

UFR SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

Laboratoire de Biologie et Ecologie Végétales



THESE

Présentée pour l'obtention du titre de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE OUAGADOUGOU

Spécialité : Sciences Biologiques Appliquées

Option : Biologie et Ecologie Végétales

par

Tiby Gilbert GUISSOU

Ingénieur des Eaux et Forêts

DEA de Biologie et Ecologie Végétales

La symbiose mycorhizienne à arbuscules chez des espèces ligneuses : diversité des Glomales, dépendance mycorhizienne, utilisation des phosphates naturels et tolérance à un stress hydrique

Soutenue le 1^{er} Juin 2001, devant la commission d'examen

Président : Sita GUINKO, Professeur, Université de Ouagadougou

**Examineurs : Mahamane SAADOU, Professeur, Université Abdou Moumouni Niamey
Michel P. SEDOGO, Directeur de Recherche, CNRST Ouagadougou
Paco SEREME, Maître de Recherche, CNRST Ouagadougou
Philippe SANKARA, Maître de Conférences, Université Ouagadougou**

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été réalisée au Laboratoire de Microbiologie Forestière du Département de Productions Forestières de l'INERA (ex IRBET) au CNRST. Que la Direction de cette institution de recherches trouve ici l'expression de notre profonde gratitude pour sa contribution au financement de ce travail. Nous exprimons également toute notre reconnaissance et nos remerciements à toutes les personnes qui nous ont permis de mener à bien ce travail et en particulier à :

Monsieur Sita Guinko, Professeur à l'Université de Ouagadougou (Burkina Faso), qui nous fait l'honneur de présider ce jury et pour les nombreuses facilités qu'il nous a accordées dans son laboratoire.;

Monsieur Amadou M. Bâ, Maître de Conférences à l'Université des Antilles et de la Guyane (Guadeloupe, France), qui a dirigé ce travail en nous faisant bénéficier de ses grandes compétences et de sa disponibilité. Merci d'avoir guidé nos premiers pas dans la recherche et de la confiance que vous nous avez témoignée depuis l'obtention de nos diplômes d'Ingénieur des Eaux et Forêts et d'Etudes Approfondies en Biologie et Ecologie Végétales ;

Messieurs Michel P. Sédogo et Paco Sérémé, respectivement Délégué Général du CNRST et Directeur de l'INERA, qui ont soutenu notre travail et pour les nombreuses facilités qu'ils nous ont accordées. Ils nous font l'honneur d'être membres de jury ;

Monsieur Mahamane Saadou, Professeur à l'Université Abdou Moumouni (Niamey, Niger) qui a bien voulu participer à ce jury ;

Monsieur Philippe Sankara, Maître de Conférences à l'Université de Ouagadougou, pour ses observations sur le manuscrit et ses conseils combien pertinents malgré ses multiples occupations. Il nous fait l'honneur de participer à ce jury ;

Monsieur Jean-Marie Ouadba, Chargé de recherche à l'INERA et ancien Directeur de l'IRBET, pour sa constante disponibilité et son soutien ;

Madame Jeanne Millogo-Rasolodimby, Maître Assistant à l'Université de Ouagadougou, qui a bien voulu revoir le manuscrit ;

Monsieur Christian Plenchette, Directeur de Recherche à l'INRA (France), pour ses nombreux conseils fructueux et ses remarques très constructives sur le manuscrit ;

Madame Yolande Dalpé, Chercheuse au CRECO/Agriculture (Canada), pour son aide à l'identification des Glomales et ses observations pertinentes sur le manuscrit ;

Messieurs Robin Duponnois et Frédéric Do, Chargés de Recherche à l'IRD (Sénégal), pour les nombreuses discussions fructueuses et les facilités qu'ils nous ont accordées dans leur laboratoire ;

Messieurs Jean Sibiri Ouédraogo et Asimi Salawu, respectivement Chef de Département Productions Forestières et responsable du Laboratoire de Microbiologie Forestière à l'INERA, pour nous avoir accueilli avec sympathie ;

Messieurs Badiori Ouattara et Louis R. Ouédraogo, respectivement Chef de la Station de l'INERA de Kamboinsé et Délégué Régional de l'INERA à la Station de recherche de Saria à Koudougou, pour leur constante disponibilité et leur soutien ;

Monsieur Moussa Ouédraogo, Responsable de la Direction Scientifique et Technologique du CNRST, et ses collaborateurs Mamadou Traoré, Emmanuel Zougmoré, Jean Claude Bama, Annick Kaboré, pour leur aide multiforme ;

Monsieur Ouétian Bognounou et Madame Belem Maïmounata, Ethnobotanistes à l'INERA-DPF, qui ont bien voulu corriger notre manuscrit.

Nous voudrions aussi remercier les chercheurs, François Pallo, Boukary O. Diallo, Paul Ouédraogo, Mahamadi Dianda, Kadidia B. Sanou, Jules Bayala, Cathérine Ky, Théophile O. Dibloni et les techniciens, Marcel Bazié et N'Gafien Koné, pour leur conseil et appui technique.

Nos sincères remerciements vont à l'endroit de tous nos collègues de l'INERA/CNRST pour leur soutien et leur collaboration et qui ont apporté une contribution à la réalisation de ce travail dont les noms n'ont pu être cités.

J'ai une pensée particulière pour tous mes compagnons de stage, André B. Bationo et Mipro Hien, qui m'ont témoigné leur soutien, leur amitié et leur solidarité .

Nous sommes redevables à tous les enseignants des Universités de Bobo Dioulasso et Ouagadougou pour leur collaboration et leurs contributions multiformes.

Pour tous mes parents et amis qui m'ont soutenu et encouragé.

Enfin, j'adresse mes vifs remerciements à tous ceux qui m'ont apporté leur concours et que je ne peux citer individuellement.

Ce travail a reçu l'appui financier des organismes suivants : la Fondation Internationale pour la Science (IFS, Suède), l'Agence Francophone pour l'Enseignement Supérieur et la Recherche (AUPELF-UREF, France) dans le cadre d'une allocation de recherche de l'Agence Universitaire de la Francophonie, et l'Académie Africaine pour la Science (AAS, Kenya). Qu'ils trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude.

SOMMAIRE

Pages

| | |
|-----------------------|-----|
| ABREVIATIONS | i |
| LISTE DES FIGURES | ii |
| LISTE DES TABLEAUX | iii |
| RESUME | iv |
| ABSTRACT | v |
| INTRODUCTION GENERALE | 1 |

CHAPITRE I : SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

| | |
|--|-----------|
| I- Etat des connaissances sur les espèces ligneuses utilisées | 5 |
| 1- <i>Acacia holosericea</i> A. Cunn. ex G. Don (Mimosacées) | 5 |
| 2- <i>Acacia mangium</i> Willd. (Mimosacées) | 6 |
| 3- <i>Adansonia digitata</i> L. (Bombacacées) | 7 |
| 4- <i>Azelia africana</i> Sm. (Césalpiniacées) | 8 |
| 5- <i>Anacardium occidentale</i> L. (Anacardiaceae) | 10 |
| 6- <i>Aphania senegalensis</i> (Juss.) Radlk. (Sapindacées) | 11 |
| 7- <i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) Del. (Balanitacées) | 12 |
| 8- <i>Cordyla pinnata</i> (Lepr.) M.-Redh (Césalpiniacées) | 14 |
| 9- <i>Dialium guineense</i> Willd. (Césalpiniacées) | 15 |
| 10- <i>Faidherbia albida</i> (Del.) A. Chev. (Mimosacées) | 16 |
| 11- <i>Landolphia heudelotii</i> A. DC. (Apocynacées) | 17 |
| 12- <i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) Benth. (Mimosacées) | 18 |
| 13- <i>Saba senegalensis</i> (A. DC.) Pichon (Apocynacées) | 20 |
| 14- <i>Sclerocarya birrea</i> (A. Rich.) Hochst. (Anacardiaceae) | 21 |
| 15- <i>Tamarindus indica</i> L. (Césalpiniacées) | 22 |
| 16- <i>Ziziphus mauritiana</i> Lam. (Rhamnaceae) | 23 |
| II- Les mycorhizes | 26 |
| 1- Généralités | 26 |
| 2- Les mycorhizes à arbuscules (MA) | 28 |
| 2-1- Morphologie et développement | 28 |
| 2-2- Taxonomie | 30 |
| 2-3- Statut mycorhizien des plantes | 33 |
| 2-4- Rôles des MA chez les plantes | 34 |
| 2-4-1- Alimentation minérale | 34 |
| 2-4-2- Alimentation hydrique | 36 |
| 2-4-3- Lutte contre des agents pathogènes | 37 |
| 2-5- Dépendance mycorhizienne | 38 |
| 2-5-1- Influence de facteurs biotiques | 38 |
| 2-5-2- Influence de facteurs abiotiques | 40 |
| III- Les phosphates naturels d'Afrique de l'Ouest | 42 |
| 1- Phosphates naturels en agriculture | 42 |
| 2- Phosphates naturels et mycorhizes à arbuscules | 43 |
| 3- Micro-organismes solubilisateurs des phosphates naturels | 44 |

CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODES

| | |
|---|-----------|
| I- Prétraitement et germination des graines ----- | 45 |
| II- Caractéristiques physico-chimiques des sols utilisés ----- | 46 |
| III- Description des Glomales ----- | 47 |
| 1- Piégeage des espèces de Glomales ----- | 47 |
| 2- Séparation des spores par tamisage humide ----- | 48 |
| 3- Séparation des spores sur gradient de saccharose ----- | 49 |
| 4- Identification des spores formant les Glomales ----- | 49 |
| 5- Dénombrement et viabilité des spores ----- | 50 |
| 6- Culture monosporale et obtention des inoculums ----- | 50 |
| IV- Préparation des inoculums ----- | 51 |
| 1- Les champignons mycorhiziens utilisés ----- | 51 |
| 2- Production d'inoculum----- | 51 |
| 3- Détermination du nombre de propagules viables dans les inoculums ----- | 52 |
| V- Fertilisation avec des phosphates naturels ----- | 53 |
| VI- Dispositifs expérimentaux ----- | 54 |
| 1- Dépendance mycorhizienne de fruitiers ----- | 54 |
| 2- Utilisation du Burkina phosphate (BP) chez deux espèces d'arbres ----- | 55 |
| 2-1- Effet du BP sur <i>Faidherbia albida</i> associée à des CMA ----- | 56 |
| 2-2- Mycorhizes et acidité du sol sur l'utilisation du BP chez <i>Z. mauritiana</i> ----- | 57 |
| 3- Mycorhizes et tolérance à un stress hydrique chez les fruitiers----- | 57 |
| VII- Paramètres mesurés ----- | 58 |
| 1- Variables de croissance----- | 58 |
| 2- Taux de mycorhization des racines ----- | 60 |
| 2-1- Echantillonnage des racines mycorhizées----- | 60 |
| 2-2- Coloration des racines échantillonnées----- | 60 |
| 2-3- Evaluation du taux de mycorhization ----- | 61 |
| 3- Analyses chimiques des végétaux ----- | 61 |
| VIII- Analyses statistiques des données ----- | 62 |

CHAPITRE III : RESULTATS ET DISCUSSION

| | |
|--|-----------|
| I- Diversité et abondance relative des Glomales dans des sols du Burkina Faso ----- | 63 |
| II-Dépendance mycorhizienne d'arbres fruitiers ----- | 67 |
| III- Utilisation des phosphates en présence ou non de CMA ----- | 82 |
| 1- Chez des plants de <i>Faidherbia albida</i> dans des sols alcalins ----- | 82 |
| 2- Chez des plants de jujubier (<i>Z. mauritiana</i>) dans sols à pH alcalin ou acide----- | 87 |
| 2-1- L'influence du BP et des CMA chez le jujubier dans un sol alcalin ----- | 88 |
| 2-2- Mobilisation du BP par le jujubier mycorhizé dans un sol acide----- | 92 |
| IV-Mycorhizes à arbuscules et stress hydrique ----- | 97 |

| | |
|---|------------|
| CONCLUSION GENERALE - PERSPECTIVES ----- | 103 |
|---|------------|

| | |
|--|------------|
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES ----- | 106 |
|--|------------|

| | |
|----------------------|------------|
| ANNEXES ----- | 126 |
|----------------------|------------|

ABREVIATIONS

ATP : Adénosine Triphosphate

BP : Burkina Phosphate

CEC : Capacité d'Echanges Cationiques

CMA (AMF) : Champignons Mycorhiziens à Arbuscules (Arbuscular Mycorrhizal Fungi)

CNRF : Centre National de Recherche Forestière

CNRST : Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique

CNSF : Centre National de Semences Forestières

CRECO : Centre de Recherches sur les Céréales et Oléagineux

CTFT : Centre Technique Forestier Tropical (actuel CIRAD-Forêt)

DM (MD) : Dépendance Mycorhizienne (Mycorrhizal Dependency)

DMR (RMD) : Dépendance Mycorhizienne Relative au Champ (Relative Mycorrhizal Dependency)

DMRC : Dépendance Mycorhizienne Relative au Champ

EUE : Efficience de l'Utilisation d'Eau

FAO : Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

ICRISAT : International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (Institut International de Recherche sur les Cultures en zones Tropicales Semi-Arides)

IFDC : International Fertilizer Development Corporation (Centre International de l'Agriculture et Développement)

INERA : Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

INVAM : Institut of Vesicular and Arbuscular Mycorrhizae (Institut des Mycorhizes à Vésicules et à Arbuscules)

IRBET : Institut de Recherche en Biologie et Ecologie Tropicale

IRD : Institut de Recherches pour le Développement

IRS : Indice de Résistance au Stress hydrique

IRSN : Institut de Recherche sur les Substances Naturelles

ISRA/DRPF : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles/Direction de Recherche et Production Forestière

ITCF : Institut Technique des Céréales et des Fourrages

MA : Mycorhizes à Arbuscules

NAS : National Academy of Sciences (Académie Nationale des Sciences)

PCR/RFLP : Polymerase Chain Reaction/Restriction Fragment Length Polymorphism (Réaction en Chaînes de Polymérase/Polymorphisme de Longueur des Fragments de Restriction)

PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria (Rhizobacteries Stimulant la Croissance des Plantes)

PN : Phosphates Naturels

PNK (KRP) : Phosphates Naturels de Kodjari (Kodjari Rock Phosphates)

RAPD : Random Amplified Polymorphic DNA (Amplification Aléatoire des Régions de l'ADN)

LISTE DES FIGURES

| | Pages |
|--|-------|
| Figure 1 : Influence de l'inoculation avec <i>G. aggregatum</i> et <i>G. intraradices</i> sur le taux de mycorhization et la biomasse totale produite chez 13 fruitiers du Sénégal.. | 76 |
| Figure 2 : Dépendance mycorhizienne de 13 fruitiers du Sénégal inoculés avec <i>G. aggregatum</i> et <i>G. intraradices</i> . | 77 |
| Figure 3 : Concentrations en P et K dans les tiges feuillées des 13 arbres fruitiers du Sénégal inoculés avec <i>G. aggregatum</i> et <i>G. intraradices</i> . | 78 |
| Figure 4 : Effets de l'inoculation avec <i>G. manihotis</i> et de la fertilisation avec différentes doses de BP sur la hauteur, la masse sèche totale, le rapport racine/tige, la dépendance mycorhizienne, le taux de mycorhization et les concentrations en N, P et K des jujubiers cultivés dans un sol alcalin. | 91 |
| Figure 5 : Effets de l'inoculation avec <i>G. manihotis</i> et de la fertilisation avec différentes doses de BP sur la hauteur, la masse sèche totale, le rapport racine/tige, la dépendance mycorhizienne, le taux de mycorhization et la concentration en N, P et K des jujubiers cultivés dans un sol acidifié avec de la tourbe. | 93 |
| Figure 6 : Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec <i>G. aggregatum</i> sur la masse sèche totale, la dépendance mycorhizienne, la consommation d'eau, le taux de mycorhization, la surface foliaire et l'efficacité d'utilisation d'eau chez les fruitiers <i>Balanites aegyptiaca</i> , <i>Parkia biglobosa</i> , <i>Tamarindus indica</i> et <i>Ziziphus mauritiana</i> . | 99 |
| Figure 7 : Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec <i>G. aggregatum</i> sur la concentration en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées des fruitiers <i>Balanites aegyptiaca</i> , <i>Parkia biglobosa</i> , <i>Tamarindus indica</i> et <i>Ziziphus mauritiana</i> . | 102 |

LISTE DES TABLEAUX

Pages

| | |
|--|-----|
| Tableau I : Origine des semences utilisées et leur prétraitement..... | 45 |
| Tableau II : Propriétés physico-chimiques des sols utilisés | 47 |
| Tableau III : Les espèces de CMA utilisées et leurs origines | 51 |
| Tableau IV : Composition physico-chimique du phosphate naturel de Kodjari..... | 54 |
| Tableau V : Identité, dénombrement, abondance relative et viabilité des spores de CMA dans les sols de Dindéresso et de Gonsé | 63 |
| Tableau VI : Effets de l'inoculation avec des CMA sur les variables de croissance, le taux de colonisation mycorhizienne et la dépendance mycorhizienne chez des plants de <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> | 70 |
| Tableau VII : Concentrations en P, N, K, Mg et Ca dans les tiges feuillées des plants de <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> en réponse à l'inoculation avec des CMA | 71 |
| Tableau VIII : Estimations de la longueur et de la densité des poils absorbants chez des plants de <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> non mycorhizés | 71 |
| Tableau IX : Coefficients de corrélation (r) entre la dépendance mycorhizienne et la longueur et densité des poils absorbants chez des plants de <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> non mycorhizés | 72 |
| Tableau X : Taux de colonisation mycorhizienne, poids sec des racines, concentration et teneur total en N dans les tiges de <i>Faidherbia albida</i> des 6 combinaisons « fertilisation x inoculation » cultivées dans un sol de Dindéresso | 82 |
| Tableau XI : Effets de différentes doses de BP sur la croissance et la nutrition phosphatée de <i>Faidherbia albida</i> en présence ou non de CMA..... | 83 |
| Tableau XII : P total, P assimilable (P-Bray 1) et pH du sol amendé avec 5 doses de BP | 84 |
| Tableau XIII : Interactions entre CMA et doses de BP sur la hauteur des tiges, le diamètre au collet, le taux de mycorhization, le rendement en matière sèche, le rapport racine/tige, les concentrations et teneurs totales en N et P chez <i>Faidherbia albida</i> | 86 |
| Tableau XIV : Variations du P assimilable (P Bray-1) et du pH dans un sol avant et après acidification avec de la tourbe en fonction des doses de BP | 87 |
| Tableau XV : Composition chimique (matière organique, C et N totaux, rapport C/N) du sol avant et après acidification avec de la tourbe | 88 |
| Tableau XVI : Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur la masse sèche totale, la dépendance mycorhizienne, la consommation en eau, le taux de mycorhization, la surface foliaire et l'efficacité d'utilisation d'eau chez des plants de <i>B. aegyptiaca</i> , <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> sous l'effet du stress hydrique en présence ou non de CMA..... | 97 |
| Tableau XVII : Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur les concentrations en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées de <i>B. aegyptiaca</i> , <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> sous l'effet du stress hydrique en présence ou non de CMA | 97 |
| Tableau XVIII : Effets de <i>G. aggregatum</i> sur l'indice de résistance à un stress hydrique chez <i>B. aegyptiaca</i> , <i>P. biglobosa</i> , <i>T. indica</i> et <i>Z. mauritiana</i> soumis à un stress hydrique | 100 |

RESUME

Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) peuvent contribuer à améliorer la fertilité des sols, la croissance juvénile des espèces ligneuses même en situation de sécheresse. Cependant, la réponse des plants à l'endomycorhization peut varier suivant les espèces de CMA indigènes dont la diversité est très peu connue en Afrique de l'Ouest, particulièrement au Burkina Faso. C'est ainsi que des populations de Glomales ont été récoltées et identifiées dans des plantations d'*Acacia holosericea* à Gonsé et d'*Acacia mangium* à Dindéresso, respectivement dans les régions nord et sud-soudanienne au Burkina Faso. Les résultats ont montré que la diversité et l'abondance relative des CMA sont plus importantes à Dindéresso qu'à Gonsé. Plus de 80 % des dix espèces de CMA identifiées appartiennent au genre *Glomus* et l'espèce *Glomus aggregatum* est la mieux représentée dans ces deux stations. Des cultures monosporales de *Glomus aggregatum* et *Glomus manihotis*, qui sont parmi les spores les plus viables, ont été obtenues pour servir d'inoculum dans nos expérimentations de mycorhization contrôlée en pépinière.

L'efficacité de ces deux CMA identifiées au Burkina Faso a été comparée à celle de trois CMA de collection (*Acaulospora spinosa*, *Glomus intraradices* et *Glomus mosseae*) sur la croissance et la nutrition minérale de 13 espèces ligneuses (*Adansonia digitata*, *Azelia africana*, *Anacardium occidentale*, *Aphania senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Cordyla pinnata*, *Dialium guineense*, *Landolphia heudelotii*, *Parkia biglobosa*, *Saba senegalensis*, *Sclerocarya birrea*, *Tamarindus indica* et *Ziziphus mauritiana*) cultivées dans des sols déficients en P assimilable. Les espèces *A. spinosa*, *G. aggregatum* et *G. manihotis* se sont révélées plus efficaces sur la stimulation de la croissance de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*. *Z. mauritiana* est le fruitier le plus dépendant des mycorhizes pour environ 77 %. *G. mosseae* est le champignon le moins infectif et le moins efficace. La dépendance mycorhizienne (DM) de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* est positivement corrélée à la longueur et la densité des poils absorbants, ce qui suggère que la morphologie du système racinaire de ces fruitiers n'est pas un indicateur de leur DM. Certains fruitiers comme *T. indica*, *D. guineense*, *P. biglobosa* et *C. pinnata* ont une DM respectivement de 53 %, 44 %, 32 % et 28 % alors que *A. digitata*, *S. birrea*, *B. aegyptiaca*, *A. senegalensis* et *A. occidentale* sont moins dépendants des CMA. *S. senegalensis*, *L. heudelotii* et *A. africana* ne forment pas de mycorhizes à arbuscules et l'inoculation a eu un effet dépressif sur la croissance de *A. africana*. Le P est l'élément minéral qui contribue le plus à la croissance de ces espèces fruitières mycorhizées.

L'influence de l'acidité du sol sur la solubilisation du Burkina phosphate (BP) a été étudiée chez le jujubier (*Z. mauritiana*), fruitier le plus dépendant des CMA. Les plants inoculés avec *G. manihotis* utilisent plus efficacement le BP comparés aux plants non inoculés. Ceci se traduit par une meilleure absorption du P qui est plus marquée lorsque le sol alcalin est acidifié avec de la tourbe. Pour une absorption maximale de P chez les jujubiers mycorhizés, il faut apporter une dose de BP de 0,62 g de P/kg de sol alcalin et seulement la moitié dans le même sol acidifié avec de la tourbe. Cette accumulation de P ne s'est cependant pas traduite par une augmentation de la biomasse totale des plants mycorhizés. Dans tous les cas, la DM des jujubiers diminue lorsque les doses de BP augmentent dans les sols. Des résultats comparables ont été obtenus sur des jeunes plants de *Faidherbia albida*.

Chez *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* soumis à un stress hydrique contrôlé, *G. aggregatum* n'a pas amélioré l'efficacité d'utilisation de l'eau et l'indice de résistance à un stress hydrique de ces fruitiers. De plus, ces fruitiers mycorhizés ou non présentent des consommations en eau indépendantes de leur surface foliaire quel que soit le régime d'arrosage dans nos conditions expérimentales. Chez *Z. mauritiana*, le fruitier le plus dépendant de *G. aggregatum*, l'absorption de N, P, K et Mg est plus importante dans les conditions de stress hydrique sans incidence significative sur la résistance au stress hydrique et l'efficacité de l'utilisation de l'eau des plants.

Mots clés : Champignons mycorhiziens à arbuscules, Arbres fruitiers, Dépendance mycorhizienne, Nutrition minérale, Phosphates naturels, Tolérance à un stress hydrique

ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can contribute to improve soil fertility, juvenile growth of ligneous species even in drought situation. But the response of plants to endomycorrhization may vary with species of indigenous fungi, whose diversity is very little known in West Africa, particularly in Burkina Faso. Thus spores populations of Glomales have been harvested and identified in soils from plantations of *Acacia holosericea* at Gonse and *Acacia mangium* at Dinderesso, respectively in north and south sudanian zones of Burkina Faso. Results showed that the diversity and the relative abundance of AMF were higher at Dinderesso than at Gonse. More than 80 % of the ten species of AMF identified were attributed to the genus *Glomus* and the species *Glomus aggregatum* was the best represented in both stations. Monospecific pot cultures of *Glomus aggregatum* and *Glomus manihotis*, which were among the most viable spores, were obtained and exploited for inoculum in our experimentations of controlled mycorrhization in nursery.

The efficiency of these two AMF identified in Burkina Faso was compared to that of three collections of AMF (*Acaulospora spinosa*, *Glomus intraradices* and *Glomus mosseae*) on growth and mineral nutrition of 13 ligneous species (*Adansonia digitata*, *Azelia africana*, *Anacardium occidentale*, *Aphania senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Cordyla pinnata*, *Dialium guineense*, *Landolphia heudelotii*, *Parkia biglobosa*, *Saba senegalensis*, *Sclerocarya birrea*, *Tamarindus indica* and *Ziziphus mauritiana*) grown in P-deficient soils. *A. spinosa*, *G. aggregatum* and *G. manihotis* were the most efficient species in stimulating the growth of *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana*. *Z. mauritiana* was the most mycorrhizal fruit tree for about 77 %. *G. mosseae* was the less infective and the less efficient fungus. Mycorrhizal dependency (MD) values of *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana* were positively correlated with density and length of root hairs, suggesting that root system morphology of these fruit trees was not an indicative of MD. Other fruit trees like *T. indica*, *D. guineense*, *P. biglobosa* and *C. pinnata* have MD values of 53 %, 44 %, 32 % and 28 % respectively, while *A. digitata*, *S. birrea*, *B. aegyptiaca*, *A. senegalensis* and *A. occidentale* were less dependent of AMF. *S. senegalensis*, *L. heudelotii* and *A. africana* were non-hosts for AMF and inoculation had a negative effect on growth of *A. africana*. P was the mineral element, which has the most important contribution to the growth of these mycorrhizal fruit species.

The influence of soil acidity on the solubilization of Burkina rock phosphate (BP) was studied on jujube (*Z. mauritiana*), the most mycorrhizal dependent fruit tree. Plants inoculated with *G. manihotis* utilized more efficiently the BP compared with non-mycorrhizal plants. This resulted in a better absorption of P which was significantly marked when the alkaline soil was acidified with peat. For a maximum absorption of available P in mycorrhizal jujubes, the BP was applied at the level of 0.62 g P.kg⁻¹ in alcalin soil, and only the half-level when the same soil was acidified with peat. However, P-uptake did not significantly increase the total biomass of mycorrhizal jujubes. In all situations, MD values of jujubes decreased as BP levels increased in soils. Similar results were obtained on *Faidherbia albida* seedlings.

On *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana* subjected to a controlled water stress, *G. aggregatum* has not improved the water use efficiency and the resistance index response to the stress for these fruit trees. In addition, these mycorrhizal or non-mycorrhizal fruit trees have shown similar water consumption with no relation to their leaf area whatever the watering regime was in our experimental conditions. *Z. mauritiana*, the most dependant of *G. aggregatum*, has the best absorption of N, P, K and Mg in water stress conditions with no significant incidence on water stress resistance and water use efficiency of plants.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, Fruit trees, Mycorrhizal dependency, Mineral nutrition, Rock phosphates, Tolerance to a water stress

INTRODUCTION GENERALE

La dégradation physique et la baisse tendancielle de la fertilité des sols perturbent considérablement le fonctionnement des agro-écosystèmes de nombreux pays d'Afrique au Sud du Sahara (Piéri, 1989). En effet, le sol constitue un capital non renouvelable et précieux pour les agriculteurs. Ils en tirent l'essentiel de leurs besoins alimentaires et une bonne partie de leurs revenus monétaires. La dégradation des sols a donc des conséquences souvent dramatiques dans une agriculture de subsistance comme c'est le cas de la plupart des pays soudano-sahéliens. Les pertes quantitatives de sols arables dues à l'érosion éolienne et hydrique sont estimées à environ 2 000 tonnes/an au Burkina Faso (Baumer, 1987). Ces pertes sont souvent dues à une absence de couverture arborée. A cet égard, les arbres jouent un rôle essentiel dans la fixation des sols. Ils sont par exemple utilisés comme moyen de lutte anti-érosive notamment en plantation suivant les courbes de niveaux dans les bassins versants. Ils fournissent en outre des biens et services qui sont importants pour la survie des agriculteurs soudano-sahéliens. C'est le cas des fruitiers forestiers qui fournissent des produits non ligneux (fruits, fibres, latex, ...) qui font l'objet d'un commerce de plus en plus important pour constituer en période de soudure une source de revenus non négligeables. La domestication de ces arbres fruitiers est d'ailleurs devenue une priorité en agroforesterie car ils sont souvent utilisés dans des technologies agroforestières comme les haies vives et les banques fourragères (Bonkougou *et al.*, 1998 ; Nair, 1998).

La baisse constante de la fertilité des sols est un défi majeur dans les agro-écosystèmes soudano-sahéliens. En effet, le bilan des flux d'éléments nutritifs dans les sols ouest-africains montre que les exportations dépassent les importations, ce qui de fait rend les agro-écosystèmes non durables à plus ou moins long terme. Par exemple, la FAO a évalué les pertes annuelles moyennes à 6 kg de $P_2O_5 \cdot ha^{-1}$, ce qui conduit à un épuisement des réserves. Le P est non seulement le facteur limitant les productions végétales dans les agro-écosystèmes, mais de plus la rentabilité des autres intrants est à un niveau de P satisfaisant. L'utilisation des engrais minéraux pour la fertilisation des sols conduirait à une lourde charge pour les agriculteurs. Cette situation a conduit les services agricoles et forestiers à promouvoir auprès d'eux l'utilisation des agro-minéraux comme les phosphates naturels (PN) pour recapitaliser les sols en P. Mais ces PN sont peu réactifs et donc peu disponibles pour les plantes. Plusieurs procédés tendent à améliorer la solubilisation de ces PN : le compostage des PN avec de la matière organique, l'acidification partielle des PN (Lompo *et al.*, 1995). Cependant, la

disponibilité de la matière organique et la transformation partielle des PN par acidification restent assez limitées.

Il a été montré que, dans la rhizosphère, des champignons colonisent les racines des plantes pour former une association symbiotique, la mycorhize, particulièrement apte à stimuler la nutrition minérale des plantes (Smith & Read, 1997). La plante fournit des photosynthétats aux champignons qui en retour lui permet de prélever des éléments peu mobiles dans le sol comme le P, le Cu et le Zn. L'association mycorhizienne contribue aussi à la protection phytosanitaire des racines, à une meilleure utilisation de la ressource en eau et à une mobilisation des formes de P peu ou pas solubles comme les PN. Il existe deux principaux types de mycorhizes qui diffèrent morphologiquement : les ectomycorhizes et les mycorhizes à arbuscules. Ces dernières sont de loin les plus répandues et concernent 90 % des végétaux dont les plantes cultivées et des arbres tropicaux.

Dans ce mémoire, nous nous sommes intéressés à la symbiose mycorhizienne à arbuscules de 2 acacias australiens (*Acacia holosericea* et *Acacia mangium*) à usages de bois de service d'une part et d'autre part à 14 espèces ligneuses soudano-sahéliennes (*Adansonia digitata*, *Azelia africana*, *Anacardium occidentale*, *Aphania senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Cordyla pinnata*, *Dialium guineense*, *Faidherbia albida*, *Landolphia heudelotii*, *Parkia biglobosa*, *Saba senegalensis*, *Sclerocarya birrea*, *Tamarindus indica* et *Ziziphus mauritiana*) à usages multiples. Ces dernières ont une importance capitale dans le maintien de la fertilité des sols des systèmes agroforestiers, dans l'alimentation humaine et comme fourrage d'appoint en période de soudure dans les domaines phytogéographiques sahélien et soudanien. Elles sont de plus en plus utilisées en agroforesterie, dans des programmes d'aménagements forestiers et dans des vergers de fruitiers. Cependant, ce sont des espèces à croissance lente et leur sylviculture est peu connue dans des sols très souvent carencés en phosphore biodisponible. C'est pourquoi nous avons envisagé d'utiliser des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) et des phosphates naturels (PN) pour stimuler leur croissance juvénile en vue d'améliorer les conditions de reprise lors de la plantation. Nous avons ainsi entrepris cette étude avec comme objectifs :

- d'identifier et de multiplier des CMA isolés au Burkina Faso ;
- d'évaluer la dépendance mycorhizienne (DM) d'arbres fruitiers dans des sols déficients en phosphore assimilable ;
- d'étudier la capacité des CMA à mobiliser des PN dans un sol à pH alcalin ou acide ;

→ d'évaluer la tolérance d'arbres fruitiers mycorhizés soumis à un stress hydrique.

Le premier chapitre de notre mémoire comporte une synthèse bibliographique. Ce chapitre fait l'état des connaissances d'une part sur les espèces ligneuses utilisées et d'autre part sur la taxonomie, la physiologie et l'écophysiologie des symbioses mycorhiziennes à arbuscules en mettant l'accent sur leur capacité à utiliser des phosphates naturels.

Le chapitre II est consacré à la présentation du matériel et méthodes, et le chapitre III aux résultats et discussion de nos travaux. Ces travaux de recherche s'articulent autour des quatre thèmes suivants :

-1- Diversité et abondance relative des Glomales dans des sols du Burkina Faso

Ce thème étudie la diversité et l'abondance relative des populations sporales de Glomales provenant de sols prélevés de plantations de deux acacias australiens (*Acacia holosericea* et *Acacia mangium*) introduits au Burkina Faso. Les CMA seront décrits, identifiés et multipliés. Les espèces de Glomales les plus représentatives et les plus viables, en l'occurrence *G. aggregatum* et *G. manihotis*, seront utilisées comme inoculum pour la suite de notre travail.

Les résultats de ces travaux ont été publiés et présentés en Annexe I.

-2- Dépendance mycorhizienne d'arbres fruitiers

Ce thème est consacré à l'étude de la dépendance mycorhizienne de 3 fruitiers de provenance du Burkina Faso (*Parkia biglobosa*, *Tamarindus indica* et *Ziziphus mauritiana*) vis-à-vis de 5 CMA (*Acaulospora spinosa*, *Glomus mosseae*, *Glomus intraradices*, *Glomus aggregatum* et *Glomus manihotis*) dans un sol déficient en phosphore assimilable. Il évalue également l'effet de 2 CMA (*G. aggregatum* et *G. intraradices*) sur la croissance et la nutrition minérale de 13 espèces ligneuses provenant du Sénégal (*Adansonia digitata*, *Azelia africana*, *Anacardium occidentale*, *Aphania senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Cordyla pinnata*, *Dialium guineense*, *Landolphia heudelotii*, *Parkia biglobosa*, *Saba senegalensis*,

Sclerocarya birrea, *Tamarindus indica* et *Ziziphus mauritiana*) et de comparer les valeurs de leur DM avec celles des fruitiers du Burkina Faso.

Les résultats ont fait l'objet de deux publications présentées en Annexes II et III.

-3- Utilisation des phosphates naturels par des CMA

Ce thème traite de l'utilisation des PN du Burkina Faso ou Burkina phosphate (BP) par deux CMA (*Glomus aggregatum* et *Glomus manihotis*) associés à de jeunes arbres, *Faidherbia albida* et *Ziziphus mauritiana*, élevés dans un sol à pH alcalin. Il aborde également les possibilités de solubilisation du BP par acidification du sol au moyen de la tourbe.

Les résultats obtenus ont fait l'objet de quatre publications présentées en Annexes IV, V, VI et VII.

-4- Mycorhizes à arbuscules et stress hydrique

Ce chapitre est consacré à l'évaluation de la tolérance à un stress hydrique contrôlé de quatre arbres fruitiers (*Balanites aegyptiaca*, *Parkia biglobosa*, *Tamarindus indica* et *Ziziphus mauritiana*) mycorhizés ou non avec *Glomus aggregatum*.

Les résultats de ces travaux ont fait l'objet d'une publication présentée en Annexe VIII.

La dernière partie de ce mémoire est consacrée à une conclusion générale sur les résultats acquis et aux perspectives qu'ils ouvrent dans le domaine des symbioses mycorhiziennes à arbuscules.

CHAPITRE I

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

I- Etat des connaissances sur les espèces ligneuses utilisées

1- *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don (Mimosacées)

A. holosericea, non épineux, est un arbuste buissonnant d'environ 7 m de haut (Turnbull, 1986) originaire d'Australie. Les jeunes plants présentent des feuilles composées et bipennées typiques des Mimosacées et sont par la suite remplacées par des phyllodes. Les phyllodes sont longues de 10 cm à 25 cm sur 1,5 cm à 9,5 cm. Elles possèdent généralement 3 nervures longitudinales proéminentes parcourant la face dorsale. Les nervations secondaires sont moins visibles. Les feuilles sont parfois glabres mais le plus souvent faiblement à densément poilues, conférant à l'arbre un feuillage argenté (Turnbull, 1986). Les fleurs de couleur jaune brillante sont groupées sur des axes longs de 3 cm à 6 cm. Les gousses en spirale sont longues de 3 cm à 6 cm sur 2,5 mm à 5 mm. Elles sont membraneuses ou faiblement ligneuses et possèdent des dépressions entre les graines. Les graines de couleur noire ont une taille de 3 mm à 5 mm de long sur 2 mm de large. De forme rectangulaire, elles possèdent un petit arille jaune à la base.

A. holosericea s'étend de la partie septentrionale vers la partie centrale de l'Australie (Turnbull, 1986). Cette espèce pousse en zone sub-humide chaude. Ces régions sont marquées par une seule saison des pluies avec une pluviométrie qui atteint 1 100 mm/an. *A. holosericea* croît à l'intérieur des plaines, sur les hauteurs accidentées, les terres basses des côtes et sur les terrains dunaires. Elle pousse également à proximité des cours d'eau saisonniers et dans les bas-fonds à sols sablonneux ou gravillonnaires (Turnbull, 1986). C'est une espèce très plastique qui s'adapte à des milieux très variés (Moran *et al.*, 1992).

Des essais comparatifs de provenances d'*A. holosericea* ont montré son intérêt pour la production de bois d'énergie en Afrique (Burkina Faso, Cameroun, Sénégal et Somalie) (Turnbull, 1986). Au Sénégal, des études ont montré que les feuilles séchées sont appréciées par les bovins et les ovins. Cependant, la présence de tanins rend leur digestibilité médiocre (CTFT, 1983). La forte production foliaire toute l'année, confère à cette espèce un intérêt fourrager à condition de rechercher des provenances qui produisent peu de tanins. Elle peut avoir également un intérêt non négligeable dans la jachère (CTFT, 1983). C'est une espèce qui se comporte bien en brise-vent en particulier quand elle est associée à *Eucalyptus camaldulensis*. L'espèce possède de fortes potentialités pour la production de bois de feu et de

charbon de bois (Hamel, 1980). Le bois a une densité de 870 kg.m^{-3} . Les valeurs calorifiques du bois et de charbon de bois sont respectivement 4 670 et de 7 535 kcal.kg^{-1} (CTFT, 1980). Dans des essais à Gonsé (centre Nord du Burkina Faso), on constate que l'espèce est fortement branchue dès la base. De plus, c'est une espèce à faible longévité (5 à 12 ans) et ne rejette pas de souches en zone sèche après exploitation (Bognounou, com. pers.). Dans ce contexte *A. holosericea* apparaît d'un intérêt limité pour la production de bois de service. Cependant, elle a été utilisée avec succès dans la fixation de dunes au Cameroun et au Niger (Langkamp *et al.*, 1982).

A. holosericea possède l'aptitude à s'associer avec des bradyrhizobiums, des champignons ectomycorhiziens et des CMA (Cornet & Diem, 1982 ; Bâ *et al.*, 1994 a ; Guissou, 1994 ; Ibrahim & Piérart, 1995 ; Bâ *et al.*, 1996 a). Ces micro-organismes symbiotiques qui agissent en synergie, permettent à ces acacias de pousser dans des sols squelettiques (Cornet & Diem, 1982). L'intérêt de ces micro-organismes a été démontré pour des jeunes plants d'*A. holosericea* en phase d'installation mais leur contribution à l'amélioration de la fertilité des sols n'a pas encore été clairement établie.

2- *Acacia mangium* Willd. (Mimosacées)

En 1750, cette espèce pérenne d'Australie fut décrite sous le nom de *Mangium montanum* Rumph. Actuellement, elle est classée dans le genre *Acacia* par Willdenow CL depuis 1806 (Turnbull, 1986).

A. mangium est un arbre à croissance rapide, haut de 30 m avec un fût rectiligne pouvant atteindre plus de la moitié de la taille de l'arbre (NAS, 1983 a). Il peut être réduit à un petit arbre ou arbuste de 7 m à 10 m dans les stations où les sols sont pauvres. Son tronc présente des cannelures. *A. mangium* est une espèce sans épines qui présente des feuilles composées et bipennées. Ces feuilles deviennent ensuite des phyllodes de 25 cm sur 10 cm. Elles sont de couleur gris-sombre, glabres ou faiblement poilues. Elles sont caractérisées par 3 à 4 nervures principales longitudinales et visibles. Les nervures secondaires sont non visibles. Les fleurs sont groupées sur un ou deux axes à l'aisselle des feuilles. Les gousses sont linéaires à l'état jeune et spiralées par la suite. Elles sont faiblement ligneuses, longues de 7 cm à 8 cm sur 3 cm à 5 cm. Les graines sont de couleur noire et de forme elliptique, ovale ou oblongue (3 mm x 5 mm). Elles possèdent un arille flexible et huileux à la base (Turnbull, 1986).

L'aire de répartition géographique de l'espèce s'étend du Nord-Est de l'Australie, de la province de Papouasie en Nouvelle-Guinée aux provinces indonésiennes d'Irian Jaya et de Maluku (NAS, 1983 a). En Australie l'espèce pousse dans les basses terres des côtes tropicales (Turnbull, 1986). Dans ces régions la température moyenne maximale du mois le plus chaud varie entre 31 °C et 34 °C. La température minimale du mois le plus froid se situe entre 15 °C et 28 °C (NAS, 1983 a). La pluviométrie moyenne varie de 1 500 mm à 3 000 mm/an.

A. mangium est une espèce à usages multiples qui a été introduite dans plusieurs pays d'Afrique au Sud du Sahara, en Côte d'Ivoire, au Sud du Cameroun, en Guinée maritime ou en Casamance (Sénégal) pour la production de bois énergétique. Les espèces présentent un fût rectiligne, avec un bois dur et lourd ce qui fait de lui un bon combustible (NAS, 1983 b). Ce bois a une densité de 420 kg.m⁻³, plus élevée que la plupart des autres espèces tropicales (Turnbull, 1986). Le bois a une résistance modérée aux traitements de préservation et est utilisé pour les meubles et également dans la construction des maisons en Australie. Des tests sur de jeunes plantations ont montré que l'espèce peut être utilisée dans la fabrication de la pâte à papier de très bonne qualité (Logan, 1986).

Cette espèce connaît aussi un intérêt croissant pour la réhabilitation de sols dégradés au sein de jachères arborées ou en association avec des cultures en couloir. C'est grâce en partie à son haut potentiel fixateur d'azote qu'elle colonise des sols pauvres, notamment en azote minéral (Galiana *et al.*, 1990 ; Guissou, 1994). Cependant, la quantité d'azote dans le sol provenant de la fixation symbiotique n'a pas été évaluée. *A. mangium* est également associé à des champignons mycorhiziens dont le rôle bénéfique est bien établi (Bâ *et al.*, 1996 a ; Duponnois & Bâ, 1998 ; Martin-Laurent *et al.*, 1999).

3- *Adansonia digitata* L. (Bombacacées)

A. digitata, encore appelé *Adansonia sphaerocarpa* A. Chev., est connu sous le nom de « baobab » en Français et en Anglais, et de « twèga » en langue locale Mooré.

A. digitata est un gros arbre très bien remarquable par son tronc immense atteignant même 6,70 m de diamètre à 1,30 cm du sol et ses énormes branches. L'arbre peut atteindre 25 m à 30 m de haut et est à feuillage caduque. L'écorce est d'un gris argenté, succulente pouvant atteindre 2,5 cm d'épaisseur. Les feuilles sont longuement pétiolées, digitées avec 3 à 9 folioles entières, lancéolées, longues de 4 cm à 15 cm et jusqu'à 5 cm de large. Les feuilles

sont glabres et brillantes à la surface supérieure. La surface inférieure de la feuille est blanchâtre, couverte de poils avec des nervures saillantes. La fleur est sphérique de 15 cm de diamètre. Elle est solitaire suspendue à un pédoncule pouvant atteindre 1 m de long. Le fruit est sphérique, ovoïde ou allongé. Il peut mesurer 12 cm à 36 cm de long sur 7 cm à 17 cm de diamètre. L'exocarpe pelucheux, dur et ligneux, renferme une pulpe blanchâtre. Les graines sont nombreuses d'un brun noir, réniforme de la taille d'une graine de haricot.

L'espèce se rencontre depuis l'étage bioclimatique sub-humide jusqu'à l'étage semi-aride de l'Afrique tropicale. On la rencontre également à Madagascar et en Australie. Au Burkina Faso, *A. digitata* est rencontrée dans le Sahel et dans le Nord Soudanien. Elle prospère avec des précipitations allant de 250 mm à 1 000 mm et souvent même 1 500 mm/an et n'a pas d'exigence particulière quant au sol. Il est fréquent aux alentours des habitats. Il est rencontré en altitude 1 500 m en Afrique et présente une assez bonne résistance au feu et à la sécheresse.

C'est un arbre très important dans l'équilibre alimentaire des populations de la zone sahélo-soudanienne (Giffard, 1974). Les feuilles, à l'état frais ou sec, constituent un excellent légume (Becker, 1983). Elles sont très riches en Ca et en Fe, en protéines, en acide ascorbique, en vitamine A (Bergeret, 1990). Les feuilles constituent également un fourrage de valeur. La pulpe des fruits ou « pain de singe » riche en vitamines (B1, B2 et C), en K et en glucide est utilisée surtout en période de soudure. La graine contient 15 % d'une huile comestible plus riche que l'huile d'arachide. Elle contient un alcaloïde (adansonine) qui est un antidote de la strophantine et est utilisée comme contre-poison. Les fibres issues de l'écorce servent à la fabrication de cordes, de filets, de corbeilles, de nattes (Giffard, 1974). Pour la médecine traditionnelle, chaque partie de l'arbre a une ou plusieurs applications (Kerharo & Adam, 1974). Les baobabs sont souvent habités par des colonies d'abeilles qui se nourrissent du nectar de ses fleurs et produisent un miel fin et apprécié (Gillet, 1986).

A. digitata forme des MA mais en dépend faiblement pour sa croissance (Bâ *et al.*, 2000).

4- *Azelia africana* Sm. (Césalpiniacées)

A. africana est une espèce connue sous le nom de « blighia savoureuse » en Français et « kankalga » est son nom local en Mooré.

C'est un arbre pouvant atteindre 25 m à 30 m de haut à fût droit, mais souvent court et trapu. Le tronc présente une écorce écailleuse de couleur gris foncé. L'arbre présente une cime large, un peu étalée, dense. Les feuilles composées pennées ont un rachis long de 20 cm et 3 à 5 paires de folioles largement elliptiques, glabres, vert brillant, finement réticulées à la face inférieure qui mesurent 10 cm sur 7 cm. L'inflorescence est une panicule terminale. Les fleurs sont blanches, parfois rayées et pourpre violacé, disposées en petites grappes, parfumées. La fleur présente un seul pétale blanc, strié de rouge. Le fruit est une gousse ligneuse ovale, aplatie et épaisse, de 15 cm sur 7 cm. Cette gousse s'ouvre violemment en libérant les graines. Les graines sont ovoïdes, noires, lisses, brillantes, entourées à la base par une arille jaune orangé.

A. africana est une espèce de transition entre la forêt sèche et la forêt dense humide. Cette espèce formait vraisemblablement l'un des principaux constituants des forêts demi-sèches qui couvraient une grande partie de la Guinée, de la Basse et de la Moyenne-Casamance. Il pousse bien sur les sols sableux profonds dans les savanes, les forêts claires et les galeries forestières où il est généralement disséminé. Il apparaît parfois de façon grégaire en terrain rocailloux, au niveau des escarpements et des pentes des collines où il est à l'abri des feux. On la rencontre également à l'état dispersé dans le Sud du domaine soudanien depuis la Côte Atlantique jusqu'en Ouganda, surtout dans les galeries forestières.

Les feuilles sont broutées par les animaux et en particulier les antilopes qui mangent les jeunes pousses et les rejets. En pays mossi, les jeunes feuilles sont très consommées par les populations. Les fleurs sont consommées par les roussettes et ont également une valeur alimentaire chez l'Homme. La plante procure un excellent bois dur, assez lourd, résistant aux termites et aux champignons et convient bien pour les constructions exposées aux intempéries et à l'eau. Il est employé pour les menuiseries extérieures, dans la parqueterie et sert à la fabrication de tam-tam. L'arbre présente de nombreux usages en médecine locale (fièvre, maux de ventre, dysenterie, asthme, bronchite, hypertension, lèpre, courbatures, tétanos, maladie du sommeil, traitement des plaies, blennorragie et hernies). La plante présente aussi des propriétés galactogènes, vermifuges et insecticides (Kerharo & Adam, 1974). Elle est par ailleurs considérée comme un arbre mystique et souvent choisie comme arbre à palabre chez certaines ethnies.

A. africana forme des associations à bénéfices réciproques avec des champignons ectomycorhiziens (Bâ & Thoen, 1990 ; Bâ *et al.*, 1994 b ; Bâ *et al.*, 1999). Par contre, c'est

une espèce qui ne fait pas de mycorhizes à arbuscules avec des CMA dont l'inoculation peut avoir un effet dépressif sur la production de biomasse totale (Bâ *et al.*, 2000).

5- *Anacardium occidentale* L. (Anacardiaceés)

Communément connue sous les appellations « cajou ou anacardier » en Français, la famille renferme 56 genres et environ 500 espèces arborescentes ou frutescentes pour la plupart répandues dans les régions tropicales ou tempérées chaudes des deux hémisphères. En particulier, 11 espèces toutes originaires de l'Amérique du Sud appartiendraient au genre *Anacardium*.

C'est une plante arborescente, fournie d'une couronne foliaire large et luxuriante qui peut atteindre et même dépasser, à l'âge adulte, les 10 m de haut. A l'âge de 6 ans environ, il atteint un développement normal de 5 m à 6 m en hauteur et sa couronne s'étend sur un rayon d'environ 4 m. Le tronc a une écorce blanchâtre, mince, adhérente, normalement rugueuse et, chez les vieux arbres, profondément fendillée. Il atteint à l'âge de 6 ans, le diamètre moyen de 30 cm à 40 cm. Les branches sont nombreuses, petites, noueuses, horizontales et, dans les conditions normales de développement, elles poussent même à la base du tronc. Les rameaux fructifères s'avèrent plus vigoureux, mieux développés et plus riches en feuilles. Les feuilles sont groupées en touffes à l'extrémité des rameaux courts et rigides. Elles sont alternes, simples, coriaces, glabres sur les 2 faces, oblongues et/ou ovales arrondies au sommet et légèrement cunéiformes à la base. La longueur moyenne d'une feuille varie de 12 cm à 20 cm et de 7 cm à 9 cm de large. La couleur du limbe est vert clair intense brillant sur la face supérieure et vert opaque sur la face inférieure. L'inflorescence est un panicule de 15 cm à 25 cm environ de longueur située à l'extrémité des courts rameaux terminaux. Chaque panicule porte, suivant la vigueur de la plante, 3 à 11 pédoncules floraux chacun étant composé de 40 à 100 fleurs individuelles, comportant 120 à 1 100 fleurs par inflorescence. Les fleurs très parfumées sont petites, dressées, alternes et portées par un long pédicelle. Le fruit ou noix cajou est sec, indéhiscant, à une seule graine réniforme enveloppée par une coque très dure. Sous cette coque se trouve l'amande de cajou (en fait la graine) de 2,5 cm à 3,5 cm de long et de couleur gris brun. Celle-ci est portée au bout de la pomme cajou ou « faux fruit » (qui est en fait le pédoncule épaissi), comestible, parfumé et à goût sucré.

L'anacardier est une plante qui est exploitée comme essence de reboisement pour ses fruits et graines qui entrent dans l'industrie agro-alimentaire. Il est utilisé contre l'érosion des

sols impropres à l'agriculture et à l'élevage et s'adapte à divers types de sols. Il n'exige pas un sol riche, mais préfère les sols légers, sableux, profonds et bien drainés. Les cuirasses latéritiques et les bas-fonds inondables constituent un obstacle à la croissance racinaire. L'anacardier supporte des régimes pluviométriques très variés allant de 800 mm à 1 800 mm/an. Sensible au froid, aux écarts importants de température et à l'altitude, l'anacardier supporte des températures de 12° à 32° C et des altitudes allant jusqu'à 1 000 m en situation chaude.

L'amande du fruit ou noix de cajou est riche en protéines, en Ca et P, en vitamines (B1, B2, D, E) de forte valeur nutritive et est indiquée pour les diètes plus délicates. Elle est largement utilisée dans les industries alimentaires (biscuiterie, confiserie, chocolaterie). De ces amandes, on en extrait une huile riche en acide gras insaturés, très actif et inodore à digestibilité facile, comparable aux huiles de grande valeur biologique telles que les huiles de soja et d'olive. Cette huile cajou sert à fabriquer un beurre d'anacarde utilisé en alimentation et en pharmacie. Le péricarpe ou coque de l'amande renferme des constituants phénoliques (cardol) ayant des propriétés insecticides et fongiques (Kerharo & Adam, 1974) et par conséquent sont d'excellents agents pour la conservation du bois, un bon combustible industriel. Ce baume entre dans le traitement anticorrosif des surfaces métalliques et dans la préparation des peintures et matières plastiques. Le bois, de couleur grisâtre ou rouge, entre dans la fabrication de caisses pour les emballages, les embarcations de pêche. Il est également utilisé comme bois de chauffe et charbon de bois. Les cendres du bois, riches en K, possèdent une assez bonne action fertilisante. L'écorce riche en tanin (4 à 9 %) est utilisée pour le tannage des peaux et la préparation d'encre indélébile. La gomme cajou remplace souvent la gomme arabique dans la fabrication des adhésifs. Le jus de pomme cajou, gorgé de substances nutritives riche en C, sert à fabriquer du sirop, des pâtes de fruits et des boissons alcoolisées. Ce jus avec des extraits de certaines euphorbes auraient des propriétés aphrodisiaques et stimulantes.

A. occidentale forme des MA et en dépend modérément pour sa croissance (Bâ *et al.*, 2000).

6- *Aphania senegalensis* (Juss.) Radlk. (Sapindacées)

A. senegalensis est un fruitier connu sous le nom de « cerise du Cayor » en Français.

C'est un arbre moyen atteignant 15 m de haut et 0,25 m de diamètre avec une écorce finement et superficiellement écailleuse, dure et cassante (Aubréville, 1959). L'espèce présente

des feuilles pennées composées de 1 à 2 paires de folioles opposées. Parfois, la paire inférieure est insérée à la base du rachis, très près du rameau avec des rachis longs de 3 cm à 10 cm de largeur. Les folioles sont oblongues ou oblongues allongées, largement et courtement acuminées ou obtusément pointues, cunéiformes à la base, de 8 cm à 30 cm de long sur 3 cm à 7 cm de large et sont glabres. *A. senegalensis* présente des fleurs polygames en panicules terminales plutôt lâches. Les fleurs, de couleur blanc verdâtre, sont groupées en petits fascicules par 2 à 3. Elles possèdent des pédicelles glabres, articulés au sommet de très courts pédoncules qui sont plus ou moins pubescents. Le fruit est composé de 2 petites cerises ellipsoïdes, soudées à la base et mesure chacune environ 1,5 cm de long. Ce fruit est d'une saveur douce, assez agréable.

A. senegalensis se rencontre partout, mais surtout dans les terrains humides, aux abords des rivières (Aubréville, 1959). L'espèce, se trouvant dans la zone guinéenne plus humide et répandue au Sénégal, a été signalée également présente dans la forêt dense de la Côte d'Ivoire.

Le décocté d'écorces du tronc, de rameaux feuillés et de la pulpe du fruit du baobab est utilisé en boisson dans le cas de bronchite et de broncho-pulmonies. Le macéré d'écorces administré en boisson et en bains est considéré comme préventif et curatif des morsures de serpent et comme préventif antimigraineux (Kerharo & Adam, 1974). Le macéré des feuilles pilées est donné aux enfants comme vermifuge. Le fruit est riche en protéines, glucides, Ca, P, vitamine C et présente une amande toxique à l'exclusion des autres parties comestibles de l'arbre (feuilles, jeunes branches).

A. senegalensis est une espèce qui dépend faiblement des CMA pour sa croissance (Bâ *et al.*, 2000).

7- *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (Balanitacées)

C'est une espèce connue sous le nom de « dattier du désert » en Français, « desert date » en Anglais, ou « kyegelega » en langue locale Mooré.

B. aegyptiaca est un arbuste ou un petit arbre épineux de 6 m à 10 m de haut, à écorce grise, fissurée et crevassée. Il a de fortes épines atteignant 6 cm à 8 cm de long, droites à pointe brun clair, alternes et insérées au-dessus de l'aisselle des feuilles. Les feuilles sont bifoliolées avec des folioles sessiles, ovales à orbiculaires ou rhomboïdes de 2 cm à 7 cm de

long et de 2 cm à 5 cm de large à sommet pointu, obtus ou émarginé et à base en coin ou atténuée. Les pétioles ont une longueur de 0,1 cm à 0,4 cm. Les feuilles sont pubescentes à glabrescentes. La nervation est pennée à 5 à 9 paires de nervures secondaires peu saillantes. Les nervures tertiaires sont effacées, réticulées. Les fleurs sont jaunâtres, en racèmes extra-axillaires, tomenteuses de 2 cm de large. Les fruits sont des drupes oblongues ellipsoïdes de 3 cm à 4 cm de long, tomenteuses, jaunes à maturité. L'épicarpe mince entoure une pulpe douce légèrement astringente contenant un noyau dur comestible. *B. aegyptiaca* possède 2 systèmes racinaires : un pivotant pouvant atteindre 3,50 m et l'autre latéral.

B. aegyptiaca est une espèce de la zone sahélienne et soudano-sahélienne. Elle résiste aux sécheresses périodiques et s'adapte à des variations de précipitations de 250 mm à plus de 1 000 mm dans l'année (Hien, 1984). Elle se développe sur tous les types de sol en particulier sur les terrains argilo-silicieux, en bordure des mares et dans les anciennes vallées sahariennes. Elle progresse actuellement partout dans le domaine soudanien à la faveur des défrichements, en suivant le lit de certaines rivières et en envahissant les jachères grâce aux animaux de transhumance. L'arbre est utilisé pour des haies vives, contre le vent et l'érosion hydrique. Il s'associe aisément avec la plupart des cultures car son feuillage peu encombrant ne donne qu'un faible ombrage.

Les jeunes rameaux et feuilles entrent dans la préparation de nombreux mets et constituent un excellent fourrage. Le fruit, connu sous le nom de datte sauvage, est mangé comme un bonbon. Il est légèrement laxatif, fibreux, huileux et contient une gomme. Ce fruit contient 69,9 % de glucide (Toury, 1967). L'émulsion des fruits fournit un poison contre les escargots vecteurs de la bilharziose, contre les larves de ce parasite aussi bien que contre les mollusques du genre Cyclops, vecteurs du ver de Guinée. L'huile extraite de l'amande sert à la fabrication de savon gras (Raison, 1988). Cette huile est d'excellente qualité alimentaire, riche en acides gras insaturés donc une bonne valeur nutritionnelle (Rahim *et al.*, 1986). Le tourteau qui en résulte, riche en protides, offre une importante source azotée. Le bois jaune clair à jaune brun est dur, lourd, résistant aux attaques d'insectes est utilisé comme combustible et dans la confection d'outils, ustensiles et de mobiliers. Les écorces et les racines sont utilisées dans la pharmacopée traditionnelle contre les maux de ventre, les troubles mentaux, les maux de dents, la fièvre jaune, les morsures de serpents, la malaria, l'hépatite virale. L'écorce a un effet vermifuge. Les feuilles, les fruits et l'huile de l'amande sont utilisés contre le rhume (Kerharo & Adam, 1974 ; De La Pradilla, 1981 ; Traoré, 1983).

B. aegyptiaca vit en symbiose avec des CMA (Ibrahim & Piérart, 1995). Cependant, elle dépend très faiblement des mycorhizes pour sa croissance juvénile (Bâ *et al.*, 2000 ; Guissou *et al.*, 2000 a).

8- *Cordyla pinnata* (Lepr.) M.-Redh (Césalpiniacées)

Ce fruitier est connu sous les appellations de « manguier sauvage ou poire du Cayor » en Français et « bush mango » en Anglais.

C'est l'un des plus grands et des plus beaux arbres des savanes boisées et forêts claires en climat soudano-guinéenne. Il peut atteindre 15 m à 20 m de hauteur. Son tronc présente une écorce crevassée en petits rectangles, brune ou noirâtre. Ses feuilles sont alternes imparipennées, de 12 cm à 25 cm de long, ayant de 9 à 15 folioles opposées ou alternes. L'inflorescence est un racème trapu. Les fleurs sont blanches, très odorantes, à très nombreuses étamines. Le fruit, très charnu en forme d'ellipse, jaune, gros comme une orange, a une pulpe blanche et comestible avec 2 à 3 graines par fruit. Le nom de l'arbre fait allusion à l'aspect massue du bouton floral et aux feuilles pennées.

Cet arbre qui présente parfois des peuplements presque purs préfère les sols alluvionnaires ou sableux où les populations forment des parcs. L'effet de *C. pinnata* sur le rendement des cultures vivrières est controversé. Des paysans affirment n'avoir noté aucun effet dépressif de *C. pinnata* sur les rendements du mil et de l'arachide et mieux, ont même remarqué une augmentation de biomasse herbacée sous son couvert (Niang, 1990). Le bétail profiterait d'un apport de fourrage et à son tour fertiliserait les champs et les arbres. Cependant, des observations ont montré une diminution du rendement en gousses de l'arachide de l'ordre de 20 % et du mil de l'ordre de 50 % autour du houppier de *C. pinnata* (Diem *et al.*, 1981).

Les jeunes feuilles constituent un fourrage bien apprécié par le bétail surtout en saison sèche. La pulpe du fruit est utilisée dans la préparation des sauces (Niang, 1990). Cette pulpe est riche en vitamine C, en P, en Fe et en lysine de haute valeur nutritive (Bergeret, 1987). *C. pinnata* est considéré comme un « arbre-grenier » par les paysans du fait de la disponibilité de ses fruits en période de soudure. Fendus et séchés, les fruits peuvent être conservés pour les périodes de disette. L'arbre procure un très bon bois dur et lourd qui fournit un excellent charbon de bois. Ce bois entre dans la construction navale, la charpenterie, la fabrication de

meubles et dans l'artisanat local (Giffard, 1974 ; Bergeret, 1987). C'est une plante qui entre dans le traitement de nombreuses maladies (céphalées, rhinites, conjonctivite, abcès, oedèmes, courbatures, diarrhée, coliques, maux de ventre, maux de foie). Elle présente en outre des propriétés vermifuges, diurétiques, laxatives, aphrodisiaques et utilisée en médecine vétérinaire (Kerharo & Adam, 1974).

C. pinnata est une espèce associée à des CMA dont elle dépend modérément pour sa croissance (Diem *et al.*, 1981 ; Bâ *et al.*, 2000).

9- *Dialium guineense* Willd. (Césalpiniacées)

D. guineense est un arbre de 15 m de hauteur à fût rarement droit et à écorce très foncée, mais souvent arbuste ou petit arbre ramifié dès la base. L'arbre possède de nombreux rameaux rejetant de la base. Cette espèce présente une cime très feuillée, compacte à feuilles et folioles tombantes (Aubréville, 1959). Les feuilles sont à 5 folioles imparipennées, alternes ou subopposées, ovales, obtuses, arrondies à la base et courtement acuminées au sommet. Les fleurs, en corymbes, sont nombreuses et de couleur verdâtre. Elles possèdent 1 pétale et 2 étamines à filets droits. Les fruits sont suborbiculaires, aplatis, apiculés au sommet ayant 2 cm de diamètre. Ils sont indéhiscent, à coque mince et contenant 1 ou 2 graines entourées d'une pulpe orangée.

D. guineense est une espèce guinéo-congolaise, très répandue dans toute l'Afrique intertropicale. On la trouve en région soudano-zambézienne, dans les galeries forestières, sur les lisières des forêts plus humides en Côte d'Ivoire. C'est une espèce héliophile de transition entre les forêt humide et demi-sèche (Aubréville, 1959).

Les rameaux feuillés en décoction sont utilisés comme fébrifuge et défatigant (Kerharo & Adam, 1974). Les fruits, à goût acidulé, sont considérés comme astringents et présente une action anti-diarrhéique. Les écorces de l'arbre entrent dans les traitements antifariens.

D. guineense est une espèce qui dépend modérément des MA pour sa croissance juvénile (Bâ *et al.*, 2000).

10- *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Mimosacées)

Encore appelée *Acacia albida* Del., l'espèce est connue sous le nom de « kad ou *Faidherbia* » en Français, « winterthorn » en Anglais et « zaanga » en Mooré.

C'est l'un des plus grands acacias africains (Aubreville, 1950). Il peut mesurer de 15 m à 20 m de haut et 1 m de diamètre dans la partie occidentale du continent. L'arbre se caractérise par des rameaux gris clair formés de courts segments en lignes brisées. Les épines sont droites, fortes et insérées par paires à la base des feuilles. Elles sont épaisses à la base et peuvent atteindre 5 cm de long. Les feuilles sont bipennées, alternes avec 3 à 12 paires de pinnules, caractéristiques des Mimosacées. Ces feuilles peuvent être glabres ou pubescentes suivant le sujet. Elle est l'unique espèce du Sahel à perdre ses feuilles en saison des pluies et à être feuillée à la saison sèche.

La principale aire de répartition de *F. albida* est l'Afrique. Cependant, nulle part dans le continent, l'espèce ne pénètre dans la forêt humide (Bonkougou, 1987). L'espèce s'adapte à un large éventail climatique ayant pour seule constante la présence d'une longue saison sèche fort tranchée (CTFT, 1988). Elle est généralement adaptée aux sols sableux profonds entre les isohyètes 500 et 800 mm, mais tolère également des conditions pluviométriques plus contrastées allant de 400 à 1 000 mm.

F. albida est une espèce sensible à la sécheresse. La disponibilité en eau peut devenir un facteur limitant la croissance de jeunes plants en phase d'installation (Roupsard *et al.*, 1996). En zone Nord sahélienne et soudanienne, l'arbre développe un pivot puissant pouvant s'enfoncer à plus de 40 m dans le sol, ce qui lui donne accès à la nappe phréatique. Cependant, dans les rizières de la zone soudano-guinéenne où la nappe phréatique est peu profonde d'une part et à proximité de certaines mares permanentes d'autre part, l'espèce développe en surface des racines latérales traçantes (Bonkougou, 1987 ; Dupuy & Dreyfus, 1992).

F. albida joue un rôle majeur dans l'équilibre des systèmes agraires traditionnels dans toute la zone sèche au Sud du Sahara. En saison sèche, son feuillage est très apprécié par les ruminants et ses branches servent de perchoirs aux oiseaux. Les déjections de ces animaux contribuent à accroître la fertilité des sols de même que les feuilles que *F. albida* perd en début de saison humide. Ceci a pour conséquence d'améliorer la fertilité des sols et partant d'augmenter les rendements des cultures associées (Brouwer & Bouma, 1997 ; Adderley *et al.*, 1997). Cette espèce à usages multiples, produisant un bois de qualité et un excellent fourrage,

contribue donc à l'amélioration de la fertilité des sols (Aubreville, 1950 ; Cissé & Koné, 1992 ; Depommier *et al.*, 1992 ; Sanou, 1993).

Les racines de *F. albida* sont utilisées dans le traitement des bronchites, du paludisme, du kwashiorkor, de la lèpre (Kerharo & Adam, 1974). La préparation des racines et des écorces présente des propriétés fébrifuges. Le décocté des racines avec les écorces d'*Afzelia africana* en boissons et bains 2 fois/jour est efficace dans le traitement des maladies mentales. L'arbre est utilisé par voie externe dans le traitement des rhumatismes et les maux d'oreilles. Le macéré concentré des racines aurait une influence favorable dans le cas de surdité et a même des effets anti-odontalgiques.

F. albida est, comme la plupart des acacias sahéliens, associé à des bradyrhizobiums et à des CMA (Dreyfus *et al.*, 1985 ; Bâ *et al.*, 1996 b ; Bâ & Guissou, 1996). Ces deux types de micro-organismes symbiotiques qui agissent souvent en synergie confèrent à cette espèce une aptitude à pousser sur des sols très pauvres. Cependant, *F. albida* présente un faible potentiel fixateur d'azote et est moyennement dépendant des mycorhizes (Ibrahim & Piérart, 1995 ; Ndoye *et al.*, 1995 ; Bâ *et al.*, 1996 b ; Bâ & Guissou, 1996). La contribution de ces micro-organismes à l'amélioration de la fertilité des sols n'a pas encore été clairement établie.

11- *Landolphia heudelotii* A. DC. (Apocynacées)

C'est un arbuste sarmenteux buissonnant en touffes de 2 m à 5 m de haut, ou une liane pouvant atteindre 15 m de hauteur. Elle est pourvue de rameaux pubescents, grêles, enchevêtrés et de vrilles terminales qui lui permettent de s'accrocher aux branches des arbres. L'espèce possède un latex blanc. Les feuilles vert foncé, pubescentes à la face inférieure, sont ovales, arrondies à la base, obtuses au sommet, mesurent 7 cm de long et 3,5 cm de large. Les feuilles possèdent 8 à 10 nervures latérales avec un pétiole court de 2 mm à 5 mm. Les fleurs, très parfumées, sont blanches en panicule corymbiforme terminale assez dense. Le fruit est une baie sphérique ou piriforme large de 2 cm à 4 cm, atteignant 5 cm de diamètre, jaune orange à maturité. Le fruit renferme des graines brun noirâtre au milieu d'une pulpe blanchâtre, sucrée, acidulée et agréable au goût.

L. heudelotii est une espèce des savanes guinéennes, fréquente en Basse Casamance. On la trouve dans le secteur soudano-guinéen dans les vallées, les galeries forestières. On l'a rencontrée au Burkina Faso dans la zone sud-soudanienne.

L'inhalation de la vapeur émise par ébullition des rameaux feuillés est efficace contre les maux de dents (Kerharo & Adam, 1974). Des bains de décocté de racines et de la pulpe du fruit additionné de jus de citron sont recommandés comme défatigant. La pulpe du fruit est remplie d'un jus acidulé qui sert à assaisonner le riz. Ce jus sert également à la fabrication d'une bière. Riche en acides organiques, cette pulpe sert à préparer également une boisson rafraîchissante. Le fruit, légèrement acide, est conseillé comme eupeptique. Du fruit, on extrait une teinture. *L. heudelotii* est une liane à caoutchouc très estimée et qui a longtemps servi, surtout entre les 2 guerres, comme seule plante à caoutchouc pour le Sénégal, le Mali et la Haute Volta (Burkina Faso) avant l'introduction récente de l'hévéa dans la forêt dense côtière.

L. heudelotii ne forme pas de symbioses racinaires avec de CMA et par conséquent est considérée comme une espèce non endomycorhizienne (Bâ *et al.*, 2000).

12- *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth. (Mimosacées)

Communément appelée « néré ou nété » qui est son nom en Bambara, l'espèce est connue sous les noms suivants : « mimosa pourpre, arbre à farine, caroubier africain, néré » en Français, ou « african locust bean, monkey cutlass tree » en Anglais ou encore « doaanga » en nom local Mooré.

C'est un arbre de 7 à 20 m de haut avec un port en parasol (Berhaut, 1975 ; von Maydell, 1992). Les feuilles, sur un rachis de 20 cm à 40 cm de long, sont bipennées, composées et alternes. Elles comportent 30 à 60 paires de foliolules oblongues longues de 7 mm à 15 mm sur 2 mm à 3 mm de large, glabres à bords finement pubescents. Le pétiole long de 4 cm à 10 cm possède une glande cratéiforme. Le néré se reconnaît par ses belles inflorescences en boules rouges, roses ou orangées suspendues à l'extrémité de longs pédoncules de 10 cm à 30 cm. Elle est formée de 2 globes superposés d'où le nom *biglobosa* donnée à l'espèce (Berhaut, 1975). Les fleurs sont petites, rouges et gamopétales. On distingue des fleurs fertiles (hermaphrodites) et des fleurs stériles qui sont soit nectarifères soit staminoïdes (Hopkins, 1983). Le fruit est une gousse de 25 cm à 30 cm de long sur 15 mm à 20 mm de large. Les graines sont noires, légèrement aplaties entourées d'une pulpe sucrée farineuse et de couleur jaunâtre à maturité.

P. biglobosa est une espèce des savanes guinéennes et soudaniennes, plutôt sur sols limoneux et sables profonds (von Maydell, 1992). Guinko (1984) classe le néré parmi les

espèces omnisoudaniennes qui existent depuis les savanes guinéennes préforestières jusqu'à celles du secteur phytogéographique soudano septentrional. Au Burkina Faso, elle pousse sur les sols sableux, sablo-argileux et gravillonnaires (Maiga, 1988). L'espèce vit également sur des sols latéritiques peu profonds, des buttes caillouteuses (Nikiéma, 1993). Son aire de répartition s'étend entre 5° et 15° de latitude Nord et s'étend de la côte atlantique en Afrique de l'Ouest (Sénégal-Gambie) jusqu'en Ouganda en Afrique de l'Est, soit entre le 18° de longitude Ouest et 32° de longitude Est (Hopkins, 1986). En dehors de son aire naturelle, *P. biglobosa* a été planté avec succès au Burkina Faso dans des jardins en zone sahélienne (Dori), aux Indes occidentales et en Amérique tropicale (Irvine, 1961). L'intervalle de pluviométrie est de 600 mm à 1 200 mm/an et peut atteindre les 1 500 mm/an comme au Sud du Nigéria (Gerling, 1982 ; Sibiiti & Cobbina, 1992).

P. biglobosa est une espèce considérée comme l'arbre des champs par excellence en raison des fonctions multiples qu'il remplit au bénéfice des populations locales. C'est une espèce dont le pouvoir fertilisant est controversé. Au Nigéria, des cultures de mil et de sorgho se développent mieux sous le houppier de *P. biglobosa* (Young, 1989 ; Sibiiti & Cobbina, 1992). En revanche, des résultats obtenus au Burkina Faso montrent que l'effet d'ombrage de *P. biglobosa* réduit les rendements des céréales (Guinko, 1989 ; Kessler, 1992). Cette baisse de rendement des cultures vivrières pourrait également s'expliquer par une compétition des racines de *P. biglobosa* (Kater *et al.*, 1992 ; Kessler, 1992).

La pulpe jaune du fruit est très riche en glucides (81 %). La graine, connue sous le nom de « café du Soudan », renferme une amande riche en protides (35 %) et en lipides (29 %) et donne après fermentation un produit connu sous le nom de « soubala » de haute valeur nutritive (Kerharo & Adam, 1974 ; Booth & Wickens, 1988). Le « soubala » fait l'objet d'un commerce local surtout au Mali et au Burkina Faso (Giffard, 1971 ; von Maydell, 1992). L'arbre présente un bois blanc, moyennement dur et facile à scier, travailler, coller et polir. La parkine (alcaloïde) contenue dans l'écorce de l'arbre et des cosses du fruit possède des propriétés ichtyotoxiques (Kerharo & Adam, 1974). L'application de la poudre des cosses sur les semis de maïs serait efficace contre le *Striga hermonthica* au champ (Kambou *et al.*, 1999). Les feuilles seraient efficaces dans le traitement des parasitoses intestinales (De La Pradilla, 1981) et l'écorce contre la jaunisse (Traoré, 1983). L'écorce de l'arbre fournit du tanin et l'endocarpe des gousses entre dans de nombreux usages domestiques dont le crépissage des murs.

P. biglobosa est une des espèces rares des Mimosacées qui ne forment pas de nodules racinaires (De Faria *et al.*, 1989). Elle est naturellement associée à des CMA (Tomlinson *et al.*, 1995). C'est une espèce qui dépend modérément des MA pour sa croissance au stade de la pépinière (Guissou *et al.*, 1998 a ; Bâ *et al.*, 2000 ; Guissou *et al.*, 2000 a).

13- *Saba senegalensis* (A. DC.) Pichon (Apocynacées)

C'est une grande liane ligneuse, puissante et munie de vrilles, à latex blanc. Cette espèce possède des feuilles opposées à limbe elliptique à ovale de 8 cm à 15 cm de long sur 4 cm à 6 cm de large, base arrondie et sommet en pointe courte obtuse (Aubréville, 1950 ; Bary & Celles, 1991). L'inflorescence est un corymbe terminal. Les fleurs sont blanches et très odorantes. Des buissons et même de grands arbres dominés par cette liane sont parfois totalement couverts de fleurs. Le fruit est une grosse baie ovoïde de couleur orange à maturité, de 7 cm à 10 cm de diamètre, bosselées, à pulpe acide comestible.

Cette liane se rencontre dans les galeries autour des mares temporaires et dans les ravins soudaniens. C'est une espèce soudano-guinéenne résistant aux feux de brousse peu violents.

Les feuilles de *S. senegalensis* pilées entrent dans le traitement des blessures. L'inhalation de la vapeur émise lors de l'ébullition des feuilles dans l'eau calmerait les céphalées et les toux rebelles. La plante est utilisée dans les traitements médico-magiques de type phytoembryothérapie dans le cas des infections difficiles à diagnostiquer (Kerharo & Adam, 1974). Elle présente de nombreux usages médicaux (rhume, colique, dysenterie, vomissements, intoxications alimentaires, tuberculose, lèpre, blennorragie). La cuisson des fruits verts avec du sel est considérée comme une drogue diurétique efficace. La pulpe du fruit est acidulée et agréable. Elle est utilisée pour produire un jus très délicieux. Ces fruits sont très consommés par les singes. La coagulation de son latex donne un caoutchouc naturel à usages locaux variés.

S. senegalensis est une espèce non endomycorhizienne et la mycorhization avec des CMA sélectionnés est sans effet sur la biomasse totale produite (Bâ *et al.*, 2000).

14- *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst. (Anacardiaceae)

Synonymes : *Spondias birrea* A. Rich., *Poupartia birrea* (A. Rich.) Aubrév.

S. birrea est une espèce connue sous les appellations suivantes : « prunier » en Français, ou « marula » en Anglais ou encore « noabga » en langue locale Mooré.

C'est un grand arbre atteignant 15 m de hauteur, assez typique par son feuillage retombant aux reflets bleutés avec un fût atteignant 80 cm de diamètre. Il présente une cime bien charpentée, arrondie et dense. Le tronc de l'arbre présente une écorce écailleuse, fibreuse, gris rougeâtre tacheté avec des écailles se relevant sur les bords (von Maydell, 1992). L'écorce des branches est gris argenté. Les feuilles, caduques, sont alternes, imparipennées, généralement condensées au sommet des rameaux. Elles mesurent jusqu'à 20 cm de long. On compte 6 à 10 paires de folioles opposées ou subopposées, à bords entiers ou dentés s'il s'agit des feuilles qui croissent sur des rejets de souches. Le sommet des folioles est pointu et mucroné, la base est en coin. La face inférieure des feuilles est plus ou moins glauquée. La feuille présente une nervation pennée avec 8 à 12 paires de nervures secondaires sécante au bord du limbe. C'est un arbre dioïque. Les fleurs sont rougeâtres ou verdâtres. Les fleurs femelles sont placées sur des pédoncules d'environ 1 cm de long. Les fleurs mâles sont rassemblées en racèmes de 5 à 8 cm de long. Les fruits sont des drupes globuleuses, obovoïdes, jaune orange à maturité mesurant 3 à 3,5 cm de diamètre. Elles contiennent un noyau épais qui est entouré d'une pulpe fibreuse, légèrement acidulée, sucrée et très agréable.

S. birrea est une espèce de lumière des savanes sèches soudaniennes et sahélo-soudaniennes qui croît à partir de 250 mm de pluie dans l'année. Elle est peu exigeante en eau et se rencontre sur des sols sableux, pierreux ou sur des croûtes latéritiques. Elle tolère des milieux acides ou neutres, une salinité modérée et des inondations saisonnières, se présentant parfois en peuplements purs.

S. birrea est l'un des ligneux spontanés les plus utilisés en zone sahélienne. Selon les paysans, cette espèce a une très bonne capacité de bouturage. Lorsqu'ils confectionnent une haie morte avec les branches de *S. birrea* en début de la saison des pluies, celles-ci s'enracinent fréquemment et produisent des feuilles.

Il fournit un bois grisâtre qui sert à la fabrication de pions, mortiers, d'ustensiles et d'arcs. Les feuilles peuvent servir de fourrage mais elles seraient légèrement toxique. Elles sont appréciées par le bétail et les dromadaires au Sénégal. Les fruits contiennent de la vitamine C. Ils

sont consommés frais et on en fait de boissons parfois alcoolisées. L'amande contenue dans la noix est oléagineuse et contient 60 % d'huile comestible (Vivien, 1989). Elle est vendue sur les marchés locaux. Une tonne de fruits donne 60 litres d'huile. L'écorce fournit une fibre très résistante. Le décocté d'écorce est donné aux animaux pour exciter leur appétit (Eromosele *et al.*, 1991). La gomme qui exsude de *S. birrea* blessé contiendrait 0,2 à 0,6 % de tanins d'où une certaine réticence pour son utilisation en alimentation comme additif (Anderson & Weiping, 1990). Mélangée à de la suie et de l'eau, cette gomme transparente donne de l'encre. L'écorce constitue un des principaux contre-poisons de la médecine traditionnelle. Elle agit contre les maux de tête et de dents. En infusion, l'écorce s'administre aux enfants en ablutions contre le paludisme ou les inflammation. Avec une adjonction de soude, elle soigne la dysenterie. Les feuilles, écorce et les racines de *S. birrea* combattent les morsures de serpents soit par friction soit par ingestion sous forme de boisson.

S. birrea est une espèce naturellement associée à des CMA (Ibrahim & Piérart, 1995) dont elle dépend faiblement pour sa croissance au stade de la pépinière (Bâ *et al.*, 2000).

15- *Tamarindus indica* L. (Césalpiniacées)

Connue sous le nom « Tamar Hinda » ou datte de l'Inde en arabe, l'espèce connaît les appellations suivantes : « tamarinier » en Français, « tamarind » en Anglais, ou « pusga » en Mooré.

C'est un arbre d'environ 30 m de haut à tronc court masqué par un feuillage sempervirent (von Maydell, 1992). Il possède une grande cime étalée. Son écorce grise est crevassée et écailleuse. Les feuilles sont alternes et pennées. Elles sont constituées d'un rachis long de 7 cm à 12 cm qui porte 9 à 12 paires de folioles opposées. Les fleurs sont constituées de 4 sépales jaunes, 3 pétales orangées, 3 étamines et un ovaire. Elles se présentent en grappes. Le fruit est une gousse légèrement bosselée et quelque fois courbée. Il comporte 1 à 10 graines brunes, luisantes noyées dans une pulpe brune ou rouge brun.

Le tamarinier serait natif de Madagascar et d'Afrique orientale (von Maydell, 1992) et est actuellement répandu dans toute l'Afrique tropicale semi-aride et aux Indes (Aubreville, 1950 ; von Maydell, 1992). C'est une espèce qui a été introduite dans les Caraïbes et en Amérique centrale. Elle est également présente en Californie, en Floride et en Australie (von Maydell, 1992). Au Burkina Faso, c'est une espèce secondaire qui s'étend entre le 12° Nord et

le 14° Ouest (Terrible, 1975). C'est une espèce très plastique mais ne poussant pas dans les marécages et sur la cuirasse qui entravent sa croissance racinaire. Il affectionne les sols sableux, lourds, profonds et perméables. Au Sahel, il se développe près des cours d'eau et sur les terrains où la nappe phréatique est proche. Il tolère une légère salinité et le pH idéal pour son développement se situe autour de 5,5. Au Burkina Faso, sur une bonne partie de son aire, il est souvent associé aux termitières profitant ainsi des conditions particulières du milieu.

T. indica est un des principaux arbres à usages multiples du Sahel. Les feuilles, fleurs et jeunes gousses constituent un fourrage de haute valeur nutritive (Bolza & Keating, 1972). On les utilise également dans l'alimentation humaine. Le jus de tamarin entre dans diverses utilisations alimentaires et industrielles. Les gousses à pulpe acide sont très riches en phosphore. Le bois est résistant et durable mais sensible aux attaques de termites. Ce bois résiste bien à la flexion et est difficile à travailler (Lefèvre, 1971). Son excellent charbon était autrefois utilisé dans la fabrication de poudre à canon. Au Sahel, la cendre du bois et de l'écorce, riche en tanins, est utilisée pour le tannage des peaux de chèvres. C'est une plante curative à vertus astringentes, fortifiantes et laxatives. Les utilisations médicinales sont multiples. C'est une plante anti-inflammatoire et cicatrisante (IRSN, 1982). Les graines sont efficaces dans le traitement de la blennorragie (Berhaut, 1975), la décoction de l'écorce contre les vomissements suivis de diarrhée (Traoré, 1983). L'infusion des feuilles en association avec celle de *Mangifera indica* (manguier) traite efficacement l'hypertension artérielle (Ayensu, 1981).

T. indica est capable de former des MA qui sont tout à fait fonctionnelles (Reena & Bagyaraj, 1990 ; Ibrahim & Piérart, 1995 ; Guissou *et al.*, 1998 a ; Bâ *et al.*, 2000 ; Guissou *et al.*, 2000 a).

16- *Ziziphus mauritiana* Lam. (Rhamnacées)

synonyme : *Ziziphus jujuba* (L.) Lam.

Cette espèce, encore appelée *Ziziphus jujuba* (L.) Lam., est connue sous les appellations de « jujubier » en Français, « jujube » en Anglais et « mugunuga » en Mooré. C'est une des 80 espèces de jujubiers les plus connues en Afrique tropicale. Elle comporte de nombreuses variétés dont la plus connue au Sud du Sahara est *Ziziphus mauritiana* Lam. variété *orthacantha* (DC) (syn. *Ziziphus orthacantha* DC) (Chevalier, 1952).

Le jujubier est un arbuste de 4 m à 5 m ou un petit arbre pouvant atteindre 12 m de haut avec des rameaux blancs retombants (von Maydell, 1992). Les feuilles sont alternes de forme ellipsoïde. Elles sont entières et dentées à la base. Elles sont tomenteuses sur leur face inférieure possédant de fines stipules à la base du pétiole. Les épines droites et recourbées sont disposées par paire sur les rameaux. L'inflorescence est une cyme axillaire multiflore. Les fleurs d'une couleur vert jaunâtre sont petites (5 mm à 7 mm de diamètre) et pédonculées (3 mm à 5 mm de long). Elles sont pentamères, plus rarement tétramères. Le jujubier comporte des fleurs dont les unes sont hermaphrodites et les autres mâles. La pollinisation est allogamique. Les fruits sont drupacés ayant 1,5 cm à 2 cm de long sont de taille et de forme variables et sont charnus ou secs. La pulpe renferme 20 à 32 % de sucre (Munier, 1973).

Le jujubier est originaire d'Asie centrale (von Maydell, 1992). C'est l'une des espèces les plus répandues dans les zones arides et semi-arides d'Afrique de l'Ouest, de l'Est et du Sud-Ouest. Au Burkina Faso, on la rencontre essentiellement dans le domaine phytogéographique sahélien, le secteur soudanien et la partie Nord-Est du Mouhoun (Neya, 1988). C'est une espèce à croissance lente. Elle est très rustique et croît sur des sols sableux à limono-sableux profonds, de fertilité médiocre à pH acide ou alcalin. On la rencontre également sur des sols peu évolués sur matériaux gravillonnaires (Neya, 1988). Le jujubier supporte de longues sécheresses (6 à 12 mois/an) et de faibles pluviosités (200 à 600 mm d'eau/an) (von Maydell, 1992). Il supporte des climats très secs (150 à 200 mm d'eau/an) et pousse également sous des climats froids (minima -7°C) et pluvieux (2 700 mm d'eau/an) jusqu'à une altitude de 1 500 m (Vashishtha, 1997)

Le jujubier est l'un des fruitiers les plus utilisés dans toute la zone sahélo-soudanienne (Baumer, 1995). C'est une espèce agroforestière utilisée comme fourrage en période de soudure ou comme haie vive. Cependant, elle convient mieux pour les haies vives et les brise-vents (Djimé, 1997). Le branchage épineux est utilisé comme haie morte. Les souches de jujubiers traitées en taillis ne semblent pas exercer une forte concurrence sur les cultures (von Maydell, 1992). Toutes les parties de la plante, notamment les fruits, sont utilisées par les populations. La pulpe est réduite en pâte ou en farine pour diverses utilisations alimentaires comme les gâteaux ou condiments (Depommier, 1988). Les jujubes fraîches sont riches en glucides (20 à 32 %), protéines (1,3 à 1,5 %), en lipides (0,1 à 0,3 %) et en vitamines A et C. Les feuilles, écorce et racines de la plante entrent dans la pharmacopée traditionnelle (Prasad *et al.*, 1995 ; Fortin *et al.*, 1997). Le fruit, grâce à des substances mucilagineuses, est recommandé pour le traitement des affections inflammatoires de la gorge, des voies

respiratoires, des infections intestinales (Bezanger-Beauquesne *et al.*, 1980). La décoction des racines sèches en association avec celle de *Bauhinia rufescens* combat les maux de ventre et les diarrhées persistantes (De La Pradilla, 1981 ; Traoré, 1983). Le jujubier fournit un excellent bois de service et est utilisé comme bois de chauffe. Le bois est durable, résistant aux termites et facile à travailler. Il faut noter cependant que le jujubier est considéré en Australie comme une espèce nuisible qu'il faut contrôler et éliminer (Grice, 1996).

Le jujubier est le fruitier qui répond le mieux à l'inoculation avec des CMA (Ibrahim & Piérart, 1995 ; Guissou *et al.*, 1998 a ; Nishi & Anil, 1999 ; Bâ *et al.*, 2000 ; Guissou *et al.*, 2000 a).

II- Les mycorhizes

1- Généralités

Le terme mycorhize (du grec « mykês »:pour champignon et « rhiza » pour racine) désigne une association à bénéfice réciproque entre la racine d'un végétal et le mycélium d'un champignon du sol (Sieverding, 1991 ; Strullu, 1991). Dans cette association symbiotique, le végétal fournit au champignon des sucres. En retour le champignon alimente la plante en éléments minéraux notamment en phosphore grâce à un réseau dense de filaments appelé mycélium extramatriciel qui augmente considérablement la surface de contact entre les racines des plantes hôtes et le sol (Sieverding, 1991).

Les complexes mycorhiziens comprennent trois groupes suivant leur organisation morphologique et structurale : les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectoendomycorhizes (schéma 1).

Les ectomycorhizes (du grec « ekto » : à l'extérieur) chez lesquelles les champignons développent autour de la racine en formant un manteau fongique visible à l'œil nu. De ce manteau part un réseau mycélien qui explore un volume de sol et qui se développe entre les cellules corticales de la racine pour former le réseau de Hartig sans jamais pénétrer les cellules racinaires. Ce type d'association modifie considérablement la morphologie des apex racinaires qui, dans le cas des pins se ramifie dichotomiquement. On les rencontre surtout chez des essences forestières des régions tempérées et de la forêt boréale. Il a été également décrit chez quelques essences tropicales de la famille des Diptérocarpacées (*Marquesia*, *Monotes*), Euphorbiacées (*Uapaca*), Césalpiniacées (*Afzelia*, *Isoberlinia*), Myrtacées (*Eucalyptus*, *Leptospermum*) et Fagacées (*Castanea*, *Quercus*) (Thoen & Bâ, 1989 ; Thomson *et al.*, 1994 ; Bâ *et al.*, 1999). Les champignons symbiotiques responsables appartiennent surtout aux Basidiomycètes (*Boletus*, *Russula*, *Scleroderma*, *Laccaria*,...) mais aussi aux Ascomycètes (*Tuber*, *Elaphomyces*, ...) et rarement aux Zygomycètes (*Endogone*) (Thoen & Bâ, 1989 ; Sanon *et al.*, 1997).

Les endomycorhizes (du grec « endo » : à l'intérieur) sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe, ce qui les rend non visible à l'œil nu, et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales. La morphologie des racines de ce type d'association n'est pas modifiée.

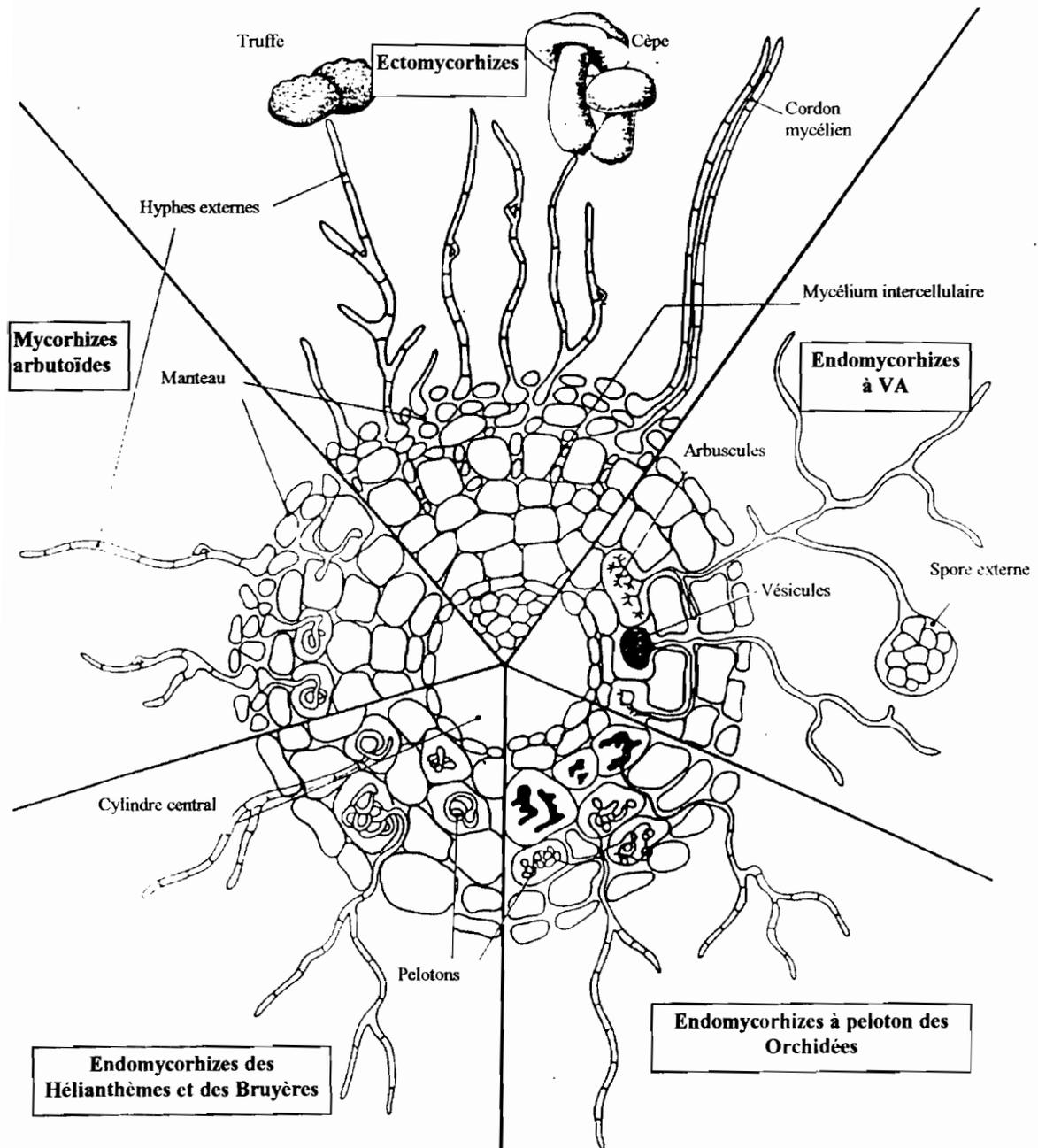


Schéma 1 : Les principaux types mycorhiziens visualisés sur une coupe transversale de racine (In Le Tacon, 1985).

On rencontre essentiellement trois types d'endomycorhizes (schéma 1) :

- 1- les endomycorhizes des Orchidacées formées par des Basidiomycètes et celles des Ericacées associées aux Ascomycètes (Pezizacées : *Aleuria*, *Peziza*, ...). Dans ces deux cas, le mycélium forme des pelotons à l'intérieur des cellules du parenchyme cortical ;
- 2- les endomycorhizes des Cistacées où les pénétrations intracellulaires prennent une forme coralloïde. Les champignons symbiotiques responsables appartiennent aux Ascomycètes hypogés de la famille des Terfeziacées (*Choiromyces*, *Terfezia*, ...) ;
- 3- les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules (MVA) encore appelées mycorhizes à arbuscules (MA) sont le fait des Zygomycètes. Elles sont de loin les plus répandues et vivent en symbiose avec au moins 90 % des taxons végétaux.

Les ectoendomycorhizes sont caractérisées à la fois par la présence du manteau mycélien et le développement d'hyphes inter- et intracellulaires. Elles se rencontrent chez les Arbutacées et les Monotropacées et sont associées à des Basidiomycètes (*Cortinarius*, *Boletus*, ...).

Parmi ces endomycorhizes, nous nous sommes intéressés aux MA qui sont de loin les plus répandues en milieu tropical. Les champignons responsables de ce type de symbiose comptent actuellement plus de 152 espèces (Walker & Trappe, 1993) que l'on trouve sous tous les climats, les latitudes et les habitats.

2- Les mycorhizes à arbuscules (MA)

2-1- Morphologie et développement

Les mycorhizes à arbuscules ne se différencient pas à l'œil nu. Il est visible au microscope après un traitement approprié des racines colonisées (Phillips & Hayman, 1970). La colonisation s'effectue à partir des propagules fongiques présentes dans le sol. Ces propagules viables se présentent sous forme de fragments de vieilles mycorhizes, de spores, d'hyphes et de sporocarpes, et maintiennent le champignon en vie jusqu'à la colonisation des racines. A partir de ces propagules, des hyphes se développent et forment, au contact de la racine, des *appressoria* (Hepper, 1985). Les hyphes pénètrent les racines généralement par voie intercellulaire et plus rarement par les poils absorbants. Ensuite, ils se propagent entre les cellules corticales et y différencient deux types de structures caractéristiques des MA :

- des arbuscules intracellulaires qui résultent de la division dichotomique d'une hyphe et sont le lieu privilégié des échanges nutritifs entre les deux partenaires ;
- des vésicules, différenciées tant à l'extérieur qu'à l'intérieur des cellules, sont des renflements des terminaisons hyphales et jouent le rôle d'organes de stockage des nutriments.

En plus, un mycélium extraracinaire, non moins important que les deux structures décrites précédemment, se différencie dans la rhizosphère en un réseau important d'hyphes qui portent des spores et, selon les espèces fongiques, des cellules auxiliaires. Cet important réseau extramatriciel d'hyphes augmente la surface de contact entre les racines de la plante et le sol (schéma 2).

Les CMA sont des symbiotes obligatoires. Leur mise en culture nécessite l'association symbiotique avec une plante. Toutefois, certaines propagules fongiques montrent une activité saprophytique limitée en l'absence de la plante hôte. C'est ainsi que des spores grâce à leurs réserves parviennent à émettre des tubes germinatifs dont la croissance devient par la suite très vite tributaire des exsudats et composés volatiles racinaires (Bécard & Piché, 1989 ; Balaji *et al.*, 1995 ; Tawaraya *et al.*, 1996). De même, des vésicules isolées de racines désinfectées en surface peuvent émettre des hyphes qui ne prolifèrent *in vitro* qu'à proximité des racines (Strullu & Romand, 1986 et 1987). A cet effet, Bécard & Piché (1989) proposent deux mécanismes de stimulation de la croissance hyphale en utilisant comme modèle biologique des racines transformées de carotte cultivées en boîte de Petri. Le premier mécanisme est dépendant des réserves des spores et des exsudats racinaires. Le deuxième mécanisme est indépendant de la présence des spores mais s'établit lorsque les arbuscules sont formées. C'est essentiellement des composés phénoliques du type flavonoïde (quercétine, naringénine, ...) et volatiles (CO₂) qui stimulent la germination des spores et la croissance des hyphes des CMA (Bécard & Piché, 1989 ; Morandi *et al.*, 1992 ; Robinson & Fitter, 1999). Tout compte fait, la présence de la plante hôte est nécessaire pour assurer la croissance des hyphes en continu et la reproduction du CMA. C'est pourquoi des recherches sont actuellement entreprises pour identifier les gènes de la plante qui sont impliqués dans différentes étapes de l'établissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules (van Buuren *et al.*, 1999).

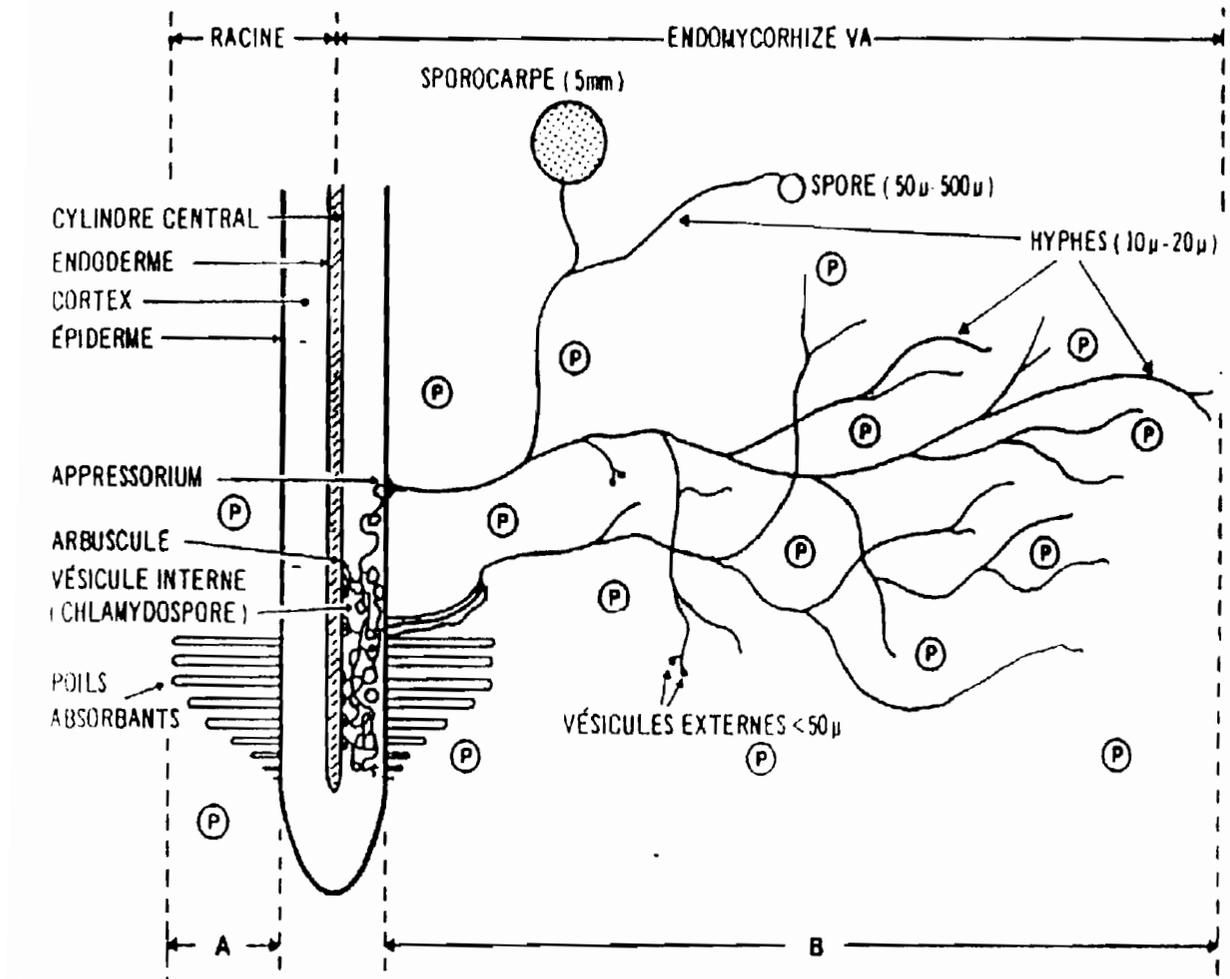


Schéma 2 : La mycorhize (zone **B**) explore un plus grand volume de sol que la racine avec ses poils absorbants (zone **A**) (Plenchette, 1982).

2-2- Taxonomie

Les CMA appartiennent à la classe des Zygomycètes et à l'ordre des Glomales. Celui-ci est subdivisé en deux sous-ordres et trois familles qui comprennent six genres (Schenck & Pérez, 1987 ; Morton & Benny, 1990 ; Morton *et al.*, 1993). Le sous-ordre des Glominées comprend la famille des Glomacées et des Acaulosporacées. La famille des Glomacées renferme les genres *Glomus* et *Sclerocystis*. La famille des Acaulosporacées comprend les genres *Acaulospora* et *Entrophospora*. Le sous-ordre des Gigasporinées comprend la famille des Gigasporacées qui est constituée des genres *Gigaspora* et *Scutellospora* (schéma 3).

Jusqu'ici plus de 152 espèces ont été décrites à travers le monde (Schenck & Pérez, 1990 ; Walker & Trappe, 1993). Leur classification est basée sur une similitude morphologique des spores avec une priorité sur les caractères ayant une importance phylogénétique (Morton &

Benny, 1990 ; Bentivenga *et al.*, 1997). Ainsi, la symbiose de type MA est le caractère primordial commun aux Glomales, qui les sépare des Endogonales, champignons non endomycorhiziens. L'absence de vésicules dans les racines des plantes colonisées par les espèces des genres *Gigaspora* et *Scutellospora* ainsi que plusieurs caractères sporaux séparent les Gigasporacées des Glomacées. Par contre, c'est le mode de différenciation des spores qui subdivise le sous-ordre des Glominées en Glomacées et Acaulosporacées (schéma 3).

Exemple :

ORDRE : Glomales

SOUS-ORDRE : Gigasporinées

FAMILLE : Giagasporacées

GENRES : *Gigaspora* et *Scutellospora*.

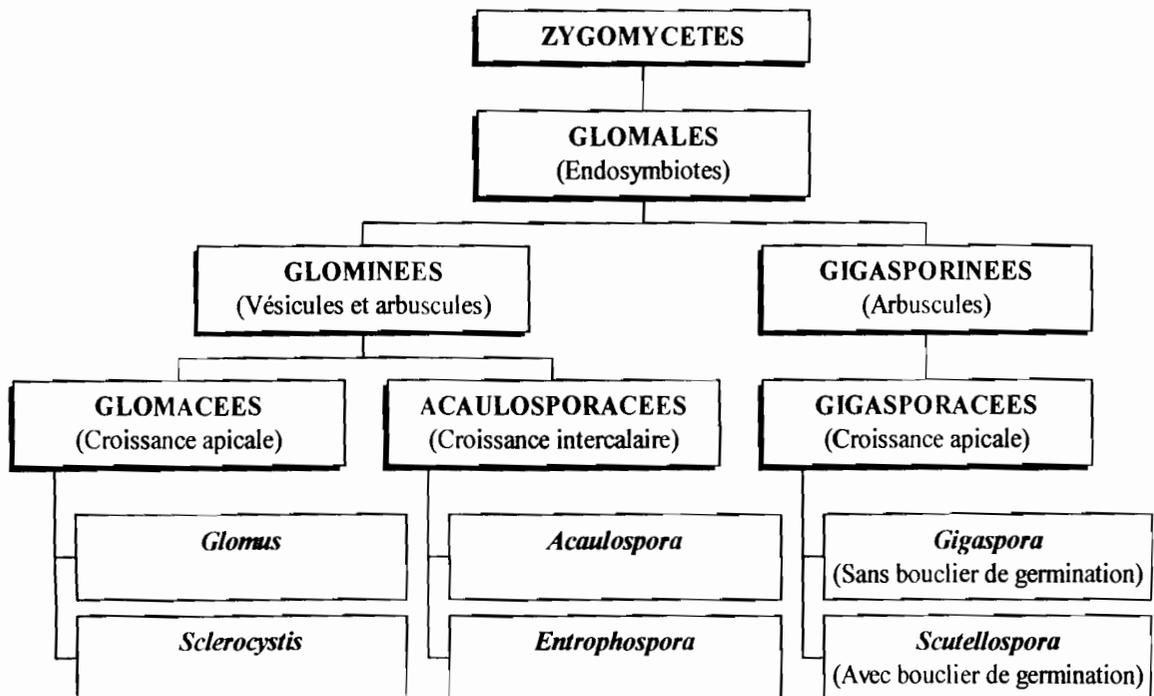


Schéma 3 : Classification des CMA (Morton & Benny, 1990)

Chez le genre *Acaulospora*, les spores se différencient latéralement à l'hyphe principale porteur d'une saccule qui se vide au fur et à mesure de la formation de la spore, cette dernière devient le plus souvent sessile (schéma 4). Chez le genre *Entrophospora*, les

spores se différencient de manière intercalaire entre l'hyphe principale et la saccule (schéma 4). Dans les deux cas, les spores se différencient dans le sol et occasionnellement dans les racines (Schenck & Spain, 1984).

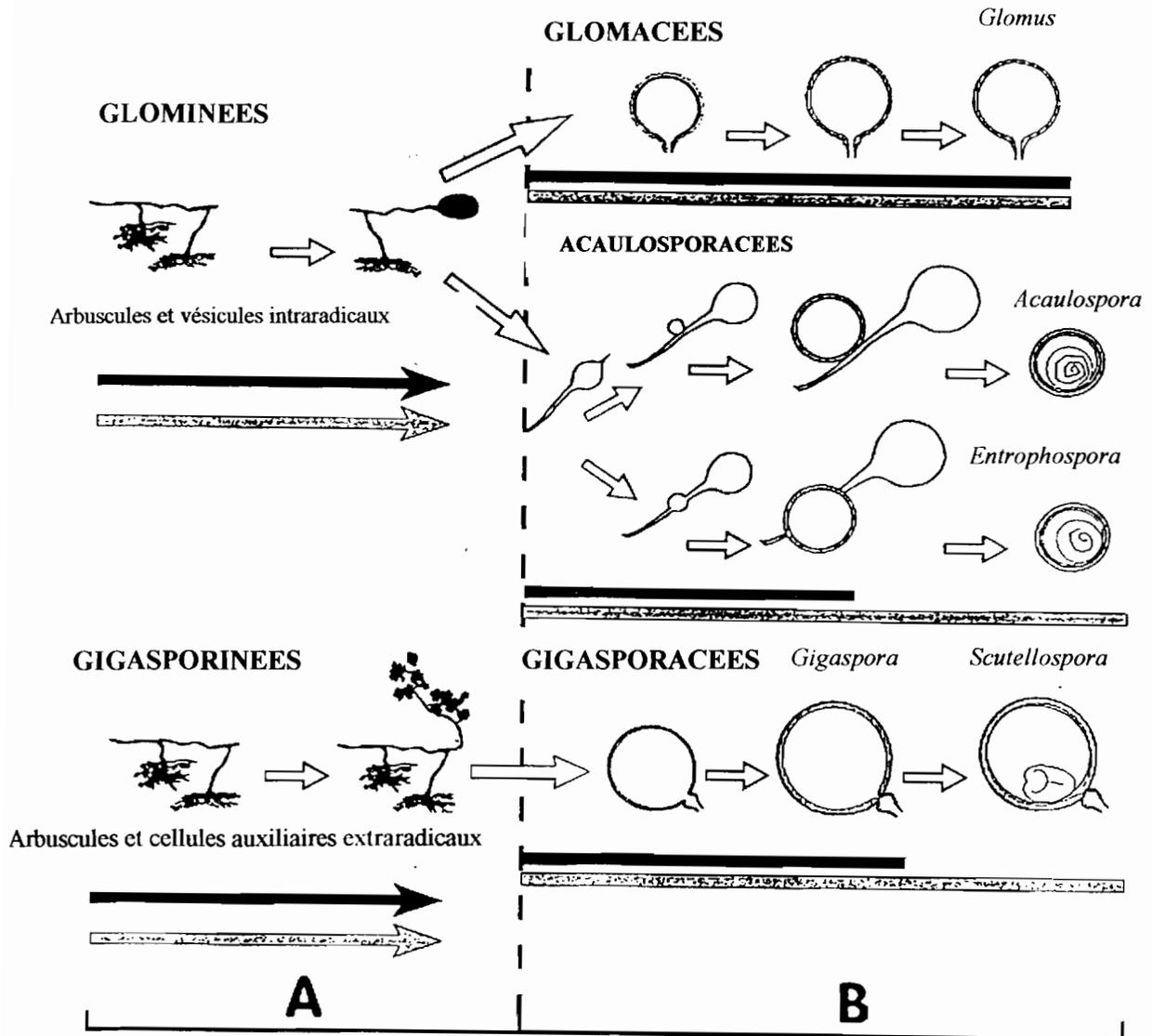


Schéma 4 : Groupes taxonomiques chez les Glomales (Zygomycètes) basés sur la croissance et la différenciation des parties chez un organisme fongique. Les flèches et les barres représentent respectivement la croissance et la différenciation indéterminées et déterminées : les couleurs noires et grises indiquent les processus de croissance et de différenciation respectivement. **A.** Croissance mycélienne : différenciation des arbuscules, vésicules et cellules auxiliaires. **B.** Croissance (expansion) des spores : différenciation de la paroi sporale et des parois internes flexibles (si cela est présent) (In Morton & Bentivenga, 1994).

Les genres *Glomus* et *Sclerocystis* sont caractérisés par des spores à parois relativement épaisses, individuelles, en grappes ou en sporocarpes. Les spores du genre *Glomus* possèdent généralement une seule hyphe suspenseur, rarement plus de 2 ou 3, cloisonnée ou non. Elles se forment isolément ou en grappes dans le sol ou dans les racines et

s'agglomèrent quelquefois. Chez le genre *Sclerocystis*, les spores se développent dans des sporocarpes où elles sont régulièrement disposées autour d'un plexus central et parfois entourées d'un péridium. Les espèces des genres *Glomus* et *Sclerocystis* différencient des mycorhizes à vésicules et arbuscules (schéma 4).

Chez les genres *Gigaspora* et *Scutellospora* les spores sont portées par une hyphes suspenseur bulbeuse, cloisonnée ou non. Elles naissent librement dans le sol, rarement dans les racines. Chez *Gigaspora*, l'hyphes de germination perce la paroi de la spore alors que chez *Scutellospora* elle émane d'une structure typique spécialisée pour la germination que l'on appelle bouclier de germination. Les Gigasporacées forment des mycorhizes uniquement à arbuscules. Toutefois, elles différencient des cellules extraracinaires typiques appelées cellules auxiliaires (schéma 4).

Les caractères morphologiques et structuraux des spores (couleur, taille, parois, ...) utilisés pour identifier une espèce de Glomales varient selon leur âge et leur lieu d'isolement. C'est pourquoi ils ne permettent pas de différencier des isolats fongiques de la même espèce, d'identifier des CMA qui ne forment pas de spores ou à partir de leur développement végétatif. Pour contourner ces difficultés, des techniques de biologie moléculaire (PCR-RFLP, RAPD, séquençage, ...) offrent de nouvelles possibilités de détection et d'identification des CMA à tous les stades de leur développement symbiotique (Zeze *et al.*, 1996 ; Gadkar *et al.*, 1997). Elles sont également utilisées pour l'étude de la diversité génétique et de la phylogénie des populations de Glomales (Simon *et al.*, 1993).

2-3- Statut mycorhizien des plantes

Comme nous l'avons déjà souligné, les CMA vivent en symbiose avec au moins 90 % des plantes supérieures (Strullu, 1985). Ces CMA ne présentent pas de spécificité comme c'est le cas par exemple de certains champignons ectomycorhiziens. Cela témoigne d'une longue évolution par rapport aux autres symbioses. En effet, des études phylogénétiques suggèrent que ces champignons sont associés à l'apparition des toutes premières plantes terrestres (Simon *et al.*, 1993 ; Taylor *et al.*, 1995), ce qui expliquerait qu'elles sont présentes sous tous les climats et types de sols à la surface de la terre ainsi que dans la grande majorité des écosystèmes en particulier en prairie, en lande forestière, en forêts tempérée, tropicale et équatoriale (Janos, 1980 ; Smith & Read, 1997). On les rencontre également dans les écosystèmes désertiques (Cui & Nobel, 1992 ; Requena *et al.*, 1996) et également dans les

forêts de mangrove (Lingan *et al.*, 1999). Les MA sont surtout importantes en agriculture des régions tempérée et tropicale car elles intéressent de nombreuses plantes d'un grand intérêt économique comme les graminées, les légumineuses et les rosacées fruitières (Plenchette, 1991 ; Osonubi *et al.*, 1991 ; Chang, 1994). Nous pouvons citer quelques travaux relatifs à des espèces végétales à MA d'un très grand intérêt économique : l'hévéa (Ikram *et al.*, 1992), le palmier à huile (Blal *et al.*, 1990), le caféier (Vaast *et al.*, 1996), le cocotier (Janos, 1980), le cacaoyer (Chulan & Martin, 1992), le cotonnier (Liu, 1995), la carotte (Karandashov *et al.*, 1999), le concombre (Ravnskov *et al.*, 1999), le tabac (Dumas *et al.*, 1990), le bananier (Declerck *et al.*, 1995), le papayer, l'ananas et l'avocatier (Jaizme-Vega & Azcon, 1995), le citronnier (Antunes & Cardoso, 1991), le piment (Davies *et al.*, 1993), la tomate (Al-Raddad, 1995), l'oignon (Toro *et al.*, 1997 ; Tawaraya *et al.*, 1999), le manioc (Habte & Byappanahalli, 1994), la patate douce (O'Kefee & Sylvia, 1993), les cultures vivrières comme le mil, le sorgho, le maïs, le riz, le haricot, le blé, la lentille, l'arachide (Khadge *et al.*, 1992 ; Singh & Singh, 1993 ; Asmah, 1995 ; Carling *et al.*, 1996 ; Subramanian & Charest, 1997 ; Boucher *et al.*, 1999).

Cependant, il y a des exceptions qui confirment bien la règle. C'est ainsi que la majorité des espèces végétales de la famille des Amaranthacées (*Amaranthus viridis*, *A. spinosus*, ...), des Chenopodiacées (*Chenopodium murale*, *C. album*, ...), des Cruciféracées (*Arabis hirsuta*, ...), des Cyperacées (*Cyperus exculentus*, *C. rotundus*, ...), des Juncacées (*Juncus balticus*, ...) forment peu ou pas de MA (Fontenla *et al.*, 1999).

2-4- Rôles des MA chez les plantes

Les CMA favorisent la croissance et le développement des plantes grâce à une amélioration de la nutrition minérale en particulier le phosphore biodisponible (Smith & Read, 1997 ; Rajan *et al.*, 2000). Ils permettent aussi aux plantes d'explorer au mieux les ressources en eau et de résister à certaines maladies racinaires.

2-4-1- Alimentation minérale

Les plantes s'alimentent en éléments minéraux qu'elles prélèvent dans la solution du sol. Certains d'entre eux comme le P sont peu disponibles alors que les plantes ont des besoins importants en cet élément notamment pour la biosynthèse des acides nucléiques, des

phospholipides et de l'ATP. En effet, la concentration en P dans la solution du sol n'excède pas 10 μM (Bielecki, 1973). De plus, le P présente un faible coefficient de diffusion, ce qui crée une zone d'épuisement autour des racines. La nutrition phosphatée des plantes est également limitée par des concentrations en ion orthophosphate plus importantes dans le cytoplasme que dans la solution du sol, et par les charges négatives de la paroi cellulaire qui tendent à les repousser (Smith & Read, 1997). Les plantes qui s'associent à des CMA, vont explorer au-delà de la zone d'épuisement racinaire et dans les microporosités du sol. Il en résulte une stimulation de croissance et de l'absorption du P chez des plantes mycorhizées par rapport aux plantes non mycorhizées (Prasad *et al.*, 2000 ; Kabir & Koide, 2000). C'est le P qui est l'élément minéral qui contribue majoritairement à l'amélioration de la croissance des plantes mycorhizées. Des mécanismes bien connus et non exclusifs sont impliqués dans l'absorption de ce P (Smith & Read, 1997). Le développement d'un réseau d'hyphes externes en termes de densité et de surface explorée confère aux MA une grande aptitude à prélever des ions phosphates situés en dehors de la zone d'épuisement de la racine. Cependant, l'absorption plus efficace du P par des MA n'est pas toujours corrélée à l'importance de leur réseau mycélien externe. Par exemple, Jakobsen *et al.* (1992) ont montré que *Scutellospora calospora* en symbiose avec le trèfle produit un réseau d'hyphes plus dense que celui d'*Acaulospora laevis* et *Glomus* sp., alors que les hyphes de ce dernier présentent une plus grande aptitude à prélever et transférer du P radioactif. Il a été d'ailleurs mis en évidence sur des hyphes externes de *Glomus intraradices* des protéines membranaires à haute affinité pour le transport du P (Smith & Read, 1997). Des CMA sont aussi capables d'utiliser des formes de P organique non directement accessibles aux plantes sans mycorhizes (Jayachandran *et al.*, 1992). Tous ces mécanismes confèrent à la symbiose un avantage compétitif vis-à-vis d'autres micro-organismes du sol pour le prélèvement du P.

Outre le P, d'autres éléments majeurs comme le N et certains oligoéléments peu mobiles comme le Cu et le Zn peuvent être mobilisés par les CMA (Smith & Read, 1997 ; Rajan *et al.*, 2000). Les mécanismes d'absorption du N du sol par les CMA ne sont pas bien connus. La nutrition azotée des plantes par les CMA donne lieu d'ailleurs à des résultats souvent contradictoires. Certains travaux suggèrent que la mobilité de l'ion nitrate ne requiert pas la présence de CMA pour sa mobilisation par les plantes (Cui & Caldwell, 1996). Il a été aussi démontré une meilleure absorption des nitrates chez des plantes en symbiose avec des CMA en cas de stress hydrique (Tobar *et al.*, 1994 a, b). Quoi qu'il en soit, la nutrition azotée de légumineuses et plantes actinorhiziennes fixatrices d'azote est indiscutablement améliorée

par les CMA (Smith & Read, 1997 ; Priya *et al.*, 1999). On sait que la nitrogénase, enzyme responsable de la fixation biologique de l'azote, ne fonctionne à son niveau maximal que lorsque la plante est associée à des CMA (Ravichandran & Balasubramanian, 1999). Ces derniers interviennent aussi dans la détoxification des sols en immobilisant des métaux lourds dans des polysaccharides de surface des hyphes du réseau mycélien externe (Hartley *et al.*, 1997 ; Burke *et al.*, 2000).

2-4-2- Alimentation hydrique

En situation de stress hydrique, la diffusion et les mouvements de convection qui apportent les ions vers la racine sont particulièrement réduits en raison d'une absorption limitée de l'eau. Ceci est particulièrement marqué pour les ions réputés peu mobiles comme le P. Comme les CMA améliorent la mobilisation de cet ion, il est permis de penser qu'ils interviennent également dans l'alimentation hydrique. Safir *et al.* (1972) suggèrent que la mycorhization améliore la nutrition phosphatée du soja en diminuant notamment la résistance au transport de l'eau. Cette hypothèse est actuellement remise en question par de nombreux travaux qui suggèrent que la conductivité de l'eau dans les racines dépend surtout de la transpiration et de l'architecture du système racinaire (Smith & Read, 1997). La tolérance au stress hydrique des plantes mycorhizées s'exprime aussi par un maintien de la turgescence des cellules foliaires, rendu possible grâce à un ajustement osmotique (Subramanian & Charest, 1995 et 1999). Ceci se traduit par une accumulation de sucres (Kameli & Lösel, 1993), d'acides aminés (Arines *et al.*, 1993), de protéines (Subramanian & Charest, 1995 et 1999) et d'acides organiques (Timpa *et al.*, 1986). Certains ions comme le K (Azcon & Ocampo, 1981) régulent l'ouverture des stomates et participent donc à l'ajustement osmotique qui préserve l'intégrité des membranes et des systèmes enzymatiques. La tolérance au stress hydrique dépend du CMA et de la plante hôte (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995 a, b). Ces derniers ont classé sept espèces de *Glomus* en fonction de leur aptitude à améliorer la tolérance au stress hydrique de la laitue. Il est ressorti de cette expérience que la tolérance au stress hydrique est corrélée positivement à la transpiration, la conductance, la teneur en proline, en K et P foliaires. Cependant, dans cette étude, l'efficacité d'utilisation de l'eau n'a pas été corrélée avec l'amélioration de la nutrition phosphatée.

2-4-3- Lutte contre des agents pathogènes

Le sol héberge de nombreux organismes qui entrent directement en compétition avec les CMA pour la colonisation des racines et du sol. Le système racinaire des plants est donc l'objet d'attaques d'agents parasites de nature très variée : champignons, bactéries, nématodes. L'association mycorhizienne bien établie dans les cultures réduit dans bien des cas la sévérité des symptômes des maladies racinaires en diminuant l'agressivité des parasites (Dehne, 1982 ; Filion *et al.*, 1999). Les CMA permettent une réduction de la gravité des pourritures racinaires produites par *Phytophthora* spp (Garcia-Garrido & Ocampo, 1989). Des travaux ont aussi montré un effet protecteur du CMA à l'égard de *Fusarium* et *Verticillium*, agents de fonte de semis et de nécroses racinaires (Liu, 1995 ; Garcia-Romera *et al.*, 1998). Ces résultats montrent qu'en pépinière le principal avantage attendu de la mycorhization contrôlée peut être un effet protecteur contre les agents parasitaires en particulier vis-à-vis des *Fusarium* contre lesquels la lutte chimique est souvent inopérante. Bien que les mécanismes de l'interaction entre bactéries pathogènes et CMA soient très peu connues, la plupart des études concluent à une réduction des dommages causés par les maladies bactériennes dues à *Pseudomonas* et *Agrobacterium* (Marschner *et al.*, 1997). Garcia-Garrido & Ocampo (1989) notent cependant des pertes de poids consécutives aux attaques de *Pseudomonas* chez la tomate en présence des CMA. Les nématodes sont des parasites des racines dont l'influence peut être atténuée par des CMA (Pandey *et al.*, 1999). La symbiose mycorhizienne chez le tabac, la tomate, la carotte, l'avoine conduit à l'atténuation des dommages produits par les nématodes du genre *Meloidogyne*, espèce également parasite des plantes pérennes et largement répandue dans les sols d'Afrique de l'Ouest (Duponnois *et al.*, 1997 et 1998). Le développement des larves à l'intérieur des tissus racinaires mycorhizés est nettement réduit et peu de larves y atteignent le stade adulte (Duponnois & Cadet, 1994 ; Al-Raddad, 1995 ; Habte *et al.*, 1999).

L'effet bénéfique des CMA sur le contrôle des agents parasitaires du sol dépend principalement du niveau du phosphore dans le sol. En effet, la fertilisation phosphatée augmente les risques d'infections et stimule surtout la prolifération des nématodes à galles (Smith, 1987 ; Carling *et al.*, 1996). Cela se comprend bien car l'efficacité des CMA est réduite ou supprimée lorsque la teneur en phosphore dans le sol augmente (Habte & Byappanahalli, 1994 ; Plenchette & Morel, 1996). Comme l'a souligné Dehne (1982), la mycorhization précoce des plants leur assure une meilleure protection contre l'infection des parasites. L'inoculation de CMA à des plants cultivés en pépinière et destinés au reboisement

permettrait de réduire considérablement l'incidence de certaines maladies et du coup réduire les pertes à la transplantation.

2-5- Dépendance mycorhizienne

La dépendance mycorhizienne (DM) d'une plante vis-à-vis d'un champignon symbiotique s'exprime par une différence de biomasse des plantes mycorhizées par rapport aux plantes non mycorhizées (Gerdeman, 1975). La DM indique dans quelle mesure l'association symbiotique permet de satisfaire les besoins en phosphore de la plante lorsque le sol est incapable de répondre aux exigences nutritionnelles de la plante hôte. Des méthodes sont proposées pour déterminer la DM des espèces végétales. La dépendance mycorhizienne relative (DMR) exprime le rapport de masses sèches entre les plants mycorhizés et non mycorhizés : $DMR (\%) = 100 \times [(masse\ sèche\ des\ plants\ mycorhizés / masse\ sèche\ de\ plants\ non\ mycorhizés)]$ (Menge *et al.*, 1978 ; Graham & Syvertsen, 1985). Cette méthode manque de commodité et s'avère très variable. Menge *et al.* (1978) estiment la DM à des valeurs entre 74 % et 2 600 %, et pouvant même atteindre les 13 000 % (Hall, 1975). Cependant, la DM d'une plante donnée ne peut varier qu'entre 0 % pour des espèces végétales affranchies de mycorhizes et 100 % pour celles qui poussent uniquement quand elles sont mycorhizées (Plenchette *et al.*, 1983 a, b). Ces derniers auteurs proposent donc une méthode de calcul de la dépendance mycorhizienne relative au champ : $DMRC\ \% = 100 \times [(masse\ sèche\ des\ plants\ mycorhizés - masse\ sèche\ des\ plants\ non\ mycorhizés) / masse\ sèche\ des\ plants\ mycorhizés]$. Dans tous les cas, plusieurs facteurs peuvent influencer la DM des plants notamment, l'espèce végétale utilisée, la structure du système racinaire, le symbiote fongique et la teneur du sol en phosphore assimilable.

2-5-1- Influence de facteurs biotiques

Des facteurs contrôlés notamment par le génome de la plante (vitesse de croissance, fibrosité des racines, efficacité de l'absorption racinaire, résistance à la mycorhization, résistance aux agents pathogènes, ...) pourraient affecter la DM des plants (Hetrick *et al.*, 1992). La variabilité de la DM peut être attribuée à la morphologie du système racinaire (Baylis, 1975). Les plantes ayant de grosses racines avec peu de poils absorbants (type magnolioïde) sont théoriquement moins efficaces dans l'exploration du sol et l'absorption des

éléments minéraux que les plantes pourvues d'un système racinaire ramifié avec beaucoup de poils absorbants (type graminioïde). Ces dernières seraient donc moins dépendantes des CMA (Baylis, 1975 ; Hetrick *et al.*, 1992 ; Declerck *et al.*, 1995 ; Tawaraya *et al.*, 1999). Toutefois, il existe chez les arbres toute une gamme de systèmes racinaires de type intermédiaire et sur lesquels cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée (Plenchette, 1991).

L'efficacité d'un CMA donné varie d'une espèce de plantes à une autre et entre cultivars, clones et individus de différentes provenances au sein d'une même espèce (Declerck *et al.*, 1995 ; Jaizme-Vega & Azcon, 1995 ; Adjoud *et al.*, 1996). Cette variabilité de la DM est observée sur des arbres à bois d'œuvre et cultivars de céréales (Azcon & Ocampo, 1981 ; Toth *et al.*, 1990 ; Hetrick *et al.*, 1992 ; Adjoud *et al.*, 1996 ; Guissou, 1996). Les cultivars de blés anciens sont en général plus dépendants des CMA que les cultivars de blés modernes (Hetrick *et al.*, 1992). Le déterminisme de cette variabilité n'est pas connu mais une hypothèse a été envisagée : une pression de sélection due à l'utilisation intensive de fumure minérale sur les cultivars de blés modernes aurait réduit au cours du temps la fréquence des gènes impliqués dans l'association mycorhizienne (Hetrick *et al.*, 1992). Par ailleurs, Toth *et al.* (1990) ont établi chez des cultivars de maïs une corrélation inverse entre la résistance à des champignons pathogènes, le degré de mycorhization des racines des plants et la DM. Ces cultivars de maïs, peu dépendants des mycorhizes, sont résistants à des champignons pathogènes. De même, la mycorhization est complètement inhibée chez des mutants *myc⁻* de pois quel que soit le champignon utilisé (Balaji *et al.*, 1994). Ces observations suggèrent que la non mycorhization ou l'absence de DM est en partie sous contrôle du génome de la plante. Aussi, la colonisation des racines observée chez des plants ne garantit pas toujours un effet bénéfique de la symbiose.

Des différences inter- et intra-spécifiques existent entre des souches de CMA et affectent la DM (Plenchette *et al.*, 1982). Cette variabilité de l'efficacité des CMA n'est pas seulement liée au degré de colonisation racinaire mais dépend aussi de caractéristiques intrinsèques à chaque champignon. En particulier, l'importance du réseau extramatriciel d'hyphes des CMA au-delà de la zone d'épuisement en phosphore dans la rhizosphère conditionne pour une bonne part à leur efficacité (Harley & Smith, 1983 ; Cruz *et al.*, 2000). Cependant, cette efficacité des CMA peut varier considérablement d'une plante à une autre (Boucher *et al.*, 1999). C'est ainsi que *Glomus macrocarpus* a montré un effet bénéfique sur le pêcher nettement supérieur à d'autres champignons. Ces derniers, dans les mêmes conditions

expérimentales, ont eu un effet bénéfique là où *Glomus macrocarpus* a diminué la production de tomates (McGraw & Schenck, 1980).

2-5-2- Influence de facteurs abiotiques

Dans les sols tropicaux, la faible disponibilité du phosphore limite considérablement le développement végétal (Mosse, 1981). Pour s'approvisionner en cet élément peu mobile dans le sol, les plantes mycorhizées grâce au réseau extramatriciel d'hyphes explorent un volume de sol supérieur à celui de la même plante sans mycorhizes. De même, les mycorhizes augmentent les prélèvements de phosphore lorsque l'on a recours à des engrais peu solubles comme les phosphates naturels (Manjunath *et al.*, 1989 ; Colonna *et al.*, 1991). Dans ces conditions, il n'est sans doute pas surprenant que cet élément majeur conditionne en partie la DM. Ce concept exprime une compatibilité fonctionnelle entre les partenaires de la symbiose dont les échanges nutritionnels sont affectés par le niveau de fertilité du sol. La réponse des plantes à l'infection mycorhizienne serait le résultat de deux processus : l'approvisionnement en éléments nutritifs de la plante par le champignon et l'utilisation de substances photosynthétiques par le champignon mycorhizien (Gianinazzi-Pearson, 1988). Dans des conditions de nutrition minérale défavorables, les deux partenaires de la symbiose peuvent entrer en compétition pour les substrats carbonés avec pour conséquence un effet dépressif du champignon sur la croissance juvénile des plantes (Peng *et al.*, 1993). Inversement, un apport en phosphore dans le sol diminue le taux de mycorhization de la plante hôte (Thomson *et al.*, 1990 ; Plenchette & Morel, 1996). Cependant, une variabilité des champignons quant à leur tolérance vis-à-vis du phosphore et leur aptitude à l'utiliser a déjà été signalée (Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1982).

Il est bien évident que le phosphore est, parmi les éléments majeurs, celui qui conditionne souvent la stimulation de la croissance des plantes mycorhizées. La DM varie le plus souvent en fonction de la teneur en P assimilable du sol (Habte & Manjunath, 1991 ; Habte & Byappanahalli, 1994). D'ailleurs, chez différents cultivars de *Citrus* non mycorhizés la concentration en phosphore dans les feuilles est inversement corrélée avec la DM (Menge *et al.*, 1978). De même elle diminue quand la teneur du sol en phosphore dans la solution du sol augmente (Chulan & Martin, 1992 ; Ikram *et al.*, 1992 ; Habte & Byappanahalli, 1994 ; Plenchette & Morel, 1996). Habte & Manjunath (1991) suggèrent que pour différencier la DM des plantes il faut faire varier la teneur en phosphore du sol selon un gradient de concentrations

de 0,02 à 0,2 mg.l⁻¹. Toutefois, d'un point de vue pratique la teneur en phosphore assimilable des sols tropicaux est généralement faible et ne varie pas autant que les teneurs proposées par Habte & Manjunath (1991). D'autres éléments nutritifs du sol peuvent également affecter la DM des plantes. Lorsque la teneur en phosphore du sol reste constante, la DM peut varier dans certaines conditions en fonction de la concentration en N, Ca, Zn et Fe dans le sol (Hall, 1975). Ceci n'est pas toujours vrai car des corrélations inverses ont été observées entre ces éléments et la DM de différents cultivars de blé (Azcon & Ocampo, 1981).

III- Les phosphates naturels d'Afrique de l'Ouest

1- Phosphates naturels en agriculture

En Afrique de l'Ouest, l'inventaire des agrominéraux indique que les sous-sols regorgent de gisements de minerais de phosphates naturels (PN). Par exemple, au Burkina Faso, les réserves sont évaluées à 65 millions de tonnes (Lompo *et al.*, 1995). Les PN d'Afrique de l'Ouest sont d'origine sédimentaire et appartiennent au groupe des apatites carbonées ou francolites. Cependant, ils diffèrent selon leurs caractéristiques physiques, chimiques, minéralogiques et cristallographiques. A cet effet, Truong *et al.* (1978) ont comparé six PN d'origine géographique différente. Ils ont montré que des PN du Mali (Tilemsi) et du Niger (Tahoua) sont plus solubles donc plus réactifs que des PN du Sénégal (Taïba), du Burkina Faso (Kodjari et Arli) et du Togo (Anecho). En d'autres termes, ils sont plus riches en ions carbonates et présentent donc un degré de substitution CO_3/PO_4 plus élevé, ce qui leur confère à priori une plus grande solubilité. On sait en plus que la solubilisation des phosphates naturels de Kodjari (PNK) dépend de caractéristiques physico-chimiques du sol (capacité d'échange cationique, acidité, P assimilable, ...) et de la microflore rhizosphérique (CMA, bactéries solubilisatrices, ...) (Truong *et al.*, 1978 ; Easterwood *et al.*, 1989 ; Bâ & Guissou, 1996 ; Bâ *et al.*, 1997 ; Guissou *et al.*, 1998 b ; Dianou & Bâ, 1999 ; Guissou *et al.*, 2000 b). Il existe également des procédés de solubilisation de ces PNK en les mélangeant avec de la matière organique (compostage) ou par acidification partielle (Lompo *et al.*, 1995). Il y a lieu de rappeler que dans certains pays comme le Togo et le Sénégal, ce sont des procédés industriels (attaques chimiques ou thermiques) qui permettent de transformer les PN en engrais phosphatés.

Malgré leur teneur en P_2O_5 total élevée, les PNK présentent une solubilité très faible dans l'eau (0,03 %). Cette faible disponibilité du P libéré des PNK est confirmée par des essais en vase de végétation (Truong *et al.*, 1978 ; Easterwood *et al.*, 1989 ; Compaoré *et al.*, 1997). Ces derniers ont d'ailleurs montré que dans un sol à pH légèrement acide et à faible pouvoir fixateur le coefficient réel d'utilisation du P des PNK est en moyenne très faible, de l'ordre de 0,4 %. Dans ces conditions, la plante utilise davantage le P du sol que le P du PNK, ce qui confirme que le PNK non acidifié est peu profitable aux plantes (Compaoré *et al.*, 1997). Si l'on s'en tenait aux résultats de ces études, les PNK ne seraient pas recommandés pour une utilisation directe en agriculture. Cependant, des résultats agronomiques obtenus en station et

en milieu paysan obligent à nuancer ce jugement (Lompo *et al.*, 1995). En effet, ces auteurs ont montré que les PNK utilisés en fumure de fond (400 kg.ha^{-1}) et avec des apports annuels (100 kg.ha^{-1}), augmentent le rendement moyen et le bilan phosphorique du mil, du sorgho, du maïs et du riz en culture pluviale. Le PNK s'est montré dans ces conditions aussi efficace que le triple superphosphate utilisé comme engrais de référence.

Alors que la plupart des pays d'Afrique de l'Ouest sont producteurs de PN, leurs sols sont en majorité carencés en P biodisponible. Les réserves en P de ces sols ne sont plus renouvelées car les engrais phosphatés sont inaccessibles aux producteurs et le recyclage de la matière organique ne suffit pas à y remédier même lorsqu'elle est disponible. Dans ce contexte de baisse constante de la fertilité des sols, l'utilisation des PN connaît un regain d'intérêt en Afrique de l'Ouest. Des opérations de phosphatage de fond à grande échelle sont conduites en milieu paysan pour reconstituer durablement les réserves en P des sols agricoles. Comme nous l'avons déjà indiqué, les PN sont peu solubles et donc peu accessibles aux plantes. L'utilisation de micro-organismes du sol pourrait donc aider à les mobiliser au bénéfice de la plante.

2- Phosphates naturels et mycorhizes à arbuscules

Les CMA ne sont pas capables de solubiliser directement les PN (Mosse, 1981). La mise en solution du P des PN ne peut se faire que par une acidification du milieu. Certaines plantes non mycotrophes sont capables d'abaisser le pH dans la rhizosphère. C'est le cas du colza et de lupin dont les racines sont capables d'abaisser le pH de 2,5 unités et de certaines légumineuses fixatrices d'azote (Dinkelaker *et al.*, 1989). Cet abaissement du pH du sol a été aussi observé chez des plantes mycorhizées (Li *et al.*, 1991).

Que les plantes soient mycorhizées ou pas, elles s'alimentent toutes à partir du même « pool » de P : les ions dissous dans la solution du sol (Bolan, 1991 ; Planchette & Morel, 1996). Autrement dit le P libéré des PN est utilisable par des plantes mycorhizées ou non mycorhizées. Dans les sols à pH acide et à faible ou fort pouvoir fixateur, l'amélioration de la croissance et de la nutrition phosphatée des plantes mycorhizées est consécutive à leur aptitude à prélever du P libéré des PN grâce à un réseau d'hyphes externes qu'elles développent pour explorer un volume de sol plus important (Blal *et al.*, 1990 ; Asmah, 1995). Dans des sols à pH faiblement acide et à faible pouvoir fixateur, les plantes mycorhizées absorbent plus efficacement le P du sol et des PN avec un effet bénéfique sur la production de biomasse (Manjunath *et al.*, 1989 ; Antunes & Cardoso, 1991). Cependant, dans des sols à pH neutre

voir alcalin, l'absorption du P du sol et des PN est nettement améliorée souvent sans incidence sur la production de biomasse des plantes mycorhizées (Ishac *et al.*, 1994 ; Bâ & Guissou, 1996 ; Guissou *et al.*, 1998 b). Ces plantes mycorhizées montrent une consommation de luxe en P dont l'accumulation dans les tissus est sans effet toxique apparent. D'un point de vue écologique, une telle accumulation de P pourrait être une stratégie d'adaptation des plantes poussant dans des sols carencés en P biodisponible (Koide, 1991 ; Azcon & Barea, 1997).

3- Micro-organismes solubilisateurs des phosphates naturels

Dans des sols à pH neutre ou alcalin des bactéries rhizosphériques, grâce à des mécanismes d'actions bien connus comme l'acidification du milieu et/ou la production d'hormones, stimulent la biomasse racinaire et/ou participent à la mobilisation des PN souvent en synergie avec des CMA (Singh & Singh, 1993 ; Toro *et al.*, 1997 ; Dianou & Bâ, 1999). Ces bactéries sont en effet capables de solubiliser des formes de P peu ou pas solubles comme les PN, en produisant des phosphatases acides, des acides organiques et/ou en excréant des protons consécutivement à l'absorption d'ammonium. Il existe également des champignons inférieurs du genre *Aspergillus* et *Penicillium* qui montrent une aptitude solubilisatrice des PN par des mécanismes d'actions comparables à ceux des bactéries rhizosphériques (Tarafdar & Marschner, 1995).

CHAPITRE II

MATERIEL ET METHODES

I- Prétraitement et germination des graines

Nous avons utilisé comme plante hôte trois céréales (tableau I) dont les graines ont été gracieusement fournies par l'INERA de Kamboinsé (Burkina Faso) pour étudier la diversité taxonomique des espèces de Glomales dans des sols du Burkina Faso d'une part et d'autre part pour produire de l'inoculum fongique. Les graines ont été prétraitées (tableau I), rincées abondamment à l'eau distillée stérile et semées directement dans des pots en plastique de 2 litres à raison de 4 graines/pot. Les pots ont été arrosés à la capacité au champ avec une solution minérale de Long & Ashton, sans phosphore, diluée au 1/10. Les pots ont été disposés dans une chambre de culture contrôlée au Burkina Faso.

Tableau I : Origine des semences utilisées et leur prétraitement

| Graines | Provenances | Agents désinfectants | Durée des traitements (minutes) |
|-------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|
| <u>Burkina Faso</u> | | | |
| Céréales : | | | |
| Sorgho, mil ou maïs | INERA de Kamboinsé | HgCl ₂ à 10 % (v/v) | 10 |
| Espèces ligneuses : | | | |
| <i>Faidherbia albida</i> | Kokologo | H ₂ SO ₄ à 95 % | 30 |
| <i>Balanites aegyptiaca</i> | Bandougou | " | 80 |
| <i>Parkia biglobosa</i> | Bandougou et Bancartougou | " | 30 |
| <i>Tamarindus indica</i> | Dindéresso et Kongoussi | " | 45 |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | Lery | " | 15 |
| <u>Sénégal</u> | | | |
| <i>Adansonia digitata</i> | Bandia | H ₂ SO ₄ à 95 % | 360 |
| <i>Azelia africana</i> | Diatock | " | 120 |
| <i>Anacardium occidentale</i> | Sangalkam | " | 240 |
| <i>Aphania senegalensis</i> | Bel-air | " | 45 |
| <i>Balanites aegyptiaca</i> | Bandia | " | 60 |
| <i>Dialium guineense</i> | Ziguinchor | " | 45 |
| <i>Parkia biglobosa</i> | Nema | " | 60 |
| <i>Sclerocarya birrea</i> | Bandia | " | 120 |
| <i>Tamarindus indica</i> | Thienaba | " | 30 |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | Keur Serigne Touba | " | 3 |
| <i>Cordyla pinnata</i> | Kolda | Hypochloride de Ca à 10 % | 10 |
| <i>Landolphia heudelotii</i> | Ziguinchor | " | 10 |
| <i>Saba senegalensis</i> | Ziguinchor | " | 10 |

Les graines des différentes espèces ligneuses (tableau I) ont été fournies gracieusement par le CNSF au Burkina Faso et par le CNRF/ISRA au Sénégal. Elles ont été traitées, rincées à l'eau distillée stérile et laissées tremper dans l'eau de rinçage pendant 24 h. Elles ont été ensuite mises à germer dans des boîtes de Petri sur du coton humidifié stérile pendant 2 à 3 jours et incubées dans une étuve réglée à 30 °C. Les graines prégermées ont été repiquées à raison de 2 plantules dans des sachets plastiques (24 cm x 7,5 cm ou de 2 litres) dans le cas des essais sur la dépendance mycorhizienne et de l'utilisation des PN ou dans des pots en aluminium (51 cm x 17 cm) pour l'essai sur le stress hydrique. Les plants ont été arrosés à l'eau courante et disposés dans un abri à la lumière et température du jour. Au bout d'une semaine de culture, une plantule est conservée dans chaque pot ou sachet. Les expériences ont été réalisées au Burkina Faso et au Sénégal.

II- Caractéristiques physico-chimiques des sols utilisés

Le sol de la station de Dindéresso⁽¹⁾ (tableau II) a été utilisé comme substrat de culture dans les expériences de mycorhization contrôlée (dépendance mycorhizienne, utilisation des phosphates naturels et tolérance à un stress hydrique). Ce sol a été prélevé entre 0 et 20 cm de profondeur sous un houppier d'*Azelia africana* à 1 m autour du tronc de l'arbre. Il a été tamisé (2 mm de maille) et autoclavé (120 °C pendant 1 h). Il a été ensuite homogénéisé et distribué dans les sachets plastiques ou dans les pots en aluminium.

Nous avons utilisé un sol de Ouagadougou comme substrat de culture pour piéger des espèces de Glomales dans les échantillons de sols récoltés à Gonsé (sous *A. holosericea*) et à Dindéresso⁽²⁾ (sous *A. mangium*) au Burkina Faso (tableau II). Ces 2 sols de stations, dilués avec le sol de Ouagadougou stérilisé, ont été distribués dans les pots en plastique de 2 litres.

Le sol de Bambey au Sénégal (tableau II) a été utilisé pour étudier la réponse de 13 fruitiers de provenance du Sénégal (tableau I) à l'inoculation avec 2 CMA sélectionnés (*Glomus aggregatum* et *Glomus intraradices*). Ce sol a été tamisé (2 mm de maille), autoclavé (120 °C pendant 1 h) et distribué dans des pots en plastique de 2 litres.

Tableau II : Propriétés physico-chimiques des sols utilisés

| Localités | Argiles totaux (%) | Limons totaux (%) | Sables totaux (%) | Matière organique (%) | C total (%) | N total (%) | C/N | P total (ppm) | P Bray I (ppm) | pH H ₂ O | pH KCl |
|----------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------|-----|------------------|----------------------|------------------------|-----------|
| <u>Burkina Faso</u> | | | | | | | | | | | |
| Dindéresso ⁽¹⁾ | 6,7 | 6,5 | 86,6 | 0,6 | 0,36 | 0,05 | 7 | 98 | 2,18 | 7,4 | 6,8 |
| Dindéresso ⁽²⁾ | 11,7 | 3,9 | 84,3 | 0,6 | 0,33 | 0,04 | 8 | 65 | 2,4 | 7,5 | 4,8 |
| Gonsé | 13,7 | 37,2 | 49,0 | 1,6 | 0,93 | 0,11 | 8 | 123 | 2,1 | 7,8 | 5,3 |
| Ouagadougou | 8,7 | 4,6 | 86,6 | 0,12 | 0,07 | 0,02 | 4 | 171 | 0,7 | 6,6 | 5,8 |
| <u>Sénégal</u> | | | | | | | | | | | |
| Bambey | 11,3 | 21,5 | 67,2 | 0,6 | 0,3 | 0,02 | 16 | 83,3 | 6,6 | 6,4 | 4,8 |

Dindéresso⁽¹⁾ : sol provenant de Dindéresso et récolté sous *Azelia africana*

Dindéresso⁽²⁾ : sol provenant de Dindéresso et récolté sous *Acacia mangium*

III- Description des Glomales

1- Piégeage des espèces de Glomales

Pour mettre en évidence la diversité des Glomales dans les échantillons de sols de stations de Gonsé et de Dindéresso⁽²⁾ (tableau II), nous avons utilisé la méthode de Morton (1992) et Walker (1992). Elle consiste à cultiver une plante-piège dans les sols de station renfermant des propagules viables (fragments de mycorhizes, spores et hyphes). Les céréales tout comme les espèces végétales à système racinaire de type graminioïde permettent de piéger le maximum de spores dans les échantillons de sols (Johnson *et al.*, 1991 ; Morton *et al.*, 1993). Il est recommandé d'utiliser un substrat de culture déficient en P assimilable et de la vermiculite pour l'aération des échantillons de sols (Schenck & Pérez, 1990 ; Morton *et al.*, 1993). Nous avons utilisé comme plant-piège une variété de maïs « KPJ » (tableau I) et comme substrat pauvre en éléments nutritifs le sol de Ouagadougou (tableau II). Ce sol est mélangé à sec avec de la vermiculite (2 : 1, v/v) puis pasteurisé à l'étuve (80 °C pendant 8 h). L'inoculum est constitué des sols de stations (Gonsé et Dindéresso⁽²⁾) séchés à la température ambiante du laboratoire (24 °C pendant 48 h) et dilué avec le substrat sableux (1 : 1, v/v). Des pots en plastique de 2 litres, lavés et désinfectés avec de l'eau de javel (12° de Cl), ont été remplis à moitié avec le substrat sableux sur lequel 200 ml de l'inoculum y ont été déposés. Les pots ont été ensuite recouverts du substrat sableux. Les graines de maïs désinfectées (tableau I) et rincées abondamment à l'eau distillée stérile ont été semées à raison de 4 graines/pot. Les pots

ont été fermés avec un couvercle sur lequel 2 perforations ont été réalisées : l'une de 2,2 cm de diamètre par laquelle les plants vont émerger à l'extérieur et l'autre de 1,2 cm de diamètre permettant l'arrosage des plants à l'aide d'un entonnoir en plastique. Nous avons adopté 3 répétitions pour chaque sol de stations. Dans les mêmes conditions expérimentales, des pots témoins ont été également réalisés avec de l'inoculum autoclavé afin de vérifier que nos conditions de culture sont exemptes de contaminants. Les pots ont été arrosés avec la solution nutritive de Long & Ashton (Furlan,1981) sans phosphore diluée au 1/10 et dont la composition pour 1 litre d'eau distillée est la suivante : 0,4 g de KNO_3 ; 0,35 g de K_2SO_4 ; 0,9 g de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 4 H_2O ; 0,5 g de MgSO_4 , 7 H_2O et 1 ml d'une solution d'oligo-éléments [2,25 mg de MnSO_4 , 4 H_2O ; 0,25 mg de CuSO_4 , 5 H_2O ; 0,3 mg de ZnSO_4 , 7 H_2O ; 3 mg de H_3BO_3 ; 4 ml de FeEDTA à 13 % et 0,088 mg de $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$, 4 H_2O dans 1 litre d'eau distillée]. Les pots ont été disposés dans une chambre de culture (photopériode de 16 h, température jour/nuit de 35 °C/25 °C, humidité relative de 60-70 %, intensité lumineuse maximale de 60 Watts.m⁻²). Lorsque les plants ont commencé à jaunir, un complément de 30 ppm d'azote a été apporté sous forme de NH_4NO_3 une fois tous les 15 jours (Brundrett *et al.*, 1993). Après 1 semaine de culture, la perforation d'où émergent les plants a été rendue étanche avec du coton cardé stérile. Au bout de 4 mois de culture les racines de maïs ont été récoltées et le substrat de culture séché à la température du laboratoire et conservé à 4 °C. La mycorrhization des plants a été vérifiée après un traitement au KOH (10 % pendant 30 mn) et une coloration au bleu trypan dans du lactophénol (Phillips & Hayman, 1970). Les spores ont été récoltées après un tamisage humide du sol, puis séparées des débris et des particules de sol sur un gradient de saccharose.

2- Séparation des spores par tamisage humide

Elle a été effectuée suivant la méthode décrite par Gerdemann & Nicolson (1963). Un échantillon de 100 g de sol sec provenant des cultures en pots a été mis en suspension dans 500 ml d'eau courante et laissé à décanter pendant quelques secondes. La suspension a été versée sur 3 tamis superposés à mailles décroissantes (500-200-50 μm). Les grosses particules de sol et les débris végétaux se déposent sur le tamis de 500 μm . Le maximum de spores est retenu sur le tamis de 50 μm . Les spores retenues sur les tamis de 200 μm et 50 μm ont été mises en suspension dans de l'eau distillée.

3- Séparation des spores sur gradient de saccharose

La suspension sporale de chaque fraction a été centrifugée sur un gradient de saccharose (20 % et 60 %, w/v) afin de concentrer les spores et de réduire les particules de sols et les fragments de racines (Tommerup, 1992). Un gradient de viscosité est créé en injectant au fond de chaque tube, à l'aide d'une seringue, d'abord 20 ml de la solution de saccharose à 20 % puis 20 ml de la solution de saccharose à 60 % et enfin 30 ml de la suspension sporale. Les tubes ont été centrifugés à 2 000 tours.mn⁻¹ pendant 5 mn. Cette méthode de centrifugation sur gradient de concentrations est la meilleure qui permet de récolter le maximum de spores avec très peu de débris (Khan, 1999). Les spores ont été récoltées à l'aide d'une pipette Pasteur et déposées dans une fiole maintenue à la température de la glace fondante. Les spores ont été déposées sur le tamis de 50 µm, rincées d'abord avec de l'eau distillée refroidie à 4 °C puis avec une solution physiologique de Ringer additionnée d'antibiotique ayant la composition suivante : 6 g de NaCl ; 0,1 g de KCl ; 0,1 g de CaCl₂, 2H₂O ; 0,2 g de streptomycine ; 0,1 g de gentamycine ; 2 g de chloramine T dans 1 000 ml d'eau distillée (Furlan, 1981). Les spores sont mises en suspension dans 100 ml de cette solution physiologique et sont conservées à 4 °C.

4- Identification des spores formant les Glomales

Des spores ainsi récoltées ont été examinées sous une loupe binoculaire, séparées selon leur couleur, leur forme et certaines structures caractéristiques (sac sporifère, bouclier de germination, bulbe suspenseur, ...). Chaque type de spores a été monté sur lame dans le milieu PVLG (1,66 g de polyvinylalcool, 10 ml d'acide lactique et 1 ml glycérol dans 10 ml d'eau distillée) (Omar *et al.*, 1979) sans coloration préalable ou après coloration au bleu coton lactophénol ou au réactif Melzer (Josserant, 1983). Les observations ont été effectuées au microscope photonique (Optiphot de Nikon) puis photographiées. L'identification des spores a été réalisée sur des examens de spécimens, des descriptions originales proposées par Schenck & Pérez (1987) et la comparaison des spécimens avec ceux de l'herbier national de mycologie d'Ottawa (Canada).

5- Dénombrement et viabilité des spores

La suspension sporale est mise en agitation et 5 ml sont déposés dans une boîte de Petri dont la surface est quadrillée pour faciliter le comptage des spores. Chaque type de spore est reconnu et compté au moyen de la loupe binoculaire. Le nombre moyen de spores est exprimé pour 100 g de sol sec. L'abondance relative des spores est déterminée (Johnson *et al.*, 1991) comme suit : $100 \times [\text{nombre total de spores observées d'une espèce dans tous les sites} / \text{nombre total de spores observées dans tous les sites}]$. L'opération est effectuée 3 fois pour chaque répétition. La viabilité des spores est déterminée au moins avec 100 spores selon la méthode de coloration vitale au MTT sigma (diphényl-2,5 tétrazolium bromure : $C_8H_{16}N_5SBr$) décrite par An & Hendrix (1988). Les spores viables sont colorées en brun foncé. Le comptage des spores viables est renouvelé 2 fois pour chaque type de spores.

6- Culture monosporale et obtention des inoculums

Les différents types de spores des CMA récoltés ont été cultivés séparément dans des pots en plastique contenant le sol sableux (§ III-1). Chaque type de spore, bien identifié, a été réassocié au système racinaire du sorgho, du maïs ou du mil pour initier des cultures monosporales, c'est-à-dire une culture contenant une seule espèce de CMA. L'inoculation des plants a été réalisée en apportant environ 50 spores de chaque champignon sur la racine des graines prégermées au moment du repiquage dans les pots. Pour chaque espèce de CMA, 5 répétitions ont été adoptées avec des pots témoins non inoculés. Les pots sont arrosés à la capacité au champ avec la solution de Long & Ashton et disposés dans une chambre de culture (§ I). Après 4 mois de culture, des infections racinaires ont été observées avec une sporulation massive dans les pots. Les plants ont été décapités et le substrat de culture de chaque pot, contenant des racines découpées en fragments de 1 cm à 2 cm, est récolté, séché à la température du laboratoire, ensaché et conservé à 4 °C.

IV- Préparation des inoculums

1- Les champignons mycorhiziens utilisés

Au total 5 espèces de CMA ont été utilisées (tableau III) :

- Les espèces de *Glomus aggregatum* (isolat IR 27) et de *Glomus manihotis* (isolat IR 15) isolées dans la plantation d'*Acacia mangium* à Dindéresso au Sud-Ouest du Burkina Faso ;

- Les espèces *Acaulospora spinosa* (isolat FL 257-2), *Glomus intraradices* (isolat 89-30-14) et *Glomus mosseae* (isolat 92-07-21) utilisées comme CMA de référence ont été gracieusement fournies par les Drs J. Morton (INVAM, USA) et V. Furlan (Agriculture Canada) (tableau III).

Tableau III : Les espèces de CMA utilisées et leurs origines

| Espèces de champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) | Origines |
|---|-------------------------------------|
| <i>Glomus aggregatum</i> (isolat IR 27) Schenck & Smith emend. Koske | Burkina Faso |
| <i>Glomus manihotis</i> (isolat IR 15) Howeler, Sieverding & Schenck | Burkina Faso |
| <i>Acaulospora spinosa</i> (isolat FL 257-2) Walker & Trappe | Dr. J. Morton (INVAM, USA) |
| <i>Glomus intraradices</i> (isolat 89-30-14) Schenck & Smith | Dr. V. Furlan (Agriculture, Canada) |
| <i>Glomus mosseae</i> (isolat 92-07-21) (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe | Dr. V. Furlan (Agriculture, Canada) |

2- Production d'inoculum

L'inoculum est obtenu dans les conditions décrites au § III-6. Il est composé d'un mélange de sable (substrat de culture) et de propagules viables (fragments de racines mycorhizées, de spores et d'hyphes du CMA). L'inoculation consiste à enfouir dans le substrat de culture 15-20 g de ce mélange (inoculum) ou 0,9 g de racines mycorhizées à 5-10 cm de profondeur lors de la transplantation. Les plants non inoculés (témoins) ont reçu la même quantité d'inoculum autoclavé (120 °C pendant 20 mn), et 2 ou 10 ml de filtrat bactérien (inoculum filtré sur du papier Whatman N°1).

3- Détermination du nombre de propagules viables dans les inoculums

La densité de propagules (spores, fragments de racines mycorhizées, hyphes de CMA) viables dans chaque inoculum a été déterminée par la méthode du Nombre le plus Probable « Most Probable Number ». La méthode consiste à réaliser une série de dilutions successives au $\frac{1}{4}$ des inoculums avec un substrat de culture sableux stérilisé. L'inoculum dilué est reparti dans des pots en plastiques (250 ml) préalablement lavés et désinfectés avec de l'eau de javel (12° de Cl).

Les inoculums sont obtenus à partir des substrats de cultures des différentes espèces de CMA (tableau III), séchés à la température du laboratoire et tamisés (5 mm de maille), constituant ainsi le substrat A. Le substrat servant à diluer les inoculums est le sol sableux de Ouagadougou (tableau II), autoclavé (120°C pendant 1 h), complètement séché et tamisé (5 mm de maille) : c'est le substrat B.

On repartit d'abord 150 g du substrat B au fond de chaque pot plastique.

La méthode des dilutions des inoculums au $\frac{1}{4}$ consiste à peser 350 g de substrat A et à repartir 50 g de ce substrat dans 5 pots : c'est la dilution de départ 4^0 . De cette quantité du substrat A restante, on prélève 85 g à bien mélanger avec 255 g de substrat B. Ce mélange est réparti à raison de 50 g dans 5 pots correspondant à la dilution 4^{-1} . Ensuite on prélève 85 g de cette dilution restante qui sont bien mélangés avec 255 g de substrat B et 50 g de ce mélange sont repartis dans 5 pots correspondant à la dilution 4^{-2} . A partir de cette dilution, on prépare des dilutions de 4 en 4 jusqu'à la dilution 4^{-9} .

Une fois la série des dilutions terminée (avec 5 répétitions par dilution), on recouvre les substrats dilués dans chaque pot avec 50 g de substrat B. Dans chaque pot on sème 5 graines de mil préalablement désinfectées (§ I). Les pots sont disposés dans une chambre de culture (§ I). Au bout de 4 mois de culture, les racines de chaque pot sont découpées et traitées au KOH à 10 % et au bleu trypan suivant la méthode de Phillips & Hayman (1970) pour compter le nombre des pots infectés (+) ou non (-) pour chaque dilution.

Le nombre N de propagules viables dans les 50 g d'inoculum est donné par l'équation suivante :

$$\log N = x \log a - K \Rightarrow N = a^x \cdot 10^{-K} \quad \text{et } y = s - x$$

x = nombre total de pots infectés/Nombre de répétitions = Nombre total de pots infectés/5

s = nombre de niveaux de dilutions (y compris la dilution de départ 4^0) = 10

a = le facteur de dilution = 4

La valeur de x ou de y permet de déterminer la valeur K qui est lue sur la table suivante dans le cas d'une dilution au $\frac{1}{4}$ (Fischer & Yates, 1970 *In* Sieverding, 1991) :

| x | Valeur de K | Y | Valeur de K |
|-----|---------------|-----|---------------|
| 0,4 | 0,707 | 3,5 | 0,550 |
| 0,6 | 0,618 | 3,0 | 0,548 |
| 0,8 | 0,577 | 2,5 | 0,545 |
| 1,0 | 0,559 | 2,0 | 0,537 |
| 1,5 | 0,555 | 1,5 | 0,522 |
| 2,0 | 0,553 | 1,0 | 0,488 |
| 2,5 | 0,552 | 0,8 | 0,464 |
| | | 0,6 | 0,431 |
| | | 0,4 | 0,375 |

$x > 2,5$ ou $y > 3,5 \Rightarrow$ la valeur de $K = 0,552$.

V- Fertilisation avec des phosphates naturels

Nous avons utilisé une seule forme de phosphate naturel. Il s'agit du phosphate naturel du Burkina Faso. Ce phosphate naturel tricalcique est originaire du gisement de Kodjari (province de la Tapoa, Burkina Faso). Il est utilisé sous sa forme pulvérulente (90 % du produit passent à travers un tamis de 90 μm de maille) connu sous le nom de phosphate naturel de Kodjari (PNK) ou Burkina phosphate (BP à 12 % de P_2O_5 avec 0,03 % de solubilité dans l'eau). Il est actuellement commercialisé pour la production agricole (Lompo, 1993).

Cinq doses de BP ont été testées chez les plants cultivés en sols alcalin et acide : 0,00 ; 0,31 ; 0,62 ; 1,25 ; 2,50 et 5,00 g de $\text{P} \cdot \text{kg}^{-1}$ de sol correspondant respectivement à 0 ; 775 ; 1 550 ; 3 125 ; 6 250 et 12 500 kg de $\text{P} \cdot \text{ha}^{-1}$ sur 30 cm de profondeur pour le cas des sols sableux (1 ha de sol pèse environ $2,5 \cdot 10^6$ kg). Ces doses correspondent respectivement à des

apports de 0,00 ; 5,92 ; 11,83 ; 23,86 ; 47,72 et 95,43 g de BP.kg⁻¹ de sol. Ces différentes doses de BP ont été mélangées avec le sol de Dindéresso⁽¹⁾ autoclavé (§ II). Le mélange a été distribué dans des sachets en polyéthylène non perforés à raison de 2,2 kg (poids du sol dans un sachet).

La composition physico-chimique du BP est donnée dans le tableau IV.

Tableau IV : Composition physico-chimique du phosphate naturel de Kodjari (Office Fédéral de Géosciences et des Ressources Minérale de Hannovre, Allemagne)

| SiO ₂ (%) | TiO ₂ (%) | Al ₂ O ₃ (%) | Fe ₂ O ₃ (%) | MnO (%) | MgO (%) | CaO (%) | Na ₂ O (%) | K ₂ O (%) | P ₂ O ₅ (%) | SO ₃ (%) |
|-------------------------|-------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------------------|------------------------|
| 23,47 | 0,20 | 4,23 | 2,98 | 0,05 | 0,18 | 34,39 | 0,19 | 0,53 | 27,59 | 0,06 |
| F (%) | CO ₂ (%) | Cd (ppm) | Hg (ppb) | As (ppm) | Cu (ppm) | Mo (ppm) | Zn (ppm) | Co (ppm) | Apatite (%) | Quartz (%) |
| 2,64 | 1,94 | 2,80 | 51 | 8,4 | 10 | 4 | 12 | 11 | 62 | 20 |

VI- Dispositifs expérimentaux

Tous les essais de mycorhization contrôlée réalisés au Burkina Faso ont été conduits en pépinière sous un abri extérieur à la température et lumière ambiantes (température maximale jour/nuit de 35 °C/25 °C, humidité relative de 16-89 %, photopériode d'environ 12 h, intensité lumineuse maximale de 196 Watts.m⁻²). Les substrats de culture ont été autoclavés (§ II) et les graines des fruitiers ont été germées suivant la méthode décrite au § I. Les plants cultivés dans des sachets en polyéthylène ont été disposés dans l'abri sur des châssis à environ 30 cm du sol.

1- Dépendance mycorhizienne (DM) de fruitiers

Cette étude consiste à étudier la DM de trois fruitiers du Burkina Faso à l'inoculation avec cinq CMA puis à comparer leur DM à celle de fruitiers du Sénégal (tableau I).

□ Cinq espèces de CMA (*A. spinosa*, *G. aggregatum*, *G. intraradices*, *G. manihotis* et *G. mosseae*) (tableau III) ont été testées sur les 3 arbres fruitiers du Burkina Faso (*P. biglobosa*,

T. indica et *Z. mauritiana*) (tableau I) et cultivés dans le sol stérilisé de Dindéresso⁽¹⁾ (tableau II). L'inoculation a consisté à apporter 20 g d'inoculum en poids sec par plant. Les plants témoins ont reçu chacun la même quantité d'inoculum autoclavé (§ IV 2).

Les sachets en plastique sont disposés dans l'abri suivant un dispositif factoriel à 2 facteurs (Inoculation et Arbres fruitiers). Le facteur « Inoculation » est à 6 niveaux (5 CMA et 1 témoin non inoculé) et le facteur « Arbres fruitiers » à 3 niveaux (*P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*). Ce dispositif complètement randomisé comprend 18 traitements (6 CMA x 3 arbres) avec 12 répétitions pour chaque traitement. Cet essai comporte donc 216 plants au total. Les plants ont été arrosés à la capacité au champ pendant 2 mois au Burkina Faso.

□ Nous avons ensuite comparé la DM de 13 arbres fruitiers du Sénégal (*A. africana*, *A. digitata*, *A. senegalensis*, *A. occidentale*, *B. aegyptiaca*, *C. pinnata*, *D. guineense*, *P. biglobosa*, *L. heudelotii*, *S. birrea*, *S. senegalensis*, *T. indica* et *Z. mauritiana*) (tableau I) inoculés ou non avec 2 CMA (*G. aggregatum* et *G. intraradices*) (tableau III) et cultivés dans le sol stérilisé de Bambey au Sénégal (tableau II). L'inoculation a consisté à apporter 20 g d'inoculum par plant et les témoins ont reçu la même quantité d'inoculum autoclavé (§ IV 2).

Cette expérience a été conduite dans les conditions naturelles au Sénégal (photopériode de 12 h, température moyenne du jour de 30 °C) suivant un dispositif factoriel à 2 facteurs (Arbres fruitiers x Inoculation). Le facteur « Arbres » est à 13 niveaux et le facteur « Inoculation » à 3 niveaux (2 CMA et 1 témoin). Ce dispositif totalement randomisé comporte 39 traitements avec 10 répétitions pour chaque traitement, soit un total de 390 plants. Les plants ont été arrosés à la capacité au champ pendant 3 mois.

2- Utilisation du Burkina phosphate (BP) chez deux espèces d'arbres

Nous avons testé 5 doses de BP chez des plants de *Faidherbia albida* et *Ziziphus mauritiana* mycorhizés ou non et cultivés dans un sol alcalin ou acidifié avec de la tourbe. Tous ces essais ont été réalisés au Burkina Faso et les plants ont été disposés dans l'abri extérieur (§ VI).

2-1- Effet du BP sur *Faidherbia albida* associée à des CMA

Cet essai comporte 2 expériences sur de jeunes plants de *F. albida* fertilisés ou non avec des doses de BP et cultivés dans le sol stérilisé de Dindéresso⁽¹⁾ à pH alcalin (tableau II) :

→ **Effet du BP sur de jeunes *F. albida* en présence ou non de mycorhizes** : dans cette expérience, 3 doses de BP (0,00 ; 2,50 et 5,00 g de P.kg⁻¹ de sol) ont été testées. L'inoculation a consisté à apporter 0,9 g en poids frais de racines de sorgho colonisées avec *Glomus aggregatum* par plant et cultivé dans le sol de Dindéresso⁽¹⁾ (§ II). Les traitements pour chaque dose de BP comprenaient des témoins non inoculés et des plants inoculés. Tous les plants témoins ont reçu la même quantité d'inoculum et 2 ml d'eau de lavage de l'inoculum (§ IV 2).

Nous avons adopté un dispositif expérimental de type factoriel à 2 facteurs (doses de BP et inoculation). Le facteur « doses de BP » comprend 3 niveaux (2 doses de BP et 1 témoin non fertilisé) et le facteur « inoculation » 2 niveaux (*G. aggregatum* et 1 témoin non inoculé). Chacun des 6 traitements (3 doses x 2 CMA) a été répété 11 fois, soit un total de 66 plants. L'essai a été conduit pendant 10 semaines dans l'abri extérieur (§ VI).

→ **Effets du BP et des CMA sur la croissance et nutrition minérale des plants de *F. albida* en sol alcalin** : les plants ont été inoculés avec *Glomus aggregatum* ou *Glomus manihotis* et cultivés dans le sol de Dindéresso⁽¹⁾ (§ II) auquel 5 doses de BP ont été apportées : 0,00 ; 0,31 ; 0,62 ; 1,25 et 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol. L'inoculation a consisté à apporter 15 g en poids sec de racines de maïs colonisées avec *Glomus aggregatum* ou avec *Glomus manihotis* par plant. Les plants témoins ont reçu la même quantité d'inoculum autoclavé et 2 ml de filtrat bactérien (§ IV 2).

L'expérience a consisté à des apports de 5 doses de BP dans une combinaison factorielle avec 3 traitements de CMA (*G. aggregatum*, *G. manihotis* et témoins non inoculés) complètement randomisés. L'essai comporte 15 traitements (5 doses x 3 CMA) avec 15 répétitions par traitement pour un total de 225 plants. Les plants, disposés dans l'abri (§ VI), ont été arrosés à leur capacité au champ pendant 9 semaines.

2-2- Mycorhizes et acidité du sol sur l'utilisation du BP chez *Z. mauritiana*

Deux expériences ont été conduites afin d'étudier les effets des CMA sur l'utilisation du BP chez des plants de jujubiers (*Z. mauritiana*) cultivés dans un sol alcalin et dans le même sol acidifié avec de la tourbe. Dans ces deux essais, les plants ont été inoculés avec 20 g d'inoculum de *Glomus manihotis* et ont reçu 5 doses de BP (0,00 ; 0,31 ; 0,62 ; 1,25 et 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol). Les jujubiers non inoculés ont reçu la même quantité d'inoculum autoclavé et 2 ml d'eau de lavage de l'inoculum (§ IV 2).

→ **Influence du BP et des MVA sur la croissance et la nutrition minérale du jujubier en sol alcalin** : dans cette expérience, le sol de Dindéresso⁽¹⁾ à pH (mélange sol/eau, 1 : 2) de 7,4 (§ II) a été utilisé. L'inoculation des plants a consisté à apporter 20 g d'inoculum de *G. manihotis* associé aux racines de mil par pot (§ III- 6). Le dispositif expérimental est de type factoriel à 2 facteurs : le facteur « Inoculation » comporte 2 niveaux (*G. manihotis* et 1 témoin non inoculé) et le facteur « Fertilisation » à 5 niveaux (4 doses de BP et 1 témoin non fertilisé). Nous avons adopté une randomisation totale des 10 traitements avec 12 répétitions par traitement, soit un total de 120 plants. L'essai a été conduit dans l'abri extérieur (§ VI) pendant 4 mois.

→ **Réponse du jujubier à la mycorhization et aux apports du BP dans un sol acidifié avec de la tourbe** : nous avons utilisé le sol de Dindéresso⁽¹⁾ (pH_{eau} 7,4) acidifié à pH_{eau} de 5,0 à l'aide de la tourbe (provenance Allemagne, pH_{eau} 3,56 ; matière organique 36 % et N total 0,4 %). Pour ce faire, le sol de Dindéresso (pH_{eau} 7,4) a été mélangé avec la tourbe (3 : 1, v/v). Les 5 doses de BP ont été mélangées au sol et les plants ont été inoculés avec *G. manihotis* comme précédemment. Le dispositif est également identique que précédemment et les plants ont duré 4 mois dans l'abri.

3- Mycorhizes et tolérance à un stress hydrique chez les fruitiers

Le sol de Dindéresso⁽¹⁾ (tableau II) et des pots en aluminium (51 cm x 17 cm) ont été utilisés pour réaliser cette expérience. Les couvercles en aluminium utilisés pour minimiser l'évaporation du sol possèdent une perforation permettant l'émergence des plants. Les pots ont

été inoculés avec 15 g d'inoculum obtenu avec une culture de *Glomus aggregatum* associée au mil (§ III- 6). Les fruitiers non inoculés ont reçu la même quantité d'inoculum autoclavé et 10 ml de l'inoculum fongique filtré sur papier Whatman N°1 (§ IV 2).

Les graines de *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* ont été prétraitées et germées suivant la méthode adoptée au § I. Afin d'estimer la quantité d'eau perdue par évaporation du sol dans chaque pot, un traitement supplémentaire de 10 pots non semés et non inoculés a été réalisé.

Les pots sont munis d'un dispositif de drainage permettant de déterminer la capacité au champ. La méthode utilisée pour appliquer le stress hydrique consiste à (i) déterminer le poids du pot plein de sol sec (P_1), (ii) arroser ensuite le sol jusqu'à saturation, (iii) laisser ressuer le sol pendant 48 h, (iv) peser à nouveau le pot (P_2). La différence $P_2 - P_1$ donne la quantité d'eau correspondant à la capacité au champ. Le contenu en eau du sol (CES) de tous les pots a été maintenu à la capacité au champ jusqu'au début du 2^{ème} mois. Ensuite, la moitié des plants de chaque traitement a été maintenue à cette capacité au champ (régime d'arrosage normal) et l'autre moitié soumise à un régime de stress hydrique consistant à une réduction du CES de 12 % (régime de stress hydrique). A cette valeur du CES, nous avons noté un flétrissement des plants en particulier chez *Z. mauritiana*. La quantité d'eau permettant d'atteindre 12 % de la capacité au champ est $P_3 = 0,12 \times (P_2 - P_1)$ et le poids total des pots soumis au stress hydrique est donc $P_4 = P_1 + P_3$. La contrainte hydrique a été maintenue par un contrôle quotidien de P_3 en arrosant avec de l'eau courante sans apport d'éléments nutritifs.

Le dispositif expérimental de cet essai est de type factoriel à 3 facteurs : 4 arbres fruitiers x 2 champignons (*G. aggregatum* et témoin) x 2 régimes d'arrosage (normal et stress hydrique). Chacun des 16 traitements est répété 10 fois en randomisation totale, soit un total de 160 plants. Les pots ont été disposés dans l'abri extérieur (§ VI) pendant 16 semaines après l'application du stress hydrique.

VII- Paramètres mesurés

1- Variables de croissance

Nous avons mesuré comme variables de croissance la hauteur de la tige, le diamètre au collet, la masse sèche des tiges et celle des racines, la masse sèche totale des plants et le rapport de la masse sèche des racines/la masse sèche des tiges. La masse sèche du matériel

végétal ou biomasse totale a été déterminée après un séchage dans une étuve pendant 6 jours à 70 °C. La croissance relative ou la variation de croissance (CR) due à l'inoculation mycorhizienne et la dépendance mycorhizienne (DM) de chaque plant ont été déterminées selon un mode de calcul proposé respectivement par Chulan & Martin (1992) et Planchette *et al.* (1983 b) :

$$\rightarrow CR (\%) = 100 \times [(masse\ sèche\ des\ plants\ inoculés - masse\ sèche\ des\ plants\ non\ inoculés) / (masse\ sèche\ des\ plants\ non\ inoculés)].$$

$$\rightarrow DM (\%) = 100 \times [(masse\ sèche\ des\ plants\ inoculés - masse\ sèche\ des\ plants\ non\ inoculés) / (masse\ sèche\ des\ plants\ inoculés)].$$

Nous avons aussi mesuré la longueur et la densité des poils absorbants chez les 3 fruitiers provenant du Burkina Faso *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*. Pour chaque traitement non inoculé, nous avons prélevé au hasard 3 plants et pour chaque plant le nombre et la longueur des poils des racines latérales ont été déterminés. Un échantillon de 100 fragments de racines latérales (environ 1 cm de longueur) a été conservé dans un mélange d'eau et de glycérine (1 : 1, v/v) et monté entre lame et lamelle pour l'estimation de ces 2 variables au microscope (X 40) suivant la méthode de Mc Gonigle *et al.* (1990). Le nombre des poils absorbants/mm de longueur racinaire est compté sur un seul côté de la racine latérale. Ce nombre est multiplié par 2 pour donner une estimation du nombre des poils absorbants/mm sur les 2 côtés de la racine. Pour l'estimation de la longueur des poils absorbants/mm de longueur de racine, les mesures ont été réalisées sur des poils absorbants émergeant de la surface de la racine à l'aide d'un microscope muni d'un micromètre.

Pour l'étude des effets de CMA sur la tolérance à un stress hydrique, les variables suivantes ont été mesurées en plus des variables précédemment déterminées. La surface foliaire a été déterminée sur un échantillon de 3 plants pris au hasard par traitement à l'aide d'un surfaceur au laboratoire d'Ecologie à l'IRD (Dakar, Sénégal). La consommation en eau, l'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) et l'indice de résistance au stress hydrique (IRS) ont été

également déterminée suivant les formules de Guehl *et al.* (1995) et de Fischer & Maurer (1978) respectivement.

→ EUE ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ d'eau) = masse sèche totale des plants/consommation en eau

→ IRS = masse sèche des plants stressés/masse sèche des plants non stressés

La consommation en eau chez chaque plant est obtenue en faisant la différence entre la quantité d'eau totale perdue dans chaque pot et la quantité d'eau moyenne évaporée du sol à la fin de l'expérience. La quantité d'eau évaporée par le sol a été déterminée à partir des 10 pots non semés et non inoculés dans les mêmes conditions expérimentales.

2- Taux de mycorhization des racines

2-1- Echantillonnage des racines mycorhizées

Le système racinaire de chaque plant est soigneusement lavé à l'eau courante pour séparer les racines des plants du substrat de culture. Les racines latérales sont séparées de la racine principale. Elles sont prélevées au hasard et le poids frais de ces échantillons de racines est déterminé avant d'évaluer le taux de mycorhization. Nous avons ensuite déterminé les poids frais et sec des racines latérales restantes et de la racine principale. Nous en avons déduit, par extrapolation, le poids sec des racines latérales prélevées.

2-2- Coloration des racines échantillonnées

Les racines de chaque fruitier sont traitées avec du KOH à 10 % (w/v) et incubées dans une étuve à 80° C pendant 1 h 30 mn. Le KOH est renouvelé toutes les 30 mn. Il est éliminé après plusieurs rinçages à l'eau courante. Les racines sont ensuite éclaircies pendant 1 mn avec de l'eau de javel (Cl à 48°) diluée dans de l'eau courante (1 : 2, v/v). Les racines sont rincées plusieurs fois à l'eau courante puis dans de l'acide chlorhydrique (5 ml de HCl à 37 % dans 200 ml d'eau distillée). Elles sont ensuite colorées au bleu trypan dans un mélange composé d'acide lactique, de glycérine et d'eau distillée (0,6 : 400 : 400 : 400, w/v/v/v) à 80° C. Les racines sont enfin rincées abondamment à l'eau courante pour éliminer l'excès de colorant.

2-3- Evaluation du taux de mycorhization

Les racines colorées sont découpées en fragments d'environ 1 cm de longueur. Elles sont prélevées au hasard et déposées sur du papier filtre pour éliminer l'excès d'eau avant d'être montées par groupe de 10 fragments dans du glycérol entre lame et lamelle (Kormanik & Mc Graw, 1982). Pour chaque plant, la fréquence des racines colonisées (F %), et l'intensité de colonisation (I %) qui exprime la longueur des racines colonisées dans chaque fragment sont évaluées sur 100 fragments examinés au microscope à fond clair (X 40). Le pourcentage de colonisation est déterminé en notant la présence (+) ou l'absence (-) d'infections du CMA dans chaque fragment racinaire et pour tous les 100 fragments observés.

$$F (\%) = 100 \times [\text{Nombre de fragments colonisés} / \text{Nombre total de fragments observés}]$$

$$I (\%) = 100 \times [\text{Longueur de segments de 1 cm colonisés} / \text{Longueur totale de segments observés}]$$

De ces 2 variables, l'intensité de la mycorhization est la variable la plus importante car elle intègre non seulement la fréquence des racines mycorhizées mais elle quantifie la masse du CMA dans la racine.

3- Analyses chimiques des végétaux

Pour chaque plant et par espèce fruitière la partie aérienne (tiges et feuilles), séchée à l'étude (70 °C pendant 6 jours), a été finement broyée pour la détermination de la concentration en azote (N), calcium (Ca), phosphore (P), potassium (K) et magnésium (Mg) dans les tiges feuillées des plants mycorhizés et non mycorhizés.

Pour doser l'azote total dans les plants, la minéralisation est effectuée selon la méthode de Kjeldahl. La poudre végétale est minéralisée dans un mélange contenant de l'acide sulfurique, de l'acide salicylique et d'un catalyseur au sélénium chauffé à 400 °C au moyen d'un digesteur TETACOR. L'azote ammoniacal formé est distillé, lequel est absorbé dans une solution d'acide borique. L'azote est ensuite quantitativement déterminé par colorimétrie dans un auto-analyseur TECHNICON AAI (IFDC/ICRISAT, Niger).

Pour le dosage du phosphore total, la minéralisation de la poudre végétale est effectuée dans un mélange d'acide nitrique, d'acide sulfurique et d'acide perchlorique chauffé à 140 °C. En milieu acide, les ions orthophosphoriques forment avec les ions molybdiques un

complexe dont la réduction par l'acide ascorbique conduit à la formation d'une solution de couleur bleue. La densité optique de cette solution lue au spectrophotomètre est fonction des ions orthophosphoriques initialement présents dans la solution (Murphy & Riley, 1962 ; John, 1970). Cette densité optique est comparée avec la densité optique de solutions étalons.

Le calcium (Ca), le potassium (K) et le magnésium (Mg) totaux sont déterminés à partir de la solution obtenue après minéralisation de la poudre végétale pour le dosage du phosphore (P). Après une dilution appropriée on fait passer la solution au spectrophotomètre d'absorption atomique. En comparant les valeurs lues au spectrophotomètre avec celles des solutions étalons, l'appareil détermine directement le taux de Ca, K ou Mg dans la solution des échantillons de végétaux utilisés.

Ces analyses minérales ont été réalisées au laboratoire d'Ecologie de l'Université de Ouagadougou (Burkina Faso) et à l'IFDC/ICRISAT de Niamey (Niger).

VIII- Analyses statistiques des données

Les variables mesurées ont été soumises à une analyse de variance (test de Fischer) pour les effets simples des facteurs étudiés (espèces ligneuses, inoculation avec de CMA, phosphates naturels, régime d'arrosage) et ceux des interactions entre ces facteurs considérés dans nos différents essais. Nous avons utilisé le test de Newman Keuls (au seuil de probabilité $p = 5 \%$) avec le logiciel Stat-ITCF pour les comparaisons des moyennes dans le cas où un effet significatif ($p < 5 \%$) ou hautement significatif ($p < 1 \%$) des facteurs considérés a été mis en évidence suivant les différentes expériences (Beaux *et al.*, 1991 ; ITCF, 1991).

CHAPITRE III

RESULTATS ET DISCUSSION

I- Diversité et abondance relative des Glomales dans des sols du Burkina Faso

Les différentes espèces de Glomales isolées et identifiées dans les sols de plantations de Gonsé et de Dindéresso sont présentées dans le tableau V. Les échantillons de sols de ces deux plantations situées respectivement au Nord (Gonsé) et au Sud (Dindéresso) au Burkina Faso contiennent des espèces de Glomales. Sept espèces de CMA des genres *Acaulospora* (Acaulosporacées), *Gigaspora* (Gigasporacées), *Glomus* (Glomacées) et *Scutellospora* (Gigasporacées) ont été identifiées, deux autres espèces non identifiées appartiennent au genre *Glomus* (*Glomus* sp.1 et sp.2) et une autre non identifiée au genre *Scutellospora* (*Scutellospora* sp.) pour un total de 10 espèces de Glomales (tableau V).

Tableau V : Identité, dénombrement, abondance relative et viabilité des spores de CMA dans les sols de Dindéresso et de Gonsé

| Glomales | Numéro d'herbier | Localité | Nombre moyen de spores * (100 g de sol sec) | Abondance relative (%) | Viabilité de spores (%) |
|-------------------------------|------------------|------------|---|------------------------|-------------------------|
| GLOMINEES | | | | | |
| Acaulosporacées : | | | | | |
| <i>Acaulospora delicata</i> | IR 2 | Dindéresso | 109,6 c | 6,7 c | 21,0 b |
| <i>Acaulospora delicata</i> | IR 16 | Gonsé | 99,3 c | | 2,6 b |
| Glomacées : | | | | | |
| <i>Glomus aggregatum</i> | IR 27 | Dindéresso | 1 250,6 a | 61,8 a | 83,3 a |
| <i>Glomus aggregatum</i> | IR 10 | Gonsé | 674,0 b | | 63,0 a |
| <i>Glomus geosporum</i> | IR 18 | Gonsé | 79,6 c | 2,5 c | nd |
| <i>Glomus lamellosum</i> | IR 25 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| <i>Glomus manihotis</i> | IR 15 | Dindéresso | 613,3 b | 19,7 b | 75,6 a |
| <i>Glomus</i> sp. 1 | IR 5 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| <i>Glomus</i> sp. 1 | IR 11 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| GIGASPORINEES | | | | | |
| Gigasporacées : | | | | | |
| <i>Gigaspora margarita</i> | IR 4 | Dindéresso | 109,0 c | 3,5 c | 60,3 a |
| <i>Scutellospora gregaria</i> | IR 9 | Dindéresso | 60,3 c | 2,6 c | nd |
| <i>Scutellospora gregaria</i> | IR 90 | Gonsé | 23,0 d | | nd |
| <i>Scutellospora</i> sp. | IR 4 | Dindéresso | 93,3 c | 2,9 c | 12,0 b |
| Nombre total d'espèces | 10 | | | | |
| Nombre de spores | | Dindéresso | 2 236,1 | | |
| | | Gonsé | 875,9 | | |
| Nombre total de spores | | | 3 112,0 | | |

Chaque valeur représente la moyenne de 3 répétitions

* Les valeurs sont transformées avec la fonction logx

Les valeurs ayant une même lettre en commun dans chaque colonne ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman Keuls au seuil de 5 %, nd : non déterminé.

La planche I montre des photos des différentes espèces de Glomales identifiées dans les 2 stations au Burkina Faso (Gonsé et Dindéresso) en mettant l'accent sur leurs caractères morphologiques, structuraux et les variations de leurs couches pariétales. Elles ont été récoltées dans des échantillons de ces sols après une culture de maïs en pots (photo 1).

Quatre espèces de Glomales ont été identifiées à Gonsé : *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss (photos 9 et 10), *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske (photos 6 et 7), *Glomus geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker (photo 5) et *Scutellospora gregaria* (Schenck & Nicolson) Walker & Sanders emend. Koske & Walker (photo 12).

Dans le sol de Dindéresso, six espèces ont été identifiées : *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss (photos 9 et 10), *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske (photos 6 et 7), *Glomus lamellosum* Dalpé, Koske & Tews (photo 8), *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck (photos 2, 3 et 4), *Gigaspora margarita* Becker & Hall (photo 11) et *Scutellospora gregaria* (Schenck & Nicolson) Walker & Sanders emend. Koske & Walker (photo 12). Les trois autres espèces non identifiées, *Scutellospora* sp. (photo 13), *Glomus* sp.1 et *Glomus* sp.2, ont été récoltées à Dindéresso.

Les résultats montrent que la population de Glomales est plus élevée à Dindéresso qu'à Gonsé (tableau V). Toutes les espèces sont présentes dans le sol de Dindéresso à l'exception de *G. geosporum* qui est uniquement récoltée dans le site de Gonsé. *G. aggregatum* et *S. gregaria*, présentes dans le sol de Gonsé, se retrouvent en nombre significativement plus élevé dans le sol de Dindéresso. Le nombre moyen de spores par 100 g de sol sec diffère significativement dans ces deux sites. Il est de 2 236,1 spores dans le sol de Dindéresso contre 875,9 spores dans le sol de Gonsé. Dans les échantillons de sols de Dindéresso et de Gonsé, 84 % des spores récoltées et identifiées appartiennent au genre *Glomus* qui montre également une forte proportion de spores viables (plus de 63 %). L'espèce la plus représentée est *G. aggregatum* avec une abondance relative de 61,8 % dans les deux stations (tableau V).

Il faut mentionner qu'il y a très peu d'études publiées sur la diversité des populations de Glomales en Afrique de l'Ouest. Diem *et al.* (1981) ont signalé que le genre *Gigaspora* est numériquement le plus répandu au Sénégal. Une étude récente menée par Diallo *et al.* (1999) a montré également que le genre *Glomus* est numériquement plus important dans des zones semi-arides du Sénégal. Ces travaux notent la présence du genre *Sclerocystis* et l'absence

PLENCHE I

Les différentes espèces de Glomales identifiées à Gonsé (zone nord-soudanienne) et à Dindéresso (zone sud-soudannienne) au Burkina Faso

Photo 1 : Piégeage des spores dans une culture de maïs en pot

Photo 2 : Spores de *Glomus manihotis*, barre = 100 µm

Photo 3 : Spores écrasées de *Glomus manihotis* avec séparation des 2 groupes de parois A et B, barre = 20 µm

Photo 4 : Groupes de parois A et B et spores avec cloison (C) de *Glomus manihotis*, barre = 10 µm

Photo 5 : Spores de *Glomus geosporum*, barre = 100 µm

Photo 6 : Agrégats de spores de *Glomus aggregatum*, barre = 100 µm

Photo 7 : Spores et hyphes de *Glomus aggregatum*, barre = 20 µm

Photo 8 : Spores de *Glomus lamellosum*, barre = 50 µm

Photo 9 : Spores (s) et saccules sporifères (ssp.) d'*Acaulospora delicata*, barre = 100 µm

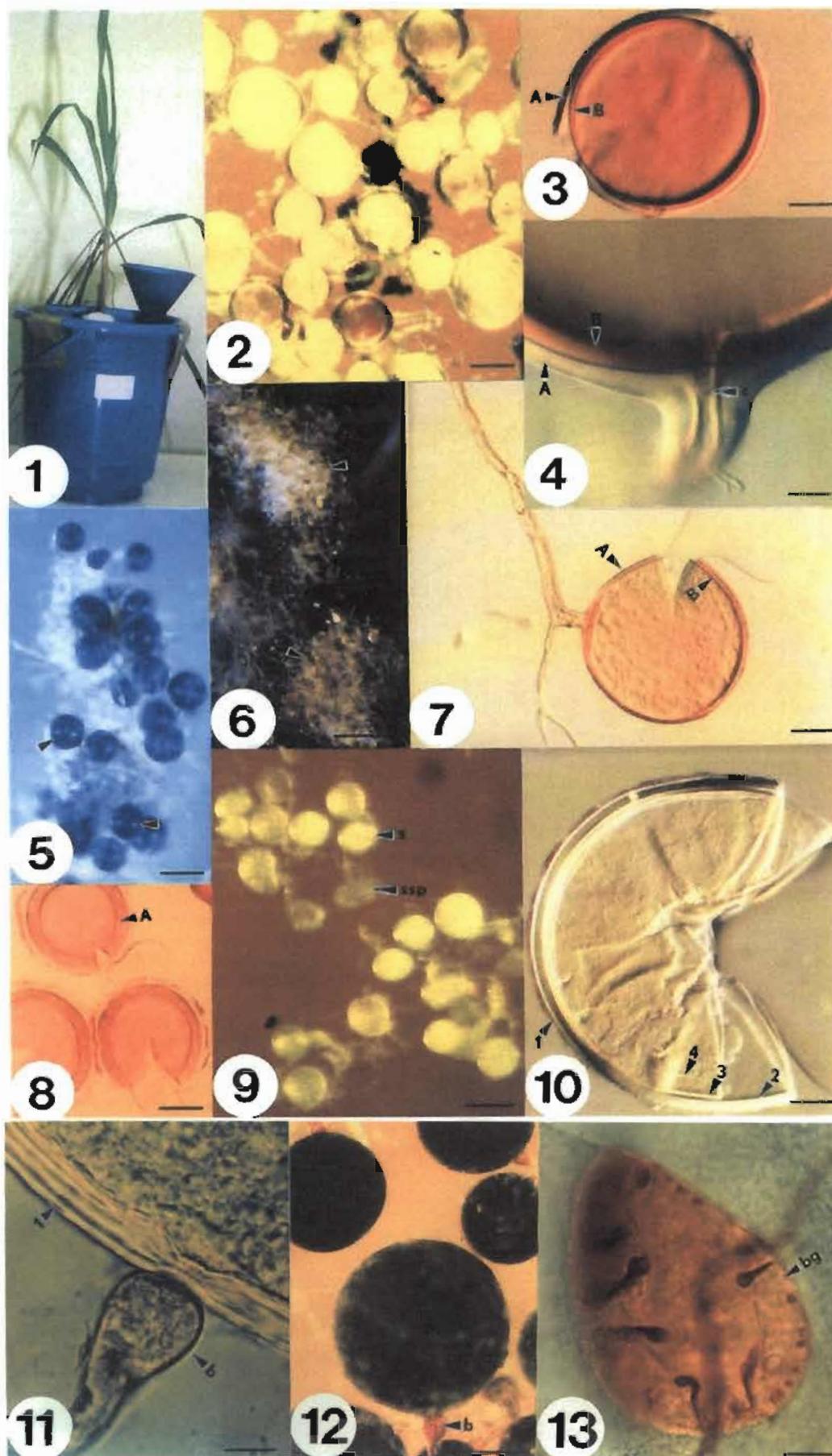
Photo 10 : Paroi sporale d'*Acaulospora delicata*, barre = 15 µm

Photo 11 : Paroi sporale (1) et bulbe suspenseur (b) de *Gigaspora margarita*, barre = 10 µm

Photo 12 : Spores de *Scutellospora gregaria* avec bulbe suspenseur (b), barre = 70 µm

Photo 13 : Bouclier de germination (bg) de *Scutellospora* sp., barre = 15 µm

PLANCHE I



d'*Entrophospora* dans les sols du Sénégal (Diallo *et al.*, 1999), genres non observés dans nos échantillons de sols au Burkina Faso. Au Cameroun, une étude sur la distribution des Glomales indique la présence de 3 genres *Acaulospora*, *Glomus* et *Scutellospora* dont 60 % de spores récoltées sont attribuées à *Glomus etunicatum* (Musoko *et al.*, 1994). Cette forte distribution du genre *Glomus*, également observée au Burkina Faso, est comparable à celle observée dans d'autres sols en Afrique du Sud (Gaur *et al.*, 1999), en Australie (Brundrett *et al.*, 1999) et en Inde (Manish *et al.*, 1999 ; Sastry & Johri, 1999).

Les spores de *Glomus* et *Gigaspora* sont en général plus viables dans les deux stations. Le pourcentage de spores viables est assez comparable chez *Glomus aggregatum*, *Glomus manihotis* et *Gigaspora margarita* et plus faible chez *Acaulospora* et *Scutellospora* (tableau V).

La morphologie des spores identifiées est tout à fait comparable à celle présentée dans la description de Schenck & Pérez (1987). Une description détaillée des espèces de Glomales récoltées et identifiées (caractères morphologiques et structuraux, couleur, diamètre des spores et l'épaisseur de leurs couches pariétales) dans les deux stations est présentée en Annexe I.

Bien que le sol de Dindéresso (Dindéresso⁽²⁾) ait une faible teneur en matière organique, en C et N (tableau II) il présente une diversité et une abondance relative en Glomales beaucoup plus importante comparativement à celui de Gonsé. Comme l'ont montré Sastry & Johri (1999), il n'y a pas une relation directe entre la richesse chimique du sol et la densité des spores. Ces résultats sont en contradiction avec ceux obtenus par Johnson *et al.* (1991).

En conclusion, nos résultats montrent que *G. aggregatum* constitue la principale espèce de la flore endomycorhizienne récoltée dans le Nord (Gonsé) et dans le Sud (Dindéresso) du Burkina Faso. Dans ces 2 zones écologiques assez contrastées du Burkina Faso, la diversité et l'abondance relative des espèces de Glomales sont plus importantes au Sud malgré la richesse des sols en matière organique. *G. aggregatum* et *G. manihotis*, assez représentées dans ces 2 zones, sont parmi les spores les plus viables. Compte tenu du fait que les CMA ne sont pas spécifiques à une espèce végétale donnée, *G. aggregatum* et *G. manihotis* pourront être appliquées à d'autres espèces d'arbres. Ces deux espèces de CMA récoltées dans des sols du Burkina Faso pourront être retenues et faire l'objet de cultures monosporales. Ces cultures monosporales serviront d'inoculum dans des expérimentations de mycorhization contrôlée chez d'autres espèces végétales.

II- Dépendance mycorhizienne d'arbres fruitiers

La planche II (photos 1 et 2) illustre les effets des différents CMA sur la croissance en hauteur des plants de *P. biglobosa* (photo 1) et de *Z. mauritiana* (photo 2) après 2 mois de culture chez les provenances du Burkina Faso. La photo 3 (planche II) présente une vue partielle d'une racine de *Z. mauritiana* colonisée par *A. spinosa*. La planche III (photos 1, 2 et 3) montre l'importance relative de la longueur et densité des poils absorbants sur le système racinaire de *P. biglobosa* (photo 1), *T. indica* (photo 2) et *Z. mauritiana* (photo 3).

Les effets des différents CMA sur les variables mesurées chez les fruitiers du Burkina Faso sont consignés dans les tableaux VI et VII. Le tableau VI présente la réponse à l'inoculation avec les CMA sur les variables de croissance (poids sec des tiges et des racines, biomasse totale, rapport racine/tige), le taux de mycorhization (intensité de mycorhization) et la dépendance mycorhizienne (DM) chez les fruitiers *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*. Les effets de ces CMA sur les concentrations en N, P, K, Mg et Ca dans les tiges feuillées de ces fruitiers sont présentés dans le tableau VII. Le tableau VIII donne une estimation de la longueur (mm) et de la densité des poils absorbants (nombre/mm) des racines chez les 3 arbres fruitiers non mycorhizés, et le tableau IX donne les coefficients de corrélation (r) entre la DM et la longueur et densité des poils absorbants chez ces arbres fruitiers.

Les résultats montrent que les champignons *A. spinosa*, *G. aggregatum*, *G. manihotis* ou *G. intraradices* présentent des taux de mycorhization comparables (86 % au moins) chez les fruitiers *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* du Burkina Faso (tableau VI). Les racines des fruitiers non inoculés ne sont pas mycorhizées. En revanche, *G. mosseae* présente les plus faibles taux de mycorhization (48 % au plus) chez ces fruitiers. Ce champignon couramment utilisé en Afrique de l'Ouest a été cependant efficace chez des acacias (Cornet & Diem, 1983 ; Colonna *et al.*, 1991 ; Ducouso *et al.*, 1992). Le sol stérilisé utilisé pour la culture des plants pourrait avoir un effet toxique sur ce champignon (Khadge *et al.*, 1992 ; Michelsen, 1993). En effet, *G. mosseae* serait plus efficace sur un sol contenant sa microflore native que sur un sol autoclavé (Sylvia, 1994). Cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée dans la mesure où ce champignon mycorhizien a été plus efficace sur des acacias cultivés dans des sols stérilisés (Cornet & Diem, 1983 ; Colonna *et al.*, 1991). Il n'est pas exclu également que le faible taux de mycorhization observé chez les fruitiers inoculés avec *G. mosseae* soit dû

PLANCHE II



Photo 1 : Effets de différents champignons sur la croissance en hauteur de *P. biglobosa*



Photo 2 : Effets de différents champignons sur la croissance en hauteur de *Z. mauritiana*

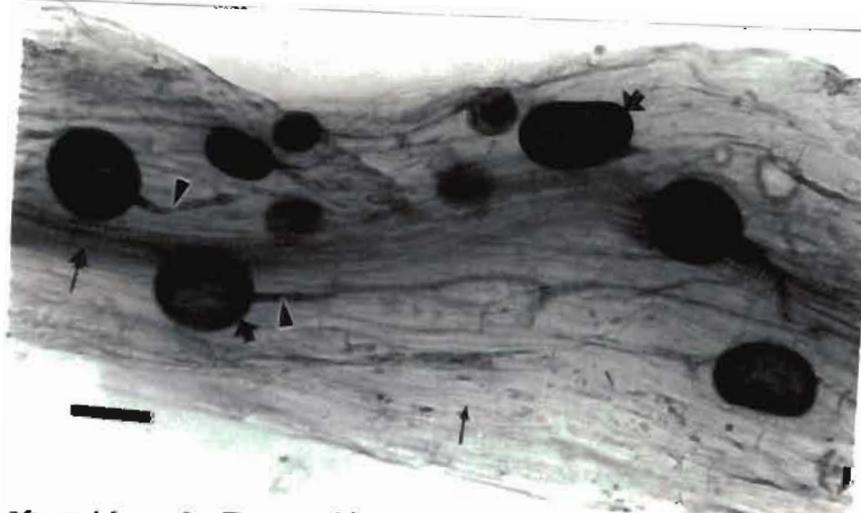
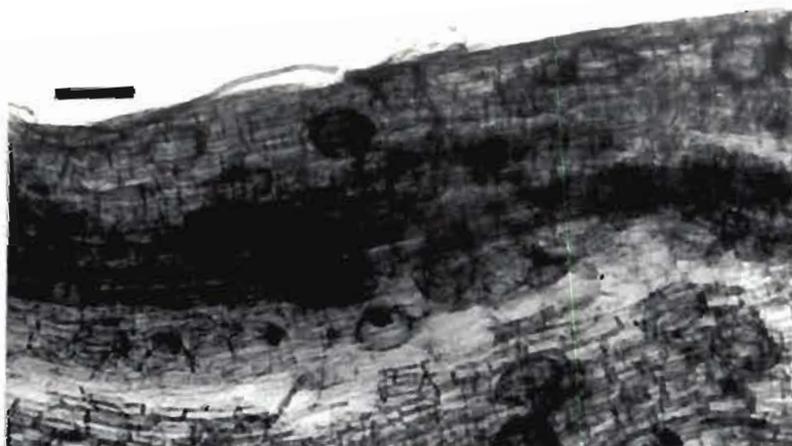


Photo 3 : Mycorhizes de *Z. mauritiana*

→: Cylindre central ; ←: Cellule racinaire ; ▸: Hyphes ; ▹: Vésicules
La barre représente 183 μm

PLANCHE IIIPhoto 1 : *P. biglobosa*Photo 2 : *T. indica*Photo 3 : *Z. mauritiana*

Photos 1, 2, 3 : Importance relative des poils absorbants de racines mycorhizées

➡ : Poils absorbants

La barre représente 366 μ m

Tableau VI : Effets de l'inoculation avec des CMA sur les variables de croissance, le taux de colonisation mycorhizienne et la dépendance mycorhizienne chez des plants de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*

| Arbres fruitiers avec ou sans CMA | Poids sec des tiges (g) | Poids sec des racines (g) | Poids sec total (g) | Racine/tige | Colonisation des racines (%) | Dépendance mycorhizienne (%) |
|-----------------------------------|-------------------------|---------------------------|---------------------|-------------|------------------------------|------------------------------|
| <i>Parkia biglobosa</i> | | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 1,15 bcd | 0,70 cde | 1,85 bcdef | 0,61 d | 91 ab | 24 cd |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 1,41 a | 0,80 cd | 2,21 b | 0,59 d | 93 ab | 36 c |
| <i>Glomus manihotis</i> | 1,32 ab | 0,72 cde | 2,02 bcd | 0,56 d | 90 ab | 31 c |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,91 ef | 0,69 cde | 1,60 def | 0,82 d | 90 ab | 12 de |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0,86 ef | 0,61 cde | 1,47 fg | 0,74 d | 17 e | 4 e |
| Témoin | 0,85 ef | 0,55 de | 1,40 fg | 0,71 d | 00 f | - |
| <i>Tamarindus indica</i> | | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 1,18 bcd | 0,90 c | 2,08 bc | 0,76 d | 94 ab | 33 c |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 1,26 abc | 0,82 cd | 2,08 bc | 0,66 d | 96 a | 33 c |
| <i>Glomus manihotis</i> | 1,04 cde | 0,72 cde | 1,76 cdef | 0,69 d | 96 a | 21 cd |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,95 def | 0,68 cde | 1,63 cdef | 0,73 d | 88 ab | 14 de |
| <i>Glomus mosseae</i> | 1,03 cde | 0,51 e | 1,54 efg | 0,49 d | 39 d | 9 de |
| Témoin | 0,89 ef | 0,50 e | 1,39 fg | 0,58 d | 00 f | - |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 1,35 ab | 1,40 a | 2,75 a | 1,06 c | 91 ab | 78 a |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 0,81 ef | 1,14 b | 1,96 bcde | 1,43 b | 95 a | 70 a |
| <i>Glomus manihotis</i> | 0,86 ef | 1,40 a | 2,26 b | 1,68 a | 88 ab | 74 a |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,76 f | 0,63 cde | 1,40 fg | 0,80 d | 86 b | 58 b |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0,70 f | 0,43 ef | 1,13 g | 0,62 d | 48 c | 48 b |
| Témoin | 0,33 g | 0,25 f | 0,58 h | 0,74 d | 00 f | - |
| CMA | * | * | * | * | * | * |
| Arbres fruitiers | * | * | ns | * | * | * |
| CMA x Arbres fruitiers | * | * | * | * | * | * |

Dans une même colonne les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5 \%$).

* : significatif à 5 %

ns : non significatif

Tableau VII : Concentrations en P, N, K, Mg et Ca dans les tiges feuillées des plants de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* en réponse à l'inoculation avec des CMA

| Arbres fruitiers avec ou sans CMA | P (%) | N (%) | K (%) | Mg (%) | Ca (%) |
|-----------------------------------|----------|-----------|---------|----------|---------|
| <i>Parkia biglobosa</i> | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 0,16 abc | 1,85 fg | 1,19 d | 0,14 g | 0,64 d |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 0,19 a | 2,06 cdef | 1,22 d | 0,15 fg | 0,68 d |
| <i>Glomus manihotis</i> | 0,16 abc | 1,94 cdef | 1,23 df | 0,15 fg | 0,59 de |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,11 cde | 1,89 efg | 1,13 d | 0,15 fg | 0,59 de |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0,07 de | 2,17 cd | 1,22 d | 0,17 efg | 0,65 d |
| Témoin | 0,05 e | 2,19 c | 1,16 d | 0,17 efg | 0,67 d |
| <i>Tamarindus indica</i> | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 0,19 a | 1,97 cdef | 1,22 d | 0,28 a | 0,83 c |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 0,19 a | 1,95 cdef | 1,18 d | 0,29 a | 1,02 b |
| <i>Glomus manihotis</i> | 0,19 a | 2,04 cdef | 1,23 d | 0,29 a | 0,89 c |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,09 de | 1,67 g | 1,13 d | 0,27 ab | 1,14 a |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0,11 cde | 1,91 defg | 1,07 de | 0,25 b | 0,87 c |
| Témoin | 0,07 cde | 1,81 fg | 0,96 e | 0,22 c | 0,92 c |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 0,21 a | 2,49 b | 2,09 a | 0,20 cde | 0,63 d |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 0,18 ab | 2,44 b | 1,96 ab | 0,21 cd | 0,57 de |
| <i>Glomus manihotis</i> | 0,19 a | 2,52 a | 2,06 a | 0,18 def | 0,50 ef |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0,17 abc | 2,52 a | 1,90 b | 0,18 def | 0,50 ef |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0,09 de | 2,14 cde | 1,81 b | 0,15 fg | 0,42 f |
| Témoin | 0,06 de | 2,92 a | 1,55 c | 0,16 fg | 0,41 f |
| CMA | * | * | * | * | * |
| Arbres fruitiers | * | * | * | * | * |
| CMA x Arbres fruitiers | * | * | * | * | * |

Dans une même colonne les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5\%$) ; * : significatif à 5 %

Tableau VIII : Estimations de la longueur et de la densité des poils absorbants chez des plants de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* non mycorhizés

| Arbres fruitiers | Longueur des poils absorbants (mm) | Densité des poils absorbants (nombre/mm) |
|----------------------------|------------------------------------|--|
| <i>Parkia biglobosa</i> | 0,06 b | 0,8 b |
| <i>Tamarindus indica</i> | 0,05 b | 32,1 a |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | 0,10 a | 39,3 a |

Dans une même colonne les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5\%$).

aérien chez les plants de *Z. mauritiana*. Ceci se traduit par un rapport racine/tige > 1 chez *Z. mauritiana* et augmente significativement comparé à ceux de *P. biglobosa* et *T. indica*. Il est bien établi que l'inoculation de plants avec des CMA stimule la biomasse racinaire (Chulan & Martin, 1992 ; Ikram *et al.*, 1992 ; Ahiabor & Hirata, 1994 ; Pandey *et al.*, 1999) et que le mécanisme en jeu serait de nature hormonale (Harley & Smith, 1983). Le fort taux de colonisation des racines des 3 fruitiers inoculés avec *G. intraradices* n'a pas amélioré significativement la production de biomasse totale chez ces fruitiers. Ceci montre que la croissance des plants n'est pas forcément liée au degré de colonisation de leurs racines par des CMA (Hetrick *et al.*, 1992).

La dépendance mycorhizienne (DM) exprime la contribution des CMA dans la stimulation de la croissance des plantes par rapport aux mêmes plantes non mycorhizées. Nos résultats montrent qu'elle varie suivant le fruitier considéré et le CMA utilisé (tableau VI) en accord avec des résultats de la littérature (Guissou, 1996 ; Eom *et al.*, 2000 ; Rajan *et al.*, 2000). En comparant les 3 fruitiers, il apparaît que *Z. mauritiana* est le fruitier qui présente les plus fortes valeurs de DM variant de 48 % à 78 % quel que soit le CMA utilisé. Les fruitiers *P. biglobosa* et *T. indica* ont des valeurs de DM assez comparables ne dépassant guère 36 %. Bien que la DM varie suivant les 3 arbres fruitiers, elle est fonction également du champignon mycorhizien utilisé. Les CMA comme *A. spinosa*, *G. aggregatum* et *G. manihotis* figurent parmi les meilleurs champignons pour les 3 fruitiers. Ceci est bien net chez *Z. mauritiana* où la DM permet de différencier 2 groupes de CMA d'efficacité inégale. Nos résultats sont en accord avec de nombreuses études qui montrent que, pour un niveau de P assimilable du sol, la DM varie selon la plante-hôte et le champignon mycorhizien (Declerck *et al.*, 1995 ; Jaizme-Vega & Azcon, 1995 ; Adjoud *et al.*, 1996 ; Guissou, 1996 ; Eom *et al.*, 2000).

Il est bien établi que les plantes dont le système racinaire est bien ramifié avec de nombreux et de longs poils absorbants (type graminioïde) sont moins dépendantes des mycorhizes (Baylis, 1975 ; Hetrick *et al.*, 1992 ; Declerck *et al.*, 1995 ; Tawaraya *et al.*, 1999). Pour vérifier cette hypothèse, nous avons comparé les systèmes racinaires des 3 fruitiers. Les racines latérales de *Z. mauritiana* sont blanches, peu lignifiées comparativement à celles de *T. indica* et *P. biglobosa* qui sont brunes foncées, lignifiées avec peu ou pas de poils absorbants (Planche III, photos 1, 2 et 3). La densité et la longueur des poils absorbants sont beaucoup plus importantes chez *Z. mauritiana* que chez *T. indica* et *P. biglobosa* (tableau VIII). Pourtant, nos résultats montrent que ces 2 derniers fruitiers sont moins dépendants des mycorhizes que *Z. mauritiana*. Il y a donc une corrélation positive entre la DM pour les CMA

les plus efficaces (*A. spinosa*, *G. aggregatum* et *G. manihotis*) et la longueur et densité des poils absorbants des fruitiers (tableau IX). Ces résultats suggèrent que la morphologie du système racinaire des 3 fruitiers étudiés n'est un indicateur de la DM en accord avec les résultats obtenus par Declerck *et al.* (1995).

Z. mauritiana est le fruitier qui bénéficie plus de la mycorhization avec de fortes valeurs de DM probablement à cause de sa forte absorption du P dans tiges feuillées. Nishi & Anil (1999) ont également obtenus ces mêmes résultats chez des plants de *Z. mauritiana*. La concentration en P est stimulée chez les 3 fruitiers inoculés avec les meilleurs CMA (*A. spinosa*, *G. aggregatum* et *G. manihotis*). Ces fruitiers ont des concentrations en P de 2,7 à 3,8 fois supérieures à celles des fruitiers non mycorhizés (tableau VII). Le P n'est pas forcément le seul élément minéral qui stimule la croissance des plants (Ahiabor & Hirata, 1994). D'autres éléments minéraux comme N, K, Ca et Mg sont également stimulés chez les plants sous l'effet des CMA (Jaizme-Vega & Azcon, 1995 ; Clark & Zeto, 2000). Les meilleurs CMA ont augmenté les concentrations en K, Ca et Mg dans les tiges feuillées des fruitiers de moins de 1,5 fois supérieures à celles des fruitiers non inoculés (tableau VII). Par contre, la concentration en N dans les tiges feuillées des fruitiers mycorhizés ne diffèrent pas significativement de celle des fruitiers non mycorhizés quel que soit le CMA utilisé. Les plants non mycorhizés (*P. biglobosa* et *Z. mauritiana*) ont des concentrations en N supérieures à celles des plants mycorhizés probablement dû à un effet de dilution. En général, les fruitiers non mycorhizés ont des croissances faibles et par conséquent ont des concentrations en N nettement supérieures à celles des fruitiers mycorhizés (Ahiabor & Hirata, 1994).

Les figures 1, 2, 3 présentent respectivement les effets des souches *G. aggregatum* et *G. intraradices* sur le taux de colonisation racinaire (figure 1 A), la biomasse totale (figure 1 B), la dépendance mycorhizienne (DM) (figure 2) et les concentrations en P (figure 3 A) et K (figure 3 B) chez les 13 espèces ligneuses du Sénégal (*A. digitata*, *A. africana*, *A. occidentale*, *A. senegalensis*, *B. aegyptiaca*, *C. pinnata*, *D. guineense*, *L. heudelotii*, *P. biglobosa*, *S. senegalensis*, *S. birrea*, *T. indica*, *Z. mauritiana*). La réponse de ces 2 CMA chez les 13 fruitiers en terme de DM et de nutrition en P varie suivant les espèces de CMA et les espèces d'arbres. Ces résultats donnent le statut mycorhizien des ces fruitiers et permettent de comparer les valeurs de DM entre les différents fruitiers utilisés.

Le taux de colonisation est variable suivant les espèces ligneuses (figure 1 A) comme l'ont montré d'autres auteurs (Ingleby *et al.*, 1997 ; Matsubara & Sakurai, 2000). Les plants d'*A. africana*, *L. heudelotii* et *S. senegalensis* ne forment pas de mycorhizes avec *G. aggregatum* ou avec *G. intraradices* et par conséquent sont considérés comme des fruitiers non endomycorhiziens. Chez les autres fruitiers, le taux de colonisation varie de 25 % à 98 % pour *G. aggregatum*, et de 7 % à 97 % pour *G. intraradices*. Les plants de *Z. mauritiana*, *C. pinnata*, *S. birrea* et *A. digitata* inoculés avec *G. aggregatum* ou *G. intraradices* ont des taux de colonisation tout à fait comparables. Les forts taux de colonisation sont observés chez *T. indica*, *D. guineense*, *P. biglobosa*, *A. occidentale*, *A. senegalensis*, et *B. aegyptiaca* inoculés avec *G. aggregatum* par rapport aux mêmes fruitiers inoculés avec *G. intraradices* (figure 1 A).

La plupart des espèces fruitières testées montrent une forte stimulation de biomasse totale en présence de *G. aggregatum*, le CMA le plus infectif et le plus efficace (figure 1 B). C'est le cas de *Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineensis*, *P. biglobosa* et *C. pinnata*. Par contre, chez les fruitiers non endomycorhiziens, *G. aggregatum* ou *G. intraradices* est sans effets chez *L. heudelotii* et *S. senegalensis* ou a eu un effet dépressif chez *A. africana* en terme de biomasse totale produite. Cette dépression de la croissance est généralement due à une compétition entre CMA et arbres pour les substrats carbonés le plus souvent chez les plantes non dépendantes des mycorhizes (Bhatia *et al.*, 1998). Les 2 CMA produisent des quantités de biomasse comparables chez *Z. mauritiana* et *C. pinnata* (figure 1 B). L'inoculation avec ces 2 CMA chez *T. indica*, *D. guineense*, *P. biglobosa* et *C. pinnata*, *G. intraradices* est sans effet significatif sur la biomasse totale produite comparativement aux mêmes fruitiers non inoculés. Le fort taux de mycorhization observé chez *A. digitata*, *A. senegalensis*, *A. occidentale*, *B. aegyptiaca* et *S. birrea* (figure 1 A) est sans effet significatif sur la production de biomasse totale chez ces fruitiers quel que soit le CMA utilisé (figure 1 B). Ces résultats ont été également obtenus chez les 3 fruitiers du Burkina Faso (*P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*) inoculés avec *G. intraradices* (Guissou *et al.*, 1998 a, Annexe II). Ces résultats suggèrent que le taux de colonisation ne garantit pas un effet bénéfique de la mycorhization et confirment bien ceux obtenus par d'autres auteurs (Sieverding, 1991 ; Hetrick *et al.*, 1992).

Pour un CMA donné, les valeurs de la DM varient entre les espèces d'arbres (figure 2). Les plants inoculés avec *G. aggregatum* présentent des valeurs de DM en général

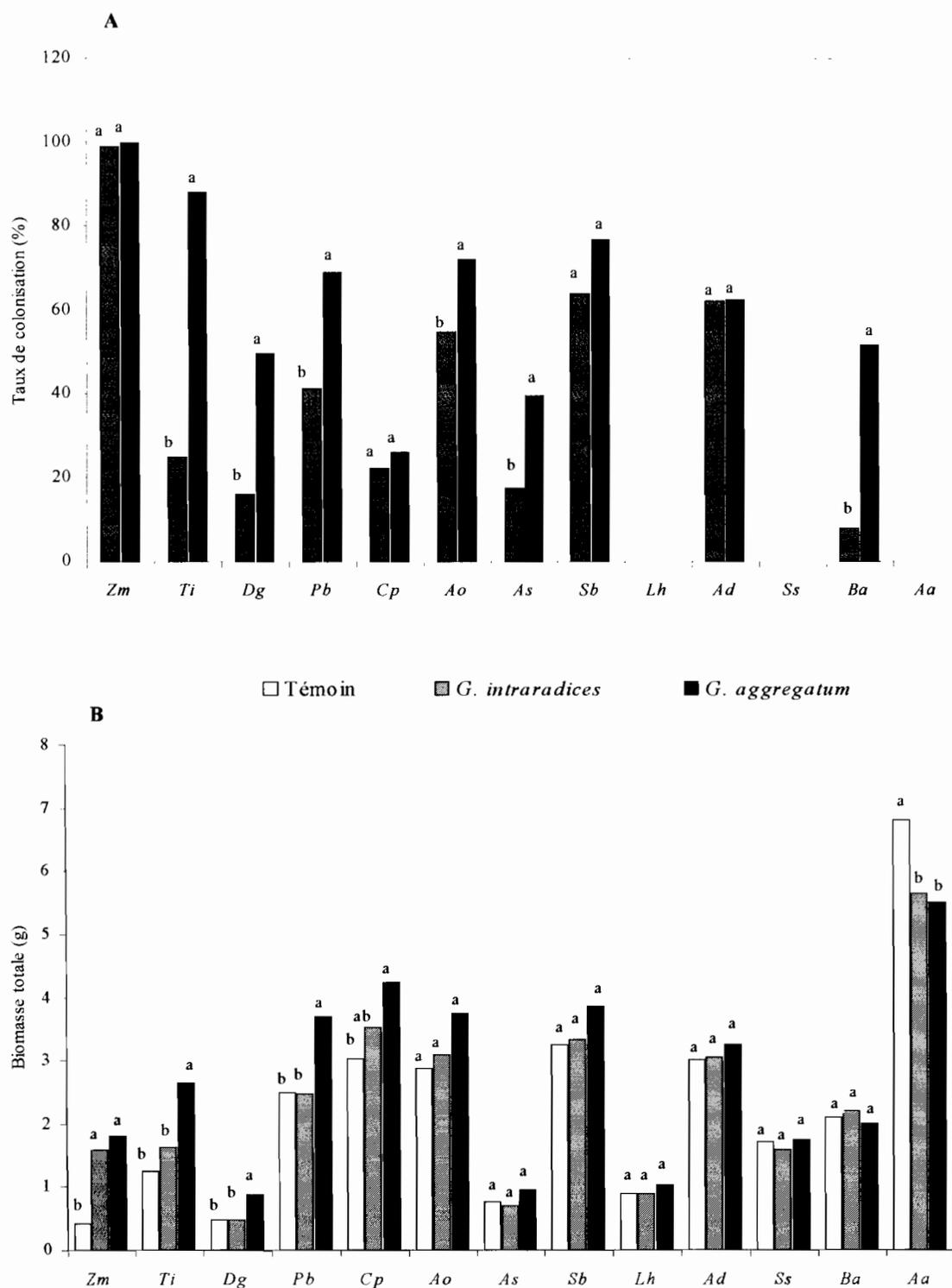


Figure 1 : Influence de l'inoculation avec *G. aggregatum* et *G. intraradices* sur le taux de mycorhization (A) et la biomasse totale produite (B) chez 13 fruitiers du Sénégal. Pour chaque arbre fruitier, les colonnes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5\%$).

Zm : *Z. mauritiana* ; Ti : *T. indica*, Dg : *D. guineense* ; Pb : *P. biglobosa* ; Cp : *C. pinnata* ;
 Ao : *A. occidentale* ; As : *A. senegalensis* ; Sb : *S. birrea* ; Lh : *L. heudelotii* ; Ad : *A. digitata* ;
 Ss : *S. senegalensis* ; Ba : *B. aegyptiaca* ; Aa : *A. africana*.

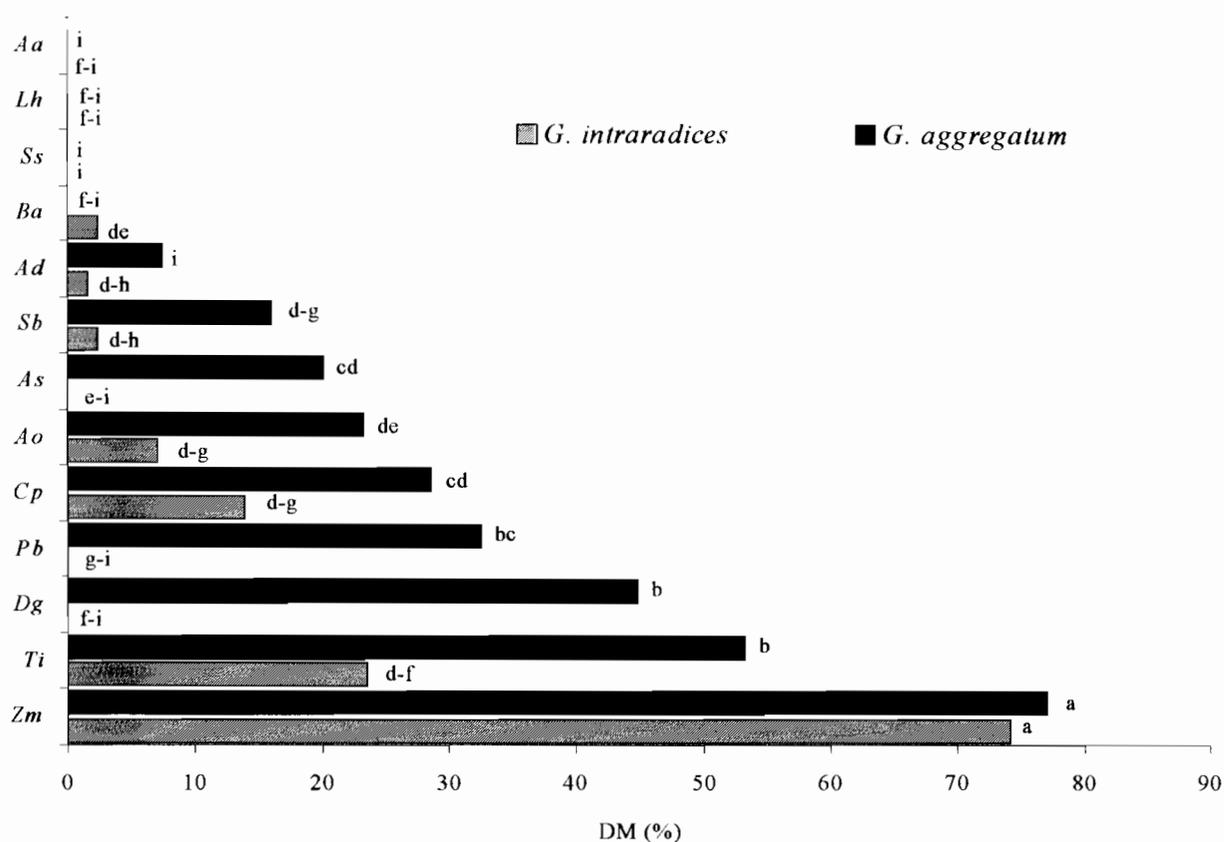


Figure 2 : Dépendance mycorhizienne (DM) de 13 fruitiers du Sénégal inoculés avec *G. aggregatum* et *G. intraradices*. Pour chaque arbre fruitier, les colonnes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5\%$).

Zm : *Z. mauritiana* ; Ti : *T. indica*, Dg : *D. guineense* ; Pb : *P. biglobosa* ; Cp : *C. pinnata* ;
 Ao : *A. occidentale* ; As : *A. senegalensis* ; Sb : *S. birrea* ; Lh : *L. heudelotii* ; Ad : *A. digitata* ;
 Ss : *S. senegalensis* ; Ba : *B. aegyptiaca* ; Aa : *A. africana*.

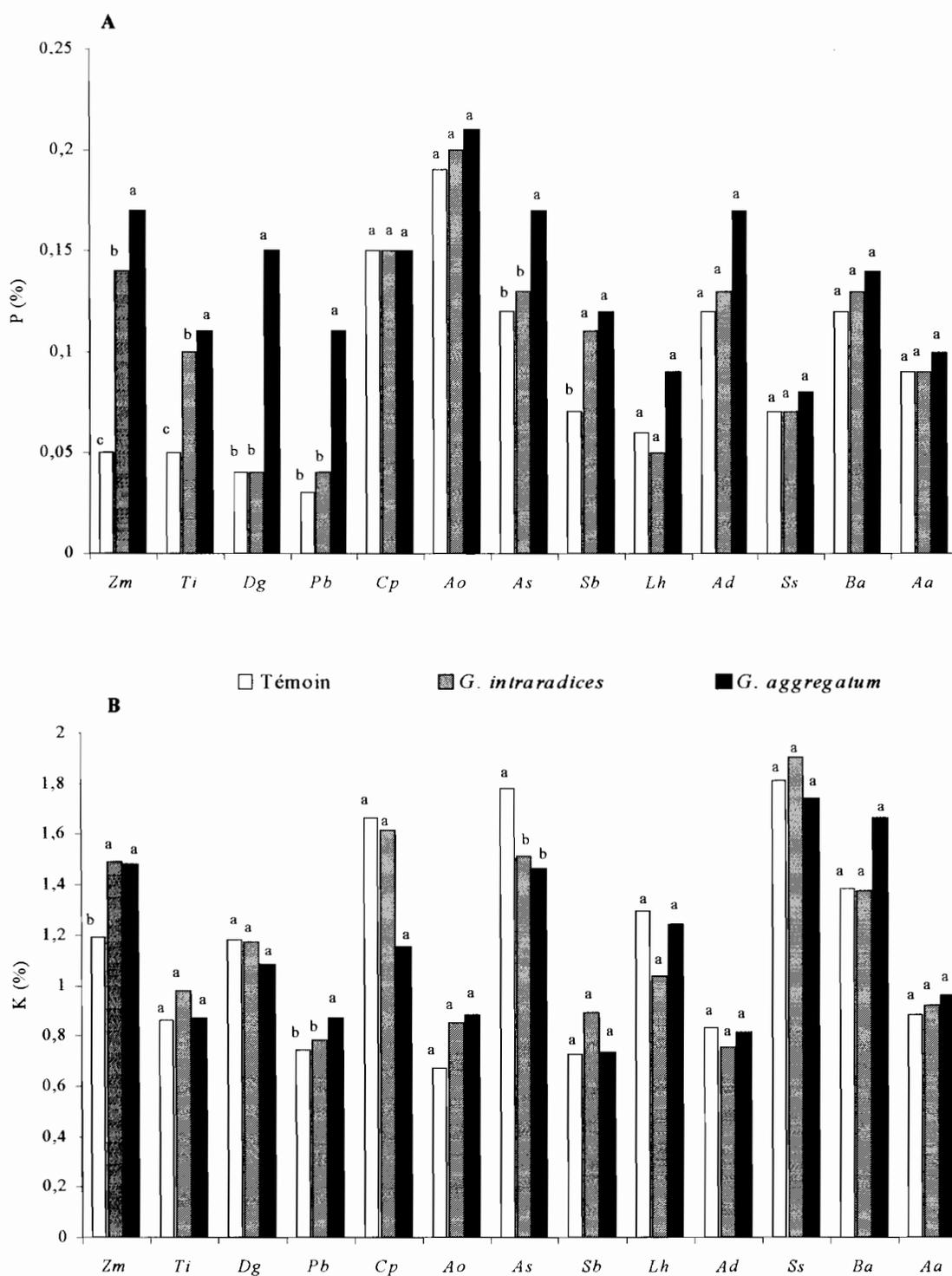


Figure 3 : Concentrations en P (A) et K (B) dans les tiges feuillées des 13 arbres fruitiers du Sénégal inoculés avec *G. aggregatum* et *G. intraradices*. Pour chaque arbre fruitier, les colonnes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman Keuls, $p < 5\%$).

Zm : *Z. mauritiana* ; Ti : *T. indica*, Dg : *D. guineense* ; Pb : *P. biglobosa* ; Cp : *C. pinnata* ; Ao : *A. occidentale* ; As : *A. senegalensis* ; Sb : *S. birrea* ; Lh : *L. heudelotii* ; Ad : *A. digitata* ; Ss : *S. senegalensis* ; Ba : *B. aegyptiaca* ; Aa : *A. africana*.

supérieures à ceux inoculés avec *G. intraradices*. De telle variation entre les espèces ou même entre cultivars a été également notée (Hetrick *et al.*, 1992 ; Declerck *et al.*, 1995 ; Boucher *et al.*, 1999 ; Rajan *et al.*, 2000). Les valeurs de la DM obtenues chez les fruitiers dans cette étude, n'excédant pas 77 % (*Z. mauritiana*) apparaissent fortes, moyennes, faibles ou nulles suivant la clé de classification proposée par Habte & Manjunath (1991). Cependant, ces auteurs suggèrent de différencier la DM des plantes sur un gradient de P assimilable dans la solution du sol. La teneur en P assimilable des sols tropicaux est généralement faible et ne diffère pas significativement de celle dans le sol utilisé pour cette étude (6,6 ppm de P). Avec le CMA le plus infectif et le plus efficace (*G. aggregatum*), la classification proposée par Habte & Manjunath (1991) permet de retenir 5 groupes de fruitiers en fonction des valeurs de leurs DM :

- *Z. mauritiana* est le fruitier le plus hautement dépendant des mycorhizes avec des valeurs de DM > 75 % ;
- *T. indica* fortement dépendant des mycorhizes avec 50 % < DM < 75 % ;
- *D. guineense*, *P. biglobosa* et *C. pinnata* sont moyennement dépendants des mycorhizes avec 25 % < DM < 50 % ;
- *A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea* et *A. digitata* sont des fruitiers très peu dépendants des mycorhizes avec 0 % < DM < 25 % ;
- *L. heudelotii*, *S. senegalensis*, *B. aegyptiaca* et *A. africaca* non dépendants des mycorhizes avec des DM = 0 %.

Des auteurs ont montré que la longueur et la densité des poils absorbants sont des indicateurs du degré de DM des espèces de plantes ou de cultivars (Plenchette, 1991 ; Declerck *et al.*, 1995 ; Schweiger *et al.*, 1995 ; Tawaraya *et al.*, 1999). Cette hypothèse n'a pas été examinée dans cette étude car nos résultats antérieurs (Guissou *et al.*, 1998 a, Annexe II) ont montré que la densité et la longueur des poils absorbants chez les 3 fruitiers du Burkina Faso (*Z. mauritiana*, *T. indica* et *P. biglobosa*) ne sont pas positivement corrélées au DM montrant que la morphologie racinaire n'est pas un indicateur de la DM des fruitiers. La stimulation de la croissance des plantes mycorhizées est le plus souvent due à une meilleure absorption du P dans le sol (Smith *et al.*, 1992). Les racines des plantes mycorhizées, grâce au réseau d'hyphes extramatricielles, explorent au-delà de la zone d'épuisement racinaire et dans

les microporosités du sol. Il en résulte une stimulation de la croissance et de l'absorption du P chez les plantes mycorhizées (Schweiger *et al.*, 1995 ; Smith & Read, 1997 ; Schweiger *et al.*, 1999 ; Rajan *et al.*, 2000).

La stimulation de la biomasse totale produite chez les fruitiers avec *G. aggregatum* (figure 1 B) correspond à une forte accumulation du P dans les tiges feuillées (figure 3 A). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus chez les 3 fruitiers *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* du Burkina Faso (Guissou *et al.*, 1998 a, Annexe II). La forte concentration du P dans tiges feuillées des fruitiers consécutive à une stimulation de la biomasse totale produite chez *Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineense* et *P. biglobosa* confirme les résultats obtenus par d'autres auteurs (Declerk *et al.*, 1994 ; Jaizme-Vega & Azcon, 1995 ; Adjoud *et al.*, 1996 ; Kabir & Koide, 2000). Cette augmentation de la concentration en P peut être sans effet significatif sur la production de biomasse (*A. senegalensis* et *S. birrea*). L'inoculation avec *G. aggregatum* peut : ne pas améliorer la concentration en P dans les tiges feuillées des fruitiers mais stimule la biomasse totale (*C. pinnata*) ou non (*A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea*, *L. heudelotii*, *A. digitata* et *B. aegyptiaca*), ou à la limite présenter un effet dépressif sur la biomasse totale produite (*A. africana*). Declerk *et al.* (1995) ont également noté des accroissements ou non de la concentration en P sans effets sur la biomasse chez des cultivars de bananes. La concentration en K dans les tiges feuillées de *Z. mauritiana* inoculé avec *G. aggregatum* ou *G. intraradices* est comparable et diffère significativement des plants non inoculés, et *G. intraradices* est sans effet sur la concentration en K dans les tiges de *P. biglobosa* (figure 3 B). Les CMA ont un effet dépressif sur la concentration en K dans tiges feuillées de *A. senegalensis*. Les plants de *P. biglobosa* inoculés avec *G. intraradices* ont des concentrations en K comparables à celles des témoins. Chez les autres fruitiers, la mycorhization avec *G. aggregatum* ou *G. intraradices* est sans effet sur la concentration en K comparativement aux plants témoins. La concentration en K chez les fruitiers contribue très peu à la stimulation de la biomasse totale produite.

En conclusion nos résultats montrent que la mycorhization avec des espèces de CMA sélectionnées améliore la croissance et la nutrition en P chez les arbres fruitiers. Par contre, certains fruitiers qui ne forment pas de mycorhizes bénéficient très peu ou pas du tout à

l'inoculation avec des CMA. Les valeurs de la DM calculées varient entre les espèces d'arbres fruitiers et sont significativement influencées par les espèces de CMA utilisées comme inoculum. Chez des fruitiers et espèces de CMA étudiés, l'inoculation avec *G. aggregatum* ou avec *G. manihotis* assure une meilleure absorption du P du sol contribuant ainsi à une stimulation de la croissance chez des arbres. Parmi les fruitiers utilisés, *Z. mauritiana* est le plus dépendant des mycorhizes quel que soit le CMA utilisé. D'autres fruitiers comme *S. senegalensis*, *L. heudelotii* et *A. africana* ne sont pas endomycorhiziens et la mycorhization a eu un effet dépressif sur la croissance de *A. africana*. La longueur et la densité des poils absorbants ne sont pas des indicateurs de la DM chez les fruitiers. Ces résultats identifient les espèces de CMA les plus infectifs et efficaces qui améliorent la performance des fruitiers et qui donnent une base morphologique pour la sélection du couple arbre fruitier-CMA dès le stade de la pépinière.

III- Utilisation des phosphates en présence ou non de CMA

1- Chez des plants de *Faidherbia albida* dans des sols alcalins

L'efficacité de *G. aggregatum* sur les variables de croissance et de nutrition minérale chez des plants de *F. albida* fertilisés avec 3 doses de BP (0 ; 0,00 ; 2,50 et 5,00 g de P.kg⁻¹ de sol) est présentée dans les tableaux X et XI. Le tableau X présente le taux de mycorhization, le poids sec des racines, la nutrition en N pour lesquels les effets des interactions entre les facteurs « Inoculation mycorhizienne » et « doses de BP » sont non significatifs ($p > 5 \%$). Des effets des interactions significatives ($p < 5 \%$) entre ces 2 facteurs ont été notés sur la croissance en hauteur, le poids sec des tiges, le rapport de la masse sèche des racines/masse sèche des tiges, la biomasse totale, la variation de croissance, la dépendance mycorhizienne (DM) et nutrition en P chez les plants de *F. albida* (tableau XI).

Tableau X : Taux de colonisation mycorhizienne, poids sec des racines, concentration et teneur total en N dans les tiges de *Faidherbia albida* des 6 combinaisons « fertilisation x inoculation » cultivées dans un sol de Dindéresso

| | Taux de colonisation ** (%) | Poids sec des racines (g) | Azote (%) | Azote total * (mg/plant) |
|--------------------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------|-----------------------------|
| Effet principal « fertilisation » | | | | |
| P ₀ | 33,87 a | 0,58 a | 2,17 a | 8,10 b |
| P _{2,5} | 25,16 a | 0,50 a | 2,21 a | 8,38 b |
| P ₅ | 21,19 a | 0,57 a | 2,26 a | 9,59 b |
| Effet principal « inoculation » | | | | |
| avec <i>G. aggregatum</i> | 46,73 a | 0,53 a | 2,02 b | 10,42 a |
| sans <i>G. aggregatum</i> | 6,75 b | 0,59 a | 2,41 a | 6,96 b |

Chaque valeur représente la moyenne de 22 répétitions.

Les valeurs * et ** ont été transformées respectivement avec les fonctions Log et $\sqrt{\quad}$.

Les valeurs ayant une même lettre en commun ne sont pas différentes significativement selon le test de Newman Keuls au seuil de 5 %.

P₅ = 5 g de P.kg⁻¹ de sol ; P_{2,5} = 2,5 g de P.kg⁻¹ de sol ; P₀ = sans apport de BP

Tableau XI : Effets de différentes doses de BP sur la croissance et la nutrition phosphatée de *Faidherbia albida* en présence ou non de CMA

| Traitements | Hauteur (cm) | Tige (g) | Racine/ Tige | P * (%) | P total * (mg/plant) | Biomasse totale (g) | Variation de croissance (%) | Dépendance mycorhizienne (%) |
|----------------------|-----------------|-------------|-----------------|------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|
| P ₀ | 22,64 c | 0,24 c | 2,33 a | 0,13 e | 0,31 e | 0,75 d | - | - |
| P ₀ + G | 39,26 a | 0,55 a | 1,04 c | 0,27 b | 1,50 b | 1,20 a | 60 (129) | 37 (56) |
| P _{2,5} | 24,71 c | 0,29 bc | 1,79 b | 0,17 d | 0,49 d | 0,79 cd | - | - |
| P _{2,5} + G | 43,43 a | 0,53 a | 1,01 c | 0,43 a | 2,29 a | 1,04 ab | 32 (83) | 24 (45) |
| P ₅ | 28,34 b | 0,35 b | 1,71 b | 0,21 c | 0,72 c | 0,94 bc | - | - |
| P ₅ + G | 39,55 a | 0,51 a | 1,17 c | 0,38 a | 1,97 ab | 1,06 ab | 13 (46) | 11 (31) |
| CV (%) | 12,6 | 22,8 | 31,8 | 17,9 | 35,3 | 20,0 | - | - |

Chaque valeur représente la moyenne de 11 répétitions.

Les valeurs * ont été transformées avec la fonction Log.

Les valeurs entre parenthèses ont été déterminées sur la base du poids sec des tiges.

Les valeurs ayant une même lettre en commun ne sont pas différentes significativement selon le test de Newman Keuls au seuil de 5 %.

G = *Glomus aggregatum* ; P₅ = 5 g de P.kg⁻¹ de sol ; P_{2,5} = 2,5 g de P.kg⁻¹ de sol ; P₀ = sans apport de BP.

CV = coefficient de variation.

Le tableau XII donne la variation du P total, du P assimilable (P-Bray 1) et du pH dans le substrat de culture en fonction des différentes doses de BP apportées. Les effets de *G. aggregatum* ont été comparés à ceux de *G. manihotis* en terme de croissance, de dépendance mycorhizienne (DM) et de nutrition en N et P chez de jeunes plants de *F. albida* ayant reçu 5 doses de BP (0, 310, 620, 1240 et 2480 ppm de P) (tableau XIII). Les effets des apports des ces doses de BP sur la croissance en hauteur, le diamètre au collet, le taux de mycorhization, le poids sec des tiges et des racines, la biomasse totale, le rapport racine/tige, la croissance relative, la DM et la nutrition minérale (N et P) chez *F. albida* inoculé avec *G. aggregatum* ou avec *G. manihotis* sont consignés dans le tableau XIII.

Nos résultats montrent que le P total et le P assimilable du sol utilisé comme substrat de culture augmentent avec les apports des doses de Burkina phosphate (BP) (tableau XII). Le pH de ce substrat de culture est alcalin, proche de la neutralité et n'est pas modifié par les apports croissants des doses de BP. Le BP présente une solubilisation très faible dans l'eau de l'ordre de 0,03 % (Lompo *et al.*, 1995). Cette faible disponibilité du BP a été bien confirmée et

selon Compaoré *et al.* (1997), la non acidification du BP serait peu profitable aux plantes en accord avec les résultats de Lompo (1993) sur des céréales cultivées en stations dans des sols acides en présence du BP.

Tableau XII : P total, P assimilable (P-Bray 1) et pH du sol amendé avec 5 doses de BP

| | P ₀ | P _{0,31} | P _{0,62} | P _{1,25} | P _{2,50} |
|--|----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| P total (ppm) | 98 | 357 | 697 | 1601 | 3448 |
| P-Bray 1 (ppm) | 2 | 7 | 11 | 16 | 25 |
| pH _{eau} (1:2 H ₂ O) | 7,4 | 7,4 | 7,4 | 7,3 | 7,3 |

P_{0,00} : sans apport de BP ; P_{0,31} : 0,31 g.kg⁻¹ ; P_{0,62} : 0,62 g.kg⁻¹ ; P_{1,25} : 1,25 g.kg⁻¹ ; P_{2,50} : 2,50 g.kg⁻¹.

La solubilisation des phosphates naturels pourrait cependant dépendre d'autres facteurs tels que la faible concentration du P dans la solution du sol, la composition chimique et le degré de finesse du broyage de l'engrais, le statut mycorhizien des plantes et la composition de la microflore rhizosphérique (Zaharah & Bah, 1997).

Les plants de *F. albida* non mycorhizés ont été contaminés. Chez ces plants, le taux de mycorhization est nettement inférieur comparativement aux plants inoculés avec *G. aggregatum* ou *G. manihotis* comme le montrent les tableaux X et le tableau XIII. Le taux de mycorhization de *F. albida* inoculé avec ces 2 souches de CMA est comparable et n'est pas modifié quelle que soit la dose de BP apportée (tableau XIII). Des études au contraire montrent qu'un apport de P à de fortes doses dans la solution du sol entraîne des diminutions du taux de mycorhization de la plante-hôte (Plenchette & Morel, 1996 ; Vaast *et al.*, 1996 ; Khaliq & Sanders, 1997 ; Sharma & Adholeya, 2000) ou même des augmentations du taux de colonisation racinaire (Stamford *et al.*, 1997). Dans tous les cas, c'est essentiellement la concentration du P dans la solution du sol ou dans la plante qui gouverne le développement du CMA dans la racine comme l'ont suggéré Habte & Manjunath (1987) et Heijden (2000). De nos résultats, nous pouvons dire que la concentration du P dans le sol alcalin reste encore très faible pour inhiber la mycorhization du système racinaire de *F. albida* même à de fortes doses de BP apportées dans le sol.

Les effets des souches *G. aggregatum* ou *G. manihotis* sur la croissance en hauteur, le diamètre au collet, la masse sèche des tiges et la masse sèche totale des plants *F. albida* sont à leur optimum chez les plants non fertilisés et n'augmentent plus avec les doses de BP (tableau XIII). Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par Ikram *et al.* (1992). Le diamètre au collet et la biomasse totale des plants n'augmentent plus et restent comparables chez les plants inoculés ou non à partir de la dose de 620 ppm de P. La meilleure absorption minérale en particulier le P stimule la croissance des plants mycorhizés (Khaliq & Sanders, 1997 ; Moyersoan *et al.*, 1998). La concentration et la teneur en P dans les tiges des plants mycorhizés n'augmentent pas avec les doses de BP et restent comparables en présence de *G. aggregatum* ou *G. manihotis*. Les résultats montrent que le P libéré du BP est également utilisable par les plants non inoculés mais moins que les plants mycorhizés (Bolan, 1991). Cette meilleure absorption du P stimule la biomasse totale des plants mycorhizés aux faibles doses de 0 et 310 ppm de P. Bien que l'absorption du P soit stimulée chez les plants mycorhizés par rapport aux plants non inoculés, ceci n'a aucun effet significatif sur l'augmentation de la biomasse totale des plants à partir de la dose de 620 ppm de P. Dans ce cas, le P n'est probablement pas un facteur limitant la croissance en ce sens que les plants mycorhizés et non mycorhizés absorbent plus de P sans une incidence significative sur la biomasse totale des plants en accord avec les résultats de Ishac *et al.* (1994). La teneur totale en N dans les tiges est comparable chez les plants mycorhizés et fertilisés nettement supérieure à celle des plants non inoculés (tableau XIII). Les plants non mycorhizés ont de fortes concentrations en N comparativement aux plants mycorhizés due à un effet de dilution. L'absorption du N est également sans effet sur la croissance des plants mycorhizés à la dose de 620 ppm de P. Ces plants montrent une consommation de luxe en P et N qui pourrait être une stratégie d'adaptation chez des plants poussant dans les sols à pH alcalin ou neutre carencés en P biodisponible (Koide, 1991 ; Azcon & Barea, 1997). En général, la réponse de *F. albida* à l'infection mycorhizienne reste constante avec l'augmentation des doses de BP. Dans ce cas l'augmentation de l'absorption du P chez les plants mycorhizés ne peut s'expliquer que par l'aptitude des CMA à prélever le P libéré des phosphates naturels grâce à un réseau d'hyphes externes qu'ils développent pour explorer un volume de sol beaucoup plus important (Asmah, 1995 ; Li *et al.*, 1991 et 1996). Chez ces plants mycorhizés, le système racinaire est très peu développé, l'absorption minérale est en partie assurée par le réseau d'hyphes. Ceci est d'autant plus vrai que le rapport racine/tige est nettement plus élevé chez les plants non mycorhizés que chez les plants mycorhizés (Vaast *et al.*, 1996).

Tableau XIII : Interactions entre CMA et doses de BP sur la hauteur des tiges, le diamètre au collet, le taux de mycorhization, le rendement en matière sèche, le rapport racine/tige, les concentrations et teneurs totales en N et P chez *Faidherbia albida*

| Traitements | Hauteur tiges (cm) | Poids sec tiges (g) | Diamètre au collet (mm) | Taux de mycorhization (%) | Poids sec racines ⁽¹⁾ (g) | Biomasse totale (g) | Racine/Tige | P (%) | P total (mg/plant) | N (%) | N total (mg/plant) | Variation de croissance (%) | Dépendance mycorhizienne (%) |
|------------------------|--------------------|---------------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------------------|---------------------|-------------|---------|--------------------|--------|--------------------|-----------------------------|------------------------------|
| P ₀ | 18 f | 0,24 d | 1,6 b | 3 de | 0,5 c | 0,7 e | 1,9 a | 0,06 g | 0,14 g | 2,8 ab | 6,71 d | - | - |
| P ₀ + Ga | 37 abc | 0,56 ab | 2,3 a | 89 a | - | 1,1 abc | 0,9 de | 0,15 e | 0,83 de | 2,4 c | 13,42 ab | 57 | 36 |
| P ₀ + Gm | 34 bc | 0,50 ab | 2,3 a | 83 ab | - | 1,0 abc | 1,0 cde | 0,15 e | 0,68 e | 2,0 e | 9,82 c | 43 | 30 |
| P _{0,31} | 22 ef | 0,28 d | 1,5 b | 2 de | 0,6 b | 0,8 de | 1,9 a | 0,06 g | 0,16 g | 2,4 c | 6,83 d | - | - |
| P _{0,31} + Ga | 37 abc | 0,57 a | 2,3 a | 84 ab | - | 1,2 abc | 1,1 cde | 0,17 de | 0,97 cd | 2,4 cd | 13,36 ab | 50 | 33 |
| P _{0,31} + Gm | 36 abc | 0,56 a | 2,3 a | 83 ab | - | 1,2 abc | 1,1 cde | 0,20 cd | 1,05 bc | 2,0 e | 11,09 bc | 50 | 33 |
| P _{0,62} | 24 e | 0,39 c | 2,1 a | 1 e | 0,7 a | 1,1 abc | 1,2 a | 0,07 fg | 0,2- fg | 2,4 c | 9,20 c | - | - |
| P _{0,62} + Ga | 36 abc | 0,61 a | 2,4 a | 79 ab | - | 1,3 a | 1,1 cde | 0,18 cd | 1,11 abc | 2,4 c | 14,76 a | 18 | 15 |
| P _{0,62} + Gm | 37 abc | 0,52 ab | 2,3 a | 83 ab | - | 1,2 ab | 1,3 bc | 0,24 ab | 1,11 abc | 2,2 d | 11,37 ab | 9 | 8 |
| P _{1,25} | 31 d | 0,44 c | 2,3 a | 1 e | 0,6 a | 1,1 abc | 1,5 b | 0,09 f | 0,39 f | 2,3 cd | 10,19 c | - | - |
| P _{1,25} + Ga | 36 abc | 0,54 ab | 2,2 a | 82 ab | - | 1,2 abc | 1,2 cd | 0,21 bc | 1,13 abc | 2,9 a | 15,73 a | 9 | 8 |
| P _{1,25} + Gm | 40 a | 0,57 a | 2,3 a | 79 ab | - | 1,2 ab | 1,1 cde | 0,24 ab | 1,34 a | 2,4 cd | 13,56 ab | 9 | 8 |
| P _{2,50} | 28 d | 0,41 c | 2,2 a | 1 e | 0,5 bc | 0,9 cd | 1,3 bc | 0,10 f | 0,39 f | 2,7 b | 10,77 c | - | - |
| P _{2,50} + Ga | 38 ab | 0,57 a | 2,3 a | 80 ab | - | 1,1 abc | 1,0 de | 0,19 cd | 1,06 bc | 2,8 ab | 15,63 a | 22 | 18 |
| P _{2,50} + Gm | 40 a | 0,61 a | 2,4 a | 80 ab | - | 1,1 abc | 0,8 e | 0,20 cd | 1,20 ab | 2,2 cd | 13,45 ab | 22 | 18 |
| CMA | ** | ** | ** | ** | ns | ** | ** | ** | ** | ** | ** | - | - |
| BP | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | - | - |
| CMA x BP | ** | ** | ** | ** | ns | * | ** | ** | ** | ** | ** | - | - |
| CV (%) | 16 | 21 | 13 | 16 | 22 | 19 | 21 | 20 | 24 | 8 | 20 | - | - |

Les valeurs, dans chaque colonne, suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls, $p < 5\%$) ; ⁽¹⁾ Les valeurs dans cette colonne représentent les moyennes calculées à chaque dose de BP (Burkina phosphate) ; * significatif à 5 % ; ** significatif à 1 % ; ns = non significatif ; CV coefficient de variation.

P_{0,00} : sans apport de BP ; P_{0,31} : 0,31 g.kg⁻¹ ; P_{0,62} : 0,62 g.kg⁻¹ ; P_{1,25} : 1,25 g.kg⁻¹ ; P_{2,50} : 2,50 g.kg⁻¹.

Ga = *Glomus aggregatum* ; Gm = *Glomus manihotis*.

Dans les conditions de cette expérience, *F. albida* est une espèce dépendante de *G. aggregatum* et de *G. manihotis* pour une croissance maximale même sans un apport de BP (tableau XIII). Dans la solution du sol à 2 ppm de P (sans un apport de BP), la DM de *F. albida* n'excède guère 37 %. Cependant, la DM et la croissance relative des plants diminuent significativement et d'autant plus que les doses de BP augmentent. Cette diminution de la DM en fonction de la biodisponibilité du P a été observée chez d'autres espèces (Habte & Manjunath, 1991 ; Habte & Byappanahalli, 1994 ; Plenchette & Morel, 1996 ; Azcon & Barea, 1997). *F. albida* devient moins dépendant de *G. aggregatum* et *G. manihotis* du fait de l'augmentation du P biodisponible dans la solution du sol.

2- Chez des plants de jujubier (*Z. mauritiana*) dans des sols à pH alcalin ou acide

Pour cette expérience qui consiste à étudier l'influence de l'acidité du sol sur la solubilisation du BP, nous nous sommes rendu compte que l'acidification du sol alcalin (pH 7,4) par la tourbe modifie non seulement le pH (7,4 à 5,0) et le P assimilable en fonction des doses de BP apportées mais également la composition chimique du sol (tableaux XIV et XV). Ces deux sols présentent des caractéristiques chimiques non comparables. Dans ces conditions, cette expérience a été scindée en deux : (1) L'influence du BP et des CMA chez *Z. mauritiana* dans un sol alcalin, et (2) La mobilisation du BP par des mycorhizes de *Z. mauritiana* dans un sol acidifié avec de la tourbe.

Tableau XIV : Variations du P assimilable (P Bray-1) et du pH dans un sol avant et après acidification avec de la tourbe en fonction des doses de BP

| Burkina phosphate (g de P.kg ⁻¹ de sol) | PH _{eau} | | P assimilable (P Bray-1) | |
|---|------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|
| | avant acidification | après acidification | avant acidification | après acidification |
| 0,00 | 7,46 | 5,03 | 2,18 | 2,18 |
| 0,31 | 7,48 | 4,96 | 2,62 | 4,80 |
| 0,62 | 7,47 | 4,99 | 5,68 | 6,65 |
| 1,25 | 7,47 | 4,96 | 10,92 | 12,23 |
| 2,50 | 7,48 | 5,02 | 18,77 | 20,52 |

Tableau XV : Composition chimique (matière organique, C et N totaux, rapport C/N) du sol avant et après acidification avec de la tourbe

| Avant acidification | | | | Après acidification | | | |
|-----------------------|-------------|-------------|-----|-----------------------|-------------|-------------|-----|
| Matière organique (%) | C total (%) | N total (%) | C/N | Matière organique (%) | C total (%) | N total (%) | C/N |
| 0,6 | 0,3 | 0,05 | 7 | 4,0 | 2,31 | 0,04 | 58 |

2-1- L'influence du BP et des CMA chez le jujubier dans un sol alcalin

La variation de la teneur en P total et P assimilable dans le sol non acidifié avec la tourbe en fonction des apports du BP est donnée dans le tableau XIV. La figure 4 illustre la croissance (figures 4 A, B et C), la DM (figure 4 D), le taux de mycorhization (figure 4 E) et la nutrition minérale en N, P et K (figures 4 F, G et H) chez les plants de jujubier inoculés avec *G. manihotis* et fertilisés avec 5 doses croissantes de BP.

Les apports de BP ont permis d'obtenir un gradient de P total et assimilable et n'ont pas modifié significativement le pH du sol (tableau XIV) en accord nos résultats obtenus ultérieurement chez *F. albida* (Bâ & Guissou, 1996, Annexe V).

La concentration du P dans la solution du sol n'est pas un facteur limitant la mycorhization du jujubier quelle que soit la dose de BP apportée (figure 4 E). Le taux de mycorhization demeure constant malgré les apports croissants des doses de BP. Aucune colonisation racinaire n'est observée chez les plants de jujubier non inoculés avec *G. manihotis*. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus chez le palmier à huile par Blal *et al.* (1990).

Les résultats montrent que les jujubiers mycorhizés avec *G. manihotis* ont une croissance en hauteur et une biomasse sèche beaucoup plus importantes que les plants non mycorhizés à toutes les doses de BP (figures 4 A et B). La hauteur et la biomasse sèche atteignent leur maximum lorsque le BP est apporté à la plus forte dose de 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol chez les plants non mycorhizés. Cette augmentation de la croissance des plants mycorhizés est consécutive à une meilleure nutrition minérale en particulier le P (Khaliq &

Sanders, 1997 ; Moyersoen *et al.*, 1998). La concentration en P dans les tiges des plants non mycorhizés n'a significativement augmenté qu'à la plus forte dose de 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol (figure 4 G). La concentration en N est également accrue chez les plants mycorhizés à la dose de 0,62 g de P.kg⁻¹ de sol alors que la concentration en K n'est pas du tout améliorée quel que soit le traitement (figures 4 F et H). A cette dose de 0,62 g de P.kg⁻¹ de sol, l'absorption du P et N dans les tiges des jujubiers est maximale et n'augmente plus avec les doses de BP. L'augmentation de l'absorption du P et N aux faibles doses de BP ne se traduit pas par une stimulation de la croissance en hauteur et de la biomasse des plants mycorhizés. La forte absorption du P dans les tiges des jujubiers mycorhizés, comparativement aux jujubiers non mycorhizés, provient pour une grande part du P libéré par le BP dans le sol. Dans ce cas, la croissance des plants atteint leur maximum seulement dans les traitements sans un apport de BP. Ces résultats ont été également obtenus par Ikram *et al.* (1992) et par Bâ & Guissou (1996, Annexe V). Ces plants montrent une consommation de luxe en P et N comme l'ont montré Azcon & Barea (1997). C'est l'extension du réseau de mycélium qui favorise la forte absorption du P chez les plants mycorhizés (Jakobsen *et al.*, 1992 ; O'keefe & Sylvia, 1992). Les CMA sont également capables d'augmenter l'absorption de P lorsqu'on a recours à des engrais peu solubles comme les phosphates naturels grâce au réseau d'hyphes qui explorent les microporosités du sol non accessibles aux plants sans mycorhizes (Colonna *et al.*, 1991 ; Asmah, 1995 ; Li *et al.*, 1991 et 1996). Si l'on considère le rapport racine/tige (figure 4 C), on se rend compte que les parties souterraines sont beaucoup plus développées que les parties aériennes chez les jujubiers non mycorhizés se traduisant par un ratio racine/tige > 1 et comparable quelle que soit la dose de BP appliquée. Les jujubiers mycorhizés favorisent au contraire le développement des parties aériennes par rapport aux parties souterraines et se traduit par un rapport racine/tige < 1 comparable quelle que soit la dose de BP apportée. En présence donc de *G. manihotis*, le système racinaire est très peu développé, l'absorption du P est en partie assurée par le développement du réseau d'hyphes dans le sol (Bolan, 1991 ; Schweiger *et al.*, 1999).

Nos résultats montrent que la biomasse totale des jujubiers est maximale chez les plants mycorhizés et n'augmente pas avec les doses de BP (figure 4 B). Par contre, la concentration en P dans les tiges feuillées des jujubiers augmente significativement avec les doses de BP en présence de *G. manihotis* (figure 4 G). Il n'est sans doute pas surprenant que cet élément majeur conditionne en partie la dépendance mycorhizienne (DM) des

jujubiers. Comme la biomasse totale augmente avec les doses de BP chez les plants non mycorhizés et est comparable chez les plants mycorhizés, la DM des plants de jujubier diminuent fortement avec l'augmentation du P biodisponible dans le sol (figure 4 D). Cette diminution de la DM en fonction de l'augmentation des doses du BP est également observée chez *F. albida* (Bâ *et al.*, 1996 b ; Bâ & Guissou, 1996, Annexes IV et V). Le jujubier est en fait une espèce fortement dépendante de *G. manihotis* pour sa croissance et l'absorption du P. La DM du jujubier est de 78 % dans la solution du sol à 2,18 ppm de P (sans un apport de BP). Cette DM est significativement réduite à 18 % lorsque le P biodisponible du sol atteint 18,77 ppm de P dans le sol (apport de BP à la plus forte dose de 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol). L'interaction *G. manihotis* et BP est hautement positive sur la nutrition du P chez le jujubier en accord avec les résultats obtenus par Blal *et al.* (1990). Dans ce cas le P biodisponible dans la solution du sol n'est pas un facteur limitant la croissance du jujubier mycorhizé car les plants accumulent le maximum de P sans une incidence significative sur la croissance. Les plants non mycorhizés sont capables d'utiliser le P du BP en particulier à la plus forte dose de 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol contrairement aux résultats obtenus par Antunes & Cardoso (1991). Des études utilisant des marquages radioactifs au ³²P montrent que la fraction soluble du P des phosphates naturels absorbée ou non par les plants mycorhizés ou non provient du même « pool » de P dans le sol (Blal *et al.*, 1990).

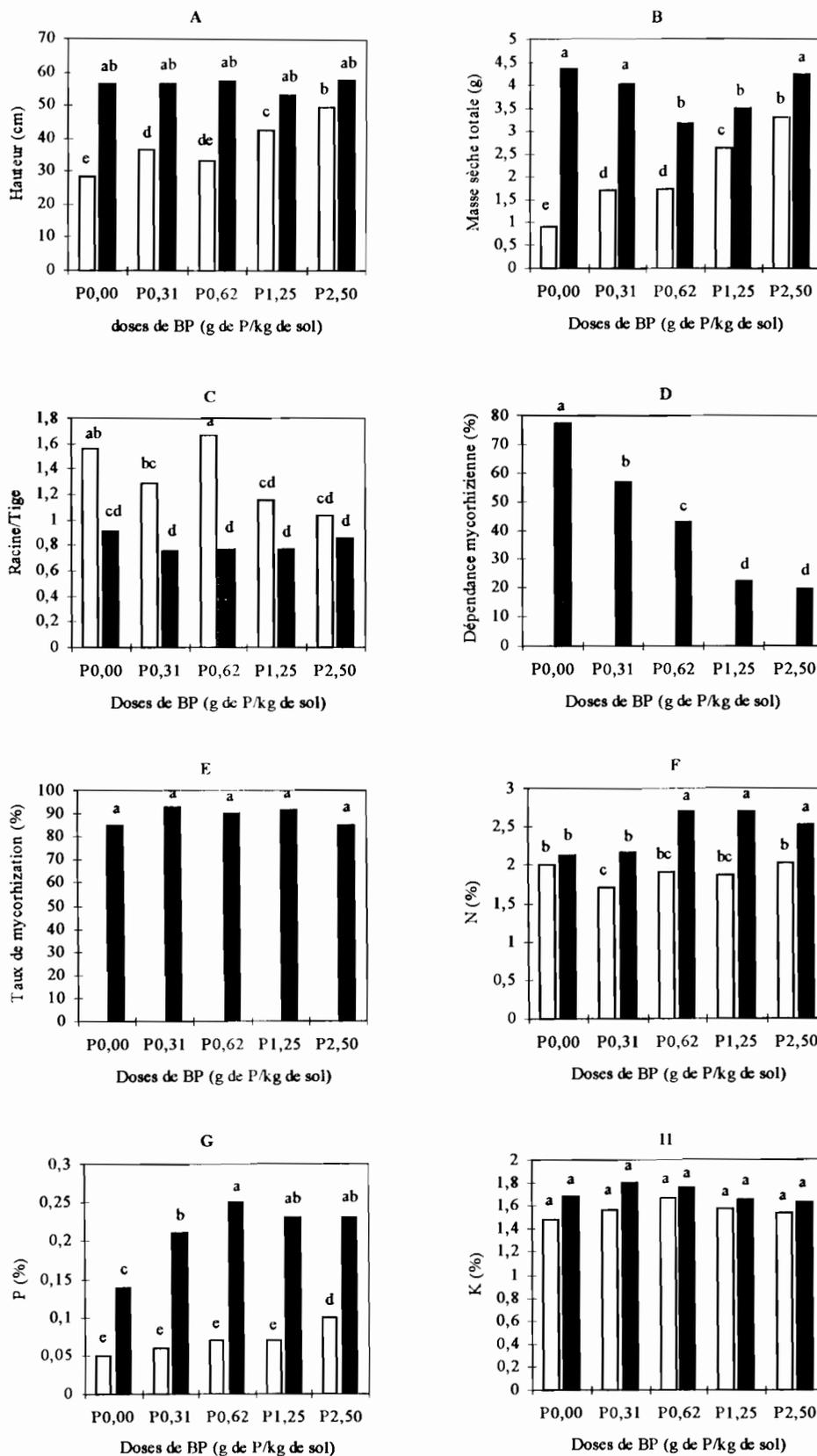


Figure 4 : Effets de l'inoculation avec *G. manihotis* et de la fertilisation avec différentes doses de BP sur la hauteur (A), la masse sèche totale (B), le rapport racine/tige (C), la dépendance mycorhizienne (D), le taux de mycorhization (E) et les concentrations en N (F), P (G) et K (H) des jujubiers cultivés dans un sol alcalin.

Les colonnes ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls, $p < 0,05$).

P_{0,00} : sans apport de BP ; P_{0,31} : 0,31 g.kg⁻¹ ; P_{0,62} : 0,62 g.kg⁻¹ ; P_{1,25} : 1,25 g.kg⁻¹ ; P_{2,50} : 2,50 g.kg⁻¹.

Ziziphus mauritiana inoculé (■) ou non (□) avec *Glomus manihotis*

2-2- Mobilisation du BP par le jujubier mycorhizé dans un sol acide

Le tableau XIV présente l'évolution du P biodisponible dans le sol acidifié avec de la tourbe en fonction des différentes doses de BP comparativement au même sol non acidifié. La tourbe a fortement enrichi le sol en matière organique et en carbone total (tableau XV).

La figure 5 illustre les effets de l'inoculation avec *G. manihotis* et des apports des différentes doses de BP sur le taux de mycorhization (figure 5 E), la croissance en hauteur (figure 5 A), la masse sèche totale (figure 5 B), le rapport racine/tige (figure 5 C), la dépendance mycorhizienne (figure 5 D), les concentrations en P, N, K (figures 5 F, G et H) dans les tiges feuillées des jujubiers cultivés dans un sol acidifié avec de la tourbe.

La fraction du P libéré du BP est beaucoup plus importante dans le sol acidifié avec la tourbe que dans le même sol non acidifié à pH alcalin (tableau XIV). Ces résultats montrent bien que les phosphates naturels ont une forte réactivité dans des sols acides (Asmah, 1995 ; Utomo, 1995). L'accroissement des doses de BP n'a pas modifié de façon significative les pH des sols. Comme l'ont montré Lompo (1995) et Compaoré *et al.* (1997), le BP serait destiné aux sols à caractère acide comme la plupart des sols du Burkina Faso. De plus, le faible niveau du P dans ces sols expliquerait la bonne efficacité du BP sur le rendement des cultures vivrières en stations (Sédogo *et al.*, 1991 ; Bado *et al.*, 1997).

Le BP n'est pas un facteur limitant la mycorhization du jujubier avec *G. manihotis* quelle que soit la teneur du P dans le sol acidifié avec la tourbe (figure 5 E). Ces mêmes résultats ont été également obtenus chez le jujubier cultivé dans le même sol non acidifié à pH alcalin (Guissou *et al.*, 1998 b, Annexe VI) et également chez *F. albida* en sol alcalin (Bâ & Guissou, 1996, Annexe V). Pourtant, l'acidification du sol avec la tourbe qui a fortement augmenté le P biodisponible dans le sol n'a aucune influence sur l'infectivité des racines du jujubier par *G. manihotis*, résultat également observé par Li *et al.* (1991). On devrait normalement s'attendre à une réduction du taux de mycorhization du jujubier à de fortes doses de BP dans ce sol contrairement aux résultats de Azcon & Barea (1997) et de Sharma & Adholeya (2000). Nos résultats montrent que *G. manihotis* serait une espèce de CMA tolérante aux conditions édaphiques (pH et P du sol) bien qu'elle soit isolée dans un sol à pH alcalin et pauvre en P assimilable (Bâ *et al.*, 1996 a, Annexe I). Ce résultat est bien

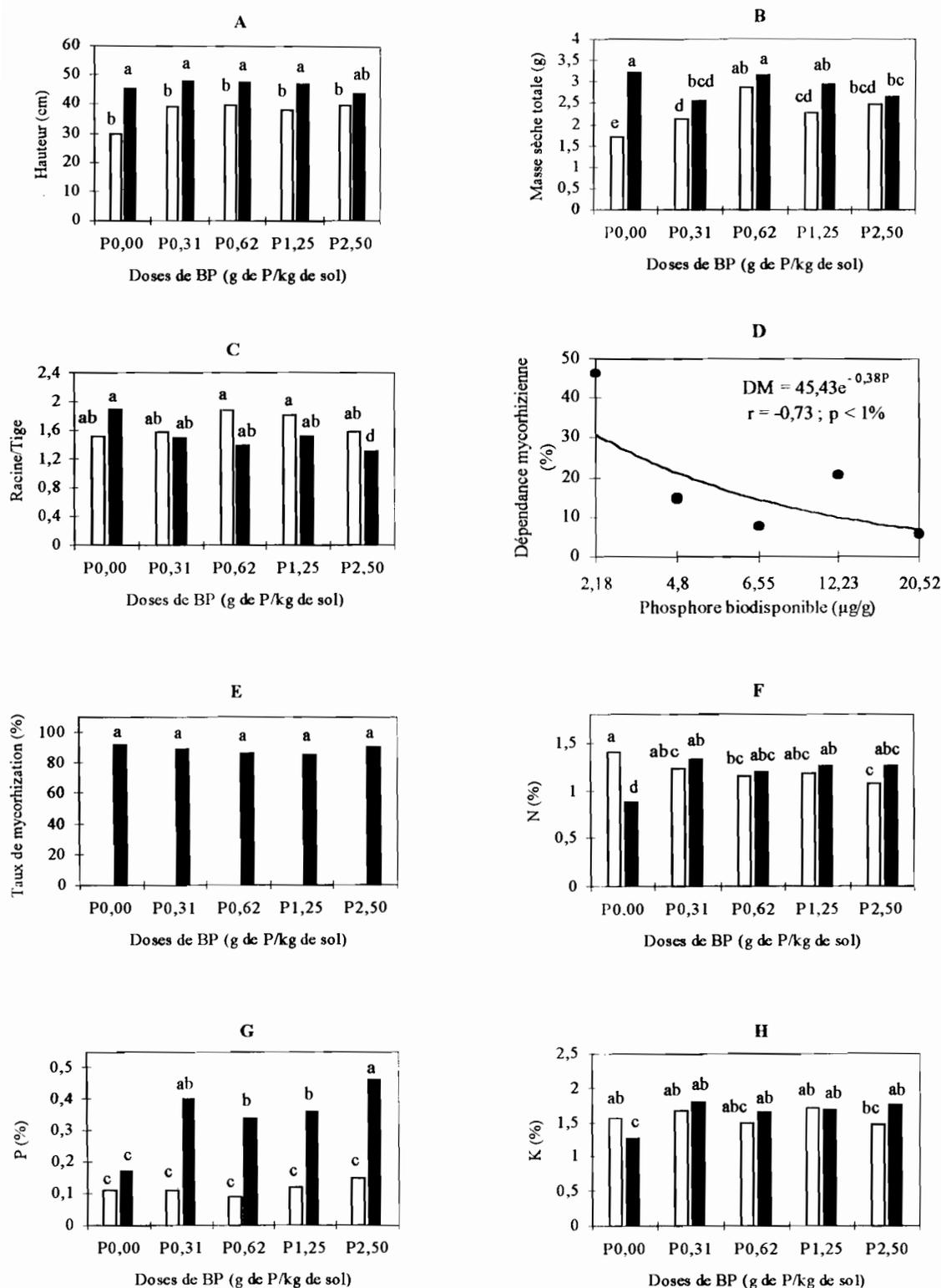


Figure 5 : Effets de l'inoculation avec *G. manihotis* et de la fertilisation avec différentes doses de BP sur la hauteur (A), la masse sèche totale (B), le rapport racine/tige (C), la dépendance mycorhizienne (D), le taux de mycorhization (E) et la concentration en N (F), P (G) et K (H) des jujubiers cultivés dans un sol acidifié avec de la tourbe.

Les colonnes ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls, $p < 0,05$).

P_{0,00} : sans apport de BP ; P_{0,31} : 0,31 g.kg⁻¹ ; P_{0,62} : 0,62 g.kg⁻¹ ; P_{1,25} : 1,25 g.kg⁻¹ ; P_{2,50} : 2,50 g.kg⁻¹.

Ziziphus mauritiana inoculé (■) ou non (□) avec *Glomus manihotis*

en accord avec celui de Clark (1997) qui montre que *G. manihotis* est particulièrement tolérante à l'acidité du sol. D'autre part, le substrat de culture utilisé dans ces expériences est déficient en N (0,04 % de N total) et en P assimilable (2,18 ppm de P). Dans ces conditions de déficience du sol en N et P, la fertilisation phosphatée n'a aucun effet dépressif sur le taux de mycorhization des plants en accord avec Sylvia & Neal (1990).

La croissance en hauteur et la production de biomasse totale sont très faibles chez les jujubiers non mycorhizés et non fertilisés (figures 5 A et B). La hauteur des plants ne diffère pas significativement à l'intérieur d'un même traitement à l'exception des plants ayant reçu la plus forte dose de 2,50 g de P.kg⁻¹ de sol (figure 5 A). La biomasse totale produite est maximale chez les jujubiers mycorhizés sans apport de BP et les apports des doses de BP à partir de 0,62 g de P.kg⁻¹ n'ont pas d'effet significatif sur la masse sèche totale produite chez les plants mycorhizés ou non (figure 5 B). Il en résulte donc un rapport racine/tige > 1 chez les jujubiers mycorhizés ou non et quelle que soit la dose de BP apportée (figure 5 C) comme l'ont également observé Zhao *et al.* (1997). Autrement dit, *G. manihotis* et/ou le BP ont stimulé le développement des parties souterraines du jujubier par rapport aux parties aériennes.

Comme la croissance chez les jujubiers mycorhizés n'augmente pas avec les doses de BP mais augmente chez les plants non mycorhizés jusqu'à la dose de 0,62 g de P.kg⁻¹, la dépendance mycorhizienne (DM) du jujubier (figure 5 D) diminue significativement avec les apports croissants du BP. Nos résultats antérieurs ont montré que le jujubier cultivé dans le même sol à pH alcalin sans un apport de BP a une DM de 78 % (Guissou *et al.*, 1998 b, Annexe VI). Dans cette expérience, la DM est passée à 46 % lorsque ce sol a été acidifié avec la tourbe. Cette réduction de la DM résulterait de l'enrichissement du sol en matière organique par la tourbe. De plus, l'apport des doses croissantes du BP dans ce sol a fortement augmenté le P biodisponible du sol ce qui réduit la DM de 46 % à moins de 10 % (figure 5 D). La DM et le P biodisponible dans la solution du sol sont inversement corrélés ($DM = 45,43 e^{-0,38P}$; $r = - 0,73$; $p < 1 \%$) (figure 5 D).

Le BP n'a pas augmenté de façon significative la concentration en P dans les tiges des jujubiers non mycorhizés à toutes les doses (figure 5 G). L'absorption du P chez les plants non mycorhizés est très faible comparativement aux plants mycorhizés (Li *et al.*, 1997 ; Zhao *et al.*, 1997 ; Sharma & Adholeya, 2000). Aussi, *G. manihotis* et le BP n'ont pas augmenté l'absorption du N et K chez le jujubier (figures 5 G et H). Les concentrations

en N et K sont très faibles chez les plants mycorhizés et sans un apport de BP dues aux effets de dilution chez les jujubiers non mycorhizés où la croissance a été très faible. Les valeurs des concentrations en P comparables chez les jujubiers non mycorhizés montrent que ces derniers ne sont pas capables absorber le P du BP en accord avec les données de Manjunath *et al.* (1989) et Antunes & Cardoso (1991). Nos résultats antérieurs chez *F. albida* et chez le jujubier cultivés dans le même sol à pH alcalin montrent également que les plants non mycorhizés n'utilisent pas efficacement le P du BP (Bâ *et al.*, 1996 b ; Bâ & Guissou, 1996, Annexes V et VI). Chez les jujubiers mycorhizés non fertilisés, la concentration en P dans les tiges feuillées est comparable à celle des plants témoins fertilisés. L'absorption maximale du P est observée chez les jujubiers mycorhizés ayant reçu la plus faible dose de 0,31 g de P.kg⁻¹ de sol. A cette dose de BP, les jujubiers mycorhizés absorbent 4 fois plus de P comparativement aux jujubiers non mycorhizés. Clark (1997) a montré que *G. manihotis* augmente l'absorption du P en sol acide. La forte absorption du P chez ces jujubiers mycorhizés provient pour une grande part du P libéré du BP suite à l'acidification du sol avec la tourbe qui a solubilisé une forte quantité de P biodisponible au profit des plants mycorhizés. Pour une absorption maximale du P chez le jujubier en présence de *G. manihotis* il faut apporter une dose de 0,62 g de P.kg⁻¹ en sol alcalin (Guissou *et al.*, 1998 b, Annexe VI) et seulement la moitié (0,31 g de P.kg⁻¹) dans le même sol acidifié avec la tourbe. Il est généralement admis que les plants mycorhizés ont une meilleure croissance en hauteur et ont une bonne production de biomasse totale, probablement due à une meilleure alimentation en P (Li *et al.*, 1997 ; Zhao *et al.*, 1997 ; Prasad *et al.*, 2000). Cette forte absorption du P est sans effet sur la production de biomasse totale chez les jujubiers en présence de *G. manihotis*. Ces résultats montrent qu'une meilleure absorption du P n'entraîne pas forcément une meilleure croissance des plants (Fitter *et al.*, 1996 ; Moyersoen *et al.*, 1998).

En conclusion, les résultats montrent que les plants mycorhizés de *F. albida* avec *G. aggregatum* ou *G. manihotis* utilisent mieux le P du sol et du BP que les plants non mycorhizés. La mycorhization permet également une meilleure alimentation en azote chez *F. albida*. L'absorption du P est maximale lorsque le BP est apporté à la dose de 2,50 g P.kg⁻¹ de sol chez des plants de *F. albida* mycorhizé. On peut envisager l'utilisation du BP en pépinière pour corriger la carence en P de la plupart des sols du Burkina Faso et en

particulier pour améliorer le faible potentiel fixateur d'azote chez des jeunes plants de *F. albida*.

Ces résultats ont été également observés chez le jujubier (*Z. mauritiana*), cultivé en sols alcalin (pH 7,4) et dans le même sol acidifié (pH 5,0) avec de la tourbe, inoculé avec *G. manihotis*. L'acidification a provoqué une forte solubilisation du BP dont une bonne part a été absorbée par les jujubiers mycorhizés. Les résultats montrent que pour une absorption maximale du P du sol et du BP, il faut apporter 0,62 g P.kg⁻¹ en sol alcalin contre seulement 0,31 g P.kg⁻¹ en sol acide chez les jujubiers inoculés avec *G. manihotis*. Cette espèce de CMA serait tolérante aux fortes variations de teneur en P dans les sols bien qu'elle soit isolée dans un sol carencé en P biodisponible. Cette forte absorption du P chez le jujubier en présence de *G. manihotis* pourrait améliorer sa valeur fruitière et fourragère dans les sites de plantation.

D'un point de vue pratique, la stimulation de la croissance en hauteur observée chez les plants mycorhizés avec des espèces de CMA sélectionnées comme *G. aggregatum* et *G. manihotis* pourrait éventuellement raccourcir la durée de maintien des plants en pépinière. L'absorption du P chez *F. albida* et chez les jujubiers est cependant sans incidence sur la production totale de biomasse des plants mycorhizés. D'un point de vue écologique, une telle accumulation de P pourrait être une stratégie d'adaptation des plantes poussant dans des sols carencés en P biodisponible comme c'est le cas du Burkina Faso.

IV-Mycorhizes à arbuscules et stress hydrique

Dans cette étude, les analyses statistiques montrent que les interactions entre les 3 facteurs étudiés (arbres fruitiers, régime d'arrosage et mycorhization) sont significatifs seulement pour la dépendance mycorhizienne (tableau XVI) et pour les variables de nutrition minérale notamment N, P, K et Mg (tableau XVII).

Tableau XVI : Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur la masse sèche totale (MST), la dépendance mycorhizienne (DM), la consommation en eau, le taux de mycorhization, la surface foliaire et l'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) chez des plants de *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* sous l'effet du stress hydrique en présence ou non de CMA

| Effets des facteurs | MST (g) | DM (%) | Consommation En eau (g d'eau/jour) | Taux de mycorhization (%) | Surface foliaire (cm ²) | EUE (g d'eau/jour) |
|-----------------------|---------|--------|------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Fruitier (F) | ns | ** | ** | ** | ** | ns |
| Mycorhize (M) | ** | ** | ** | ** | ** | ns |
| Régime d'arrosage (R) | ** | ns | * | ns | * | * |
| F x M | ** | ** | ** | ** | ** | ns |
| F x R | ns | * | ns | ns | ns | ns |
| M x R | * | ns | ns | ns | ns | ns |
| F x M x R | ns | * | ns | ns | ns | ns |

ns : non significatif ; * : significatif à 5 % ; ** : significatif à 1 %.

Tableau XVII : Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur les concentrations en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées de *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* sous l'effet du stress hydrique en présence ou non de CMA

| Effets Des facteurs | N (%) | P (%) | K (%) | Mg (%) |
|-----------------------|-------|-------|-------|--------|
| Fruitier (F) | ** | ** | ** | ** |
| Mycorhize (M) | ** | ** | ** | ** |
| Régime d'arrosage (R) | ** | ** | ** | ** |
| F x M | ** | ** | ** | ns |
| F x R | ** | ** | ** | * |
| M x R | * | ** | ns | ns |
| F x M x R | * | ** | ** | * |

ns : non significatif ; * : significatif à 5 % ; ** : significatif à 1 %.

La figure 6 présente les effets du stress hydrique sur des variables de croissance et de consommation d'eau chez les fruitiers mycorhizés.

Comme le montre le tableau XVI, le stress hydrique n'a pas modifié de façon significative le taux de mycorhization chez les fruitiers *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* inoculés avec *G. aggregatum* (figure 6 D) contrairement aux résultats obtenus par Karasawa *et al.* (2000 a, b). Ces résultats sont comparables à ceux déjà obtenus dans la littérature (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995 a ; Miller, 2000). *B. aegyptiaca* présente le plus faible taux de mycorhization quel que soit le régime d'arrosage. Les fruitiers *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* ont des taux de mycorhization comparables aussi bien en régime d'arrosage normal qu'en situation de stress hydrique (figure 6 D). Ces résultats sont en accord avec les conclusions de Ruiz-Lozano *et al.* (1995 a) qui montrent bien que les espèces de CMA du genre *Glomus* ne diffèrent pas significativement dans leur aptitude à coloniser les plants sous l'effet d'un stress hydrique.

Quel que soit le régime d'arrosage, *G. aggregatum* a amélioré de façon significative la biomasse totale produite chez les fruitiers à l'exception de *B. aegyptiaca* (figure 6 A). La masse sèche totale des plants mycorhizés de *B. aegyptiaca* est comparable à celle des plants non mycorhizés quel que soit le régime de stress hydrique. Les fruitiers *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* inoculés avec *G. aggregatum* présentent des biomasses totales comparables en régime d'arrosage normal comme en situation de stress hydrique. Cependant, on note que le stress hydrique réduit significativement ($p < 1\%$) la biomasse totale des plants (tableau XVI) en accord avec les résultats obtenus par Ruiz-Lozano *et al.* (1995 a, b) et Davies *et al.* (1996).

Les effets de *G. aggregatum* varient suivant les espèces d'arbres considérés. Ces effets exprimés en terme de dépendance mycorhizienne (DM) varie suivant les fruitiers comme nous l'avons déjà montré (Guissou *et al.*, 1998 a ; Bâ *et al.*, 2000, Annexes II et III). La DM de *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa* et *Z. mauritiana* n'est pas modifiée par le régime d'arrosage des plants (figure 6 D). En régime d'arrosage normal, *T. indica* et *Z. mauritiana* ont des valeurs de DM comparables et *B. aegyptiaca* est le fruitier qui présente la plus faible valeur de DM. Dans ces conditions, *P. biglobosa* a une valeur de DM intermédiaire. La DM de *T. indica* diminue sous l'effet du stress hydrique et devient comparable à celle de *P. biglobosa*. Dans ces deux cas de situation, *Z. mauritiana* est le fruitier le plus dépendant de *G. aggregatum* et *B. aegyptiaca* le fruitier qui présente les plus

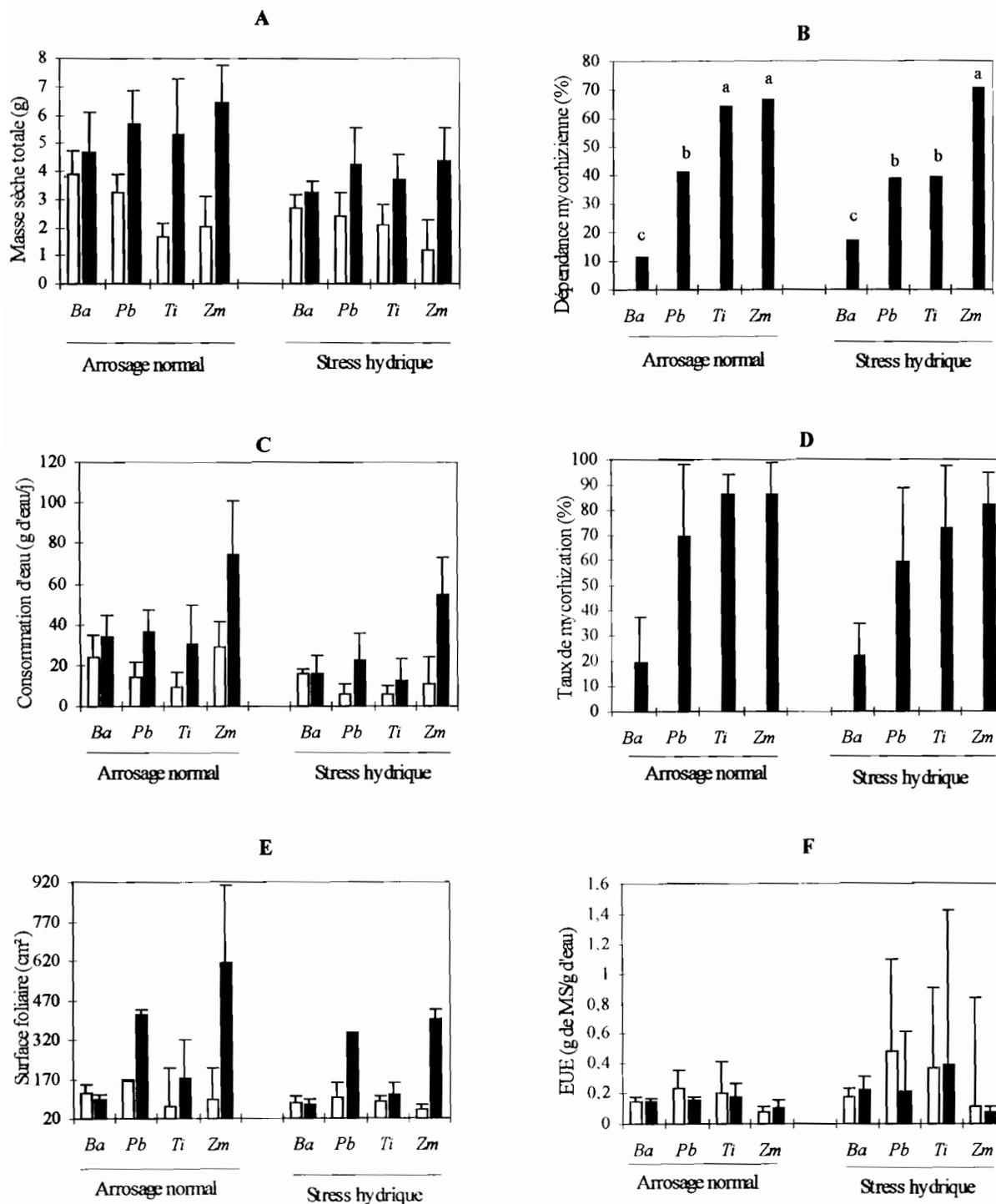


Figure 6 : Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec *G. aggregatum* sur la masse sèche totale (A), la dépendance mycorhizienne (B), la consommation d'eau (C), le taux de mycorhization (D), la surface foliaire (E) et l'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) (F) chez les fruitiers *Balanites aegyptiaca* (Ba), *Parkia biglobosa* (Pb), *Tamarindus indica* (Ti) et *Ziziphus mauritiana* (Zm).

Les valeurs ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls, $p < 5\%$). Les barres représentent les écart-types des moyennes.

Fruitiers inoculés (■) ou non (□) avec *Glomus aggregatum*.

faibles valeurs de DM probablement à cause de son faible taux de mycorhization (Bâ *et al.*, 2000, Annexe III).

Nos résultats montrent que le fort taux de mycorhization observé chez les plants de *P. biglobosa* et *T. indica* (figure 6 D) n'améliore pas toujours la consommation en eau des plants (figure 6 C) contrairement à certains résultats obtenus dans la littérature (Kothari *et al.*, 1990 ; Subramanian *et al.*, 1995 ; Davies *et al.*, 1996). Par exemple, *B. aegyptiaca* qui est le fruitier le moins mycorhizé (figure 6 D) et le moins dépendant des CMA (figure 6 B) présente la même consommation en eau que les fruitiers *P. biglobosa* et *T. indica* plus infectifs et plus dépendants des mycorhizes quel que soit le régime d'arrosage (figure 6 C). De plus, *Z. mauritiana* consomme beaucoup plus d'eau que *P. biglobosa* et *T. indica* sous l'effet de *G. aggregatum* bien que ces 3 fruitiers aient des taux de mycorhization comparables et quel que soit le régime d'arrosage. La forte consommation en eau chez *Z. mauritiana* en présence de *G. aggregatum* pourrait s'expliquer par une forte transpiration foliaire liée à une surface foliaire beaucoup plus importante et surtout à un fort taux d'infection racinaire dans le sol qui contribue à une meilleure utilisation de l'eau disponible (O'Keefe & Sylvia, 1993). En présence de *G. aggregatum*, *B. aegyptiaca* et *T. indica* ont des surfaces foliaires nettement inférieures à celle de *P. biglobosa* (figure 6 E), et pourtant ces 3 arbres fruitiers ont des consommations en eau comparables (figure 6 C). Les résultats montrent d'autre part que les plants mycorhizés de *P. biglobosa* et *Z. mauritiana* présentant des surfaces foliaires comparables ont des consommations en eau qui diffèrent significativement quel que soit le régime d'arrosage. Ces résultats indiquent que la consommation en eau chez ces fruitiers ne dépend pas de la surface foliaire en accord avec les conclusions de Ruiz-Lozano *et al.* (1995 b) et de Davies *et al.* (1993).

La tolérance des fruitiers au stress hydrique exprimée en terme d'indice de résistance au stress hydrique (IRS) n'est pas du tout améliorée par *G. aggregatum* (tableau XVIII).

Tableau XVIII : Effets de *G. aggregatum* sur l'indice de résistance à un stress hydrique (IRS) chez *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* soumis à un stress hydrique

| Traitements | <i>B. aegyptiaca</i> | <i>P. biglobosa</i> | <i>T. indica</i> | <i>Z. mauritiana</i> |
|----------------|----------------------|---------------------|------------------|----------------------|
| Mycorhizés | 0,76 ns | 0,78 ns | 0,75 ns | 0,72 ns |
| Non mycorhizés | 0,72 ns | 0,76 ns | 1,31 ns | 0,82 ns |

ns : non significatif

L'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) est également comparable chez les fruitiers mycorhizés ou non quel que soit le régime d'arrosage des plants (figure 6 F). Ces résultats montrent que l'hypothèse selon laquelle les CMA augmentent la résistance des plants soumis à un régime de stress hydrique (Davies *et al.*, 1993 ; Sylvia *et al.*, 1993 ; Subramanian *et al.*, 1995 et 1997 ; Liu *et al.*, 2000) n'est pas toujours vérifiée. L'EUE chez les plants pourrait varier suivant les espèces de CMA, la plante hôte, l'intensité et la durée d'exposition des plants au stress hydrique (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995 a, b ; Sylvia *et al.*, 1993).

Les résultats du tableau XVII montrent que le stress hydrique a un effet hautement significatif ($p < 1 \%$) sur la concentration en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées des arbres fruitiers. La concentration en ces éléments minéraux a fortement augmenté chez les 3 fruitiers les plus dépendants des mycorhizes (*P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*) même en situation de stress hydrique (figure 7 A, B, C et D). De tels résultats ont été également obtenus par Subramanian & Charest (1997). Chez les fruitiers mycorhizés, les concentrations en N et K (figures 7 A et C) diminuent sous l'effet du stress hydrique. Il en est de même pour les concentrations en P et Mg (figures 7 B et D) dans les tiges de *P. biglobosa* et de *T. indica*. Par contre la concentration en P dans les tiges feuillées de *Z. mauritiana* a fortement augmenté dans les conditions de stress hydrique (figure 7 B). L'augmentation de la nutrition en P chez les plants mycorhizés de *Z. mauritiana* par rapport aux plants non mycorhizés est de 6,2 en régime de stress hydrique contre seulement 1,1 en situation d'arrosage normal. Cet accroissement de la nutrition phosphatée chez *Z. mauritiana* est indépendant de l'EUE (figure 6 F) et de l'IRS (tableau XVIII). Ces résultats montrent que l'effet des CMA sur la tolérance des fruitiers au stress hydrique n'est pas liée à une amélioration de la nutrition en P contrairement aux résultats obtenus par Osonubi *et al.* (1991) et Sylva *et al.* (1993).

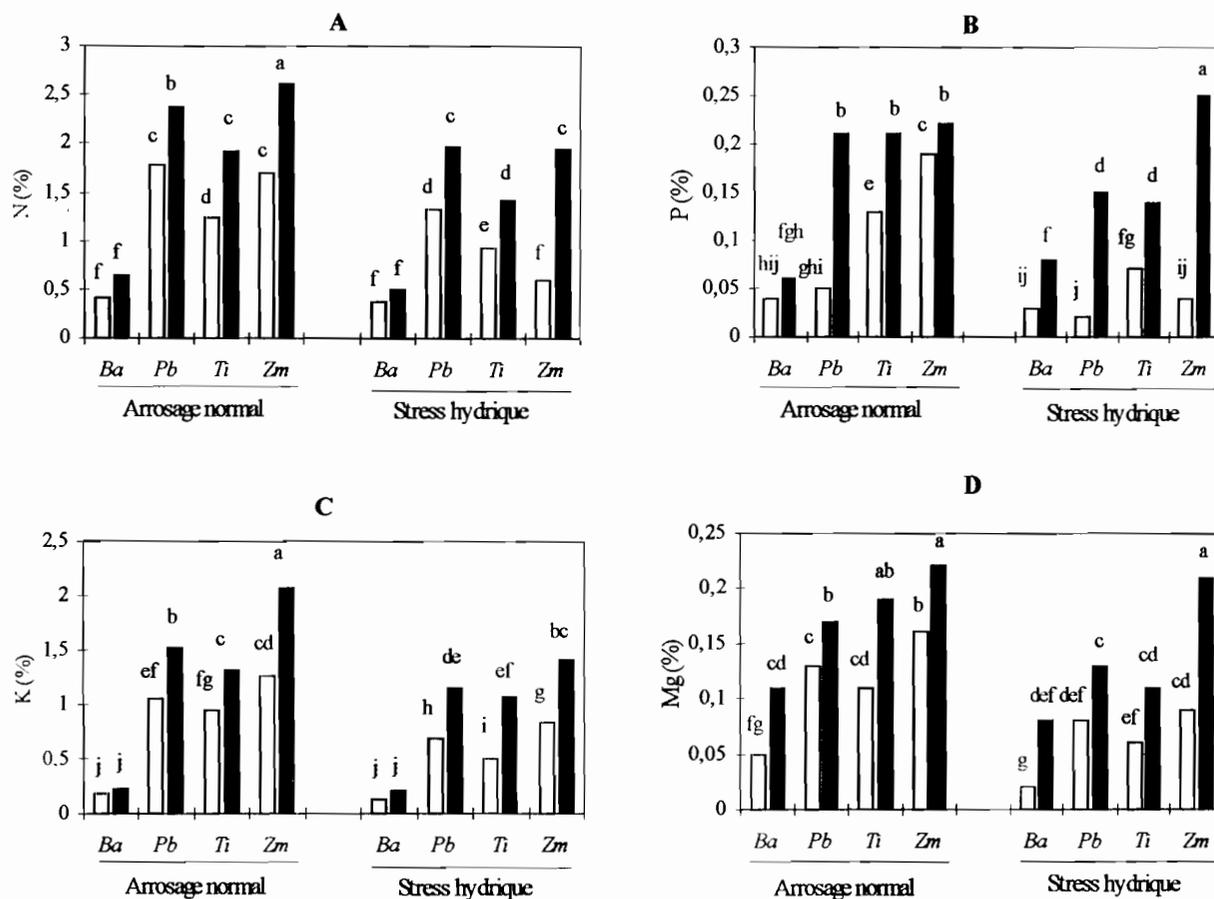


Figure 7 : Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec *G. aggregatum* sur la concentration en N (A), P (B), K (C) et Mg (D) dans les tiges feuillées des fruitiers *Balanites aegyptiaca* (Ba), *Parkia biglobosa* (Pb), *Tamarindus indica* (Ti) et *Ziziphus mauritiana* (Zm).

Les valeurs ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman Keuls, $p < 5\%$).

Fruitiers inoculés (■) ou non (□) avec *Glomus aggregatum*.

En conclusion, nos résultats montrent que la nutrition minérale et la croissance des fruitiers sont nettement améliorées en présence de *G. aggregatum* même sous l'effet du stress hydrique. *Z. mauritiana* est le fruitier le plus dépendant des CMA et les plants mycorhizés présentent une forte teneur en P quel que soit le régime d'arrosage des plants. *G. aggregatum* n'a pas du tout amélioré la résistance au stress et l'efficacité d'utilisation de l'eau qui restent assez comparables chez les fruitiers bien que ces derniers présentent des surfaces foliaires et des valeurs de DM différentes. Les plants de *Z. mauritiana* mycorhizés utilisent au maximum les ressources en eau du sol même dans des conditions de stress hydrique, ce qui pourrait leur permettre de se maintenir en cas de déficit hydrique dans des conditions expérimentales au champ.

CONCLUSION GENERALE - PERSPECTIVES

L'étude réalisée ici met en évidence pour la première fois une diversité de Glomales dans des sols de plantation d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium* au Burkina Faso. Dix espèces de CMA ont été identifiées : six espèces du genre *Glomus* (*G. aggregatum*, *G. geosporum*, *G. lamellosum*, *G. manihotis* et deux espèces non encore identifiées), deux du genre *Scutellospora* (*S. gregaria* et une espèce non identifiée), une du genre *Acaulospora* (*A. delicata*) et une espèce du genre *Gigaspora* (*G. margarita*). Plus de 80 % des spores récoltées ont été attribuées au genre *Glomus* et en particulier à deux espèces : *G. aggregatum* et *G. manihotis* dont les spores sont parmi les plus viables. Des cultures monosporales ont été obtenues uniquement avec ces deux espèces. Etant donné que les CMA ne sont pas spécifiques de la plante d'isolement, nous avons choisi *G. aggregatum* et *G. manihotis* pour des expériences de mycorhization contrôlée sur des espèces ligneuses.

La comparaison entre l'efficacité de ces deux espèces de CMA avec trois CMA de collection (*G. mosseae*, *G. intraradices* et *A. spinosa*) sur la croissance et la nutrition minérale de trois fruitiers forestiers (*P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana*) a montré que les deux CMA du Burkina ont une efficacité comparable à celle de *A. spinosa*, quel que soit l'arbre fruitier utilisé. Les résultats ont aussi montré que *Z. mauritiana* est hautement dépendant des mycorhizes, alors que *T. indica* et *P. biglobosa* sont moyennement dépendants. Ces différents niveaux de dépendance mycorhizienne sont positivement corrélés à la longueur et densité des poils absorbants. Ceci signifie que les poils absorbants ne constituent pas une alternative à l'alimentation minérale de ces trois fruitiers du Burkina Faso. Le P, est à cet égard, l'élément minéral qui contribue le plus à la production de biomasse des fruitiers mycorhizés en particulier chez de jeunes plants de *Z. mauritiana*. Ces résultats sont en accord avec ceux qui sont obtenus sur dix autres fruitiers forestiers provenant du Sénégal. C'est pourquoi nous avons choisi *Z. mauritiana* comme modèle de plante pour étudier la capacité des fruitiers mycorhizés à mobiliser les phosphates naturels de Kodjari (PNK) ou Burkina phosphate (BP).

Des données de la littérature indiquent que le BP est parmi les phosphates naturels (PN) les moins réactifs d'Afrique de l'Ouest. Les procédés de solubilisation des PN par compostage ou par acidification partielle restent limités par des contraintes que nous avons évoquées dans le Chapitre I. Il était donc important d'envisager leur utilisation par des CMA. Dans un sol à pH alcalin, nous avons montré que les jujubiers (*Z. mauritiana*) ne mobilisent le P du sol et du BP que lorsqu'ils sont associés à des CMA. La proportion de P absorbé dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés et non fertilisés est de l'ordre de 1,5 alors que celle des jujubiers mycorhizés et fertilisés (dose optimale de 0,62 g de P.kg⁻¹ de sol) est de l'ordre de 2,5. Le P absorbé dans les tiges feuillées des jujubiers provient donc en partie du P libéré du BP. Nous avons ensuite envisagé la solubilisation du BP par acidification du sol alcalin avec de la tourbe pour voir dans quelle mesure les jujubiers mycorhizés pourraient en bénéficier. L'addition de tourbe a acidifié le sol et provoqué la solubilisation d'une fraction du BP. Les jujubiers mycorhizés ont prélevé dans ces conditions au moins quatre fois plus de P du BP (dose optimale de 0,31 g de P.kg⁻¹ de sol) que de P provenant du sol. Dans les deux cas de figure, la DM a diminué en fonction de la dose du BP et l'absorption de P a été sans incidence sur la production de biomasse totale des jujubiers mycorhizés. Ce qui veut probablement dire que les jujubiers mycorhizés consomment plus de P qu'ils n'en ont besoin. Cette stratégie d'accumulation de P pourrait être, comme le suggèrent des données de la littérature, d'un grand intérêt pour l'adaptation des jujubiers mycorhizés dans des sols carencés en cet élément. Des résultats comparables ont été obtenus sur *Faidherbia albida*, légumineuse moyennement dépendante des CMA.

La plupart des fruitiers que nous avons étudiés ont une large distribution notamment en zone sahélienne qui reçoit très peu de précipitations. Dans ces conditions et compte tenu des données de la littérature, il était permis de faire l'hypothèse que les CMA pourraient améliorer la tolérance au stress hydrique de ces fruitiers. Nous avons confirmé les résultats obtenus précédemment sur la dépendance mycorhizienne des fruitiers. Un des fruitiers en l'occurrence *B. aegyptiaca* s'est révélé non dépendant des CMA. Nous avons montré que la consommation en eau des fruitiers mycorhizés est indépendante de la surface foliaire, quel que soit le régime d'arrosage. La mycorhization n'améliore ni l'indice de résistance au stress hydrique, ni l'efficacité d'utilisation de l'eau des fruitiers. Il faut tout de même rester assez prudent sur l'interprétation de ces résultats qui reposent essentiellement sur des données instantanées.

Jusqu'ici le statut mycorhizien de la plupart des arbres fruitiers soudano-sahéliens était inconnu. Notre étude a donc conduit à des avancées significatives notamment dans le développement des techniques de mycorhization contrôlée de ces arbres fruitiers. Elle ouvre aussi des perspectives intéressantes dans le domaine de la domestication de ces fruitiers. Cependant des études complémentaires sont à envisager pour diffuser auprès des arboriculteurs la technique de mycorhization contrôlée :

- Nos essais ont été conduits sur des sols préalablement désinfectés. Ceci n'est pas représentatif des conditions habituelles de pépinière où les substrats ne sont pas désinfectés. Il faudra donc vérifier la compétitivité du CMA introduit par rapport aux CMA natifs des substrats de pépinière ;
- Notre étude a permis une identification morphologique des CMA utilisés. Pour le suivi de la persistance et de la dissémination de ces CMA en plantation, une caractérisation au moyen d'outils moléculaires adéquats (RAPD, PCR-RFLP) sera nécessaire surtout lorsqu'on sera en présence d'isolats de la même espèce de CMA ;
- La domestication des fruitiers, en particulier du jujubier (*Z. mauritiana*), requiert la prise en compte de plusieurs approches complémentaires : multiplication végétative d'individus repérés *in situ* pour la qualité du fruit, introduction de variétés exotiques domestiquées et très productives, fertilisation, irrigation, mycorhization contrôlée et utilisation de rhizobactéries PGPR. Dans cette optique, il conviendra de vérifier que le CMA sélectionné s'adapte bien à toutes ces approches ;
- Le jujubier fructifie en général deux ans après le semis. Il sera donc intéressant de vérifier si la mycorhization contrôlée est susceptible d'augmenter la production fruitière.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adderley WP, Jenkins DA, Sinclair FL, Stevens PA, Verinumbe I (1997).** The influence of soil variability on tree establishment at an experimental agroforestry site in North East Nigeria. *Soil Use and Management* **13** : 1-8.
- Adjoud D, Plenchette C, Halli-Hargas R (1996).** Responses of 11 *Eucalyptus* species to inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **6** : 129-135.
- Ahiabor BD, Hirata H (1994).** Characteristic responses of three tropical legumes to inoculation of two species of VAM fungi in andosol with different fertilities. *Mycorrhiza* **5** : 63-70.
- Al-Raddad AM (1995).** Interaction of *Glomus mosseae* and *Paecilomyces lilacinus* on *Meloidogyne javanica* of tomato. *Mycorrhiza* **5** : 233-236.
- An ZQ, Hendrix JW (1988).** Determining the viability of endogonaceous spores with a vital stain. *Mycologia* **80** : 259-261.
- Anderson DM, Weiping W (1990).** Composition of the gum from *Combretum paniculatum* and four other gums which are not permitted food additives. *Phytochemistry* **29** (4) : 1193-1195.
- Antunes V, Cardoso EJBN (1991).** Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant and Soil* **131** : 11-19.
- Arines J, Palma JM, Viarino A (1993).** Comparison protein pattern in non mycorrhizal and VA mycorrhizal roots of red clover. *The New Phytologist* **123** : 763-768.
- Asmah AE (1995).** Effect of phosphorus source and rate of application on VAM fungal infection and growth of maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* **5** : 223-228.
- Aubréville A (1950).** Flore forestière soudano-guinéenne. AOF-Cameroun-AEF, 523 p.
- Aubréville A (1959).** Flore forestière de la Côte d'Ivoire, 2^{ème} Edition, Tome II. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne, France, 340 p.
- Ayensu ES (1981).** Medicinal plants of West Indies. Reference Publications, Algonac (Mich., USA), 282 p.
- Azcon R, Barea JM (1997).** Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology* **7** : 83-92.
- Azcon R, Ocampo JA (1981).** Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *The New Phytologist* **87** : 677-685.
- Bâ AM, Balaji B, Piché Y (1994 a).** Effect of time of inoculation on in vitro ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza* **4** : 109-119.
- Bâ AM, Bazié M, Guissou T (1996 b).** Effet du phosphate naturel sur de jeunes *Acacia albida* Del. en présence ou non de mycorhizes. *In* : Les Parcs à *Faidherbia*, Cahiers Scientifiques du CIRAD-Forêts **12** : 237-244.

- Bâ AM, Dalpé Y, Guissou T (1996 a).** Les Glomales d'*Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don. et d'*Acacia mangium* Willd. : diversité et abondance relative des champignons mycorhiziens à arbuscules dans deux types de sols de la zone Nord et Sud Soudanienne du Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques* **250** : 5-18.
- Bâ AM, Duponnois R, Dianou D, Guissou T, Sanon KB (1997).** Mobilisation du phosphore des phosphates naturels par des micro-organismes du sol associés à *Zizyphus mauritiana* Lam. et *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *In* : Renard G, Neef A, Becker K, von Oppen M (Eds), *Soil Fertility Management in West African Land Use Systems*. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, pp. 79-84.
- Bâ AM, Garbaye J, Dexheimer J (1994 b).** The influence of culture conditions on mycorrhiza formation between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. and *Azelia africana* Sm. seedlings. *Mycorrhiza* **4** : 121-129.
- Bâ AM, Guissou T (1996).** Kodjari rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Acacia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil. *Agroforestry Systems* **34** : 129-137.
- Bâ AM, Plenchette C, Danthu P, Duponnois R, Guissou T (2000).** Functional compatibility of two arbuscular mycorrhizae with thirteen fruit trees in Senegal. *Agroforestry Systems* **50** : 95-105.
- Bâ AM, Sanon KB, Duponnois R, Dexheimer J (1999).** Growth response of *Azelia africana* Sm. seedlings to ectomycorrhizal inoculation in a nutrient-deficient soil. *Mycorrhiza* **9** : 91-95.
- Bâ AM, Thoen D (1990).** First synthesis of ectomycorrhizas between *Azelia africana* Sm. and native fungi of West Africa. *The New Phytologist* **103** : 441-448.
- Bado BV, Sédogo MP, Lompo F (1997).** Efficacité d'un phosphatage de fond sur la productivité d'un sol ferrallitique. *In* : Renard G, Neef A, Becker K, von Oppen M (Eds), *Soil Fertility Management in West African Land Use Systems*. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, pp. 85-88.
- Balaji B, Bâ AM, La Rue TA, Tepfer D, Piché Y (1994).** *Pisum sativum* mutants insensitive to nodulation are also insensitive to invasion *in vitro* by the mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Plant and Soil* **102** : 195-203.
- Balaji B, Poulin MJ, Vierheilig H, Piché Y (1995).** Responses of an arbuscular-mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*, to exudates and volatiles from the Ri T-DNA-transformed roots of non mycorrhizal and mycorrhizal mutants of *Pisum sativum* L. sparkle. *Experimental Mycology* **19** : 275-283.
- Barry JP, Celles JC (1991).** Flore de Mauritanie, Tome I : Angiospermes et Dicotylédones. Institut Supérieur de Nouakchott, Université de Nice-Sophia-Antipolis, 358 p.
- Baumer M (1987).** Agroforesterie et désertification. Wageningen, Netherlands, Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, 260 p.
- Baumer M (1995).** Arbres, arbustes et arbrisseaux nourriciers en Afrique Occidentale. Enda-Editions, Dakar, 260 p.

- Baylis GTS (1975).** The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. *In* : Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (Eds), Endomycorrhizas. Academic Press, New York, pp. 373-389.
- Beaux MF, Gouet H, Gouet JP, Morleghem P, Philippeau G, Tranchefort J, Verneau M (1991).** *In* : ITCF (Ed.), Stat-ITCF, Manuel d'utilisation, Céréalières de France.
- Bécard G, Piché Y (1989).** Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Applied Environmental Microbiology* **95** : 2320-2325.
- Becker B (1983).** The contribution of wild plants to human nutrition in the Ferlo (Northern Senegal). *Agroforestry Systems* **1** : 257-267.
- Bentivenga S, Bever JD, Morton JB (1997).** Genetic variation of morphological characters within a single isolate of the endomycorrhizal fungus *Glomus clarum* (Glomaceae). *American Journal of Botany* **84** (9) : 1211-1216.
- Bergeret A (1987).** L'arbre du mois : le dim (*Cordyla pinnata* (Lepr.) M.-Redh.). La Lettre de Silva, Réseau Arbres Tropicaux, N°3, 9 p.
- Bergeret A (1990).** L'arbre nourricier en pays sahélien. Paris, Ministère de la Coopération. Edition Masson des Sciences de l'Homme, 237 p.
- Berhaut J (1975).** Flore illustrée du Sénégal. Edition Clairafrique, Dakar.
- Bezanger-Beauquesne L, Pinkas M, Torck M, Trotin F (1980).** Plantes médicinales des régions tempérées. Maloine SA, Paris, 439 p.
- Bhatia NP, Adholeya A, Sharma A (1998).** Biomass production and changes in soil productivity during longterm cultivation of *Prosopis juliflora* (Swartz) DC inoculated with VA mycorrhiza and *Rhizobium* spp. in a semi-arid wasteland. *Biology and Fertility of Soils* **26** : 208-214.
- Bieleski RL (1973).** Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Analytical Review in Plant Physiology* **24** : 225-252.
- Blal B, Morel C, Gianianzzi-Pearson V, Fardeau JC, Gianinazzi S (1990).** Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on phosphate fertilizer efficiency in two tropical acid soils planted with micropropagated oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Biology and Fertility of Soils* **9** : 43-48.
- Bolan NS (1991).** A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* **134** : 189-207.
- Bolza E, Keating WG (1972).** African timbers : the properties, uses and characteristics of 700 species. Division of Bulding Research Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, Australia.
- Bonkougou EG (1987).** Monographie de *Acacia albida* Del., espèce agroforestière à usages multiples. IRBET/CNRST, Ouagadougou, 45 p.

- Bonkougou EG, Djimé M, Ayuk ET, Zoungrana I, Tchoundjeu Z (1998).** Taking stock of agroforestry in the Sahel-harvesting results for the future. *In* : ICRAF (Ed.), End of Phase Report 1989-1996. ICRAF, Nairobi, Kenya, pp. 1-58.
- Booth FEM, Wickens GE (1988).** Non-timber uses of selected arides-zone trees and shrubs in Africa. FAO, Conservation Guide 19. Rome, Italy, 176 p.
- Boucher A, Dalpé Y, Charest C (1999).** Effect of arbuscular mycorrhizal colonization of four species of *Glomus* on physiological responses of maize. *Journal of Plant Nutrition* **22** : 788-797.
- Brouwer J, Bouma J (1997).** Soil and crop growth variability in the Sahel : highlights of research (1990-95) at ICRISAT Sahelian Center. Information Bulletin N° 49. ICRISAT, Patancheru, Andhra Pradesh, India and Agricultural University of Wageningen, Wageningen, The Netherlands.
- Brundrett MC (1991).** Mycorrhizas in natural ecosystems. *In* : Macfayden A, Begon M, Fitter AH (Eds). *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London **21** : 171-313.
- Brundrett MC, Abbott LK, Jasper DA, Ashwath N (1993).** The isolation and enumeration of VAM fungi from various habitats in the Kakadu Region of Australia. *In* : Peterson L, Schelkle M (eds), Abstracts of the 9th North American Conference on Mycorrhizae. University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, p. 8.
- Brundrett MC, Jasper DA, Ashwath N (1999).** Glomalean mycorrhizal fungi from tropical Australia. II. The effect of nutrient levels and host species on the isolation of fungi. *Mycorrhiza* **8** (6) : 315-321.
- Burke SC, Angle JS, Chaney RL, Cunningham SD (2000).** Arbuscular mycorrhizal effects on heavy metal uptake by corn. *International Journal of Phytoremediation* **2** (1) : 23-29.
- Carling DE, Roncadori RW, Hussey RS (1996).** Interactions of vesicular mycorrhizae, *Meloidogyne arenaria*, and phosphorus fertilization on peanut. *Mycorrhiza* **6** : 9-13.
- Chang DCN (1994).** What is the potential for management of vesicular-arbuscular mycorrhizae in horticulture ? *In* : Robson AD, Abbott L, Malajczuk N (Eds), *Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture and Forestry*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 187-190.
- Chevalier A (1952).** Les jujubiers du Sahara. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* **32** : 574-577.
- Chulan HA, Martin K (1992).** The vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza and its effects on growth of vegetatively propagated *Theobroma cacao* L. *Plant and Soil* **144** : 227-233.
- Cissé MI, Koné AR (1992).** The fodder role of *Acacia albida* Del. : extent of knowledge and prospects for future research. *In* : Vandenbelt RJ (Ed.), *Faidherbia albida* in West African semi-arid tropics. Proceedings of a Workshop. Niamey, 22-26 April 1991, pp. 29-37.
- Clark RB (1997).** Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil* **152** : 15-22.
- Clark RB, Zeto SK (2000).** Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* **23** (7) : 867-902.

- Colonna JP, Thoen D, Ducouso M, Badji S (1991).** Comparative effects of *Glomus mosseae* and P fertilizer on foliar mineral composition of *Acacia senegal* seedlings inoculated with *Rhizobium*. *Mycorrhiza* 1 :35-38.
- Compaoré E, Grimal JY, Morel JL, Fardeau JC (1997).** Efficacité du phosphate naturel de Kodjari (Burkina Faso). *Agriculture, Cahiers d'Etudes et de Recherches Francophones* 6 (4) : 251-256.
- Cornet F, Diem HG (1983).** Quant est-il possible d'améliorer la croissance des acacias par inoculation avec des champignons endomycorhiziens ou par apport de phosphates ? *In* : 3^{ème} Congrès International sur les composés phosphatés, IMPHOS, France, pp. 145-152.
- Cornet F, Diem HG, Dommergues YR (1982).** Effet de l'inoculation avec *Glomus mosseae* sur la croissance d'*Acacia holosericea* en pépinière et après transplantation sur le terrain. *In* : Les Mycorhizes : biologie et utilisation. Colloques de l'INRA, N°12.
- Cruz AF, Ishii T, Kadoya K (2000).** Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae in the rhizospheres of trifoliolate orange and Bahia grass seedlings under an intercropping system. *Journal of the Japanese society for Horticultural Science* 69 (3) : 237-242.
- CTFT (Centre Technique Forestier Tropical) (1980).** Etude de deux acacias au Sénégal : carbonisation en laboratoire. Nogent-sur-Marne, France, 8 p.
- CTFT (1983).** Document provisoire sur les acacias. Nogent-sur-Marne, France, 15 p.
- CTFT (1988).** *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (synonyme *Acacia albida* Del.). Nogent-sur-Marne, Paris, 72 p.
- Cui M, Caldwell MM (1996).** Facilitation of plant phosphate acquisition by arbuscular mycorrhizas from enriched soil patches. II. Hyphae exploiting root-free soil. *The New Phytologist* 133 : 461-467.
- Cui M, Nobel PS (1992).** Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *The New Phytologist* 122 : 643-649.
- Davies FT, Potter JR, Linderman RG (1993).** Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum* 87 : 45-53.
- Davies FT, Svenson SE, Cole JC, Phavaphutanon L, Duray SA, Olalde-Portugal V, Meier CE, Bo SH (1996).** Non-nutritional stress acclimation of mycorrhizal woody plants exposed to drought. *Tree Physiology* 16 : 985-993.
- De Faria SM, Lewis GP, Sprent JL, Sutherland JM (1989).** Occurrence of nodulation in the Leguminose. *The New Phytologist* 111 : 607-619.
- De La Pradilla CF (1981).** Des plantes qui nous ont guéris. Ouagadougou, Haute-Volta, 208 p.
- Declerck S, Planchette C, Strullu DG (1995).** Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. *Plant and Soil* 176 : 183-187.
- Dehne H (1982).** Interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72 :1115-1119.

- Depommier D (1988).** *Ziziphus mauritiana* Lam. : culture et utilisation en pays Kapsiki (Nord du Cameroun). Bois et Forêts des Tropiques **218** : 57-62.
- Depommier D, Janodet E, Olivier R (1992).** *Faidherbia albida* parks and their influence on soils and crops at Watinoma, Burkina Faso. In : Vandenbelt RJ (Ed.), *Faidherbia* in the West African semi-arid tropics. Proceedings of a workshop. Niamey, 22-26 April 1991, pp. 111-115.
- Diallo AT, Samb PI, Ducouso M (1999).** Arbuscular mycorrhizal fungi in the semi-arid areas of Senegal. European Journal of Soil Biology **35** (2) : 65-75.
- Dianou D, Bâ AM (1999).** Réponse de *Vigna unguiculata* (L.) Walp à l'inoculation de rhizobactéries et de champignon mycorrhizien en présence de phosphate naturel. Annales de l'Université de Ouagadougou, Série B, Vol. VII, pp. 107-122.
- Diem HG, Guèye I, Gianinazzi-Pearson V, Fortin JA, Dommergues Y (1981).** Ecology of VA mycorrhizae in the tropics : the semi-arid zone of Senegal. Act. Oecol. Plant. **2** (16) : 53-62.
- Dinkelaker B, Römheld V, Marshner H (1989).** In : Plant Cell Environmental **12** : 285-292.
- Djimé M (1997).** *Ziziphus mauritiana*, a live hedge species. Communication présentée à pan-african sur le *Ziziphus mauritiana*. Bamako, 17-20 Juin 1997, 18 p.
- Dreyfus B, Rinaudo G, Dommergues Y (1985).** Observations on the use of *Sesbania rostrata* as green manure in paddy fields. Mircen Journal **1** (2) : 111-121.
- Ducouso M, Colonna JP, Badji S, Tohen D (1992).** Influence de l'azote et du phosphore sur l'établissement de la symbiose quadripartite : *Acacia holosericea/Bradyrhizobium* sp./*Glomus mosseae/Pisolithus* sp. In : Riedacker A, Dreyer E, Pafadnam C, Joly H, Bory G (Eds), Physiologie des Arbres et Arbustes en zone arides et semi-arides. Groupe d'Etude de l'Arbre. Paris, pp. 215-228.
- Dumas E, Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (1990).** Production of new soluble proteins during VA endomycorrhiza formation. Agriculture, Ecosystems and Environment **29** : 111-114.
- Duponnois R, Bâ AM (1998)** Influence of the microbial community of a sahel soil on the interactions between *Meloidogyne javanica* and *Pasteuria penetrans*. Nematologica **44** : 331-343.
- Duponnois R, Bâ AM, Mateille T (1998).** Effects of rhizosphere bacteria for the biocontrol of nematodes of the genus *Meloidogyne* with *Arthrobotrys oligospora*. Fundamental Applied Nematology **21** (2) : 157-163.
- Duponnois R, Cadet P (1994).** Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N₂ fixation of *Acacia seyal*. Afro-Asian Journal of Nematology **4** (2) : 228-233.
- Duponnois R, Mateille T, Bâ AM (1997).** Effets potentiels de champignons nématophages sahétiens contre *Meloidogyne mayaguensis* sur le tabac (*Nicotiana tabacum* L. var. Paraguay x Claro). Annale du Tabac **29** : 61-70.
- Dupuy NC, Dreyfus B (1992).** *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. Applied and Environmental Microbiology **58** : 2415-2419.

- Easterwood GW, Sartain JB, Street JJ (1989).** Fertilizer effectiveness of three carbonate apatites on an acid ultisol. *Commun. in Sci. Plant Anal.* **20** : 789-800.
- Eom AH, Hartnett DC, Wilson GWT (2000).** Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia* **122** (3) : 435-444.
- Eromosele I, Eromosele C, Kuzhtuzha D (1991).** Evaluation of mineral elements and ascorbic acid contents in fruits of some wild plants. *Plant Food for Human Nutrition* **41** (2) :151-154.
- Filion M, St-Arnaud M, Fortin JA (1999).** Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *The New Phytologist* **141** (3) : 525-533.
- Fischer RA, Maurer R (1978).** Drought resistance in spring wheat cultivars : grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* **29** : 897-903.
- Fitter AH, Newsham KK, Merryweather JW (1996).** Diversity and function of arbuscular mycorrhizas in natural ecosystems. *In* : Azcon-Aguilar C, Barea JM (Eds), *Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development*, pp. 58-62.
- Fontenla S, Garcia-Romera I, Ocampo JA (1999).** Negative influence of non-host plants on the colonization of *Pisum sativum* by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Soil Biology and Biochemistry* **31** (11) : 1591-1597.
- Fortin D, Lô M, Maynard G (1997).** *Plantes médicinales du Sahel*. Enda-Editions, Dakar, 280 p.
- Furlan V (1981).** Techniques et procédures pour la culture des champignons endomycorhiziens. Notes techniques. Québec, Canada, Université Laval, pp. 54-65.
- Gadkar V, Adholeya A, Satyanarayana T (1997).** Randomly amplified polymorphic DNA using the M13 core sequence of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi *Gigaspora margarita* and *Gigaspora gigantea*. *Canadian Journal of Microbiology* **43** : 795-798.
- Galiana A, Chaumont J, Diem HG, Dommergues YR (1990).** Nitrogen-fixing potential of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium* and *Rhizobium*. *Biology and Fertility of Soils* **9** : 261-267.
- Garcia-Garrido JM, Ocampo JA (1989).** Effect of VA mycorrhizal infection of tomato on damage caused by *Pseudomonas syringae*. *Soil Biology and Biochemistry* **21** : 165-167.
- Garcia-Romera I, Garcia-Garrido JM, Martin J, Fracchia S, Mujica MT, Godeas A, Ocampo JA (1998).** Interactions between saprotrophic *Fusarium* strains and arbuscular mycorrhizas of soybean plants. *Symbiosis* **24** :235-246.
- Gaur A, Greuning JV van, Sinclair RC, Eicker A (1999).** Arbuscular mycorrhizas of *Vangueria infausta* Burch. Subsp. *infausta* (Rubiaceae) from South Africa. *South Africa Journal of Botany* **65** (5/6) : 434-436.
- Gerdemann JW (1975).** Vesicular-arbuscular mycorrhizae. *In* : Torrey JG, Clarkson DT (Eds), *The development and function of roots*. Academic Press, London, pp. 575-591.

- Gerdemann JW, Nicolson TH (1963).** Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of British Mycological Society* **46** : 235-244.
- Gerling C (1982).** Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-sahéliens. Université Agronomique de Wageningen, Pays-Bas, 339 p.
- Gianinazzi-Pearson V (1988).** Vesicular-arbuscular endomycorrhizae as determinants for plant growth and survival. *Dev. Soil Sci.* **18** : 69-76.
- Gianinazzi-Pearson V, Fardeau JC, Asimi S, Gianinazzi S (1982).** Source of additional phosphorus absorbed from soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal soybeans. *Physiologie Végétale* **19** : 33-43.
- Giffard PL (1971).** L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche. CTFT, Dakar, 259 p.
- Giffard PL (1974).** L'arbre dans le paysage sénégalais : sylviculture en zone tropicale sèche. CTFT, Dakar, 431 p.
- Gillet H (1986).** Le baobab, arbre de la providence. *Balafon* N°76, pp. 20-24.
- Graham JH, Syvertsen JP (1985).** Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the hydraulic conductivity of roots of two *Citrus* rootstocks. *The New Phytologist* **97** : 277-284
- Grice AC (1996).** Seed production, dispersal and germination in *Cryptostegia grandiflora* and *Zizyphus mauritiana*, two invasive shrubs in tropical woodland of northern Australia. *Australian Journal of Ecology* **21** : 324-331.
- Guehl JM, Nguyen-Queyrens A, Loustau D, Ferhi A (1995).** Genetic and environmental determination of water use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees. *In* : Masimbert MB, Sandermann H (Eds), *Eurosilvia, a contribution to modern forest tree physiology*. Les colloques de l'INRA, France, N°72.
- Guinko A (1989).** Contribution à l'étude de l'influence du néré et du karité sur le sorgho. Mémoire ITDR, Université de Ouagadougou, 75 p.
- Guinko S (1984).** Végétation de Haute-Volta, Tome 1. Thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles, Université de Bordeaux III, UER. Aménagement et ressources naturelles, Département l'Homme et son Environnement, 318 p.
- Guissou T (1994).** Amélioration de la fixation d'azote chez deux acacias australiens : *Acacia holosericea* et *Acacia mangium*. Mise en évidence d'une diversité de Glomales dans des sols du Burkina Faso. Mémoire de fin d'études d'ingénieur des Eaux et Forêts. IDR, Université de Ouagadougou, 49 p.
- Guissou T (1996).** Dépendance mycorhizienne des fruitiers *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol déficient en phosphore assimilable. DEA de Biologie et Ecologie Végétales, Université de Ouagadougou, 37 p.

- Guissou T, Bâ AM, Guinko S, Plenchette C, Duponnois R (2000 a).** Effets des mycorhizes à arbuscules sur la tolérance à un stress hydrique de quatre fruitiers *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam. Sécheresse (sous presse).
- Guissou T, Bâ AM, Guinko S, Plenchette C, Duponnois R (2000 b).** Réponse du jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) à la mycorhization et aux apports de phosphates naturels de Kodjari dans un sol acidifié avec de la tourbe. *Fruits* **55** : 187-194.
- Guissou T, Bâ AM, Ouadba JM, Guinko S, Duponnois R (1998 a).** Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil. *Biology and Fertility of Soils* **26** : 194-198.
- Guissou T, Bâ AM, Plenchette C, Guinko S, Duponnois R (1998 b).** Influence des phosphates naturels et des mycorhizes à vésicules et à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol à pH alcalin. *Annale des Sciences Forestières* **55** : 925-931.
- Habte M, Byappanahalli MN (1994).** Dependency of cassava (*Manihot esculanta* Crantz) on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **4** : 241-245.
- Habte M, Manjunath A (1987).** Soil solution phosphorus status and mycorrhizal dependency in *Leucaena leucocephala*. *Applied and Environmental Microbiology* **53** : 797-801.
- Habte M, Manjunath A (1991).** Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* **1** : 3-12.
- Habte M, Zhang YC, Schmitt DP (1999).** Effectiveness of *Glomus* species in protecting white clover against nematode damage. *Canadian Journal of Botany* **77** (1) : 135-139.
- Hall IR (1975).** Endomycorrhizas of *Metrosideros umbellata* and *Weismannia racemosa*. *New Zealand Journal of Botany* **13** : 463-468.
- Hamel O (1980).** Acclimatization and utilization of phyllodineous *Acacia* from Australia in Senegale. *In* : Le Houerou (Ed.), *Browse in Africa : the current state of knowledge*. International Livestock Centre for Africa, Addis Abeba, Ethiopia, pp. 361-373.
- Harley JL, Smith SE (1983).** Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, New York.
- Hartley J, Carney JWG, Meharg A (1997).** Do ectomycorrhizal fungi exhibit adaptative tolerance to potentially toxic metals in the environmental ? *Plant and Soil* **189** : 303-319.
- Heijden EW van (2000).** Mycorrhizal symbiosis of *Salix repens* : diversity and functional significance. Thesis, Landbouwniversiteit Wageningen (Wageningen Agricultural University), Wageningen, Netherlands, 289 p.
- Hepper CM (1985).** Influence of age of roots on the pattern of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in leek and clover. *The New Phytologist* **101** : 685-695.
- Hetrick BAD, Wilson GWT, Cox TS (1992).** Mycorrhizal dependency of modern wheat varieties, landraces and ancestors. *Canadian Journal of Botany* **70** : 2032-2040.

- Hien F (1984).** Contribution à l'agroforesterie en Haute-Volta : essai de mise en place des haies vives et brise-vent. Mémoire de fin d'études ISP, Université de Ouagadougou, Burkina Faso, 160 p.
- Hopkins HC (1983).** The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (Leguminosae : Mimosoideae) in Africa and Madagascar. Bot. J. Lin. Soc. **87** : 135-167.
- Hopkins HC (1986).** *Parkia* (Leguminosae : Mimosoideae). Fl. Neotrop. Monograph **43** : 1-124.
- Ibrahim D, Piérart P (1995).** Premières observations sur les mycorhizes vésiculo-arbusculaires de la rhizosphère de quelques spermatophytes du Sud-Ouest du Niger. Belg. Journ. of Bot. **128** (2) : 151-164.
- Ikram A, Mahmud AW, Ghan MN, Ibrahim MT, Zainal AB (1992).** Field nursery inoculation of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. seedling rootstock with vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi. Plant and Soil **145** : 231-236.
- Ingleby K, Diagne O, Deans JD, Lindley DK, Neyra M, Ducouso M (1997).** Distribution of roots, arbuscular mycorrhizal colonization and spores around fast-growing tree species in Senegal. Forest Ecology and Management **90** : 19-27.
- IRSN (Institut de Recherche sur les Substances Naturelles) (1982).** Quelques plantes médicinales de Haute-Volta. IRSN/CNRST, Ouagadougou, 45 p.
- Irvine FR (1961).** Wood plants of Ghana. Oxford University Press, Amen House, London EC 4.
- Ishac YZ, Angle JS, El-Borollosy ME, El-Demerdash ME, Mostafa MI, Fares CN (1994).** Growth of *Vicia faba* as affected by inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* in two soils. Biology and Fertility of Soils **17** : 27-31.
- ITCF (Institut Technique des Céréales et des Fourrages) (1991).** Stat-ITCF. Manuel d'utilisation (Edition ITCF, Céréaliers de France).
- Jaizme-Vega MC, Azcon R (1995).** Responses of some tropical and subtropical cultures to endomycorrhizal fungi. Mycorrhiza **5** : 213-217.
- Jakobsen I, Abbott LK, Robson AD (1992).** External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum*. The New Phytologist **120** : 371-380.
- Janos DP (1980).** Mycorrhizae influence tropical succession. Tropical Succession **12** : 56-64.
- Jayachandran K, Schwab AP, Hetrick BAD (1992).** Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biology and Biochemistry **24** : 897-903.
- John MK (1970).** Colorimetric determination in soil and plant material with ascorbic acid. Soil Science **68** : 171-177.
- Johnson NC, Zak DR, Tilman D, Pfleger FL (1991).** Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. Oecologia **86** : 349-358.
- Josserant M (1983).** La description des champignons supérieurs. Paris, France, Editions le Chevalier, 392 p.

- Kabir Z, Koide RT (2000).** The effects of dandelion or a cover crop on mycorrhiza inoculum potential, soil aggregation and yield of maize. *Agricultural, Ecosystems and Environment* **78** (2) : 167-174.
- Kambou G, Ouédraogo O, Somé S, Ouédraogo S (1999).** Effets de la poudre des cosses de *Parkia biglobosa* sur l'émergence du *Striga hermonthica*, l'activité biologique du sol et le rendement du maïs. *Science et Technique, Sciences Naturelles* **23** (2) : 60-70.
- Kameli A, Lösel DM (1993).** Carbohydrates and water stress in wheat plants under water stress. *The New Phytologist* **125** : 609-614.
- Karandashov VE, Kuzovkina IN, George E, Marschner H (1999).** Monoxenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi and plant hairy roots. *Russian Journal of Plant Physiology* **46** (1) : 87-92.
- Karasawa T, Arihara J, Kasahara Y (2000 a).** Effects of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of maize under various soil moisture conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* **46** (1) : 53-60.
- Karasawa T, Takebe M, Kasahara Y (2000 b).** Arbuscular mycorrhizal (AM) effects on maize growth and AM colonization of roots under various soil moisture conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* **46** (1) : 61-67.
- Kater LJM, Kante S, Budelman A (1992).** Karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) associated with crops in South Mali. *Agroforestry Systems* **18** : 89-105.
- Kerharo J, Adam JG (1974).** La pharmacopée sénégalaise traditionnelle. Plantes médicinales et toxiques. Paris, Vigot Frères, 1011 p.
- Kessler JJ (1992).** The influence of karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) trees on sorghum production in Burkina Faso. *Agroforestry Systems* **17** : 97-118.
- Khadge BR, Ilag LL, Mew TW (1992).** Effect of VAM inoculum carry-over on the successive cropping of maize and mungbean. *Plant and Soil* **140** : 303-309.
- Khaliq A, Sanders FE (1997).** Effects of phosphorus application and vesicular arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth and phosphorus nutrition of maize. *Journal of Plant Nutrition* **20** (11) : 1607-1616.
- Khan QZ (1999).** Evaluation of different mountants for preservation of VAM fungi. *Annals of Plant Protection Sciences* **17** (1) : 63-66.
- Koide RT (1991).** Density-dependent response to mycorrhizal infection in *Abutilon theophrasti* Medic. *Oecologia* **85** : 389-395.
- Kormanik PP, Mc Graw AC (1982).** Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. *In*: Schenck NC (Ed.), *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. The American Phytopathological Society, Saint-Paul, pp. 37-45.
- Kothari SK, Marschner H, George E (1990).** Effects of VA-mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *The New Phytologist* **131** : 177-185.

- Langkamp PJ, Farnell GK, Dalling MJ (1982).** Nutrient cycling in a stand of *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don. I. Measurements of precipitation, interception, seasonal acetylene reduction, plant growth and nitrogen requirement. *Australian Journal of Botany* **30** : 87-106.
- Le Tacon F (1985).** Les mycorhizes : une coopération entre plantes et champignons. *La Recherche* **166** : 624-631.
- Lefèvre JC (1971).** Revue de la littérature sur le tamarinier. *Fruits* **26** : 687-695.
- Li X-L, George E, Marschner H, Zhang J-L (1996).** Phosphorus acquisition from compacted soil by hyphae of a mycorrhizal fungus associated with red clover (*Trifolium pratense*). *Canadian Journal of Botany* **75** : 723-729.
- Li X-L, George E, Marschner H, Zhang J-L (1997).** Phosphorus acquisition from compacted soil by hyphae of a mycorrhizal fungus associated with red clover (*Trifolium pratense*). *Canadian Journal of Botany* **75** : 723-729.
- Li X-L, Marschner H, George E (1991).** Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil* **136** : 49-57.
- Lingan VK, Tholkappian P, Sundaram MD (1999).** VA-mycorrhizal fungi occurring in the mangrove vegetation of Pichavaram forest. *Mycorrhiza News* **11** (2) : 6-7.
- Liu RJ (1995).** Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on verticillium wilt of cotton. *Mycorrhiza* **5** : 293-297.
- Liu RJ, Li M, Meng XX, Liu X, Li XL (2000).** Effects of AM fungi on endogenous hormones in corn and cotton plants. *Mycosystema* **19** (1) : 91-96.
- Logan AF (1986).** Australian acacias for pulpwood. *In* : Turnbull JW (Ed.), Australian acacias in developing countries. Proceedings of an International Workshop at the Forestry Training Centre, Gympie, Australia, ACIAR, Canberra **16** : 89-94.
- Lompo F (1993).** Contribution à la valorisation des phosphates naturels du Burkina Faso : études des effets de l'interaction phosphates naturels-matières organiques. Thèse de Docteur Ingénieur ; FAST, Université Nationale de Côte d'Ivoire, 249 p.
- Lompo F, Sédogo MP, Hien V (1995).** Impact agronomique du phosphate et de la dolomie du Burkina Faso. *In* : Gerner H, Mokwunye AU (Eds), L'utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable en Afrique de l'Ouest. IFDC, pp. 60-72.
- Manish P, Trarafdar JC, Gupta GN (1999).** Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in arid zone trees of agroforestry systems. *Journal of the Indian Society of Soil Science* **47** (1) : 54-57.
- Manjunath A, Hue NV, Habte M (1989).** Response of *Leucaena leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an Oxisol. *Plant and Soil* **114** : 127-133.
- Marschner P, Crowley DE, Higashi RM (1997).** Root exudation and physiological status of a root-colonizing fluorescent pseudomonas in mycorrhizal and non-mycorrhizal pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant and Soil* **189** : 11-20.

- Martin-Laurent F, Lee S, Tham FY, Jie H, Diem HG (1999).** Aeroponic production of *Acacia mangium* saplings inoculated with AM fungi for reforestation in the tropics. *Forest Ecology and Management* **122** (3) : 199-207.
- Matsubara YI, Sakurai S (2000).** Effect of arbuscular mycorrhizal fungus inoculation on growth of *Sandersonia aurantiaca*. *Journal of Society of High Technology in Agriculture* **12** (1) : 47-52.
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990).** A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *The New Phytologist* **115** : 495-501.
- McGraw AC, Schenck NC (1980).** Effects of two species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the development of *Fusarium* wilt of tomato (abstr.). *Phytopathology* **71** : 894-899.
- Menge JA, Johnson ELV, Platt RG (1978).** Mycorrhizal dependency of several *Citrus* cultivars under tree nutrient regimes. *The New Phytologist* **81** : 553-559.
- Michelsen A (1993).** Growth improvement of Ethiopian acacias by addition of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi or roots of native plants to non-sterile nursery soil. *Forest Ecology and Management* **59** : 193-206.
- Miller SP (2000).** Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *The New Phytologist* **145** (1) : 145-155.
- Moran G, Thomson L, Grant J, Bell C (1992).** Distribution of genetic variation within two dry-zone *Acacia* species and implications for their genetic improvement. *In* : House ANP, Hardwood CE (Eds), Australian dry-zone acacias for human food. Australia, 7-10 August 1991, pp. 74-81.
- Morandi D, Branzanti B, Gianinazzi-Pearson V (1992).** Effect of some plant flavonoids on *in vitro* behaviour of an arbuscular mycorrhizal fungi. *Agronomie* **12** : 811-816.
- Morton J, Franke M, Cloud G (1992).** The nature of fungal species in Glomales (Zygomycetes). *In* : Read DJ, Lewis DH, Fitter AH, Alexander IJ (Eds), *Mycorrhiza in Ecosystems*. CAB International, Oxon, United Kingdom, pp. 65-73.
- Morton JB (1992).** Problems and solutions for integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. *Mycorrhiza* **2** : 97-109.
- Morton JB, Benny GL (1990).** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes) : a new order Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37** : 471-491.
- Morton JB, Bentivenga SP (1994).** Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and nontaxonomic groups. *In* Robson AD, Abbott LK, Malajczuk N (Eds), *Management of Mycorrhizas in Agriculture, Horticulture and Forestry*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 47-59.

- Morton JB, Bentivenga SP, Wheeler WW (1993).** Germplasm in the international collection of arbuscular-arbuscular mycorrhizal fungi (INVAM) and procedures for culture development, documentation and storage. *Mycotaxon* **48** : 491-528.
- Mosse B (1981).** Vesicular-arbuscular mycorrhiza research for tropical agriculture. *Research Bulletin* **194** : 20-77.
- Moyersoen B, Alexander IJ, Fitter AH (1998).** Phosphorus nutrition of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree seedlings from a lowland tropical rain forest in Korup National Park, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* **14** : 47-61.
- Munier P (1973).** Le jujubier et sa culture. *Fruits* **28** (5) : 377-388.
- Murphy J, Riley JP (1962).** A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* **27** : 31-35.
- Musoko M, Last FT, Mason PA (1994).** Populations of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed soils of secondary semi-deciduous moist tropical forest in Cameroon. *Forestry Ecology and Management* **63** : 359-377.
- Nair PKR (1998).** Directions in tropical agroforestry research : past, present, and future. *Agroforestry Systems* **38** : 223-245.
- NAS (1983 b).** Firewood crops : shrubs and ree species for energy production. Washington DC, National Academy of Sciences.
- NAS (National Academy of Sciences) (1983 a).** *Mangium* and other fast-growing acacias for the humide tropics. National Academic Press, 62 p.
- Ndoye I, Gueye M, Danso SKA, Dreyfus B (1995).** Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using ¹⁵N isotope dilution technique. *Plant and Soil* **172** : 175-180.
- Neya A (1988).** Prospection de l'aire naturelle d'*Acacia raddiana* Savi., *Bauhinia rufescens* Lam. et de *Ziziphus mauritiana* Lam. au Burkina Faso. Mémoire de fin d'Etudes IDR, Eaux et Forêts, Université de Ouagadougou, Burkina Faso.
- Niang MM (1990).** Contribution à la connaissance et à la valorisation des systèmes agroforestiers traditionnels au Sud du bassin arachidier (Sénégal). Cas du système à parc à *Cordyla pinnata* Lepr. C.U. de DSCHANG/DRPF-ISRA.
- Nikiéma A (1993).** Regeneration of *Parkia biglobosa* (Jacq.) R. BR. ex G. Don. in agroforestry systems : a pilot study in Burkina Faso. Thesis for MSC degree in tropical forestry. Wageningen Agricultural University.
- Nishi M, Anil V (1999).** Improved biomass production, nutrient uptake and establishment of *in vitro* raised *Ziziphus mauritiana* by VA mycorrhiza. *Journal of Plant Physiology* **155** (1) : 129-132.
- O'Keefe DM, Sylvia DM (1993).** Seasonal dynamics of the association between sweet potato and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **3** : 115-122.

- O'Keffe DM, Sylvia DM (1992).** Chronology and mechanisms of P uptake by mycorrhizal sweet potato plants. *The New Phytologist* **122** : 651-659.
- Omar MB, Bolland L, Heather WA (1979).** A permanent mounting medium for fungi. *Bulletin of British Mycology Society* **13** : 31-32.
- Osonubi O, Mulongoy K, Awotoye OO, Atayese MO, Okali DUU (1991).** Effects of ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on drought tolerance of four leguminous woody seedlings. *Plant and Soil* **136** : 131-143.
- Pandey R, Gupta ML, Singh HB, Kumar S (1999).** The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi alone or in combination with *Meloidogyne incognita* on *Hyoscyamus niger* L. *Bioresource Technology* **69** (3) : 275-278.
- Peng S, Eissenstat DM, Graham JH, Williams K, Hodge NC (1993).** Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply. *Plant Physiology* **101** : 1063-1071.
- Phillips JM, Hayman DS (1970).** Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of British Mycological Society* **55** : 158-160.
- Piéri C (1989).** Fertilité des terres de savanes, bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles au Sud du Sahara. Ministère de la Coopération et du CIRAD/IRAT, Paris.
- Plenchette C (1982).** Recherches sur les endomycorhizes à vésicules et arbuscules : influence de la plante hôte, du champignon et du phosphore sur l'expression de la symbiose endomycorhizienne. Thèse de Doctorat, Université Laval, Québec, Canada.
- Plenchette C (1991).** Utilisation des mycorhizes en agriculture et horticulture. *In* : Strullu DG, Garbaye J, Perrin P, Plenchette C (Eds), *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées*. Technique et Documentation, Lavoisier, pp. 131-196.
- Plenchette C, Fortin JA, Furlan V (1983 a).** Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. II. Soil fumigation induced stunting of plants corrected by reintroduction of the wild endomycorrhizal flora. *Plant and Soil* **70** : 211-217.
- Plenchette C, Fortin JA, Furlan V (1983 b).** Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* **70** : 199-209.
- Plenchette C, Furlan V, Fortin JA (1982).** Effects of different endomycorrhizal fungi on five host plants grown calcined montmorillonite clay. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107** : 535-538.
- Plenchette C, Morel C (1996).** External phosphorus requirement of mycorrhizal and non-mycorrhizal barley and soybean plants. *Biology and Fertility of Soils* **21** : 303-308.
- Prasad RN, Bankar GJ, Vashishtha BB (1995).** Products from ber fruits. *Scientific Horticulture* **4** : 47-49.

- Prasad V, Manjunath GTS, Reddy CN (2000).** Influence of *Glomus fasciculatum* inoculation on growth and phosphorus uptake in *Gladiolus* sp. Mycorrhiza News **11** (4) : 17-18.
- Priya R, Ashok A, Mehrotra RS (1999).** Establishment of nursery technology through *Glomus mosseae*, *Rhizobium* sp. and *Trichoderma harzianum* on better biomass yield of *Prosopis cineraria* Linn. Proceedings of the National Academy of Sciences India. Biological Sciences **68** (3/4) : 301-305.
- Rahim AEA, El Saadamy SS, Wasif MM (1986).** Chemical and physical studies on *Balanites aegyptiaca* L. oil. Grasas y Aceites **37** (2) : 81-85.
- Raison JP (1988).** Les « parcs » en Afrique : état des connaissances et perspectives de recherche. Document de travail, Encyclopédie des techniques agricoles en Afrique tropicale, EHESS, Paris, 117 p.
- Rajan SK, Reddy BJD, Bagyaraj DJ (2000).** Screening of arbuscular mycorrhizal fungi for their symbiotic efficiency with *Tectona grandis*. Forest Ecology and Management **126** (2) : 91-95.
- Ravichandran VK, Balasubramanian TN (1999).** Growth response of *Casuarina equisetifolia* seedlings to dual inoculation of *Frankia* and VAM (*Glomus fasciculatum*). Journal of Ecobiology **11** (3) : 175-179.
- Ravnskov S, Laren J, Olsson PA, Jakobsen I (1999).** Effects of various organic compounds on growth and phosphorus uptake of an arbuscular mycorrhizal fungus. The New Phytologist **141** (3) : 517-524.
- Reena J, Bagyaraj DJ (1990).** Growth stimulation of *Tamarindus indica* by selected VA mycorrhizal fungi. World Journal of Microbiology and Biotechnology **6** : 59-63.
- Requena N, Jeffries P, Barea JM (1996).** Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semi-arid ecosystem. Applied and Environmental Microbiology, pp. 842-847.
- Robinson D, Fitter A (1999).** The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. Journal of Experimental Botany **50** : 9-13.
- Roupsard O, Depommier D, Janobet E (1996).** Influence de *Faidherbia albida* sur le sol et le sorgho : observations dans le parc de Watinoma au Burkina Faso. In : CIRAD-Forêt (Ed.), Les Parcs à *Faidherbia*, Cahiers Scientifiques **12** : 141-152.
- Ruiz-Lozano JM ; Gomez M and Azcon R (1995 b).** Influence of different *Glomus* species on time-course of physiological plant responses of lettuce to progressive drought stress periods. Plant Science **110** : 37-44.
- Ruiz-Lozano, Azcon R, Gomez M (1995 a).** Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance : physiological and nutritional plant responses. Applied and Environmental Microbiology **61** (2) : 456-460.
- Sabiiti EN, Cobbina J (1992).** *Parkia biglobosa* : a potential multipurpose fodder tree legume in West Africa. International Tree Crops Journal **17** : 271-279.

- Safir GR, Boyer JS, Gerdemann JW (1972).** Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Plant Physiology* **49** : 700-703.
- Sanon KB, Bâ AM, Dexheimer J (1997).** Mycorrhizal status of some fungi fruiting beneath indigenous trees in Burkina Faso. *Forest Ecology and Management* **98** : 61-69.
- Sanou K (1993).** Le parc à *Acacia albida* Del. de Dossi : diagnostic et étude de l'interface arbre-sol-culture. Mémoire d'IDR, Université de Ouagadougou, 108 p.
- Sastry MSR, Johri BN (1999).** Arbuscular mycorrhizal fungal diversity of stressed soils of Bailadila iron ore sites in Bastar region of Madhya Pradesh. *Current Science* **77** (8) : 1095-1100.
- Schenck NC, Pérez Y (1987).** Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi, 1st Edition. INVAM, University of Florida, Gainesville, 245 p.
- Schenck NC, Pérez Y (1990).** Manual for the Identification of VA mycorrhizal fungi, 3rd Edition. Synergistic Publisher, Gainesville.
- Schenck NS, Spain JL (1984).** Several new and unreported vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Colombia. *Mycologia* **76** (4) : 685-699.
- Schweiger PF, Robson AD, Barrow NJ (1995).** Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *The New Phytologist* **131** : 247-254.
- Schweiger PF, Thingstrup I, Jakobsen I (1999).** Comparison of two test systems for measuring plant phosphorus uptake via arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **8** : 207-213.
- Sédogo MP, Bado BV, Hien V, Lompo F (1991).** Utilisation efficace des engrais azotés pour une augmentation de la production vivrière : l'expérience du Burkina Faso. *In* : Mokwunye AU (Ed.), Alleviating soil fertility constraints to increase crop production in West Africa. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 115-123.
- Sharma MP, Adholeya A (2000).** Response of *Eucalyptus tereticornis* to inoculation with indigenous AM fungi in a semi-arid Alfisol achieved with different concentrations of available soil P. *Microbiological Research* **154** (4) : 349-354.
- Sieverding E (1991).** Vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Management in Tropical Agrosystems*, GTZ, N°224, 371 p.
- Simon L, Bousquet J, Lévesque RC, Lalonde M (1993).** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* **363** : 67-69.
- Sing HP, Sing TA (1993).** The interaction of rock phosphate, *Bradyrhizobium*, vesicular-arbuscular mycorrhizae and phosphorus-solubilizing microbes on soybean grown in a sub-Himalayan mollisol. *Mycorrhiza* **4** : 37-43.
- Smith GS (1987).** Interactions of nematodes with mycorrhizal fungi. *In* : Veech JA, Dickson DW (Eds), *Vitas in nematology*. Society of Nematologists. Hyattsville, pp. 292-300.
- Smith SE, Read DJ (1997).** Mycorrhizal symbiosis, 2nd Edition. London, Academic Press.

- Smith SE, Robson AD, Abbott LK (1992).** The involvement of mycorrhizas in the assessment of genetically dependent efficiency of nutrient uptake and use. *Plant and Soil* **146** : 169-179.
- Stamford NP, Ortega AD, Temprano F, Santos DR (1997).** Effects of phosphorus fertilization and inoculation of *Bradyrhizobium* and mycorrhizal fungi on growth of *Mimosa caesalpiniaefolia* in an acid soil. *Soil Biology and Biochemistry* **29** (5/6) : 959-964.
- Strullu DG (1985).** Les mycorhizes. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin, Stuttgart, 185 p.
- Strullu DG (Ed.) (1991).** Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées. *Technique et Documentation-Lavoisier*, 3^{ème} Edition. Paris, 250 p.
- Strullu DG, Romand C (1986).** Méthode d'obtention d'endomycorhizes à vésicules et à arbuscules en conditions axéniques. *CR Acad. Sc., Paris*, t.303, Série III, N°6, 245 p.
- Strullu DG, Romand C (1987).** Culture axénique de vésicules isolées à partir d'endomycorhizes et ré-association *in vitro* à des racines de tomate. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **292** : 153-156.
- Subramanian KS, Charest C (1995).** Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza* **5** : 273-278.
- Subramanian KS, Charest C (1997).** Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. *Mycorrhiza* **7** : 25-32.
- Subramanian KS, Charest C (1999).** Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions. *Mycorrhiza* **9** (2) : 69-75.
- Subramanian KS, Charest C, Dwyer LM, Hamilton RI (1995).** Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *The New Phytologist* **129** : 643-650.
- Sylvia DM (1994).** Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *In Methods of Soil Analysis*, pp 351-378.
- Sylvia DM, Hammond LC, Bennett JM, Haas JH, Linda SB (1993).** Field response of maize to a VAM fungus and water management. *Agronomy Journal* **85** : 193-198.
- Sylvia DM, Neal LH (1990).** Nitrogen affects the phosphorus response of VA mycorrhiza. *The New Phytologist* **115** : 303-310.
- Tarafdar JC, Marschner H (1995).** Dual inoculation with *Aspergillus fumigatus* and *Glomus mosseae* enhances biomass production and nutrient uptake in wheat (*Triticum aestivum* L.) supplied with organic phosphorus as Na-phytate. *Plant and Soil* **173** : 97-102.
- Tawaraya K, Imai T, Wagatsuma T (1999).** Importance of root length in mycorrhizal colonization of Welsh onion. *Journal of Plant Nutrition* **22** (3) : 589-596.
- Tawaraya K, Saito M, Morioka M, Wagatsuma M (1996).** Effect of concentration of phosphate on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita* Becker & Hall. *Soil Science and Plant Nutrition* **42** (3) : 667-671.

- Taylor TN, Remy W, Hass H, Kerp H (1995).** Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* **87** : 560-573.
- Terrible M (1975).** Atlas de Haute-Volta : essai d'évaluation de la végétation ligneuse. CVRS, 69 p.
- Thoen D, Bâ AM (1989).** Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azelia africana* Sm. and *Vapaca guineensis* Müll. Arg. in southern Senegal. *The New Phytologist* **113** : 549-559.
- Thomson BD, Grove TS, Malajczuk N, Hardy GESTJ (1994).** The effectiveness of ectomycorrhizal fungi in increasing the growth of *Eucalyptus globulus* Labill. in relation to root colonization and hyphal development in soil. *The New Phytologist* **126** : 517-524.
- Thomson BD, Robson AD, Abott LK (1990).** Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentration in roots. *The New Phytologist* **114** : 217-225.
- Timpa JD, Burke JJ, Quisenberry JE, Wendt CW (1986).** Effects of water stress on the organic acids and carbohydrate composition of cotton plants. *Plant Physiology* **82** : 724-728.
- Tobar R, Azcon R, Barea JM (1994 a).** Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions. *The New Phytologist* **126** : 119-122.
- Tobar R, Azcon R, Barea JM (1994 b).** The improvement of plant N acquisition from an ammonium-treated drought-stressed soil by the fungal symbiont in arbuscular mycorrhizae. *Mycorrhiza* **4** : 105-108.
- Tomlinson H, Teklehaimanot Z, Traoré A, Olapade E (1995).** Soil amelioration and root symbioses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth. in West Africa. *Agroforestry Systems* **30** : 145-159.
- Tommerup (1992).** Methods for the study of the population biology of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In : Norris JR, Read DJ, Varma AK (eds), *Methods in Microbiology, Techniques for the Study of Mycorrhiza*. Academy Press, London **24** : 23-51.
- Toro M, Azcon R, Barea JM (1997).** Improvement of arbuscular mycorrhiza development by inoculation of soil with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (³²P) and nutrient cycling. *Applied Environmental and Microbiology*, pp. 4408-4412.
- Toth R, Doane C, Bennett E, Alexander T (1990).** Correlation between host-fungal surface areas and percent colonization in VA mycorrhizae. *Mycologia* **82** : 519-522.
- Toury J, Giorgi R, Favier JC, Savina JF (1967).** Aliments de l'ouest africain, tables de composition. *Annale de Nutrition Alimentaire* **21** (2) : 73-127.
- Traoré D (1983).** Médecine et magie africaine ou comment le noir se soigne-t-il ? Présence africaine. Paris, 569 p.
- Truong B, Pichot J, Beunard P (1978).** Caractérisation et comparaison des phosphates naturels en vue de leur utilisation directe en agriculture. *Agronomie Tropicale* **33** : 136-145.

- Turnbull JW** (Ed.) (1986). Multipurpose Australian Trees and Shrubs : lesser-known Species for fuelwood and agroforestry. ACIAR Monograph N°1, Australian Centre for International Agriculture Research, Canberra, 316 p.
- Utomo M** (1995). Effect of rock phosphate on soil properties and apparent phosphorus recovery in acid soil of Sumatra. *Plant and Soil* **171** : 199-202.
- Vaast Ph, Zasoski RJ, Bledsoe CS** (1996). Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation at different soil P availabilities on growth and nutrient uptake of in vitro propagated coffee (*Coffea arabica* L.) plants. *Mycorrhiza* **6** : 493-497.
- Van Buuren ML, Maldonado Mendoza IE, Trieu AT, Blaylock LA, Harrison MJ** (1999). Novel genes iduced during arbuscular mycorrhizal symbiosis formed between *Medicago truncatula* and *Glomus versiforme*. *Molecular plant-Microbe Interactions* **12** : 171-181.
- Vashishtha BB** (1997). Ber or jujube : a potentiel fruit for arid regions of Africa. Communication présentée à l'atelier pan-african sur le *Zizyphus mauritiana*. Bamako, 17-20 Juin 1997, 4 p.
- Vivien J** (1989). Wild fruit trees of Cameroon. *Fruits* **44** (10) : 559-566.
- Von Maydell HJ** (1992). Arbres et arbustes du Sahel : leurs caractéristiques et leurs utilisations. GTZ. Eschorn, RFA, 531 p.
- Walker C** (1992). Systematics and taxonomy of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agronomie* **12** : 887-897.
- Walker C, Trappe JM** (1993). Names and epithets in the Glomales and Endogonales. *Mycological Research* **97** : 339-344.
- Young A** (1989). Agroforestry for soil conservation. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Zaharah AH, Bah AR** (1997). Effect of green manures on P solubilization and uptake from phosphate rocks. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **48** : 247-255.
- Zeze A, Hosny M, Gianinazzi-Pearson V, Dullieu H** (1996). Characterization of a highly repeated DNA sequence (SC1) from the arbuscular mycorrhizal fungus *Scutellospora castanea* and its detection in planta. *Applied and Environmental Microbiology*, pp. 2443-2448.
- Zhao B, Trouvelot A, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V** (1997). Influence of two legume species on hyphal production and activity of two arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **7** : 179-185.

ANNEXES

ANNEXE I

Les Glomales d'*Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don et d'*Acacia mangium* Willd. : diversité et abondance relative des champignons endomycorhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantations au Burkina Faso

Bois et Forêts des Tropiques **250** (1996) : 5-18

La disparition du couvert forestier et la dégradation des sols qui en résulte a conduit les Services forestiers africains à s'intéresser à des espèces d'arbres à croissance rapide et à usages multiples pour satisfaire la demande en bois et améliorer la fertilité des sols (COSSALTER, 1986). Pour répondre à ces impératifs, ils ont eu recours de plus en plus à l'introduction et l'exploitation des espèces et variétés d'acacias australiens adaptées (KHASHA, BOUSQUET, 1995). C'est en partie grâce à des micro-organismes symbiotiques (champignons mycorhiziens et rhizobium) que ces arbres sont capables de s'installer et de se maintenir dans les sols pauvres en éléments minéraux. Ces micro-organismes du sol induisent la formation d'organes nouveaux sur le système racinaire de la plante-hôte. Parmi ceux-ci, les mycorhizes à arbuscules (MA) résultent d'une association à bénéfice réciproque entre un champignon du sol et les racines d'une plante-hôte (HARLEY, SMITH, 1983). Les champignons responsables de cette symbiose sont des Glomales qui appartiennent à la classe des Zygomycètes. Ils sont universellement répandus et vivent en association symbiotique avec 90 % des taxons végétaux (HARLEY, SMITH, 1983).

En Afrique de l'Ouest, des travaux ont montré que des MA jouent un rôle majeur sur la croissance, l'alimentation en phosphore et la fixation d'azote des acacias australiens (DIEM, CORNET, 1982 ; DUCOUSO, 1991 ; GUISSOU, 1994). Toutefois, la plupart de ces travaux ont peu ou pas exploité la diversité des Glomales natives des sols de l'Ouest africain. Pourtant, il est bien établi dans la littérature qu'il existe une variabilité dans la réponse des arbres en fonction des champignons MA et de la nature des sols (POPE *et al.*, 1983 ; HABTE, MANAJUNATH, 1991 ; GUISSOU, 1996). Il convient, dans ces conditions, d'exploiter la variabilité du potentiel endomycorhizien des sols de l'Ouest africain pour optimiser la croissance et la fixation d'azote des acacias australiens. De plus, pour contrôler des essais d'inoculation, il est important d'être en mesure d'identifier les champignons indigènes responsables des champignons MA afin d'estimer leur compétitivité et leur devenir dans le sol. Les données actuellement publiées sur l'identité de ces populations de Glomales sont plutôt rares et celles qui sont disponibles se limitent en général à une description au niveau du genre (REDHEAD, 1977 ; DIEM *et al.*, 1981 ; BÂ *et al.*, 1987 ; DIOP *et al.*, 1994). C'est dans ce contexte qu'il nous a paru intéressant d'identifier des populations de Glomales associées à deux acacias australiens : *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don. et *Acacia mangium* Willd., en plantation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

SITES ET PRÉLÈVEMENTS DES SOLS

La plantation d'*Acacia holosericea* de 1985 est située à Gonsé dans la région nord-soudanienne du Burkina Faso : pluviométrie 804 mm.an⁻¹, latitude 12°27' N et longitude 1°19' W (KESSLER, GEERLING, 1994). La plantation d'*Acacia mangium* de 1985 est localisée à Dindéresso dans la région sud-soudanienne du Burkina Faso : pluviométrie 942 mm.an⁻¹, latitude 11°14' N et longitude 4°26' W (KESSLER, GEERLING, 1994). Dans chaque station, cinq arbres sont choisis au hasard et dix prélèvements (profondeur 0-20 cm) sont effectués à un mètre du tronc de chaque arbre. Les prélèvements de sols de chaque station sont mélangés et constituent les deux échantillons de sol qui vont servir d'inoculum. Ces échantillons de sols sont tamisés (mailles de 2 mm), homogénéisés, conservés dans des sachets en plastique et conditionnés au réfrigérateur à 4 °C. Tous les prélèvements ont été effectués en 1993 durant la saison sèche.

PIÉGEAGE DES CHAMPIGNONS MA

Pour mettre en évidence la diversité des Glomales dans les stations, l'une des méthodes de piégeage recommandées par MORTON (1992) et WALKER (1992) a été utilisée. Elle consiste à cultiver une plante-piège dans un substrat pauvre en élément nutritif et à utiliser, comme inoculum, du sol de station renfermant des propagules viables (fragments de mycorhize, spores et hyphes). Le sol sableux employé comme substrat de culture provenant de Ouagadougou (tableau I) est mélangé à sec avec de la vermiculite (2 : 1, v/v) pour corriger son absence de structure et sa tendance à la compaction. Le substrat ainsi obtenu est pasteurisé à l'étuve à 80 °C pendant 8 h pour éliminer tout risque de contamination par d'autres champignons MA. L'inoculum proprement dit est constitué du sol des stations (séché au laboratoire pendant 48 h à 24 °C de température ambiante) dilué avec le substrat sableux (1 : 1, v/v). Des pots en plastique de 2 l, préalablement lavés et désinfectés à l'eau de javel (chlore à 12°), sont remplis à moitié avec du substrat sur lequel sont déposés 200 ml d'inoculum ; le tout est ensuite recouvert de substrat afin de limiter les risques de contamination. Trois répétitions sont réalisées pour chaque sol de station. Un témoin est réalisé dans les mêmes conditions avec de l'inoculum autoclavé afin de vérifier que nos conditions de culture sont exemptes de contaminants de MA.

La variété de maïs « KPJ » gracieusement fournie par l'INERA* (Burkina Faso) est utilisée comme plante-

* Institut National d'Etudes et de Recherches Agricoles.

TABLEAU I

QUELQUES CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES SOLS DE STATIONS

| Localité | Argiles totaux (%) | Limons totaux (%) | Sables totaux (%) | Matière organique (%) | C total (%) | N total (%) | C/N | P total (ppm) | P assimilable* (ppm) | pH H ₂ O | pH KCl |
|-------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------|-----|---------------------|----------------------------|------------------------|-----------|
| Gonse | 13,7 | 37,2 | 49,0 | 1,6 | 0,93 | 0,11 | 8 | 123 | 2,1 | 7,8 | 5,3 |
| Dinderesso | 11,7 | 3,9 | 84,3 | 0,6 | 0,33 | 0,04 | 8 | 65 | 2,4 | 7,5 | 4,8 |
| Ouagadougou | 8,7 | 4,6 | 86,6 | 0,12 | 0,07 | 0,02 | 4 | 171 | 0,7 | 6,6 | 5,8 |

Les analyses ont été réalisées par le Bureau National des Sols à Ouagadougou (Burkina Faso).

* Méthode Bray-1.

piège. Des graines sont désinfectées avec du chlorure mercurique à 0,1 % pendant 10 min. et rincées abondamment avec de l'eau distillée stérile. Le semis est effectué à raison de quatre graines par pot. Les pots sont fermés avec un couvercle perforé. Deux perforations sont réalisées, l'une (2,2 cm de diamètre) par laquelle les jeunes plants vont émerger à l'extérieur et l'autre (1,2 cm de diamètre) permettant l'arrosage des pots à l'aide d'un entonnoir (photo 1, p. 10). Les pots sont arrosés à la capacité au champ avec une solution minérale de Long et Ashton (FURLAN, 1981) sans phosphore, diluée au 1/10 et avec, dans un litre d'eau distillée, la composition suivante :

0,4 g de KNO₃,
0,35 g de K₂SO₄,
0,9 g de Ca(NO₃)₂, 4 H₂O,
0,5 g de MgSO₄, 7 H₂O
et 1 ml d'une solution d'oligo-éléments
[2,25 mg de MnSO₄, 4 H₂O,
0,25 mg de CuSO₄, 5 H₂O,
0,3 mg de ZnSO₄, 7 H₂O,
3 mg de H₃BO₃,
4 ml de FeEDTA à 13 %

et 0,088 mg de (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 4 H₂O dans un litre d'eau distillée]. Le pH de la solution d'arrosage est ajusté à 6,2 à l'aide de HCl N/10. Lorsque c'est nécessaire (jaunissement des feuilles), un complément de 30 ppm d'azote est apporté sous forme de NH₄NO₃ une fois tous les quinze jours (BRUNDRETT *et al.*, 1993). Les pots sont déposés en chambre de culture (photopériode 16 h, température de jour 35 °C, température de nuit 27 °C, intensité lumineuse 60 Watts.m⁻² et humidité relative 60-70 %). Au bout d'une semaine de culture, la perforation d'où émergent les jeunes plants

est rendue étanche avec du coton cardé stérilisé (photo 1). Après quatre mois de culture, les plants de maïs sont décapités et le substrat de chaque sol dilué de station est récolté, séché à la température du laboratoire, ensaché et conservé au réfrigérateur à 4 °C. Afin de vérifier la mycorhization des plants de maïs, des racines sont éclaircies avec du KOH à 10 % pendant 30 min., rincées à l'eau du robinet et colorées au bleu Trypan dans du lactophénol (PHILLIPS, HAYMAN, 1970).

EXTRACTION DES SPORES PAR TAMISAGE HUMIDE

Elle est effectuée selon la méthode de tamisage humide décrite par GERDEMANN et NICOLSON (1963). Un échantillon de 100 g de sol sec provenant des cultures de maïs en pot est mis en suspension dans 500 ml d'eau du robinet, puis laissé à décanter pendant quelques secondes. La suspension est versée sur trois tamis superposés à mailles décroissantes (500-200-50 µm). L'opération est répétée deux fois. Les spores retenues par les tamis de 200 µm et 50 µm sont mélangées et mises en suspension dans de l'eau distillée.

SÉPARATION DES SPORES SUR GRADIENT DE SACCHAROSE

La suspension sporale est centrifugée sur un gradient de saccharose afin de concentrer les spores et de réduire la présence des particules de sol et des fragments racinaires (DANIELS, SKIPPER, 1982). Un gradient de viscosité est créé en injectant soigneusement au fond de chaque tube à centrifuger, à l'aide d'une seringue, d'abord 20 ml d'une solution de saccharose à 20 %

puis 20 ml d'une solution de 60 % et enfin 30 ml de la suspension sporale. Les tubes sont centrifugés à 2 000 tr.min.⁻¹ pendant 5 min. Les spores se concentrent en une bande distincte à l'interface des deux solutions de saccharose. Elles sont récoltées à l'aide d'une pipette Pasteur et déposées dans une fiole maintenue à la température de la glace fondante. L'opération est répétée une seconde fois. Les spores sont déposées sur le tamis de 50 µm et rincées avec de l'eau distillée (refroidie à 4 °C) pour éliminer le saccharose. Un dernier rinçage est effectué avec une solution physiologique additionnée d'antibiotiques ayant la composition suivante : 6 g de NaCl, 0,1 g de KCl, 0,1 g de CaCl₂, 2 H₂O, 0,2 g de streptomycine, 0,1 g de gentamycine et 2 g de chloramine T dans un litre d'eau distillée (FURLAN, 1981). Les spores sont mises en suspension dans 100 ml de solution physiologique et conservées au réfrigérateur à 4 °C.

IDENTIFICATION DES SPORES

Des spores sont examinées sous la loupe binoculaire (Wild M8 équipée d'un boîtier microphotographique Leica), séparées selon la couleur, la forme et certaines structures caractéristiques (sac sporifère, bouclier de germination, bulbe suspenseur, etc.), puis photographiées. Chaque type de spores est placé sur lame dans un milieu de montage permanent, le PVLG, polyvinyl alcool, acide lactique et glycérol (OMAR *et al.*, 1979) sans coloration préalable ou après coloration au bleu coton lactophénol ou au réactif Melzer (JOSSERANT, 1983). L'identification a été effectuée au microscope photomicrographique (optiphot de Nikon) et les spécimens photographiés. Des spécimens de chaque type de spores sont déposés à l'herbier de l'IRBET* au Burkina Faso et à l'herbier national du C.R.B.** à Ottawa, Canada.

DÉNOMBREMENT ET VIABILITÉ DES SPORES

La suspension sporale est mise en agitation et 5 ml sont déposés dans une boîte de Pétri dont la surface est quadrillée pour faciliter le comptage des spores. Chaque type de spores est reconnu et compté sous la loupe binoculaire. Le nombre moyen de spores est exprimé pour 100 g de sol sec. L'abondance relative des spores est déterminée (JOHNSON *et al.*, 1991) comme suit : [(nombre total de spores observées d'une espèce dans tous les sites/nombre total de spores observées dans tous les sites) × 100]. L'opération est effectuée trois fois pour chaque répétition.

* Institut de Recherche en Biologie et Ecologie Tropicale.

** Centre de Recherche en Biosystématique.

La viabilité est déterminée au moins avec 100 spores selon la méthode de coloration vitale au MTT Sigma C₈H₁₆N₅SBr (AN, HENDRIX, 1988). Les spores viables sont colorées en brun foncé. Le comptage des spores viables est renouvelé deux fois pour chaque type de spores.

Les données relatives au nombre de spores sont « normalisées » avec la fonction logx (ST JOHN, KOSKE, 1988). Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel Stat-I.T.C.F. (I.T.C.F., 1991).

RÉSULTATS

Nos observations indiquent la présence de dix espèces de Glomales dans les sols des deux stations localisées dans la zone soudanienne (tableau II, p. 9). Le genre *Glomus* est le plus représenté avec six espèces dont quatre sont identifiées comme *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske, *Glomus geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker, *Glomus lamellosum* Dalpé, Koske & Tews, *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck et deux espèces non identifiées comme *Glomus sp. 1* et *Glomus sp. 2*. Parmi les autres Glomales représentées, deux espèces appartiennent au genre *Scutellospora* dont l'une est identifiée comme *Scutellospora gregaria* (Schenck & Nicolson) Walker & Sanders emend. Koske & Walker et l'autre encore non identifiée comme *Scutellospora sp.* Une espèce appartenant au genre *Acaulospora* est identifiée comme *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss et une au genre *Gigaspora* est identifiée comme *Gigaspora margarita* Becker & Hall. Il apparaît que les populations de Glomales sont plus importantes en nombre et en espèces dans le sol de Dindéresso (tableau II). D'ailleurs toutes les espèces identifiées sont présentes dans ce sol sauf *G. geosporum* récolté uniquement dans le sol de Gonsé. De plus, chez les espèces comme *G. aggregatum* et *S. gregaria* le nombre de spores est significativement plus important dans le sol de Dindéresso comparé au sol de Gonsé (tableau II). Très peu de spores de *G. lamellosum* et de *Glomus spp.* sont observées dans le sol de Dindéresso. Les traitements témoins sont exempts de colonisation racinaire et de spores viables.

La viabilité des spores est généralement plus importante chez les genres *Glomus* et *Gigaspora* quelle que soit l'origine de l'inoculum (tableau II) et régulièrement plus faible chez *Acaulospora* et *Scutellospora*. La viabilité des spores de *G. geosporum* et de *S. gregaria* n'a pas été déterminée avec le MTT compte tenu de leur forte pigmentation.

Une description des espèces répertoriées dans les deux stations est présentée selon la clé d'identification de SCHENCK et PÉREZ (1987). La morphologie des spores que nous avons identifiées s'avère dans l'ensemble comparable à celle présentée dans la description d'origine

TABEAU II

**IDENTITÉ, DÉNOMBREMENT, ABONDANCE RELATIVE ET VIABILITÉ
DES SPORES DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS À ARBUSCULES RETROUVÉES
DANS LES SOLS DILUÉS DE DINDÉRESSO ET DE GONSÉ**

| Glomales | Numero d'herbier | Localité | Nombre moyen de spores* (100 g de sol sec) | Abondance relative (%) | Viabilité de spores (%) |
|-------------------------------|---------------------|------------|--|------------------------------|-------------------------------|
| GLOMINEAE | | | | | |
| <i>Acaulosporaceae</i> | | | | | |
| <i>Acaulospora delicata</i> | IR. 2 | Dindéresso | 109,6 c | 6,7 c | 24,0 b |
| <i>Acaulospora delicata</i> | IR. 16 | Gonsé | 99,3 c | | 2,6 b |
| <i>Glomaceae</i> | | | | | |
| <i>Glomus aggregatum</i> | IR. 27 | Dindéresso | 1 250,6 a | 61,8 a | 83,3 a |
| <i>Glomus aggregatum</i> | IR. 10 | Gonsé | 674,0 b | | 63,0 a |
| <i>Glomus geosporum</i> | IR. 18 | Gonsé | 79,6 c | 2,5 c | nd |
| <i>Glomus lamellosum</i> | IR. 25 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| <i>Glomus manihotis</i> | IR. 15 | Dindéresso | 613,3 b | 19,7 b | 75,6 a |
| <i>Glomus sp. 1</i> | IR. 5 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| <i>Glomus sp. 2</i> | IR. 11 | Dindéresso | nd | nd | nd |
| GIGASPORINEAE | | | | | |
| <i>Gigasporaceae</i> | | | | | |
| <i>Gigaspora margarita</i> | IR. 4 | Dindéresso | 109,0 c | 3,5 c | 60,3 a |
| <i>Scutellospora gregaria</i> | IR. 9 | Dindéresso | 60,3 c | 2,6 c | nd |
| <i>Scutellospora gregaria</i> | IR. 90 | Gonsé | 23,0 d | | nd |
| <i>Scutellospora sp.</i> | IR. 4 | Dindéresso | 93,3 c | 2,9 c | 12,0 b |
| Nombre total d'espèces | 10 | | | | |
| Nombre de spores | | Dindéresso | 2 236,1 | | |
| | | Gonsé | 875,9 | | |
| Nombre total de spores | | | 3 112,0 | | |

Chaque valeur représente la moyenne de trois répétitions.

* Les valeurs sont transformées avec la fonction logx.

Les valeurs ayant une même lettre en commun ne sont pas significativement différentes selon le test de Newman Keuls au seuil de 5 %.

(SCHENCK, PÉREZ, 1987). Cependant, des variations ont été observées dans le diamètre des spores et l'épaisseur de leurs couches pariétales.

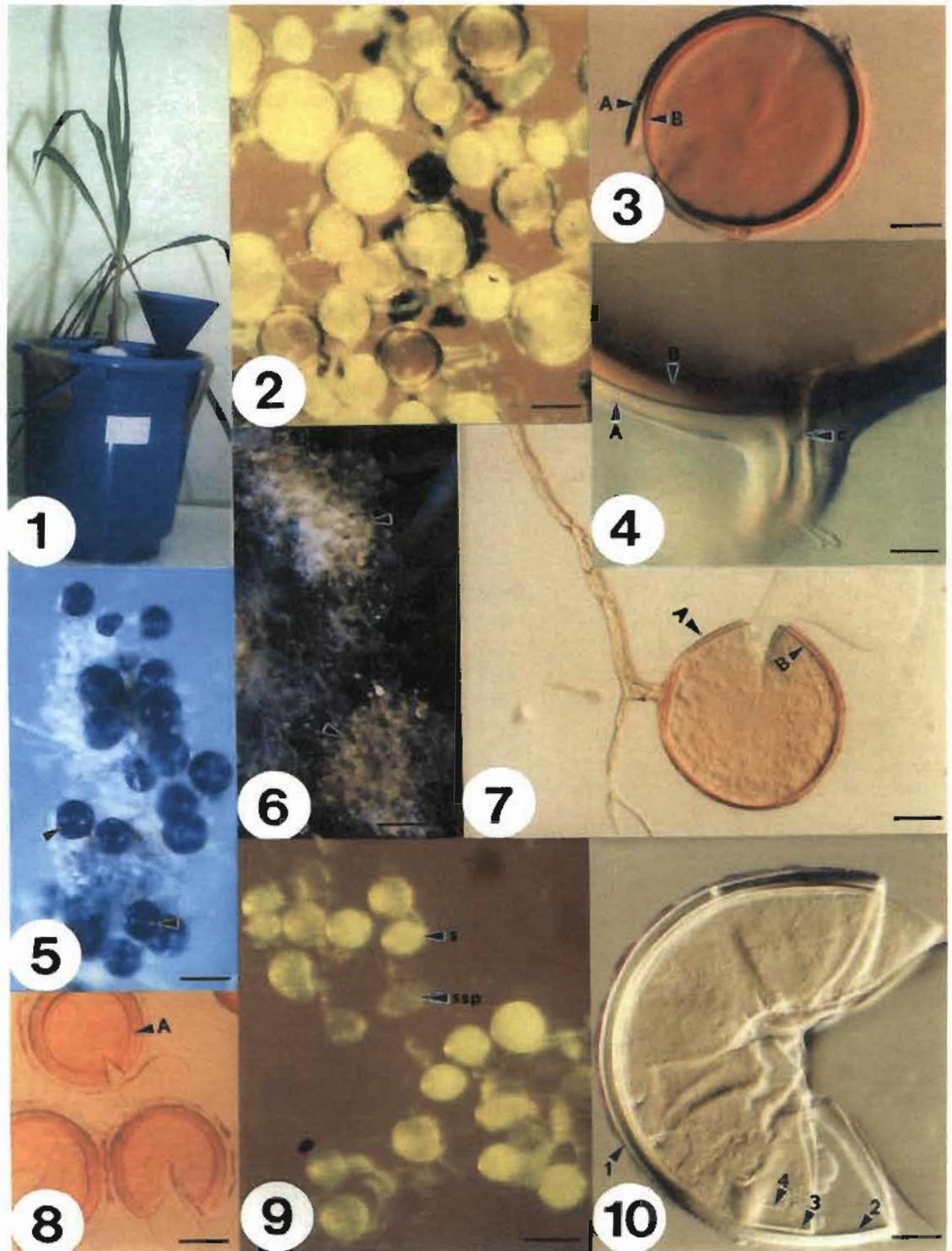
□ *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss (photos 9 et 10)

Spores solitaires, sphériques à ovoïdes, hyalines à crème, de 90-123 µm de diamètre, sessiles, quelquefois reliées à leur saccule sporifère qui possède une paroi mince, 1-2 µm d'épaisseur et qui a un diamètre de 9-

13 µm. Paroi sporale formée de deux groupes totalisant 4,5-5,5 µm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé de deux couches pariétales : la couche #1, évanescence (E), hyaline, d'environ 1 µm d'épaisseur, souvent difficile à observer ; la couche #2 laminée (L), hyaline à crème, 2-3 µm d'épaisseur, adhérente à la couche #1.

- **Le groupe B** formé de deux couches pariétales : la couche #3, membranaire (M), hyaline, environ 0,5 µm d'épaisseur, couverte d'ornementations (o) d'aspect



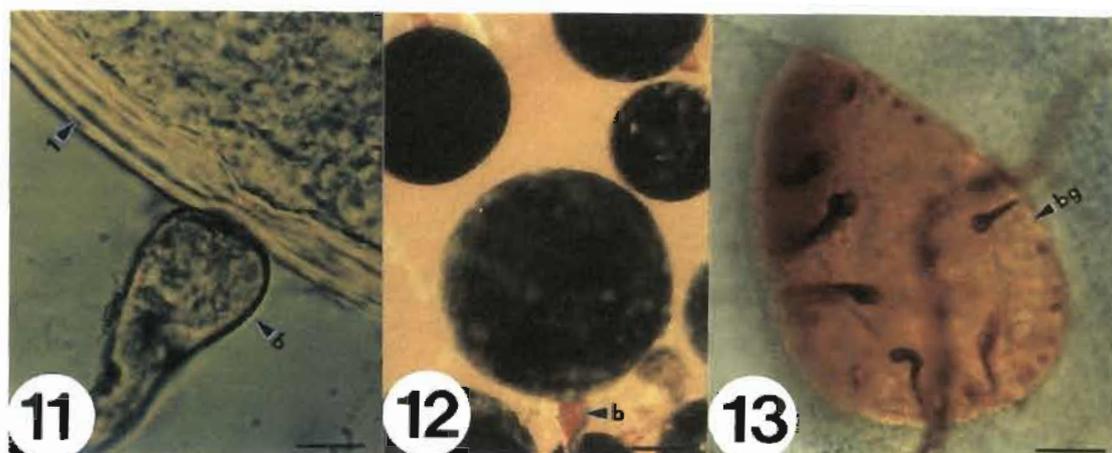


Photo 1 : Culture de maïs en pot.
Maize in pot culture.

Photo 2 : Spores de *Glomus manihotis*, barre = 100 μ m.
Spores of *Glomus manihotis*, bar = 100 μ m.

Photo 3 : Spore écrasée de *G. manihotis* avec séparation des deux groupes de paroi A et B, barre = 20 μ m.
Broken spores of *G. manihotis* showing the separation of the spore wall groups A and B, bar = 20 μ m.

Photo 4 : Groupes de parois A et B et pore avec cloison (c) de *G. manihotis*, barre = 10 μ m.
Spore wall groups A and B, and the narrow pore occluded by the spore walls of *G. manihotis*, bar = 10 μ m.

Photo 5 : Spores de *Glomus geosporum*, barre = 100 μ m.
Spores of *G. geosporum*, bar = 100 μ m.

Photo 6 : Agrégats de spores de *Glomus aggregatum*, barre = 100 μ m.
Clustered arrangement of the spores of *G. aggregatum*, bar = 100 μ m.

Photo 7 : Spore et hyphes de *G. aggregatum*, barre = 20 μ m.
Spores of *G. aggregatum* and its subtending hypha, bar = 20 μ m.

Photo 8 : Spores de *Glomus lamellosum*, barre = 50 μ m.
Spores of *G. lamellosum*, bar = 50 μ m.

Photo 9 : Spores (s) et saccules sporifères (ssp.) d'*Acaulospora delicata*, barre = 100 μ m.
Sporiferous saccules with a fully-formed spores of *A. delicata* still attached, bar = 100 μ m.

Photo 10 : Paroi sporale d'*A. delicata*, barre = 15 μ m.
Spore walls of *A. delicata*, bar = 15 μ m.

Photo 11 : Paroi sporale (1) et bulbe suspenseur (b) de *G. margarita*, barre = 10 μ m.
Spore wall (1) with bulbous hyphal attachment (b) of *G. margarita*, bar = 10 μ m.

Photo 12 : Spores de *Scutellospora gregaria* avec bulbe suspenseur (b), barre = 70 μ m.
Spores of *S. gregaria* with bulbous hyphal attachment (b), bar = 70 μ m.

Photo 13 : Bouclier de germination (bg) de *Scutellospora* sp., barre = 15 μ m.
Germination shield (bg) on a crushed spore of *Scutellospora* sp., bar = 15 μ m.

granulaire s'intensifiant chez les spores crème ou plus matures ; la couche #4, membranaire (M), hyaline, environ 1 μ m d'épaisseur, adhérente à la couche #3. Les couches #3 et #4 virent à l'orange avec le réactif de Melzer, ce qui permet de mieux observer les ornements de la couche #3 et de mieux différencier ces deux couches.

□ *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske (photos 6 et 7)

Spores quelquefois solitaires mais le plus souvent en petites grappes de 3 à 25, sphériques à ovoïdes, jaune pâle à dorées, de 4,5-9,2 μ m de diamètre. Dans quelques cas, on observe la présence d'une structure sporale à l'intérieur d'une spore [KOSKE, 1984]. Paroi

sporale formée de 1 à 2 groupes totalisant 2-6 μm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé de deux couches : la couche #1, évanescence, 1-2 μm d'épaisseur, souvent difficile à observer chez les spores matures ; la couche #2, laminée (L), jaune pâle à dorée, 2-3 μm d'épaisseur.

- **Le groupe B** formé d'une couche #3 comparable à la couche #2, avec une pigmentation plus pâle et une épaisseur plus mince. Chez certaines spores, la couche intérieure #3 se détache du reste de la paroi donnant l'impression de la présence d'une spore à l'intérieur d'une autre, phénomène illustré par KOSKE (1984) chez cette espèce. Hyphe suspenseur droit ou légèrement évasé, de 8-12 μm de diamètre, souvent relié avec un réseau mycélien formé d'hyphe cylindriques irréguliers (4-9 μm de diamètre). Pore ouvert, de 1-3 μm de largeur. Les parois sporales réagissent en bleu pâle avec le bleu coton au lactophénol.

□ ***Glomus geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker (photo 5)**

Spores solitaires, sphériques, brun roux à brun foncé presque noires, 125-190 μm de diamètre. Paroi sporale formée d'un seul groupe totalisant 5-12 μm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé de trois couches pariétales : la couche #1 évanescence (E), hyaline, environ 1 μm d'épaisseur, souvent couverte de débris de sol, souvent absente chez les spores matures, la couche #2 laminée (L), brun roux à brun foncé, de 4-10 μm d'épaisseur ; la couche #3, membranaire (M), brun pâle à jaune brun, d'environ 1 μm d'épaisseur. Hyphe suspenseur unique, droit ou évasé, souvent recourbé, de 12-19 μm de diamètre au point d'attache ; sa paroi est formée du prolongement de la couche #2. Pore le plus souvent fermé d'une cloison courbe formée par la couche membranaire #3. Chez les jeunes spores, la couche #1 bleuit avec le bleu coton lactophénol et la couche #2 se contraste sous l'action du réactif de Melzer. On n'observe aucune de ces réactions chez les spores matures. De plus, l'observation de la paroi est facilitée par un blanchiment dans du KOH à 2,5 % qui permet de mieux révéler la structure pariétale.

□ ***Glomus lamellosum* Dalpé, Koske & Tews (photo 8)**

Spores solitaires, sphériques, jaune pâle à jaune citron, de 100-145 μm de diamètre. Paroi sporale formée d'un seul groupe totalisant 8-17 μm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé de trois couches pariétales : la couche #1 laminée (L), hyaline à jaune pâle, de 4-8 μm d'épaisseur, souvent couverte de petites lamelles qui

semblent se détacher graduellement avec l'âge ; la couche #2, laminée (L), jaune pâle à jaune citron, 4-8 μm d'épaisseur ; la couche #3, membranaire (M), hyaline, environ 1 μm d'épaisseur, difficile à distinguer chez les jeunes spores mais facilement détachable de la couche #2 avec l'âge. Hyphe suspenseur unique, droit ou recourbé, légèrement évasé, de 6-10 μm de diamètre au point d'attache à la spore. La paroi de l'hyphe est formée des couches #1 et #3, la couche #2 se terminant abruptement au niveau du pore (pore quelquefois ouvert mais le plus souvent fermé d'une cloison courbe formée par la couche membranaire #3). Une coloration au réactif Melzer accentue les laminations des couches #1 et #2 mais les spores ne réagissent pas avec le bleu coton au lactophénol.

□ ***Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck (photos 2, 3 et 4)**

Spores solitaires, sphériques à ellipsoïdes, hyalines, jaune pâle à brun jaunâtre, de diamètre 98-160 μm lorsque sphériques et de 76-90 x 134-178 μm lorsqu'ellipsoïdes. Paroi sporale formée de deux groupes de paroi totalisant 8-14 μm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé de deux couches pariétales : la couche #1 évanescence (E), hyaline, lisse, de 1-2 μm d'épaisseur et la couche #2 laminée (L), hyaline, laiteuse à jaune pâle, de 4-8 μm d'épaisseur.

- **Le groupe B** formé de deux couches pariétales, les couches #3 et #4, unitaires (U), jaune pâle à doré, respectivement de 1,5-2,5 μm d'épaisseur, souvent difficiles à distinguer l'une de l'autre et donnant alors l'aspect d'une paroi laminée. Hyphe suspenseur unique, droit ou recourbé, légèrement évasé, de 6-10 μm de diamètre au point d'attache à la spore, à paroi formée des couches #1 et #2. Pore étroit de 1,5-2 μm de largeur, souvent fermé d'une cloison courbe formée par la couche membranaire #4. La coloration au réactif de Melzer accentue les laminations de la couche sporale #2 mais les spores ne réagissent que faiblement au bleu coton dans le lactophénol.

□ ***Gigaspora margarita* Becker & Hall (photo 11)**

Spores solitaires, sphériques, hyalines, lisses, 300-325 μm de diamètre. Paroi sporale formée d'un seul groupe totalisant 6-12 μm d'épaisseur :

- **Le groupe A** formé d'une couche pariétale : la couche #1 laminée (L), hyaline, 6-12 μm d'épaisseur, sans ornementation. Hyphe suspenseur bulbeux, hyalin à jaune pâle à doré, plus foncé que la spore, de 23-34 μm de diamètre, souvent fermé d'une cloison à 20-30 μm du bulbe. Cellules auxiliaires non observées sur le matériel

disponible. La paroi sporale se colore en bleu pâle avec le bleu coton au lactophénol. L'hyphe et le bulbe suspenseur ne réagissent pas au réactif de Melzer.

□ *Scutellospora gregaria* (Schenck & Nicolson) Walker & Sanders emend. Koske & Walker (photo 12)

Spores solitaires, sphériques, rousses à brun foncé, 250-400 μm de diamètre, ornementées en surface de verrues de forme irrégulière, arrondies à l'apex, regroupées en plaques de 1-5 \times 3-10 μm , couvrant toute la spore et donnant à celle-ci un aspect pruineux sous la loupe binoculaire. Paroi sporale formée de deux groupes totalisant 11-23 μm d'épaisseur incluant les ornements :

- **Le groupe A** formé de trois couches pariétales : la couche #1, rigide (U), non laminée, brune de 1-3 μm d'épaisseur, ornementée (o) de verrues et adhérente à la couche #2 ; la couche #2, laminée (L), brun pâle à jaune brun, lisse, 3-5 μm d'épaisseur ; la couche #3 rigide, laminée (L) de 5-9 μm d'épaisseur, lisse.

- **Le groupe B** formé d'une seule couche pariétale, la couche #4, membranaire (M), hyaline, environ 1 μm d'épaisseur. Bouclier de germination non observé sur le matériel disponible. Hyphe suspenseur bulbeux, brun beaucoup plus pâle que la spore, de 45-85 μm de diamètre, portant régulièrement 1 à 2 appendices en forme d'hyphe. Paroi de l'hyphe suspenseur, unique, 3 μm d'épaisseur. Cellules auxiliaires non observées sur le matériel disponible. A cause de la pigmentation des spores, aucun réactif ne permet de mettre en évidence l'une ou l'autre des couches pariétales.

□ *Scutellospora* sp. (photo 13)

Spores solitaires, sphériques, blanches sous la loupe, jaune pâle sous le microscope, 130-160 μm de diamètre, ornementées en surface de granules en forme de pics arrondis, 0.5-2 μm de diamètre, 1-2 μm de hauteur, espacés entre eux par des zones lisses de 1-3 μm . Paroi sporale formée de deux groupes totalisant 9-13 μm d'épaisseur avec les ornements :

- **Le groupe A** formé de deux couches pariétales : la couche #1, non laminée, jaune pâle, 5-6 μm d'épaisseur, à surface granuleuse et la couche #2, finement laminée, jaune pâle, 3-6 μm d'épaisseur, lisse et adhérente à la couche #1.

- **Le groupe B** formé d'une seule couche pariétale : la couche #3, membranaire, hyaline, lisse, d'environ 1 μm d'épaisseur. Bouclier de germination, pigmenté en brun pâle, contrastant nettement avec la spore, ellipsoïde, 80-120 μm , hyphes de germination brun foncé. Hyphe suspenseur bulbeux, de couleur similaire à celle du bouclier de germination, 36-40 μm de diamètre,

plusieurs fois cloisonné. Paroi de l'hyphe suspenseur, brunâtre, formée de la couche #1, 1-2 μm d'épaisseur. Cellules auxiliaires non observées sur le matériel disponible. Les couches #1 et #2 se colorent en bleu pâle sous l'action du bleu coton au lactophénol. Cette espèce ressemble extérieurement à *S. scutata* par la pigmentation du bouclier de germination et de l'hyphe suspenseur, ainsi que par la couleur blanche des spores observées sous la loupe. Elle en diffère par ses spores plus petites et une morphologie pariétale plus simplifiée.

DISCUSSION

Dans les pots de maïs contenant des échantillons de sol dilué de Dindéresso ou de Gonsé, nos résultats révèlent une diversité de Glomales comparable à celle que l'on peut observer en forêt tropicale sèche (REDHEAD, 1977) ou humide (MUSOKO *et al.*, 1994). De plus, dans ces échantillons de sols fortement carencés en phosphore assimilable, la diversité et le nombre total de spores récoltées suggèrent que les deux acacias australiens pourraient dépendre des mycorhizes pour leur alimentation phosphatée.

Nos échantillons de spores présentent quelques variations dans le diamètre des spores et l'épaisseur de leurs parois par rapport à la description d'origine (SCHENCK, PÉREZ, 1987). Par exemple, le diamètre des spores sphériques de *G. manihotis* varie de 98-160 μm contre 145-450 μm et de 76-178 μm contre 125-236 μm pour les spores ellipsoïdes. Des variations sont également observées au niveau de l'épaisseur du groupe B de paroi (1,5-2,5 μm contre 0,5-2 μm) et de la largeur de l'hyphe au point d'attache de la spore (6-10 μm contre 18-30 μm). Ces variations pourraient traduire la présence d'écotypes fongiques de *G. manihotis* dans le sol de Dindéresso. D'un point de vue pratique, HETRICK *et al.* (1992) ont montré tout l'intérêt de sélectionner des écotypes fongiques pour étudier la variabilité de la dépendance mycorhizienne du blé.

La technique de piégeage nous a permis d'obtenir un nombre moyen de spores relativement important dans les sols dilués de Gonsé et de Dindéresso (BRUNDRETT *et al.*, 1993 ; MUSOKO *et al.*, 1994). En utilisant une technique de piégeage comparable pour estimer le nombre de propagules viables d'un sol agricole dilué, AN *et al.* (1990) ont révélé dix-sept espèces de Glomales alors qu'une extraction effectuée directement avec le même sol non dilué avait permis de ne révéler que dix espèces. Ce bio-essai permet, en outre, d'obtenir des spores de tout âge en qualité et en quantité pour des études systématiques et pour initier des cultures sporales monospécifiques (MORTON, 1992 ; WALKER, 1992 ; BRUNDRETT *et*

al., 1993 ; GUISSOU, 1994). Cependant, il faut rester prudent dans l'interprétation du nombre de spores récoltées dans nos conditions expérimentales (tableau II). Cette méthode d'évaluation des populations sporales ne tient pas compte de la compétitivité des champignons présents dans le sol de station, de la nature du substrat de culture, du choix de la plante-piège et du possible état de dormance des spores (TOMMERUP, 1983 ; AN et al., 1990).

La diversité des types de spores est plus importante dans le sol dilué de Dindéresso où quatre des six genres connus sont représentés (tableau II). Plus de 80 % des spores récoltées sont attribuées au genre *Glomus* dans les sols dilués de Dindéresso et de Gonsé. L'espèce la plus représentée est *G. aggregatum* avec 61,8 % de spores récoltées dans les sols dilués des deux stations. Cette espèce sporule abondamment sur des sols sableux (DALPÉ, 1989) et constitue une composante majeure de la flore endomycorhizienne dans plusieurs niches écologiques (DALPÉ et al., 1986 ; BLASKOWSKI, 1991). Cette large distribution du genre *Glomus* est comparable à celle des observations effectuées au Cameroun (MUSOKO et al., 1994), au Sénégal (DIEM et al., 1981 ; BÂ et al., 1987 ; DIOP et al., 1994) et au Nigeria (REDHEAD, 1977). Dans le sol de Dindéresso, les genres *Scutellospora*, *Gigaspora* et *Acaulospora* représentent respectivement 5,5 %, 3,5 % et 6,7 % des spores récoltées.

Il y a en moyenne deux fois plus de spores récoltées dans le sol dilué de Dindéresso (nombre total de spores/100 g de sol sec = 2 236,1) que dans celui de Gonsé (nombre total de spores/100 g de sol sec = 875,9). Parmi les critères physico-chimiques étudiés qui peuvent influencer l'abondance relative des spores figure la nature du sol sableux qui se révèle supporter des populations élevées de Glomales sous plusieurs climats et latitudes (DALPÉ, 1989 ; ABE et al., 1994). Plusieurs investigations sur le terrain ont également établi des corrélations positives entre l'augmentation de la matière organique (y compris de certains éléments comme le carbone et l'azote) et la diversité des Glomales (JOHNSON et al., 1991). C'est l'effet inverse qui est observé dans le sol de Dindéresso où la combinaison d'une faible teneur en matière organique, en carbone et en azote correspond à une abondance relative et une diversité plus importante des Glomales. Il est établi que la distribution naturelle des Glomales est sous contrôle de facteurs édaphiques et/ou de la composition floristique (JOHNSON et al., 1991). Nos résultats ne nous permettent pas de pencher pour l'une ou l'autre des deux hypothèses. Toutefois, les champignons responsables des MA n'étant pas spécifiques à un hôte végétal, il est peu probable que

leur distribution puisse être attribuée uniquement à *A. holosericea* à Gonsé ou à *A. mangium* à Dindéresso.

CONCLUSION

Nos résultats mettent en évidence une diversité de Glomales associées à *A. holosericea* et *A. mangium* en plantation respectivement à Gonsé dans la région nord et Dindéresso dans la région sud-soudanienne du Burkina Faso. Ces Glomales ont déjà été répertoriées dans d'autres régions du monde ; cependant, les variations observées dans le diamètre des spores et l'épaisseur de leurs parois suggèrent que l'on pourrait être en présence d'écotypes fongiques. Les résultats dont nous disposons permettent maintenant d'envisager la constitution d'une collection de champignons endomycorhiziens natifs de l'Ouest africain. Ces champignons feront l'objet de culture monospécifique pour produire de l'inoculum. L'efficacité de ces champignons sur les deux acacias australiens sera étudiée en pépinière en fonction du matériel végétal disponible (provenances, descendances ou clones) et de la nature des sols. Ces MA pourront pallier les carences en phosphore et oligo-éléments très fréquentes dans les sols de plantation, améliorer la fixation d'azote des deux acacias et contribuer ainsi au maintien et à la restauration de la fertilité des sols. Du fait de leur non spécificité, ces champignons MA pourront également s'appliquer à d'autres espèces d'arbres.

Remerciements : Les auteurs remercient M. Marcel BAZIÉ (IRBET) pour son aide technique.

► Amadou M. BÂ*
Laboratoire de Microbiologie Forestière
IRBET
B.P. 7047
OUAGADOUGOU
Burkina Faso

* Correspondance : ISRA, URA-Forêt, B.P. 2312, DAKAR, Sénégal

► Yolande DALPÉ
Centre de Recherches de l'Est
sur les Céréales et les Oléagineux
Agriculture Canada
OTTAWA
Ontario K1A 0C 6
Canada

► Tiby GUISSOU
Laboratoire de Microbiologie Forestière
IRBET
B.P. 7047
OUAGADOUGOU 03
Burkina Faso

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABE J. I. P., MASUHARA G., KATSUYA K., 1994.
Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dune plant communities I. Spore formation of *Glomus* sp. predominates under a patch of *Elymus mollis*. *Mycoscience* 35 : 233-238.
- AN Z. Q., HENDRIX J. W., 1988.
Determining the viability of endogonaceous spores with a vital stain. *Mycologia* 80 : 259-261.
- AN Z. Q., HENDRIX J. W., HERSHMAN D. E., HENSON G. T., 1990.
Evaluation of the « Most Probable Number » (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi. *Mycologia* 82 (5) : 576-581.
- BÂ A. M., SOUGOUFARA B., THOEN D., 1987.
The triple symbiosis of *Casuarina equisetifolia* in Senegal. In : Sylvia D. M., Hung L. L., Graham J.H. (eds.), Proceedings of the 7th North American Conference on Mycorrhizae. Gainesville, Florida, U.S.A., University of Florida, p. 121.
- BLASKOWSKI J., 1991.
Polish Endogonaceae IX. *Glomus aggregatum* with spores forming an evanescent outer-most wall. *Cryptogam. Bot.* 2 : 130-135.
- BRUNDRETT M. C., ABBOTT L. K., JASPER D. A., ASHWATH N., 1993.
The isolation and enumeration of VAM fungi from various habitats in the Kakadu Region of Australia. In : Peterson L., Schelkle M. (eds.), Abstracts of the 9th North American Conference on Mycorrhizae, University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, p. 8.
- COSSALTER C., 1986.
Introducing Australian acacias in dry, tropical Africa. In : Turnbull J. W. (ed) Australian acacias in developing countries, Proceedings of an International Workshop at the Forestry Training Center, Gympie, Australia. Canberra, ACIAR, p. 118-122.
- DALPÉ Y., 1989.
Inventaire et répartition de la flore endomycorhizienne de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Ecosse. *Rev. Ecol. Syst.* 116 : 219-236.
- DALPÉ Y., GRANGER R., FURLAN V., 1986.
Abondance relative et diversité des Endogonacées dans un sol de verger du Québec. *Can. J. Bot.* 64 : 912-917.
- DANIELS B. A., SKIPPER H. D., 1982.
Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In : Schenck N. C. (ed.). Principles and methods of mycorrhizal research. The St Paul Minn., American Phytopathological Society, U.S.A., p. 29-36.
- DIEM H. G., GUËYE I., GIANINAZZI-PEARSON V., FORTIN J. A., DOMMERGUES Y., 1981.
Ecology of VA mycorrhizae in the tropics : the semi-arid zone of Senegal. *Act. Oecol. Oecol. Plant.* 2 (16) : 53-62.
- DIEM H. G., CORNET F., 1982.
Etude comparative de l'efficacité des souches de *Rhizobium* d'*Acacia* isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose *Rhizobium-Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* et *Acacia radiana*. *Bois For. Trop.* 198 : 3-15.
- DIOP T. A., GUËYE M., DREYFUS B. L., PLENCHETTE C., STRULLU D. G., 1994.
Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acacia albida* Del. in different areas of Senegal. *Appl. Env. Microbiol.* 60 : 3433-3436.
- DUCOUSSO M., 1991.
Importance des symbioses racinaires pour l'utilisation des acacias d'Afrique de l'Ouest. Nogent-sur-Marne, Dakar, France, Sénégal, CIRAD-Forêt/ISRA, 205 p.
- FURLAN V., 1981.
Techniques et procédures pour la culture des champignons endomycorhiziens. Notes techniques. Québec, Canada, Université Laval, p. 54-65.
- GERDEMANN J. W., NICHOLSON T. H., 1963.
Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 46 : 235-244.
- GUISSOU T., 1994.
Amélioration de la fixation d'azote chez deux acacias australiens : *Acacia holosericea* et *Acacia mangium*. Mise en évidence d'une diversité de Glomales dans des sols du Burkina Faso. Mémoire de fin d'études d'ingénieur des Eaux et Forêts. I.D.R. Université de Ouagadougou, 49 p.
- GUISSOU T., 1996.
Dépendance mycorhizienne des fruitiers *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol déficient en phosphore assimilable. D.E.A. de Biologie Végétale, Université de Ouagadougou, 37 p.
- HABTE M., MANJUNATH A., 1991.
Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1 : 3-12.
- HARLEY J. L., SMITH S. E., 1983.
Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, New York & London.
- HETRICK B. A. D., WILSON G. W. T., COX T. S., 1992.
Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, landraces, and ancestors. *Can. J. Bot.* 70 : 2032-2040.

I.T.C.F., 1991.

Stat.I.T.C.F.-Manuel d'utilisation (Edition I.T.C.F., Céréalières de France).

JOHNSON N. C., ZAK D. R., TILMAN D., PFLEGER F. L., 1991.

Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* 86 : 349-358.

JOSSERANT M., 1983.

La description des champignons supérieurs. Paris, France, Editions Le chevalier, 392 p.

KESSLER J.-J., GEERING C., 1994.

Profil environnemental du Burkina Faso. Wageningen, Pays-Bas, Université agronomique, Département de l'Aménagement de la Nature, 63 p.

KHASA P. D., BOUSQUET J., 1995.

Développement d'un programme intégré d'amélioration génétique du *Racosperma* spp. pour le reboisement de terres marginales zairoises. *Sécheresse* 6 : 281-288.

KOSKE R. E., 1984.

Spores of VAM fungi inside spores of VAM fungi. *Mycologia* 76 : 853-862.

MORTON J. B., 1992.

Problems and solutions for integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. *Mycorrhiza* 2 : 97-109.

MUSOKO M., LAST F. T., MASON P. A., 1994.

Populations of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed soils of secondary semideciduous moist tropical forest in Cameroon. *For. Ecol. Manag.* 63 : 359-377.

OMAR M. B., BOLLAND L., HEATHER W. A., 1979.

A permanent mounting medium for fungi. *Bull. Br. Mycol. Soc.* 13 : 31-32.

PHILLIPS J.M., HAYMAN D. S., 1970.

Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 5 : 158-161.

POPE P. E., CHANEY W. R., RHODES J. D., 1983.

The mycorrhizal dependency of four hardwood tree species. *Can. J. Bot.* 61 : 412-417.

REDHEAD J. F., 1977.

Endotrophic mycorrhizas in Nigeria : species of the endogonaceae and their distribution. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 69 : 275-280.

ST JOHN T. V., KOSKE R. E., 1988.

Statistical treatment of endogonaceous spore counts. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 91 (1) : 117-121.

SCHENCK N. C., PÉREZ Y., 1987.

Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi [First Edition Synergetic Publications]. Gainesville, Florida, U.S.A., University of Florida, 245 p.

TOMMERUP I. C., 1983.

Spore dormancy in VA mycorrhizal fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 81 : 37-45.

WALKER C., 1992.

Systematics and taxonomy of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agronomie* 12 : 887-897.

SYNOPSIS

**GLOMALES OF ACACIA HOLOSERICEA AND ACACIA MANGIUM
Diversity and relative abundance of Glomalean endomycorrhizal fungi
in two types of soils in the North and South Sudanian zone
of Burkina Faso**

AMADOU M. BÂ, YOLANDE DALPÉ, TIBY GUISSOU

Glomales are an order of fungi which is ubiquitous in soils. These fungi can establish mycorrhizal association with most vascular plants, and are essential to the survival of many tropical plants. In the semi-arid Sudanian zone of West Africa, data are poorly documented on the diversity of species belonging to the arbuscular mycorrhizal (AM) fungal community. This paper describes the occurrence of AM fungi and determines their relative abundance in two soil samples collected from two forest plantations of Australian acacias.

SAMPLING OF SPORE POPULATIONS

Observations were made in two mono-specific forest plantations of thirteen-year-old *A. holosericea* and *A. mangium* located in the north (Gonse) and south (Dinderesso) respectively of the Sudanian zone of Burkina Faso. Soil from Gonse is a sandy loam with a higher nutrient content compared with the sandy soil from Dinderesso. In each field site, five acacia trees were randomly selected and ten cores of soil (10 cm diameter x 20 cm deep) were collected at a distance of 1 m from the trunks. Sampled soils were mixed, sieved (2 mm diameter), placed in plastic bags and kept in the refrigerator at 4 °C. Sampling of soils was conducted in 1993 during the dry season. For the identification of spore populations of AM fungi by means of trap cultures, each field soil sample

site was diluted with an equal amount of pasteurized sand and layered on a pasteurized sand-vermiculite mixture (2 : 1, v/v) in 2l plastic pots. Pasteurized sand-vermiculite mixture was added to the surface of each pot to reduce the risk of cross-contamination. Maize was used as the test plant. Pots were watered with 1/10 strength Long Ashton nutrient solution and, when necessary, 30 ppm of NH₄NO₃ were added once every two weeks. The three treatments (including an uninoculated control with maize) were replicated three times in a completely randomized design. Plants were grown in a controlled growth cabinet. Spore populations were extracted, counted and identified from two 100 g air-dried samples harvested four months after planting the maize. Viability of spores was determined with a vital stain.

DIVERSITY OF SPORE POPULATIONS

A total of ten different AM species belonging to four different genera were identified from the two sites examined. The genus *Glomus* was the most abundant with six species identified as *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske, *Glomus geosporum* (Nicolson & Gerdemann) Walker, *Glomus lamellusum* Dalpé, Koske & Tews, *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck and two unidentified species. There were two species of *Scutellospora*, one described as *S. gregaria* (Schenck & Nicolson)

Walker & Sanders emend. Koske & Walker and one unidentified species. There was also one species of *Acaulospora* identified as *A. delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss and one species of *Gigaspora* identified as *G. margarita* Becker & Hall. Diversity of spore populations was higher in the diluted soil of Dinderesso compared with soil samples from Gonse. The difference in total number of spores in the two sites was statistically significant: e.g. they ranged to 2 236.1 per 100 g of dry soil from Dinderesso and 875.9 spores per 100 g dry soil from Gonse. 80 % of spores collected were attributed to *Glomus* species which also showed a high proportion of vital spores. *G. aggregatum* was the most abundant species, accounting for 61.8 % of the total spores taken in both diluted soil samples from Dinderesso and Gonse. In contrast, the spores of *A. delicata*, *G. margarita*, *Scutellospora* sp. and *S. gregaria* contributed only 6.7 %, 3.5 %, 2.9 % and 2.6 % to the total number of spores, respectively. Diversity and relative abundance of spore populations in diluted field soils seem inversely related to the C, N and organic matter contents in field soil samples. However, lower diversity and abundance of AM fungi in the diluted soil samples of Gonse compared with those of Dinderesso do not agree with the findings of other workers. Yet our results do not separate the influences of soils and plant factors, and their interaction.

ANNEXE II

Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil

Titre en Français :

Réponses de *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam. aux champignons mycorrhiziens à arbuscules dans un sol sableux déficient en phosphore assimilable

Biology and Fertility of Soils **26** (1998) : 194-198

ORIGINAL PAPER

T. Guissou · A.M. Bâ · J.-M. Ouadba · S. Guinko
R. Duponnois

Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil

Received: 20 January 1997

Abstract Responses of three multipurpose fruit tree species, *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam., to inoculation with five species of arbuscular mycorrhizal fungi, *Acaulospora spinosa* Walker and Trappe, *Glomus mosseae* (Nicol. and Gerd.) Gerd. and Trappe, *Glomus intraradices* Schenck and Smith, *Glomus aggregatum* Schenck and Smith emend. Koske and *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding and Schenck, differed markedly with respect to functional compatibility. This was measured as root colonization, mycorrhizal dependence (MD) and phosphorus concentrations in shoots of plants. Root colonization of fruit trees by *A. spinosa*, *G. aggregatum* and *G. manihotis* was high and tree growth increased significantly as a consequence. *G. intraradices* also colonized well, but provided little growth benefit. *G. mosseae* colonized poorly and did not stimulate plant growth. The MD of *P. biglobosa* and *T. indica* was similar, reaching no more than 36%, while *Z. mauritiana* showed the highest MD values, reaching a maximum of 78%. The *Z. mauritiana* *A. spinosa* combination was the

most responsive with respect to total biomass production; phosphorus (P) absorption probably contributed to this more than the absorption of sodium, potassium, magnesium or calcium. The density and length of root hairs were positively correlated with MD, suggesting that root hairs are not indicative of MD.

Key words Multipurpose fruit trees · Arbuscular mycorrhizal fungi · Mycorrhizal dependency · Morphology of root hair · Functional compatibility

Introduction

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) form the most common type of mycorrhizal association with plant roots. Many plants of agricultural and forestry importance benefit in terms of growth and mineral nutrition from this symbiotic association (Harley and Smith 1983). In tropical areas, phosphorus (P) deficiency in soil is one of the limiting factors for plant growth because of its slow diffusion through the soil, which results in a depletion zone around the root (Bolan 1991). The different capacities of mycorrhizal plants to absorb P vary with respect to the morphological properties of their roots, fungal efficiency and mycorrhizal dependency (MD) (Declerck et al. 1995; Ravnskov and Jakobsen 1995; Schweiger et al. 1995).

Studies which have examined the effectiveness of AMF in P-deficient soil of semi-arid zones of West Africa, have mainly focused on nitrogen-fixing trees (e.g. Colonna et al. 1995; Bâ and Guissou 1996), whilst non-nodulating multipurpose fruit trees such as *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. have not been investigated. These fruit trees are grown for their fruit pulp as food and kernel, which play a major role in the local economy. They are also planted in the traditionally farmed parklands but their effects on soil fertility can vary (Kessler 1992). In natural and cultivated environments, *P. biglobosa* and *T. indica* are normally

T. Guissou · A.M. Bâ¹ (✉) · J.M. Ouadba
Laboratoire de Microbiologie Forestière,
Département des Productions Forestières,
Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles,
Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique,
BP. 7047, 03 Ouagadougou, Burkina Faso
Tel.: 226 33 40 98; Fax: 226 31 49 38

S. Guinko
Département de Biologie et d'Ecologie Végétale,
Faculté des Sciences et Techniques,
BP. 7021, Université de Ouagadougou, Burkina Faso
Tel.: 226 33 20 41; Fax: 226 30 72 42

R. Duponnois
Laboratoire de Nématologie,
Institut Français de Recherche Scientifique pour le développement en
Coopération (ORSTOM),
BP. 1386, Dakar, Sénégal
Tel.: 221 32 16 72; Fax: 221 32 16 75

Present address: ¹ ISRA/URA-Forêt, BP. 2312, route de Hann,
Dakar, Sénégal
Tel.: 221 32 32 19; Fax: 221 32 96 17;
e-mail: amadouba @belair.orstom.sn

associated with AMF (Reena and Bagyaraj 1990; Tomlinson et al. 1995). Positive effects of AMF on the growth of *T. indica* have been reported (Reena and Bagyaraj 1990). The mycorrhizal status of *P. biglobosa* has been determined, whereas the effects of AMF have not (Tomlinson et al. 1995). To our knowledge, there are no published papers regarding the mycorrhizal status of *Z. mauritiana* and the effects of AMF on *P. biglobosa*. Arbuscular mycorrhizae may have a particular importance for these multipurpose fruit trees because P is often the limiting nutrient in agroforestry systems.

The objective of this investigation was to evaluate the effects of five AMF species, *Acaulospora spinosa* Walker and Trappe, *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding and Schenck, *Glomus aggregatum* Schenck and Smith emend. Kaske, *Glomus intraradices* Schenck and Smith and *Glomus mosseae* (Nicol. and Gerd.) Gerd. and Trappe on growth and mineral nutrition of *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana* seedlings growing in P-deficient sandy soil, and to compare the morphology of root hairs and MD values of these fruit trees.

Materials and methods

Soil preparation

The substrate used in this investigation was a sandy top soil (0–20 cm) collected in a stand of *Azelia africana* Sm. at Dinderesso in the Southern Sudanean zone of Burkina Faso. The soil was crushed, passed through a 2-mm sieve and autoclaved (for 1 h at 120°C) to eliminate native AMF. Soil analysis after sterilization showed: 6.7% clay, 6.5% silt, 86.6% sand, 0.6% organic matter, 0.3% total carbon (C), 0.05% total nitrogen (N), C/N ratio 7, 243 mg kg⁻¹ total P, 3.8 mg kg⁻¹ P-Bray 1, pH (of a soil/water mixture, ratio 1:2) 7.3 and pH (of a soil/KCl mixture ratio 1:2) 5.9. Portions of 2.1 kg air-dry soil were transferred into plastic bag (24 cm×7.5 cm).

Inoculation of host plants

Five isolates of AMF were used. *Acaulospora spinosa* (isolate FL 257-2) was obtained from Dr. J. Morton (INVAM, USA). *Glomus mosseae* (isolate 92-07-21) and *Glomus intraradices* (isolate 89-30-14) were obtained from Dr. V. Furlan (Agriculture Canada, Québec, Canada). The isolates of *Glomus aggregatum* (isolate IR 27) and *Glomus manihotis* (isolate IR 15) were obtained from Burkina Faso (Bâ et al. 1996). A crude inoculum (20 g) of AMF consisting of sand, spores, fragments of hyphae and infected millet root segments was placed below the seeds during transplanting. The inoculum density was calibrated by the most probable number method for each fungus as 1387, 1828, 1127, 2569 and 1055 infective propagules per 20 g of inoculum of *A. spinosa*, *G. manihotis*, *G. aggregatum*, *G. intraradices* and *G. mosseae*, respectively. Non-inoculated controls also received 20 g of autoclaved sand-root mixture.

Seeds of *P. biglobosa* (provenance Bandougou), *T. indica* (provenance Dinderesso) and *Z. mauritiana* (provenance Sery) provided by the Centre National des Semences Forestières (Burkina Faso) were surface sterilized by treating them with 95% sulphuric acid for 30, 45 and 10 min, respectively. The seeds were washed several times and planted as two per plastic bag. After emergence, the seedlings were thinned to one plant per plastic bag. Plants were screened from rain and grown under natural light (mean temperature 35°C day and 25°C night, relative humidity 16–89%, daylength approximately 12 h, maximum light intensity 196 W m⁻²). Plants were watered to a level near the field capacity twice per week with tap water. The experiment was

set-up as a 3×6 factorial design consisting of three fruit trees and five AMF inocula and non-inoculated control which were arranged in a completely randomized design with 12 replicates per treatment combination.

Quantitative evaluation

Plants were harvested after 2 months of growth. Shoot height and dry weight of shoots and roots (plant material was dried at 70°C for 5 days) were measured. For each non-inoculated treatment, three plants were randomly selected and for each plant the number and length of root hairs of lateral roots were determined. A sample of 100 fragments of lateral roots (approximately 1 cm lengths) were preserved in 50% glycerine on microscopic slides for the assessment of the number and length of root hairs. The number of root hairs per mm root length were counted at ×40 magnification on one side of the root. This count was multiplied by two to give an estimate of the number of root hairs per mm of both sides of the root. To estimate the root hair length per mm root length, measurements were made of root hairs emerging at the root surface at ×40 magnification using a compound microscope fitted with an eyepiece scale. MD was calculated according to Plenchette et al. (1983).

Total P and N contents of shoots (stem plus leaves) were determined by the molybdate blue method (Murphy and Riley 1962) and Kjeldahl method, respectively, using a Technicon autoanalyser (IFDC/ICRISAT, Niger). Total potassium (K), magnesium (Mg) and calcium (Ca) contents were determined by means of an atomic absorption spectrophotometer (IFDC/ICRISAT, Niger).

Lateral roots were sampled, cleared and stained according to the methods given by Bâ and Guissou (1996). The intensity of root colonization was determined using the method of Kormanik and McGraw (1982).

Statistical analysis

All data were subject to two-way analysis of variance, and mean values were compared using Newman-Keul's multiple range test (Beaux et al. 1991).

Results

Root colonization and plant growth

A. spinosa, *G. aggregatum*, *G. manihotis* and *G. intraradices* had colonized at least 86% of the length of fruit tree roots. However *G. mosseae* colonized no more than 48% of the length of roots and noninoculated controls remained non-mycorrhizal. The percentages of root colonization in *Z. mauritiana*, *P. biglobosa* and *T. indica* were similar to those in *A. spinosa*, *G. aggregatum*, *G. manihotis* and *G. intraradices*. The length of fruit tree roots colonized by *G. mosseae* decreased in the following order: *Z. mauritiana*, *T. indica* and *P. biglobosa* (Table 1).

The advantages resulting from inoculation with AMF isolates were not the same for each plant species. In *Z. mauritiana*, inoculation with any one of the endophytes significantly improved total dry weight as compared with non-inoculated controls. There was a significant increase in the total dry weight of *P. biglobosa* when inoculated with *G. aggregatum* and *G. manihotis*. Only *A. spinosa* and *G. aggregatum* stimulated a total dry weight increase of *T. indica*. However, the *Z. mauritiana*/*A. spinosa* combination led to the greatest increases in total dry weight.

Table 1 Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth variables, AMF colonization and mycorrhizal dependency of *Parkia biglobosa*, *Tamarindus indica* and *Zizyphus mauritiana* seedlings. Different letters within a column indicate significantly different values at $P < 0.05$ (ns not significant)

| Fruit trees with or without AMF | Shoot dry weight (g) | Root dry weight (g) | Total dry weight (g) | Root/shoot ratio | Root colonization (%) | Mycorrhizal dependency (%) |
|---------------------------------|----------------------|---------------------|----------------------|------------------|-----------------------|----------------------------|
| <i>P. biglobosa</i> | | | | | | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> | 1.15 bcd | 0.70 cde | 1.85 bcdef | 0.61 d | 91 ab | 24 cd |
| <i>Glomus aggregatum</i> | 1.41 a | 0.80 cd | 2.21 b | 0.59 d | 93 ab | 36 c |
| <i>Glomus manihotis</i> | 1.32 ab | 0.72 cde | 2.02 bcd | 0.56 d | 90 ab | 31 c |
| <i>Glomus intraradices</i> | 0.91 ef | 0.69 cde | 1.60 def | 0.82 d | 90 ab | 12 de |
| <i>Glomus mosseae</i> | 0.86 ef | 0.61 cde | 1.47 fg | 0.74 d | 17 e | 4 e |
| Control | 0.85 ef | 0.55 de | 1.40 fg | 0.71 d | 00 f | – |
| <i>T. indica</i> | | | | | | |
| <i>A. spinosa</i> | 1.18 bcd | 0.90 c | 2.08 bc | 0.76 d | 94 ab | 33 c |
| <i>G. aggregatum</i> | 1.26 abc | 0.82 cd | 2.08 bc | 0.66 d | 96 a | 33 c |
| <i>G. manihotis</i> | 1.04 cde | 0.72 cde | 1.76 cdef | 0.69 d | 96 a | 21 cd |
| <i>G. intraradices</i> | 0.95 def | 0.68 cde | 1.63 cdef | 0.73 d | 88 ab | 14 de |
| <i>G. mosseae</i> | 1.03 cde | 0.51 e | 1.54 efg | 0.49 d | 39 d | 9 de |
| Control | 0.89 ef | 0.50 e | 1.39 fg | 0.58 d | 00 f | – |
| <i>Z. mauritiana</i> | | | | | | |
| <i>A. spinosa</i> | 1.35 ab | 1.40 a | 2.75 a | 1.06 c | 91 ab | 78 a |
| <i>G. aggregatum</i> | 0.81 ef | 1.14 b | 1.96 bcde | 1.43 b | 95 a | 70 a |
| <i>G. manihotis</i> | 0.86 ef | 1.40 a | 2.26 b | 1.68 a | 88 ab | 74 a |
| <i>G. intraradices</i> | 0.76 f | 0.63 cde | 1.40 fg | 0.80 d | 86 b | 58 b |
| <i>G. mosseae</i> | 0.70 f | 0.43 ef | 1.13 g | 0.62 d | 48 c | 48 b |
| Control | 0.33 g | 0.25 f | 0.58 h | 0.74 d | 00 f | – |
| AMF | * | * | * | * | * | * |
| Fruit trees | * | * | ns | * | * | * |
| AMF×fruit trees | * | * | * | * | * | * |

* Significant at $P < 0.05$

The root/shoot ratios of colonized and non-inoculated *P. biglobosa* and *T. indica* were similar, although there was a significant increase in this ratio in *Z. mauritiana* seedlings inoculated with *A. spinosa*, *G. aggregatum* and *G. manihotis* (Table 1).

MD differed between plants species and was significantly influenced by AMF. *Z. mauritiana* had the highest MD values, ranging from 48% to 78%, irrespective of the species of AMF. However, *Z. mauritiana* in symbiosis with *A. spinosa*, *G. aggregatum* or *G. manihotis* showed the highest MD values compared with other plant-fungus combinations. *P. biglobosa* and *T. indica* had comparable MD values which were never higher than 36%. Irrespective of plant-fungus combinations, the MD of plant species decreased in the following order: *Z. mauritiana*, *P. biglobosa* and *T. indica* (Table 1).

Non-mycorrhizal plants of the three plant species differed with respect to length and density of root hairs and root dry weight (Table 1,3). The mean length and density of root hairs of *Z. mauritiana* (0.10 mm and 39.8 mm⁻¹ root, respectively) were greater than those of *T. indica* (0.05 mm and 32.1 mm⁻¹ root, respectively) and *P. biglobosa* (0.06 mm and 0.8 mm⁻¹, respectively). The root dry weight of non-mycorrhizal plants decreased according to species in the following order: *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana* (Table 1). There was a positive correlation between MD values for the most effective AMF and length and also density of root hairs of non-mycorrhizal plants (Table 4).

Nutrient concentrations in shoots

The ratios of the mineral nutrient content of the shoots of mycorrhizal plants and non-mycorrhizal plants of all three plant species showed that enhanced P nutrition is the most likely cause of the increase in total biomass of plants. The P concentrations in shoots of three plants colonized by the most effective AMF compared to those of the non-inoculated plants were 2.7- to 3.8-fold higher than the latter, whereas concentrations of K, Ca and Mg in shoots of plants inoculated by these AMF were less than 1.5-fold those of controls. In contrast, the N concentration in shoots of inoculated plants, irrespective of the species of AMF hardly differed from those of the control plants, (Table 2). This was due to a dilution effect because of the increased biomass of inoculated plants compared to non-inoculated controls.

Discussion

This study shows the importance of AMF for the growth and mineral nutrition of three species of fruit tree. It demonstrates for the first time the effect of AMF on *P. biglobosa* and *Z. mauritiana* seedlings and confirms the previously identified positive response of *T. indica* to mycorrhizal colonization (Reena and Bagyaraj 1990). Our finding agrees with this latter study which showed that *T. indi-*

Table 2 Changes in phosphorus (P), nitrogen (N), potassium (K), magnesium (Mg) and calcium (Ca) concentrations in shoots (stem plus leaves) of *Parkia biglobosa*, *Jamaridius indica* and *Zizyphus mauritiana* seedlings in response to colonization by AMF. Different letters within a column indicate significantly different values at $P < 0.05$

| Fruit trees with or without AMF | P (%) | N (%) | K (%) | Mg (%) | Ca (%) |
|---------------------------------|----------|-----------|---------|----------|---------|
| <i>P. biglobosa</i> | | | | | |
| <i>A. spinosa</i> | 0.16 abc | 1.85 fg | 1.19 d | 0.14 g | 0.64 d |
| <i>G. aggregatum</i> | 0.19 a | 2.06 cdef | 1.22 d | 0.15 fg | 0.68 d |
| <i>G. manihotis</i> | 0.16 abc | 1.94 cdef | 1.23 dI | 0.15 fg | 0.59 de |
| <i>G. intraradices</i> | 0.11 cde | 1.89 efg | 1.13 d | 0.15 fg | 0.59 de |
| <i>G. mosseae</i> | 0.07 de | 2.17 cd | 1.22 d | 0.17 efg | 0.65 d |
| Control | 0.05 e | 2.19 c | 1.16 d | 0.17 efg | 0.67 d |
| <i>T. indica</i> | | | | | |
| <i>A. spinosa</i> | 0.19 a | 1.97 cdef | 1.22 d | 0.28 a | 0.83 c |
| <i>G. aggregatum</i> | 0.19 a | 1.95 cdef | 1.18 d | 0.29 a | 1.02 b |
| <i>G. manihotis</i> | 0.19 a | 2.04 cdef | 1.23 d | 0.29 a | 0.89 c |
| <i>G. intraradices</i> | 0.09 de | 1.67 g | 1.13 d | 0.27 ab | 1.14 a |
| <i>G. mosseae</i> | 0.11 cde | 1.91 defg | 1.07 de | 0.25 b | 0.87 c |
| Control | 0.07 cde | 1.81 fg | 0.96 e | 0.22 c | 0.92 c |
| <i>Z. mauritiana</i> | | | | | |
| <i>A. spinosa</i> | 0.21 a | 2.49 b | 2.09 a | 0.20 cde | 0.63 d |
| <i>G. aggregatum</i> | 0.18 ab | 2.44 b | 1.96 ab | 0.21 cd | 0.57 de |
| <i>G. manihotis</i> | 0.19 a | 2.52 a | 2.06 a | 0.18 def | 0.50 ef |
| <i>G. intraradices</i> | 0.17 abc | 2.52 a | 1.90 b | 0.18 def | 0.50 ef |
| <i>G. mosseae</i> | 0.09 de | 2.14 cde | 1.81 b | 0.15 fg | 0.42 f |
| Control | 0.06 de | 2.92 a | 1.55 c | 0.16 fg | 0.41 f |
| AMF | * | * | * | * | * |
| Fruit trees | * | * | * | * | * |
| AMF×fruit trees | * | * | * | * | * |

* Significant at $P < 0.05$

Table 3 Estimations of length and density of root hairs of non-mycorrhizal fruit trees. Different letters within a column indicate significantly different values at $P < 0.05$

| Fruit trees | Length of root hairs (mm) | Density of root hairs (no. mm ⁻¹) |
|----------------------|---------------------------|---|
| <i>P. biglobosa</i> | 0.06 b | 0.8 b |
| <i>T. indica</i> | 0.05 b | 32.1 a |
| <i>Z. mauritiana</i> | 0.10 a | 39.3 a |

ca seedlings varied in their response to inoculation with different AMF. In order to examine this, these authors screened 13 AMF and finally selected *Gigaspora margarita* because it was found to improve the total biomass of *T. indica* seedlings; the value of MD was 26% when the supply of available P was at a level of 2.4 ppm. These authors also found that two isolates of *Glomus mosseae* stimulated plant growth, whereas in our study this fungal species was only minimally effective in stimulating total plant biomass, perhaps because of the low degree of colonization by this mycorrhiza. Nevertheless, the number of inoculum propagules of this fungus was similar to those of the most efficient fungi. The high levels of mycorrhizal colonization in fruit trees inoculated with *G. intraradices* did not foster an increase in total biomass either; this was particularly notable in *Z. mauritiana* seedlings. This indicates that there is no evident relationship between the de-

Table 4 Correlation coefficients (r) between mycorrhizal dependency (MD) and length and density of root hairs of the non-mycorrhizal fruit trees (ns not significant)

| MD | Length of root hairs (mm) | Density of root hairs (no. mm ⁻¹) |
|------------------------|---------------------------|---|
| <i>A. spinosa</i> | 0.90 * | 0.73 * |
| <i>G. aggregatum</i> | 0.72 * | 0.67 * |
| <i>G. manihotis</i> | 0.85 * | 0.68 * |
| <i>G. intraradices</i> | 0.51 ns | 0.28 ns |
| <i>G. mosseae</i> | 0.65 * | 0.49 ns |

* Significant at $P < 0.05$

gree to which a plant is colonized by AMF and the potential for the plant to benefit from this.

MD is often related to the morphological properties of the root of different plant species (Baylis 1970); root systems with only a few, short root hairs are indicative of a high MD of the plant species concerned (Baylis 1970). Declerek et al. (1995) demonstrated that root hair length and density of non-inoculated banana cultivars were inversely correlated with their MD values. Similarly, the beneficial effect of the genus *Glomus* correlated negatively with the root hair lengths of five pasture species (Schweiger et al. 1995). However, in our study, the absence of a significant correlation between density and length of root hairs and MD did not support Baylis's hypothesis. Therefore, density and length of root hairs of non-mycorrhizal fruit

trees may not necessarily be "an alternative mean of bypassing the phosphate depletion zone around the root" as proposed by Schweiger et al. (1995). The total dry weights of non-mycorrhizal *P. biglobosa* and *T. indica* seedlings were greater than those of non-mycorrhizal *Z. mauritiana* seedlings. This variable tended to be inverted after AM inoculation on *Z. mauritiana* with *A. spinosa* because mycorrhizal colonization stimulated the root system development of this host plant. The significant increase in root/shoot ratios seemed to be confined mostly to *Z. mauritiana* seedlings inoculated by the three most effective fungi. The high root/shoot ratio of inoculated *Z. mauritiana* seedlings was unexpected, and was due to the enhanced development of the root system compared to that of the shoot. Nevertheless, the most frequent observations are that plants inoculated with AMF display a lower root/shoot ratio compared to non-mycorrhizal plants (e.g. Nouaim and Chaussod 1994). The imbalance between the root and shoot growth of *Z. mauritiana* may be due to the fact that mycorrhizal associations appear to be more important for plants without an extensive root system.

The symbiotic effectiveness of all the plant-fungus combination examined was also influenced by functional compatibility, measured as P concentrations. P concentration had the most consistent effect on shoot biomass production in fruit trees. This has already been well-documented in studies on other mycotrophic plants. Ahiabor and Hirata (1994) observed that cowpea, pigeonpea and groundnut responded to one isolate of *Glomus* sp. better than to *G. margarita*. They suggested that enhanced P nutrition is the most likely cause of an increase in yield of these crops. The variability in fungal efficiency may reflect differences in hyphal length densities and/or capacity of hyphal P transport between AMF. Measurements of hyphal ^{32}P transport showed that the effectiveness of *G. caldonium* in this respect was high in symbioses with cucumber, wheat and flax, whereas *G. invermaium* transported significant amounts of ^{32}P only when in symbiosis with flax (Ravnskov and Jakobsen 1995). These parameters were not evaluated in the present study.

In conclusion, our data do not support Baylis's hypothesis which proposes that the density and length of root hairs are indicative of MD. However, our data provide evidence that do not only AMF improve plant growth and nutrient content, but also that fruit trees differ in their response when inoculated with selected AMF during the first phase of growth.

Acknowledgements We wish to thank the International Foundation for Science (Stockholm, Sweden) for its financial assistance.

References

- Ahiabor BD, Hirata H (1994) Characteristic responses of three tropical legumes to the inoculation of two species of VAM fungi in Andosol soils with different fertilities. *Mycorrhiza* 5:63-70
- Bâ AM, Guissou T (1996) Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) seedlings in an alkaline soil. *Agrofor Syst* 34:129-137
- Bâ AM, Dalpé Y, Guissou T (1996) Les glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium*: diversité et abondance relative des champignons endomycorhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantations au Burkina Faso. *Bois For Trop* 250:5-18
- Baylis GTS (1970) Root hairs and phycomycetous mycorrhizas in phosphorus-deficient soil. *Plant Soil* 33:713-716
- Beaux MF, Gouet H, Gouet JP, Morleghem P, Philippeau G, Tranchefort J, Verneau M (1991) *Stat-ITCF, Manuel d'utilisation*. ITCF, Céréalières de France
- Bolan NS (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil* 134:189-207
- Colonna JP, Thoen D, Ducouso M, Badji S (1991) Comparative effect of *Glomus mosseae* and P fertilizer on foliar mineral composition of *Acacia senegal* seedlings inoculated with *Rhizobium*. *Mycorrhiza* 1:35-38
- Declerck S, Plenchette C, Strullu DG (1995) Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. *Plant Soil* 176:183-187
- Harley JL, Smith SE (1983) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, New York
- Kessler JJ (1992) The influence of karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) trees on sorghum production in Burkina Faso. *Agrofor Syst* 17:97-11
- Kormanik PP, McGraw AC (1982) Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: Schenck NC (ed) *Methods and principles of mycorrhizal research*. The American Phytopathological Society, St. Paul, pp 37-45
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27:31-35
- Nouaim R, Chaussod R (1994) Mycorrhizal dependency of micropropagated argan tree (*Argania spinosa*). I. Growth and biomass production. *Agrofor Syst* 27:53-65
- Plenchette C, Fortin JA, Furlan V (1983) Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant Soil* 70:199-209
- Ravnskov S, Jakobsen I (1995) Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant. *New Phytol* 129:611-618
- Reena J, Bagyaraj DJ (1990) Growth stimulation of *Tamarindus indica* by selected VA mycorrhizal fungi. *World J Microbiol Biotechnol* 6:59-63
- Schweiger PF, Robson AD, Barrow NJ (1995) Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytol* 131:247-254
- Tomlinson H, Teklehaimanot Z, Traoré A, Olapade E (1995) Soil amelioration and root symbioses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth. in West Africa. *Agrofor Syst* 30:145-159

ANNEXE III

Functional compatibility of two arbuscular mycorrhizae with thirteen fruit trees in Senegal

Titre en Français :

Compatibilité fonctionnelle de deux mycorhizes à arbuscules avec treize arbres fruitiers au Sénégal

Agroforestry Systems **50** (2000) : 95-105



Functional compatibility of two arbuscular mycorrhizae with thirteen fruit trees in Senegal

A. M. BÂ^{1, 4}, C. PLENCHETTE², P. DANTHUI^{3, 4}, R. DUPONNOIS⁴ and T. GUISSOU⁵

¹CNRF/ISRA, BP. 2312, Dakar, Sénégal; ²Station d'Agronomie/INRA, 17 rue Sully, 21034 Dijon Cedex, France; ³CIRAD-Forêt, BP. 1716, Dakar, Sénégal; ⁴Bio-Pédologie/IRD, BP. 1386, Dakar, Sénégal; ⁵DPI/INERA, BP. 7047, Ouagadougou, Burkina Faso (*Author for correspondence; Laboratoire de Microbiologie des Sols, centre ISRA/IRD, BP. 1386, Dakar, Sénégal; E-mail: Amadou.Ba@ird.sn)

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, mineral nutrition, multipurpose fruit trees, relative mycorrhizal dependency, root colonization

Abstract. Functional compatibility between thirteen tropical fruit trees (*Azizelia africana* Smith., *Adansonia digitata* L., *Aphania senegalensis* Radlk., *Anacardium occidentale* L., *Cordia pinnata* (Lepr. ex A. Rich.) Milne-Redhead, *Dialium guineensis* Wild., *Landolphia heudelottii* A.DC., *Sclerocarya birrea* (A.Roch.) Hochst., *Saba senegalensis* (V. DC.) Pichon and four reference hosts *Breynia aegyptiaca* (L.) Del., *Parkia biglobosa* (Jacq.), *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam.) and two arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (*Glomus aggregatum* Schenck and Smith emend. Schenck and *Glomus intraradices* Schenck and Smith), was investigated. Marked differences were found between them in terms of mycorrhizal formation, root colonization, relative mycorrhizal dependency (RMD) and phosphorus concentrations in shoot tissues. *A. africana*, *L. heudelottii* and *S. senegalensis* did not form symbiotic associations, and the growth of *A. africana* decreased following mycorrhizal inoculation, while *L. heudelottii* and *S. senegalensis* showed no dependency. In contrast, *A. digitata*, *A. senegalensis*, *A. occidentale*, *B. aegyptiaca* and *S. birrea* were well colonized with AMF, but did not significantly increase in biomass production. Five fruit trees did, however, show dependency by a positive interaction with *G. aggregatum*, the most effective AMF. *Z. mauritiana* was found to be very highly dependent (RMD > 75%). *T. indica* was highly dependent (50–75% RMD), and *D. guineensis*, *P. biglobosa* and *C. pinnata* were moderately dependent (25–50% RMD). Phosphorus absorption probably contributed to this dependency more than the absorption of potassium. These results indicate that some tropical fruit trees do derive benefits from AM inoculation, while others do not.

Introduction

Multipurpose fruit trees are widespread throughout the Sahelian and Sudanian zones in West Africa. They provide high quality products (fruits, medicines, fibers, etc.), that assure food security, health, and provide a source of income for the people of the rural areas (Bonkougou et al., 1998). However, many of these fruit trees are slow growing and little is known about their cultivation. In agroforestry, fruit tree domestication has become a priority for research (Nair, 1998). Domestication of these tree crops could be achieved through a combination of approaches and could include the selection of species by local

people, selection of different provenance phenotypes based on product characteristics, vegetative propagation of selected trees, applications of rock phosphate or other phosphorus fertilizers in P-deficient soils, and mycorrhizal inoculation (Bâ et al., 1997; Guissou et al., 1996, 1998b; Bonkougou et al., 1998; Naur, 1998; Bâ et al., 1998; Bâ et al., 1999).

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) form the most widespread form of symbiosis between plants and micro-organisms. Many trees benefit in terms of growth and mineral nutrition from this symbiotic association (Smith and Read, 1997). Responses of plants to inoculation with AMF differ markedly with respect to functional compatibility, measured as mycorrhizal formation, root colonization, external hyphal length, relative mycorrhizal dependency (RMD), hyphal P transport, and P concentrations in shoots (Ravnskov and Jakobsen, 1995; Schweiger et al., 1995). Consideration of RMD of plants is one of the most important factors determining the magnitude of benefits from improved management of AMF (Plenchette et al., 1983; Declercq et al., 1995; Azcon and Barea, 1997). RMD is defined by Plenchette as the degree to which a plant responds to mycorrhizal inoculation (Plenchette et al., 1983). RMD is often related to the different morphological properties of plant roots and regulated by the effectiveness of AMF, and P availability of the soil (Baylis, 1970; Declercq et al., 1995; Schweiger et al., 1995). It can vary greatly from one plant species to another and even between cultivars or ecotypes within a single species (Hetrick and Wilson, 1992; Ahiator and Hirata, 1994). It is therefore useful to determine whether or not a plant derives or not benefits from AM symbiosis and to know how to manage it accordingly.

Guissou et al. (1996, 1998a) have reported that *Zizyphus mauritiana* Lam., *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. and *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. seedlings differ in their RMD. These studies need to be extended to other important fruit trees because their mycorrhizal status is often unknown and may have particular importance for establishment in degraded soils of semiarid areas, and for their first phase of growth in nutrient-deficient soils. The objective of this research was therefore to evaluate the effects of two AMF species, *Glomus aggregatum* Schenck and Smith emend. Schenck and *Glomus intraradices* Schenck and Smith on growth and mineral nutrition of nine multipurpose fruit trees, *Mzelia africana* Smith., *Adansonia digitata* L., *Aphania senegalensis* Radlk., *Anacardium occidentale* L., *Cordyla pinnata* (Lepr. ex A. Rich.) Milne-Redhead, *Dialium guineensis* Wild., *Landolphia heudelottii* A. DC., *Sclerocarya birrea* (A. Roch.) Hochst. and *Saba senegalensis* (A. DC.) Pichon and to compare their RMD values with those of four reference hosts (*B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* and *Z. mauritiana*) known to be dependent on AMF.

Materials and methods

Soil preparation

The soil used in the experiment was collected from Bambey (Senegal). It was a savanna soil with 67.2% sand, 21.5% silt, 11.3% clay, 0.6% organic matter, 0.3% total C, 0.02% total N, C/N ratio 16, 500.2 ppm total K, 83.8 ppm total P, 6.6 ppm P-Bray 1, Ca 2.56, Mg 0.82, K 0.07 meq 100 g⁻¹ soil, pH (of a soil/water mixture, ratio 1:2) 6.4 and pH (of a soil/KCl mixture, ratio 1:2) 4.8. The soil was crushed, passed through a 2 mm sieve, autoclaved for 1 hr at 120 °C to eliminate native AMF, and transferred into 2 liters plastic bags.

Fungal inocula and inoculation

Two isolates of AMF were used: *G. aggregatum* (*Ga.* isolate IR 27) was obtained from Burkina Faso (Bâ et al., 1996) and *G. intraradices* (*Gi.* isolate 89-30-14) was provided by Dr V. Furlan (Agriculture Canada, Québec, Canada). Guissou et al. (1998a) differentiated one efficient fungal isolate as *G. aggregatum* and one no efficient fungal isolate as *G. intraradices*. Mycorrhizal inoculation of the soil in plastic bags was achieved by placing 20 g portions of a crude inoculum of AMF consisting of sand, spores, fragments of hyphae and infected roots below the seeds during transplanting. The inoculum density was calibrated by the most probable number method for each fungus as 1800 and 1500 infective propagules per 20 g of *G. aggregatum* and *G. intraradices*, respectively (Gianinazzi-Pearson et al., 1985). The uninoculated control plants received 20 g of sterilized sand-root mixture.

Plant materials

Seeds of one provenance of each fruit tree species were provided by the CNRF/ISRA (Senegal). Seeds of *A. africana* (*Aa.* provenance Diatock), *A. digitata* (*Ad.* provenance Bandia), *A. senegalensis* (*As.* provenance Bel-air), *A. occidentale* (*Ao.* provenance Sangalkam), *B. aegyptiaca* (*Ba.* provenance Bandia), *D. guineensis* (*Dg.* provenance Ziguinchor), *P. biglobosa* (*Pb.* provenance Nema), *S. birrea* (*Sb.* provenance Bandia), *T. indica* (*Ti.* provenance Thienaba) and *Z. mauritiana* (*Zm.* provenance Keur Serigne Touba) were surface sterilized by treating them with 95% sulphuric acid for 120, 360, 45, 240, 60, 45, 60, 120, 30 and 3 min, respectively. Seeds of *C. pinnata* (*Cp.* provenance Kolda), *L. heudelottii* (*Lh.* provenance Ziguinchor) and *S. senegalensis* (*Ss.* provenance Ziguinchor) were surface sterilized with 10% calcium hypochloride for 10 min. The seeds were then rinsed several times and two seeds were sown per plastic bag. After emergence, seedlings were thinned to one plant per plastic bag. Plants were grown under natural light (daylength approximately 12 hr, mean temperature approximately 30 °C day) and watered

to a level near field capacity once per day with tap water. The experiment was set-up as a 13×3 factorial design consisting of thirteen fruit trees and two inoculated and an uninoculated control. The plants were arranged in a completely randomized design with 10 replicates per treatment per species.

Seedlings harvest and measurement

Plants were harvested after three months growth. Shoot height and shoot plus root dry weight after seven days at 80 °C were measured. RMD was calculated according to the method of Plenchette et al. (1983). Lateral roots were sampled, cleared and stained with trypan blue according to the method given by Bâ and Guissou (1996). The frequency of mycorrhizal roots was determined using the method of Kormanik and McGraw (1982).

After drying, shoot tissues were ashed (500 °C) and digested in 10% HNO₃. The P content was then determined colorimetrically by John's method (John, 1970) and the K content was determined with an atomic absorption spectrophotometer.

Statistical analysis

All data were subject to one-way analysis of variance, except for the RMD which was subject to two-way analysis of variance, and mean value were compared using Newman-Keuls multiple range test (Beaux et al., 1991).

Results

AM colonization

No mycorrhizas formed in the non-inoculated controls or in the inoculated seedlings of *L. heudelottii*, *S. senegalensis* and *A. africana* (Figure 1). The extent of AM colonization by the two AMF varied depending on the fruit tree species. It varied from 25% to 98% for *G. aggregatum*, and from 7% to 97% for *G. intraradices*. AM colonization by *G. aggregatum* of *T. indica*, *D. guineensis*, *P. biglobosa*, *A. occidentale*, *A. senegalensis* and *B. aegyptiaca* was more marked than those inoculated by *G. intraradices*. In contrast, similar AM colonization by both AMF was occurred on *Z. mauritiana*, *C. pinnata*, *S. birrea* and *A. digitata*.

Biomass production

Inoculated *Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineensis*, *P. biglobosa* and *C. pinnata* appeared to be more responsive to AMF inoculation having greater biomass than those of uninoculated plants, although there was also marked variation depending on AMF used (Figure 2). *G. aggregatum* was generally more

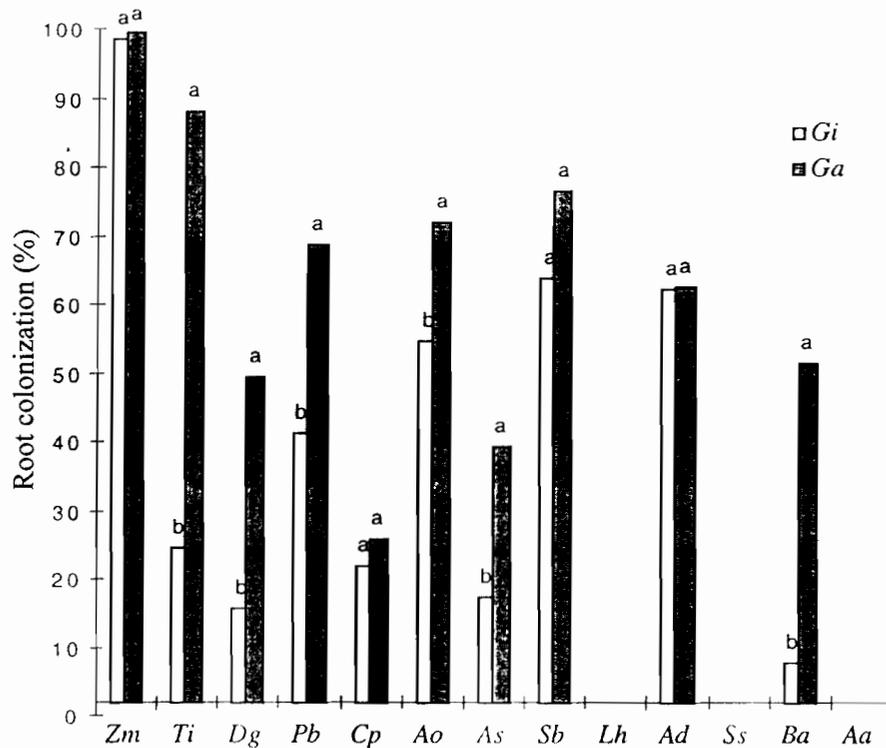


Figure 1. Root colonization of 13 fruit trees inoculated by two arbuscular mycorrhizal fungi in Senegal, West Africa. For a given fruit tree, columns with the same letter do not differ significantly ($P < 5\%$). There was no colonization in the plants of the control treatment. The abbreviations refer to species names of fungi and trees as explained in 'Materials and methods'.

effective in increasing biomass production, while *A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea*, *A. digitata*, *B. aegyptiaca*, *L. heudelottii* and *S. senegalensis* did not show any significant differences in biomass production between treatment. In *A. africana* inoculating plants with AMF had a negative effect on biomass production.

RMD values differed between fruit tree species and were significantly influenced by AMF (Figure 3). *Z. mauritiana* had the highest RMD values, reaching 78%, while *B. aegyptiaca* had the lowest RMD value of 0%, irrespective of AMF. RMD values of fruit trees were generally superior with *G. aggregatum*. With this fungus, the RMD of fruit trees decreased in the following order: *Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineensis*, *P. biglobosa*, *C. pinnata*, *A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea*, *A. digitata* and *B. aegyptiaca*, *L. heudelottii*, *S. senegalensis* and *A. africana* had no RMD. However, no significant relationship between RMD and the extent of AM colonization by *G. aggregatum* ($r^2 = 0.64$, $P < 5\%$).

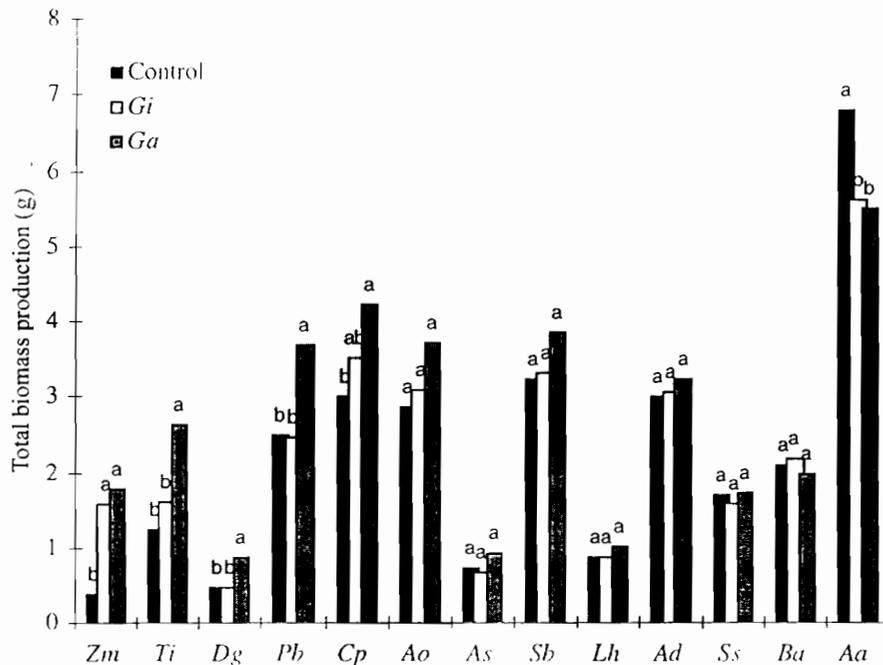


Figure 2. Influence of inoculation by two arbuscular mycorrhizal fungi on total biomass (shoot plus root) production of 13 fruit trees in Senegal, West Africa. For a given fruit tree, columns with the same letter do not differ significantly ($P < 5\%$). The above abbreviations refer to species names of fungi and trees as explained in 'Materials and methods'.

Nutrient concentrations in shoots

Biomass production that was increased in response to AM colonization with *G. aggregatum* corresponded often with a higher P concentrations in the shoots (leaves plus stem) of fruit trees (Figures 2 and 4). Five different response types occurred: increase of P concentrations in shoots associated with stimulation of biomass production (*Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineensis* and *P. biglobosa*), increase of P concentrations in shoots without a stimulation of biomass production (*A. senegalensis* and *S. birrea*), no increase of P concentrations in shoots with a stimulation of biomass production (*C. pinnata*), no increase in either P concentrations in shoots or stimulation of biomass production (*A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea*, *L. heudelotii*, *A. digitata*, *S. senegalensis* and *B. aegyptiaca*), and no increase of P concentrations in shoots with a decrease of biomass production (*A. africana*). The ratios of P concentrations of the shoots of colonized plants by *G. aggregatum* and non-colonized plants of *Z. mauritiana*, *T. indica*, *D. guineensis* and *P. biglobosa* were 2.2- to 4-fold higher than the latter whereas concentrations of K

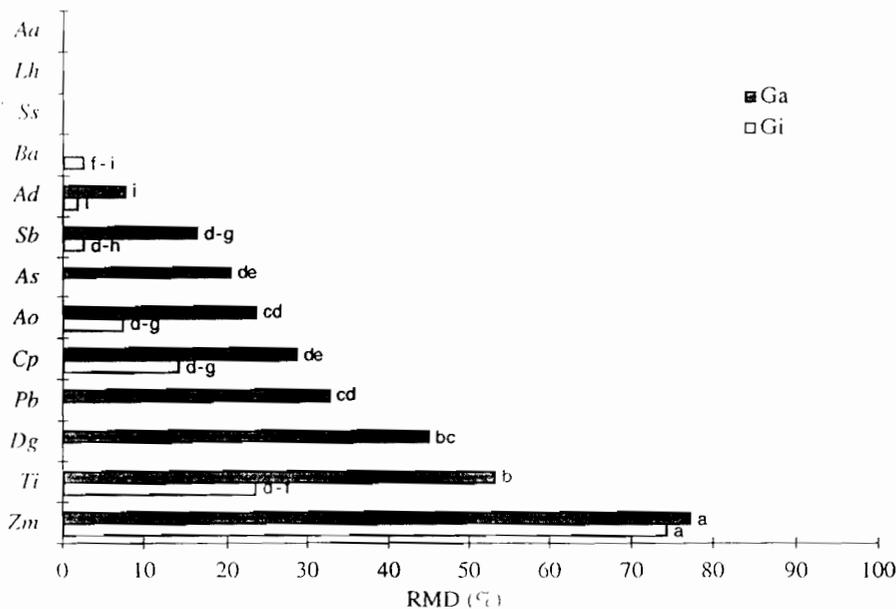


Figure 3. Relative mycorrhizal dependency (RMD) of 13 fruit trees in Senegal, West Africa. Columns with the same letter do not differ significantly ($P < 5\%$). The abbreviations refer to species names of fungi and trees as explained in 'Materials and methods'.

in shoots of plants inoculated by this fungus were less than 1.2-fold those of controls (Figures 4 and 5).

Discussion

We tested the RMD of thirteen African woody fruit trees of semi-arid lands with two AMF under conditions of P deficiency ($P = 6.6$ ppm). RMD values ranged from 0% to 77% and was most clearly demonstrated with *G. aggregatum*. Based on these data, we propose a ranking of fruit trees according to the RMD categories defined by Habte and Manjunath (1991): *Z. mauritiana* was considered very highly dependent (RMD > 75%), *T. indica* was highly dependent (50–75% RMD), *D. guineensis*, *P. biglobosa* and *C. pinnata* were moderately dependent (25–50% RMD), *A. occidentale*, *A. senegalensis*, *S. birrea* and *A. digitata* were marginally dependent (0–25% RMD), and *L. heudelottii*, *S. senegalensis*, *B. aegyptiaca* and *A. africana* were found not to be dependent on mycorrhizas (RMD = 0%). This last category includes species that are not hosts to AMF and those that did not respond positively to AM colonization. Our findings generally agree with those observed by Guissou et al. (1996, 1998a), who found that *Z. mauritiana* was very highly dependent, irrespective of plant-fungus combinations, and that *T. indica* and *P.*

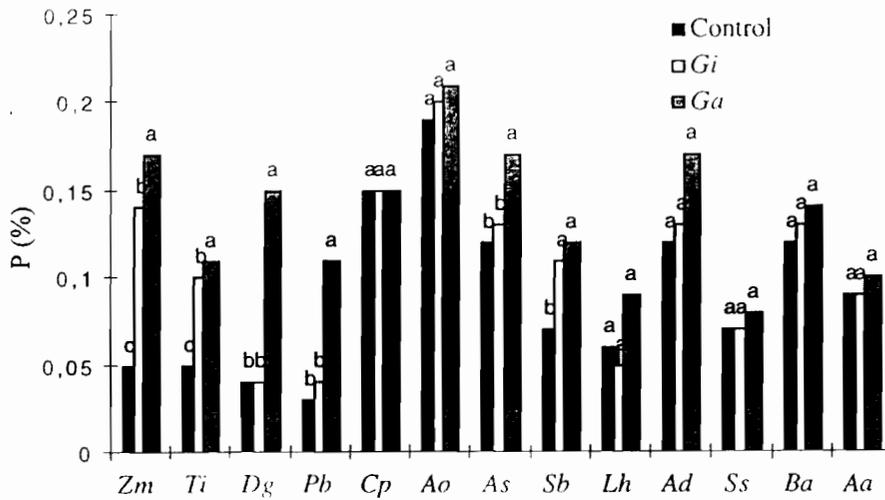


Figure 4. Shoot P concentration of 13 fruit trees inoculated by arbuscular mycorrhizal fungi in Senegal, West Africa. For a given fruit trees, columns with the same letter do not differ significantly ($P < 5\%$). The abbreviations refer to species names of fungi and trees as explained in 'Materials and methods'.

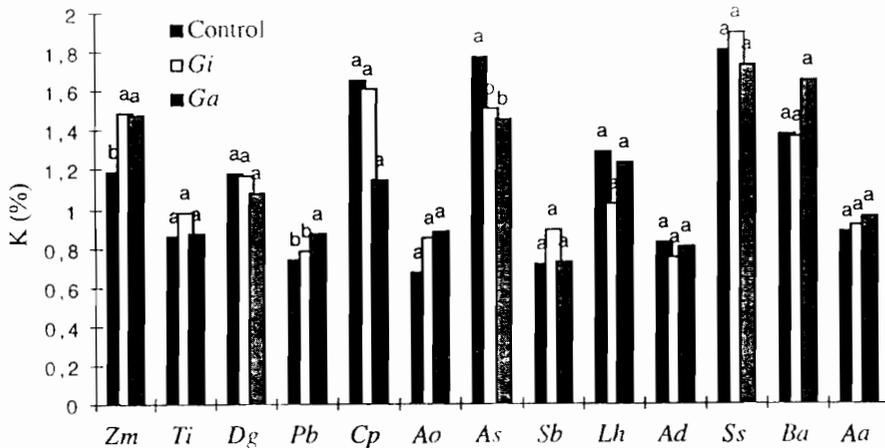


Figure 5. Shoot K concentration of 13 fruit trees inoculated by arbuscular mycorrhizal fungi in Senegal, West Africa. For a given fruit trees, columns with the same letter do not differ significantly ($P < 5\%$). The abbreviations refer to species names of fungi and trees as explained in 'Materials and methods'.

biglobosa are moderately dependent, while *Balanites aegyptiaca* is not dependent on mycorrhizal symbiosis.

Baylis's hypothesis indicates that RMD is often related to the morphological properties particularly the hairyness of the root systems of different plant

species. He suggests that root systems with only a few and short root hairs are indicative of RMD (Baylis, 1970). This hypothesis was not supported Guissou et al. (1998a) who found, in contrast, that the density and length of root hairs of *Z. mauritiana*, *T. indica* and *P. biglobosa* were positively correlated with RMD. This study examined the relationship between the increased growth of mycorrhizal fruit trees and the extent of AM colonization and P uptake by the plant, hypothesizing that RMD is associated with a higher P content. However, no significant relationship was found between RMD and the extent of AM colonization by *G. aggregatum*. Nor did, the high levels of AM colonization (> 50%) of *A. occidentale*, *S. birrea* and *A. digitata* by *G. aggregatum* foster an increased biomass production. Conversely, some fruit trees (*C. pinnata* and *A. senegalensis*) that were poorly colonized (< 50%) by *G. aggregatum* responded well in terms of biomass production. Thus, biomass production of non-host plants with AMF either did not benefit to AM inoculation or decreases following mycorrhizal inoculation. Perhaps, these growth reductions can be attributed to the carbohydrate drain of the AMF (Thomson et al., 1994).

An evaluation of RMD of plant species is usually achieved when host plants are tested at a wide range of P concentrations in soil solution (Habte and Manajunath, 1991; Habte and Byappanahalli, 1994; Azcon and Barea, 1997). This generalization agrees with findings of Guissou et al. (1998b), who found that RMD of *Z. mauritiana* decreased with increasing available P in soil fertilized with different levels of rock phosphate. This experimental approach was not included in the present study because the level of P used was close to that generally found in natural ecosystems in West Africa. It is well known that the major contribution of AM symbiosis is to improve P content in plants, because of the ability of AMF to colonize roots extensively and to develop external hyphae taking up P from soil by passing the phosphate depletion zone immediately around the root (Ravnskov and Jakobsen, 1995; Schweiger et al., 1995; Schweiger et al., 1999). In our study, K concentrations in shoots contributed less than P to the stimulation of biomass production of fruit trees. This suggests that P concentration had the most consistent effect on biomass production of these fruit trees, so accords with the data of Guissou et al. (1998a). Nevertheless, some mycorrhizal fruit trees (*A. senegalensis* and *S. birrea*) did not accumulate more biomass consistent with P uptake in the shoot tissues, indicating that not all species conform to this strategy.

In conclusion, our data indicate that fruit trees differ in their response to AM inoculation during the first phase of growth and that AMF also improve plant growth and nutrient content. It is therefore suggested that considerations of RMD categories should be the first level of screening for fruit trees that respond well to AM inoculation. However, the RMD values are specific to the conditions of this particular experiment where the soil was sterilized. Native population of AMF should therefore be taken into account when fruit seedlings are to be grown in agroforestry systems.

References

- Ahiator BD and Hirata H (1994) Characteristics responses of three tropical legumes to the inoculation of two species of VAM fungi in Andosol soils with different fertilities. *Mycorrhiza* 5: 63–70
- Azon R and Barea JM (1997) Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factors to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology* 7: 83–92
- Bâ AM, Dalpé Y and Guissou T (1996) Les Glomales d'*Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don. et d'*Acacia mangium* Willd.: Diversité et abondance relative des champignons mycorrhiziens à arbuscules dans deux types de sols de la zone Nord et Sud Soudanienne du Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques* 250: 5–18
- Bâ AM and Guissou T (1996) Rock phosphate and mycorrhizas effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) in an alkaline sandy soil. *Agroforestry Systems* 34: 129–137
- Bâ AM, Duponnois R, Guissou T, Sanon KB and Dianou D (1997) Mobilization of rock phosphates by soil microorganisms associated with *Zizyphus mauritiana* Lam. and *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In: Renard G, Neef A, Becker K and von Oppen M (eds) *Soil Fertility Management in West African Land Use Systems*, pp 79–84. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany
- Bâ AM, Duponnois R, Danthu P, Diallo I, Guissou T, Sanon KB, Sacko O and Plenchette C (1998) Utilization of rock phosphates by mycorrhizal jujubes. In: ISSS (ed) *CD-Rom Proceedings presented at the 16th World Congress of Soil Science*, p 21. Montpellier, France
- Bâ AM, Guissou T, Duponnois R, Danthu P, Kondé S, Baba V, Sacko O, Sidibé D and Plenchette C (1999) Controlled mycorrhization of jujubes tree (*Zizyphus mauritiana* Lam.) to increase the productivity of plantations in West Africa. In: TSBF (ed) *Abstracts presented at the Workshop on Tropical Soil Biology, Opportunities and Challenges for African Agriculture*, p 12. Nairobi, Kenya
- Baylis GTS (1970) Root hairs and phycomycetous mycorrhizas in phosphorus-deficient soil. *Plant and Soil* 33: 713–716
- Beaux MF, Gouet H, Gouet JP, Morleghem P, Philippeau G, Tranchefort J and Verneau M (1991) *Stat-ITCF, Manuel d'utilisation*. ITCF, Céréaliéristes de France
- Bonkougou EG, Djimdé M, Ayuk ET, Zoungrana I and Tchoundjeu Z (1998) Taking stock of agroforestry in the Sahel—harvesting results for the future. In: ICRAF (eds) *End of Phase Report 1989–1996*, pp 1–5. ICRAF, Nairobi, Kenya
- Declercq S, Plenchette C and Strullu GD (1995) Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. *Plant and Soil* 176: 183–187
- Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S and Trouvelot A (1985) Evaluation of the infectivity and effectiveness of indigenous vesicular-arbuscular fungal populations in some agricultural soils in Burgundy. *Canadian Journal of Botany* 63: 1521–1524
- Guissou T, Bâ AM and Guinko S (1996) Effect of arbuscular mycorrhizal colonization on drought tolerance of four sahelian woody fruit trees. In: Timothy MS and Thomas B (eds) *Abstract presented at the 2nd International Conference on Mycorrhiza (ICOM 2)*, pp 56–57. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Guissou T, Bâ AM, Ouadha JM, Guinko S and Duponnois R (1988a) Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus deficient soil. *Biology and Fertility of Soils* 26: 194–198
- Guissou T, Bâ AM, Guinko S, Duponnois R and Plenchette C (1998b) Influence des phosphates naturels et des mycorrhizes à vésicules et à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol à pH alcalin. *Annales des Sciences Forestières* 55: 925–931
- Habte M and Manajunath A (1991). Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1: 3–12

- Habe M and Byappandahalli MN (1994) Dependency of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 4: 241–245
- Hetrick BAD, Wilson GWT and Cox TS (1992) Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, landraces, and ancestors. *Canadian Journal of Botany* 70: 2032–2040
- John MK (1970) Colorimetric determination in soil and plant material with ascorbic acid. *Soil Science* 68: 171–177
- Kormanik PP and McGraw AC (1982) Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: Schenck NC (ed): *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, pp 37–45. The American Phytopathological Society, Saint-Paul
- Nair PKR (1998) Directions in tropical agroforestry research: past, present, and future. *Agroforestry Systems* 38: 223–245
- Plenchette C, Fortin JA and Furlan V (1983) Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70: 199–209
- Ravnskov S and Jakobsen I (1995) Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant. *New Phytologist* 129: 611–618
- Schweiger PF, Robson AD and Barrow NJ (1995) Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist* 131: 247–254
- Schweiger PF, Thingstrup I and Jakobsen I (1999) Comparison of two test systems for measuring plant phosphorus uptake via arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 8: 207–213
- Smith SE and Read DJ (1997) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, second edition, 605 pp
- Thomson BD, Grove TS, Malajczuk N and Hardy GESJ (1994) The effectiveness of ectomycorrhizal fungi in increasing the growth of *Eucalyptus globulus* Labill. in relation to root colonization and hyphal development in soil. *New Phytologist* 126: 517–524

ANNEXE IV

Effet du phosphate naturel sur de jeunes *Acacia albida* Del. en présence ou non de mycorhizes

Les parcs à *Faidherbia*, CIRAD-Forêts 12 (1996) : 237-244

EFFET DU PHOSPHATE NATUREL SUR DE JEUNES *ACACIA ALBIDA* EN PRÉSENCE OU NON DE MYCORHIZES

par Amadou BÂ, microbiologiste, IRBET
Marcel BAZIÉ, microbiologiste, IRBET
et Tiby GUISSOU, microbiologiste, IRBET



Jeunes agriculteurs dans une parcelle où *Acacia albida* est associé à du coton.

En zone semi-aride, la faible disponibilité du phosphore dans la solution du sol limite considérablement la nutrition phosphatée chez de nombreuses légumineuses (MOSSE, 1981). L'élément phosphore participe à la formation des nodules et fournit l'énergie nécessaire à la fixation biologique de l'azote (WAIDYANATHA *et al.*, 1979 ; ISLAM *et al.*, 1980). Pour s'approvisionner en cet élément peu mobile dans le sol, les plantes mycorhizées grâce à un réseau extramatriciel d'hyphes explorent un volume de sol supérieur à celui réalisé par le même végétal non mycorhizé (PLENCHETTE, 1991). Ceci se traduit par une stimulation de la biomasse (DIANDA, 1991 ; DUCOUSSO, COLONNA, 1992 ; OSONUDI *et al.*, 1992) et une meilleure alimentation phosphatée et azotée des acacias cultivés dans des sols pauvres en éléments minéraux (DIEM, CORNET, 1982 ; COLONNA *et al.*, 1991 ; OSONUDI *et al.*, 1992). De même les mycorhizes augmentent les prélèvements de phosphate lorsque l'on a recours à des engrais solubles ou peu solubles (phosphates naturels) pour corriger la carence en phosphore assimilable (DIEM, CORNET, 1982 ; MANJUNATH *et al.*, 1989 ; ANTUNES, CARDOSO, 1991 ; COLONNA *et al.*, 1991 ; HABTE, MANJUNATH, 1991).

Tous comptes faits, les engrais phosphatés solubles sont peu accessibles dans les pays en développement en raison de leur coût élevé (NYE, KIRK, 1987). Dans le contexte du Burkina Faso on peut envisager l'utilisation du phosphate naturel tricalcique comme alternative aux engrais phosphatés solubles ou comme complément, car les réserves disponibles sont estimées à plus de 10^8 tonnes (TRUONG *et al.*, 1977). Cependant divers travaux montrent que cette forme de phosphate est peu accessible aux plantes sans mycorhizes (GRAHAM, TIMMER, 1985 ; BOLAN, 1991). Nous nous proposons de vérifier cette hypothèse chez la légumineuse *Acacia albida* inoculée ou non avec un champignon endomycorhizien *Glomus aggregatum* et cultivée sur un sol amendé avec du phosphate naturel tricalcique de Kodjari.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette expérience a été réalisée avec un sol à pH proche de la neutralité et pauvre en phosphore assimilable (tableau I). Le sol a été désinfecté à l'autoclave (1 h à 120 °C) pour éliminer la microflore native.

Le phosphate naturel tricalcique est originaire du gisement de Kodjari dans la province de la Tapoa (Burkina Faso). Il est utilisé sous sa forme pulvérulente ou Burkina Phosphate (BP à 12 % de P ; 90 % de broyat de diamètre inférieur à 90 µm). Le BP actuellement commercialisé présente une solubilité de 0,03 % dans de l'eau (tableau II). Il a été mélangé au sol à deux doses différentes : 2,5 et 5,0 g de P/kg de sol ; dans le témoin il n'y a pas d'apport de P. Le mélange a été distribué dans des sachets en polyéthylène de 1,2 litre.

L'inoculation a consisté à enfouir dans les dix premiers centimètres du sol 0,9 g en poids frais de racines de sorgho colonisées avec *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske. Ce champignon a été isolé dans un sol prélevé sous *Acacia mangium* (GUISOU, 1994).

Des graines d'*Acacia albida* Del. (provenance Kokologo 03, lot 1020 fourni par le Centre National des Semences Forestières du Burkina Faso) ont été traitées pendant 30 mm avec de l'acide sulfurique à 95 %, rincées à l'eau distillée stérile, trempées une nuit dans l'eau de rinçage et mises à germer sur du coton hydrophile stérile pendant trois jours à 30 °C. Les graines prégermées sont repiquées à raison de deux graines

par sachet. Au bout d'une semaine une seule plantule est conservée.

Les traitements étudiés pour chaque dose de BP comprennent des témoins non inoculés et des acacias inoculés avec *Glomus aggregatum*. Tous les traitements non inoculés ont reçu 0,9 g en poids frais de racines de sorgho autoclavées et 2 ml d'eau de lavage de l'inoculum filtrée sur du papier « Whatman n° 1 ».

Le dispositif expérimental de cet essai est de type factoriel ($3^1 \times 2^1$) \times 11 répétitions en randomisation totale. L'essai a été conduit pendant dix semaines (d'août à novembre 1994) dans un abri à température et à la lumière du jour. Des variables de croissance (hauteur de la tige, poids sec des tiges et racines, rapport racine/tige et biomasse totale) ont été mesurées. L'azote total a été déterminé par la méthode de Kjeldahl et le phosphore total par colorimétrie au bleu de molybdène (MURPHY, RILEY, 1962). Le taux de mycorhization a été évalué par la méthode de Giovannetti et Mosse (1980). Nous avons également calculé pour chaque dose de phosphate naturel la variation de croissance due à la mycorhization ((poids sec des plants inoculés - poids sec des plants non inoculés/poids sec des plants non inoculés) \times 100) et la dépendance mycorhizienne ((poids sec des plants inoculés - poids sec des plants non inoculés/poids sec des plants inoculés) \times 100) des plants d'*Acacia albida* (PLENCHETTE *et al.*, 1983 ; HETRICK, WILSON, 1992). Les données ont été traitées avec le logiciel stat-I.T.C.F. (I.T.C.F., 1991).

TABLEAU I
Quelques caractéristiques physico-chimiques du sol de Dindéresso

| Argiles < 2 µm (%) | Liments totaux (%) | Sables totaux (%) | Carbone total (%) | Matière organique (%) | N total (%) | C/N | P total (ppm) | P assimilable (ppm) Bray-1 | pH H ₂ O | pH KCl |
|--------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|-------------|-----|---------------|----------------------------|---------------------|--------|
| 6,75 | 6,58 | 86,67 | 0,36 | 0,62 | 0,05 | 7 | 98 | 2,3 | 7,34 | 6,15 |

TABLEAU II
Composition physico-chimique du phosphate naturel de Kodjari
(Office Fédéral de Géosciences et des Ressources Minérales, Hannover, Allemagne)

| | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|------------------------------|--|--|-----------------|-----------------|------------------|-------------------------------|------------------------------|--|-----------------------------|
| SiO ₂ (%) 23,47 | TiO ₂ (%) 0,20 | Al ₂ O ₃ (%) 4,23 | Fe ₂ O ₃ (%) 2,98 | MnO (%) 0,05 | MgO (%) 0,18 | CaO (%) 34,39 | Na ₂ O (%) 0,19 | K ₂ O (%) 0,53 | P ₂ O ₅ (%) 27,59 | SO ₃ (%) 0,06 |
| F (%) 2,64 | CO ₂ (%) 1,94 | Cd (ppm) 2,80 | Hg (ppb) 51 | As (ppm) 8,4 | Cu (ppm) 10 | Mo (ppm) 4 | Zn (ppm) 12 | Co (ppm) 11 | Apatite (%) 62 | Quartz (%) 20 |

RÉSULTATS

L'analyse statistique montre une interaction non significative entre les deux facteurs fertilisation et inoculation quand on considère le poids sec des racines, le taux de colonisation, la concentration et la teneur totale en azote de la tige d'*Acacia albida*. Etant donné que les interactions ne sont pas significatives, nous discuterons uniquement des effets principaux des deux facteurs en ce qui concerne ces

variables (tableau III). Cependant une interaction significative a été observée entre ces deux facteurs pour toutes les autres variables. Dans ce cas nous discuterons uniquement de la composante de l'interaction (tableau IV).

Le tableau III présente les variables pour lesquelles nous avons observé des effets propres aux deux fac-

TABLEAU III
Taux de colonisation, poids sec des racines, concentration et teneur totale en azote des tiges d'*Acacia albida* des six combinaisons « fertilisation x inoculation » cultivées sur un sol de Dindéresso

| | Taux de colonisation ** (%) | Racine (g) | Azote (%) | Azote total * (mg/plant) |
|-----------------------------------|-----------------------------|------------|-----------|--------------------------|
| Effet principal « fertilisation » | | | | |
| P 0 | 33,87 a | 0,58 a | 2,17 a | 8,10 b |
| P 2,5 | 25,16 a | 0,50 a | 2,21 a | 8,38 b |
| P 5 | 21,19 a | 0,57 a | 2,26 a | 9,59 a |
| Effet principal « inoculation » | | | | |
| avec <i>Glomus</i> | 46,73 a | 0,53 a | 2,02 b | 10,42 a |
| sans <i>Glomus</i> | 6,75 b | 0,59 a | 2,41 a | 6,96 b |

Chaque valeur représente la moyenne de 22 répétitions.

Les valeurs * et ** ont été transformées respectivement avec les fonctions Log et $\sqrt{\quad}$.

Les valeurs ayant une même lettre en commun ne sont pas différentes significativement selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %.

P 5 = 5 g de P/kg de sol ; P 2,5 = 2,5 g de P/kg de sol ; P 0 = sans apport de P.

TABLEAU IV
Effets de différentes doses de BP sur la croissance et la nutrition phosphatée d'*Acacia albida* en présence ou non de mycorhizes

| Traitement | Hauteur (cm) | Tige (g) | Racine/Tige | Concentration en phosphore de la tige * | Phosphore total de la tige * (mg/plant) | Biomasse totale (g) | Variation de croissance (%) | Dépendance mycorhizienne (%) |
|------------|--------------|----------|-------------|---|---|---------------------|-----------------------------|------------------------------|
| P 0 | 22,64 c | 0,24 c | 2,33 a | 0,13 e | 0,31 e | 0,75 d | — | — |
| P 0 + G | 39,26 a | 0,55 a | 1,04 c | 0,27 b | 1,50 b | 1,20 a | 60 (129) | 37 (56) |
| P 2,5 | 24,71 c | 0,29 bc | 1,79 b | 0,17 d | 0,49 d | 0,79 cd | — | — |
| P 2,5 + G | 43,43 a | 0,53 a | 1,01 c | 0,43 a | 2,29 a | 1,04 ab | 32 (83) | 24 (45) |
| P 5 | 28,34 b | 0,35 b | 1,71 b | 0,21 c | 0,72 c | 0,94 bc | — | — |
| P 5 + G | 39,55 a | 0,51 a | 1,17 c | 0,38 a | 1,97 ab | 1,06 ab | 13 (46) | 11 (31) |
| CV % | 12,6 | 22,8 | 31,8 | 17,9 | 35,3 | 20,0 | — | — |

Chaque valeur représente la moyenne de 11 répétitions.

Les valeurs * ont été transformées avec la fonction Log.

Les valeurs entre parenthèses ont été déterminées sur la base du poids sec des tiges.

Les valeurs ayant une même lettre en commun ne sont pas différentes significativement selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %.

G = *Glomus* ; P 5 = 5 g de P/kg de sol ; P 2,5 = 2,5 g de P/kg de sol ; P 0 = sans apport de P.

teurs. Les résultats permettent de faire ressortir les points suivants :

- Des contaminations ont été relativement peu fréquentes sur les racines d'*Acacia albida* non inoculés. En effet, le taux de mycorhization passe de 6,75 sur les plants non inoculés à 48,73 sur les plants inoculés avec *Glomus aggregatum*, soit en moyenne une multiplication par un facteur de 6,9.
- L'application du BP ou l'inoculation avec *Glomus aggregatum* n'ont pas d'influence sur le développement du système racinaire d'*Acacia albida*.
- La réponse d'*Acacia albida* à l'infection mycorhizienne avec *Glomus aggregatum* n'est pas significativement affectée aux doses P 2,5 et P 5.
- La concentration en azote (exprimée en %) des plants d'*Acacia albida* inoculés est nettement inférieure à celle des plants non inoculés. Cet effet est inversé lorsque l'on considère la teneur totale en azote (exprimée en mg/plant). Il s'agit là probablement d'un effet de dilution.

Les effets interactifs entre la fertilisation et l'inoculation sont regroupés dans le tableau IV qui fait ressortir les observations suivantes :

- Chez les acacias non inoculés, la croissance en hauteur et le poids sec des parties aériennes sont significativement augmentées à la dose de P 5.
- La croissance en hauteur et le poids sec des parties aériennes sont stimulés chez les acacias inoculés comparés aux acacias non inoculés.
- Le rapport racine/tige est voisin de 1 chez les acacias inoculés. Il est significativement supérieur à 1 chez les acacias non inoculés.



Un parc à *Acacia albida* en saison sèche après la récolte du sorgho.

- Chez les acacias inoculés, la concentration et la teneur totale en phosphore dans les tissus caulinaires sont significativement plus élevées en présence de BP. De même chez les acacias non inoculés, ces deux variables sont stimulées en présence de BP. Cependant aux doses P 0, P 2,5 et P 5 de BP, la mycorhization augmente la teneur en phosphore total de la tige d'un facteur multiplicateur respectivement de 4,8, 4,6 et 2,7 par rapport aux acacias non inoculés.

DISCUSSION

- Les mycorhizes permettent aux acacias de mieux utiliser le phosphore du sol et le phosphate naturel

Nos résultats indiquent que des acacias inoculés (P 0 + G) utilisent mieux le phosphore assimilable du sol que des témoins non inoculés (P 0), ce qui se traduit par une stimulation de la croissance de 60 % grâce à la mycorhization (tableau IV). La concentration et la teneur totale en phosphore de la tige des acacias inoculés (P 0 + G) sont augmentées d'un facteur multiplicateur respectivement de 2,07 et de 4,8 par rapport aux

témoins non inoculés (P 0). La mycorhization d'*Acacia albida* favorise non seulement la nutrition phosphatée mais aussi permet une meilleure alimentation en azote (tableau III). L'effet fertilisation est significatif sur la teneur totale en azote de la tige chez les plants inoculés (tableau III). Ces résultats sont comparables à ceux obtenus sur *Acacia albida* par OSONUBI *et al.* (1992). De plus, d'un point de vue pratique, la stimulation de la croissance en hauteur des plants mycorhizés pourrait éventuellement raccourcir la durée de maintien des acacias en pépinière.



Jeune plantation d'*Acacia albida*.

Il ressort également de notre étude que, quelle que soit la dose apportée, le phosphate a un effet positif plus marqué sur la nutrition phosphatée des plants d'*Acacia albida* non inoculés. Ce résultat suggère que les plants d'*Acacia albida* non inoculés sont capables d'utiliser directement le BP. Cependant, l'utilisation de ce BP est plus efficace chez les acacias inoculés (tableau IV). Avec le BP, la nutrition phosphatée des acacias inoculés est meilleure que celle des acacias cultivés en l'absence de *Glomus aggregatum*. De plus, la capacité des acacias inoculés à utiliser efficacement le BP semble avoir atteint un maximum à la dose P 2,5. Chez les acacias non inoculés, lorsqu'on augmente la dose de P 0 à P 2,5, la concentration et la teneur totale

en phosphore de la tige sont améliorées respectivement de 23,5 % et 36,7 %. Ces deux variables augmentent à peu près dans les mêmes proportions chez les acacias inoculés lorsqu'on compare les traitements P 0 + G et P 2,5 + G. Nos résultats sont comparables à ceux obtenus par de nombreux travaux sur les phosphates naturels (IKRAM *et al.*, 1987 ; ANTUNES, CARDOSO, 1991 ; OSUNDE *et al.*, 1992 ; ISHAC *et al.*, 1994).

• Des résultats comparables ont été trouvés sur *leucaena*

MANJUNATH *et al.* (1989) ont utilisé un phosphate naturel (16 % de P) à des doses comparables chez *Leucaena leucocephala* associée à *Glomus aggregatum*. Ils ont observé une meilleure alimentation en phosphore et une stimulation de la croissance de cette espèce consécutives à une augmentation du taux de mycorhization observée aux plus fortes doses de phosphate naturel. Ces auteurs suggèrent que la teneur en P dans la solution du sol et/ou dans les racines de *Leucaena leucocephala* est trop faible pour inhiber la mycorhization.

La variation de croissance des plants d'*Acacia albida* est de 13 % à 60 % selon la dose de BP (tableau IV). Comme le poids sec des racines est constant, la croissance rapportée au poids sec des tiges varie de 46 % à 129 % (tableau IV). Quoi qu'il en soit, elle semble d'autant moins importante que l'apport en phosphate naturel est plus élevé dans le sol. Nos résultats s'accordent également avec des travaux qui indiquent qu'*Acacia albida* est, selon la classification proposée par HABTE et MANJUNATH (1991), une espèce moyennement à hautement dépendante des mycorhizes suivant les conditions expérimentales (DIANDA, 1991 ; DUCOUSSO, COLONNA, 1992 ; OSONUDI *et al.*, 1992). De plus, les plants d'*Acacia albida* semblent moins dépendants des mycorhizes du fait de l'augmentation de la dose en BP.

CONCLUSION

Il apparaît clairement que les plants d'*Acacia albida* associés à *Glomus aggregatum* s'alimentent plus efficacement en phosphore à partir du phosphate naturel que les acacias non inoculés. On peut envisager l'utilisation du phosphate en pépinière pour corriger la carence en P de la plupart des sols du Burkina Faso et en particulier pour améliorer le faible potentiel fixateur d'azote d'une espèce comme *Acacia albida* (SANGINGA *et al.*, 1990).

Dans les pépinières, le substrat de culture couramment utilisé est constitué d'un mélange non désinfecté

de sable, de sol humifère et de compost. Ce substrat de culture ne tient pas compte des besoins en nutriments d'*Acacia albida* et peut renfermer des pathogènes ou des antagonistes de micro-organismes symbiotiques. Des essais préalables sont indispensables pour déterminer le substrat approprié et pour connaître les meilleures formules de fertilisation minérale (N, P, oligo-éléments), leurs coûts et éventuellement le meilleur compromis pour ne pas inhiber l'établissement des symbioses. Cependant, les phosphates naturels, engrais à action progressive sur plusieurs années, sont aussi efficaces et moins coûteux que les

superphosphates. A des doses appropriées, ils n'ont pas d'effets négatifs sur l'établissement des symbioses. La stérilisation des sols de pépinière, qui élimine en partie ou totalement la microflore native, nécessite la réintroduction par inoculation des micro-organismes symbiotiques. La mise en évidence d'une interaction significative entre des provenances d'*Acacia albida* et des souches de *Bradyrhizobium* suggèrent que les deux partenaires pourraient être sélectionnés simultanément pour améliorer la fixation d'azote. Nous ne disposons pas de données sur le comportement de micro-organismes sélectionnés dans des substrats de culture non stérilisés. Malgré tout, l'inoculation n'est bénéfique que si les souches utilisées sont plus compétitives que les souches pré-existantes dans le sol. ■

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTUNES (V.), CARDOSO (E.J.B.N.), 1991. — Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant and Soil* 131 : 11-19.
- ASMAH (A. E.), 1995. — Effect of phosphorus source and rate of application on VAM fungal infection and growth of maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* 5 : 223-228.
- BILLAND (A.), DIALLO (O.B.), 1991. — Amélioration des ligneux soudano-sahéliens : stratégies et perspectives. Rapport d'activités 90-91. IRBET, Ouagadougou, Burkina Faso. 198 p.
- BOLAN (N.S.), 1991. — A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134 : 189-207.
- BONKOUNGOU (E.G.), OUEDRAOGO (S.), DIANDA (M.), BILLAND (A.), 1988. — *Acacia albida* Del. en agroforesterie : stratégie d'amélioration du matériel végétal. *Science et Technique* 18 (2) : 41-72.
- DIANDA (M.), 1991. — Comparaison des effets de champignons VA introduits et indigènes associés ou non à *Bradyrhizobium* sur la fixation d'azote et la croissance d'*Acacia albida*. In : *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Étude de l'Arbre, Paris, France, p. 263-269.
- DIANDA (M.), BA (A.M.), DUPUY (N.), DREYFUS (B.), 1993. — Comparaison de la fixation d'azote chez plusieurs provenances d'*Acacia albida*. *Bois et Forêts des Tropiques* 238 : 30-31.
- DUCOUSSO (M.), COLONNA (J.P.), 1992. — Endomycorrhiza infection in young *Faidherbia albida* : influence on growth and development. In : *Faidherbia albida* in the West African semi-arid tropics, Proceedings of a workshop (Ed. VAN DEN BELDT R.J.), ICRISAT, 22-26 April, Niamey, Niger, p. 151-156.
- GIOVANNETTI (M.), MOSSE (B.), 1980. — An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84 : 489-500.
- GRAHAM (J.H.), TIMMER (L.W.), 1985. — Rock phosphate as a source of phosphorus for vesicular-arbuscular mycorrhizal development and growth of citrus in a soilless medium. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110, 4 : 489-492.
- GRAHAM (J.H.), EISSENSTAT (D.M.), DROUILLARD (D.L.), 1991. — On the relationship between a plant's mycorrhizal dependency and rate of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization. *Funct. Ecol.* 5 : 773-779.
- GUISSOU (T.), 1994. — Amélioration de la fixation d'azote chez deux acacias australiens : *Acacia holosericea* et *Acacia mangium*. Mise en évidence d'une diversité de Glomales dans des sols du Burkina Faso. Mémoire de fin d'études d'ingénieur des eaux et forêts. IDR Université de Ouagadougou, 49 p.
- HABTE (M.), MANJUNATH (A.), 1991. — Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1 : 3-12.
- HETRICK (B.A.D.), WILSON (G.W.T.), 1992. — Mycorrhizal dependency of modern wheat varieties, landraces and ancestors. *Can. J. Bot.* 70 : 2032-2040.
- IKRAM (A.), MAHMUD (A.W.), NAPI (D.), 1987. — Effects of P-fertilization and inoculation by two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nodulation of *Calopogonium caeruleum*. *Plant and Soil* 104, 195-207.
- ISHAC (Y.Z.), ANGLE (J.S.), EL-BOROLLOS (M.E.), EL-DEMERDASH (M.E.), MOSTAFA (M.I.), FARES (C.N.), 1994. — Growth of *Vicia faba* as affected by inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* in two soils. *Biol. Fertil. Soils* 17 : 27-31.
- ISLAM (R.), AYANABA (A.), SANDERS (F.E.), 1980. — Response of cowpea (*Vigna unguiculata*) to inoculation with VA-mycorrhizal fungi and to rock phosphate fertilization in some unsterilized Nigerian soils. *Plant and Soil* 54 : 107-117.
- I.T.C.F., 1991. — Stat-ITCF-Manuel d'utilisation. Edition ITCF.
- MANJUNATH (A.), HUE (N.V.), HABTE (M.), 1989. — Response of *Leuceana leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an Oxisol. *Plant and Soil* 114 : 127-133.
- MOSSE (B.), 1981. — Vesicular-arbuscular mycorrhiza research for tropical agriculture. University of Hawaii, Research Bulletin 194 : 1-82.
- MURPHY (J.), RILEY (J.P.), 1962. — A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal.Chim.Acta* 27 : 31-35.
- NYE (P.H.), KIRK (G.J.D.), 1987. — The mechanism of rock phosphate solubilization in the rhizosphere. *Plant and Soil* 100 : 127-134.
- OSONUDI (O.), BAKARE (O.N.), MULONGOY (K.), 1992. — Interaction between drought stress and vesicular-arbuscular mycorrhiza on the growth of *Faidherbia albida* (syn. *Acacia albida*) and *Acacia nilotica* in sterile and non-sterile soils. *Biol.Fertil.Soiils* 14 : 59-165.
- OSUNDE (A.O.), ZAPATA (F.), SANGINGA (N.), 1992. — Agronomic evaluation of a rock phosphate as a source for *Leuceana leucocephala* grown on an ultisol. In : *Biological Nitrogen Fixation and Sustainability of Tropical Agriculture* (Eds. Mulongoy, K., Gueye, M. and Spencer, D.S.C.), Proceedings of the Fourth International Conference of the AABNF held at IITA, Ibadan, Nigeria, 133-139.

LES PARCS À FAIDHERBIA

- PLENCHETTE (C.), FORTIN (J.A.), FURLAN (V.), 1983. - Growth responses to several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70 : 199-209.
- PLENCHETTE (C.), 1991. — Utilisation des mycorhizes en agriculture et horticulture. In : *Les Mycorhizes des Arbres et Plantes Cultivés*. Ed. Technique et Documentation-Lavoisier, p. 132-177.
- SANGINGA (N.), DANSO (S.K.A.), ZAPATA (F.), BOWEN (G.D.), 1990. — Influence of reference trees on N₂-fixation estimates in *Leuceana leucocephala* and *Acacia albida* using ¹⁵N-labelling techniques. *Biol.Fertil.Soils* 9 : 341-346.
- TRUONG (B.), PICHOT (J.), BEUNARD (P.), 1977. — Caractérisation et comparaison des phosphates naturels tricalciques d'Afrique de l'Ouest en vue de leur utilisation directe en agriculture. *Agronomie Tropicale* 33, 2 : 136-145.
- WAIDYANATHA (U.P.) de S., YOGARATNAM (N.), ARIYARATNE (W.A.), 1979. — Mycorrhizal infection on growth and nitrogen fixation of *Pueraria* and *Stylosanthes* and uptake of phosphorus from two rock phosphates. *New Phytol.* 82 : 147-152.

A. BÂ, M. BAZIE, T. GUISSOU
Laboratoire de Microbiologie Forestière
Institut de Recherche en Biologie
et Ecologie Tropicale
BP 7047
Ouagadougou 03 (Burkina Faso)

Credit photos : C. TRIBOULET, R. PELTIER.

RÉSUMÉ

L'influence des mycorhizes à vésicules et à arbuscules sur l'assimilation du phosphate naturel tricalcique de Kodjari (Burkina Faso) a été étudiée chez *Acacia albida* Del., arbre à usages multiples des systèmes agroforestiers traditionnels de la zone soudano-sahélienne. Des acacias sont inoculés ou non avec un champignon endomycorhizien *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske et cultivés sur un sol contenant 2,3 ppm de P assimilable auquel on apporte trois doses de phosphate naturel tricalcique de Kodjari ou Burkina Phosphate (BP à 12 % de P) : 0,0, 2,5 et 5,0 g de P/kg de sol. Les acacias non inoculés sont capables d'utiliser directement le BP. Cependant, l'utilisation du BP est plus efficace chez les acacias inoculés. La hauteur, le poids sec, la quantité de phosphore (% et mg/plant) et d'azote (mg/plant) de la tige sont significativement augmentés chez les acacias inoculés. Par contre,

l'inoculation n'a pas d'influence sur le poids sec des racines et le rapport racine/tige est significativement supérieur chez les plants non inoculés comparativement aux plants inoculés. Le BP n'a pas d'effets sur le taux de mycorrhization des acacias inoculés qui présentent une croissance tout à fait comparable. Cependant, le BP augmente la concentration et la teneur totale en phosphore de la tige des acacias inoculés en particulier lorsqu'il est apporté à la dose de 2,5 g de P/kg de sol. Ces résultats suggèrent que les plants d'*Acacia albida*, associés au champignon *Glomus aggregatum*, s'alimentent mieux en phosphore libéré du BP que les acacias non inoculés.

Mots-clés : Mycorhize. Fixation de l'azote. Inoculation. Croissance. Phosphore. Phosphate. *Faidherbia albida*. Transport des substances nutritives. Burkina Faso.

ABSTRACT

The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the assimilation of natural tricalcic rock phosphate from Kodjari (Burkina Faso) has been examined in *Acacia albida* Del., a multi-purpose tree in traditional agroforestry systems in the Sudano-Sahelian zone. Acacias are inoculated or otherwise with an endomycorrhizal fungus, *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske, and grown in soil containing 2.3 ppm of assimilable P, to which are added three doses of natural tricalcic Kodjari phosphate, or Burkina Phosphate (BP at 12 % of P) : 0.0, 2.5 and 5.0 g of P/kg of soil. The non-inoculated acacias can make direct use of the BP. However, the use of BP is more effective in inoculated acacias. The height, dry weight, and amount of phosphorus (% and mg/sapling) and nitrogen (mg/sapling) in the stem are significantly increased in inoculated acacias. On the other hand, inoculation has no effect on the

dry weight of the roots and the root/stem ratio is considerably higher in non-inoculated saplings, as compared with inoculated specimens. The BP has no effect on the mycorrhization rate of inoculated acacias, which show an altogether comparable growth rate. The BP nevertheless does increase the concentration and overall content of phosphorus in the stems of inoculated acacias, particularly when it is added at the dose of 2.5 g of P/kg of soil. These findings suggest that *A. albida* saplings, associated with the fungus *G. aggregatum*, are better nourished by the phosphorus released from the BP than non-inoculated acacias.

Key words : Mycorrhiza. Nitrogen fixation. Inoculation. Growth. Phosphorus. Phosphates. *Faidherbia albida*. Nutrient transport. Burkina Faso

ANNEXE V

Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. seedlings in an alkaline sandy soil

Titre en Français :

Effets du phosphate naturel et des mycorhizes à vésicules et à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de jeunes plants de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. dans un sol sableux et alcalin

Agroforestry Systems **34** (1996) : 129-137

Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil

A. M. BÂ* and T. GUISSOU

Laboratoire de Microbiologie Forestière, Institut de Recherche en Biologie et Ecologie Tropicale (IRBET), Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique (CNRST), BP. 7047, 03 Ouagadougou, Burkina Faso; *Present address: ISRA/URA-Forêt, BP. 2312, route de Hann, Dakar, Sénégal

Key words: *Glomus aggregatum*, *Glomus manihotis*, Kodjari rock phosphate, nutrient uptake efficiency, VAM plants

Abstract. Response of *Faidherbia albida* (Del.) to five levels of Kodjari rock phosphate (KRP) application (0, 310, 620, 1240 and 2480 ppm P, equivalent to 0, 775, 1550, 3100 and 6200 kg P/ha) and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (VAMF) *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck or *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske was evaluated in an alkaline sandy soil. The *F. albida* seedlings grew poorly without mycorrhizal colonization and without KRP applications. For non-VAM *Faidherbia*, the maximum growth response and both P and N uptake in shoots was achieved with the 620 ppm P. However, even without KRP application, VAM plants achieved better results in terms of biomass. VAM plants with *G. manihotis* and *G. aggregatum* improved plant growth and increased nutrient contents at any KRP application rate. Although mycorrhizal colonization was comparable at all levels of KRP application, the impact of nutrient content of the shoot varied. Finally, VAM plants did not accumulate more biomass than non-VAM plants at 620 ppm P and above. Growth response and mycorrhizal dependency decreased as KRP applied levels increased. These results suggest that VAM *Faidherbia* seedlings take up more P from soil and KRP than non-VAM.

Introduction

Phosphorus deficiency in soils in tropical areas is one of the limiting factors for the establishment of tree plantations and agriculture crops (Sanchez, 1995). Organic sources and phosphorus fertilizers can be applied to increase the phosphorus content of soils depleted of this element. However, the proportion of phosphorus in organic matter recycled back to the soil is low and soluble phosphorus fertilizers are too expensive for agriculture in developing countries (Nye and Kirk, 1987). When indigenous rock phosphate is readily available, it is obviously very important to know under which conditions it may be profitable as an alternative source of phosphorus either to replace or complement these conventional sources.

Investigations with indigenous rock phosphates, originating from the semi-arid zone of West Africa, have mainly centered on their agronomic potential (Truong et al., 1977; Juo and Kang, 1979; Krishna and Lee, 1987; Easterwood et al., 1989). The application of rock phosphate originating from other regions

(e.g. Morocco, Tunisia) is also well documented in these areas (Juo and Kang, 1979; Islam et al., 1980; Asmah, 1995). However, the fertilizer effectiveness of rock phosphate depends on factors relating to rock phosphate itself (minerology, chemical reactivity and rate of application), soil factors (pH acid, phosphate and calcium status) and the mycorrhizal status of plants. Plants inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (VAMF) utilize more soluble phosphorus from rock phosphate than non-VAM plants (Manjunath et al., 1989; Antunes and Cardoso, 1991). The simplest explanation is that mycorrhizas develop an extramatrical mycelium which increases the root P-absorbing sites, as suggested by Bolan (1991).

Little is known about the efficiency of the direct application of indigenous rock phosphates on tree growth (Kabré, 1982). A possible long-term solubilization of rock phosphates could favor their utilization as low external inputs for forestry and agroforestry systems in semi-arid zones. However, the alkaline soils are often encountered in the *Faidherbia albida* parklands of the Soudano-Sahelian zone (Olivier et al., 1996). This could be detrimental to the solubilization of rock phosphate (Robinson and Syers, 1990). With the hope of utilizing Kodjari rock phosphate (originating from Burkina Faso) as a source of P in these areas, the objective of this paper is to evaluate, in nursery conditions, its fertilizer efficiency on VAM *F. albida* seedlings with *Glomus aggregatum* or *Glomus manihotis* in an alkaline sandy soil.

Materials and methods

The soil used in this study was a sandy top soil (0–20 cm) collected in a stand of *Azelia africana* Sm. at Dinderesso in the South Sudanese zone of Burkina Faso. The chemical and physical characteristics of the soil were determined with 6% clay, 6% silt, 86% sand, 0.6% of organic matter, 0.3% total C, 0.05% total N, 7 C/N ratio, 98 ppm total P, 2 ppm P-Bray 1, pH (1:2 H₂O) of 7.4 and pH (1:2 KCl) of 6.6. The soil was mixed, passed through a 2 mm sieve and autoclaved (for 1 h at 120 °C) to eliminate indigenous VAMF. Kodjari rock phosphate or KRP (90% passing through a 90 µm sieve and containing 12% P of which 0.03% is water-soluble) was added at five rates: 0 (KRP0), 310 (KRP1), 620 (KRP2), 1240 (KRP3) and 2480 (KRP4) ppm P, equivalent to 0 (KRP0), 775 (KRP1), 1550 (KRP2), 3100 (KRP3) and 6200 (KRP4) kg P/ha. All replicates of the same treatment were bulked together and mixed before plastic bags were filled with 2.1 kg of air-dry soil. There was no leaching from the plastic bags.

Spores of *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske (isolate IR 10) and *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck (isolate IR 15) were separately multiplied in pot culture on maize for 4 months (Bâ et al., 1996). A crude inoculum (15 g) of *G. aggregatum* (Ga) or *G. manihotis* (Gm) that consisted of sand, spores, pieces of hyphae and infected maize root segments was placed 5–10 cm below the seeds during transplantation.

The uninoculated control received 15 g of autoclaved sand-root mixture and 2 ml of water extract of inoculum by filtration (whatman No 1 filter paper) as a control to establish the microflora associated with the inoculum in non-mycorrhizal treatments.

Seeds of *F. albida* (Del.) (provenance Kokologo, seed sample No 1020) provided by the Centre National des Semences Forestières of Burkina Faso) were surface sterilized by treating with 95% sulfuric acid for 15 min, before washing with sterile distilled water. Seeds were maintained for 12 h in sterile distilled water and were then aseptically germinated on hydrophile cotton. Two pregerminated seeds were planted into each plastic bag and later thinned to one seedling per plastic bag. Plants were screened from the rain under a glass roof (mean temperature 35 °C day and 25 °C night, relative humidity 16–89%, daylength approximately 12 h, maximum light intensity 196 W m⁻²) from 21 April, 1995 to 29 June, 1995. Plants were watered with tap water at near field capacity.

Plants were harvested after 2 months of growth. Shoot height, collar diameter, dry weight of shoots and roots (5 days at 70 °C), root/shoot ratio and total biomass were measured. The growth response to inoculation was calculated for each plant as follows: [(biomass of VAM plants – biomass of non-VAM plants/biomass of non-VAM plants) × 100]. Mycorrhizal dependency was also calculated as follows: [(biomass of VAM plants – biomass of non-VAM plants/biomass of VAM plants) × 100] (Plenchette et al., 1983).

Ground samples of shoot and leaf were digested in a nitric-perchloric acid mixture at 140 °C or in a sulfuric-salicylic acid mixture at 400 °C for total P and N, respectively. Total P and N contents were determined by the molybdate blue (Murphy and Riley, 1962) and sodium salicylate methods, respectively, using a Technicon autoanalyser (IFDC/ICRISAT, Niger).

For each plant, lateral roots were separated from the tap root and cut up into approximately 1 cm fragments which were well mixed. A sample of approximately 100 fragments was collected, placed on filter paper to remove excess water and weighed. The remainder of the root system also was treated in the same way. The dry weight of the total root system was estimated from the ratios of the fresh and dry weights of the remainder of the root system and the fresh weight of the sample. The sample was cleared for 1 h at 80 °C in 10% KOH followed by washing with tap water and staining with trypan blue in lactic acid, glycerin and distilled water. Then the fragments of lateral roots were selected and mounted on microscopic slides for the assessment of root colonization. The percentage of colonized root was determined by recording the presence or the absence of infection in each root fragment, and evaluated as the number of root fragments colonized divided by the total number of root fragments (Kormanik and McGraw, 1982).

The experiment consisted of five application rates of KRP in factorial combination with three VAM treatments: no VAM, VAM with *G. aggregatum* and VAM with *G. manihotis*. There were fifteen replications per treatment. The experimental unit consisted of one plastic bag with one seedling of *F.*

albida. The experiment was conducted using a completely randomized design. Data were statistically analysed by the procedure of Analysis of Variance and the mean values were compared using Newman-Keul's multiple range test (ITCF, 1991).

Results

As indicated in Table 1, rock phosphate applied at different concentrations did not modify the pH of the soil. However, the soil showed responses to rock phosphate applications by an increase in total P and Bray-1 P.

Control plants with or without KRP showed a lower mycorrhizal colonization than VAM plants either with Ga or Gm (Table 2), indicating little cross contamination. Mycorrhizal colonization with both endophytes on *Faidherbia* was not significantly affected by the application of KRP.

There were no significant differences in height and dry weight of shoot between VAM plants with Ga and Gm, regardless of KRP applications (Table 2). However, at each different rate of rock phosphate, the highest height and dry weight of shoots occurred with VAM plants with Ga or Gm, respectively, compared with non-inoculated controls. Height and dry weight of shoots of non-VAM *Faidherbia* were significantly increased by rock phosphate at rates of KRP2 and above, compared with KRP0.

VAM plants with both endophytes significantly increased collar diameter at the lower rock phosphate application rates of KRP0 and KRP1. However, collar diameter was not affected by the application of rock phosphate at rates of KRP2, KRP3 and KRP4 in the presence or absence of VAMF (Table 2).

No significant interaction ($\alpha = 5\%$) was found between VAMF and P rates on root dry weight of *Faidherbia* (Table 2). P rate, but not VAMF, affected ($\alpha = 5\%$) dry weight of roots. The KRP applications significantly increased root dry weight, in particular with KRP2 and KRP3. Root dry weights of non-VAM *Faidherbia* were higher than shoot dry weights, regardless of the rate of application of KRP. Nevertheless, root dry weights of VAM *Faidherbia* were comparable to shoot dry weights. As a consequence of these observations, the root/shoot ratio significantly increased in non-VAM *Faidherbia* for each application rate the rock phosphate compared to VAM plants.

Total plant biomass was greater for VAM plants than non-VAM plants only at rates of KRP0 and KRP1 (Table 2). However, this variable remained

Table 1. Total P, P-Bray 1 and pH in soil amended with five levels of Kodjari rock phosphate.

| | KRP0 | KRP1 | KRP2 | KRP3 | KRP4 |
|---------------------------|------|------|------|------|------|
| Total P (ppm) | 98 | 357 | 697 | 1601 | 3448 |
| P-Bray 1 (ppm) | 2 | 7 | 11 | 16 | 25 |
| pH (1:2 H ₂ O) | 7.4 | 7.4 | 7.4 | 7.3 | 7.3 |

Table 2. Interaction between VAMF and KRP applications on shoot height, collar diameter, VAM colonization, dry-matter yield, root/shoot ratio, P and N contents in shoots of *Faidherbia albida*.

| Rates of KPR and/or VAM fungi | Shoot height (cm) | Shoot dry weight (g) | Collar diameter (mm) | VAM colonization (%) | Root dry weight ⁽¹⁾ (g) | Total biomass (g) | Root/shoot ratio | P (%) | Total P (mg/plant) | N (%) | Total N (mg/plant) | Growth response (%) | Mycorrhizal dependency (%) |
|-------------------------------|-------------------|----------------------|----------------------|----------------------|------------------------------------|-------------------|------------------|---------|--------------------|--------|--------------------|---------------------|----------------------------|
| KRP0 | 18 f | 0.24 d | 1.6 b | 3 de | 0.5 c | 0.7 c | 1.9 a | 0.06 g | 0.14 g | 2.8 ab | 6.71 d | – | – |
| KRP0+Ga | 37 abc | 0.56 ab | 2.3 a | 89 a | – | 1.1 abc | 0.9 de | 0.15 e | 0.83de | 2.4 c | 13.42 ab | 57 | 36 |
| KRP0+Gm | 34 bc | 0.50 ab | 2.3 a | 83 ab | – | 1.0 abc | 1.0 cde | 0.15 e | 0.68 e | 2.0 e | 9.82 c | 43 | 30 |
| KRP1 | 22 cf | 0.28 d | 1.5 b | 2 de | 0.6 b | 0.8 de | 1.9 a | 0.06 g | 0.16g | 2.4 c | 6.83 d | – | – |
| KRP1+Ga | 37 abc | 0.57 a | 2.3 a | 84 ab | – | 1.2 abc | 1.1 cde | 0.17 de | 0.97 cd | 2.4 cd | 13.36 ab | 50 | 33 |
| KRP1+Gm | 36 abc | 0.56 a | 2.3 a | 83 ab | – | 1.2 abc | 1.1 cde | 0.20 cd | 1.05 bc | 2.0 e | 11.09 bc | 50 | 33 |
| KRP2 | 24 e | 0.39 c | 2.1 a | 1 e | 0.7 a | 1.1 abc | 1.2 a | 0.07 fg | 0.26 fg | 2.4 c | 9.20 c | – | – |
| KRP2+Ga | 36 abc | 0.61 a | 2.4 a | 79 ab | – | 1.3 a | 1.1 cde | 0.18 cd | 1.11 abc | 2.4 c | 14.76 a | 18 | 15 |
| KRP2+Gm | 37 abc | 0.52 ab | 2.3 a | 83 ab | – | 1.2 ab | 1.3 bc | 0.24 ab | 1.11 abc | 2.2 d | 11.37 ab | 9 | 8 |
| KRP3 | 31 d | 0.44 c | 2.3 a | 1 e | 0.6 a | 1.1 abc | 1.5 b | 0.09 f | 0.39 f | 2.3 cd | 10.19 c | – | – |
| KRP3+Ga | 36 abc | 0.54 ab | 2.2 a | 82 ab | – | 1.2 abc | 1.2 cd | 0.21 bc | 1.13 abc | 2.9 a | 15.73 a | 9 | 8 |
| KRP3+Gm | 40 a | 0.57 a | 2.3 a | 79 ab | – | 1.2 ab | 1.1 cde | 0.24 ab | 1.34 a | 2.4 cd | 13.56 ab | 9 | 8 |
| KRP4 | 28 d | 0.41 c | 2.2 a | 1 e | 0.5 bc | 0.9 cd | 1.3 bc | 0.10 f | 0.39 f | 2.7 b | 10.77 c | – | – |
| KRP4+Ga | 38 ab | 0.57 a | 2.3 a | 80 ab | – | 1.1 abc | 1.0 de | 0.19 cd | 1.06 bc | 2.8 ab | 15.63 a | 22 | 18 |
| KRP4+Gm | 40 a | 0.61 a | 2.4 a | 80 ab | – | 1.1 abc | 0.8 e | 0.20 cd | 1.20 ab | 2.2 cd | 13.45 ab | 22 | 18 |
| Main effect | | | | | | | | | | | | | |
| VAMF | ** | ** | ** | ** | ns | * | ** | ** | ** | ** | ** | – | – |
| F | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | – | – |
| Interaction | | | | | | | | | | | | | |
| VAMF × F | ** | ** | ** | ** | ns | * | ** | ** | ** | ** | ** | – | – |
| CV(%) | 16 | 21 | 13 | 16 | 22 | 19 | 21 | 20 | 24 | 8 | 20 | – | – |

Means within each column followed by different letters are significantly different at $P = 5\%$; ⁽¹⁾ Values within this column represented means calculated at each level of KRP; * $P = 5\%$, ** $P = 1\%$; ns = not significant. F = Fertilization; CV = coefficient of variation. For abbreviations, see 'Materials and methods'.

constant between VAM and non-VAM plants, with respect to other KRP additions.

The concentration and uptake of P in non-VAM plants significantly increased at application rates of KRP3 and KRP4, compared with control plants without fertilization and VAMF (Table 2). For each rate of KRP applied, the concentration and uptake of P in control plants were significantly lower than in VAM plants. At harvest, the concentration and uptake of P in treatment KRP0+Gm were significantly lower than all VAM plants with Gm and fertilized with rock phosphate. There were no significant differences in uptake of P between plants inoculated with both VAMF in all treatments. Depending on the VAMF, the concentration and uptake of P in plants increased with increasing concentrations of applied P levels as KRP. For example, the concentration and uptake of P in treatment KRP1+Gm were found to be much lower than in treatment KRP3+Gm. However, no significant differences were found between treatments KRP1 and above, when VAM plants with Ga.

The N concentrations in shoots of VAM plants relative to the controls were variable at all applied P levels of rock phosphate. VAM-induced depressions of N in shoots were presumably a consequence of increased plant growth diluting plant N concentrations. Total N in shoots of non-VAM plants varied little between treatments KRP0 and KRP1, but significantly increased at concentrations of KRP2 and above. However, no significant differences occurred between treatments KRP2, KRP3 and KRP4. N uptake in shoots of VAM plants was higher than the non-VAM treatments for both endophytes for all concentrations of applied P.

Discussion

KRP in pot experiments under acid-soil conditions, compared with other rock phosphates, was considered as a poor source of P for direct application in agronomic experiments (Truong et al., 1977; Easterwood et al., 1989). Nevertheless, a pot experiment conducted on pearl millet showed that the efficiency of KRP on plants growth and phosphorus contents also depend upon a selection of a suitable VAMF (Krishna and Lee, 1987). The variability in pot effectiveness of KRP, due to variations in experimental conditions, has made it difficult to extrapolate results. However, the dissolution of rock phosphate is known to be influenced by factors such as a strong acidity and low concentrations in P soils, and the chemical composition and particle size of rock phosphate itself. Nye and Kirk (1987) suggest that there is considerable scope for using rock phosphates on soils not usually thought suitable for it. In alkaline soils, seedlings of *Lavandula spica* inoculated with an endogenous fungi derived substantial benefit from the rock phosphate (Azcon et al., 1976). *Vicia faba* seedlings inoculated with VAMF improved their phosphorus uptake in presence of rock phosphate in clay loam soil at pH (H₂O) of 7.3 (Ishaq et al., 1994).

In this study, the improved shoot growth and nutrient contents of VAM plants over non-VAM plants, where KRP was added to the soil must have resulted from the extensive development of extramatricial mycelium of VAMF, which increased the accessibility to the plant of the soluble form of P. It is noteworthy that the relatively high P uptake at 0 added P with VAM plants and the relatively small increase in P uptake with added KRP by these plants suggest that a substantial portion of the enhanced P uptake with VAMF came from soil P. Nevertheless, the extractable P ranged from 2 to 25 ppm in the alkaline soil one week after the amendment with KRP and before the transplant of pregerminated seeds of *F. albida* (Table 1). In addition, our results are in agreement with some studies which support the ability of non-VAM plants to utilize P from rock phosphate efficiently (Islam, 1980), while other studies indicate that they do not (Azcon et al., 1976; Manjunath et al., 1989; Antunes and Cardoso, 1991). However, experiments, using ^{32}P , are necessary to establish directly if VAMF really take up some phosphate ions from KRP.

Both endophytes did not differ in their nutrient uptakes, except with KRP0 where total N in shoots was lower for *G. manihotis*-colonized plants. Nevertheless, VAM plants did not accumulate more biomass consistent with N and P uptake in the shoot tissue, whereas non-VAM plants did. In fact, Growth response and mycorrhizal dependency tended to decrease with increasing of KRP applications (Habte and Manjunath, 1991). The formula of Planchette revealed that *F. albida* depended on Gm and Ga to the extent of 30% and 36% in the soil solution at the P concentration of 2 ppm, respectively. However, growth response and mycorrhizal dependency dropped to less than 22% if the soil was amended to the concentrations above of KRP2. The absence of significant differences in dry weight of shoots in VAM plants, with or without KRP, suggests that mycorrhizal plants may use more carbon for purposes other than growth of photosynthate tissue (Bolan, 1991; Asmah, 1995) or accumulate unnecessary N and P (Habte and Manjunath, 1991). This lack of significant yield of VAM plants could be equally due to the fact that the high pH of the soil did not cause a sufficient solubilization of rock phosphate (Azcon-Aguilar et al., 1976). As it is accepted that VAMF do not increase P uptake by dissolving complex phosphates, the utilization of large quantities of KRP (e.g. Manjunath et al., 1989) could compensate its low reactivity, particularly in alkaline soil. Work is in progress, using phosphate-solubilizing bacteria and fungi, to improve the solubilizing of KRP for alkaline soils.

Our results show that there is not a synergetic effect of the both the mycorrhiza and the KRP on total biomass of *F. albida* seedlings. However, VAM plants utilize the labile pool of available P from soil and KRP more efficiently than non-VAM plants. The extra P taken up by VAM *Faidherbia* seedlings could improve their low ability of nitrogen fixation (Sanginga et al., 1991). The long-term solubilization of KRP and the native population of VAMF should also be taken into account when seedlings will be placed into the field.

Acknowledgement

We wish to thank Dr Helen Tomlinson (University of Bangor, UK) for correcting the last draft.

References

- Antunes V and Cardoso EJBE (1991) Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant and Soil* 131: 11–19
- Asmah AE (1995) Effect of phosphorus source and rate of application on VAM fungal infection and growth of maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* 5: 223–228
- Azcon R, Barea JM and Hayman DS (1976) Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria. *Soil Biol Biochem* 8: 135–138
- Bâ AM, Dalpé Y and Guissou T (1996) Les Glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium*: diversité et abondance relative des champignons endomycorhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantations au Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques* 250 (in press)
- Bolan NS (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134: 189–207
- Easterwood GW, Sartain JB and Street JJ (1989) Fertilizer effectiveness of three carbonate apatites on an acid ultisol. *Commun Soil Sci Plant Anal* 20: 789–800
- Habte M and Manjunath A (1991) Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1: 3–12
- Ishac YZ, Angle JS, El-Borollosy ME, El-Demerdash ME, Mostafa MI and Fares CN (1994) Growth of *Vicia faba* as affected by inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* in two soils. *Biol Fertil Soils* 17: 27–31
- Islam R, Ayanaba A and Sanders FE (1980) Response of cowpea (*Vigna unguiculata*) to inoculation with VA-mycorrhizal fungi and to rock phosphate fertilization in some unsterilized nigerian soils. *Plant and Soil* 54: 107–117
- ITCF (1991) Stat-ITCF-Manuel d'utilisation (Edition ITCF, Céréaleirs de France)
- Juo ASR and Kang BT (1979) Effect of liming on the availability of three rock phosphate sources. *Commun Soil Sci Plant Anal* 10: 993–1003
- Kabré A (1982) Mycorrhization de *Pinus caribaea* (morelet) var. *Hondurensis* dans différents sols du Sénégal. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Université de Nancy, France, 115 pp
- Kormanik PP and McGraw AC (1982) Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: Schenck NC (ed) *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, pp 37–45. The American Phytopathological Society, St Paul, MN
- Krishna KR and Lee KK (1987) Management of vesicular arbuscular mycorrhiza in tropical cereals. In: Sylvia DM, Hung LL and Graham JH (eds) *Mycorrhizae in the Next Decade*, pp 43–44. Proceedings of the 7th North American Conference on Mycorrhizae. University of Florida, Gainesville, FL
- Manjunath A, Hue NV and Habte M (1989) Response of *Leuceana leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an Oxisol. *Plant and Soil* 114: 127–133
- Murphy J and Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27: 31–35
- Nye PH and Kirk GJD (1987) The mechanism of rock phosphate solubilization in the rhizosphere. *Plant and Soil* 100: 127–134
- Olivier R, Depommier D and Janobet E (1996) Influence de *Faidherbia albida* sur le sol et le

- sorgho: observations dans le parc de Watinoma au Burkina Faso. Dans: les Parcs à Faidherbia, CIRAD-Forêt (ed.). Cahiers Scientifiques 12: 141-152
- Plenchette C, Fortin JA and Furlan V (1983) Growth responses to several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70: 199-209
- Robinson JS and Syers JK (1990) A critical evaluation of the factors influencing the dissolution of Gafsa phosphate rock. *J Soil Sci* 41: 597-605
- Sanchez PA (1995) Science in agroforestry. *Agrofor Syst* 30: 6-55
- Sanginga, N, Danso, SKA, Zapata, F and Bowen, GD (1990) Influence of reference trees on N₂-fixation estimates in *Leuceana leucocephala* and *Acacia albida* using ¹⁵N-labelling techniques. *Biol Fertil Soils* 9: 341-346
- Truong B, Pichot J and Beunard P (1977) Caractérisation et comparaison des phosphates naturels tricalciques d'Afrique de l'Ouest en vue de leur utilisation directe en agriculture. *Agronomie Tropicale* 33(2): 136-145

ANNEXE VI

Influence des phosphates naturels et des mycorhizes à vésicules et à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol à pH alcalin

Annale des Sciences Forestières **55** (1998) : 925-931

Article original

**Influence des phosphates naturels et des mycorhizes
à vésicules et à arbuscules sur la croissance
et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana*
Lam. dans un sol à pH alcalin**

Tiby Guissou^a, Amadou Moustapha Bâ^{a*}, Sita Guinko^b,
Robin Duponnois^c, Christian Plenchette^d

^aLaboratoire de microbiologie forestière, département des productions forestières,
Institut de l'environnement et de recherches agricoles, Centre national de la recherche
scientifique et technologique, B.P. 7047, 03 Ouagadougou, Burkina-Faso

^bDépartement de biologie et d'écologie végétale, faculté des sciences et techniques,
B.P. 7021, université de Ouagadougou, Burkina-Faso

^cLaboratoire de nématologie, Institut français de recherche scientifique
pour le développement en coopération (Orstom), B.P. 1386, Dakar, Sénégal

^dInra, station d'agronomie, 17 rue Sully, 21034, Dijon cedex, France

(Reçu le 10 mars 1997 ; accepté le 28 mai 1998)

Abstract – Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and mineral nutrition of *Zizyphus mauritiana* Lam. in an alkaline soil. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae (VAM) and rock phosphate (RP) was studied on jujube (*Zizyphus mauritiana* Lam.), a multipurpose fruit tree in Sahelian agroforestry systems. Jujubes were inoculated or not by *Glomus manihottis* Howeler, Sieverding & Schenck in an alkaline sandy soil to which were added five levels of RP (12 % of P) : 0.00, 0.31, 0.62, 1.25 et 2.50 g P/kg of soil, equivalent to 0, 775, 1 550, 3 125 et 6 250 kg P ha⁻¹. The jujubes seedlings grew poorly without mycorrhizal colonization and without RP applications (figures 1a, b). Non-VAM jujubes were able to utilize P from PN efficiently (figure 1g). However, VAM jujubes with RP applications achieved better results in terms of height, biomass, concentrations of P and N in stem plus leaves. Mycorrhizal dependency varied from 78 % to 18 % when RP applications increased (figure 1d). Mycorrhizal colonization was comparable at all levels of RP applications and reached at least 80 % (figure 1e). There were not additive effects of inoculation and fertilization on total biomass of jujubes at any RP applications. However, mycorrhizal jujubes took up more P and N at 0.62 g P kg⁻¹ of soil and above. These results suggest that VAM are able to absorb P from soil and rock phosphate for a better mineral nutrition of jujubes. (© Inra/Elsevier, Paris.)

***Zizyphus mauritiana* / *Glomus manihottis* / rock phosphate / phosphorus uptake / alkaline soil**

* Correspondance et tirés à part: ISRA/Orstom, BP 1386, Dakar, Sénégal
e-mail : amadouba@belair.orstom.sn

Résumé – L'influence des mycorhizes à vésicules et à arbuscules (MVA) et du phosphate naturel tricalcique (PN) a été étudiée chez le jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.), arbre fruitier à usages multiples dans les systèmes agroforestiers sahéliens. Des jujubiers inoculés ou non avec *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding et Schenek ont été cultivés en pots dans un sol sableux à pH alcalin ayant reçu cinq doses de PN (12 % de P) : 0,00, 0,31, 0,62, 1,25 et 2,50 g de P kg⁻¹ de sol, soit l'équivalent respectivement de 0, 775, 1 550, 3 125 et 6 250 kg de P ha⁻¹. Les jujubiers non mycorhizés et non fertilisés ont montré la plus faible croissance. Les jujubiers non mycorhizés sont capables d'utiliser directement le PN. Cependant, l'utilisation du PN est plus efficace chez les jujubiers mycorhizés. En effet, la hauteur, la biomasse, la concentration en P et N dans les tiges feuillées sont significativement plus élevées chez les jujubiers mycorhizés. La dépendance mycorhizienne diminue de 78 % à 18 % lorsque le PN augmente. En revanche, les doses de PN n'ont pas d'influence sur l'intensité de mycorhization qui est d'au moins 80 %. Il n'y a pas d'effets additifs de l'inoculation et de la fertilisation sur la biomasse totale. Cependant, les jujubiers mycorhizés s'alimentent mieux en P et N à la dose optimale de 0,62 g de P kg⁻¹ de sol. Ces résultats suggèrent que les MVA sont capables de mobiliser le P du sol et du PN pour assurer une meilleure alimentation minérale des jujubiers. (© Inra/Elsevier, Paris.)

Zizyphus mauritiana / Glomus manihotis / phosphate naturel / nutrition phosphatée / sol alcalin

1. INTRODUCTION

Les sols tropicaux sont caractérisés par une carence marquée en phosphore biodisponible [19]. En effet, moins de 1 % du phosphore total est assimilable par les plantes [7]. Cette faible disponibilité du phosphore dans la solution du sol limite considérablement la nutrition phosphatée des plantes et partant la productivité agricole et forestière [19]. Pour relever le niveau en P dans la solution du sol, on peut avoir recours à des apports de matière organique, d'engrais solubles et/ou à des phosphates naturels (PN). La quantité de matière organique recyclée dans le sol est généralement très faible et les engrais phosphatés non subventionnés sont inaccessibles aux paysans [17]. Dans ces conditions, l'utilisation des PN est à promouvoir en raison de l'importance des gisements d'Afrique de l'Ouest. Les réserves de PN de Kodjari du Burkina-Faso sont estimées à plus de 100 millions de tonnes [22]. Cependant, ce PN est peu disponible pour les plantes. Il a été démontré qu'il est mieux utilisé par les plantes agricoles en présence de mycorhizes à vésicules et à arbuscules (MVA) [18].

Dans un contexte de baisse de la fertilité des sols, l'utilisation des PN connaît un regain d'intérêt en Afrique de l'Ouest [21]. Des opérations de phosphatage de fond à grande échelle sont actuellement conduites en milieu paysan pour reconstituer des réserves en P des sols agricoles. Les conditions d'utilisation des PN restent cependant peu connues en sylviculture même si quelques résultats encourageants sont déjà disponibles [2, 4, 12]. De plus, on sait que les PN ne sont pas solubilisés dans des sols à pH faiblement acide à alcalin répandus en Afrique de l'Ouest. C'est pourquoi, il nous a paru intéressant d'étudier dans un sol alcalin l'influence des PN et des MVA sur la croissance et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana* Lam., arbre fruitier à usages multiples communément appelé jujubier et dont l'importance est considérable dans les systèmes agroforestiers sahéliens.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette expérience a été réalisée dans un sol à pH alcalin et pauvre en phosphore assimilable. Le sol a été tamisé (2 mm) et désinfecté par auto-

clavage (1 h à 120 °C) pour éliminer la microflore native. La composition physico-chimique du sol est comme suit : 6 % d'argile, 6 % de limon, 86 % de sable, 0,6 % de matière organique, 0,3 % de carbone total, 0,05 % d'azote total, rapport C/N de 7, 98 ppm de phosphore total, 2,18 ppm de phosphore assimilable (Bray-1), pH (H₂O 1:2) de 7,4 et pH (KCl 1:2) de 6,6.

Le phosphate naturel tricalcique est originaire du gisement de Kodjari (Province de la Tapoa, Burkina-Faso). Il a été utilisé sous sa forme pulvérulente ou Burkina Phosphate (B.P. à 12 % de P et 90 % du broyat est de granulométrie inférieure à 90 µm) et mélangé au sol à cinq doses : 0,00, 0,31, 0,62, 1,25 et 2,50 g de P kg⁻¹ de sol, soit l'équivalent respectivement de 0, 775, 1 550, 3125 et 6250 kg de P/ha sur 30 cm de profondeur. Le mélange a été distribué à raison de 2,2 kg par sachet en polyéthylène.

Nous avons utilisé un champignon endomycorhizien *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck (isolat IR 15) isolé dans une plantation d'*Acacia mangium* au Burkina-Faso et multiplié sur du mil [3]. L'inoculum est constitué d'un mélange de sable, de fragments de racines de mil, de spores et d'hyphes. L'inoculation a consisté à apporter 20 g de ce mélange en poids sec par sachet, soit environ 1 000 propagules viables [10]. Les jujubiers non inoculés ont reçu 2 mL d'eau de lavage de l'inoculum filtré avec du papier Whatman n°1 et la même quantité d'inoculum autoclavé.

Des graines de *Zizyphus mauritana* Lam. (provenance Lery, lot N° 1774) fournies par le Centre national des semences forestières (CNSF, Burkina-Faso) ont été désinfectées avec de l'acide sulfurique à 95 % pendant 15 min. Elles ont été rincées abondamment à l'eau distillée stérile et laissées tremper pendant 24 h. Les graines sont prégermées dans des boîtes de Pétri sur du coton hydrophile stérile pendant 3 j à 30 °C. Elles sont ensuite repiquées à raison de deux graines par sachet. Au bout d'une semaine, une seule plantule a été conservée dans chaque sachet.

Le dispositif expérimental est de type factoriel à deux facteurs (fertilisation et inoculation) en randomisation totale. Le facteur fertilisation est à cinq niveaux et le facteur inoculation à deux niveaux. Nous avons en tout dix traitements répétés chacun douze fois. L'essai a été conduit pendant 4 mois à l'abri de la pluie, à la température et à la lumière du jour (photopériode d'environ 12 h, température moyenne jour de 35 °C et intensité lumineuse maximale de 196 watts/m²). Des variables de croissance (hauteur et biomasse totale) et de nutrition minérale (P, N et K totaux

des tiges feuillées) ont été mesurées en fin d'expérience. L'intensité de mycorhization a été évaluée selon la méthode de [13]. La dépendance mycorhizienne du jujubier a été évaluée suivant la formule de [20]. L'azote a été déterminé par la méthode de Kjeldahl, le phosphore par la méthode de [16] et le potassium par spectrophotométrie de flamme (analyses réalisées au laboratoire du Pr. S Guinko). Les données ont été soumises à une analyse de variance et les moyennes ont été comparées avec le test de Newman Keuls au seuil de probabilité de 5 % [6].

3. RÉSULTATS

Comme indiqué dans le *tableau I*, l'addition de PN n'a pas modifié le pH du sol juste après le mélange. Cependant, le P total et le P assimilable augmentent avec la dose de PN.

L'analyse de variance indique que l'interaction entre les facteurs fertilisation et inoculation est significative ($p < 5\%$) pour toutes les variables mesurées. Chez les jujubiers non inoculés, la hauteur et la biomasse totale augmentent significativement avec la dose de PN (*figures 1a, b*). Le rapport racine/tige est au-dessus de 1 (*figure 1c*). Les concentrations en N et K dans les tiges feuillées des jujubiers n'augmentent pas avec la dose de PN (*figures 1f, h*). Cependant, la concentration en P augmente de façon marquée avec la plus forte dose de PN (*figure 1g*).

Tableau I. Variations de la teneur en P du sol en fonction des doses de PN.

| Doses de B.P. (g de P/kg sol) | pH _{eau} | P total (ppm) | P assimilable Bray 1 (ppm) |
|----------------------------------|-------------------|------------------|-------------------------------|
| 0 | 7,46 | 98 | 2,18 |
| 0,31 | 7,48 | 263 | 2,62 |
| 0,62 | 7,47 | 480 | 5,68 |
| 1,25 | 7,47 | 710 | 10,92 |
| 2,50 | 7,48 | 870 | 18,77 |

Chez les jujubiers inoculés, la hauteur et la biomasse totale n'augmentent pas significativement avec la dose de PN (figures 1a, b). Le rapport racine/tige est en dessous de 1 quelle que soit la dose de PN (figure 1c). La dépendance mycorhizienne varie de 78 % à 18 % et diminue d'autant plus que la dose de PN augmente (figure 1d). Le taux de mycorhization des jujubiers est en revanche à peu près le même quelle que soit la dose de PN (figure 1e). Les témoins non inoculés ne sont pas contaminés.

Il apparaît que la hauteur et la biomasse des jujubiers mycorhizés sont bien supérieures à celles des jujubiers non mycorhizés (figures 1a, b). En revanche, le rapport racine/tige des jujubiers mycorhizés diminue significativement en particulier aux trois plus faibles doses de PN (figure 1c). Les concentrations en N et P augmentent nettement dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés comparés aux jujubiers non mycorhizés. En revanche, la concentration en K est la même que les jujubiers soient mycorhizés ou non (figure 1h).

4. DISCUSSIONS

En application directe, le PN de Kodjari a un effet bénéfique sur la plupart des plantes cultivées dans des sols acides [14]. Cependant, ce phosphate a une faible réactivité dans les sols faiblement acides à alcalins comme la plupart des PN [9]. La réactivité de ce PN dépend également de ses caractéristiques intrinsèques (minéralogie, dose...), des minéraux du sol (P assimilable, Ca...), du statut mycorhizien et de la microflore rhizosphérique [2, 4, 5, 18, 22].

L'intensité de l'infection mycorhization n'est pas affectée par les plus fortes doses de PN. Pourtant, il est vérifié qu'une partie significative de ce PN est solubilisée et utilisée par les jujubiers mycorhizés. Ceci suggère que *G. manihotis* serait tolérant aux fortes doses de PN bien que cet isolat ait été isolé dans un sol carencé en P assimilable [3]. Des résultats comparables ont été obtenus

sur *Leucaena leucocephala* fertilisée avec de fortes doses de PN et inoculée avec *Glomus aggregatum* [14].

Nos résultats indiquent que la biomasse totale des jujubiers non inoculés augmente avec la dose de PN comparés aux jujubiers non inoculés et non fertilisés. La concentration en P des tiges feuillées est significativement accrue à la plus forte dose de PN. Ces résultats suggèrent que les jujubiers non inoculés sont capables d'utiliser directement le P disponible du sol et du PN. En effet, le phosphore assimilable du mélange sol et PN augmente avec la dose de PN. Ceci indique qu'une fraction du P du PN est solubilisé dans un sol pourtant peu favorable à sa dissolution. De plus, il est bien établi que la plante peut excréter des acides organiques qui augmentent la dissolution des PN dans le sol [8]. Cependant, les résultats obtenus sur la capacité des plantes à utiliser directement les PN restent encore assez contradictoires. Certaines plantes comme *Vigna unguiculata*, *Faidherbia albida*, *Lotus pedunculata* utilisent directement les PN [4, 8, 11] alors que d'autres comme *Leucaena leucocephala* et *Citrus limonia* ne les mobilisent pas [1, 15].

La croissance du jujubier est très faible en l'absence de MVA et de PN. Ceci confirme que le jujubier est une espèce hautement dépendante des MVA [10]. Cette dépendance mycorhizienne diminue lorsque la dose de PN augmente. L'utilisation du PN est plus efficace chez les jujubiers inoculés que chez les jujubiers non inoculés quelle que soit la dose utilisée. C'est l'absorption du P du sol et du PN et dans une moindre mesure le N qui contribuent à la croissance des jujubiers mycorhizés. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par de nombreux travaux [1, 4, 15]. L'hypothèse la plus couramment admise est que les MVA ont une plus grande capacité d'absorption du P que les plantes non mycorhizés grâce au réseau d'hyphes extramatricielles qu'elles développent et qui leur permet d'explorer un volume de sol plus important [7]. Parmi les jujubiers inoculés, il apparaît que la crois-

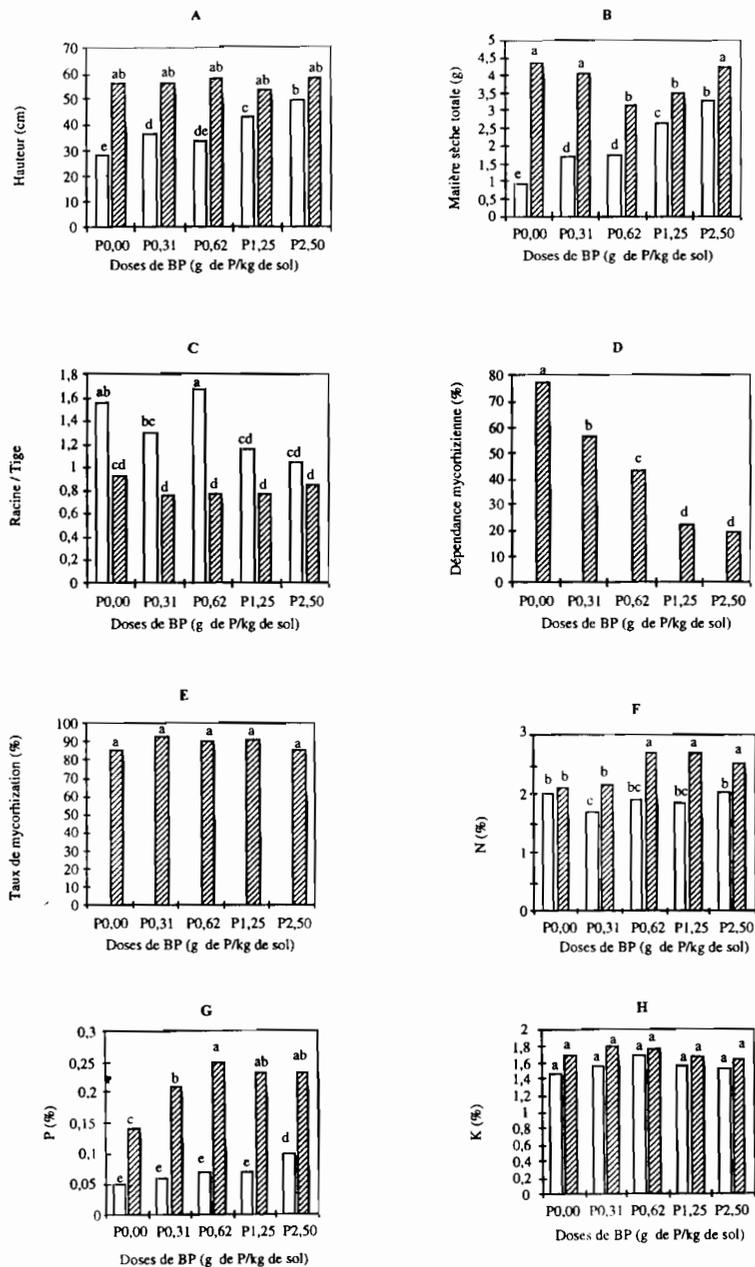


Figure 1. Effets de l'inoculation avec *Glomus manihotis* et de la fertilisation avec différentes doses de phosphate naturel sur la hauteur **a**, la biomasse ; **b**, le rapport racine/tige ; **c**, la dépendance mycorhizienne ; **d**, le taux de mycorhization ; **e**, la concentration en N ; **f**, P ; **g**, et K ; **h**, des jujubiers âgés de 4 mois. Les colonnes ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité de 5 %. P_{0,00} : sans apport de PN ; P_{0,31} : 0,31 g kg⁻¹ ; P_{0,62} : 0,62 g kg⁻¹ ; P_{1,25} : 1,25 g kg⁻¹ ; P_{2,50} : 2,50 g kg⁻¹. *Zizyphus mauritiana* inoculée (▨) ou non (□) avec *Glomus manihotis*.

sance ne varie guère mais que l'absorption du P et N dans les tiges feuillées est maximale à la dose de 0,62 g de P kg⁻¹ de sol. Autrement dit à cette dose de PN les concentrations en P et N augmentent dans les tiges feuillées sans une amélioration de la croissance des jujubiers inoculés. Ces résultats suggèrent que les jujubiers mycorhizés montrent une consommation de luxe du P et N disponibles. L'accroissement de la concentration en P dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés et non fertilisés est de l'ordre de 1,8 alors que celui des jujubiers mycorhizés et fertilisés est de l'ordre de 2,5. Le P absorbé dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés provient pour une grande part du P libéré du PN. Cependant, la détermination du coefficient réel d'utilisation du PN au moyen du ³²P est nécessaire pour différencier le P du sol de celui du PN.

En conclusion, nos résultats indiquent qu'il n'y a pas d'effets additifs des MVA et du PN (0,62 g de P kg⁻¹ de sol) sur la croissance des jujubiers. En revanche, les jujubiers mycorhizés absorbent plus efficacement le P du sol et du PN que les jujubiers mycorhizés et non fertilisés. Il est donc permis d'avancer l'hypothèse que l'utilisation des MVA et du PN pourrait améliorer la valeur fourragère et la production fruitière des jujubiers en plantation.

5. REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient la Fondation Internationale pour la science (FIS) pour son appui financier.

RÉFÉRENCES

- [1] Antunes V., Cardoso E.J.B.N., Growth and nutrient status of citrus plants as influence by mycorrhiza and phosphorus application. *Plant Soil* 131 (1991) 11-19
- [2] Bâ A.M., Bazié M., Guissou T., Effet du phosphate naturel sur de jeunes *Acacia albida* Del. en présence ou non de mycorhizes, in : CIRAD-Forêt (éd.), Les Parcs à *Faidherbia*, Cahiers Scientifiques 12 (1996a) 237-244.
- [3] Bâ A.M., Dalpé Y., Guissou T., Les Glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium* : diversité et abondance relative des champignons mycorhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantations au Burkina-Faso, *Bois For. Trop.* 250 (1996b) 5-18.
- [4] Bâ A.M., Guissou T., Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil, *Agrofor. Syst.* 34 (1996) 129-137.
- [5] Bâ A.M., Duponnois R., Dianou D., Guissou T., Sanon K.B., Mobilisation du phosphore des phosphates naturels par des microorganismes du sol associés à *Ziziphus mauritiana* Lam. et *Vigna unguiculata* (L) Walp, in : Renard G., Neef A., Becker K., von Oppen M. (éds.), *Soil Fertility Management in West African Land Use Systems*, Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, 1997, pp. 79-84.
- [6] Beaux M.F., Gouet H., Gouet J.P., Morleghe M., Philippeau G., Tranchefort J., Verneau M., in : ITCF (éd.), *Stat-ITCF, Manuel d'utilisation, Céréalières de France*, 1991.
- [7] Bolan N.S., A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants, *Plant Soil* 134 (1991) 189-207.
- [8] Bolan N.S., Elliott J., Gregg P.E.H., Weil S., Enhanced dissolution of phosphate rocks in the rhizosphere, *Biol. Fertil. Soils* 24 (1997) 169-174.
- [9] Easterwood G.W., Sartain J.B., Street J.J., Fertilizer effectiveness of three carbonate apatites on an acid ultisol, *Commun. in Soil Sci. Plant. Anal.* 20 (1989) 789-800.
- [10] Guissou T., Bâ A.M., Ouadba J.M., Guinko S., Duponnois R., Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. and *Ziziphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil, *Biol. Fertil. Soils* 26 (1998) 194-198.
- [11] Islam R., Ayanaba A., Sanders F.E., Response of cowpea (*Vigna unguiculata*) to inoculation with VA-mycorrhizal fungi and to rock phosphate fertilization in some unsterilized nigerian soils, *Plant Soil* 54 (1980) 107-117.
- [12] Kabré A., Mycorrhization de *Pinus caribaea* (morelet) var. *Hondurensis* dans différents sols du Sénégal, thèse, université de Nancy, France, 1982.
- [13] Kormanik P.P., Mc Graw A.C., Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots, in : Schenck N.C. (éd.), *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*, St. Paul, Minnesota, The American Phytopathological Society, 1982, pp 37-45.
- [14] Lompo F., Sedogo M.P., Hien V., Impact agronomique du phosphate et de la dolomie du Burkina-Faso, in : Gerner H., Mokwunye A.U. (éds.), *L'utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable en Afrique de l'Ouest*, IFDC, 1995, pp. 60-72.
- [15] Manjunath A., Hue N.V., Habte M., Response of *Leucaena leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an oxisol, *Plant Soil* 114 (1989) 127-133.

[16] Murphy J., Riley J.P., A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, *Anal. Chim. Acta* 27 (1962) 31-35.

[17] Nye P.H., Kirk G.J.D., The mechanism of rock phosphate solubilization in the rhizosphere, *Plant Soil* 100 (1987) 127-134.

• [18] Pichot J., Truong B., Action des endomycorhizes sur la croissance et la nutrition phosphatée de l'agrotis en vases de végétation et sur le phosphate isotopiquement diluable du sol, *Agron. Trop.* 31 (1976) 375-378.

[19] Pieri C., Fertilité des terres de savanes, bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles

au Sud du Sahara, Ministère de la Coopération et Cirad-Irat, 1989.

[20] Plenchette C., Furlan V., Fortin A., Responses of endomycorrhizal plants grown in a calcined montmorillonite clay to different levels of soluble phosphorus, Effect on growth and mycorrhizal development, *Can.J.Bot.* 61 (1983) 1377-1383.

[21] Snrech S., Les phosphates rocheux au secours de l'agriculture africaine ?, *Club du Sahel, Bulletin d'Info.* 15 (1996) 26-29.

[22] Truong B., Pichot J., Beunard P., Caractérisation et comparaison des phosphates naturels tricalciques d'Afrique de l'Ouest en vue de leur utilisation directe en agriculture, *Agron. Trop.* 33 (1977) 136-145.

ANNEXE VII

Réponse du jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) à la mycorhization et aux apports de phosphates naturels dans un sol acidifié avec de la tourbe

Fruits **55** (2000) : 187-194

Réponse du jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) à la mycorhization et aux apports de phosphates naturels de Kodjari dans un sol acidifié avec de la tourbe

Tiby Guissou^{a*}
 Amadou Moustapha Bâ^b
 Sita Guinko^c
 Christian Plenchette^d
 Robin Duponnois^e

^a Laboratoire de microbiologie forestière, Inera/Dpf-Cnrst, BP 7047, Ouagadougou 03, Burkina Faso

^b Isra/Drpf, BP 2312, route de Hann, Dakar, Sénégal

^c Université de Ouagadougou, FAST, BP 7021, Ouagadougou 03, Burkina Faso

^d Inra, Station d'agronomie, 17, rue Sully, 21034 Dijon cedex, France

^e Laboratoire de bio-pédologie, IRD, BP 1386, Dakar, Sénégal

* Correspondance et tirés à part

Reçu le 30 mars 1999
 Accepté le 23 septembre 1999

Fruits, 2000, vol. 55, p. 187-194
 © 2000 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS
 All rights reserved

RESUMEN ESPAÑOL, p. 194

Response of mycorrhizal plants of jujube (*Zizyphus mauritiana* Lam.) grown in soils supplied with Kodjari rock phosphates and acidified with peat.

Abstract — Introduction. In Burkina Faso, the deficiency of soils in phosphorus (P) is one of the limiting factors for plant growth. Nowadays, rock phosphates (rp) are commonly used to restore soil fertility in these soils. However, this rp has a low solubility, therefore its dissolution by peat was envisaged in an alkaline soil acidified. Mycorrhizal or non-mycorrhizal plants of jujube (*Zizyphus mauritiana* Lam.) were tested in this experiment. **Materials and methods.** Jujubes were inoculated or not with an arbuscular mycorrhizal (AM) fungus, *Glomus manibotis* Howeler, Sieverding & Schenck. Plants were grown in a P-deficient (2.18 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Bray-I) soil acidified with peat to which were added five levels of rp (12 % of P_2O_5): 0.00, 0.31, 0.62, 1.25 and 2.50 $\text{g}\cdot\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ of soil. After 4 months, growth and mineral variables were measured. **Results.** Acidification of alkaline soil by peat lead to a dissolution of a portion of rp. Available P was utilized more efficiently by AM-jujubes. All levels of rp application had no effect on mycorrhizal root colonization. On the other hand, mycorrhizal dependency of jujubes decreased as rp applied levels increased. **Discussion and conclusion.** At the applied level of 0.31 $\text{g}\cdot\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ soil, AM-jujubes took up 4-fold higher available P from rp than soils. Nevertheless, absorption of P did not improve total biomass of AM-jujubes. These results were discussed at the light of literature data. © Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Burkina Faso / *Zizyphus mauritiana* / growth / mycorrhizae / fertilizer application / phosphorus / application rates

Réponse du jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) à la mycorhization et aux apports de phosphates naturels de Kodjari dans un sol acidifié avec de la tourbe.

Résumé — Introduction. Au Burkina Faso, la carence en phosphore (P) des sols est un des facteurs qui limite la croissance des plantes. Une fertilisation à base de phosphates naturels (Pn) peut permettre d'améliorer la fertilité de ces sols. Cependant, les Pn étant peu solubles, leur utilisation a été testée par mélange à un sol à pH alcalin, acidifié avec de la tourbe. Le jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) mycorhizé ou non a été utilisé comme plante test. **Matériel et méthodes.** Les jujubiers ont été inoculés ou non avec un champignon formant des mycorhizes à arbuscules (MA), *Glomus manibotis* Howeler, Sieverding & Schenck. Les plants ont été cultivés dans un sol acidifié avec de la tourbe et déficient en P assimilable (2.18 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Bray-I) auquel cinq doses de Pn (12 % de P_2O_5) ont été apportées à raison de 0.00 ; 0.31 ; 0.62 ; 1.25 et 2.50 $\text{g}\cdot\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ de sol. Après 4 mois de culture, des variables de croissance et de nutrition minérale ont été mesurées. **Résultats.** L'addition de tourbe a acidifié le sol alcalin et a provoqué la dissolution d'une fraction du Pn. Le P ainsi libéré a été absorbé efficacement par des jujubiers mycorhizés. Des apports croissants de Pn n'ont pas eu d'effets sur le taux de mycorhization des jujubiers. En revanche, ils ont diminué la dépendance mycorhizienne des jujubiers. **Discussion et conclusion.** À la dose de 0,31 $\text{g}\cdot\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ de sol, les jujubiers mycorhizés ont prélevé au moins quatre fois plus de P provenant du Pn que du sol. Cette accumulation de P ne s'est cependant pas traduite par une augmentation de la biomasse totale des jujubiers mycorhizés. Ces résultats sont discutés à la lumière de données de la littérature. © Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Burkina Faso / *Zizyphus mauritiana* / croissance / mycorhize / fertilisation / phosphore / dose d'application

1. introduction

Dans les sols tropicaux, moins de 1 % du phosphore total est assimilable par les plantes [1]. Cette faible disponibilité du phosphore (P) limite la production agricole [2]. Dans le contexte actuel de baisse de fertilité des sols ouest-africains, l'utilisation des engrais minéraux solubles est très coûteuse et donc peu accessible aux paysans [3, 4].

La découverte d'importants gisements de phosphates naturels en Afrique de l'Ouest a permis d'utiliser ces derniers dans des opérations de phosphatage de fond pour reconstituer des réserves en P des sols agricoles [5]. Les gisements de phosphates naturels de Kodjari, encore appelés « Burkina phosphate », ont des réserves estimées à plus de 100 Mt [6]. Ces phosphates naturels sont réputés peu réactifs même dans les sols acides [7]. En application directe, ils ont un effet peu marqué sur des plantes cultivées [8].

Ces phosphates naturels sont également utilisés dans des sols à pH alcalin, en particulier par des jeunes arbres associés à des champignons mycorrhiziens à arbuscules [9, 10]. Cependant, une bonne partie du P absorbé dans les tiges feuillées de ces jeunes arbres provient du sol et très peu de ces phosphates.

Pour améliorer la dissolution des phosphates naturels de Kodjari, nous avons acidifié le sol à pH alcalin avec de la tourbe. Le jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) a été choisi comme plante test en raison de sa capacité à mobiliser ce type de phosphate lorsqu'il est associé à des champignons mycorrhiziens à arbuscules [10].

2. matériel et méthodes

Le sol utilisé a été prélevé sous un pied d'*Azelia africana* Sm., sur 20 cm de profondeur, à Dindéresso (sud-ouest du Burkina Faso) et tamisé (2 mm). C'est un sol sableux pauvre en matière organique et en phosphore assimilable [11].

Une acidification du sol sableux ($\text{pH}_{\text{eau}} = 7,5$) a été réalisée par mélange (3 : 1, v/v) de ce substrat avec de la tourbe (provenance Allemagne, $\text{pH}_{\text{eau}} = 3,56$; matière organique = 36 %; azote total = 0,4 %). L'ensemble a été autoclavé à 120 °C pendant 1 h. Après autoclavage, la composition physico-chimique de ce substrat a été évaluée à : 6,7 % d'argile; 6,5 % de limon; 86,6 % de sable; 4 % de matière organique; 2,31 % de carbone (C) total et 0,04 % d'azote (N) total, le rapport [C/N] étant égal à 58; 98 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de P total; 2,18 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de P extractible Bray I; $\text{pH}_{\text{eau}} = 5,0$.

Le phosphate naturel tricalcique utilisé dans cette expérience est originaire du gisement de Kodjari (province de la Tapoa, Burkina Faso). Il a été utilisé sous sa forme pulvérulente connue sous le nom de « Burkina phosphate » (BP), à 12 % de P_2O_5 , 0,03 % de solubilité dans l'eau et un degré de finesse < 90 μm . Cinq doses de BP ont été testées : 0,00; 0,31; 0,62; 1,25 et 2,50 g de $\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ de sol, soit l'équivalent respectivement de 0; 775; 1 550; 3 125 et 6 250 kg de $\text{P}\cdot\text{ha}^{-1}$ sur 30 cm de profondeur. Les différentes doses de BP ont été mélangées séparément avec le substrat de culture (tableau I). Le mélange a été distribué à raison de 2,2 kg par sachet en polyéthylène.

Des graines de jujubiers, *Zizyphus mauritiana* Lam., provenant de Lery (province du Sourou, Burkina Faso), lot n° 1774, ont été fournies par le Centre national de semences forestières (CNSF, Burkina Faso). Elles ont été prétraitées, mises à germer dans des boîtes de Pétri [10] et repiquées à raison de deux germinations par sachet. Les plants ont été arrosés à l'eau du robinet une fois par jour. Après 1 semaine de culture, une seule plantule a été conservée dans chaque sachet.

L'expérimentation a utilisé des champignons mycorrhiziens à arbuscules (CMA) de l'espèce *Glomus manihotis* Howeler, Sieverding & Schenck (isolat IR 15), isolée dans une plantation d'*Acacia mangium* au sud-ouest du Burkina Faso [12] et multipliée sur du mil pendant 4 mois de culture. L'inoculum a été constitué d'un mélange de sable, de fragments de racines de mil, de spores et d'hyphes. L'inoculation a consisté

Tableau 1.
Variation des caractéristiques du phosphore Bray-I dans un sol acidifié avec de la tourbe en fonction de l'apport de différentes doses de phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso), ou « Burkina phosphate » (BP).

| Burkina phosphate (g de P/kg de sol) | pH _{eau} | | P assimilable (µg.g ⁻¹) | |
|---|------------------------|------------------------|-------------------------------------|------------------------|
| | Avant acidification | Après acidification | P Bray avant acidification | Après acidification |
| 0,00 | 7,16 | 5,03 | 2,13 | 2,13 |
| 0,31 | 7,19 | 4,98 | 2,32 | 1,30 |
| 0,62 | 7,17 | 4,99 | 2,38 | 5,65 |
| 1,25 | 7,17 | 4,96 | 10,92 | 12,23 |
| 2,50 | 7,18 | 5,02 | 13,17 | 20,52 |

à apporter 20 g de ce mélange en poids sec par sachet. L'utilisation de la méthode du nombre le plus probable [13] a permis d'estimer que ces 20 g d'inoculum contenaient 1 828 propagules viables. Les jujubiers non inoculés ont reçu 2 mL d'eau de lavage de l'inoculum filtré avec du papier Whatman n° 1 et la même quantité d'inoculum auto-clavé.

Les sachets plastiques ont été disposés sur des châssis placés à 30 cm du sol selon un dispositif factoriel à deux facteurs constitués par les traitements fertilisation et inoculation. Le facteur fertilisation a donc été à cinq niveaux (P_{0,31}, P_{0,62}, P_{1,25}, P_{2,50} et témoin non fertilisé P_{0,00}) et le facteur inoculation à deux niveaux (utilisation de *G. manihotis* et témoin non inoculé). Le dispositif complètement randomisé a été de 10 traitements (cinq doses de BP × deux modalités : avec ou sans champignons), chacun représenté par 12 répétitions. L'essai a été conduit à l'abri de la pluie, à la température et à la lumière du jour (photopériode d'environ 12 h, température moyenne de 35 °C jour / 25 °C nuit et intensité lumineuse maximale de 196 W·m⁻², humidité relative de 16–89 %).

L'expérience a été arrêtée après 4 mois de culture et des variables de croissance (hauteur, masse totale et calcul du rapport [poids de racines / poids de tige] des plants) et de nutrition minérale (concentration en phosphore, azote et potassium dans les tiges feuillées) ont été mesurées. La masse sèche (ms) a été déterminée après séchage

dans une étuve pendant 6 d¹ à 70 °C. La dépendance mycorhizienne (Dm) de *Z. mauritiana* a été calculée suivant la formule : $Dm (\%) = 100 \times [(ms \text{ des plants mycorhizés} - ms \text{ des plants non mycorhizés}) / ms \text{ des plants mycorhizés}]$ [14]. La teneur en phosphore des tiges feuillées des plants a été déterminée par colorimétrie au bleu de molybdène [15], l'azote total par la méthode de Kjeldahl et le potassium par spectrophotométrie de masse². Le taux de mycorhization a été estimé suivant la méthode décrite par Bâ et Guissou [9]. L'analyse de variance des données et la comparaison des moyennes des traitements (test de Newman-Keul, $p < 0,05$) ont été réalisées avec le logiciel Stat-Itcf [16].

3. résultats

Le phosphore apporté avec le phosphate naturel de Kodjari a augmenté la teneur en phosphore Bray I du substrat (*tableau 1*) mais n'a pas modifié les autres caractéristiques du mélange.

L'interaction entre les facteurs « fertilisation » et « inoculation » a été significative ($p < 0,05$) pour toutes les variables mesurées.

Aucune colonisation n'ayant été observée sur les racines des jujubiers non inoculés (*figure 1*), il n'y a donc pas eu de contaminations entre les traitements. Chez les

¹ d = day : unité recommandée pour « jour ».

² Les analyses ont été réalisées au laboratoire d'Écologie végétale du professeur S. Guinko (université de Ouagadougou, Burkina Faso).

Figure 1. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : taux de mycorhization observé sur des jujubiers de 4 mois après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Pas de différences significatives entre les traitements.

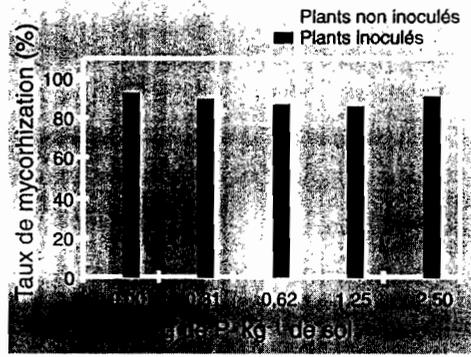


Figure 2. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : hauteur de jujubiers de 4 mois après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

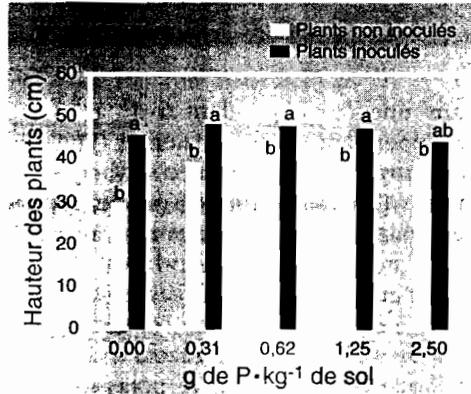
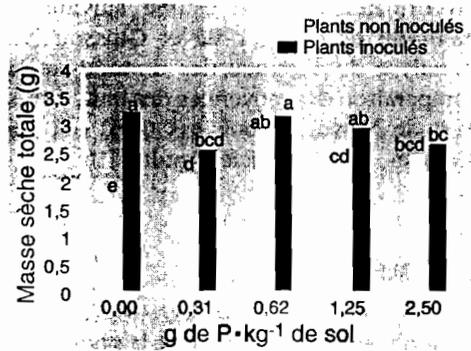


Figure 3. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : masse sèche totale de jujubiers de 4 mois après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.



jujubiers inoculés par *G. manihotis*, le taux de mycorhization a été comparable quelle que soit la dose de BP apportée (figure 1).

À l'exception de la plus forte dose $P_{2,50}$, les jujubiers inoculés par *G. manihotis* ont présenté des croissances en hauteur significativement supérieures aux plants non inoculés, quelle que soit la dose de BP apportée (figure 2). Au sein d'un même traitement (plants inoculés ou non inoculés), et quelle que soit la dose de BP appor-

tée, aucune différence significative de croissance n'a, en revanche, été observée.

La masse sèche totale a été très faible chez les jujubiers non inoculés et non fertilisés (figure 3). Cependant, chez les plants inoculés et non fertilisés, elle a été significativement augmentée de 87 %. Que les plants soient mycorhizés ou non, l'apport de BP ne semble pas avoir d'effet sur la masse sèche totale des jujubiers (figure 3). Par ailleurs, à l'exception de la dose $P_{0,00}$ appliquée aux plants non mycorhizés, aucune différence significative de la masse sèche totale n'a été constatée entre les jujubiers mycorhizés et non mycorhizés (figure 3).

Tous les traitements ont favorisé le développement du système racinaire des jujubiers par rapport au système aérien. Cela s'est donc traduit, pour tous les traitements, par un rapport [poids de racines / poids de tige] supérieur à 1 (figure 4).

La dépendance mycorhizienne (D_m), exprimant la contribution du champignon mycorhizien dans l'amélioration de la croissance des jujubiers, varie de 46 à 6 % lorsque le phosphore biodisponible augmente de $2,18 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ à $20,52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ dans le substrat (figure 5). La D_m des jujubiers est, à cet effet, inversement corrélée au P biodisponible ($r = -0,73$; $p < 0,01$) (figure 5).

La concentration en P dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizées et non fertilisées a été comparable à celle des jujubiers non mycorhizés et non fertilisés (figure 6). Elle a été très faible chez les jujubiers non mycorhizés et fertilisés. Cependant, elle a augmenté significativement dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés ayant reçu la plus faible dose de BP (figure 6).

Les concentrations en azote (figure 7) et potassium (figure 8) des jujubiers inoculés ont été comparables à celles des jujubiers non mycorhizés quelle que soit la dose de BP appliquée. Elles ont été nettement inférieures chez les jujubiers mycorhizés et non fertilisés que chez les jujubiers non mycorhizés et non fertilisés (figures 7, 8).

4. discussion et conclusion

La réactivité du BP et sa disponibilité pour les plantes sont très faibles comparativement à celles d'autres phosphates naturels [7]. Elles dépendent de ses caractéristiques intrinsèques (degré de substitution des ions carbonates, finesse du produit, etc.), de certaines propriétés du sol (acidité, phosphore biodisponible, calcium échangeable, etc.) et de la présence de microorganismes rhizosphériques (CMA, bactéries acidifiantes, etc.) [6, 8–10, 17, 18]. Dans nos conditions expérimentales, la tourbe a acidifié le sol. Celui-ci est passé d'un pH 7,46 à un pH 5,03. L'acidification du sol a provoqué la dissolution du BP et une fraction non négligeable de P a été ainsi libérée au prorata de la dose de BP.

Le taux de mycorhization des jujubiers n'a pas été affecté par les teneurs croissantes en P biodisponible alors qu'il est couramment admis qu'il tend à diminuer dans ces conditions [19–23]. Cela suggère que la souche de *Glomus manihotis* serait tolérante à des fortes doses de BP alors qu'elle a été isolée dans un sol faiblement acide et pauvre en P assimilable [12]. Des résultats comparables ont été obtenus chez des acacias et des jujubiers inoculés avec la même souche de CMA [9, 10]. On peut également envisager l'hypothèse de Sylvia et Neal [24] selon laquelle, dans un sol déficient en N et P, la fertilisation phosphatée n'a pas d'effets dépressifs sur le taux de mycorhization.

La croissance du jujubier a été très faible en l'absence de CMA et de BP. Cependant, la Dm des jujubiers non fertilisés est passée de 78 % en sol alcalin [10] à 46 % dans nos conditions expérimentales où ce sol a été acidifié avec de la tourbe. Cette baisse de la Dm pourrait résulter de l'enrichissement du sol avec la tourbe. De plus, des apports croissants de BP ont non seulement augmenté le P biodisponible mais également diminué la Dm qui est passée de 46 à moins de 10 %. Cette diminution de la Dm est donc consécutive à une augmentation du P biodisponible, comme l'atteste la relation inverse entre ces deux variables.

La concentration en P a été à peu près la même entre les jujubiers inoculés et non

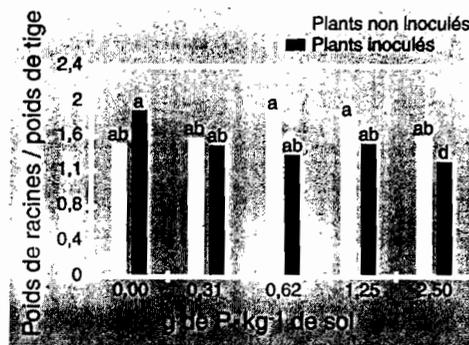


Figure 4. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : rapports [poids de racine / poids de tige] mesurés sur des jujubiers de 4 mois après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

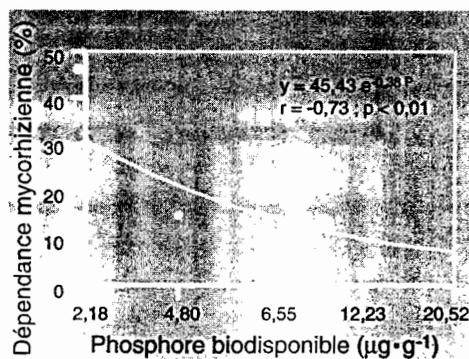


Figure 5. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : mesure de la dépendance mycorhizienne (Dm) de jujubiers de 4 mois, après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Dm (%) = $100 \times [(ms \text{ des plants mycorhizés} - ms \text{ des plants non mycorhizés}) / ms \text{ des plants mycorhizés}]$.

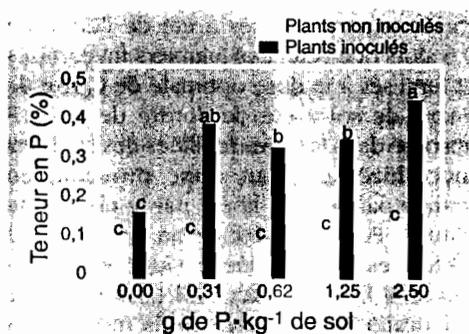
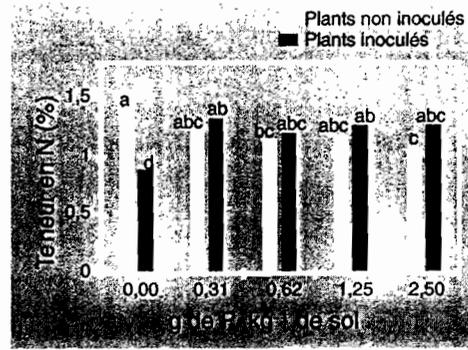


Figure 6. Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : taux de phosphore dans les tiges feuillées de jujubiers de 4 mois, après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

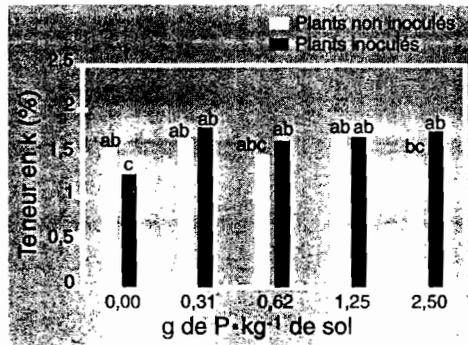
inoculés. Elle n'a pas augmenté chez les jujubiers non inoculés et fertilisés à des doses croissantes de BP. Cela suggère que les jujubiers non inoculés n'absorbent pas efficacement le P du sol et celui du BP. Ces résultats sont en accord avec ceux que nous avons déjà obtenus sur des jujubiers et des acacias non mycorhizés dans un sol à pH alcalin [9–11], chez *Leucaena leucocephala* [25] et *Citrus limonia* [26]. En revanche, les jujubiers mycorhizés ont absorbé plus efficacement le P libéré du sol et du BP. En

Figure 7.

Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : taux d'azote dans les tiges feuillées de jujubiers de 4 mois, après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

**Figure 8.**

Effets de l'inoculation de *Zizyphus mauritiana*, avec *Glomus manihotis* : taux de potassium dans les tiges feuillées de jujubiers de 4 mois, après apport de différentes doses de phosphore par des phosphates naturels de Kodjari (Burkina Faso). Les valeurs assorties d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.



effet, l'accroissement de la concentration en P dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés et non fertilisés a été de l'ordre de 0,6 alors que celui des jujubiers mycorhizés et fertilisés à la dose optimale de 0,31 g de P·kg⁻¹ de sol a été de l'ordre de 4. Le P absorbé dans les tiges feuillées des jujubiers mycorhizés pourrait donc provenir, en grande partie, du P libéré par le phosphate naturel. Pour une absorption maximale du P dans les tiges feuillées de jujubiers mycorhizés, il faut apporter 0,62 g de P·kg⁻¹ de sol alcalin [10] et seulement la moitié dans le même sol acidifié avec de la tourbe. De plus, la quantité de P libérée du BP a augmenté dans le sol acidifié. L'addition de tourbe pourrait donc avoir solubilisé une partie non négligeable du BP et le P ainsi libéré aurait pu avoir été absorbé efficacement par les jujubiers mycorhizés. Cependant, cette augmentation de l'absorption de P n'a pas eu d'effets significatifs sur la production de biomasse des jujubiers mycorhizés. Ceux-ci pourraient donc avoir une consommation de luxe du P biodisponible et/ou il existerait un facteur qui limiterait leur croissance. Des résultats comparables

ont été obtenus sur des jujubiers et acacias [9–11]. En revanche, la mycorhization et la fertilisation n'ont pas amélioré la nutrition en N et K des jujubiers. D'ailleurs, les concentrations en ces éléments sont faibles dans les tiges des jujubiers mycorhizés et non fertilisés. Il pourrait s'agir d'un effet de dilution de N et K dans les tiges des jujubiers non mycorhizés et non fertilisés qui ont le moins poussé.

En conclusion, nos résultats montrent que l'addition de tourbe a acidifié le sol alcalin et solubilisé une fraction non négligeable de BP, libérant ainsi du P mobilisé efficacement par des jujubiers mycorhizés. Le P accumulé n'est apparemment pas toxique et pourrait conférer aux jujubiers un avantage adaptatif dans des conditions écologiques où les sols sont souvent carencés en P [27].

remerciements

Ce travail a été financé par la Fondation internationale pour la science à Stockholm (Suède), l'Académie africaine pour la science à Nairobi (Kenya) et l'Agence francophone pour l'enseignement supérieur et la recherche (Aupelf-Uref) dans le cadre d'une allocation de recherche octroyée à M. Guissou par le Fonds francophone de la recherche.

références

- [1] Bolan N.S., A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants, *Plant Soil* 134 (1991) 89–207.
- [2] Pieri C., Fertilité des terres de savanes, bilan de trente ans de recherche et de développement agricoles au sud du Sahara, Ministère de la Coopération et Cirad-Irat, Montpellier, France, 1989, 444 p.
- [3] Mahamane I., Bationo A., Seyni F., Hamidou Z., Acquis récents des recherches sur les phosphates naturels du Niger, in : Renard G., Neef A., Becker K., von Oppen (éd.), *Soil Fertility Management in West African Land Use Systems*, Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, 1997, pp. 73–78.

- [4] Muehlig-Versen B., Buerkert A., Bationo A., Marschner H., Crop residue and phosphorus management in millet based cropping systems on sandy soils of the Sahel, in : Renard G., Neef A., Becker K., von Oppen (éd.), Soil Fertility Management in West African Land Use Systems, Margraf Verlag, Weikersheim, Germany, 1997, pp. 31–40.
- [5] Snrech S., Les phosphates rocheux au secours de l'agriculture africaine ? Club du Sahel, Bull. Inf. 15 (1996) 26–29.
- [6] Truong B., Pichot J., Beunard P., Caractérisation et comparaison des phosphates naturels tricalciques d'Afrique de l'Ouest en vue de leur utilisation directe en agriculture, Agron. Trop. 33 (1978) 136–145.
- [7] Easterwood G.W., Sartain J.B., Street J.J., Fertilizer effectiveness of three carbonate apatites on an acid ultisol, Sci. Plant Anal. 20 (1989) 789–800.
- [8] Compaoré E., Grimal J.-Y., Morel J.-L., Fardeau J.C., Efficacité du phosphate naturel de Kodjari (Burkina Faso), Cah. Agric. 6 (4) (1997) 251–256.
- [9] Bâ A.M., Guissou T., Kodjari rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Acacia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil, Agroforest. Syst. 34 (1996) 129–137.
- [10] Guissou T., Bâ A.M., Guinko S., Duponnois R., Plenchette C., Influence des phosphates naturels et des mycorhizes à vésicules et à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de *Zizyphus mauritiana* Lam. dans un sol à pH alcalin, Ann. Sci. Forest. 55 (1998) 925–931.
- [11] Bâ A.M., Bazié M., Guissou T., Effet du phosphate naturel sur de jeunes *Acacia albida* Del. en présence ou non de mycorhizes, in : Cirad-Forêts (Ed.), Les parcs à *Faidherbia*, Cah. Sci. 12 (1996) 237–244.
- [12] Bâ A.M., Dalpé Y., Guissou T., Les glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium* : diversité et abondance relative des champignons mycorrhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantation au Burkina Faso, Bois For. Trop. 250 (1996) 5–18.
- [13] Guissou T., Bâ A.M., Ouadba J.M., Guinko S., Duponnois R., Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil, Biol. Fert. Soils 26 (1998) 194–198.
- [14] Plenchette C., Fortin J.A., Furlan V., Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions, Plant Soil 70 (1983) 199–209.
- [15] Murphy J., Riley J.P., A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, Anal. Chim. Acta 27 (1962) 31–35.
- [16] Beaux M.F., Gouet H., Gouet J.P., Morleghem P., Philippeau G., Tranchefort J., Verneau M., in : Itcf (éd.), Stat-Itcf, Manuel d'utilisation, Céréalières de France, 1991.
- [17] Pichot J., Truong B., Action des endomycorhizes sur la croissance et la nutrition phosphatée de l'agrotis en vases de végétation et sur le phosphate isotopiquement diluable, Agron. Trop. 31 (1976) 375–378.
- [18] Dianou D., Bâ A.M., Réponse de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. à l'inoculation de rhizobactéries et de champignon mycorrhizien en présence de phosphate naturel, Ann. Univ. Ouagadougou 7 (1999) 107–122.
- [19] Thomson B.D., Robson A.D., Abott L.K., Mycorrhizas formed by *Glomus calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentration in roots, New Phytol. 114 (1990) 217–225.
- [20] Lambais M.R., Cardoso E.J.B.N., Response of *Stylosanthes* to endomycorrhizal fungi inoculation as affected by lime and phosphorus applications. II. Nutrition uptake, Plant Soil 150 (1993) 109–116.
- [21] Tawaraja K., Saito M., Morioka M., Wagatsuma M., Effect of phosphorus application to arbuscular mycorrhizal onion on the development and succinate dehydrogenase activity of internal hyphae, Soil Sci. Plant Nutr. 40 (1994) 667–673.
- [22] Plenchette C., Morel C., External phosphorus requirement of mycorrhizal and non-mycorrhizal barley and soybean plants, Biol. Fert. Soils 21 (1996) 303–308.
- [23] Khaliq A., Sanders F.E., Effects of phosphorus application and vesicular arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth and phosphorus nutrition of maize, J. Plant Nutr. 20 (1997) 1607–1616.
- [24] Sylvia D.M., Neal L.H., Nitrogen affects the phosphorus response of VA mycorrhiza, New Phytol. 115 (1990) 303–310.
- [25] Manjunath A., Hue N.V., Habte M., Response of *Leucaena leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an oxisol, Plant Soil 114 (1989) 127–133.
- [26] Antunes V., Cardoso E.J.B.N., Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application, Plant Soil 131 (1991) 11–19.
- [27] Koide R.T., Nutrient supply, nutrient demands and plant response to mycorrhizal infection, New Phytol. 117 (1991) 365–386.

Respuesta del azufaifo (*Zizyphus mauritania* Lam.) a la micorrización y a la fertilización con fosfatos naturales de Kodjari en un suelo acidificado con turba.

Resumen — Introducción. En Burkina Faso, la carencia de fósforo (P) de los suelos es uno de los factores limitadores de crecimiento de las plantas. Una fertilización a partir de fosfatos naturales (Pn) podría mejorar la fertilidad de estos suelos. Sin embargo, al ser poco solubles los Pn, se probó su utilización mezclándolos con un suelo de pH alcalino, acidificado con turba. El azufaifo (*Zizyphus mauritania* Lam.), micorrizado o no, fue empleado como planta de ensayo. **Material y métodos.** Los azufaifos fueron inoculados o no con un hongo micorrizógeno arbuscular (MA), *Glomus manibotis* Howeler, Sieverding & Schenck. Las plantas fueron cultivadas en un suelo acidificado con turba y pobre en P asimilable ($2,18 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, Bray-I) al que se aplicaron cinco dosis de Pn (12 % de P_2O_5) a razón de 0,00; 0,31; 0,62; 1,25 et 2,50 g de $\text{P}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo. Tras 4 meses de cultivo, se midieron las variables de crecimiento y nutrición mineral. **Resultados.** La aplicación de turba acidificó el suelo alcalino y provocó la disolución de una fracción del Pn. El P así liberado fue absorbido eficazmente por los azufaifos micorrizados. El incremento de las dosis de Pn no tuvo efecto alguno en la tasa de micorrización de los azufaifos aunque disminuyó la dependencia micorrízica de las plantas. **Conclusión y discusión.** Con una dosis de $0,31 \text{ g de P}\cdot\text{kg}^{-1}$ de suelo, los azufaifos micorrizados extrajeron al menos cuatro veces más de P proveniente del Pn que del suelo. Esta acumulación no produjo un aumento de la biomasa total de los azufaifos micorrizados. Estos resultados se analizan en función de la bibliografía existente. © Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Burkina Faso / *Zizyphus mauritania* / crecimiento / mycorrhizae / aplicación de abonos / fósforo / dosis de aplicación

ANNEXE VIII

Effets des mycorhizes à arbuscules sur la tolérance à un stress hydrique de quatre arbres fruitiers *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam.

Sécheresse **12** (2001) : 121-127

Tiby GUISSOU

Laboratoire de microbiologie forestière,
Inera-DPF,
BP 7047,
Ouagadougou 03, Burkina Faso.
Université de Ouagadougou, FAST,
BP 7021,
Ouagadougou, Burkina Faso.
<tguissou@caramail.com>

Amadou Moustapha BÂ

Laboratoire de biologie
et de physiologie végétales,
Faculté des Sciences,
Université des Antilles et de la Guyane,
BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre,
Guadeloupe, France.

Christian PLENCHETTE

INRA, Unité de malherbologie
et agronomie,
17, rue Sully,
21034 Dijon Cedex, France.

Sita GUINKO

Université de Ouagadougou, FAST,
BP 7021,
Ouagadougou, Burkina Faso.

Robin DUPONNOIS

Laboratoire de bio-pédologie, IRD,
BP 1386,
Dakar, Sénégal.

Effets des mycorhizes à arbuscules sur la tolérance à un stress hydrique de quatre arbres fruitiers : *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. et *Zizyphus mauritiana* Lam.

L'effet des mycorhizes a été testé sur quatre espèces d'arbres fruitiers à usages multiples des systèmes agroforestiers des zones arides et semi-arides. L'objet du travail a été d'évaluer, en situation de stress hydrique, le comportement de ces arbres fortement dépendants de *glomus aggregatum* pour leur nutrition minérale.

La sécheresse est l'un des facteurs limitant la production agricole et forestière dans les zones arides et semi-arides d'Afrique de l'Ouest [1]. Elle se traduit par une faible disponibilité en eau dont le rôle est essentiel, notamment dans le transport et l'accumulation de solutés nécessaires au métabolisme végétal [2]. Les plantes disposent de plusieurs stratégies d'adaptation au stress hydrique dont l'aptitude à s'associer symbiotiquement avec des champignons mycorhiziens à arbuscules universellement répandus et à très large spectre d'hôtes [3, 4]. La tolérance dans le cas d'un abaissement du potentiel hydrique du sol des plantes mycorhizées s'exprime par une diminution de la résistance au transport de l'eau dans les racines mycorhizées et par le maintien de la turgescence des cellules foliaires grâce à l'accumulation de solutés [5-7].

Balanites aegyptiaca, *Parkia biglobosa*, *Tamarindus indica* et *Zizyphus mauritiana* sont des espèces fruitières à usages multiples dans les systèmes agroforestiers des zones arides et semi-arides d'Afrique de l'Ouest. Ils fournissent des fruits comestibles qui sont une source de revenu non négligeable pour les paysans, notamment en période de soudure. Ces fruitiers dépendent des mycorhizes pour leur croissance juvénile, en particulier lorsqu'ils sont inoculés avec *Glomus aggregatum* [8, 9]. Il est permis de penser que, en situation de stress hydrique, l'inoculation de ces arbres fruitiers par ce champignon mycorhizien sélectionné pourrait améliorer leur tolérance au stress hydrique et, partant, leur efficacité d'utilisation d'eau et leur nutrition minérale. L'objectif de ce présent travail est donc d'étudier le comportement de ces arbres fruitiers fortement dépendants de

Références

1. Van Keulen H, Breman H. Agriculture development in the West African Sahelian region : a cure against land hunger ? *Agric Ecosyst Environ* 1990 ; 32 : 177-97.

2. Monneveux P, This D. La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : espoirs et difficultés. *Sécheresse* 1997 ; 8 : 29-37.

3. Brundrett MC. Mycorrhizas in natural ecosystems. In : Macfayden A, Begon M, Fitter AH, eds. *Advances in ecological research*. London : Academic Press, 1991 ; 21 : 171-313.

4. Strullu DG. Les relations entre les plantes et les champignons. In : Strullu DG, Garbaye J, Perrin R, Planchette C, eds. *Les mycorrhizes des arbres et plantes cultivées*. Paris : Lavoisier, 1991 : 9-49.

5. Subramanian KS, Charest C. Influence of arbuscular mycorrhizae on the metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza* 1995 ; 5 : 273-8.

6. Duan X, Neuman DS, Reiber JM, Green CD, Saxton AM, Augé RM. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *J Experimental Botany* 1996 ; 303 : 1541-50.

7. Collinson ST, Clawson EJ, Azam-Ali SN, Black CR. Effects of soil moisture deficits on the water relations of bamba groundnut (*Vigna subterranea* L. Verdc.). *J Experimental Botany* 1997 ; 48 : 877-84.

8. Guissou T, Bâ AM, Ouadba JM, Guinko S, Duponnois R. Responses of *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth, *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam. to vesicular mycorrhizal fungi in a phosphorus-deficient sandy soil. *Biol Fertil Soils* 1998 ; 26 : 194-8.

9. Bâ AM, Planchette C, Danthu P, Duponnois R, Guissou T. Functional compatibility of two arbuscular mycorrhizae with thirteen fruit trees in Senegal. *Agrorfor Syst* 2000 ; 50 : 95-105.

10. Rouspard O, Joly HI, Dreyer E. Écophysiologie de *Faidherbia albida* : fonctionnement hydrique en parc agroforestier et variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. In : *Les Parcs à Faidherbia*. Cahiers Scientifiques. Cirad-Forêts ed., 1996 ; 12 : 85-102.

Glomus aggregatum pour la nutrition minérale [9] en situation de stress hydrique.

Matériel et méthodes

Le substrat de culture utilisé dans cette expérience a été prélevé sous un pied d'*Azelia africana* Sm. à Dindéresso (sud-ouest du Burkina Faso). C'est un sol sableux, pauvre en matière organique et en phosphore, représentatif des sols de la région. Il a été prélevé à une profondeur de 0-20 cm. Ce sol récolté a été tamisé (2 mm) et autoclavé (120 °C/1 h). La composition physico-chimique du sol est :

- 6,7 % d'argile ;
- 6,5 % de limon ;
- 86,6 % de sable ;
- 0,6 % de matière organique ;
- 0,3 % de carbone ;
- 0,05 % d'azote total ;
- ratio C/N de 7 ;
- 98 µg/g de P total ;
- 2,18 µg/g de P assimilable (Bray-I) ;
- pH_{eau} (H₂O, 1 : 2) de 7,4 ;
- pH_{KCl} (KCl, 1 : 2) de 6,8.

Les pots en aluminium (51 cm x 17 cm) que nous avons utilisés dans cette expérience disposent d'un volume approprié pour le développement du système racinaire de jeunes arbres [10]. Ils ont été remplis avec du sol stérilisé dans lequel on a incorporé en surface 15 g en poids sec d'inoculum fongique. L'inoculum a été préparé à partir d'une culture de mil inoculé avec un champignon mycorrhizien *Glomus aggregatum* [11]. Il est composé de sable, de spores et de racines mycorrhizées de mil. Les pots témoins non inoculés ont reçu chacun la même quantité d'inoculum stérilisé et 10 ml d'un filtrat bactérien obtenu par filtration de l'inoculum fongique filtré sur papier Whatman n° 1. Ce champignon est réputé efficace sur la croissance des fruitiers forestiers [8, 9].

Les pots sont munis d'un dispositif de drainage qui permet de déterminer la capacité au champ. La méthode utilisée pour appliquer la contrainte hydrique consiste à :

- déterminer le poids du pot plein de sol (P₁) ;
- arroser ensuite le sol jusqu'à saturation ;
- laisser ressuyer le sol pendant 48 h ;
- peser à nouveau le pot (P₂).

La différence P₂-P₁ donne la quantité d'eau correspondant à la capacité au champ. Le contenu en eau du sol (CES) a été maintenu à la capacité au champ jusqu'au début du 2^e mois (arrosage normal), où la moitié des plants de tous les traitements a été soumise à un stress hydrique avec un CES de 12 % (stress hydrique), valeur à partir de laquelle on note un début de flétrissement des plants, particulièrement chez *Z. mauritiana*. La quantité permettant d'atteindre 12 % de la capacité au champ est donc 0,12 x (P₂-P₁). Le poids total des pots subissant le stress hydrique était donc P₃ = P₁ + 0,12 x (P₂-P₁). La contrainte hydrique a été maintenue par un contrôle quotidien de P₃ et l'apport d'eau courante (sans apport d'éléments nutritifs en quantité appropriée).

Les graines de *Balanites aegyptiaca* (provenance Bandougou, lot n° 1075) de *Parkia biglobosa* (provenance Bancartougou, lot n° 1600), *Tamarindus indica* (provenance Kongoussi, lot n° 1389) et *Zizyphus mauritiana* (provenance Lery, lot n° 1774) ont été fournies par le Centre national de semences forestières (CNSF, Ouagadougou, Burkina Faso). Les graines de *B. aegyptiaca*, *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* ont été traitées avec de l'acide sulfurique à 95 % respectivement pendant 80 min, 30 min, 45 min et 10 min puis rincées abondamment à l'eau distillée stérile. Elles ont été mises à germer sur du coton hydrophile humidifié et stérilisé dans des boîtes de Petri et incubées à l'étuve à 30 °C. Les graines germées ont été repiquées dans chaque pot à raison d'un semis/pot. Afin d'évaluer la quantité d'eau perdue par évaporation du sol à l'intérieur des pots, un traitement supplémentaire a été réalisé avec 10 pots non semés et non inoculés. Nous avons utilisé un dispositif expérimental de type factoriel à 3 facteurs : 4 arbres fruitiers x 2 traitements mycorrhiziens (*G. aggregatum* et témoin non mycorrhizé) x 2 régimes d'arrosage (normal et stress hydrique). Chacun des 16 traitements a été répété 10 fois en randomisation totale. Les pots ont été disposés dans un abri extérieur à la température et à la lumière du jour (photopériode d'environ 12 h, température moyenne jour/nuit de 35 °C/25 °C, humidité relative de 16-89 %, intensité lumineuse maximale de 196 watts/m²). L'expérience a été arrêtée 16 semaines après l'application du régime de stress

Des paramètres de croissance (masse sèche totale, surface foliaire) et de consommation en eau ont été mesurés. La masse sèche totale a été mesurée après séchage à l'étuve (6 jours à 70 °C) des feuilles, tiges et racines. La surface foliaire a été mesurée (3 plants par fruitier) à l'aide d'un surfaceur au laboratoire d'écologie à l'IRD (Dakar, Sénégal). L'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) des plants a été calculée en faisant le rapport entre la masse sèche totale produite des plants sur la consommation d'eau [12]. La consommation d'eau a été évaluée par la différence entre la quantité d'eau totale perdue dans chaque pot et la quantité d'eau moyenne évaporée du sol (29,6 g d'eau/jour) à la fin de l'expérience. La dépendance mycorhizienne (DM) des plants est déterminée suivant la formule : $DM \% = 100 \times [(masse\ sèche\ des\ plants\ mycorhizés - masse\ sèche\ des\ plants\ témoins) / masse\ sèche\ des\ plants\ mycorhizés]$ [13]. La tolérance des plants au stress hydrique est déterminée par l'indice de résistance au stress hydrique (IRS) calculée comme suit : $IRS = (masse\ sèche\ totale\ des\ plants\ stressés / masse\ sèche\ totale\ des\ plants\ non\ stressés)$ [14]. Les racines latérales de chaque plant ont été échantillonnées, éclaircies avec du KOH à 10 % et colorées avec du bleu trypan suivant la méthode décrite par Bâ et Guissou [15]. Le taux de mycorhization (intensité de la mycorhization) des plants a été déterminé par la méthode de Kormanik et McGraw [16]. Des variables de nutrition minérale ont été déterminées, en particulier N, P, K et Mg dans les tiges feuillées. Le phosphore et l'azote total des tiges feuillées ont été déterminés respectivement par colorimétrie au bleu de molybdène [17] et par la méthode Kjeldahl, le potassium et le magnésium par absorption

atomique au spectrophotomètre [18]. Ces analyses ont été réalisées au laboratoire du Pr. S. Guinko à la Faculté des sciences et techniques de l'Université de Ouagadougou (Burkina Faso). Les données ont été statistiquement analysées par la procédure de l'analyse de variance et les moyennes comparées à l'aide du test de Newman-Keul ($p < 0,05$) [19].

Résultats

L'interaction triple (mycorhization x stress hydrique x espèces d'arbres fruitiers) est significative ($p < 0,05$) seulement pour la dépendance mycorhizienne (tableau I) et pour les variables de nutrition minérale (tableau II). Quel que soit le régime d'arrosage, *G. aggregatum* a augmenté la production de biomasse des arbres fruitiers à l'exception de *B. aegyptiaca* (figure 1A). Cette production de biomasse est cependant significativement réduite sous l'effet du stress hydrique (figure 1A, tableau I). Les arbres fruitiers ont à peu près le même classement en termes de dépendance mycorhizienne (DM) (figure 1B). En régime normal, *Z. mauritiana* et *T. indica* ont la plus forte valeur de DM et *B. aegyptiaca* la plus faible, probablement à cause de son faible taux de mycorhization (figure 1D). La valeur de la DM de *P. biglobosa* est à un niveau intermédiaire (figure 1D). Seule la DM de *T. indica* diminue en régime de stress hydrique (figure 1B). Dans ce cas de figure, *Z. mauritiana* est l'arbre fruitier le plus dépendant des mycorhizes. L'indice de résistance au stress hydrique (IRS) est le même chez les fruitiers mycorhizés ou non (tableau III). En régime normal, la consommation en eau a été significativement plus forte

chez les arbres fruitiers mycorhizés (figure 1C). Cependant, *G. aggregatum* n'a pas amélioré la consommation en eau chez *P. biglobosa* et *T. indica* en régime de stress. Dans ce cas, les plants mycorhizés de *Z. mauritiana* présentent la plus forte consommation en eau (figure 1C). Par ailleurs, la mycorhization a eu un effet significatif ($p < 0,01$) sur la surface foliaire des arbres fruitiers (tableau I), en particulier chez *P. biglobosa* et *Z. mauritiana* aussi bien en régime normal qu'en régime de stress (figure 1E).

Le stress hydrique a un effet significatif ($p < 0,01$) sur la concentration des minéraux dans les tiges feuillées des arbres fruitiers (tableau II). Les concentrations en N, P, K et Mg ont augmenté dans les tiges feuillées, en particulier chez les plants mycorhizés de *P. biglobosa*, *T. indica* et *Z. mauritiana* quel que soit le régime d'arrosage (figure 2). Cependant, les concentrations en N et K dans les tiges feuillées chez des fruitiers mycorhizés diminuent en régime de stress hydrique (figures 2A et C). Il en est de même pour les concentrations en P et Mg dans les tiges feuillées de *P. biglobosa* et *T. indica* (figures 2B et D). En revanche, la concentration en P dans les tiges feuillées des plants mycorhizés de *Z. mauritiana* a significativement augmenté sous l'effet du stress (figure 2B).

Discussion

Nos résultats montrent que les quatre arbres fruitiers répondent différemment à la mycorhization avec *G. aggregatum*. *B. aegyptiaca* apparaît comme l'arbre fruitier le moins dépendant des mycorhizes et *Z. mauritiana* est celui qui répond le plus, même après l'applica-

Tableau I. Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur la masse sèche totale (MST), la dépendance mycorhizienne (DM), la consommation en eau, le taux de mycorhization, la surface foliaire et l'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) des quatre arbres fruitiers

| Effets des facteurs | MST (g) | DM (%) | Consommation en eau (g d'eau/jour) | Taux de mycorhization (%) | Surface foliaire (cm ²) | EUE (g d'eau/jour) |
|-----------------------|---------|--------|------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Fruitier (F) | ns | ** | ** | ** | ** | ns |
| Mycorhize (M) | ** | ** | ** | ** | ** | ns |
| Régime d'arrosage (R) | ** | ns | * | ns | * | * |
| F x M | ** | ** | ** | ** | ** | ns |
| F x R | ns | * | ns | ns | ns | ns |
| M x R | * | ns | ns | ns | ns | ns |
| F x M x R | ns | * | ns | ns | ns | ns |

ns : non significatif ; * : significatif à 5 % ; ** : significatif à 1 %.

Références

11. Bâ AM, Dalpé Y, Guissou T. Les Glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium* : diversité et abondance relative des champignons mycorrhiziens à arbuscules dans deux types de sols de plantations au Burkina Faso. *Bois For Trop* 1996 ; 250 : 5-18.
12. Guehl JM, Nguyen-Quevrens A, Loustau D, Ferhi A. Genetic and environmental determination of water use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees. In : Masimbert MB, Sandermann H, eds. *Europe's contribution to modern forest tree physiology*. France : les colloques de l'INRA 1995 ; 72.
13. Plenchette C, Fortin JA, Furlan V. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 1983 ; 70 : 199-209.
14. Fischer RA, Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. Grain yield responses. *Aust J Agric Res* 1978 ; 29 : 897-903.
15. Bâ AM, Guissou T. Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Acacia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil. *Agrofor Syst* 1996 ; 34 : 129-37.
16. Kormanik PP, McGraw AC. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In : Schenck NC, ed. *Methods and principles of mycorrhizal research*. St Paul, Minnesota : The American Phytopathological Society, 1982 : 37-45.
17. Murphy J, Riley JP. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 1962 ; 27 : 31-5.
18. John MK. Colorimetric determination in soil and plant material with ascorbic acid. *Soil Science* 1970 ; 68 : 171-7.
19. Beaux MF, Gouet H, Gouet JP, Morleghe P, Philippeau G, Tranchefort J, Verneau M. In : Céréalières de France, eds. *StatITCF, Manuel d'utilisation*. France : ITCF, 1991.
20. Bryla DR, Duniway JM. Effects of mycorrhizal infection on drought tolerance and recovery in safflower and wheat. *Plant and Soil* 1997 ; 197 : 95-103.
21. Schellenbaum L, Muller J, Boller T, Wiemken A, Schuepp H. Effects of drought on non-mycorrhizal and mycorrhizal maize : changes in the pools of non-structural carbohydrates, in the activities of invertases and trehalase, and in the pools of amino acids and imino acids. *New Phytol* 1998 ; 138 : 59-66.

Tableau II. Analyses de la variance des effets simples ou interactifs sur la concentration en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées des quatre arbres fruitiers

| Effets des facteurs | N (%) | P (%) | K (%) | Mg (%) |
|-----------------------|-------|-------|-------|--------|
| Fruiter (F) | ** | ** | ** | ** |
| Mycorhize (M) | ** | ** | ** | ** |
| Régime d'arrosage (R) | ** | ** | ** | ** |
| F x M | ** | ** | ** | ns |
| F x R | ** | ** | ** | * |
| M x R | * | ** | ns | ns |
| F x M x R | * | ** | ** | * |

ns : non significatif ; * : significatif à 5 % ; ** : significatif à 1 %.

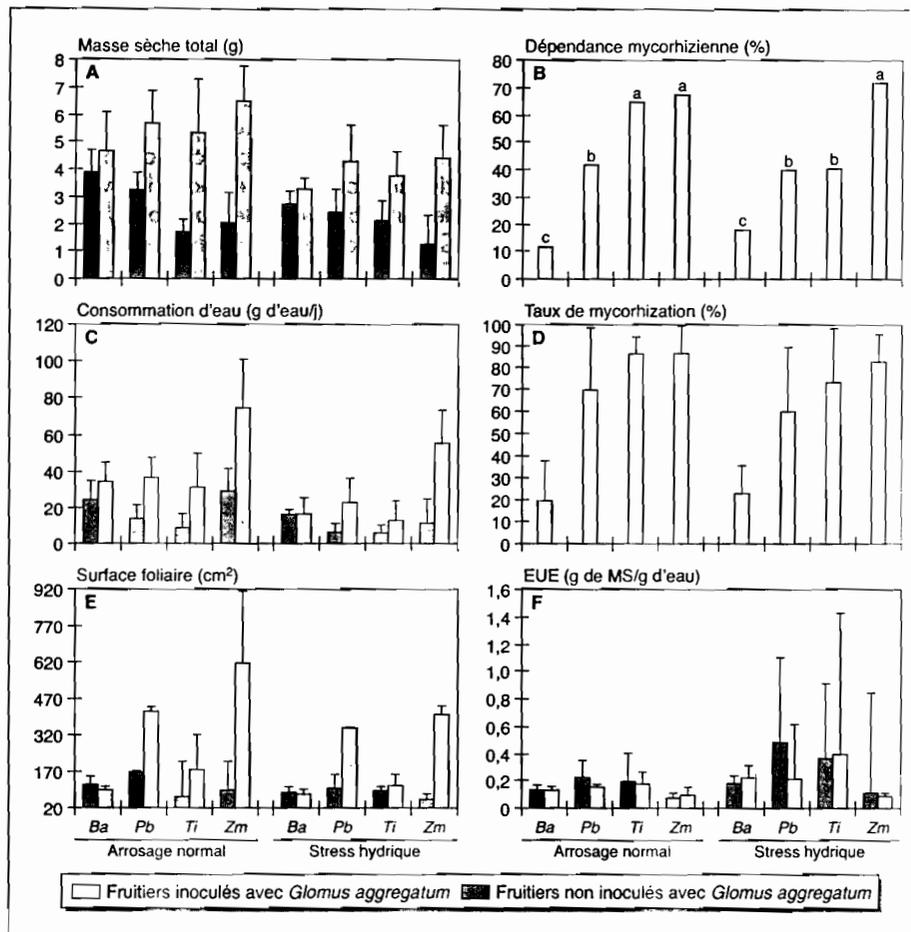


Figure 1. Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec *Glomus aggregatum* sur la masse sèche totale (A), la dépendance mycorrhizienne (B), la consommation d'eau (C), le taux de mycorhization (D), la surface foliaire (E) et l'efficacité d'utilisation d'eau (EUE) (F) chez les fruitiers *Balanites aegyptiaca* (Ba), *Parkia biglobosa* (Pb), *Tamarindus indica* (Ti) et *Zizyphus mauritiana* (Zm) âgés de 6 mois. Les valeurs ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman-Keuls, $p < 5\%$). Les barres représentent les écarts types des moyennes.

tion de la contrainte hydrique. *T. indica* et *P. biglobosa* sont à des niveaux intermédiaires de dépendance mycorrhizienne notamment en régime de stress hydrique. Ces résultats sont comparables à ceux que nous avons obtenus dans des études antérieures [8, 9].

L'importance du taux de mycorhization avec *G. aggregatum* ne préjuge pas de son efficacité sur la croissance de arbres fruitiers. En effet, *P. biglobosa* et *T. indica* répondent de façon moins marquée à l'inoculation alors qu'ils ont des taux de mycorhization comparables

Références

22. Goicoechea N, Antolin MC, Sanchez-Diaz M. Influence of arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium* on nutrient content and water relations in drought stressed alfalfa. *Plant and Soil* 1997 ; 192 : 261-68.
23. Kohn J, Marschner H, George E. Effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol* 1990 ; 131 : 177-85.
24. Subramanian KS, Charest C, Dwyer LM, Hamilton RI. Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *New Phytol* 1995 ; 129 : 643-50.
25. Davies FT, Svenson SE, Cole JC, et al. Non-nutritional stress acclimation of mycorrhizal woody plants exposed to drought. *Tree Physiology* 1996 ; 16 : 985-93.
26. Ruiz-Lozano JM, Gomez M, Azcon R. Influence of different *Glomus* species on the time-course of physiological plant responses of lettuce to progressive drought stress periods. *Plant Science* 1995 ; 110 : 37-44.
27. Davies FT, Potter JR, Linderman RG. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum* 1992 ; 87 : 45-53.
28. Subramanian KS, Charest C. Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to vesicular mycorrhizal inoculation during and after stress at tasselling. *Mycorrhiza* 1997 ; 7 : 23-5.
29. Ruiz-Lozano JM, Azcon R, Gomez M. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. *Appl Environ Microbiol* 1995 ; 61 : 456-60.
30. Sylvia DM, Hammond LC, Bennett JM, Haas JH, Linda SB. Field response of maize to a VAM fungus and water management. *Agron J* 1993 ; 85 : 193-8.
31. Osonubi O, Mulongoy K, Awotaye OO, Atoyese MO, Okali DUU. Effects of ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on drought tolerance of four leguminous woody seedlings. *Plant and Soil* 1991 ; 136 : 131-43.

Tableau III. Effet de *Glomus aggregatum* sur l'indice de résistance à un stress hydrique (IRS) des quatre arbres fruitiers

| Traitement | <i>B. aegyptiaca</i> | <i>P. biglobosa</i> | <i>T. indica</i> | <i>Z. mauritiana</i> |
|----------------|----------------------|---------------------|--------------------|----------------------|
| Mycorhizés | 0,76 ^{ns} | 0,78 ^{ns} | 0,75 ^{ns} | 0,72 ^{ns} |
| Non mycorhizés | 0,72 ^{ns} | 0,76 ^{ns} | 1,31 ^{ns} | 0,82 ^{ns} |

ns : non significatif.

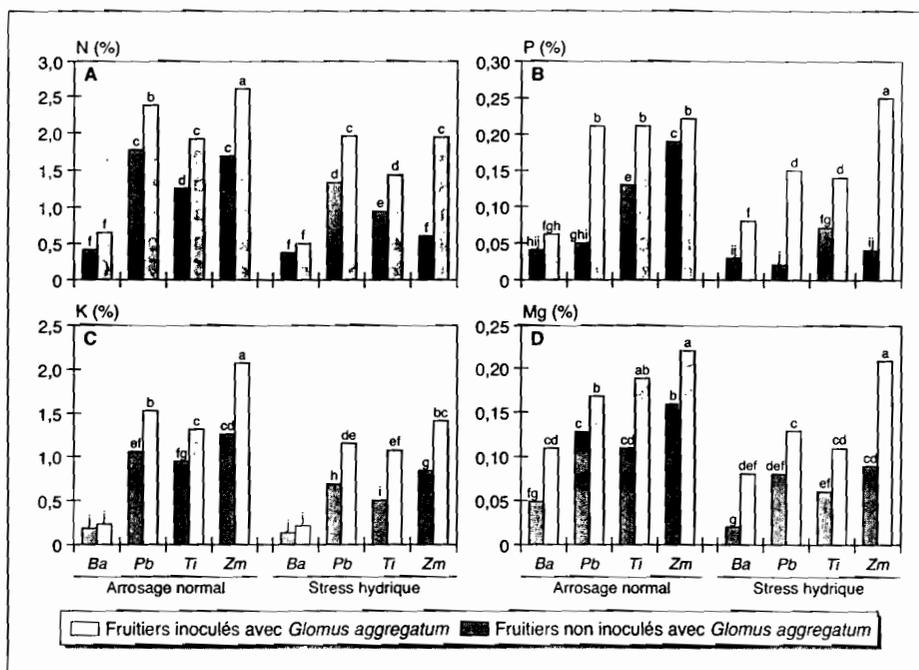


Figure 2. Effets du stress hydrique et de l'inoculation avec *Glomus aggregatum* sur la concentration en N (A), P (B), K (C) et Mg (D) dans les tiges feuillées des fruitiers *Balanites aegyptiaca* (Ba), *Parkia biglobosa* (Pb), *Tamarindus indica* (Ti) et *Zizyphus mauritiana* (Zm) âgés de 6 mois. Fruitiers inoculés (???) ou non (???) avec *Glomus aggregatum*. Les valeurs ayant la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Newman-Keul, $p < 5\%$).

à ceux de *Z. mauritiana*. Il est en revanche assez surprenant de remarquer que l'application de la contrainte hydrique n'affecte pas le taux de mycorrhization des arbres fruitiers avec *G. aggregatum* en accord avec les résultats obtenus par Bryla et Duniway [20] et Schellenbaum et al. [21]. En revanche, Goicoechea et al. [22] ont montré que le stress hydrique réduit le taux de mycorrhization. On sait que l'application d'un stress hydrique induit dans les racines la synthèse d'acide abscissique qui va provoquer la fermeture des stomates et réduire la photosynthèse. Il y en résulte une diminution du taux de mycorrhization car le champignon utilise pour son développement des substrats carbonés que lui procure la plante grâce à la photosynthèse. Le fort taux de colonisation des arbres fruitiers par *G. aggregatum* ne se traduit

pas toujours par une consommation en eau plus élevée dans les conditions de l'expérience. En effet, *B. aegyptiaca* qui est l'arbre fruitier le moins colonisé par *G. aggregatum* a une consommation en eau tout à fait comparable à *P. biglobosa* et *T. indica* mycorhizées. De plus, les plants mycorhizés de *Z. mauritiana* consomment plus d'eau que *P. biglobosa* et *T. indica* bien que ces trois espèces aient des taux de mycorrhization assez proches quel que soit le régime d'arrosage. Ces résultats ne sont pas en accord avec certains travaux qui montrent que la consommation en eau est d'autant plus importante que le taux de mycorrhization est élevé [23-25]. Par ailleurs, nous avons montré que, dans certains cas (*P. biglobosa* et *Z. mauritiana*), la mycorrhization augmente la surface foliaire et la consommation en eau quel que soit le régime d'arrosage.

Cependant, lorsqu'on compare les arbres fruitiers mycorhizés entre eux, on observe deux cas de figure :

- la surface foliaire de *P. biglobosa* est nettement supérieure à celle de *B. aegyptiaca* et *T. indica* mais ces trois arbres fruitiers ont la même consommation en eau ;

- les surfaces foliaires de *P. biglobosa* et *Z. mauritiana* sont comparables mais ces deux arbres diffèrent quant à leur consommation en eau.

Ces deux cas de figures suggèrent que la consommation en eau est indépendante de la surface foliaire. Ceci nous permet de penser à une forte régulation stomatique que nous n'avons pas mesurée. Cependant nos résultats sont en accord avec ceux de Ruiz-Lozano *et al.* [26] et Davies *et al.* [27].

Nos résultats indiquent également que la mycorhization des arbres fruitiers avec *G. aggregatum* n'améliore pas leur IRS. Il en va de même pour l'EUE qui ne varie pas chez les arbres fruitiers mycorhizés ou non et ceci quel que soit le régime d'arrosage. D'ailleurs, l'EUE n'est corrélée à aucune des variables mesurées (résultats non publiés). Cependant, la mesure de l'EUE a été approchée de manière intégrée dans le temps, ce qui ne rend pas forcément compte de la variabilité de ce paramètre au cours du temps. Une étude de la cinétique de l'EUE est à envisager à l'échelle instantanée en mesurant l'assimilation nette du CO₂. Dans notre expérience, l'hypothèse selon laquelle la mycorhization avec les champignons mycorhiziens à arbuscules augmentent la résistance au stress hydrique [24, 27, 28] n'est pas vérifiée. Cependant, certaines études montrent que les effets du stress hydrique sur l'EUE pourraient varier avec le champignon mycorhizien, la plante hôte, l'intensité et la durée d'exposition des plants au stress hydrique [26, 29, 30].

Chez les trois arbres fruitiers qui dépendent des mycorhizes, *G. aggregatum* a augmenté significativement la nutrition en N, P, K et Mg, et ce quel que soit le régime hydrique. Le régime de stress α , en général, diminué les concentrations en N, P, K et Mg des arbres fruitiers mycorhizés ou non. Cependant, l'accroissement des concentrations en N, P, K et Mg dans les tiges feuillées des plants de *Z. mauritiana* mycorhizés (*versus* les plants de *Z. mauritiana* non mycorhizés) en régime normal est respectivement de

l'ordre de 1,5 ; 1,1 ; 1,5 et 1,1 alors que celui des plants de *Z. mauritiana* mycorhizés en régime de stress est respectivement de l'ordre de 3,3 ; 6,2 ; 1,8 et 2,3. Ceci veut dire que, en valeur relative, la nutrition minérale des plants de *Z. mauritiana* mycorhizés, en particulier celle du phosphore, a été nettement améliorée en régime de stress hydrique. Pourtant, l'accroissement de la nutrition phosphatée des plants de *Z. mauritiana* mycorhizés est indépendant de l'EUE et de l'IRS. Nos résultats ne supporteraient pas l'hypothèse selon laquelle l'effet des mycorhizes sur la tolérance au stress hydrique est lié à une amélioration de la nutrition phosphatée [22, 27, 30, 31].

Conclusion

En conclusion, nos résultats indiquent que l'inoculation avec *G. aggregatum* stimule la croissance et la nutrition minérale des quatre arbres fruitiers qui en sont dépendants, même en situation de stress hydrique. Cependant, la mycorhization n'a pas amélioré l'EUE et l'IRS. Une étude sur la variabilité de la réponse à la tolérance au stress hydrique est à envisager avec différents champignons mycorhiziens et provenances des arbres fruitiers en mesurant dans le temps d'autres paramètres écophysologiques (conductance stomatique, transpiration, CO₂ échangé, teneur en proline, etc.) non mesurés dans le cadre de cette étude

Remerciements

Ce travail a été financé par la Fondation internationale pour la science à Stockholm (Suède), l'Académie africaine pour la science à Nairobi (Kenya) et l'Agence francophone pour l'enseignement supérieur et la recherche (AUF-UREF) dans le cadre d'une allocation de recherche octroyée à M. Guissou par le Fonds francophone de la recherche. Nous remercions le Dr Frédéric Do (IRD, Dakar au Sénégal) pour nous avoir permis de faire des mesures de surface foliaire dans son laboratoire.

Summary

The effects of inoculation with an arbuscular mycorrhizal (AM) fungus, *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske, on water stress tolerance in four fruit trees, *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Parikia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Tamarindus indica* L. and *Zizyphus mauritiana* Lam., was studied in a P-deficient soil (2.18 $\mu\text{g/g}$ P-Bray I). AM and non-AM pots were irrigated daily to field capacity during the first 4 weeks. Then half of the AM and non-AM pots of each species were maintained at field capacity and the second half subjected to water stress (soil moisture = 12 % of the field capacity). After 20 weeks of growth, the triple interaction (mycorrhization x water stress x fruit species) was significant ($p < 0.05$) only for mycorrhizal dependency (MD) and mineral nutrition variables. *Z. mauritiana*, *T. indica* and *P. biglobosa* had the highest root colonization by *G. aggregatum* and total dry mass thus increased significantly, irrespective of the watering regime. *G. aggregatum* poorly colonized and did not stimulate total dry mass in *B. aegyptiaca*. This fruit tree showed the lowest MD value (17%), while *Z. mauritiana* showed the highest MD value (70%). Water consumption of AM and non-AM fruit trees was independent of leaf area, irrespective of the watering regime. Mycorrhization did not improve the water stress response index (IRS) and water-use efficiency (EUE) in any of the fruit trees. N, P, K and Mg concentrations in shoots of AM-*Z. mauritiana* increased under water stressed conditions more than under well watered conditions without affecting IRS and EUE. These results showed that *G. aggregatum* stimulated growth and mineral nutrition of fruit trees but did not improve their stress tolerance.