUEZ C., BARRUECO C. (Eds), p. 85-93. Oxford and IBH Publishing Co, New Delhi, India.

DUPUY N., DREYFUS B. L., 1992. *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida.* Appl. Environ. Microbiol. 58 : 2 415-2 419.

FELKER P., CLARK P.R., 1982. Position of mesquite (*Prosopis* spp.) nodulation and nitrogen fixation (acetylene reduction) in 3-m long phreatophytically simulated soil columns. Plant and Soil 64 : 297-305.

FUJITA K., OFOSU-BUDU K.G., OGATA S., 1992. Biological nitrogen fixation in mixed legume-cereal cropping systems. Plant and Soil 141 : 155-175.

GALIANA A., CHAUMONT J., DIEM H.G., DOMMERGUES Y. R., 1990. Nitrogen-fixing potential of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium* and *Rhizobium* spp. Biol. Ferti. Soils 9 : 261-267.

GANRY F., 1990. Application de la méthode isotopique à l'étude des bilans azotés en zone tropicale sèche. Thèse de doctorat, université de Nancy I, France, 355 p.

GANRY F., GUEYE F., 1992. La mise en valeur des bas-fonds de la zone sahélienne par *Sesbania rostrata* est-elle possible ? L'agronomie Tropicale 46 : 155-159.

GANRY F., DOMMERGUES Y. R., sous presse. Rôle des arbres fixateurs d'azote dans le maintien de la fertilité azotée des sols. *In* Actes de l'atelier sur la gestion durable des terres dans les régions semi-arides et subhumides d'Afrique (atelier SCOPE, PNUE, CIRAD, ministère français de la coopération), 15-19 novembre 1993, Dakar, Sénégal. CIRAD-CA, Montpellier, France .

GARG V.K., JAIN R.K., 1992. Influence of fuelwood trees on sodic soils. Can. J. For. Res. 22 : 729-735.

GATES P.J., BROWN K., 1988: *Acacia tortilis* and *Prosopis cineraria :* leguminous trees for arid areas. Outlook on Agriculture 17 : 61-64.

GEIGER S.C., VAN DEN BELDT R.J., MANU A., 1992. Preexisting soil fertility and the variable growth of *Faidherbia albida. In Faidherbia albida* in the West african semi-arid tropics, VAN DEN BELT R.J. (Ed.), p. 121-125. ICRAF, Nairobi, Kenya.

GILLER K.E., WILSON K.J., 1991. Nitrogen fixation in tropical cropping systems. CAB International, Wallingford Oxon, United Kingdom.

GIRARD J.-C., SIGALA P., 1991. Les principales formations végétales. Bois et Forêts des Tropiques 229 : 43-50.

GIRGIS M.G.Z., ISHAC Y., EL-LAKANY M., DOMMERGUES Y. R., 1991. Enhancing nodulation and growth of *Casuarina glauca* planted in a substrate already infected with *Frankia. In* Nitrogen fixation, POLSINELLI M., MATERASSI R., VINCENZINI M. (Eds), p. 621-628. Kluwer Academic Press, Dordrecht, Hollande.

HALENDA C., 1989. Nutrient content of an *Acacia mangium* plantation. Nitrogen-Fixing Tree Research Reports 7 : 46-48.

HARDARSON G., 1993. Methods for enhancing symbiotic nitrogen fixation. Plant and Soil 152 : 1-17.

HENZELL E.F., 1988. The role of biological nitrogen fixation research in solving problems in tropical agriculture. Plant and Soil 108 : 15-21.

HERRIDGE D.F., BETTS J.H., 1988. Field evaluation of soybean genotypes selected for enhanced capacity to nodulate and fix nitrogen in the presence of nitrate. Plant and Soil 110 : 129-135.

JENKINS M.B., VIRGINIA R.A., JARRELL W.M., 1988. Depth distribution and seasonal populations of mesquite-nodulating rhizobia in warm desert ecosystems. Soil. Sci. Soc. Amer. J. 52 : 1 644-1 650.

LAL R., 1989. Agroforestry systems and soil surface management of a tropical alfisol. Agroforestry Systems 8 : 7-29, 97-111, 113-132, 197-215.

LANGKAMP P.J., FARNELL G.K., DALLING M.J., 1982. Nutrient cycling in a stand of *Acacia holosericea*. I. Measurements of precipitation, interception, seasonal acetylene reduction, plant growth and nitrogen requirement. Aust. J. Bot. 30 : 87-106.

LAVELLE P., MARTIN A., BLANCHART E., GILOT C., MELENDEZ G., PASHANASI B., 1990. Conservation de la fertilité des sols de savane par la gestion de l'activité de la macrofaune du sol. *In* Actes des Rencontres internationales Savanes d'Afrique, terres fertiles ? Montpellier, France, 10-14 décembre 1990, p. 371-397. La Documentation Française, Paris, France.

LESUEUR D., YACOUBA T., GALIANA A., MALLET B., 1994. Croissance et nodulation d'*Acacia mangium*. Bois et Forêts des Tropiques 241 : 3037.

LE TACON F., GARBAYE J., BA A., BEDDIAR A.F., DIAGNE O., DIEM H.-G., 1989. L'importance des symbioses racinaires pour les arbres forestiers en zone tropicale sèche et en zone tropicale humide. *In* Proceedings of Regional Seminar held by IFS, Trees for development in Subsaharian Africa, February, 20-25, 1989, Nairobi, Kenya, p. 302-318. ICRAF House, Nairobi, Kenya.

LUNDGREN B., 1978. Soil conditions and nutrient cycling under natural plantation forests in Tanzanian Highlands. Report in forest ecology and forest soils n° 31. Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden, 420 p.

MAILLY D., MARGOLIS H.K., 1992. Forest floor and mineral soil development in *Casuarina equisetifolia* plantations on the coastal sand dunes of Senegal. Forest Ecology and Management 55 : 259-278.

MARIOTTI A., SOUGOUFARA B., DOMMERGUES Y. R., 1992. Estimation de la fixation d'azote atmosphérique par le traçage isotopique naturel dans une plantation de *Casuarina equisetifolia* (Forst). Soil Biol. Biochem. 24 : 647-653.

MULONGOY K., 1983. Leaf decomposition. *In* Annual report for 1982, p. 126-128. International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria.

MUTHANA K.D., 1985. *Prosopis* species development programmes in India. *In* Proceedings of the current stage of knowledge on *Prosopis tamarugo*, HABIT M.A. (Ed.), p. 181-191. FAO, Roma, Italy.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC), 1980. Firewood crops. Shrub and tree species for energy production. National Academic Press, Washington, DC, USA.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC), 1983. Mangium and other fast-growing acacias for the humid tropics. National Academic Press, Washington, DC, USA.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC), 1984. Casuarinas : nitrogen-fixing trees for adverse sites. National Academic Press, Washington, DC, USA.

OLIVER R., GANRY F., 1994. Etude des modifications de fertilité induites par une jachère arborée. Compte rendu de fin d'étude financée par le ministère français de la recherche et de la technologie. CIRAD-CA, Montpellier, France, 30 p.

ORCHARD E.R., DARBY G.D., 1956. Fertility changes under continued wattle culture with special reference to nitrogen fixation and base status of the soil. *In* Comptes rendus du sixième congrès international de la science du sol, volume D, p. 305-310. Société internationale de science du sol, Paris, France.

PALADA C., KANG B.T., CLAASSEN S.L., 1992. Effect of alley cropping with *Leucaena leucocephala* and fertilizer application on yield of vegetable crops. Agroforestry Systems 19 : 139-147.

PEOPLES M.B., FAIZAH A.W., RERKASEM B., HERRIDGE D.F., 1989. Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Canberra, Australia, 76 p.

PROT J.-C., 1986. Sensibilité de sept légumineuses arborescentes aux nématodes *Meloidogyne javanica, M. incognita, Scutellonema cavenessi* et *Dolichorhyncus elegans*. Revue Nématol. 9 : 416-418.

REDDELL P., 1993. Soil constraints to the growth of nitrogen-fixing trees in tropical environments. *In* Symbioses in nitrogen-fixing trees, SUBBA RAO N.S., RODRIGUEZ C., BARRUECO C. (Eds), p. 65-83. Oxford and IBH Publishing Co, New Delhi, India.

SANCHEZ P.A., 1987. Soil productivity and sustainability in agroforestry systems. *In* Proceedings of Agroforestry, a decade of development, STEPPLER H.A. and RAMACHANDRAN NAIR P.K. (Eds), p. 65-83. ICRAF, Nairobi, Kenya.

SANGINGA N., MULONGOY K., AYANABA A., 1987. Evaluation of indigenous strains of *Rhizobium* for *Leucaena* de Wit in Nigeria. *In* Comptes rendus sur les arbres fixateurs d'azote et l'amélioration biologique de la fertilité des sols, p. 416-436. ORSTOM, collection Colloques et Séminaires, Bondy, France.

SANGINGA N., MULONGOY K., AYANABA A., 1988. Nitrogen contribution of *Leucaena/Rhizobium* symbiosis to soil and subsequent maize crop. Plant and Soil 112 : 137-141.

SCHULZE E.D., GEBAUER G., ZIEGLER H., LANGE O.L., 1991. Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient in Namibia. Oecologia 88 : 451-459.

SOUGOUFARA B., DIEM H.G., DOMMERGUES Y. R., 1989. Response of field-grown *Casuarina equisetifolia* to inoculation with Frankia strain ORS021001 entrapped in alginate beads. Plant and Soil 118 : 133-137.

SOUGOUFARA B., DUHOUX E., DOMMERGUES Y. R., 1989. Choix des critères de sélection chez un arbre fixateur de N_2 : *Casuarina equisetifolia*. Oecologia Plantarum 10 : 215-224.

SOUGOUFARA B., MAGGIA L., DUHOUX E., DOMMERGUES Y. R., 1992. Nodulation and N_2 fixation in nine *Casuarina* clone-Frankia strain combinations. Acta Oecologica 13 : 497-503.

STAPLETON J.J., DEVAY J.E., 1986. Soil solarization : a non-chemical approach for management of plant pathogens and pests. Crop Protection 5 : 190-198.

SUBBA RAO N.S., RODRIGUEZ C., BARRUECO C. (Eds), 1993. Symbioses in nitrogen-fixing trees. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, India, 271 p.

SUTHERLAND J.M., SPRENT J.I., 1993. Nitrogen fixation by legume trees. *In* Proceedings of Symbioses in nitrogen-fixing trees, SUBBA RAO N.S., RODRIGUEZ C., BARRUECO C. (Eds), p. 32-63. Oxford and IBH Publishing Co, New Delhi, India.

THOMSON L., 1992. Australia's subtropical dry-zone *Acacia* species with human food potential. *In* Proceedings of Australian dry-zone Acacias for human food, HOUSE A.P.N. and HARWOOD C.E. (Eds), p. 3-36. Australian Tree Seed Centre, Canberra, Australia.

VAN DEN BELT R.J. (Ed.), 1992. *Faidherbia albida* in the West African semi-arid tropics. ICRAF, Nairobi, Kenya, 206 p.

VAN KESSEL C., FARRELL R.E., ROSKOSKI J.P., KEANE K.M., 1995. Recycling of the naturally occurring ^{15}N in an established stand of *Leucaena leucocephala*. Soil. Biol. Biochem. 26 : 757-762.

VON CARLOWITZ P.G., 1989. Agroforestry technologies and fodder production - concepts and examples. Agroforestry Systems 9 : 1-16.

WETSELAAR R., GANRY F., 1982. Nitrogen balance in tropical agrosystems. *In* Proceedings of Microbiology of tropical soils and plant productivity, DOMMERGUES Y. R. and DIEM H.G. (Eds), p. 1-36. The Netherlands, Martinus Nijhoff/Junk, The Hague.

WHEELER C.T., 1991. Symbiotic Nitrogen Fixation. *In* Proceedings of Physiology of trees, RAGHAVENDRA A.S. (Ed.), p. 111-135. Wiley, London, United Kingdom.

XU Z.H., SAFFIGNA P.G., MYERS R.J.K., CHAPMAN A.L., 1993. Nitrogen cycling in *Leucaena* sp. *(Leucaena leucocephala)* alley cropping in semi-arid tropics. Plant and Soil 148 : 63-72 ; 73-82.

YADAV J.P., KHANNA P., 1992. La taille des racines améliore la production des cultures sous *Prosopis cineraria*. L'Agroforesterie aujourd'hui 4 : 13-14.

Résumé... Abstract... Resumen

F. GANRY, Y.R. DOMMERGUES — **Arbres fixateurs d'azote : champ ouvert pour la recherche.**

La fixation symbiotique de l'azote de l'air par les arbres introduits dans les agrosystèmes est un des moyens de stabilisation d'une agriculture durable, en particulier sous les tropiques. A ce jour, de nombreuses observations ont été faites sur la physiologie de ces espèces à travers le monde, mais peu de programmes de recherche existent. Les résultats sont très divergents quant à l'enrichissement du sol grâce à l'azote fixé et quant au transfert de cet azote vers les cultures annuelles associées. L'intensité de la fixation est souvent réduite, voire inhibée par les contraintes du milieu : sécheresse, salinité, carences, excès d'azote minéral, maladies et parasites. Dans les conditions actuelles de gestion des systèmes agroforestiers, la contribution des arbres à l'équilibre azoté des sols est faible. Mais les progrès en biotechnologie végétale et en génie génétique devraient à long terme permettre d'améliorer les bactéries symbiotiques et les arbres hôtes. Des pratiques agronomiques adaptées peuvent en outre renforcer l'activité des symbioses fixatrices d'azote. La plantation d'arbres fixateurs d'azote est possible selon différentes modalités, en association ou non avec des cultures annuelles : haies, jachères arborées, assolements de longue durée. Les stratégies d'intervention en milieu rural doivent impérativement prendre en compte les conditions socio-économiques, en donnant la préférence aux espèces qui valorisent correctement le travail humain c'est-à-dire qui produisent, en plus du bois, du fourrage à haute valeur protéique pour le bétail ou des fruits et des graines comestibles. Les espèces citées comme intéressantes pour leur capacité de fixation azotée sont les suivantes : espèces à potentiel de fixation élevé (*Leucaena leucocephala, Calliandra* spp., *Casuarina equisetifiolia, C. glauca, C. cunninghamiana, Acacia mearnsii, A. mangium, A. auriculiformis, A. seyal, A. crassicarpa, Gliricidia sepium, Sesbania* spp.) ; espèces à potentiel de fixation moyen *(Prosopis juliflora, Acacia saligna)* ; espèces à potentiel de fixation faible mais ayant des avantages importants en matière de culture associée, d'élevage ou de lutte contre l'érosion *(Acacia raddiana, A. senegal, A. cyclops, Faidherbia albida).*

Mots-clés : agroforesterie, fixation symbiotique de l'azote, *Rhizobium, Frankia,* inoculation, fertilité du sol, zone tropicale.

F. GANRY, Y.R. DOMMERGUES — **Nitrogen-fixing trees: a new research area.**

Sustainable agriculture, especially in the tropics, could be stably developed through the introduction of trees that symbiotically fix atmospheric nitrogen. Many studies have been carried out worldwide on the physiology of these tree species but very few research programmes specifically focus on this topic. Quite varied results have been obtained on fixed-nitrogen enrichment of the soil and use of this nitrogen to fertilize annual intercrops. Nitrogen fixing intensity is often low, or inhibited by environmental constraints: drought, salinity, shortages, excess mineral nitrogen, diseases and parasites. Very few nitrogen-fixing trees are now used in agroforestry management programmes to enhance the soil nitrogen balance. Nevertheless, symbiotic bacteria/host trees could eventually be improved through plant biotechnology and genetic engineering research. Symbiotic nitrogen fixation could also be optimized by modifying agricultural practices. Nitrogen-fixing trees can be intercropped or not with other annual crops in various conditions, e.g. hedges, bush fallows and long-term rotations. Socioeconomic situations have to be taken into account for management programmes in rural environments, promoting species that produce wood and high-protein livestock fodder or edible fruit or seeds. The following species are of interest for their nitrogen-fixing potential: high nitrogen-fixing species, e.g. *Leucaena leucocephala, Calliandra* spp., *Casuarina equisetifiolia, C. glauca, C. cunninghamiana, Acacia mearnsii, A. mangium, A. auriculiformis, A. seyal, A. crassicarpa, Gliricidia sepium, Sesbania* spp.; average nitrogen-fixing species, e.g. *Prosopis juliflora, Acacia saligna;* low nitrogen-fixing species that are otherwise of considerable interest for intercropping, livestock farming or erosion control (*Acacia raddiana, A. senegal, A. cyclops, Faidherbia albida*).

Keywords: agroforestry, symbiotic nitrogen fixation, *Rhizobium, Frankia,* inoculation, soil fertility, tropical zone.

F. GANRY, Y.R. DOMMERGUES — **Arboles fijadores de nitrógeno: campo abierto para la investigación.**

La utilización de la fijación simbiótica del nitrógena del aire por los árboles introducidos en los agrosistemas es una de las vías de estabilización de una agricultura duradera, en especial en los trópicos. Hasta la fecha, se han realizado numerosas observaciones acerca de la fisiología de estas especies a través del mundo, pero existen pocos programas de investigación. Los resultados son muy divergentes en lo relativo al enriquecimiento del suelo gracias al nitrógeno fijado y a la transferencia de este nitrógeno a los cultivos anuales asociados. La intensidad de la fijación es a menudo reducida, e incluso inhibida por las exigencias del medio: sequía, salinidad, carencias, exceso de nitrógeno mineral, enfermedades y parásitos. En las actuales condiciones de gestión de los sistemas agroforestales, la contribución de los árboles al equilibrio nitrogenado de los suelos es reducida, pero los progresos en biotecnología vegetal e ingeniería genética permitirán probablemente a largo plazo mejorar las bacterias simbióticas y los árboles huésped. Además, algunas prácticas agronómicas adaptadas pueden reforzar la actividad de las simbiosis fijadoras del nitrógeno. La plantación de árboles fijadores de nitrógeno es posible según diferentes modalidades, en asociación o no con cultivos anuales: setos, barbechos arbolados, rotaciones de larga duración. Las estrategias de intervención en medio rural deben tomar en cuenta imperativamente las condiciones socio-económicas, dando la preferencia a las especies que valoricen correctamente el trabajo humano y que produzcan, además del bosque, forraje de alto valor proteico para el ganado o frutas y granos comestibles. Las especies citadas como interesantes por su capacidad de fijación son las siguientes: especies de potencial de fijación elevada (*Leucaena leucocephala, Caliandra* spp., *Casuarina equisetifolia, C. Glauca, C. Cunninghamiana, Acacia mearnsii, A. mangium, A. auriculiformis, A. seyal, A. crassicarpa, Gliricidia sepium, Sesbonia* spp.), especies de potencial de fijación medio *(Prosopis juliflora, Acacia saligna),* especies de potencial de fijación bajo, pero con grandes ventajas en materia de cultivo asociado, de cría o de lucha contra la erosión *(Acacia raddina, A. senegal, A. cyclops, Faidherbia albida).*

Palabras clave: agrosilvicultura, fijación simbiótica del nitrógeno, *Rhizobium, Frankia,* inoculación, fertilidad del suelo, zona tropical.