

# Les champignons mycorhiziens : une composante majeure dans les processus biologiques régissant la stabilité et la productivité des écosystèmes forestiers tropicaux

R. DUPONNOIS, A.M. BÂ, Y. PRIN,  
E. BAUDOIN, A. GALIANA & B. DREYFUS  
IRD. Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM).  
Campus International de Baillarguet. Montpellier. France

## Introduction

La restauration et la préservation de la biodiversité (« la diversité de la vie sur terre ») constituent des priorités dans l'élaboration des stratégies de lutte contre la pauvreté et de développement durable au niveau planétaire. En effet, la diversité biologique est assujettie actuellement à des changements drastiques sans précédent conduisant à une réduction de la richesse biologique terrestre dont les pays du Sud sont les principales victimes (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005). La biodiversité participe, directement ou indirectement, sous différentes formes au bien-être de la biosphère et en particulier de l'homme : alimentation ; régulation de la qualité des sols de même que de la qualité et de la quantité des eaux ; médecine ; fibres ; matériaux de construction ; énergie et autres ressources renouvelables ; recyclage des éléments minéraux ; résilience des écosystèmes ; régulation climatique ; éducation et culture ; assurance écologique, sociétale, contre les risques et incertitudes associés aux changements globaux en cours ; etc.

Parmi les composantes de la biosphère, les formations végétales sont particulièrement sensibles à ces changements globaux. Les dégradations des communautés végétales, tant au niveau qualitatif (perte de diversité) que quantitatif (baisse de productivité) engendrent des dysfonctionnements significatifs dans le biofonctionnement des écosystèmes qui, à terme, ne permettent plus au couvert végétal d'assurer sa pérennisation (Ex : régénération naturelle) et son développement. Cette capacité à supporter des perturbations externes d'origine naturelle (facteurs biotiques ou

abiotiques) ou anthropiques (surexploitation des ressources naturelles, pollution, etc.) a été nommée « capacité de résilience ». Le concept de résilience écologique est défini comme étant le pouvoir d'un écosystème à supporter diverses perturbations et à adopter différentes stratégies pour recouvrer certaines de ses propriétés originelles (fonctions, structure, composition, etc) (Peterson *et al.*, 1998). Le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes terrestres sont fonction des caractéristiques du couvert végétal (diversité et structure) (Tilman & Downing 1994 ; Tilman *et al.*, 1996). Toutefois, les mécanismes écologiques assurant le maintien et le renouvellement de la diversité spécifique et de la structure de la strate végétale sont encore mal connus et leur interprétation est généralement réduite à la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol, aux interactions interspécifiques, à la pression exercée par les herbivores, etc (Tilman, 1988). Plus récemment, il a été démontré que la microflore tellurique jouait un rôle clé dans les processus assurant la co-existence des plantes mais également la dynamique de l'écosystème et sa productivité (Janos, 1980 ; van der Heijden *et al.*, 1998). Au sein des communautés microbiennes peuplant le sol figurent les microorganismes symbiotiques qui contractent des relations étroites avec les plantes en leur assurant en particulier une nutrition minérale (N et P) nécessaire au développement des espèces végétales. En ce qui concerne les symbiotes fongiques (champignons mycorrhiziens), leur impact sur la plante hôte ne se limite pas à une amélioration de l'acquisition de minéraux (micro et macro-éléments) par le végétal mais ces symbiotes exercent également une pression sélective sur les microorganismes saprophytes du sol tant au niveau de leur diversité génétique que de leur diversité fonctionnelle (Klett *et al.*, 2005) afin de constituer un complexe trophique associant le symbiote, la microflore mycorrhizosphérique et la plante. Ils ont aussi un rôle significatif dans l'organisation spatiale et temporelle de l'évolution de l'écosystème. En conséquence, ces microorganismes symbiotiques et plus particulièrement les champignons mycorrhiziens, peuvent être considérés comme des composantes clés dans les mécanismes biologiques assurant la capacité de résilience d'un écosystème et doivent être considérés au même titre que le choix de la plante dans les stratégies de réhabilitation des sols dégradés.

L'objectif principal de cet article sera de présenter les différents types de symbioses mycorrhiziennes et de montrer l'utilité de la maîtrise de l'inoculation mycorrhizienne contrôlée pour optimiser les opérations de reboisement en milieu tropical.

## La symbiose mycorhizienne

### Généralités

Les mycorrhizes sont des « unions durables » résultant de l'association entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Chaque union est basée sur des échanges réciproques. Les mycorrhizes constituent des partenaires essentielles dans la relation sol – plantes – microorganismes. En effet, certaines espèces végétales ne peuvent

croître normalement sans leur symbiote fongique dont elles sont fortement dépendantes et avec qui elles ont co-évoluées (Janos, 1980 ; Hetrick, 1984 ; Brundrett, 1991 ; Gobat *et al.*, 2003).

Le nouvel organe mixte est formé de tissus de la plante hôte et du champignon mycorhizien et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose. Les racines de plus de 80 % des espèces de plantes vasculaires présentent ou sont susceptibles de présenter des symbioses mycorhiziennes. La symbiose mycorhizienne est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les *Brassicaceae*, les *Caryophyllaceae*, les *Cyperaceae*, les *Juncaceae*, les *Chenopodiaceae* et les *Amaranthaceae* qui présentent très peu d'associations mycorhiziennes (Strullu, 1991 ; Norman *et al.*, 1995). La fonction de la mycorhize est primordiale dans tout ou partie du cycle de la plante hôte, surtout mais non exclusivement pour la nutrition. Le champignon profite des ressources carbonées synthétisées par la plante *via* la photosynthèse et qui sont indispensables à son métabolisme, à son cycle de développement et à sa fructification. En retour, les hyphes fongiques améliorent la nutrition hydrique et minérale de la plante hôte grâce à l'augmentation du volume de sol prospecté et à la production de divers enzymes extracellulaires (phosphatase, phytase) susceptibles de mobiliser du phosphore à partir de composés complexes du sol (Manjunath *et al.*, 1989 ; Leyval & Berthelin, 1993 ; Gobat *et al.*, 2003).

La présence des mycorhizes entraîne l'apparition de nouveaux compartiments biologiques dans la rhizosphère. En modifiant la physiologie de la plante et donc la sécrétion des exsudats racinaires, les mycorhizes induisent des modifications significatives dans la structure des communautés bactériennes au voisinage de ces racines mycorhizées : le terme **mycorhizosphère** a été utilisé pour désigner ce volume de sol sous influence des mycorhizes (Rambelli, 1973 ; Linderman, 1988). Des études réalisées en milieu naturel sur des plantes colonisées par des champignons mycorhiziens ont montré qu'environ 10 à 20 % du carbone fixé au niveau du végétal sont transférés aux symbiotes fongiques. Ceci représente une entrée significative d'énergie dans ce compartiment, et ce carbone jouera un rôle crucial dans la dynamique de nombreux microorganismes associés à cette mycorhizosphère (Johnson *et al.*, 2002). Par ailleurs, les hyphes mycéliens des champignons formant les associations mycorhiziennes peuvent s'étendre jusqu'à plusieurs centimètres au-delà de la surface racinaire (Rhodes & Gerdemann, 1975). Outre leur rôle dans le prélèvement des nutriments, ces hyphes favorisent la formation d'agrégats dans le sol notamment par leur exsudation. Ces structures stimulent la prolifération de microorganismes bien distincts : l'**hyphosphère** désigne ainsi le sol conditionné par ce réseau d'hyphes (Rambelli, 1973 ; Linderman, 1988).

La richesse du sol en phosphore est un facteur déterminant dans la mise en place de la symbiose mycorhizienne. Ratnayake *et al.* (1978) ont proposé que le mécanisme par lequel le phosphore contrôlerait la formation de cette symbiose soit lié à la perméabilité membranaire des racines. En effet, en condition de sol riche en P, les métabolites nécessaires à l'initiation et à la formation de l'association plante – champignon mycorhizien ne seraient pas exsudés en quantités suffisantes suite à une baisse de la perméabilité membranaire des racines dues à leur teneur élevée en P.

De même, Graham *et al.* (1981) ont indiqué que les champignons mycorhiziens, en améliorant la nutrition phosphatée de la plante, réduisaient également les quantités d'exsudats racinaires libérés dans la rhizosphère du fait d'une diminution de la perméabilité des membranes racinaires. En revanche, Leyval & Berthelin (1993) et Grayston *et al.* (1996) observent plutôt une augmentation de l'exsudation racinaire en présence des mycorhizes. Différentes hypothèses ont été avancées pour expliquer ce mécanisme : une plus grande allocation de photosynthétats au symbiote fongique (Koch & Johnson, 1984), la production par les mycorhizes d'hormones augmentant la perméabilité racinaire (Bowen, 1994), etc.

Selon le type de champignons symbiotiques et les critères morpho-anatomiques du nouvel organe formé, deux principaux types de mycorhizes ont majoritairement été décrits en zone tropicale (Read, 1991 ; Gobat *et al.*, 2003) : les mycorhizes à vésicules et arbuscules et les ectomycorhizes.

– les **mycorhizes à vésicules et arbuscules** : elles concernent environ 95 % des taxons végétaux à mycorhizes et ce type est non visible à l'œil nu (Read, 1991). Les symbiotes fongiques sont classés dans quatre ordres : Archeosporales (Walker & Schüßler), Diversisporales (Walker & Schüßler), Glomerales (morton & Benny) et Paraglomerales (Walker & Schüßler) appartenant à la classe des Glomeromycètes (Cavalier-Smith) et à l'Embranchement des Glomeromycota (Walker & Schüßler) (Schüßler *et al.*, 2001). Ils sont distingués par leurs caractères morphologiques et structuraux ou par analyse moléculaire. Le genre *Glomus* est généralement le plus représenté en termes d'espèces dans les sols des agrosystèmes en Afrique de l'Ouest, probablement à cause de sa capacité d'adaptation aux sols dégradés (Bâ *et al.*, 1996 ; Dalpé *et al.*, 2000). Ces champignons sont des symbiotes obligatoires non cultivables en l'absence de la plante hôte. Après la germination de la spore et la formation d'un tube germinatif, l'hyphe qui en résulte entre en contact avec la racine de la plante hôte et différencie un appressorium. À son tour, l'appressorium différencie un hyphe d'infection qui s'insinue entre les cellules épidermiques et corticales de la racine où des structures d'échange (arbuscules) et de réserve (vésicules) se développent. Néanmoins, la formation de vésicules n'est pas observée chez tous les groupes développant ce type de symbiose. Des spores sont également différenciées dans le sol et dans les racines, et sont utilisées comme structure de référence pour l'identification morpho-anatomique des espèces. Ce sont des structures unicellulaires, de forme généralement globoïde, à paroi épaisse formée de plusieurs couches de différentes textures, reliées au réseau filamenteux par un hyphe suspenseur. L'infection par les endomycorhizes ne modifie pas la morphologie globale des racines.

– les **ectomycorhizes** : la symbiose ectomycorhizienne concerne 3 à 5 % des plantes vasculaires et se rencontre principalement chez les dicotylédones. Dans ce cas, les partenaires fongiques sont des champignons supérieurs, Basidiomycètes et Ascomycètes, qui peuvent fructifier et une première identification peut être basée sur la morphologie des carpophores. Certains de ces champignons sont cultivables en l'absence de leur plante hôte.

La symbiose ectomycorhizienne entraîne d'importantes modifications dans la morphologie racinaire : les poils absorbants disparaissent et un manteau d'hyphe, appelé « manteau fongique », entoure les racines nourricières. De ce manteau partent des hyphe qui s'insèrent entre les cellules corticales de la racine pour

former le « réseau de Hartig ». Vers l'extérieur, des hyphes prolifèrent à partir du manteau fongique et colonisent le milieu environnant en formant le « réseau extramatriciel » (Hampp *et al.*, 1999).

Dans les écosystèmes tropicaux, au sud du Sahara en particulier, les associations endomycorhiziennes sont majoritaires (Ducouso & Thoen, 1991) et le type ectomycorhizien se retrouve principalement chez les *Caesalpinioideae*, les *Dipterocarpaceae*, les *Euphorbiaceae*, les *Fabaceae*, les *Proteaceae*, les *Gnetaceae*, les *Sapotaceae*, les *Sarcolaenaceae*... (Thoen & Bâ, 1989 ; Thoen & Ducouso, 1989 ; Sanon *et al.*, 1997 ; Diédhiou *et al.*, 2005). Des auteurs ont observé que les Acacias sahéliens (*Faidherbia albida*, *A. nilotica*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *A. seyal*) ne formaient que des associations mycorhiziennes à arbuscules (Ducouso & Thoen, 1991 ; Diop *et al.*, 1994 ; Manga, 2005).

### **Les champignons mycorhiziens dans les agrosystèmes : leur rôle écologique**

Le rôle majeur des mycorhizes est le prélèvement et le transport vers la plante des éléments nutritifs très peu mobiles dans le sol, principalement le phosphore (Rhodes & Gerdemann, 1975 ; Bolan, 1991 ; Gianinazzi & Schüepp, 1994 ; Duponnois *et al.*, 2005a ; Lambers *et al.*, 2008). En effet, selon le pH du sol, cet élément se retrouve en grande partie associé au fer, à l'aluminium ou au calcium sous des formes de phosphates difficilement disponibles pour les plantes (Hinsinger, 2001). L'exploration d'un plus grand volume du sol et la possibilité de solubilisation des minéraux primaires par les mycorhizes devraient ainsi permettre une meilleure nutrition phosphatée des plantes (Manjunath *et al.*, 1989 ; Landeweert *et al.*, 2001).

Cette amélioration de l'acquisition des nutriments inorganiques par les mycorhizes concerne également N, K, Mg, Na, S, B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si, Zn (Caris *et al.*, 1998 ; Duponnois & Bâ, 1999 ; He & Nara, 2007). Par ailleurs, il a été démontré que les associations mycorhiziennes pouvaient jouer un rôle significatif dans la décomposition et la minéralisation des matières organiques végétales et mobiliser les nutriments au bénéfice de la plante hôte (Tarafdar & Rao, 1997 ; Pare *et al.*, 2000 ; Hodge *et al.*, 2001 ; Gobat *et al.*, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008). He & Nara (2007) ont même suggéré que les mycorhizes pourraient jouer un rôle fondamental dans la réduction de la malnutrition humaine du fait que de nombreux nutriments se retrouvaient dans la biomasse des plantes mycorhizées (biofortification) et pourraient alimenter l'organisme humain.

L'amélioration de la nutrition hydrique des plantes par l'intermédiaire des mycorhizes a aussi été notée *via* ce plus grand volume de sol exploré par les hyphes mycorhiziens (Garbaye, 2000 ; Auge, 2001).

De nombreux autres résultats indiquent par ailleurs, un effet bioprotecteur des mycorhizes : une réduction ou même une inhibition de l'effet négatif de certains agents phytoparasitaires (Smith, 1987 ; Duponnois *et al.*, 1993 ; Duponnois & Cadet, 1994 ; Newsham *et al.*, 1995 ; Azcon-Aguilar & Barea, 1996 ; St-Arnaud *et al.*, 1997) et une meilleure survie des plantes mycorhizées sur les sols pollués par les éléments traces métalliques ou par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (Leyval *et al.*, 1997 ; Khan *et al.*, 2000 ; Rufyikiri *et al.*, 2000 ; Leyval & Joner, 2001 ;

Joner & Leyval, 2003). De même, une nette amélioration de la structure du sol a souvent été notée en présence des mycorhizes. Le vaste réseau d'hyphes extramatriciels et la libération dans le sol par les hyphes mycorhiziens d'une glycoprotéine, la glomaline, entraîneraient une meilleure stabilisation du sol par la formation d'agrégats beaucoup plus stables (Tisdall & Oades, 1979 ; Wright & Upadhyaya, 1998 ; Rillig & Steinberg, 2002 ; Lovelock *et al.*, 2004 ; Rillig & Mummey, 2006).

Les associations mycorhiziennes jouent également un rôle clef dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes terrestres en intervenant fortement dans les relations plante - plante. En effet, l'existence d'arbres adultes supportant déjà des structures mycorhiziennes a été décrite comme un moyen très efficace dans l'établissement des jeunes plants en favorisant notamment l'infection de ces jeunes plants par les champignons mycorhiziens, donc leur survie (Newman, 1988 ; Simard & Durall, 2004). En outre, les champignons mycorhiziens favorisent la co-existence entre plusieurs espèces végétales, améliorant ainsi la productivité et la biodiversité végétales dans ces écosystèmes (van der Heijden *et al.*, 1998a,b ; Gobat *et al.*, 2003 ; Hart *et al.*, 2003 ; Silvertown, 2004 ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007). Des auteurs ont même suggéré une translocation de métabolites *via* un pont mycélien créé par le réseau d'hyphes connectant plusieurs plantes de la même et d'espèces différentes (Smith & Read, 1997 ; Robinson & Fitter, 1999 ; Gobat *et al.*, 2003 ; Yao *et al.*, 2003 ; Simard & Durall, 2004), avec le cas particulier de la mycohétérotrophie où des plantes non chlorophylliennes (Orchidées, Ericacées) sont nourries par leurs congénères photosynthétiques *via* ce réseau mycélien (Leake, 2004 ; Selosse *et al.*, 2006). Par ailleurs, les associations mycorhiziennes sont fortement impliquées dans les successions végétales : ainsi, sur certains sols pauvres aussi bien en éléments nutritifs qu'en propagules mycorhiziennes, les espèces végétales dépendant peu de cette symbiose vont s'installer. Par la suite, avec l'enrichissement du sol en structures mycorhiziennes, les espèces plus mycotrophes prennent la relève avec une forte corrélation positive entre les biodiversités fongique et végétale (Reeves *et al.*, 1979 ; Janos, 1980 ; van der Heijden *et al.*, 1998a, Hart *et al.*, 2003). En revanche, il faut aussi noter que certaines espèces pionnières très mycotrophes s'installent en début de succession végétale sur des sols dégradés et favorisent par la suite le développement d'autres espèces végétales *via* un effet « plante nurse » (Azcon-Aguilar *et al.*, 2003).

## L'utilisation de la symbiose mycorhizienne dans les opérations de reboisement : exemple des champignons ectomycorhiziens

Dans les régions tempérées, les champignons ectomycorhiziens améliorent de façon remarquable la croissance et la nutrition minérale des arbres (Smith & Read, 2008). Ils permettent aussi aux arbres de mieux résister à certaines maladies racinaires et d'exploiter au mieux les ressources en eau.

Dans les régions tropicales naturelles, il existe en général très peu de données équivalentes sur le rôle des champignons ectomycorhiziens pour le développement des essences endémiques d'Afrique tropicale et d'Asie du Sud-Est (Bâ *et al.*, 1999 ; Bâ *et al.*, 2002 ; Diédhiou *et al.*, 2005 ; Ramanankierana *et al.*, 2007). Mais pour certaines essences tropicales introduites comme les pins, les eucalyptus et les acacias australiens, de nombreuses données sont disponibles aussi bien dans leur aire d'origine que dans les zones d'introduction (Garbaye *et al.*, 1988 ; Dell & Malacjczuk, 1997 ; Duponnois *et al.*, 2005, 2007 ; Dell *et al.*, 2002 ; Chen *et al.*, 2000a, 2006).

Dans les régions tropicales, deux situations pédoclimatiques sont généralement observées : les zones tropicales humides (forêt dense et galerie forestière) et les zones tropicales sèches (forêt claire, savane sèche et steppe aride) (Garbaye *et al.*, 1988). Quand la ressource en eau est peu limitante (milieu tropical humide), la stratégie sylvicole vise à obtenir une production de biomasse optimale en améliorant le matériel végétal par le choix des provenances et du matériel clonal. Ensuite la fertilité des sols est améliorée en ayant recours à des engrais et/ou des microorganismes symbiotiques (Garbaye *et al.*, 1988). Ces plantations industrielles (Ex : plantations de pins en Afrique du Sud et au Congo, d'*Acacia mangium* en Indonésie, d'*Eucalyptus* spp. au Brésil) contribuent significativement à la production mondiale de pâte à papier. Pour les essences forestières qui ont longtemps co-évolué avec des champignons et des bactéries dans un continent éloigné, le problème est d'évaluer le bénéfice que ces arbres peuvent tirer de l'environnement microbien de la zone d'introduction. En conséquence, la connaissance du statut symbiotique des essences et de leur compatibilité fonctionnelle vis-à-vis de la microflore native du milieu est une condition nécessaire pour la réussite des plantations.

Lorsque les sols sont carencés en éléments nutritifs mais où le déficit hydrique limite la production ligneuse, le reboisement revêt une importance toute particulière car il fournit l'essentiel des moyens de subsistance pour les populations locales (Ex : protection des sols, bois de chauffe, nourriture). Dans ce contexte de sylviculture de survie, le matériel végétal doit être sélectionné en fonction des contraintes abiotiques (Ex : stress hydrique, salinité, etc.) et il s'agit également d'optimiser les symbioses fixatrices d'azote et mycorhiziennes afin que les arbres utilisent au mieux les ressources disponibles en eau et en éléments minéraux (Smith & Read, 2008). En Afrique, les reboisements sont généralement réalisés avec des essences à croissance rapide comme les Légumineuses, les Casuarinaceae et les Myrtaceae. Afin d'optimiser le rôle de la symbiose mycorhizienne, il convient de sélectionner des symbiotes fongiques performants quant à leur effet sur la croissance de la plante hôte.

Dans cet article, les principaux résultats acquis sur la mycorhization contrôlée en Afrique de l'Ouest de certaines essences introduites (pin, eucalyptus, filao, acacias australiens) seront exposés. Ils concernent certaines essences introduites (pin, eucalyptus, filao, acacias australiens).

## Les Pinaceae

En Afrique, les pins tropicaux utilisés en plantation proviennent d'Asie du Sud-Est (Ex : *P. kesiya*), des Caraïbes (Ex : *P. caribaea*), d'Amérique centrale (Ex : *P. oocarpa*),

et d'Amérique du Nord (Ex : *P. radiata*). *P. caribaea* est une des espèces de pins les plus répandues en Afrique de l'Ouest. Les pins sont associés à des champignons ectomycorhiziens dont ils dépendent très fortement pour leur croissance (Delwaulle *et al.*, 1987). La plupart des champignons montrent une spécificité très étroite vis-à-vis des pins (Ex : *Rhizopogon* spp., *Suillus* spp.), mais d'autres symbiotes fongiques (Ex *Pisolithus tinctorius*) présentent une spécificité d'hôtes beaucoup plus large (Marx, 1977 ; Molina & Trappe, 1994 ; Martin *et al.*, 2002).

Les premiers essais d'introduction de pins (*P. radiata*) ont été réalisés au Kenya en 1902 (Mikola, 1970). Toutefois les plants étaient chlorotiques et dépassaient rarement le stade de la pépinière. Cet échec dura jusqu'en 1910 quand sur les conseils du "Royal Botanic Gardens" à Kew en Angleterre, du sol de vieilles plantations de pins contenant des propagules (ex : spores, fragments de racines) de champignons ectomycorhiziens fut importé d'Afrique du Sud. Cet inoculum naturel fut utilisé avec succès dans les pépinières de pins au Kenya avant que cette pratique d'inoculation ne se répande en Afrique de l'Est (Mikola, 1970). En Afrique de l'Ouest, les premiers succès de plantations de pins (Ex : *P. kesiya*) ont été enregistrés à Dalaba en Guinée en 1914 (Delwaulle *et al.*, 1987). Comme en Afrique de l'Est, l'utilisation du sol de vieilles plantations a permis la réussite des essais d'introduction de cette essence au Cameroun, au Congo, au Nigeria, au Liberia, en Côte d'Ivoire et au Ghana (Momoh & Gbadegesin, 1980 ; Marx, 1980 ; Delwaulle *et al.*, 1987). Toutefois, les modalités selon lesquelles les champignons associés aux pins ont été introduits en Afrique tropicale, restaient incertaines. Trois hypothèses non exclusives ont été proposées pour expliquer l'origine de l'inoculum naturel : (1) des immigrants venus d'Europe auraient introduit en Afrique de jeunes pins mycorhizés comme plantes d'ornement (2) des spores de champignons ectomycorhiziens auraient été présentes sur des graines de pins importées (3) la microflore ectomycorhizienne des pins serait native de la zone de plantation (Mikola, 1970 ; Delwaulle *et al.*, 1987). Les deux premières hypothèses sont plus probables par rapport à la troisième hypothèse car la microflore ectomycorhizienne native est en général spécifique des essences endémiques (Mikola, 1970 ; Redhead, 1979). Cela pourrait expliquer en partie l'échec des tentatives d'introduction de *P. caribaea* en Casamance, région au Sud du Sénégal la plus favorable au reboisement avec les pins (Delwaulle, 1978).

Garbaye (1991) a comparé les avantages et les inconvénients de l'utilisation des inoculums naturels (Ex : sol de vieilles plantations de pins, spores). Le coût des inoculums naturels est très attractif par rapport à celui des inoculums artificiels mais ils présentent de nombreux inconvénients comme les risques de recyclage de pathogènes. Pour que l'inoculum ait une efficacité optimale et durable, il est nécessaire d'utiliser des cultures pures de champignons sélectionnés en exploitant éventuellement leur variabilité interspécifique et intraspécifique (Lamhamedi & Fortin, 1991). De nombreux résultats expérimentaux attestent que l'inoculation avec des souches de champignons sélectionnées améliorerait significativement la croissance des pins en pépinières et plantations (Tableau 1). Par exemple les travaux de Momoh et Gbadegesin (1980) sur le pin des Caraïbes ont montré que les gains de croissance sont plus importants avec une souche de *P. tinctorius* qu'avec un inoculum naturel apporté sous forme de sol de vieilles plantations de pins. Ce type de résultat a

Tableau 1.  
Ectomycorhization contrôlée de *Pinus caribaea* introduit en Afrique de l'Ouest et du centre

Référence	Pays	Paramètre mesuré	Champignon introduit	Augmentation de croissance par rapport aux plants non inoculés
Momoh & Gbadegesin (1980)	Nigeria	Hauteur à 30 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,2 à 2,8
Ofosu-Asiedu (1980)	Ghana	Hauteur à 18 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i> <i>Rhizopogon luteolus</i> <i>Thelephora terrestris</i>	x 0,6 à 1 x 1 x 0,8 à 1,2
Delwaulle <i>et al.</i> (1982)	Congo	Hauteur à 20 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i> <i>Suillus bovinus</i> <i>Suillus bevinii</i> Mycorhize de Loudima Mycorhize de Pointe-Noire	x 1,2 à 1,5 x 1,1 x 1 x 1,2 x 1
Kabre (1982)	Sénégal	Biomasse aérienne à 8 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,4 à 13,5
Marx <i>et al.</i> (1985)	Liberia	Volume par ha à 3 ans	<i>Pisolithus tinctorius</i> <i>Telephora terrestris</i> Humus	x 1,5 x 1 x 1,7
Delwaulle <i>et al.</i> (1987)	Congo	Hauteur à 12 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,2

également été obtenu au Congo par Delwaulle *et al.* (1982). Pourtant, dans d'autres situations, l'inoculum naturel peut être aussi efficace que le champignon introduit. Par exemple, dans certains sols du Sud du Sénégal, la présence d'actinomycètes antagonistes du champignon introduit expliquerait la supériorité de l'inoculum naturel sur la souche introduite pour la croissance du pin des Caraïbes.

En conclusion, il s'avère nécessaire d'inoculer les pins avec des souches de champignons ectomycorhiziens sélectionnées. *P. tinctorius* est un bon candidat, efficace et adapté aux conditions environnementales lorsque des pins sont introduits dans des sites où il n'existe pas de champignons ectomycorhiziens natifs compatibles. Si par contre il existe déjà de vieilles plantations de pins à proximité du lieu de reboisement, il est alors possible d'utiliser, par défaut, du sol de plantations pour assurer la survie des jeunes plants en pépinière. L'idéal est d'introduire des champignons sélectionnés qui procurent aux arbres un gain de croissance en pépinière et en plantation.

## Les Myrtaceae

La famille des Myrtaceae comprend 133 genres et plus de 3800 espèces (Wilson *et al.*, 2001) et comprend deux sous-familles (Myrtoideae et Psiloxylodeae) et 17 tribus (Wilson *et al.*, 2005). Les zones d'endémisme des Myrtacées sont l'Australie, le Sud-Est asiatique et l'Amérique du Sud. Les ectomycorhizes sont observées chez les

tribus Eucalypteae et Melaleuceae constitués d'espèces appartenant respectivement aux genres *Eucalyptus* et *Melaleuca* (Wang & Qiu, 2006). Ces deux genres sont originaires du Nord-Est d'Australie, d'Indonésie orientale et de Nouvelle-Guinée. Des millions d'hectares d'eucalyptus sont plantés dans les pays tropicaux en dehors de leur aire d'origine. En Afrique tropicale, les eucalyptus sont utilisés dans des plantations clonales industrielles en République du Congo pour la production de pâte à papier et dans des petites plantations rurales (Ex : Sénégal) pour produire du bois de chauffe, du charbon de bois ou des perches utilisées pour la construction de maisons. Les eucalyptus sont également plantés au Brésil et en Inde pour la production de pâte à papier ou de charbon de bois. Ils sont répartis en cinq sous-genres : *Monocalyptus*, *Symphomyrtus*, *Corymbia*, *Eudesmia* et *Idiogenes* et 450 espèces (Chilvers, 1972). Leur nombre précis évolue au fil des études taxonomiques. La plupart des espèces utilisées en plantation forestière tropicale appartiennent au sous-genre *Symphomyrthus*.

Dans son aire de distribution naturelle, le genre *Eucalyptus* est associé à la fois à des champignons ectomycorhiziens et à des champignons mycorhiziens à arbuscules. Les espèces des sous-genres *Monocalyptus* (Ex : *E. fastigata*, *E. radiata*) et *Symphomyrtus* (Ex : *E. camaldulensis*, *E. grandis*) sont celles qui présentent le plus grand nombre de morphotypes ectomycorhiziens (Chilvers, 1972). La diversité des morphotypes observés chez les *Monocalyptus* est plus importante que celle des *Symphomyrtus* (Chilvers, 1972). Il a été suggéré que les *Monocalyptus* qui se développent dans des sols très pauvres sont plus dépendants des mycorhizes à arbuscules que les *Symphomyrtus* trouvés dans des sols relativement plus riches.

Les eucalyptus ont un cortège ectomycorhizien très diversifié comprenant des champignons épigés à large spectre d'hôtes (Ex : *Laccaria laccata*, *Scleroderma laeve*, *P. albus*) et des champignons hypogés à spectre d'hôtes plus étroit (Ex : *Hymenogaster albellus*, *Hydnangium carneum*) (Malajczuk *et al.*, 1982). Toutefois, ils ne sont pas compatibles avec des champignons ectomycorhiziens comme *Rhizopogon* spp., *Suillus* spp. et *P. tinctorius* spécifiques des pins (Ex : *P. radiata*) introduits en Australie (Malajczuk *et al.*, 1982 ; Molina & Trappe, 1994). La zone d'endémisme du genre *Pisolithus* serait l'Australie et l'Asie avec au moins cinq espèces dont deux d'entre elles, *P. microcarpus* et *P. albus*, se seraient dispersées avec les eucalyptus en Europe, Amérique du Sud, Asie et Afrique (Martin *et al.*, 2002). La variabilité interpécifique voire intraspécifique dans le genre *Pisolithus* est valorisée pour sélectionner les champignons performants sur la croissance des eucalyptus (Burgess *et al.*, 1994 b). En effet, il existe une variabilité dans la réponse des eucalyptus à l'inoculation avec des espèces voire des isolats fongiques de *Pisolithus* d'origines géographiques différentes (Burgess *et al.*, 1994 b). Ce sont les espèces fongiques australiennes qui sont les plus performantes quant à leur effet sur la croissance des eucalyptus en Australie (Burgess *et al.*, 1994 b).

Chez les eucalyptus, le rôle des mycorhizes à arbuscules est moins connu que celui des ectomycorhizes. Les mycorhizes à arbuscules ont été décrites dans les années 1930 mais c'est seulement dans les années 1980 que ce type de mycorhizes a été étudié (Asai, 1934 ; Maeda, 1954 ; Malajczuk *et al.*, 1981).

Les eucalyptus présentent des mycorhizes à arbuscules qui coexistent avec des ectomycorhizes sur le même système racinaire et parfois sur le même apex racinaire (Chen *et al.*, 2000b ; 2007). La contribution respective des deux types de mycorhizes sur la croissance des eucalyptus n'a pas encore été clairement établie (Lapeyrie & Chilvers, 1985 ; Chen *et al.*, 2000b). Cependant, d'un point de vue épidémiologique, les mycorhizes à arbuscules prédominent sur les jeunes plants tandis que les ectomycorhizes sont majoritaires sur des plants plus âgés (de Mendonça Bellei *et al.*, 1992 ; Oliveira *et al.*, 1997).

En dehors de leur aire d'origine, les eucalyptus sont principalement associés aux genres *Pisolithus* et *Scleroderma* (Mikola, 1970 ; Bakshi, 1966 ; Garbaye *et al.*, 1988 ; Thoen & Ducouso, 1989 ; Dell *et al.*, 2002 ; Chen *et al.*, 2006 ; Chen *et al.*, 2007). Certains *Pisolithus* australiens (Ex : *P. albus*, *P. microcarpus*) ont été introduits en même temps que les eucalyptus dans différents continents (Martin *et al.*, 2002). Il a aussi été montré que les eucalyptus forment des ectomycorhizes avec des souches de *Pisolithus* (Ex : *P. kisslingi*, *P. aurantioscabrosus*) indigènes de la zone de plantation en Asie (Dell *et al.*, 2002). Une autre possibilité serait que les eucalyptus d'introduction plus récente aient contracté des ectomycorhizes avec des souches de *P. tinctorius* apportées avec les pins. En conclusion, pour réussir l'introduction des eucalyptus hors de leur aire d'origine, deux stratégies peuvent être envisagées : (i) soit introduire des champignons ayant co-évolué avec cette essence dans son aire d'origine, (ii) soit avoir recours à des champignons indigènes (Garbaye *et al.*, 1988 ; Bâ, 1990). Une plantation expérimentale réalisée au Congo a permis de mesurer l'impact positif de l'inoculation par des cultures pures de *P. tinctorius* (isolat de pins d'Amérique du Nord) sur la production de biomasse (+ 30%) par rapport à un hybride (*E. urophylla* x *E. kirtoniana*) en pépinière (Garbaye *et al.*, 1988). La souche nord américaine, pourtant efficace la première année, a ensuite été éliminée par un scléroderme local. Cette souche de *Pisolithus* semble donc être moins adaptée que la souche locale aux eucalyptus et/ou aux conditions pédoclimatiques de la région. En conséquence, l'introduction des eucalyptus tropicaux est à envisager avec des souches fongiques australiennes. Cette hypothèse est à prendre en compte lorsque les champignons locaux sont peu efficaces avec les eucalyptus comme en Chine et aux Philippines où l'inoculation avec des champignons australiens sélectionnés a été nécessaire pour stimuler, d'un facteur multiplicateur de 2,5 la croissance des eucalyptus âgés de 2 ans (Dell & Malajczuk, 1997). Les *Pisolithus* et *Scleroderma* asiatiques se révèlent d'ailleurs moins performants que ceux d'Australie sur des eucalyptus en pépinière et en plantation en Asie (Dell *et al.*, 2002 ; Chen *et al.*, 2006).

En conclusion, pour optimiser les performances des plantations d'eucalyptus, la stratégie à mettre en œuvre est la suivante : (i) sélectionner du matériel génétiquement adapté à la zone de plantation en utilisant de préférence des hybrides interspécifiques plus vigoureux pour répondre aux besoins en bois de service, (ii) s'assurer de la survie des hybrides exigeants en éléments nutritifs en les « équipant » avec des souches fongiques adaptées à l'essence et au climat de la zone de plantation (Garbaye *et al.*, 1988). Les souches australiennes de *Scleroderma* et *Pisolithus* sont de bonnes candidates pour la mycorhization contrôlée des eucalyptus en dehors de leur aire d'origine (Chen *et al.*, 2006 ; Chen *et al.*, 2007).

## Les Casuarinaceae

Les Casuarinaceae sont des plantes actinorhiziennes formant des nodules fixateurs d'azote avec l'actinomycète *Frankia* (Dommergues *et al.*, 1999). Elles se subdivisent en 4 genres et 96 espèces : *Allocasuarina* (59 espèces), *Casuarina* (17 espèces), *Ceuthostoma* (2 espèces) et *Gymnostoma* (18 espèces) (Maggia, 1991). Leur aire d'origine s'étend de l'Australie au Sud-Est asiatique.

Quelques Casuarinaceae (Ex : *Allocasuarina* et *Casuarina*) ont été introduites dans les zones tropicales et subtropicales pour lutter contre l'érosion des sols et pour produire du bois de feu. Par exemple, au Sénégal, des milliers d'hectares de *C. equisetifolia* ont été plantés, dans la zone des Niayes, le long du littoral entre Dakar et Saint-Louis, pour protéger les cuvettes maraîchères et fixer les dunes (Dommergues *et al.*, 1999).

Dans leur aire d'origine, les Casuarinaceae présentent une diversité de champignons ectomycorhiziens dont certains sont communs aux eucalyptus (Reddell *et al.*, 1986). La diversité fongique est plus importante avec *Allocasuarina* (20 genres dont *Amanita* spp., *Elaphomyces* spp., *P. tinctorius*) qu'avec *Casuarina* (*Scleroderma* spp. et *Thelephora* spp.). De plus, le genre *Casuarina* forme rarement des ectomycorhizes *sensu stricto* et en serait moins dépendant que les *Allocasuarina* (Bâ *et al.* 1987, Thoen *et al.*, 1990 ; Dell *et al.*, 1994).

Il y a peu de données sur la diversité des champignons mycorhiziens à arbuscules associés aux Casuarinacées dans leur milieu d'origine (Reddell *et al.*, 1986). Le genre *Gymnostoma* n'est pas associé à des champignons ectomycorhiziens, mais possède des myconodules dont le rôle est encore hypothétique (Duhoux *et al.*, 2001). Les myconodules sont des nodules colonisés par des champignons mycorhiziens à arbuscules. Par contre, il n'y a pas d'informations sur le statut mycorhizien des deux espèces de *Ceuthostoma*.

En dehors de leur aire d'origine, c'est en partie grâce à leur aptitude à évoluer en symbiose avec l'actinomycète *Frankia*, fixateur d'azote, que les Casuarinaceae ont été introduites avec succès sur les sols dunaires et les stériles miniers (Dommergues *et al.*, 1999). Il a été possible de trouver *in situ* les deux types de mycorhizes et parfois les trois symbiotes (champignons ectomycorhiziens, champignons mycorhiziens à arbuscules et *Frankia*) sur le même système racinaire de *C. equisetifolia* (Bâ *et al.*, 1987). Cependant, l'efficacité de cette quadruple symbiose pour la croissance de la plante hôte n'a pas été prouvée. Diem & Gauthier (1982) ont montré que la mycorhization par *G. mossaea* stimule la croissance, la nodulation et la fixation d'azote par *Frankia* sur de jeunes plants de *C. equisetifolia*. Il a été également démontré que des transferts d'azote sont possibles, *via* le réseau ectomycorhizien, entre la plante fixatrice d'azote *C. cunninghamiana* et la plante non fixatrice d'azote *E. maculata* (He *et al.*, 2004).

À notre connaissance, il n'y a pas d'études publiées sur la mycorhization contrôlée des Casuarinaceae en plantation. Les principales informations concernent l'effet bénéfique de la mycorhization contrôlée sur la croissance des Casuarinaceae en serre et en conditions contrôlées. Des progrès sont à faire dans ce domaine surtout si on veut que la fixation d'azote des Casuarinacées fonctionne *in situ* à son niveau d'efficacité maximal.

## Les Légumineuses

La famille des Légumineuses (Fabaceae) comprend trois sous-familles : les Caesalpinioideae, les Mimosoideae et les Papilionoideae. En Afrique tropicale, on trouve des ectomycorhizes majoritairement parmi les Caesalpinioideae.

### LES MIMOSOIDEAE

La sous-famille des Mimosoideae comporte environ 2800 espèces d'arbres, d'arbustes et d'abrisseaux des régions tropicales et subtropicales. Elle renferme des essences à usages multiples dont l'intérêt économique et écologique est considérable dans les systèmes agroforestiers traditionnels d'Afrique de l'Ouest. Les espèces qui possèdent des ectomycorhizes appartiennent à la tribu des *Acacieae*, au genre *Acacia* et au sous-genre *Phyllodinae*. On peut citer par exemple *A. mangium*, originaire d'Australie, à croissance rapide, qui connaît depuis ces vingt dernières années un regain d'intérêt auprès des services forestiers africains qui plantent des milliers d'hectares de sols dégradés pour répondre à la demande en bois et préserver ainsi les forêts naturelles de la pression anthropique (Cossalter, 1986). *A. mangium* est une des essences exotiques les plus plantées en Afrique de l'Ouest tout particulièrement en Côte d'Ivoire et en Guinée (Galiana *et al.*, 1996). *A. mangium* possède, outre des nodules fixateurs d'azote, des ectomycorhizes et des mycorhizes à arbuscules comme la plupart des *Phyllodinae* (Ducouso, 1991). La symbiose fixatrice d'azote d'*A. holosericea* fonctionne à son niveau d'efficacité maximale quand les deux types de mycorhizes sont présents sur les racines (Cornet & Diem, 1982).

Les acacias africains sont différents des acacias australiens par leur statut mycorhizien (Ducouso, 1991). Les acacias africains sont exclusivement associés à des champignons mycorhiziens à arbuscules dont ils dépendent fortement pour leur alimentation phosphatée (Colonna *et al.*, 1991 ; Bâ & Guissou, 1996).

Parmi les acacias australiens, certains sont uniquement à ectomycorhizes, d'autres à mycorhizes à arbuscules (Ducouso, 1991). On peut également observer les deux types de mycorhizes sur le même système racinaire chez quelques acacias. Si les champignons mycorhiziens à arbuscules ne sont pas spécifiques (la même souche peut indifféremment être associée à différentes plantes), il n'en va pas de même pour les champignons ectomycorhiziens et les rhizobia. Comme nous l'avons déjà signalé pour les pins et les eucalyptus, le problème de la spécificité revêt une importance comparable chez les acacias australiens. Dans leur aire d'origine, les acacias australiens sont, dans le meilleur des cas, naturellement associés aux trois symbiotes : rhizobium (sens large), champignon mycorhizien à arbuscules et champignon ectomycorhizien (Warcup, 1980). Contrairement aux eucalyptus, peu d'informations ont été acquises sur le cortège mycorhizien des acacias en Australie.

Les acacias australiens ont révélé une grande aptitude à s'adapter à une large gamme de sol dans leurs milieux d'introduction. Les résultats les plus spectaculaires ont été obtenus sur *A. mangium* en plantation dans des sols dégradés d'Asie (Ex : Indonésie, Malaisie, Thaïlande, Chine) et d'Afrique (e.g. Côte d'Ivoire, Tanzanie, Guinée) en partie grâce à l'inoculation avec des souches sélectionnées de *Bradyrhizobium* (Galiana *et al.*, 1991 ; Galiana *et al.*, 1996). Par contre, l'inoculation avec des

champignons mycorhiziens à arbuscules sélectionnés n'a pas donné tous les résultats escomptés probablement en raison de l'existence d'une microflore fongique native dans la zone de plantation (de la Cruz & Yantasath, 1986). Les données expérimentales sur les ectomycorhizes des acacias australiens restent très limitées et de simples observations sont encore nécessaires. En Malaisie, *Thelephora ramarioides* fructifie dans des plantations d'*A. mangium* sans pour autant que des ectomycorhizes aient été formellement observées. Des ectomycorhizes *sensu stricto* ont été, cependant, observées sur des racines d'*A. mangium* associées au champignon *Clavaria* sp. aux Philippines (Anino, 1992) et à *P. albus* au Sénégal (Duponnois *et al.*, 1998).

L'association entre acacias australiens et *P. albus* s'est révélée fonctionnelle en particulier dans des sols pauvres en P assimilable (Duponnois & Bâ, 1999 ; Duponnois & Plenchette, 2003) (Tableau 2). Néanmoins, l'effet de l'inoculation peut s'estomper après plusieurs mois de plantation d'*A. crassicarpa* malgré la présence de fructifications du champignon inoculé, *P. microcarpus* (Ducouso *et al.*, 2004). Ceci pourrait être dû à l'existence d'une microflore native tout aussi efficace que le champignon introduit. La double inoculation par *Bradyrhizobium* sp. et *G. mossaea* a été bénéfique sur *A. holosericea* en pépinière et quelques mois en plantation (Cornet & Diem, 1982).

Le cortège ectomycorhizien *in situ* des acacias australiens, en dehors de leur aire de distribution naturelle, semble limité au genre *Pisolithus* (Duponnois *et al.*, 1998). *P. albus* est l'espèce la plus commune sur les acacias et eucalyptus en plantation au Sénégal (Martin *et al.*, 2002). Cependant, les acacias australiens peuvent s'associer *in vitro* avec des champignons ectomycorhiziens natifs d'Afrique de l'Ouest (Bâ, 1990 ; Bâ *et al.*, 1994 b ; Duponnois & Plenchette, 2003) (Tableau 2). En effet, *S. dictyosporum*, associé fongique naturel d'*A. africana*, forme des ectomycorhizes en *in vitro* avec *A. holosericea* (Bâ, 1990). Les associations ainsi formées sont tout à fait fonctionnelles car on a observé des stimulations de croissance sur de jeunes plants d'*A. holosericea* inoculés avec *S. dictyosporum* (Tableau 3). Les sclérodermes africains seraient donc tout aussi efficaces que *P. albus* et probablement plus adaptés au contexte local même s'ils n'ont pas co-évolué avec les acacias australiens. Par ailleurs, des champignons ectomycorhiziens de zone tempérée comme *Boletus suillus* s'avèrent également performants sur la croissance d'*A. auriculiformis* en serre (Osonubi *et al.*, 1991).

Tableau 2.  
Dépendance ectomycorhizienne de quelques espèces d'*Acacia australiens* introduits en Afrique de l'Ouest et inoculées par *Pisolithus albus* IR100 (D'après Duponnois & Plenchette, 2003).

Espèces d'Acacia	Dépendance ectomycorhizienne (%) <sup>(1)</sup>
<i>A. auriculiformis</i>	45,2
<i>A. eriopoda</i>	20,6
<i>A. holosericea</i>	25,2
<i>A. mangium</i>	20,1
<i>A. platycarpa</i>	31,6

<sup>(1)</sup> Dépendance mycorhizienne = {(biomasse totale plants inoculé – biomasse totale plant non inoculé) / biomasse totale plants inoculé} × 100 (Plenchette *et al.*, 1983).

Le choix du champignon ectomycorhizien approprié pour les acacias australiens doit se faire sur une base aussi large que possible. Une attention toute particulière est à apporter également au choix des provenances des acacias. En effet, il a été démontré que certaines provenances d'*A. mangium* sont plus dépendantes du phosphore assimilable que d'autres (Vadez *et al.*, 1995) ou présentent une dépendance mycorhizienne variable en fonction des symbiotes fongiques (Duponnois *et al.*, 2002).

Tableau 3.  
Dépendance ectomycorhizienne de *A. holosericea* inoculé  
par des souches de *Pisolithus* et de *Scleroderma*  
(D'après Duponnois & Plenchette, 2003).

Souches ectomycorhiziennes	Dépendance ectomycorhizienne (%)
<i>Pisolithus</i> sp. SL2	46,3
<i>P. albus</i> COI007	47,5
<i>P. albus</i> COI024	41,6
<i>P. albus</i> COI032	44,9
<i>P. albus</i> IR100	54,3
<i>P. tinctorius</i> GEMAS	47,9
<i>Scleroderma dictyosporum</i> IR109	44,6
<i>S. verrucosum</i> IR500	50,2

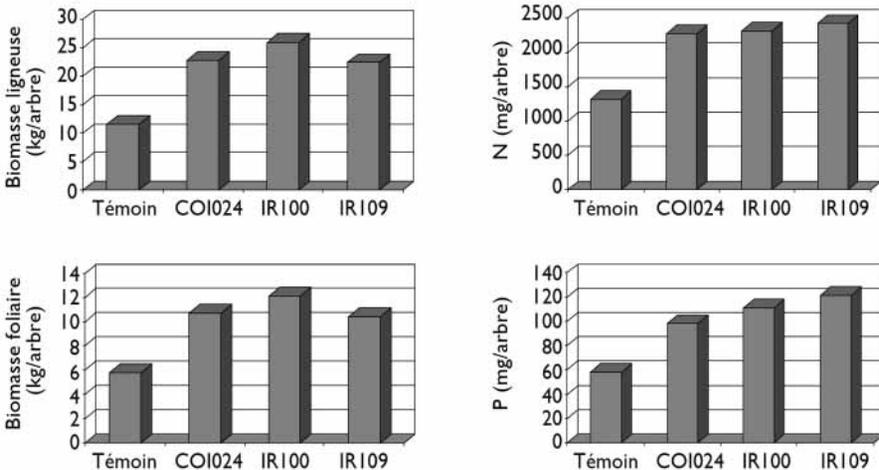


Figure 1.

Effet de l'inoculation ectomycorhizienne sur la croissance et la nutrition minérale de *Acacia holosericea* après 2 années de plantation au Sénégal.

D'après Duponnois *et al.* (2005).

Souche COI024 : *Pisolithus albus* ;

Souche IR100 : *Pisolithus albus* ;

Souche IR109 : *Scleroderma dictyosporum*.

L'inoculation contrôlée d'*A. holosericea* avec la souche *P. albus* IR100 a été bénéfique en pépinière (Duponnois *et al.*, 2005, 2007). La crise de transplantation a été notamment atténuée dans les traitements inoculés et la souche de *P. albus* introduite avait bouclé son cycle de reproduction puisque des sporophores ont été observés à proximité des arbres inoculés après 2 années de plantation (Figure 1). L'effet bénéfique de *P. albus* souche IR100 sur le développement d'*A. holosericea* a été confirmé dans des expériences de mycorhization contrôlée dans plusieurs sites au Sénégal (Duponnois *et al.*, 2007) (Tableau 4. Figures 1, 2, 3).



Figure 2.  
Sporophores de *Pisolithus albus*  
observés dans une plantation de *Acacia holosericea* au Sénégal sous des plants inoculés  
par le champignon *P. albus* souche IR100 après 2 années de plantation.  
Photo R. Duponnois



Figure 3.  
Effet de *Pisolithus albus* souche IR100 sur la croissance de *Acacia holosericea*  
après 2 années de plantation.  
Photo R. Duponnois

## Conclusion et perspectives

En Afrique de l'Ouest, les plantations forestières sont le domaine d'application privilégiée de la mycorhization contrôlée. Elles concernent principalement des essences à croissance rapide, comme les eucalyptus et les pins, pour approvisionner en bois l'industrie de la pâte à papier et pour répondre à la demande de bois de feu même si elles sont peu rentables préservant ainsi les forêts naturelles.

Le pépiniériste privé ou des services forestiers évaluent rarement le statut symbiotique des plants forestiers malgré les bénéfices potentiels de l'inoculation contrôlée sur la croissance des plants en pépinière comme en plantation. La sensibilisation des pépiniéristes est à encourager d'autant que les techniques de mycorhization contrôlée permettent d'obtenir des plants équilibrés, vigoureux et sains en réduisant notamment les traitements phytosanitaires et les fertilisants.

Ensuite les techniques de production de plants en pépinière sont à optimiser en apportant l'associé fongique approprié lorsqu'il est absent tout en économisant l'utilisation d'intrants (pesticides, engrais). Cependant, la production d'inoculum commercialisée reste un des obstacles majeurs pour la diffusion de la technique de mycorhization contrôlée. Des procédés de fabrication d'inoculum mycélien sont à valoriser puisque la demande en produits ligneux augmente en Afrique de l'Ouest. Malgré quelques inconvénients (e.g. recyclage de pathogènes), l'utilisation des spores, peu coûteuse, est à promouvoir chez les sclérodermes et les pisolithes car ces champignons produisent de grandes quantités de spores, faciles à conserver et qui germent au contact des racines.

Enfin, le choix du champignon adapté à l'essence et aux conditions pédoclimatiques est primordial pour la réussite des plantations des essences indigènes ou introduites. Le problème de la spécificité se pose lorsqu'on introduit des essences en dehors de leur aire d'origine. On peut envisager au moins deux cas de figure. Dans le premier cas où les symbiotes indigènes ne sont pas compatibles avec la plante introduite (Ex. pins), les connaissances actuelles nous orientent vers le choix des champignons ayant co-évolué avec la plante dans l'aire d'origine de celle-ci. Dans le second cas où il est possible de trouver des champignons locaux compatibles avec la plante (Ex. eucalyptus, acacias australiens) mais dont on ignore s'ils sont efficaces en plantation, il est important d'envisager l'introduction de l'associé fongique performant dans l'aire d'origine de l'essence et de le comparer avec les souches locales.

Le problème de la spécificité des souches locales vis-à-vis des essences indigènes (Ex. *A. africana*) ne se pose pas dans les mêmes termes car les souches locales sont déjà en place et ne montrent pas de spécificité d'hôtes. Il s'agit donc de les sélectionner suivant des critères d'efficacité et de compétitivité dans les conditions de pépinière et de plantation. Pour les *A. africana*, il est nécessaire de faire des essais d'inoculation dans différents sites de plantation afin d'éprouver les résultats obtenus en pépinière avec la souche locale *Thelephoroid* sp. XM002.

Une plus grande attention est à apporter aux inoculations multiples avec des champignons ectomycorhiziens, des champignons mycorhiziens à arbuscules et des rhizobiums (*Frankia* pour les Casuarinaceae) dans la mesure où la plupart des légumineuses forestières exotiques ou indigènes hébergent ces microorganismes symbiotiques.

Tableau 4.  
Diamètre, hauteur et paramètres de croissance des arbres inoculés ou non par *Pisolithus albus* souche IR100 dans les différentes plantations expérimentales de *Acacia holosericea* réalisées au Sénégal.  
D'après Duponnois et al. (2007).

Plantations	Sites	Temps	Paramètres de croissance							
			SD <sup>(1)</sup>	H	H est.	PB	SBB	WB	TB	LiB
<b>EC7</b>	A	30 mois								
Témoin			9,9 a <sup>(2)</sup>	4,39 a	4,49 a	13,2 a	11,8 a	17,9 a	42,6 a	1,7 a
<i>P. albus</i> IR100			13,8 b	4,93 b	5,16 b	27,4 b	24,7 b	42,5 b	91,6 b	3,6 b
<b>EC8</b>	B1	18 mois								
Témoin			2,7 a	2,49 a	2,9 a	0,77 a	0,64 a	0,60 a	2,11 a	0,08 a
<i>P. albus</i> IR100			3,3 b	2,82 b	2,82 a	1,20 b	1,00 b	1,02 b	3,37 b	0,13 b
<b>EC9</b>	B1	18 mois								
Témoin			2,6 a	2,43 a	2,55 a	0,71 a	0,59 a	0,55 a	1,94 a	0,07 a
<i>P. albus</i> IR100			3,5 b	2,87 b	2,89 b	1,36 b	1,15 b	1,19 b	3,86 b	0,15 b
<b>EC10</b>	B1	18 mois								
Témoin			2,5 a	2,37 a	2,51 a	0,65 a	0,54 a	0,49 a	1,77 a	0,07 a
<i>P. albus</i> IR100			4,3 b	3,15 b	3,16 b	2,14 b	1,82 b	2,03 b	6,21 b	0,24 b
<b>EC11</b>	B2	18 mois								
Témoin			5,7 a	3,63 a	3,55 a	3,96 a	3,42 a	4,24 a	11,89 a	0,47 a
<i>P. albus</i> IR100			6,5 b	3,81 b	3,76 b	5,28 b	4,59 b	5,97 b	16,11 b	0,64 b
<b>EC13</b>	A	18 mois								
Témoin			3,1 a	2,60 a	2,75 a	1,04 a	0,88 a	0,86 a	2,91 a	0,11 a
<i>P. albus</i> IR100			6,6 b	3,81 b	3,78 b	5,46 b	4,75 b	6,21 b	16,68 b	0,66 b

<sup>(1)</sup> SD: Diamètre du tronc (cm); H: Hauteur (m); H est.: Hauteur estimée selon les équations allométriques (m) (Duponnois et al., 2007);  
LB: Biomasse foliaire (kg per tree); SBB: Biomasse des branches (kg per tree); WB: Biomasse ligneuse (kg per tree); TB: Biomasse totale (kg per tree);  
LiB: Biomasse de la litière (kg m<sup>-2</sup>).

<sup>(2)</sup>: Pour chaque expérience, les données d'une même colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p < 0,05$ ).

## Références

- Anino, E.O. (1992).  
Natural ecto-mycorrhiza of *Acacia mangium*.  
*Nitrogen Fixing Tree Res. Reports* 10, p. 96.
- Asai, T. (1934).  
Über das Vorkommen und die Bedeutung  
der Wurzelpilze in den Landpflanzen.  
*Japanese Journal of Botany*, 7 : 107-150.
- Maeda, M. (1954).  
The meaning of mycorrhiza  
in regard to systematic botany.  
*Kumamoto Journal of Science Ser. B.*, 3, 57-84.
- Auge RM (2001).  
Water relations, drought and vesicular-arbuscular  
mycorrhizal symbiosis.  
*Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Azcon-Aguilar C, Barea JM (1996).  
Arbuscular mycorrhizas and biological  
control of soil-borne plant pathogens –  
An overview of the mechanisms involved.  
*Mycorrhiza* 6 : 457-464.
- Bâ, A.M. & 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, Dalpé Y, Guissou T (1996).  
Les Glomales d'*Acacia holosericea*  
et d'*Acacia mangium*.  
*Bois et Forêt des Tropiques* 250 : 5-18.
- Ba, A.M., Sougoufara, B. & Thoen, D. (1987).  
The triple symbiosis of *Casuarina equisetifolia*  
in Senegal. In : Mycorrhizae in the next decade.  
Sylvia D. M., Hung L. L., Graham J. H. (éd.).  
Gainesville, États-Unis, University of Florida,  
p. 121.
- Bâ, A.M., Sanon, K.B., Duponnois, R.  
& Dexheimer, J. (1999).  
Growth responses of *Azelia Africana* Sm.  
seedlings to ectomycorrhizal inoculation  
in nutrient- deficient soil.  
*Mycorrhiza*, 9 : 91-95.
- Bâ, A.M., Sanon, K.B. & Duponnois, R. (2002).  
Influence of ectomycorrhizal inoculation  
on *Azelia quanzensis* Welw. seedlings  
in a nutrient-deficient soil.  
*Forest Ecology & Management*, 161 : 215-219.
- Bâ, A.M. (1990).  
Contribution à l'étude de la symbiose  
ectomycorhizienne chez deux essences  
forestières d'Afrique intertropicale :  
*Azelia africana* et *Uapaca guineensis*.  
PhD thesis, University of Montpellier II, France.
- Bakshi, B.K. (1966).  
Mycorrhiza in eucalyptus in India.  
*Indian Forester*, 92 : 19-20.
- Bolan NS (1991).  
A critical review of the role of mycorrhizal  
fungi in the uptake of phosphorus by plants.  
*Plant & Soil* 134 : 189-207.
- Bowen GD (1994).  
The ecology of ectomycorrhiza formation  
and functioning. *Plant & Soil* 159 : 61-67.
- Brundrett M (1991).  
Mycorrhizas in natural ecosystems.  
*Advances in Ecological Research* 21 : 171-313.
- Burgess, T., Dell, B. & Malajczuk, N. (1994).  
Variation in mycorrhizal development  
and growth stimulation by 20 *Pisolithus*  
isolates inoculated onto *Eucalyptus grandis*.  
*New Phytologist*, 127 : 731-739.
- Caris C, Hördt W, Hawkins H-J,  
Römheld V, George E (1998).  
Studies of iron transport by arbuscular  
mycorrhizal hyphae from soil to peanut  
and sorghum plants. *Mycorrhiza* 8: 35-39.
- Chen, Y.L., Gong, M.Q., Xu, D.P.,  
Zhong, C.L., Wang, F.Z. & Chen, Y. (2000a).  
Screening and inoculant efficacy  
of Australian ectomycorrhizal fungi  
on *Eucalyptus urophylla* in field.  
*Forest Research*, 13 : 569-57.
- Chen, Y.L., Brundrett, M.C. & Dell, B. (2000b).  
Effects of ectomycorrhizas and  
vesicular-arbuscular mycorrhizas,  
alone or in competition, on root colonization  
and growth of *Eucalyptus globulus*  
and *E. urophylla*.  
*New Phytologist*, 146 : 545-556.
- Chen, Y.L., Kang, L.H. & Dell, B. (2006).  
Inoculation of *Eucalyptus urophylla* with spores  
of *Scleroderma* in a nursery in south China :  
Comparison of field soil and potting mix.  
*Forest Ecology and Management*, 222 : 439-449.

## Le projet majeur africain de la Grande Muraille Verte

- Chen, D.M., Bastias, B.A., Taylor, A.F.S. & Cairney, J.W.G. (2007). Identification of laccase-like genes in ectomycorrhizal basidiomycètes and transcriptional régulation by nitrogen in *Piloderma byssinum*. *New Phytologist*, 157 : 547-554.
- Chilvers, G.A. (1972). Host range of some eucalypt mycorrhizal fungi. *Australian Journal of Botany*, 21 : 103-111.
- Colonna, J.P., Thoen, D., Ducousso, M. & Baji, 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.
- Cornet, F. & Diem, H.G. (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 *A. raddiana*. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 198 : 3-15.

JOUVE

1, rue du Docteur Sauvé - 53100 Mayenne  
Imprimé sur presse rotative numérique  
N° 602410J - Dépôt légal : novembre 2010

*Imprimé en France*