

Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel

M. DIOUF
M. NEYRA
M. GROUZIS



Résumé

L'association d'*Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan avec les bactéries du sol à croissance rapide de la famille des rhizobiacées joue un rôle important dans l'amélioration de la nutrition minérale de cette plante. Cependant, les caractéristiques de cette symbiose ont été très peu étudiées en conditions naturelles. Ce travail a été conduit au Sénégal sur des peuplements naturels d'*Acacia raddiana* de deux sites du Ferlo sénégalais : Souilène et Dahra-Djoloff. La répartition dans l'espace et les variations saisonnières des nodules présents sur le système racinaire de surface d'*Acacia raddiana* (0-1 m) ont été étudiées en relation avec les conditions hydriques du sol. À cet effet, des prélèvements de sol et des extractions ont été effectués à différentes périodes de l'année. Le maximum de nodules a été rencontré entre 2 et 3 mètres du tronc, et à une profondeur comprise entre 25 et 75 cm. Une biomasse importante de nodules apparemment très fixateurs d'azote a été produite pendant la saison pluvieuse. Ces nodules ont une durée de vie courte, et apparaissent desséchés pendant la majeure partie de l'année. La densité des nodules apparaît corrélée à la biomasse racinaire, mais également à l'humidité du sol de la rhizosphère.

Mots-clés :

NODULATION, RACINE, PEUPEMENT NATUREL, STOCK HYDRIQUE,
ACACIA TORTILIS (FORSSK.) HAYNE SUBSP. *RADDIANA* (SAVI) BRENNAN.

Abstract

The association between *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan and soil bacteria with rapid growth belonging to the Family Rhizobiaceae plays an important role in the improvement of the mineral nutrition of this plant. However, the characteristics of this symbiotic relationship have been very little studied under natural conditions. This work has been conducted in Senegalese natural populations of *Acacia raddiana* in two sites: Souilène and Dahra-Djolooff (Ferlo). The spatial distribution around tree and the seasonal variations of nodules present on the root system of *Acacia raddiana* (0-1 m) were studied under different soil moisture conditions. For that, extraction of soil samples was made at the different periods of the year. The maximum number of nodules was obtained between 2 and 3 m far from the tree trunk, and between 25 and 75 cm soil depth. A significant nodule biomass apparently more efficient in N fixation was obtained during the rainy season. These nodules have short life span, and appeared dried during the greater part of the year. The density of the nodules correlated significantly with the root biomass, and also with the soil moisture content of the rhizosphere.

Keywords:

NODULATION, ROOT, NATURAL POPULATION, SOIL WATER BUDGET,
ACACIA TORTILIS (FORSSK.) HAYNE SUBSP. RADDIANA (SAVI) BRENNAN.

Introduction

L'association d'*Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan avec les bactéries du sol à croissance rapide de la famille des rhizobiacées joue un rôle important dans l'amélioration de la nutrition minérale de cet arbre. Cependant, les caractéristiques de cette association ont été très peu étudiées *in natura*. Ce travail, conduit au Sénégal, se propose d'apporter des connaissances sur le fonctionnement de cette symbiose dans les conditions naturelles. Il précise notamment la répartition dans l'espace et dans le temps des nodules présents sur le système racinaire de surface d'*Acacia raddiana* et essaie de caractériser leur déterminisme.

L'étude a été conduite sur des peuplements naturels au niveau de deux sites du Ferlo : Souilène et Dahra. Nous avons, d'une part, estimé la densité de nodules en fonction de la distance au tronc et, d'autre part, suivi l'évolution de cette densité de nodules au cours de l'année dans la zone de densité maximale. Des travaux antérieurs ayant montré que 80 à 90 % de la biomasse racinaire de surface de ces arbres dans le Ferlo se situaient dans le premier mètre (GROUZIS et AKPO, 1997), l'étude a été limitée à cette zone d'enracinement superficielle.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

La station de Souilène (16° 21' N et 15° 26' W), avec une pluviométrie moyenne annuelle de 282,4 mm (1920-1991), est comprise entre les isohyètes 200 et 400 mm et appartient à la zone sahélienne au sens strict (DIOUF, 1996). Elle est située dans la région du Fleuve, sur un sol brun-rouge faiblement évolué sur sables siliceux, et présente des peuplements d'*Acacia raddiana* âgés (~ 30 ans) et denses (~ 45 individus.ha⁻¹).

Le site de Dahra (15° 21' N et 15° 26' W) se situe au sein du Centre de recherches zootechniques de l'ISRA, dans la région de Louga, sur un sol brun-rouge (DIOUF, 1996). Avec une pluviométrie annuelle moyenne de 445 mm (1933-1994), Dahra appartient à la zone soudano-sahélienne. Dans cette station, les peuplements sont plus jeunes et plus denses (~ 60 individus.ha⁻¹), et présentent une régénération naturelle.

Prélèvement et échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un carottier métallique de 6,45 cm de diamètre intérieur moyen, enfoncé à l'aide d'une masse (SCHURMAN et GÆDEWAGEN, 1971). La colonne de sol ainsi prélevée a été sectionnée en 4 segments de 25 cm, permettant de différencier 4 niveaux (0-25, 25-50, 50-75, et 75-100 cm).

La localisation des nodules a été étudiée à Souilène en octobre 1993 sur un arbre adulte d'une hauteur de 5 m environ et présentant un tronc d'un diamètre moyen de 20 à 25 cm. Des prélèvements ont été effectués tous les mètres entre 1 m et 8 m du tronc, avec trois répétitions constituées par trois lignes parallèles de prélèvement espacées de 20 cm les unes des autres.

Les variations saisonnières de la densité de nodules ont été suivies dans la station de Dahra entre le 22 juin 1993 et le 26 janvier 1994, de façon à englober toute la saison de végétation. L'échantillonnage a été réalisé sur quatre arbres de taille voisine (hauteur moyenne : 5 m, diamètre moyen : 22 cm) répartis dans un groupement à *Acacia raddiana* et *Balanites aegyptiaca*. Pour chacun des arbres, un prélèvement a été effectué au niveau de chaque point cardinal, en décalant de 20 cm les points à chaque date de prélèvement. À chaque date, 16 prélèvements ont donc été effectués pour chaque profondeur.

Traitement des échantillons de sol

Le volume de chaque échantillon de sol rapporté au laboratoire a été mesuré à l'aide d'une éprouvette graduée de 2 litres dans laquelle les échantillons ont été mis à décanter. Le volume théorique de chaque carotte est de 814 cm³, mais en raison d'obstacles tels que le tassement (sol humidifié par la pluie ou par l'arrosage pratiqué la veille du prélèvement en saison sèche pour faciliter la pénétration du

carottier) et les pertes (lors de la récupération des carottes), ce volume est tantôt sous-estimé, tantôt surestimé. Le volume réel ainsi mesuré, rapporté à 1 000 cm³, a été pris en considération pour les calculs.

Les échantillons de sol ont ensuite été triés à l'aide d'un tamis de 1 mm de diamètre de pores, permettant de séparer les racines et les nodules des gros débris et des grains de sables. Les échantillons séparés des impuretés ont été mis dans de petits bacs contenant de l'eau puis triés sous la loupe, afin d'éliminer les sables fins et les racines fines des herbacées, et de séparer les nodules des racines. Les racines de la plante ont été extraites. Elles se distinguent de celles des herbacées par leur couleur rousse et leur odeur piquante. Après ce tri, les nodules ont été dénombrés, et les poids des racines et des nodules ont été relevés après séchage à l'étuve à 85 °C jusqu'à poids constant (48 h). Les résultats sont exprimés en milligrammes de racines et de nodules par décimètre carré de sol (mg.dm⁻²).

L'activité nitrogénasique a été mise en évidence par la mesure de l'activité réductrice d'acétylène (HARDY *et al.*, 1973). Des nodules fraîchement récoltés ont été incubés *in situ* dans des tubes hermétiques en présence de 10 % (v/v) d'acétylène. Après une demi-heure, une partie de l'atmosphère du tube a été prélevée, et transportée au laboratoire pour dosage par chromatographie gazeuse de l'éthylène produit.

Phénologie de la plante et bilan hydrique du sol

La phénologie des individus observés a été étudiée suivant la méthodologie décrite par Diouf et Zaafouri (cet ouvrage)¹ et le stock hydrique du sol a été évalué par l'humidimètre neutronique (Pontanier *et al.*, cet ouvrage)².

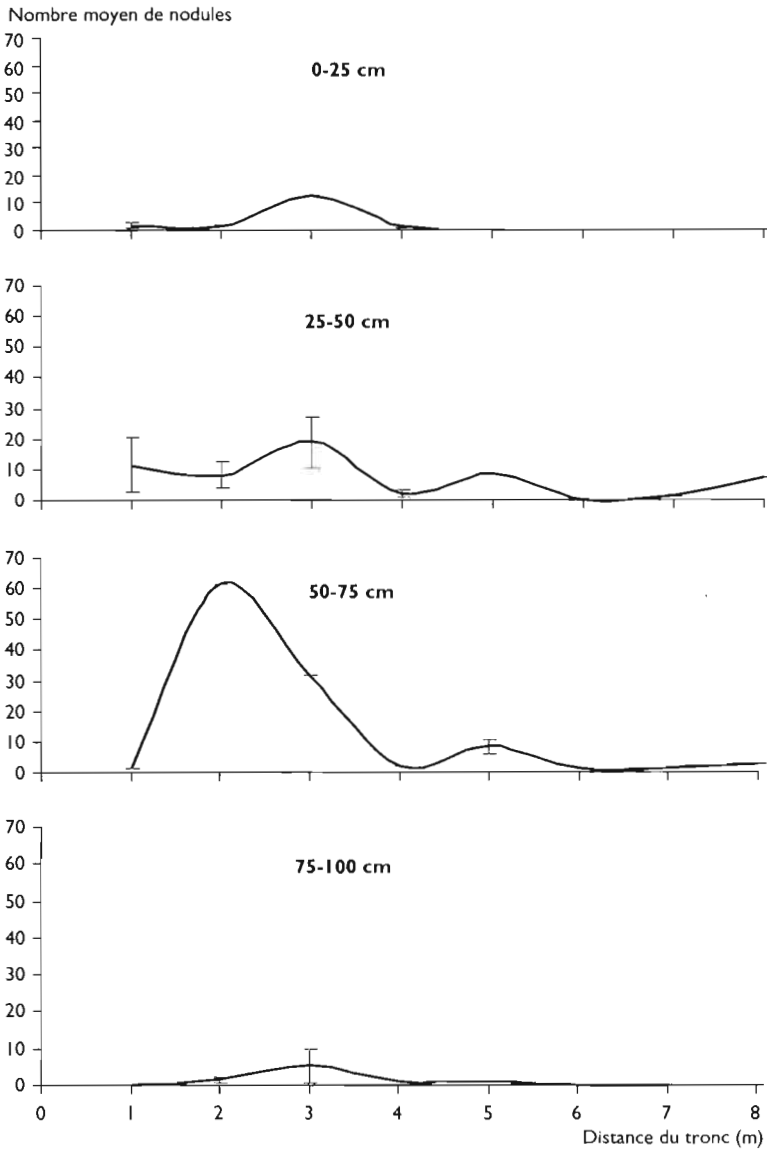
Résultats

Répartition des nodules en fonction de la distance du tronc et de la profondeur du sol

La figure 1 donne la répartition des nodules en fonction de la profondeur et de la distance du tronc pour l'arbre étudié à Souilène. À partir des analyses de variance ANOVA réalisées, le tableau I montre une densité maximale de nodules dans la zone comprise entre 2 et 3 mètres du tronc (F 95/7 = 4,3^{**}), et à une profondeur comprise entre 25 et 75 cm (F95/3 = 4,2^{**}) (tabl. II).

1. « Phénologie comparée d'*Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara ». In Grouzis M., Le Floch E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 103-118.

2. « Écologie et régime hydrique de deux formations à *Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara (Tunisie, Sénégal) ». In Grouzis M., Le Floch E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 79-102.



▽ Fig. 1

Répartition des nodules en fonction de la profondeur et de la distance du tronc d'un *Acacia raddiana* à Souilène.

Les variations des biomasses nodulaire et racinaire en fonction de la profondeur à Dahra ont été caractérisées pour quatre dates: 03/08, 09/09, 08/10 et 27/11/1993. Les résultats de l'analyse de variance à deux facteurs (date et profondeur) sur la biomasse nodulaire ($F_{255/3} = 20,13^{***}$) et sur la biomasse racinaire ($F_{255/3} = 118,65^{***}$) sont hautement significatifs ($p = 0,01$). Les résultats du test de Newman-Keuls (tabl. III) montrent que les biomasses nodulaires

▽ Tableau I – Variation de la densité de nodules en fonction de la distance du tronc d'Acacia raddiana à Souilène.

Distance du tronc (m)	1	2	3	4	5	6	7	8
Densité de nodules (nombre de nodules par échantillon de 1000 ml)	3,23 b	8,32 ab	11,18 a	0,79 b	2,28 b	0,09 b	0,29 b	0,96 b

Les valeurs repérées par des mêmes lettres appartiennent à un groupe homogène (test de Newman-Keuls, $p = 0,05$).

▽ Tableau II – Variation de la densité de nodules en fonction de la profondeur à Souilène.

Profondeur (cm)	0-25	25-50	50-75	75-100
Densité de nodules (nombre de nodules par échantillon de 1000 ml)	0,83 b	5,48 ab	6,28 a	0,98 b

Les valeurs repérées par des mêmes lettres appartiennent à un groupe homogène (test de Newman-Keuls, $p = 0,05$).

des niveaux 25-50 cm et 50-75 cm sont significativement plus élevées que celles des horizons 0-25 cm et 75-100 cm. Le maximum de nodules se situent dans l'horizon 50-75 cm. La biomasse racinaire présente des valeurs significativement distinctes et décroissantes de 0-25 cm à l'horizon 75-100 cm (tabl. III).

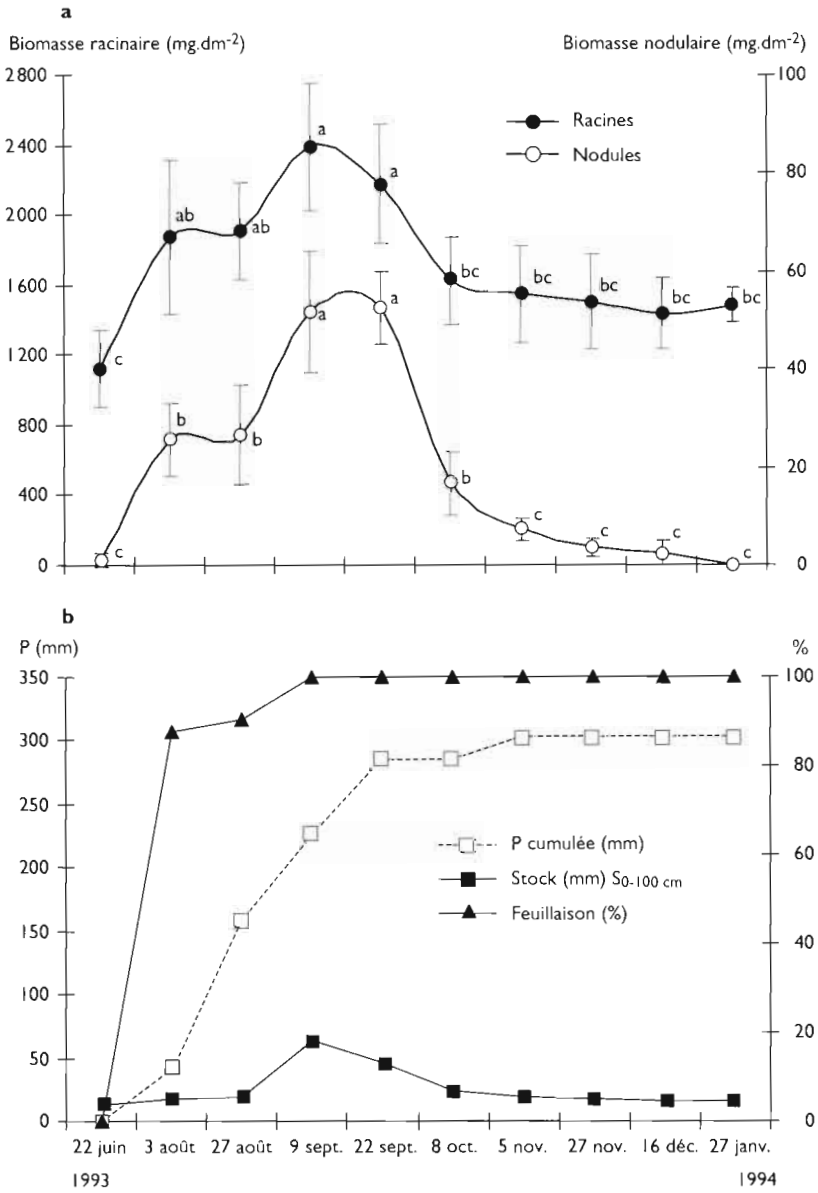
▽ Tableau III – Valeurs moyennes des biomasses nodulaire et racinaire en fonction de la profondeur à Dahra.

Profondeur (cm)	Biomasse nodulaire (mg.dm ⁻²)	Biomasse racinaire (mg.dm ⁻²)
0-25	5,0 b	990,6 a
25-50	8,2 a	792,4 b
50-75	9,9 a	215,9 c
75-100	1,4 b	97,5 d

Les valeurs repérées par des mêmes lettres appartiennent à un groupe homogène (test de Newman-Keuls, $p = 0,05$).

Variation saisonnière de la biomasse de nodules

La figure 2 donne l'évolution au cours du temps de la biomasse nodulaire et de la biomasse racinaire sur un mètre de sol à Dahra en relation avec le stock hydrique, la phénologie de la plante (phase de feuillaison) et les précipitations. Une analyse de variance effectuée sur les biomasses nodulaire ($F_{159/9} = 36,77^{***}$) et racinaire ($F_{159/9} = 6,63^{***}$) nous a permis de mettre en évidence des différences significatives ($p = 0,01$). Le test de Newman-Keuls,



▽ Fig. 2

Évolution temporelle de la biomasse nodulaire et de la biomasse racinaire (a) en relation avec le stock hydrique du sol dans l'horizon (0-100 cm), la phase de feuillaison de l'arbre et les précipitations (b) à Dahra.

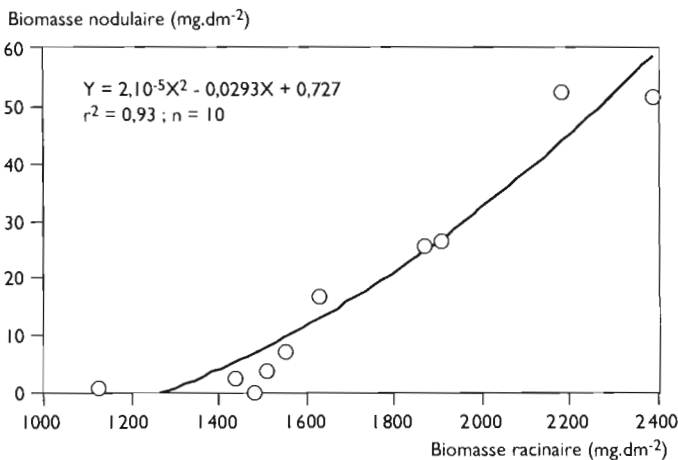
Sur la figure 2 a, les moyennes repérées par une même lettre appartiennent à un groupe homogène (test de Newman-Keuls, $p = 0,01$).

appliqué aux moyennes, permet de distinguer des groupes homogènes (lettres associées aux courbes de la figure 2a).

En fin de saison sèche (fin juin), on observe la présence de quelques nodules secs, certainement vestiges de la saison des pluies précédente. Les valeurs maximales des biomasses des nodules et des racines sont obtenues le 30 septembre 1993 (fig. 2 a). Cette date correspond au maximum de stock hydrique du sol sur 1 m (soit 64,1 mm) et à la pleine feuillaison (100 %) des individus suivis (fig. 2 b). D'autre part, elle coïncide avec une période pendant laquelle 75 % de la hauteur annuelle de pluie est déjà tombé (fig. 2 b). Les nodules observés semblent très actifs. Ils présentent en effet une couleur interne rouge, caractéristique de la présence de léghémoglobine indispensable pour la fixation d'azote, et surtout la présence de la nitrogénase est indiquée par une forte activité réductrice d'acétylène. Cependant, ces nodules ont une durée de vie apparemment courte, puisque dès le mois d'octobre ils commencent à se dessécher.

Variation de la biomasse des nodules en fonction de la densité racinaire

La présence de nodules n'est pas uniforme et apparaît, de façon logique, nettement liée à la présence de racines. En effet, l'analyse des paramètres sur 1 m de sol montre qu'il existe globalement une bonne corrélation entre la biomasse de nodules et la biomasse de racines (fig. 3). Cependant, l'analyse strate par strate montre que cette corrélation peut être modulée par l'effet d'autres facteurs, humidité du sol notamment. Dans l'horizon le plus superficiel (0-25 cm), on observe ainsi très peu de nodules pour une quantité maximale de racines. Cette rareté des nodules dans cet horizon peut s'expliquer par des contraintes plus fortes à ce niveau (évaporation et absorption racinaire intenses) d'une part, et par l'excès possible de nitrates provenant de la décomposition de la litière d'autre part. Par contre, le peu de nodules observés dans l'horizon inférieur



▽ Fig. 3

Relation entre biomasse nodulaire et biomasse racinaire chez *Acacia raddiana* sur un mètre de profondeur à Darha.

75-100 cm, alors que l'humidité du sol est optimale mais que la densité racinaire est la plus faible, confirme que cette dernière est le facteur déterminant de la nodulation.

Discussion

Il existe deux voies principales pour l'alimentation des légumineuses en azote : l'assimilation du nitrate du sol absorbé par les racines et la fixation biologique de l'azote. Ces deux voies peuvent être complémentaires ou concurrentes, suivant les conditions du milieu et les stades physiologiques de la plante. Une nodulation abondante et active représente donc un atout pour la croissance du végétal. Or, les légumineuses arborescentes adultes étaient réputées ne pas noduler en milieu naturel, dans les conditions habituellement rencontrées dans les zones arides et semi-arides. De nombreux nodules ont été observés par DUPUY et DREYFUS (1992) sur *Acacia albida*, mais dans des conditions d'humidité optimales, en présence d'une nappe phréatique peu profonde. De même, des populations importantes de bactéries fixatrices d'azote atmosphérique du genre *Bradyrhizobium* associées à *Acacia albida* ont été observées par DUPUY et DREYFUS (1992) à 34 m de profondeur d'un sol du nord du Sénégal (Région de Louga), sans toutefois que ces auteurs aient pu mettre en évidence de nodules à cette profondeur. Nos observations montrent pour la première fois que la nodulation d'*Acacia raddiana* peut être importante en milieu naturel : bien qu'il soit difficile d'extrapoler à l'arbre entier les données obtenues, on peut estimer à plus de 100 000 le nombre de nodules présents sur les racines de surface (1 m de profondeur), dans une zone de 8 m autour de l'arbre.

La présence de nodules actifs n'est pas constante au cours de l'année. Une nodulation pérenne constituerait cependant un avantage certain pour la plante, puisque la fixation de l'azote atmosphérique pourrait redémarrer dès que les conditions du milieu redeviennent favorables. Cependant, les nodules secs rencontrés avant les premières pluies (22 juin 1993) présentent un tel état de nécrose qu'il semble difficile d'envisager une nodulation pérenne chez cette plante, au moins pour les nodules du système racinaire de surface.

La grande sensibilité de la nodulation et de la fixation biologique de l'azote aux facteurs environnementaux est bien connue, pour les arbres notamment (HABISH, 1970 ; SPRENT, 1984). Les facteurs capables de limiter ou d'inhiber la nodulation et la fixation biologique de l'azote sont généralement les mêmes que ceux qui affectent la croissance végétale, même si les seuils peuvent différer sensiblement (HABISH, 1970 ; OBATON, 1992). Parmi ces facteurs, le déficit hydrique du sol et les minéraux, notamment l'azote et le phosphore du sol (DOMMERGUES et al., 1984 ; SPRENT, 1984 ; OBATON, 1992), sont déterminants.

Pendant les périodes de présence de nodules effectifs (août/octobre), l'humidité volumique de la strate 0-100 cm du sol a varié de 4 à 11 % avec un maximum de nodules à 11 %. Cette gamme s'insère dans celle de 7,5 à 15 % dégagée par HABISH (1970) pour une nodulation optimale à 15 %, dans des conditions écologiques similaires. Cet auteur a montré qu'à 7,5 % d'humidité, les nodules sont confinés dans les horizons superficiels du système racinaire au niveau où la teneur en eau du sol est plus élevée que dans les horizons profonds, ce qui permet la formation de nodules. En saison sèche, période pendant laquelle l'humidité du sol est le plus souvent inférieure à celle du point de flétrissement permanent, la densité de nodules est très faible, voire nulle. Le faible potentiel fixateur des légumineuses dans les sols tropicaux s'expliquerait par les déficits hydriques (CORBY, 1980 ; HABISH, 1970 ; DANSO *et al.*, 1992). Un déficit hydrique, même faible, réduit fortement l'activité nitrogénasique des nodules – et donc la fixation d'azote – puisqu'ils sont souvent situés dans les horizons superficiels du sol soumis à une dessiccation rapide (OBATON, 1992). Cette baisse de l'activité fixatrice est due à la fois à une diminution de l'alimentation des nodosités en oxygène et à un ralentissement du transport des photosynthétats vers ces nodosités. Le déficit hydrique, dans les horizons de surface, affecte effectivement l'activité fixatrice d'azote d'*Acacia raddiana* (MUTHANA et ARORA, 1980).

L'excès d'azote dans le sol réduit également la fixation biologique de cet élément (HÖGBERG, 1986), par différents mécanismes (opposition à la pénétration des rhizobia dans le poil absorbant, interruption du développement des nodosités déjà formées, entrave aux mécanismes biochimiques de fixation de l'azote dans les nodosités déjà actives). Suite à la chute des feuilles, caractéristique des caducifoliées des zones semi-arides, et à la décomposition de la litière, les premières pluies provoquent un *flush* de nitrification. Les sols sont alors soumis à un excès temporaire de nitrate susceptible de perturber la nodulation et pouvant expliquer à la fois la faible biomasse nodulaire observée en début de saison humide et la faible densité de nodules dans l'horizon de surface (0-25 cm).

L'étude de l'évolution temporelle de la nodulation d'*Acacia raddiana* en conditions naturelles à Dahra nous a permis de constater que celle-ci atteint son maximum en pleine saison des pluies alors que le sol a reçu au moins 75 % de la pluviométrie annuelle (soit 187,5 mm). La zone préférentielle de formation des nodosités se situe sous le couvert de cette plante (entre 2 et 3 m du tronc) et entre 25 et 75 cm de profondeur. Il est surtout important de retenir que l'humidité du sol et la quantité de racines fines déterminent ensemble cette nodulation. Les mesures d'activité réductrice d'acétylène montrant la forte activité nitrogénasique de ces nodules, on peut estimer que l'apport de la fixation d'azote à la nutrition azotée d'*Acacia raddiana* n'est pas négligeable, au moins à certaines périodes de l'année. Le pouvoir fixateur d'azote élevé d'*Acacia raddiana*, montré par NDOYE *et al.* (1995) fait que la nodulation observée en saison des pluies devrait favoriser la constitution d'une réserve azotée, malgré les nombreux facteurs limitant fréquemment la fixation d'azote en milieu sahélien. Ainsi, cette plante pourrait contribuer à améliorer le niveau de fertilité du sol, donc la qualité des herbages dans cette zone à vocation pastorale.

Auteurs

M. Diouf
CERAAS, BP 3320,
Thiès Escale, Sénégal

M. Neyra
IRD, BP 1386,
Dakar, Sénégal

M. Grouzis
IRD, BP 434,
101 Antananarivo, Madagascar

Références bibliographiques

CORBY H. D. L.,
1980 – The incidence of rhizobial nodulation among legumes dominant in the Flora Zambesiaca area of Africa. *Kirkia*, 13 : 365-375.

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

DIOUF M.,
1996 – *Étude du fonctionnement hydrique et des réponses à l'aridité des ligneux sahéliens. Cas de Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne du Sénégal.* Thèse doct., univ. C. A. Diop, 172 p.

DOMMERGUES Y. R., DIEM H. G., GAUTHIER D. L., DREYFUS B., CORNET F.,
1984 – « Nitrogen-fixing trees in the tropics: potentialities and limitations ». In Veeger C., Newton W. E., eds : *Advances in nitrogen fixation research*, Wageningen, Martinus Nijhoff/Dr W. Junk, Den Haag and PUDOC : 7-13.

DUPUY N. C., DREYFUS B. L.,
1992 – *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under leguminous tree *Acacia albida*. *Appl. Environment Microbiol.*, 58 : 2415-2419.

GROUZIS M., AKPO L. E.,
1997 – Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *J. Arid. Environ.*, 35 : 285-296.

HABISH H. A.,
1970 – Effect of certain soil conditions on nodulation of *Acacia* spp. *Plant Soil*, 33 : 1-6.

HARDY R. W. F., BURNS R. C., HOLSTEN R. D.,
1973 – Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of N₂-fixation. *Soil Biol. Biochem.*, 5 : 47-81.

HÖGBERG P.,
1986 – Nitrogen fixation and nutrients relations in savana woodland stress (Tanzania). *J. Appl. Ecol.*, 23 : 675-688.

MUTHANA K. D., ARORA G. D.,
1980 – *Acacia tortilis (Forssk.) a promising fast-growing tree for India arid zones.* Central Arid Zone Research Institute, Technical Bulletin, n° 5, 19 p.

NDOYE I., GUEYE M., DANSO S. K. A., DREYFUS B.,
1995 – Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ¹⁵N isotope dilution technique. *Plant Soil*, 172 : 175-180.

OBATON M.,

1992 – « Facteurs pédoclimatiques limitant la fixation biologique de l'azote chez les légumineuses ». In Mulongoy K., Gueye M., Spencer D. S. C., eds : *Biological Nitrogen Fixation and Sustainability of Tropical Agriculture*, IITA : 57-76.

SCHURMAN J. J.,

GOEDEWAGEN M. A. J.,

1971 – *Methods for the examination of root systems and roots*. Wageningen, Centre for Agric. Publ. Doc, 86 p.

SPRENT J. I.,

1984 – « Environmental effects on nodulated plants ». In Veeger C., Newton W. E., eds : *Advances in Nitrogen Fixation Research*, Den Haag - Boston - Lancaster, Nijhoff-Junk-Pudoc Publishers, 531 p.