

SYMBIOSE *FAIDHERBIA ALBIDA*-RHIZOBIUM

Etude en laboratoire des caractéristiques symbiotiques
et écophysiologicalues

par Didier LESUEUR, microbiologiste, CIRAD-Forêt
Clément Forkong NJITI, agroforestier, IRA
Mahamadi DIANDA, microbiologiste, IRBET
et Antoine GALIANA, microbiologiste, CIRAD-Forêt



Effet de l'inoculation avec trois souches de *Bradyrhizobium* sur la croissance de *Faidherbia albida*.

F*aidherbia albida*, comme 90 % des espèces appartenant à la sous-famille des *Mimosoideae*, est associé à des rhizobiums, bactéries symbiotiques du sol, au sein de nodules racinaires qui sont le siège de l'activité fixatrice d'azote. Cette aptitude à fixer l'azote atmosphérique permet à cette espèce de croître sur des sols pauvres déficients en azote combiné. NDOYE *et al.* (1995) ont ainsi montré par la méthode de dilution isotopique, après marquage au ^{15}N , que 45 % de l'azote total de jeunes plantes entières provenait de la fixation biologique de l'azote atmosphérique chez *Faidherbia albida*. Cependant, comme pour un certain nombre de légumineuses forestières tropicales, on manque de données précises sur les relations symbiotiques de cette espèce vis-à-vis de son partenaire microbien, que ce soit en termes de nodulation ou d'activité fixatrice d'azote. De telles informations sont pourtant indispensables pour pouvoir sélectionner des souches de rhizobium très effectives avec la plante-hôte qui, une fois inoculées au champ, amélioreront significativement sa croissance.

ÉTAT DES CONNAISSANCES

- **D'après la littérature, *F. albida* n'est nodulé que par *Bradyrhizobium***

DREYFUS et DOMMERGUES (1981) ont, les premiers, classé les acacias en trois groupes en fonction de leur association symbiotique avec les deux genres de rhizobium connus formant des nodules racinaires chez les Légumineuses : *Rhizobium* (*stricto sensu*) et/ou *Bradyrhizobium*.

- Le groupe 1 comprend les espèces *F. albida*, *A. holosericea*, *A. linaroides*, *A. mearnsii* et *A. decurrens* qui sont nodulées de façon effective (c'est-à-dire formation de nodules fixateurs d'azote efficaces) avec le genre *Bradyrhizobium* exclusivement.

- Le groupe 2, les espèces *A. nilotica*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *A. farnesiana*, nodulées avec le genre *Rhizobium* exclusivement.

- Le groupe 3, *A. seyal* et *A. bivenosa*, nodulées indifféremment avec le genre *Bradyrhizobium* ou le genre *Rhizobium*.

Entre autres critères de différenciation et schématiquement, les deux genres de rhizobium se distinguent par leur vitesse de croissance en culture pure, le genre *Rhizobium* regroupant les rhizobiums à croissance rapide, le genre *Bradyrhizobium*, les rhizobiums à croissance lente. Les bactéries du genre *Rhizobium*, représentées par une dizaine d'espèces bien différenciées, sont en général assez spécifiques vis-à-vis de leur plante-hôte associée tandis que les *Bradyrhizobium*, d'origine tropicale essentiellement, sont peu spécifiques et peuvent noduler un très grand nombre d'espèces. A l'exception des souches spécifiques de *B. japonicum* et *B. elkanii*

nodulant le soja, toutes les autres souches de *Bradyrhizobium* sont réunies au sein du groupe indifférencié « Cowpea » et présentent un spectre d'hôte très large. D'ailleurs, plusieurs études taxonomiques en cours utilisant des méthodes de caractérisation moléculaire ont modifié l'ancienne classification des espèces de rhizobiums basée sur leur spectre d'hôte.

- **La nodulation est plus ou moins efficace suivant la provenance des arbres**

Tout comme le partenaire microbien, la plante-hôte influence également l'effectivité de la symbiose légumineuse-rhizobium. Ainsi plusieurs auteurs ont montré que la nodulation et l'activité fixatrice d'azote de plusieurs espèces de Légumineuses forestières variaient beaucoup suivant la provenance ou le génotype de la plante-hôte (SANGINGA *et al.*, 1990 ; AWONAIKE *et al.*, 1992 ; SUN *et al.*, 1992 ; KWESIGA, 1994 ; LIYANAGE *et al.*, 1994 ; WANYANCHA *et al.*, 1994). Concernant *F. albida*, les travaux qui ont été effectués jusqu'à maintenant semblent indiquer que la croissance et la fructification, mais aussi des critères plus symbiotiques comme la nodulation et la fixation biologique de l'azote, peuvent varier très significativement suivant l'origine de la provenance de la plante-hôte (SNIETKO, 1987 ; SNIETKO, STEWART, 1989 ; SANGINGA *et al.*, 1990 ; WANYANCHA *et al.*, 1994). Reste à savoir comment s'exprime cette variabilité génétique de la plante-hôte associée ou non avec rhizobium, vis-à-vis de facteurs limitants du sol qui doivent être impérativement pris en compte lorsque l'on souhaite optimiser dans des conditions réelles la nodulation et la fixation de l'azote par des Légumineuses forestières (BORDELEAU, PRÉVOST, 1994).

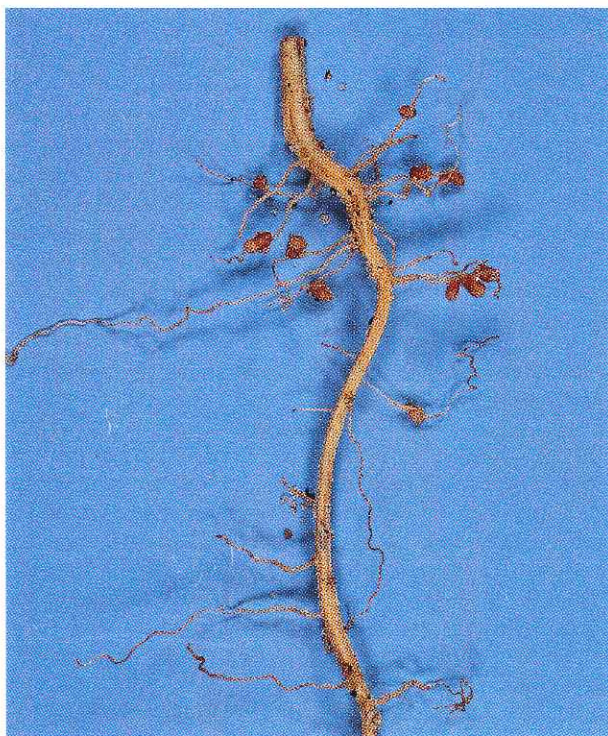
OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

La présente étude a pour but de préciser les facteurs permettant d'optimiser la symbiose *F. albida*-rhizobium en répondant à trois objectifs :

- **Sélectionner les souches de rhizobium les plus efficaces...**

Il s'agit de déterminer le groupe d'inoculation croisé (c'est-à-dire le groupe d'espèces nodulées de

façon effective par les mêmes souches de rhizobium) auquel appartient *F. albida* et mieux caractériser sa spécificité, afin de sélectionner les souches de rhizobium les plus efficaces possibles susceptibles d'être utilisées comme inoculum bactérien en pépinière forestière. Pour cela, la spécificité de *F. albida* vis-à-vis de différentes souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium* de différentes origines sera compa-



rée à celle d'autres espèces de Légumineuses dans le cadre d'un spectre d'hôte de souches. La spécificité rhizobienne définie en termes d'infectivité des souches (soit leur aptitude à former des nodosités) et d'effectivité (aptitude des souches à fixer l'azote au sein des nodosités) sera analysée en testant de façon plus précise l'effet de l'inoculation d'autres souches sélectionnées sur la croissance et la fixation d'azote chez *F. albida*.

On déterminera ensuite les provenances de *F. albida* qui ont la meilleure aptitude à fixer l'azote.

Enfin, on précisera l'effet de facteurs limitants majeurs du sol, comme le pH acide (en présence ou non de fortes concentrations d'aluminium) ou la carence en fer, sur l'aptitude de *F. albida* à fixer l'azote en étudiant plus particulièrement les interactions entre ces facteurs et plusieurs provenances de la plante-hôte.

◀ Système racinaire de *Faidherbia albida* nodulé par rhizobium.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

■ Spectre d'hôte de différentes souches de rhizobium vis-à-vis de *F. albida* et de dix autres espèces de Légumineuses

• Origine des rhizobiums et des Légumineuses

Le spectre d'hôte de neuf souches de *Bradyrhizobium*, ORS800, CB756, ORS117, Aust13c, Aust23c, AG3, PBG3, BayelR, et TAL72 et de quatre souches de *Rhizobium*, TAL582, ORS915, PJ12 et TAL1405, provenant de différentes origines géographiques et isolées chez différentes espèces (cf. tableau I), a été déterminé vis-à-vis de *F. albida* et de dix autres espèces de Légumineuses. Ces espèces et les provenances utilisées sont les suivantes :

- *F. albida* : provenance Bellokho-Sénégal, lot CIRAD-Forêt n° 86/6237N et provenance Gossos-Sénégal, lot CIRAD-Forêt n° 87/7508N ;
- *Acacia polyacantha* : Mouda-Cameroun, lot CIRAD-Forêt n° 86/5909N ;
- *Acacia senegal* : Diamo-Sénégal, lot CIRAD-Forêt n° 80/3249N ;
- *Acacia nilotica* : Bandia-Sénégal, lot CIRAD-Forêt n° 89/8460N ;

- *Acacia holosericea* : Maroua-Cameroun, lot CIRAD-Forêt n° 89/5906N ;
- *Acacia mangium* : Rex Range-Australie, lot CIRAD-Forêt n° 83/4136N ;
- *Acacia auriculiformis* : Denpelli-Australie, lot CIRAD-Forêt n° 84/4594N ;
- *Macroptilium atropurpureum* Urb. cv. Siratro, lot ORSTOM ;
- *Leucaena leucocephala* : Davao-Philippines, lot CIRAD-Forêt n° 79/2348N ;
- *Prosopis juliflora* : Gamborungala-Nigeria, lot CIRAD-Forêt n° 85/5482N ;
- *Sesbania rostrata* : Dakar-Sénégal, lot ORSTOM.

• Préparation des graines, semis et inoculation

Les graines de *F. albida*, *A. nilotica*, *A. mangium*, *A. auriculiformis*, *M. atropurpureum*, *L. leucocephala*, *P. juliflora* et *S. rostrata* ont été prétraitées par immersion dans l'acide sulfurique concentré (95 %) pendant 5 à 60 minutes selon l'espèce considérée (WITHINGTON, 1986) avant rinçage abondant sous l'eau du robinet et imbibition dans l'eau pendant six heures. Les graines

TABLEAU I
Origine des souches de *Bradyrhizobium* et de *Rhizobium* utilisées dans cette étude

N° de souche ^a	Plante-hôte	Pays d'origine	Références ^b
ORS800	<i>Acacia holosericea</i>	Sénégal	1
Aust13c	<i>Acacia mangium</i>	Australie	2
Aust23c	<i>Acacia mangium</i>	Australie	2
PBG3	<i>Acacia mangium</i>	Côte d'Ivoire	2
AG3	<i>Acacia mangium</i>	Côte d'Ivoire	2
BayelR	<i>Acacia mangium</i>	Sénégal	2
ORS915 *	<i>Acacia senegal</i>	Sénégal	1
TAL72	<i>Albizia falcataria</i>	Mexique	3
ORS117	<i>Faidherbia albida</i>	Sénégal	4
TAL1405 *	<i>Leucaena leucocephala</i>	Inconnu	3
TAL582 *	<i>Leucaena leucocephala</i>	Australie	3
CB756	<i>Macrotyloma africanum</i>	Zimbabwe	3
PJ12 *	<i>Prosopis juliflora</i>	Sénégal	5

^a Les quatre souches marquées d'une astérisque appartiennent au genre *Rhizobium sensu stricto*, les huit autres souches appartiennent au genre *Bradyrhizobium*.

^b 1 : DREYFUS B. (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération-Dakar), com. pers. ; 2 : GALIANA, 1990 ; 3 : HALLIDAY, SOMASEGARAN, 1984 ; 4 : DUPUY, DREYFUS, 1992 ; 5 : DIAGNE O. (Institut Sénégalais de Recherche Agronomique-Dakar), com. pers.

d'*A. polyacantha*, d'*A. senegal* et d'*A. holosericea* ont été prétraitées par trempage dans l'eau bouillante avant imbibition dans l'eau pendant six heures.

Les plantes ont été cultivées dans des pots en serre ou dans des tubes placés en chambre de culture selon l'espèce considérée. Seul *F. albida* a été cultivé à la fois dans des pots et dans des tubes (les souches ORS800, CB756, TAL582, ORS915 et PJ12 ont été inoculées à des plantes de la provenance Gossos cultivées en pots tandis que les souches Aust13c, Aust23c, AG3, PBG3, Baye IR, TAL72, TAL582 et ORS915 ont été inoculées à des plantes de la provenance Bellokho cultivées *in vitro*). En ce qui concerne les plantes cultivées en pots, les germinations de *F. albida*, *A. polyacantha*, *A. senegal*, *A. nilotica*, *A. holosericea* ont été transplantées huit à quinze jours après le prétraitement des graines dans des pots en plastique de 400 cm³ de type jarres de Leonard (1943), contenant un mélange de perlite et de vermiculite en volumes égaux. Les plantes ont été alimentées une fois par semaine à raison de 100 ml de solution minérale sans azote de Broughton et Dilworth (1971), diluée deux fois pendant les quatre premières semaines de croissance des plantes, non diluée ensuite. Six plantes ont été inoculées par souche de rhizobium et par espèce. L'infectivité et l'effectivité des différentes souches de rhizobium ont été déterminées après deux mois de croissance en serre sauf chez *A. holosericea* où les mesures ont été effectuées après douze mois de croissance. Quant aux plantes cultivées en tubes, les graines de *F. albida*, *A. mangium*, *A. auriculiformis*, *M. atropurpureum*, *L. leucocephala*, *P. juliflora* et *S. rostrata* ont été mises à germer en boîtes de Petri sur eau gélosée stérile, puis transplantées *in vitro*

huit jours à quinze jours après le prétraitement en conditions de culture aseptiques (GALIANA *et al.*, 1990) sur milieu minéral sans azote de Broughton et Dilworth dilué deux fois. Cinq plantes ont été inoculées par souche de rhizobium et par espèce. L'infectivité et l'effectivité des différentes souches de rhizobium vis-à-vis des espèces testées *in vitro* ont été déterminées après cinq mois de croissance des plantes dans les tubes. Les plantes-témoins non inoculées ont été cultivées sur milieu sans azote pendant la même période et dans les mêmes conditions de culture.

• Mesure de la fixation d'azote

Les mêmes paramètres ont été déterminés sur tous les plants : l'activité réductrice de l'acétylène (ARA) des plantes nodulées estimant l'activité enzymatique de la nitrogénase, et donc leur activité fixatrice d'azote, a été mesurée par chromatographie en phase gazeuse selon la méthode de HARDY *et al.* (1968). Les parties aériennes des plantes, les racines et les nodules détachés ont été mis à sécher à l'étuve pendant 48 heures à 60 °C avant détermination de leurs matières sèches respectives. La quantité d'azote total contenue dans les parties aériennes a été déterminée par la méthode Kjeldahl (BREMNER, MULVANEY, 1982). La quantité d'azote total fixé a été mesurée en soustrayant la quantité d'azote total contenu dans les parties aériennes des plantes-témoins non inoculées de celle des plantes inoculées avec les différentes souches. Les différents paramètres mesurés ont été soumis à une analyse de variance à un facteur et les moyennes des différents traitements ont été classées en groupes homogènes avec le test de Newman and Keuls (DAGNÉLIE, 1969).

■ **Effet combiné de l'acidité (pH 4,5) et de l'aluminium ($AlCl_3$) sur la symbiose *F. albida* - *Bradyrhizobium***

• **Origine des *F. albida*, traitement des graines et culture**

Nous avons étudié cinq provenances de *F. albida*, toutes originaires d'Afrique :

- Kongoussi-Burkina Faso, lot CIRAD-Forêt n° 91/9147N ;
- Katima-Afrique du Sud, lot CIRAD-Forêt n° 90/9066N ;
- Bignona-Sénégal, lot CIRAD-Forêt n° 86/6676N ;
- Sarro-Mali, lot CIRAD-Forêt n° 86/5841N ;
- Matameye-Niger, lot CIRAD-Forêt n° 86/5838N.

Les graines de chacune de ces provenances ont été scarifiées dans de l'acide sulfurique concentré (95 %) pendant 20 minutes. Après plusieurs rinçages avec de l'eau du robinet, elles ont été semées en serre dans un mélange de perlite et de vermiculite. Le dispositif utilisé est un système de culture hydroponique. Il est constitué de trois pots en plastique superposés : le gobelet supérieur qui contient la solution nutritive des plantes (250 ml), le vase intermédiaire dans lequel est déposé le gobelet, dont le rôle est de créer l'obscurité au niveau des racines des plantes, et le vase inférieur rempli de sable qui stabilise le dispositif. La plante est maintenue à la surface de la solution nutritive grâce à un flotteur en polystyrène (plaque de 3 cm de côté) dans lequel elle est insérée. Un couvercle en carton est placé sur le gobelet afin de compléter l'obscurité et d'éviter la formation d'algues.

• **Solution nutritive, pH, doses d'aluminium, inoculation et mesures**

Pour chaque provenance, nous avons étudié :

- La nodulation et la croissance des plantes à pH 6,8 et à pH 4,5.

- La nodulation et la croissance des plantes en présence de 0, 30 et 100 μM d' $AlCl_3$, le tout à pH 4,5.

Les jeunes plantes sont mises en place dans de la solution nutritive de Broughton et Dilworth (1971) entre le 7^e et le 10^e jour après semis, à raison de deux plantes par pot. Elles sont inoculées avec 200 μl d'une culture en YEM de la souche de *Bradyrhizobium* BayelR âgée de sept jours, contenant 10^9 bactéries ml^{-1} . La solution nutritive est renouvelée toutes les semaines, ainsi que l'inoculation afin de maintenir le plus longtemps possible le milieu au pH initial. Après trois mois de culture en serre, les plantes ont été récoltées afin de mesurer les biomasses aériennes, racinaires et de nodules (étuve à 60 °C pendant 72 heures), le nombre de nodules et la teneur en azote total dans les parties aériennes par la méthode de Kjeldhal.

■ **Influence du fer sur la nodulation et la fixation d'azote de deux provenances de *F. albida***

Au cours de cette expérience, nous avons testé deux provenances de *F. albida* (Bignona-Sénégal et Kongoussi-Burkina Faso). Les graines ont été scarifiées, mises à germer et cultivées suivant la même procédure que celle décrite lors de l'expérience précédente. Pour chaque provenance, nous avons cultivé douze plantes dans de la solution complète de Broughton et Dilworth (1971), et douze autres plantes dans de la solution nutritive dépourvue de citrate de fer. Les plantes ont été inoculées avec la souche de *Bradyrhizobium* BayelR comme lors de l'expérience précédente. Après trois mois de culture en serre, les plantes ont été récoltées afin de mesurer les biomasses aériennes, racinaires et de nodules (étuve à 60 °C pendant 72 heures), la teneur en chlorophylle foliaire par la technique de Hiscox, Israelstam (1979) et la teneur en azote total dans les parties aériennes par la méthode de Kjeldhal.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

■ **Spectre d'hôte de différentes souches de rhizobium vis-à-vis de *F. albida* et de dix autres espèces de Légumineuses**

• ***F. albida* est nodulé par des souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium*...**

Le tableau II représentant le spectre d'hôte de différentes souches de rhizobium montre que toutes les souches de *Bradyrhizobium* testées dans notre étude

sont infectives (c'est-à-dire forment des nodules racinaires) et effectives (fixent l'azote) vis-à-vis de *F. albida*, des six espèces d'*Acacia* testées et de *Macroptilium atropurpureum*. L'effectivité de ces souches de *Bradyrhizobium* varie cependant selon l'espèce considérée. Ainsi, chez *F. albida*, trois souches de *Bradyrhizobium* sur huit, ORS800, CB756 et BayelR, forment des nodules effectifs tandis que les cinq autres forment des nodules peu effectifs. En d'autres termes, toutes les souches de

TABLEAU II
Spectre d'hôtes de différentes souches de rhizobium
vis-à-vis de *F. albida* et d'autres Légumineuses arborées

Souche de rhizobium	<i>Bradyrhizobium</i>									<i>Rhizobium</i>			
	ORS800	CB756	ORS117	Aust13c	Aust23c	AG3	PBG3	BayelR	TAL72	TAL582	ORS915	PJ12	TAL1405
Plante-hôte testée													
<i>Faidherbia albida</i>	E	E	nd	e	e	e	e	E	e	E	E	E	I
<i>Acacia polyacantha</i>	e	e	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	e	e	e	nd
<i>Acacia senegal</i>	e	e	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	e	e	0	nd
<i>Acacia nilotica</i>	e	e	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	0	0	0	nd
<i>Acacia holosericea</i>	E	E	e	0	nd	nd	nd	nd	nd	E	E	E	nd
<i>Acacia mangium</i>	e	e	nd	E	E	E	E	E	E	nd	nd	I	I
<i>Acacia auriculiformis</i>	E	E	nd	E	E	E	E	E	E	nd	nd	I	I
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	E	E	nd	E	E	E	E	E	E	nd	nd	I	I
<i>Leucaena leucocephala</i>	I	I	nd	I	I	I	I	I	I	nd	nd	E	E
<i>Prosopis juliflora</i>	0	0	nd	0	0	0	0	0	0	nd	nd	E	0
<i>Sesbania rostrata</i>	0	0	nd	0	0	0	0	0	0	nd	nd	0	0

E : Nodules effectifs (c'est-à-dire formés par des souches ayant un effet positif significatif sur la croissance en biomasse des plantes par rapport aux plantes-témoins non inoculées).
e : Nodules peu effectifs (c'est-à-dire formés par des souches n'ayant pas d'effet positif significatif sur la croissance en biomasse des plantes mais dont l'activité fixatrice d'azote mesurée par l'ARA est significative).
I : Nodules ineffectifs.
0 : Absence de nodules.
nd : non déterminé.

Bradyrhizobium forment des nodules fixateurs d'azote, comme l'atteste la mesure d'une activité réductrice de l'acétylène (ARA) (résultats non détaillés), mais trois souches sur huit seulement ont un effet positif sur la croissance des plants par rapport aux plants témoins non inoculés à ce stade de leur développement, soit deux ou cinq mois après la germination. A l'inverse, chez *A. mangium*, les souches ORS800 et CB756 sont peu effectives tandis que les six autres sont effectives. *F. albida*, comme *A. holosericea*, est nodulé indifféremment par des souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium* aux effectivités variables. *Acacia polyacantha* et *A. senegal* sont également nodulés par les deux genres de rhizobium mais les souches testées restent peu effectives. Cependant, la courte durée de l'expérience est peut-être insuffisante chez ces deux dernières espèces, où les plantes ont

été récoltées deux mois après l'inoculation, pour que les souches expriment au mieux leurs potentialités en particulier chez *A. polyacantha* où les souches CB756 et PJ12 sont beaucoup plus infectives que les autres. *Acacia nilotica* reste faiblement nodulé par des souches de *Bradyrhizobium* peu effectives.

• ... Contrairement à d'autres Légumineuses

Par contre, aucune des souches de *Bradyrhizobium* testées n'est effective vis-à-vis des trois autres espèces étudiées : *Leucaena leucocephala*, *Prosopis juliflora* et *Sesbania rostrata*. Ces dernières espèces peuvent être considérées comme spécifiques puisqu'aucune souche de *Rhizobium*, ou au maximum deux, ne les nodule, ces souches ayant de plus été isolées chez *P. juliflora* ou *L. leucocephala*. Notons cependant que



Spectre d'hôte de rhizobium vis-à-vis de six Légumineuses, dont *Faidherbia albida*.

toutes les souches de *Bradyrhizobium* testées forment des nodules ineffectifs sur *Leucaena leucocephala*.

Aucune des souches de *Rhizobium* testées, à croissance rapide, ne forme de nodules efficients chez *A. nilotica*, *A. mangium*, *A. auriculiformis* et *M. atropurpureum*, espèces qui à l'inverse étaient nodulées de façon effective par toutes les souches de *Bradyrhizobium*. Ajoutons ici que *Macroptilium atropurpureum* est une espèce herbacée de référence utilisée pour caractériser les souches de rhizobium. Elle est connue pour être nodulée exclusivement par des souches de *Bradyrhizobium* du groupe Cowpea, auquel appartiennent toutes les souches testées dans notre étude. Enfin, notons qu'aucune souche de *Rhizobium* ou de *Bradyrhizobium* ne nodule *Sesbania rostrata*.

• **Un essai de classification des Légumineuses suivant leur spécificité vis-à-vis des rhizobiums**

Les résultats du spectre d'hôte des treize souches testées montrent donc que *F. albida* et les dix autres espèces de Légumineuses étudiées peuvent être regroupées en quatre catégories distinctes en fonction de leur spécificité vis-à-vis de rhizobium :

- La première catégorie comprend les espèces non spécifiques avec *F. albida*, *A. polyacantha*, *A. senegal* et *A. holosericea* puisqu'elles sont nodulées indifféremment par des souches de *Bradyrhizobium* et de *Rhizobium* aux effectivités variables.
- *A. auriculiformis*, *A. nilotica* et *M. atropurpureum* peuvent être considérés comme des plantes-hôtes peu spécifiques puisqu'elles nodulent et fixent autant d'azote avec toutes les souches de *Bradyrhizobium* testées. En revanche, les souches de *Rhizobium* ne forment pas de nodules efficients chez ces espèces.
- *A. mangium*, nodulé par des *Bradyrhizobium* exclusivement, peut être considéré comme une plante-hôte spécifique puisque l'inféctivité et l'effectivité des différentes souches testées varient fortement.
- Enfin, *Leucaena leucocephala*, *Prosopis juliflora* et *Sesbania rostrata* sont des espèces très spécifiques, nodulées par un nombre restreint de souches de *Rhizobium*.

■ **Infectivité et effectivité de différentes souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium* vis-à-vis de *F. albida***

Les résultats reportés dans le tableau III montrent que toutes les souches de *Bradyrhizobium* (ORS800 et CB756) et de *Rhizobium* (ORS915, PJ12 et TAL582) utilisées forment des nodules efficients chez *F. albida* après deux mois de croissance des plantes dans les pots, les plantes inoculées ayant un poids sec de par-

TABLEAU III
Effet de l'inoculation de *F. albida* avec différentes souches de rhizobium sur la croissance, la nodulation et la fixation d'azote

Souche	Poids sec des parties aériennes (mg/plante)	Azote total fixé (mg/plante)	Nombre de nodules par plante	Poids sec de nodules (mg/plante)	Activité réductrice de l'acétylène (nmol/h/plant)
ORS800	172,1a	1,4a	9,7a	3,5a	67,4a
CB756	157,4a	0,8a	2,2a	2,8a	30,1a
ORS915	156,7a	0,4a	1,7a	1,8a	24,1a
PJ12	151,8a	0,5a	5,2a	2,3a	7,4a
TAL582	144,5a	0a	3,8a	5,0a	44,1a
Témoin non inoculé	99,9b	—	0	—	—

Dans chaque colonne, les valeurs (moyennes de six répétitions mesurées sur des plants de deux mois cultivés en serres) suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test de Newman et Keuls, P < 0,05).



Effet de l'inoculation avec trois souches de *Rhizobium* sur la croissance de *Faidherbia albida*.

ties aériennes 45 à 72 % supérieur selon les souches à celui des plantes-témoins non inoculées (significatif à $P < 0,05$). Aucune différence significative entre les souches n'est perceptible tant au niveau de leur effet sur la croissance des plants qu'au niveau du nombre et du poids sec de nodules formés bien que la nodulation varie fortement d'une souche à l'autre. Cette absence de différence significative au niveau de la nodulation est due à l'importante variabilité observée entre les

plantes inoculées au sein d'un même traitement souche et donc à la variabilité génétique du matériel végétal. Il en est de même pour l'activité réductrice de l'acétylène qui ne peut être appréciée que de façon qualitative en raison de sa valeur instantanée contrairement à la quantité d'azote total fixée qui est une valeur cumulative. La quantité d'azote total fixée ne varie pas non plus de façon significative en fonction de la souche de rhizobium utilisée après deux mois de croissance des plantes.

■ Effet combiné de l'acidité (pH 4,5) et de l'aluminium ($AlCl_3$) sur la symbiose *F. albida* - *Bradyrhizobium*

• L'acidité favorise la nodulation de *F. albida*

Comme le montre les résultats du tableau IV, on constate que la croissance des différentes provenances de *F. albida* n'est pas affectée par l'acidité du milieu de culture. De même, bien que l'on observe des différences de croissance entre les provenances testées, l'analyse statistique montre que les biomasses aériennes et racinaires produites par chacune des cinq provenances testées ne diffèrent pas significativement entre elles (Test de Newman et Keuls, $P < 0,05$). En ce qui concerne la nodulation, on s'aperçoit que l'acidité du milieu favorise la nodulation de *F. albida* puisque le nombre et la biomasse de nodules par plante sont significativement plus élevés à pH 4,5 qu'à pH 6,8. Cette plus forte nodulation se traduit par des teneurs en azote total plus élevées dans les parties aériennes des plantes cultivées dans un pH acide que celles obtenues chez les plantes cultivées à pH neutre. Lorsque l'on compare la nodulation des provenances entre

TABLEAU IV
Influence du pH sur la symbiose *F. albida* - *Bradyrhizobium* (souche BayeiR) après trois mois de culture hydroponique en serre

Provenance	Poids sec des parties aériennes (g/plante)		Poids sec des parties racinaires (g/plante)		Nombre de nodules (nodule/plante)		Poids sec de nodules (mg/plante)		Teneur en azote total des parties aériennes (mg/plante)	
	pH 6,8	pH 4,5	pH 6,8	pH 4,5	pH 6,8	pH 4,5	pH 6,8	pH 4,5	pH 6,8	pH 4,5
Bignona	0,25a	0,43a	0,10a	0,15a	7c	81a	5,4c	52,4a	4,95b	6,60b
Sarro	0,29a	0,32a	0,15a	0,17a	13b	62a	17,1a	37,9b	4,53cd	5,61c
Kongoussi	0,27a	0,40a	0,17a	0,22a	22a	83a	14,0b	53,8a	4,37d	7,20a
Matameye	0,32a	0,32a	0,15a	0,16a	12b	68a	12,9b	35,5c	4,63c	5,66c
Katima	0,52a	0,56a	0,23a	0,23a	3c	29b	3,6c	38,2b	5,38a	7,27a
Moyenne	0,33A	0,41A	0,16A	0,19A	12B	65A	21,4B	43,6A	4,77B	6,47A

Pour chaque paramètre étudié, toutes les valeurs (moyenne de 12 répétitions) situées dans une même colonne ont été analysées séparément au niveau statistique afin de mettre en évidence un éventuel « effet provenance ». Les valeurs suivies par la même lettre minuscule ne diffèrent pas significativement (test de Newman et Keuls, $P < 0,05$). Concernant un « effet pH » sur chaque paramètre mesuré, les moyennes des provenances testées (dernière ligne horizontale) suivies par la même lettre majuscule ne diffèrent pas significativement (test de Newman et Keuls, $P < 0,05$).

elles, on remarque que l'aptitude à noduler chez la provenance Katima est significativement plus faible que celle des autres provenances testées. Cette constatation est d'autant plus intéressante que ce sont les plantes de cette même provenance qui produisent la plus forte biomasse, que ce soit à pH 6,8 ou à pH 4,5. De tels résultats semblent mettre en évidence une plus grande vigueur de croissance chez cette provenance d'Afrique du Sud par rapport aux autres provenances d'Afrique de l'Ouest. WANYANCHA *et al.* (1994) ont également constaté qu'après 42 mois de plantation, les provenances d'Afrique du Sud et d'Afrique de l'Est avaient une meilleure croissance que celles d'Afrique de l'Ouest. Cependant, il semble falloir nuancer quelque peu la supériorité de ces provenances vis-à-vis de provenances telles que Bignona et Kongoussi originaires respectivement du Burkina Faso et du Sénégal car, lors d'essais effectués en conditions réelles au Burkina Faso, les provenances sud-africaines ont eu une meilleure croissance que les autres provenances au cours des trois années qui ont suivi la plantation. Mais cette différence de croissance s'est estompée progressivement dans le temps au profit des provenances locales, comme Kongoussi ou Bignona, sans que l'on puisse avancer une quelconque explication à ce phénomène (M. DIANDA, résultats non publiés). Aux vues de tous nos résultats, on pourrait émettre l'hypothèse que les provenances Kongoussi et Bignona seraient mieux adaptées aux conditions de sol acide que la provenance Katima, surtout en ce qui concerne la nodulation. Une mauvaise nodulation pourrait s'avérer être insuffisante au fur et à mesure que l'arbre croît, ce qui aurait pour conséquence de réduire fortement le développement de ce dernier au cours du temps*.

- **L'aluminium n'inhibe pas la croissance et la nodulation de *F. albida***

Nous n'avons observé aucun effet inhibiteur de l'aluminium sur la croissance et la nodulation de *F. albida* (résultats non présentés). Toutes les provenances testées croissent et nodulent aussi bien en présence de 30 ou 100 μM d' AlCl_3 qu'en l'absence de ce dernier, ce qui confirme la parfaite adaptation de la symbiose *F. albida*-rhizobium aux fortes concentrations en aluminium, et ce quelles que soient les provenances.

* Ndlr. Cependant d'autres explications peuvent être proposées. Il est possible que les provenances australes développent un enracinement superficiel qui leur permettent de démarrer plus vite en utilisant l'eau de pluie, alors que les provenances soudanaises ou sahéniennes développeraient un enracinement profond, leur donnant l'avantage dès qu'elles ont atteint la nappe phréatique (voir également articles de ROUPSARD *et al.*, de BASTIDE et DIALLO et de HARMAND *et al.* dans le même recueil).

Enfin, il est intéressant de comparer le comportement de la symbiose *F. albida*-rhizobium avec celui de la symbiose *Acacia mangium*-*Bradyrhizobium* vis-à-vis de l'acidité du milieu associée ou non à un problème de toxicité aluminique. En effet, chez cette symbiose, LESUEUR *et al.* (1993) ont montré qu'un pH très acide (pH 4,5) favorisait très nettement la croissance et la nodulation des différentes provenances d'*A. mangium*. Il est connu des forestiers qu'*A. mangium* est une espèce de choix pour réaliser des plantations dans des sols marginaux acides en zone tropicale humide, mais ASHWAT *et al.* (1990) ont montré que la tolérance de différentes espèces d'acacia (vingt espèces y compris *A. mangium*) à l'acidité variait suivant que la plante était fertilisée avec de l'azote combiné ou qu'elle recevait l'azote de la fixation biologique. Les travaux de LESUEUR *et al.* (1993) ont montré que la symbiose *A. mangium*-*Bradyrhizobium* dans son entier était naturellement adaptée à ce type de sol, à condition d'inoculer la plante-hôte avec une souche adéquate de *Bradyrhizobium*, mais nous reviendrons sur cet aspect du choix du partenaire microbien dans la conclusion de notre article. En ce qui concerne *F. albida*, nos résultats nous ont permis d'aboutir aux mêmes conclusions, bien que la croissance de *F. albida* n'ait pas été significativement stimulée par l'acidité du sol comme dans le cas d'*A. mangium*. Malgré tout, la symbiose *F. albida*-rhizobium est naturellement adaptée aux conditions de sol acide, et son indifférence vis-à-vis de fortes concentrations d'aluminium ne fait que renforcer cette affirmation.

- **Influence du fer sur la nodulation et la fixation d'azote de deux provenances de *F. albida***

- **La carence en fer diminue la croissance et la nodulation de *F. albida***

L'ensemble des résultats présentés dans le tableau V montre que, contrairement à ce que nous avons vu avec l'acidité, la carence en fer dans le milieu de culture affecte significativement la croissance et la nodulation de *F. albida*. C'est ainsi que la biomasse aérienne et la teneur en chlorophylle foliaire des deux provenances testées sont réduites de plus de la moitié lorsque la plante est cultivée en absence de fer. En revanche, la biomasse de racines n'est pas significativement réduite dans un milieu carencé en fer. En ce qui concerne la nodulation, on note la présence de nodules sur les racines des plantes cultivées en l'absence de fer, mais la biomasse de nodules chez ces plantes est réduite de 60 % par rapport aux valeurs obtenues chez les plantes cultivées dans la solution nutritive complète. La teneur en azote total dans les

TABLEAU V
Influence du fer sur la symbiose *F. albida* - *Bradyrhizobium* (souche BayelR)
après trois mois de culture hydroponique en serre

Provenance	Poids sec des parties aériennes (g/plante)		Poids sec des parties racinaires (g/plante)		Poids sec de nodules (mg/plante)		Teneur en chlorophylle foliaire (mg/g de poids frais)		Teneur en azote total des parties aériennes (mg/plante)	
	- fer	+ fer	- fer	+ fer	- fer	+ fer	- fer	+ fer	- fer	+ fer
Bignona	0,34a	0,70a	0,19a	0,28a	51,1a	107,8a	0,79b	1,80b	4,15a	17,10a
Kongoussi	0,18b	0,37b	0,11a	0,24a	23,2b	77,6b	1,05a	2,06a	2,93b	8,50b
Moyenne	0,26B	0,54A	0,15A	0,26A	37,2B	92,7A	0,92B	1,93A	3,54B	12,80A

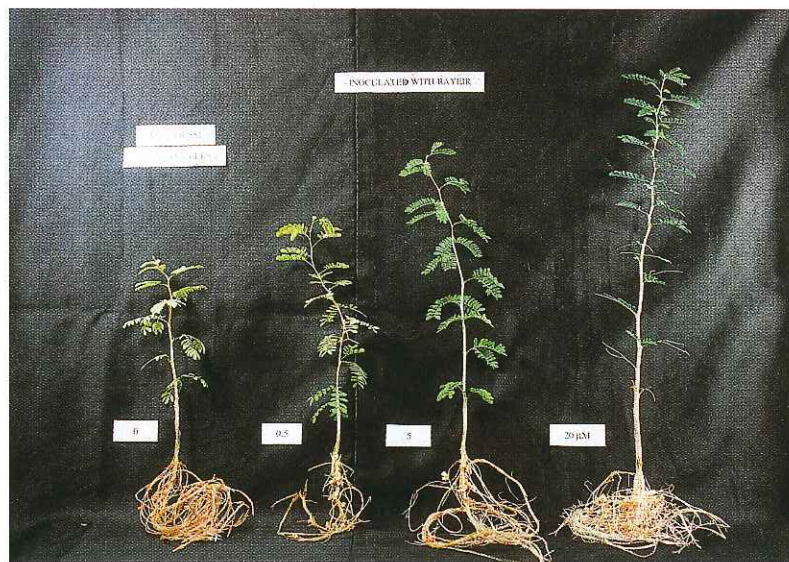
Pour chaque paramètre étudié, toutes les valeurs (moyenne de 12 répétitions) situées dans une même colonne ont été statistiquement analysées séparément afin de mettre en évidence un éventuel « effet provenance ». Les valeurs suivies par la même lettre minuscule ne diffèrent pas significativement (test de Newman et Keuls, $P < 0,05$). Concernant un « effet fer » sur chaque paramètre mesuré, les moyennes des provenances testées (dernière ligne horizontale) suivies par la même lettre majuscule ne diffèrent pas significativement (test de Newman et Keuls, $P < 0,05$).

parties aériennes est également très sévèrement réduite (72 %) par la carence en fer dans le milieu de culture.

En ce qui concerne le comportement des deux provenances testées dans la solution minérale complète, on note que la provenance sénégalaise Bignona a globalement une meilleure croissance que la provenance Kongoussi du Burkina Faso même si cette dernière a des teneurs en chlorophylle foliaire supérieures à celles de Bignona. En absence de fer, cette supériorité de Bignona sur Kongoussi est toujours significativement existante, mais elle est moins marquée que dans les conditions non limitantes en fer. Si l'on prend l'exemple de la teneur en azote total, on constate que les parties aériennes des plantes de Kongoussi contiennent environ 50 % d'azote en moins que celles de la provenance Bignona. Pour le même paramètre, la différence n'est plus que de 30 % lorsque les plantes sont cultivées en absence de fer.

• *F. albida* résiste un peu mieux à la carence en fer que d'autres Légumineuses...

A titre de comparaison, chez *A. mangium* l'absence de fer dans la solution nutritive inhibe totalement la nodulation, et sa croissance est fortement réduite par rapport aux plantes-témoins (LESUEUR, DIEM, 1996). Au travers de nos résultats, il semble que la symbiose *F. albida*-rhizobium soit moins exigeante en fer que la symbiose *A. mangium*-*Bradyrhizobium*, même si sa nodulation et sa croissance sont fortement inhibées lors d'une carence dans cet oligo-élément. Ces exigences en fer de la part de ces deux espèces ne sont pas surprenantes car nous venons de voir qu'il s'agit de Légumineuses parfaitement



Effet du fer sur la croissance de *Faidherbia albida*.

adaptées aux sols acides dans lesquels, classiquement, le fer est en quantité non limitante. On peut en déduire que *F. albida* et *A. mangium* ne disposent pas de systèmes de capture du fer très efficaces du type de ceux décrits dans la mise au point de Marschner, Römheld (1994). Ce qui signifie qu'*A. mangium* et, à un degré moindre, *F. albida* ont des difficultés pour s'associer efficacement avec rhizobium dans des sols où le fer libre est en quantité insuffisante.

- ... Mais, sur sol calcaire, il faut peut-être apporter du fer ou des rhizobiums producteurs de sidérophores

HEMANTARANJA (1988) ainsi que LESUEUR et DIEM (1996) sont parvenus par fertilisation ferrique (apport de Fe-EDDHA ou Sequestrène, ou pulvérisations foliaires de FeSO_4) à améliorer la nodulation et la fixation d'azote d'espèces sensibles à la carence en fer (respectivement *Phaseolus vulgaris* et *A. mangium*) lorsque ces dernières étaient cultivées dans un sol calcaire. C'est pourquoi ce type de technique pourrait être

appliquée à *F. albida* si l'on souhaitait mettre en place cette essence dans des sols calcaires, mais reste le problème du surcoût qu'entraîne ce genre d'opération. La meilleure solution serait alors d'inoculer chaque plant de *F. albida* avec une souche de rhizobium productrice de sidérophores (agent chélateur du fer d'origine microbienne) qui, en captant le fer pour son propre compte, en ferait bénéficier la plante et la symbiose dans son entier à l'image de ce qui a été obtenu par DERYLO et SKORUPSKA (1992), ainsi que par O'HARA *et al.* (1988) chez respectivement *Trifolium pratense* et *Arachis hypogaea*.

CONCLUSION

Le spectre d'hôte de treize souches de rhizobium d'origines variées a montré que *F. albida* était une plante-hôte non spécifique puisqu'elle nodulait indifféremment avec des souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium*. Ces résultats montrent également que *F. albida* n'appartient pas typiquement au groupe des arbres fixateurs d'azote nodulés exclusivement par le genre *Bradyrhizobium* comme le suggéraient DREYFUS et DOMMERGUES dans une étude précédente (1981) puisque les souches de *Rhizobium* ORS915, PJ12 et TAL582 induisent la formation de nodules fixateurs d'azote ayant un effet significatif sur la croissance des plantes par rapport aux plantes témoins non inoculées. Bien que nos résultats montrent que *F. albida* peut être nodulé par des souches de *Rhizobium* de collection en conditions contrôlées et monoxéniques (c'est-à-dire avec une seule souche bactérienne présente au niveau des racines), toutes les souches de *F. albida*, isolées à ce jour à partir de nodules spontanés récoltés sur le terrain dans divers pays et répertoriés dans les collections et banques de souches internationales, appartiennent au genre *Bradyrhizobium* du groupe « Cowpea » (HALLIDAY, SOMASEGARAN, 1984 ; DUPUY, DREYFUS, 1992). Les deux types de souches étant en général présentes en même temps dans tous les types de sols avant l'introduction d'une espèce donnée, il est donc probable que les souches de *Bradyrhizobium* présentes dans le sol soient plus compétitives vis-à-vis de *F. albida* que celles de *Rhizobium* dès les premiers stades d'établissement de la symbiose. Cette meilleure compétitivité pourrait être liée à des mécanismes de reconnaissance plus spécifiques (facteurs Nod produits par la bactérie) entre les souches du genre *Bradyrhizobium* et *F. albida*.

L'objectif de la seconde partie de notre travail a donc été de mettre l'accent sur la nécessité de prendre en considération les différents facteurs écophysiologiques qui peuvent influencer la mise en place et le

fonctionnement de la symbiose *F. albida*-rhizobium au sein d'un parc arboré. Par expérience, on sait que le risque d'aboutir à un échec est grand, si l'on fait l'impasse sur ces aspects. C'est ce qui s'est passé, lors d'un essai « inoculation » mis en place en Casamance (Sénégal), par DUCOUSSO *et al.* (1994) : dans cet essai, ces auteurs ont inoculé au champ de jeunes plants de *F. albida* avec deux souches de *Bradyrhizobium* dont on ne connaissait rien au niveau écophysiologique. Les résultats qui ont été obtenus ont montré l'inefficacité de ces inoculations par rapport aux plantes-témoins non inoculées, mais nodulées par les souches locales de rhizobium. Ces auteurs en déduisent que les deux souches testées étaient non compétitives vis-à-vis des souches locales et qu'il serait préférable à l'avenir d'utiliser des souches de rhizobium originaires de Casamance. Ceci montre bien l'importance cruciale du choix de la souche de rhizobium et de la provenance les plus appropriées au type de sol considéré, afin de permettre au paysan d'augmenter au sein de son parc la production de bois, de fourrage et la fertilité du sol.

Dans la pratique, lorsqu'on souhaite créer une pépinière de *F. albida*, on laissera en général les jeunes arbres noduler spontanément avec une souche locale bien adaptée au milieu, où ils seront installés par la suite, et en particulier au sol (pH, carences diverses...). Avant de faire le coûteux investissement qui consiste à stériliser le sol puis à introduire une souche connue, il faudra vérifier si cette dernière est vraiment plus performante que les souches spontanées dans ce milieu donné.

Remerciements : Mahamadi DIANDA et C.F. NJITI sont reconnaissants au CIRAD-Forêt d'avoir financé les stages qu'ils ont effectués au Laboratoire de Biotechnologie des Symbioses Forestières Tropicales (CIRAD-Forêt/ORSTOM) de Nogent sur Marne (France). ■

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUES

- ASHWATH (N.), DART (P.J.), EDWARDS (D.G.), 1990. — What limits growth of acacias in acid soils? Nitrogen Fixing Tree Research Reports, 8, 93-94.
- AWONAIKE (K.O.), HARDARSON (G.), KUMARASINGHE (K.S.), 1992. — Biological nitrogen fixation of *Gliricidia sepium*/Rhizobium symbiosis as influenced by plant genotypes, bacterial strain and their interactions. Tropical Agriculture (Trinidad), 69 (4), 381-385.
- BORDELEAU (L.M.), PREVOST (D.), 1994. — Nodulation and nitrogen fixation in extreme environments. Plant and Soil, 161, 115-125.
- BREMNER (J.M.), MULVANEY (C.S.), 1982. — Nitrogen total. In Method of soil analysis, part.2, ed. PAGE (A.L.). Madison, Wisconsin, American Society Agronomy, p 595-624.
- BROUGHTON (W.J.), DILWORTH (M.J.), 1971. — Control of leghaemoglobin synthesis in snake beans. Biochemistry Journal, 125, 1075-1080.
- DAGNELIE (P.), 1969. — Théorie et méthodes statistiques. Tomes I et II. Duculot, Gembloux.
- DERYLO (M.), SKORUPSKA (A.), 1992. — Rhizobial siderophore as an iron source for clover. Physiologia Plantarum, 85, 549-553.
- DREYFUS (B.L.), DOMMARGUES (Y.R.), 1981. — Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. Applied and Environmental Microbiology, 41, 97-99.
- DUCOUSSO (M.), SOUGOUFARA (B.), DUPUY (N.), DREYFUS (B.), 1994. — Rôle de deux acacias (*Acacia mangium* et *Faidherbia albida*) dans le maintien et l'amélioration de la fertilité des sols en Basse Casamance. Rapport Final du projet n° 91 L 0685 financé par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, 25 p.
- DUPUY (N.C.), DREYFUS (B.L.), 1992. — *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. Applied Environmental Microbiology, 58 : 2415-2419.
- GALIANA (A.), 1990. — La symbiose *Acacia mangium*-rhizobium. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (ParisVI), 246 p.
- GALIANA (A.), CHAUMONT (J.), DIEM (H.G.), DOMMARGUES (Y.R.), 1990. — Nitrogen-fixing potential of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium* and *Rhizobium spp.* Biology and Fertility of Soils, 9 : 261-267.
- HALLIDAY (J.), SOMASEGARAN (P.), 1984. — The rhizobium germplasm resource at NIFTAL, Catalogue of strains. University of Hawaii, USA.
- HARDY (R.W.), HOLTSEN (R.D.), JACKSON (E.K.), BURNS (R.C.), 1968. — The acetylene-ethylene assay for N²-fixation : laboratory and field estimation. Plant Physiol., 43 : 1185-1207.
- HEMANTARANJA (A.), 1988. — Iron fertilization in relation to nodulation and nitrogen fixation in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Journal of Plant Nutrition, 11, 829-842.
- HISCOX (J.D.), ISRAELSTAM (G.F.), 1979. — A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Canadian Journal Botany, 57, 1332-1334.
- JORDAN (D.C.), 1984. — Rhizobiaceae, p234-245. In : N.R. Krieg and J.G. Holt (ed.), Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, vol.1. The Williams & Wilkins, Co., Baltimore.
- KWESIGA (F.), 1994. — Performance of fifteen provenances of *Gliricidia sepium* in eastern Zambia. Forest Ecology and Management, 64, 161-170.
- LEONARD (L.T.), 1943. — Method of testing bacterial cultures and results of test of commercial inoculants. Washington, USDA, Circ. No 703, Washington DC, p. 8.
- LESUEUR (D.), DIEM (H.G.), 1996. — Adaptability of the *Acacia mangium-Bradyrhizobium* symbiosis to acid soils : Evidence for the requirement of iron as an essential nutrient for nodulation and growth of the host plant. Journal of Experimental Botany (article soumis).
- LESUEUR (D.), DIEM (H.G.), DIANDA (M.), LEROUX (C.), 1993. — Selection of *Bradyrhizobium* strains and provenances of *Acacia mangium* and *Faidherbia albida* : Relationship with their tolerance to acidity and aluminium. Plant and Soil, 149, 159-166.
- LIYANAGE (M.S.), DANSO (S.K.A.), JAYASUNDARA (H.P.S.), 1994. — Biological nitrogen fixation in four *Gliricidia sepium* genotypes. Plant and Soil, 161, 267-274.
- MARSCHNER (H.), RÖMHELD (V.), 1994. — Strategies of plants for acquisition of iron. Plant and Soil, 165, 261-274.
- NDOYE (I.), GUEYE (M.), DANSO (S.K.A.), DREYFUS (B.), 1995. — Nitrogen Fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia radiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ¹⁵N isotope dilution technique. Plant and Soil, 173, 175-180.
- O'HARA (G.), HARTZOOK (A.), BELL (R.W.), LONERAGAN (J.F.), 1988. — Response to *Bradyrhizobium* strain of peanut cultivars grown under iron stress. Journal of Plant Nutrition, 11, 843-852.
- SANGINGA (N.), BOWEN (G.D.), DANSO (S.K.A.), 1990. — Assessment of genetic variability for N₂ fixation between and within provenances of *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* estimated by ¹⁵N labelling techniques. Plant and Soil, 127, 169-178.
- SNIEZKO (R.A.), 1987. — Range-wide provenance variation in nodulation of *Acacia albida* seedlings. Nitrogen Fixing Tree Research Reports, 5, 20-21.
- SNIEZKO (R.A.), STEWART (H.T.L.), 1989. — Range-wide provenance variation in growth and nutrition of *Acacia albida* seedlings propagated in Zimbabwe. Forest Ecology and Management, 27, 179-197.
- SUN (J.S.), SANDS (R.), SIMPSON (R.J.), 1992. — Genotypic variation in growth and nodulation by seedlings of *Acacia* species. Forest Ecology and Management, 55, 209-233.
- TURK (D.), KEYSER (H.H.), 1992. — Rhizobia that nodulate tree legumes : specificity of the host for nodulation and effectiveness. Canadian Journal of Microbiology, 38, 451-460.
- WANYANCHA (J.M.), MILLS (W.R.), GWAZE (D.P.), 1994. — Genetic variation in *Acacia albida* (*Faidherbia albida*) and its agroforestry potential in Zimbabwe. Forest Ecology and Management, 64, 127-134.
- WITHINGTON (D.), 1986. — A request for information about pre-germination treatments for important NFT species. Nitrogen Fixing Tree Research Reports, 4 : 70-71.

Didier LESUEUR et Antoine GALIANA
B.S.F.T. (CIRAD-Forêt/ORSTOM)
BP 5035
34032 Montpellier CEDEX 1 (France).
Clément Forkong NJITI
IRA, BP 415
Garoua (Cameroun)
Mahamadi DIANDA
IRBET/CNRST
01 BP 1759
Ouagadougou (Burkina Faso)

Crédit photos : A. GALIANA, D. LESUEUR.

RÉSUMÉ

Faidherbia albida, comme la majorité des Légumineuses, est associé à des rhizobiums, bactéries symbiotiques du sol, qui induisent la formation de nodules racinaires fixateurs d'azote atmosphérique. Cette aptitude à fixer l'azote permet à cette espèce de s'installer sur des sols pauvres déficients en azote combiné. Le spectre d'hôte de treize souches de rhizobium d'origines variées montre que *F. albida* est une plante-hôte non spécifique puisqu'elle nodule indifféremment avec des souches de *Rhizobium* et de *Bradyrhizobium*. Toutes les souches de *Bradyrhizobium* et de *Rhizobium* testées forment des nodules efficaces chez *F. albida*, les plantes inoculées ayant un poids sec des parties aériennes 45 à 72 % supérieur, selon les souches, à celui des plantes-témoins non inoculées après deux mois de croissance des plantes en serre.

En ce qui concerne l'écophysiologie de la symbiose *F. albida*-rhizobium, nous avons vu qu'elle était naturellement adaptée aux sols acides et qu'elle n'était pas affectée par la présence de fortes concentrations d'aluminium dans la solu-

tion nutritive. En revanche, dans une solution dépourvue en fer, on constate une nette diminution de la nodulation et de la croissance de la plante-hôte. Ceci signifie que le fer est un oligoélément indispensable pour l'établissement et/ou le fonctionnement de cette symbiose. Par conséquent, *F. albida* reste une espèce assez facile à installer sur des zones où le pH du sol est acide mais, en revanche, dans des sols où le fer libre est limitant (sols calcaires ou sols alcalins), il est sans doute préférable d'utiliser des essences mieux adaptées.

Dans la pratique, on ne réalisera des inoculations artificielles en pépinière que lorsque la supériorité de la souche considérée aura été prouvée dans les conditions écologiques de la zone de plantation. Dans les autres cas, on laissera les jeunes plants noduler spontanément avec des souches locales.

Mots-clés : *Faidherbia albida*. Symbiose. Fixation de l'azote. Rhizobium. Croissance. Nodosité racinaire.

ABSTRACT

Like most of *Leguminosae* species, *Faidherbia albida* is associated with rhizobia — symbiotic soil bacteria — which form nitrogen-fixing root nodules. This ability to fix atmospheric nitrogen enables this species to become established in soils that are poor in combined nitrogen. The host spectrum of 13 rhizobium strains of various origins shows that *F. albida* is a non-specific host plant, because it nodulates indiscriminately with *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* strains. All the *Bradyrhizobium* and *Rhizobium* strains tested form efficient nodules on *F. albida*. Inoculated plants have a shoot dry weight that is 45-72 % higher, depending on the strains, than that of non-inoculated control plants after a two-month growing period under greenhouse conditions.

As far as the ecophysiology of the *F. albida*-rhizobium symbiosis is concerned, we have seen that it was naturally adapted to acid soils, and that it was not affected by the presence of

high concentrations of aluminium in the nutritive solution. On the other hand, in an iron-free nutrient solution, we note a marked reduction of the nodulation and growth of the host plant. This means that iron is an essential micronutrient for the establishment and/or functioning of this symbiosis. As a result, *F. albida* is still a fairly easy species to establish in areas where the pH of the soil is acidic. Conversely, it is certainly preferable to use more appropriate species in iron-deficient soils (calcareous soils or alkaline soils).

Artificial inoculation in nurseries has to be carried out when the superiority of a strain has been proven in the ecological conditions of the planting area. In other cases, seedlings have to be left naturally nodulated with indigenous strains.

Key words : *Faidherbia albida*. Symbiosis. Nitrogen fixation. Rhizobium. Growth. Root nodules.