

Reboisements à base d'essences exotiques, allélopathie et mycorhization contrôlée Améliorer la mise en œuvre de la Grande Muraille Verte

ARSÈNE SANON
Institut de recherche pour le développement (IRD),
Centre de Ouagadougou, 01 BP 182 Ouagadougou, Burkina Faso
e-mail : Arsene.Sanon@gmail.com

FATOU NDOYE
Laboratoire commun de microbiologie IRD/Isra/Ucad,
Centre de recherche de Bel Air, BP 1386, CP 18524 Dakar, Sénégal
Faculté des Sciences et Techniques, université Cheikh Anta Diop, BP 5005 Dakar, Sénégal.
e-mails : Fatou.Ndoye@ird.fr ou fndoye80@yahoo.fr

ROBIN DUPONNOIS
UMR 113, Cirad/Inra/IRD/Sup-Agro/UM2,
Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM),
campus international de Baillarguet, Montpellier, France
Faculté des Sciences Semlalia,
Laboratoire écologie et environnement, unité associée au CNRST,
Urac 32, université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc
e-mail : Robin.Duponnois@ird.fr

Résumé

Le projet majeur de la Grande Muraille Verte (GMV) de l'Afrique ambitionne de contribuer substantiellement à la lutte contre la désertification et à la mise en valeur des zones sahélo-sahariennes par une gestion durable des ressources naturelles et à la lutte contre la pauvreté. L'étendue des effets et impacts attendus de cette initiative régionale, ainsi que le nombre élevé de bénéficiaires (allant des populations vivant dans les zones d'emprise de la GMV aux États) sont un bel exemple d'intégration et méritent de capitaliser toutes les connaissances aussi bien scientifiques que paysannes (savoirs locaux, souvent dits traditionnels) afin que l'édification de cette bande de verdure se concrétise et soit un réel succès.

Cette présente contribution porte sur les possibilités actuelles qui existent, au travers de la mycorhization contrôlée, d'améliorer les performances (tout en atténuant très

significativement les éventuels impacts négatifs sur les écosystèmes hôtes) des essences exotiques couramment utilisées lors des programmes de reboisement et qui pourraient être valorisées au cours de la mise en œuvre de la Grande Muraille Verte.

Mots clés :

DIVERSITÉ BIOLOGIQUE, GRANDE MURAILLEVERTE, IMPACT ENVIRONNEMENTAL, MICROFLORE DU SOL, MYCORHIZATION CONTRÔLÉE, PLANTES EXOTIQUES, REBOISEMENT.

Introduction

Dans la bande sahélo-saharienne de l'Afrique, les pays sont caractérisés par des revenus très limités, une démographie galopante et une insécurité alimentaire et nutritionnelle généralisée. Ainsi, une importante croissance démographique, des épisodes de sécheresse récurrents et prolongés, une pauvre régénération naturelle du couvert végétal font que les populations de ces régions exercent une forte pression sur les écosystèmes fragilisés, résultant à terme à une surexploitation et à une forte dégradation des ressources naturelles (Vandenbelt, 1992).

La désertification, phénomène certes quasi planétaire, revêt ainsi en Afrique et en particulier dans la partie sud du Sahara un visage spécifique de calamité et de pauvreté qui installe progressivement un sentiment de désolation et de fatalité. Par ses effets pernicieux et récurrents, la désertification exacerbe la dégradation des ressources naturelles et la perte de la biodiversité, réduit considérablement la productivité agricole et maintient une situation d'insécurité alimentaire et un lourd bilan socio-économique qui impactent très négativement les efforts de développement économique de la majeure partie des États de l'espace sahélo-saharien (Dia et Niang, 2010).

D'importants programmes de reboisement, associant concomitamment des actions de conservation et de restauration des sols, ont été mis en œuvre avec le concours de partenaires multiples. Le choix global des espèces végétales était basé sur des critères biophysiques, écologiques et socio-économiques des zones à reboiser.

Dans bien des cas, des essences exotiques ont été largement utilisées en raison de leur plasticité écologique, de leur croissance rapide qui constitue souvent un réel avantage (pour la fourniture de bois d'énergie notamment), et pour bien d'autres intérêts également (écologiques : stabilisation des dunes, réhabilitation des sols, fertilisation des sols, phytoremédiation... ; socio-économiques : provision de fruits, fibres, fourrage, gomme, tannins, médicaments, bois de service...).

Des études d'impacts environnementaux liés à l'utilisation de ces essences exotiques ont bien plus tard permis de se rendre compte que des effets écologiques négatifs pouvaient être associés à ces plantes exotiques, qui souvent modifient les propriétés de l'écosystème hôte afin de promouvoir leur propre installation et leur adaptation

(Bernhard-Reversat, 1987 ; Calder *et al.*, 1993 ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007). En plus de leur effet sur la composition et le fonctionnement des biotopes hôtes, les espèces exotiques peuvent devenir des menaces pour la biodiversité qui pourtant est indispensable à la durabilité des écosystèmes et à la provision de services écosystémiques vitaux.

Ainsi, « pouvoir continuer à produire de la biomasse végétale de manière à ne pas compromettre l'intégrité environnementale et la santé publique » constitue donc un challenge auquel les symbioses microbiennes telluriques, les associations mycorrhiziennes en particulier, devraient nous aider à aboutir. En effet, les symbioses mycorrhiziennes, en plus d'être bénéfiques aux plantes hôtes (Kisa *et al.*, 2007 ; Smith et Read, 2008), contribuent efficacement à la stabilité des écosystèmes végétaux (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Kisa *et al.*, 2007).

Une utilisation judicieuse des essences exotiques et tout particulièrement la capacité de ces plantes à contracter la symbiose mycorrhizienne est un tremplin majeur pour la revégétalisation et la promotion de la biodiversité (en favorisant la coexistence interspécifique), la réhabilitation des sols dégradés ainsi que le maintien de leur fertilité dans le contexte de la Grande Muraille Verte.

Les essences exotiques : source de perturbations écologiques après leur plantation ?

La compétition entre les plantes constitue l'un des principaux moyens susceptibles d'expliquer la variation spatiale et temporelle dans les communautés végétales. Elle peut être définie comme la recherche active, par les individus d'une même espèce ou de plusieurs espèces, d'une même ressource du milieu (Dajoz, 1971). Le niveau de compétition dans les communautés végétales dépendra, entre autres, de la répartition spatiale des plantes, des ressources nutritives en partage, et de la capacité de chaque espèce végétale ou des moyens mis en œuvre par celle-ci pour acquérir ces ressources (Freckleton et Watkinson, 2001).

La plus grande partie de la compétition entre végétaux se déroule au niveau du sol. Contrairement à la compétition au niveau aérien qui implique principalement la lumière, les plantes ont en commun une large gamme de ressources (eau, au moins 20 minéraux essentiels qui diffèrent par leur masse moléculaire, leur valence, leur état d'oxydation et leur mobilité) à se partager au niveau du sol (Casper et Jackson, 1997). Il a été suggéré que la compétition au niveau du sol réduisait beaucoup plus la performance des plantes que la compétition pour la lumière (Donald, 1958 ; Wilson, 1988), et constituerait la principale forme de compétition dans les écosystèmes ayant de faibles densités végétales (Fowler, 1986).

La production et la libération de composés allélopathiques jouent un rôle important dans la compétition pour les ressources environnementales, dans l'armement chimique de défense des plantes contre leurs prédateurs et dans les interactions intra- et interspécifiques. Le terme « allélopathie » sera restreint dans ce document à « tout effet négatif, direct ou indirect, d'une plante sur d'autres organismes (plantes, micro-organismes...) via la production de composés biochimiques libérés dans le milieu » (Rice, 1984). Ces métabolites secondaires (acides phénoliques, flavonoïdes, terpénoïdes et alcaloïdes) se retrouvent ainsi dans l'environnement via quatre principaux mécanismes : l'exsudation racinaire, la lixiviation des pluviollessivats, la volatilisation et la décomposition de la litière. Il a été rapporté que de nombreuses plantes exotiques avaient la capacité de produire des composés allélopathiques ; ce qui expliquerait (en partie) l'expansion de nombreuses plantes exotiques dans les biotopes hôtes où certaines deviennent finalement invasives aboutissant à la mise en place d'un peuplement monospécifique (*Novel Weapons Hypothesis* ; Bais *et al.*, 2002 ; Callaway et Ridenour, 2004 ; Stinson *et al.*, 2006 ; Sanon *et al.*, 2009 ; Lind et Parker, 2010). L'effet des métabolites allélopathiques se traduit, entre autres, par une inhibition de la germination des graines et de la croissance des espèces végétales voisines réduisant très significativement la diversité végétale, par des modifications profondes dans les diversités populationnelle et fonctionnelle des communautés microbiennes telluriques. La composition du peuplement végétal et, *in fine*, le fonctionnement global de l'écosystème hôte se trouvent donc modifiés.

Il a ainsi été observé que la reforestation avec des espèces végétales ayant un effet allélopathique avéré sur la strate herbacée ne permettait de lutter qu'en partie contre l'érosion du sol du fait de l'absence de la strate herbacée sous-jacente dont le rôle fort appréciable dans la fixation du sol est sans équivoque. De plus, la strate herbacée constitue dans les régions sahéliennes une source considérable de fourrage et réduire sa production viendrait à compromettre davantage le pastoralisme déjà durement éprouvé (Fostsing et Tchawa, 1994).

En Afrique au sud du Sahara, les essences exotiques telles *Gmelina arborea* et *Eucalyptus camaldulensis* ont largement été utilisées lors des programmes de reboisement (Ouédraogo, 1995 ; Diouf *et al.*, 2000). Or, ces espèces végétales à croissance rapide sont susceptibles d'entraîner des impacts écologiques négatifs notamment sur la flore et les communautés microbiennes indigènes, sur la fertilité et la salinité du sol, sur les cycles hydrologiques... (Bernhard-Reversat, 1987 ; Calder *et al.*, 1993 ; Cossalter et Pye-Smith, 2003 ; Laclau *et al.*, 2005)

Lors des expérimentations ayant porté sur *Gmelina arborea* et *Eucalyptus camaldulensis* que nous avons réalisées en conteneurs de 50 l environ, il était question de mesurer l'impact de ces essences exotiques sur le développement de la strate herbacée sous-jacente et sur la structure et le fonctionnement du compartiment microbien rhizosphérique (Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007). Des plantules de *Gmelina* et *Eucalyptus* ont donc été cultivées dans du sol non stérilisé, ce qui a permis le développement des herbacées issues du stock endogène de graines dans le sol. Nous avons noté que la croissance des herbacées annuelles adjacentes aux plants de

G. arborea ou *E. camaldulensis* est fortement inhibée lorsque les plantules étaient cultivées sans traitement préalable (exemple : sans mycorhization contrôlée). Cet effet inhibiteur serait la résultante de la compétition entre espèces végétales pour les ressources disponibles et assurerait ainsi un avantage compétitif aux essences exotiques. Parmi les mécanismes d'action mis en cause, nous pouvons citer comme évoqué précédemment l'allélopathie directe sur les herbacées [le genre *Eucalyptus* produit et libère dans l'environnement du 1,8 cinéole (Rodriguez *et al.*, 2006)], un puissant agent allélochimique qui inhibe la croissance de plusieurs espèces herbacées (Romagni *et al.*, 2000), les profondes modifications induites dans la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes telluriques natives, etc. En effet, des communautés microbiennes distinctes aussi bien dans leur structure que leur fonctionnement se développent dans la rhizosphère d'espèces ou de communautés végétales différentes (Kourtev *et al.*, 2003 ; Zak *et al.*, 2003), résultant principalement des différences quantitatives et qualitatives des apports organiques de ces espèces végétales. La modification et/ou le remplacement de la microflore rhizosphérique initiale (avant reboisement avec des essences exotiques) par une autre expliquerait pour une part significative la naturalisation et l'expansion de plantes exotiques aux dépens des espèces végétales natives (Wolfe et Klironomos, 2005 ; Jordan *et al.*, 2008).

En outre, les résultats obtenus des expérimentations avec *G. arborea* et *E. camaldulensis* indiquent des modifications de la structure (modifications révélées par les profils PCR-DGGE – *Polymerase Chain Reaction – Denaturing Gel Gradient Electrophoresis* – et le dendrogramme de l'analyse hiérarchique du profil DGGE réalisé (Kisa *et al.*, 2007) et de la diversité catabolique (modifications révélées par l'établissement des profils cataboliques [*Substrate-Induced Respiration, SIR*] et la détermination de la richesse et l'équitabilité cataboliques ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007) des communautés microbiennes telluriques. Plus spécifiquement, nos résultats suggèrent que *G. arborea* et *E. camaldulensis* affectent cette diversité catabolique en réduisant, en éliminant ou en inhibant certaines composantes des communautés microbiennes impliquées dans les processus de décomposition des substrats organiques testés (Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007).

De plus, nous avons observé au Sénégal que la plante herbacée exotique *Amaranthus viridis* réduisait significativement le nombre de spores de champignons mycorhiziens à arbuscules ainsi que la longueur des hyphes mycorhiziens dans sa rhizosphère prélevée *in situ* (Sanon *et al.*, 2009 ; Sanon *et al.*, 2011 a). Aussi, l'extrait aqueux de cette même plante inhibait la croissance des rhizobiums (bactéries symbiotiques fixant l'azote atmosphérique) ainsi que la nodulation des acacias.

Il découle de ces perturbations induites par la plante exotique, des perturbations écologiques durables (altération des cycles bio-géochimiques, dégradation de la microflore rhizosphérique symbiotique...), compromettant ainsi la croissance et la survie des acacias endémiques du Sahel dont le développement reste fortement dépendant de ces associations symbiotiques (Sanon *et al.*, 2009).

Optimisation du succès des opérations de reboisement à base d'essences exotiques par la valorisation de la symbiose mycorhizienne

Rôle écologique de la symbiose mycorhizienne dans les agro-écosystèmes

Même si des interactions de type parasitaire ont, dans certaines conditions, été décrites concernant les partenaires mycorhiziens (Johnson *et al.*, 1997 ; Klironomos, 2003 ; Purin et Rillig, 2008), la plupart des travaux mentionnent les champignons mycorhiziens comme des composantes essentielles des systèmes sol/plantes. Représentant une interface clé entre les plantes hôtes et les (macro- et micro-) nutriments du sol, les avantages de la symbiose mycorhizienne comportent également un accroissement de la résistance végétale face aux pathogènes et autres stressés environnementaux (c'est-à-dire les pollutions organiques et métalliques, la salinité, l'acidité...) et une amélioration de la nutrition hydrique des plantes hôtes en échange de photosynthétats (St-Arnaud *et al.*, 1997 ; Joner et Leyval, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008 ; Smith et Read, 2008). Des interactions synergiques ont été décrites entre le développement des symbiotes mycorhiziens et celui d'autres micro-organismes, également importants par leur rôle dans l'amélioration de la croissance des plantes et communément appelés *Plant Growth-Promoting Rhizobacteria* (PGPR). Parmi les micro-organismes dits PGPR, on peut citer ceux impliqués dans les cycles des nutriments (bactéries fixatrices d'azote, bactéries solubilisatrices des phosphates dont le groupe des pseudomonads fluorescents... ; Founoune *et al.*, 2002 ; André *et al.*, 2005 ; Duponnois *et al.*, 2005 ; Ramanankierana *et al.*, 2006) qui améliorent substantiellement le gain en poids des plantes, et donc susceptibles, en association avec les champignons mycorhiziens, de pérenniser la productivité végétale (Johansson *et al.*, 2004). De plus, le réseau d'hyphes mycorhiziens qui se développe dans le sol améliore significativement la structure du sol par la formation d'agrégats plus stables (Rillig et Mummey, 2006) et influence profondément la composition et la dynamique, *in fine*, la structuration des communautés végétales (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Simard et Durall, 2004 ; Kisa *et al.*, 2007 ; Klironomos *et al.*, 2011 ; Sanon *et al.*, 2011 b). Enfin, la contribution des symbioses mycorhiziennes dans la séquestration du carbone et des nutriments dans le sol est également un sujet d'actualité auquel la communauté scientifique accorde un intérêt particulier (Rygielwicz et Andersen, 1994 ; Wilson *et al.*, 2009).

La mycorhization contrôlée : outil biologique pour atténuer l'impact des plantes exotiques sur les biotopes hôtes

La dégradation du couvert végétal est généralement le premier symptôme visible de la désertification, mais cet état de dégradation est souvent accompagné ou précédé

de perturbations profondes des propriétés physico-chimiques et biologiques du sol (Requena *et al.*, 2001 ; Cardoso et Kuyper, 2006 ; Siddiqui et Pichtel, 2008). Or, ces propriétés déterminent largement la qualité et la fertilité, donc la capacité productive du sol. Il résulte ainsi de cette dégradation du sol, une réduction drastique du potentiel mycorhizien à tel point que dans de nombreuses situations, il devient nécessaire d'« aider » les plantes à faire face à l'adversité de la nature. Une des alternatives qui se veut efficiente, peu onéreuse et respectueuse de l'environnement est la mycorhization contrôlée.

La mycorhization contrôlée est un ensemble de techniques (culture, sélection, multiplication, incorporation au sol et suivi écologique du symbiote fongique) qui a pour objectif la production de plants « biologiquement améliorés » par optimisation de l'établissement de la symbiose (Garbaye, 1991). Il s'agit ainsi de provoquer la symbiose entre un jeune plant et un champignon d'une souche particulière sélectionnée pour ses performances intrinsèques et sa synergie vis-à-vis de l'espèce végétale considérée en vue de produire des plants plus vigoureux à mettre en terre lors des opérations de reboisement.

En plus de leur capacité à mieux supporter les perturbations des premiers jours après la transplantation (« la crise de transplantation », Strullu *et al.*, 1991), à avoir accès à plus de nutriments et à mieux faire face aux stress environnementaux, les plantes inoculées voient également leurs interactions avec les autres plantes ou espèces végétales fortement influencées par la symbiose mycorhizienne.

Dans nos expérimentations concernant *Gmelina arborea* et *Eucalyptus camaldulensis* (Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007), il s'agissait également d'évaluer l'impact de la mycorhization contrôlée de *G. arborea* ou de *E. camaldulensis* sur la structuration de la strate herbacée sous-jacente et sur le fonctionnement microbiologique du sol. Après 12 mois de culture dans le sol non stérilisé, il est important de constater l'effet durable de la mycorhization contrôlée préalable des plantes exotiques qui se traduit par un maintien de la stimulation de la croissance de ces plantes dans le temps. En plus, les résultats obtenus montraient que la croissance (biomasses aérienne et racinaire) des herbacées spontanées sous-jacentes aux plantes exotiques était promue et les biomasses suivaient l'ordre suivant : *Non Planté* (absence de plante exotique dans le conteneur) >> *Plants inoculés* (plants inoculés avec le champignon endomycorhizien *Glomus intraradices*) > *Plants témoins* (plant sans aucun traitement préalable) > *Plants fertilisés* (plants fertilisés par un engrais NPK) (tabl. 1). Plus particulièrement, nous avons noté que l'effet négatif sur le développement des herbacées était corrélé à la croissance racinaire de l'arbre. En outre, la richesse spécifique et l'indice de diversité de Simpson-Yule des herbacées étaient significativement plus élevés dans les pots contenant les plants mycorhizés comparativement aux plants témoins et fertilisés (tabl. 1).

Ces résultats corroborent ceux préalablement obtenus et qui sous-tendent que les champignons mycorhiziens étaient susceptibles de promouvoir la coexistence entre espèces végétales (Janos 1980 ; van der Heidjen *et al.* 1998) en constatant que l'augmentation des propagules mycorhiziennes dans le sol, et par voie de conséquence la longueur des hyphes, conduisait à une plus grande diversité végétale et à

Tableau 1

Paramètres de croissance des plants de *Gmelina arborea* fertilisés (+ NPK) ou inoculés par *Glomus* intraradices après 4 mois de culture dans du sol stérilisé ; et paramètres de croissance, niveau de colonisation racinaire par les champignons MA, teneurs en P et N des plants de *G. arborea* transplantés dans des conteneurs remplis de sol non stérilisé, biomasses et indice de diversité de la strate herbacée sous-jacente (adapté de Sanon et al. 2006).

	Conteneurs non plantés par <i>G. arborea</i>	Témoin	Plants fertilisés (+ NPK) (+ GI)	Plants inoculés par <i>G. intraradices</i>
Développement des plants après 4 mois de culture dans du sol stérilisé				
Hauteur (cm)		22,7 a(1)	36,1 b	34,2 b
Biomasse aérienne (mg de matière sèche)		876 a	1540 b	1573 b
Biomasse racinaire (mg de matière sèche)		330 a	760 b	890 b
Développement des plants après 12 mois de culture dans le sol non stérilisé				
Hauteur (cm)		226 a	265,1 a	240,4 a
Biomasse totale aérienne (g de matière sèche, MS)		1570 a	2695 b	2425 b
Biomasse totale racinaire (g de MS)		520 a	750 b	710 a
Colonisation racinaire par les champignons MA (%)		32,3 a	25,6 a	69,3 b
Teneur en P des feuilles (mg/plant)		1,78 a	3,56 b	3,55 b
Teneur en N des feuilles (mg/plant)		16,6 a	30,1 b	27,2 ab
Richesse catabolique	24,8 a	28,3 ab	30,8 b	28,1 ab
Indice de diversité de Simpson-Yule de la strate herbacée	3,46 b	1,62 a	1,69 a	3,16 b
Biomasse totale aérienne de la strate herbacée (mg de MS)	65,9 c	12,1 ab	1,64 a	16,8 b
Biomasse totale racinaire de la strate herbacée (mg de MS)	18,2 c	2,8 ab	0,5 a	3,6 b
(1) : les valeurs de la même ligne indexées par la même lettre ne sont pas significativement différentes (p < 0,05)				

une productivité plus élevée de l'écosystème (fig. 1 ; van der Heijden *et al.*, 1998). À cet égard, il a été rapporté que le réseau d'hyphes faciliterait l'établissement de plantules de même espèce ou d'espèces différentes sous un arbre mature en homogénéisant l'accès aux nutriments (à travers l'établissement d'un pont mycélien connectant plusieurs plantes de même espèce ou d'espèces différentes ; Sélosse *et al.*,

2006 ; Smith et Read, 2008), ou pourrait promouvoir la co-existence entre espèces dominantes et celles moins compétitives *via* le transfert de nutriments ou de photosynthétats d'espèces végétales dominantes (dites « sources ») vers les moins compétitives (dites « puits ») (Grime *et al.*, 1987 ; Simard et Durall, 2004 ; Sélosse *et al.*, 2006). D'une manière générale, les symbioses mycorhiziennes constituent des agents biologiques de promotion de biodiversité et de productivité dans les communautés végétales (van der Heijden *et al.*, 1998 ; Hart *et al.*, 2003 ; Klironomos *et al.*, 2011), cela, bien entendu, en relation avec la dépendance mycorhizienne et la position dans la hiérarchie locale des espèces végétales en compétition (Hart *et al.*, 2003 ; Urcelay et Diaz, 2003).

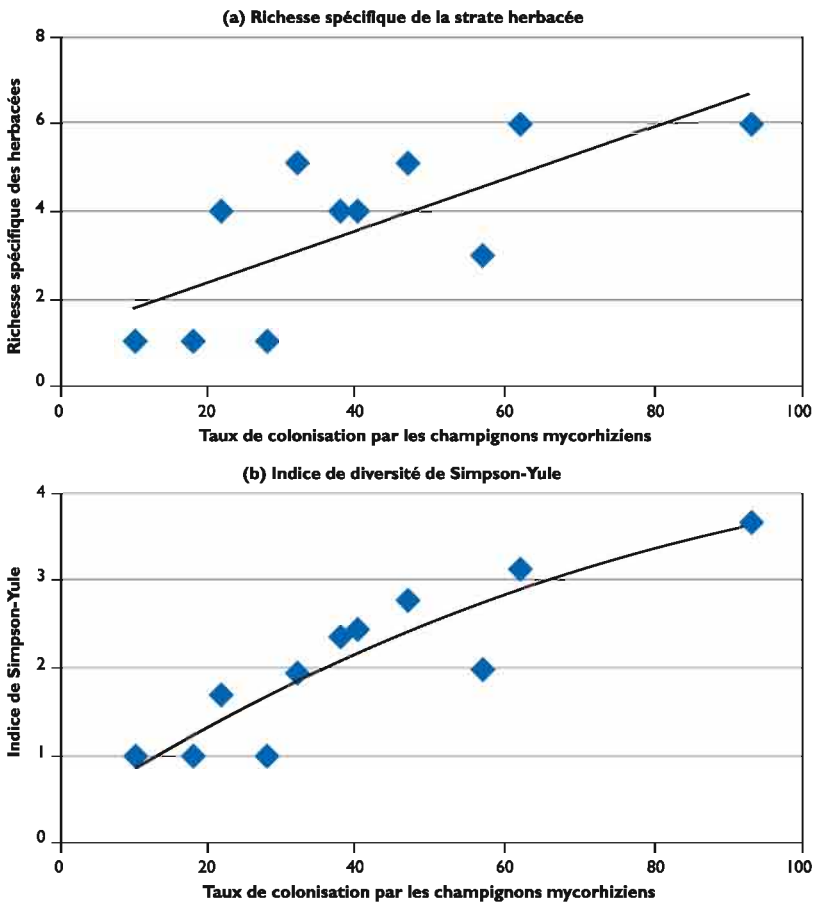


Figure 1.

Corrélations entre le niveau de colonisation racinaire par les champignons mycorhiziens des ligneux exotiques et (a) la richesse spécifique herbacée sous-jacente et (b) l'indice de diversité de Simpson-Yule des herbacées (extrait de Sanon *et al.*, 2006).

Dans les cas précis de nos expérimentations avec *Gmelina* et *Eucalyptus*, l'effet positif de la symbiose mycorhizienne sur la coexistence des arbres et leur strate herbacée, et finalement sur la diversité végétale, résulterait de « la présence du réseau mycélien bien développé » (fig. 1 ; Kisa *et al.*, 2007) « qui assurerait une uniformisation à l'accès aux ressources nutritives entre les espèces végétales dominantes (*G. arborea* ou *E. camaldulensis*) et celles qui le sont moins (herbacées annuelles) » (Wirsal, 2004). Les micro-organismes telluriques peuvent utiliser comme source de carbone et d'énergie les composés organiques dont les substances allélopathiques qui sont alors dégradées, transformées ou minéralisées, donc inactivées (Inderjit, 2005). « Les champignons mycorhiziens à arbuscules et la microflore mycorhizosphérique qui leur est associée ont été décrits comme des agents biologiques potentiels capables de métaboliser les composés allélochimiques » (Pellissier et Souto, 1999 ; Blum *et al.*, 2000). Par ce mécanisme, les champignons mycorhiziens et leur microflore associée peuvent donc, indirectement, protéger les espèces végétales herbacées de ces substances nocives libérées par les ligneux exotiques, promouvant par la même occasion la biodiversité végétale et la productivité de l'écosystème.

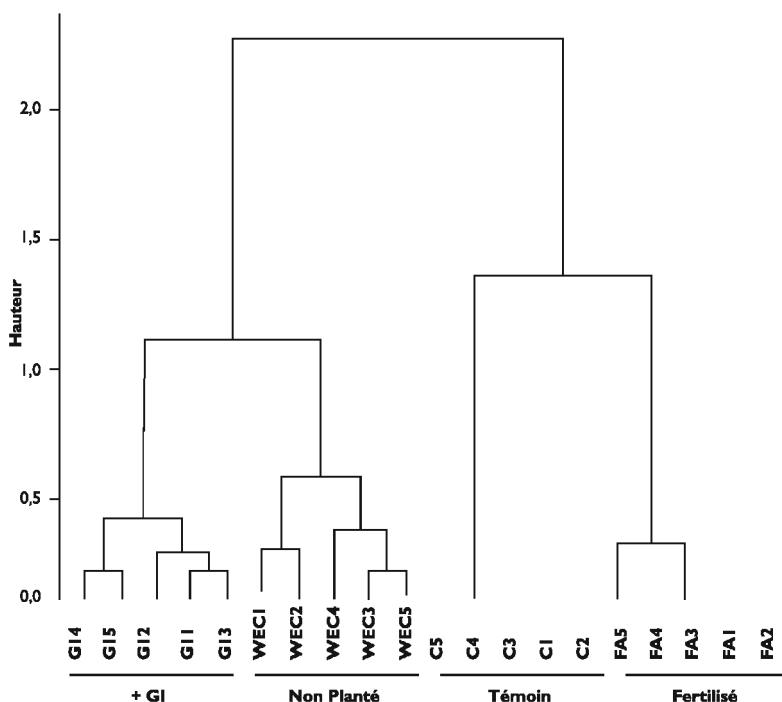


Figure 2.

Similarités entre les profils PCR-DGGE obtenus des communautés bactériennes des échantillons de sol des différents traitements (+ GI : ligneux exotiques inoculés par le champignon endomycorhizien *Glomus intraradices* ; Non planté : conteneurs sans ligneux exotiques ; Témoin : ligneux exotiques sans traitement préalable ; Fertilisé : ligneux exotiques fertilisés par du NPK ; Kisa *et al.*, 2007).

Par ailleurs, l'étude plus complète réalisée sur *E. camaldulensis* (Kisa *et al.*, 2007) montre que l'inoculation mycorhizienne préalable de la plante exotique tend à restaurer le fonctionnement du sol à sa situation initiale d'avant perturbation (état des conteneurs non plantés), avec des structures de communautés bactériennes similaires (fig. 2), une équitabilité catabolique (fig. 3) et un potentiel mycorhizien (fig. 4) plus élevés dans les sols issus de ces deux traitements (traitements inoculé et non planté). Les champignons mycorhiziens ont donc joué un effet « tampon » face aux perturbations induites par la plantation des essences exotiques en améliorant la capacité de résilience de l'écosystème hôte. Le concept de résilience écologique fait référence à la capacité d'un écosystème à supporter diverses perturbations et adopter différentes stratégies pour recouvrer certaines de ses propriétés originelles (fonctions, structure, composition, etc.) (Peterson *et al.*, 1998). La capacité d'une espèce végétale à tolérer un stress d'origine biotique ou abiotique est fortement dépendante du degré d'établissement et de fonctionnement des relations symbiotiques entre le champignon mycorhizien et la plante hôte (Barea *et al.*, 1997). À l'échelle de la communauté végétale, il est aussi admis que les peuplements plurispécifiques, donc plus diversifiés, présentaient une plus grande capacité d'adaptation et/ou de recouvrement face aux adversités biotiques et abiotiques (Petersen *et al.*, 1998 ; Kennedy *et al.*, 2002).

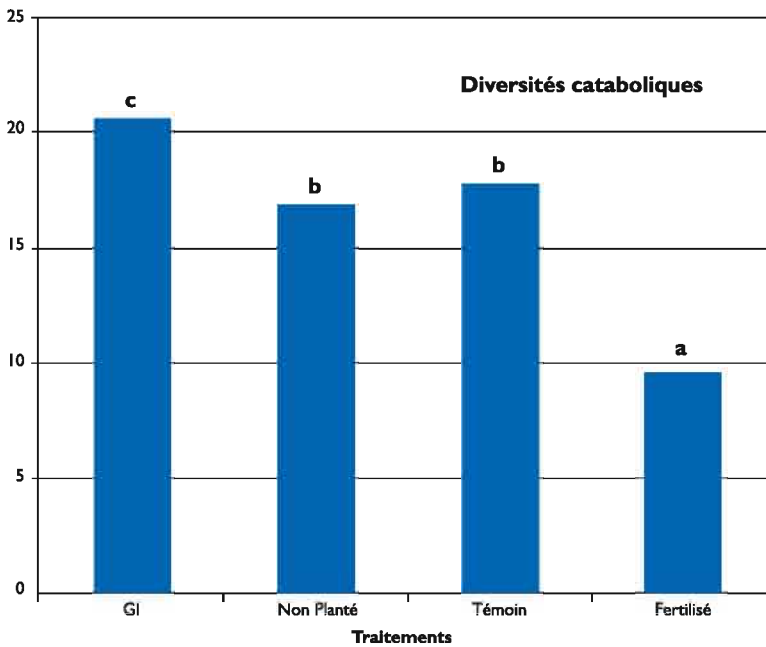


Figure 3.
Diversités cataboliques des communautés microbiennes des sols
(adaptée de Kisa *et al.*, 2007).

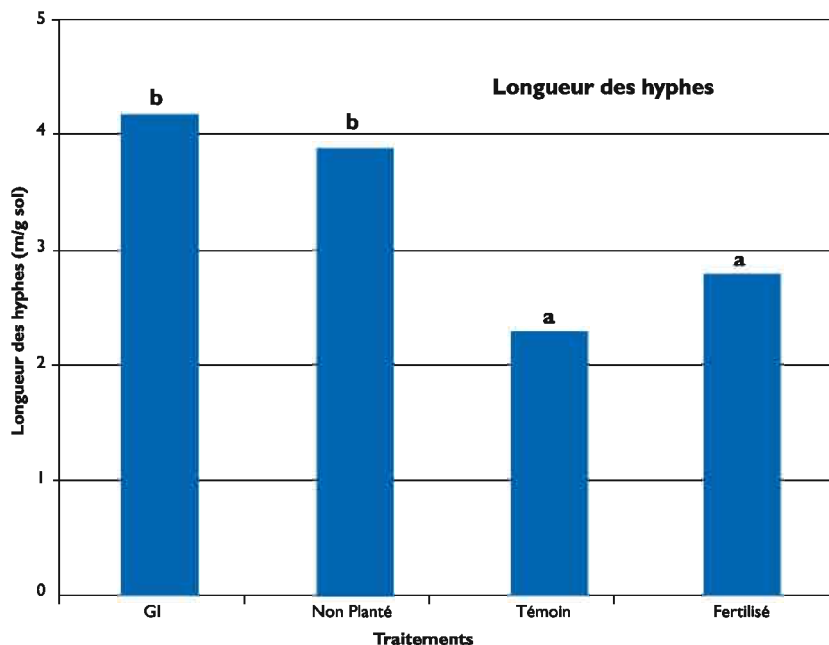


Figure 4.
Longueur des hyphes mycorhiziens mesurée des échantillons de sol
(adaptée de Kisa et al., 2007).

Même si des études complémentaires, qui seront à réaliser directement *in situ*, sont nécessaires afin de vérifier et conforter les résultats obtenus lors de nos expérimentations en conteneurs avec *Gmelina arborea* et *Eucalyptus camaldulensis*, les champignons mycorhiziens apparaissent d'ores et déjà comme des candidats potentiels en vue d'améliorer les pratiques de reboisement à base d'essences exotiques.

Conclusion et perspectives

Face aux multiples défis environnementaux – la désertification principalement –, auxquels l'Afrique est confrontée, le projet d'édification d'une ceinture verte du Sénégal à Djibouti pour lutter contre la désertification revêt un caractère salutaire. Les efforts pour aider à la mise en œuvre de cette ambitieuse initiative africaine de « Grande Muraille Verte » doivent être capitalisés et consolidés afin de converger efficacement vers des actions de reboisement et d'aménagement, de restauration des terres et de la biodiversité, de développement des systèmes agricoles et pastoraux durables, de lutte contre la pauvreté par la réalisation d'activités génératrices de revenus favorables au repeuplement des zones sahélo-sahariennes.

Au vu de l'état de dégradation avancé des sols et des sécheresses récurrentes, entre autres, il est important de mentionner que les actions de reboisement classique à elles seules seront incapables de renverser la tendance actuelle de déboisement/déforestation et perte générale du couvert forestier. De plus, dans certains cas, le besoin de reboisement par l'utilisation d'essences exotiques se pose avec acuité en raison d'avantages socio-économiques et écologiques que peuvent présenter ces espèces végétales. Cependant, des perturbations écologiques sont souvent associées à l'utilisation de certaines essences exotiques. La mycorhization contrôlée peut donc constituer un atout majeur en vue de la production de plants plus aptes à faire face à l'adversité environnementale tout en perturbant le moins possible le fonctionnement écologique des biotopes hôtes.

Dans notre contexte africain, les pépiniéristes privés ou les services forestiers évaluent rarement le statut mycorhizien des plants forestiers malgré les bénéfices potentiels de l'inoculation contrôlée sur la croissance des plants en pépinière comme après plantation, et à terme, sur la stabilité et la diversité biologique des écosystèmes. Or, la technique de mycorhization contrôlée est déjà bien répandue dans les pays tempérés et mérite d'être davantage promue sous les tropiques. La sensibilisation des pépiniéristes est à encourager d'autant plus que les techniques de mycorhization contrôlée permettent d'obtenir des plants équilibrés, vigoureux et sains tout en atténuant par la même occasion les éventuelles perturbations écologiques associées à certaines espèces végétales dans les sites à reboiser.

Ensuite, les techniques de production de plants en pépinière sont à optimiser en apportant l'associé fongique approprié lorsqu'il est absent. Le choix du partenaire fongique 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 peut se poser lorsqu'on introduit par exemple des essences en dehors de leur aire d'origine. On pourra envisager, dans le cas où les symbiotes indigènes ne sont pas compatibles avec la plante introduite, de nous orienter vers le choix de symbiote fongique ayant co-évolué avec la plante dans l'aire d'origine de celle-ci en n'occultant pas le soin de réaliser un suivi écologique du matériel biologique introduit (inoculum fongique).

Toutefois, la production d'inoculum commercialisé reste encore un des obstacles majeurs pour la diffusion de la technique de mycorhization contrôlée. Des procédés de fabrication d'inoculum mycorhizien à grande échelle sont à promouvoir puisque la demande en produits forestiers (production de plants) va croissant dans le contexte actuel d'atténuation des impacts et d'adaptation aux changements climatiques.

Références

André S., Galiana A., Le Roux C., Prin Y., Neyra M., Duponnois R., 2005 - Ectomycorrhizal symbiosis enhanced the efficiency of two *Bradyrhizobium* inoculated on *Acacia holosericea* plant growth. *Mycorrhiza* 15 : 357-364.

Bais H. P., Walker T. S., Stermitz F. R., Hufbauer R. A., Vivanco J. M., 2002 - Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (\pm) catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology* 128 : 1173-1179.

La GMV. Capitalisation des recherches et valorisation des savoirs locaux

- Barea J. M., Azcon-Aguilar C., Azcon R., 1997 – « Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems ». In Gange A. C., Brown V. K., eds. : *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*, Cambridge, Blackwell Science : 65-77.
- Bernhard-Reversat F., 1987 - Les cycles des éléments minéraux dans un peuplement à *Acacia seyal* et leur modification en plantation d'*Eucalyptus* au Sénégal. *Acta Oecologia* 8 : 3-16.
- Blum U., Statman K. L., Flint L. J., Shaefer S. R., 2000 - Induction and/or selection of phenolic acid-utilizing bulk-soil and rhizospheric bacteria and their influence on phenolic acid phytotoxicity. *Journal of Chemical Ecology* 26 : 2059-2078.
- Calder I. R., Hall R. L., Prasanna K. T., 1993 - Hydrological impact of Eucalyptus plantation in India. *Journal of Hydrology* 150 : 635-648.
- Callaway R. M., Ridenour W. M., 2004 - Novel weapons : invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 : 436-443.
- Cardoso I. M., Kuyper T. M., 2006 - Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116 : 72-84.
- Casper B. B., Jackson R. B., 1997 - Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 : 545-570.
- Cossalter C., Pye-Smith C., 2003 - *Fast-Wood Forestry : Myths and Realities*. Bogor, CIFOR. 50 p.
- Dajoz R., 1971 - *Précis d'Écologie*. Paris, Dunod. 334 p.
- Dia A., Niang A. M., 2010 - « Le Projet Majeur Grande Muraille Verte de l'Afrique : contexte, historique, approche stratégique, impacts attendus et gouvernance ». In IRD Éd. : *Le projet majeur africain de la Grande Muraille Verte : concepts et mise en œuvre*. Marseille, IRD : 9-25.
- Diouf D., Sougoufara B., Neyra M., Lesueur D., 2000 - *Le reboisement au Sénégal : bilan des réalisations de 1993 à 1998*. Rapport CIRAD-IRD-DEFCCS. 49 p., multigr.
- Donald C. M., 1958 - The interaction of competition for light and for nutrient. *Australian Journal of Agricultural Research* 9 : 421-435.
- Duponnois R., Colombet A., Hien V., Thioulouse J., 2005 - The mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil Biology and Biochemistry* 37 : 1460-1468.
- Fotsing J. M., Tchawa P., 1994 - Pastoralisme et dégradation/conservation des sols des terroirs d'altitude du Cameroun de l'Ouest. Réseau Erosion, Bulletin, n° 14 : 359-373.
- Founoune H., Duponnois R., Meyer J. M., Thioulouse J., Masse D., Chotte J. L., Neyra M., 2002 - Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent pseudomonads on *Acacia holosericea* : isolation of Mycorrhiza Helper Bacteria (MHB) from a Soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology* 41 : 37-46.
- Fowler N. L., 1986 - The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17 : 89-110.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R., 2001 - Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology* 15 : 615-623.
- Garbaye J., 1991 - Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experientia* 47 : 370-375.
- Grime J. P., Mackey J. M. L., Hillier S. H., Read D. J., 1987 - Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328 : 420-422.
- Hart M. M., Reader R. J., Klironomos J. N., 2003 - Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18 : 418-423.

- Inderjit, 2005 -
Soil microorganisms : an important determinant of allelopathic activity.
Plant and Soil 274 : 227-236.
- Janos D. P., 1980 -
Mycorrhizae influence tropical succession.
Biotropica 12 : 56-64.
- Johansson J. F., Paul L. R., Finlay R. D., 2004 -
Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture.
FEMS Microbiology Ecology 48 : 1-13.
- Johnson N. C., Graham J. H., Smith F. A., 1997 -
Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum.
New Phytologist 135 : 575-585.
- Joner E. J., Leyval C., 2003 -
Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza.
Environmental Science and Technology 37 : 2371-2375.
- Jordan N. R., Larson D. L., Huerd S. C., 2008 -
Soil modification by invasive plants : effects on native and invasive species of mixed-grass prairies.
Biological Invasions 10 : 177-190.
- Kennedy T. A., Naeem S., Howe K. M., Knops J. M. H., Tilman D., Reich P., 2002 -
Biodiversity as a barrier to ecological invasion.
Nature 417 : 636-638.
- Kisa M., Sanon A., Thioulouse J., Assigbetse K., Sylla S., Spichiger R., Dieng L., Berthelin J., Prin Y., Galiana A., Lepage M., Duponnois R., 2007 -
Arbuscular mycorrhizal symbiosis can counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a Sahelian soil.
FEMS Microbiology Ecology 62 : 32-44.
- Klironomos J., Zobel M., Tibbett M., Stock W. D., Rillig M. C., Parrent J. L., Moora M., Koch A. M., Facelli J. M., Facelli E., Dickie I. A., Bever J. D., 2011 -
Forces that structure plant communities : quantifying the importance of the mycorrhizal symbiosis.
New Phytologist 189 : 366-370.
- Klironomos J. N., 2003 -
Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi.
Ecology 84 : 2292-2301.
- Kourtev P. S., Ehrenfeld J. G., Häggblom M., 2003 -
Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities.
Soil Biology and Biochemistry 35 : 895-905.
- Laclau J., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saintandre L., Marlet S., Bouillet J., 2005 -
Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations.
Forest Ecology and Management 210 : 375-391.
- Labbers H., Raven J. A., Shaver G. R., Smith S. E., 2008 -
Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age.
Trends in Ecology and Evolution 23 : 95-103.
- Lind E. M., Parker J. D., 2010 -
Novel weapons testing : are invasive plants more chemically defended than native plants ?
PLoS ONE 5(5) : e10429.
doi : 10.1371/journal.pone.0010429.
- Ouédraogo SJ, 1995 -
Les parcs agroforestiers au Burkina Faso. Rapport AFRENA n° 79, 76 p., multigr.
- Pellissier F., Souto X., 1999 -
Allelopathy in Northern temperate and boreal semi-natural woodland.
Critical Reviews in Plant Sciences 18 : 637-652.
- Petersen G., Allen C. R., Holling C. S., 1998 -
Ecological resilience, biodiversity, and scale.
Ecosystems 1 : 6-18.
- Purin S., Rillig M. C., 2008 -
Parasitism of arbuscular mycorrhizal fungi : reviewing the evidence.
FEMS Microbiology Ecology 279 : 8-14.
- Ramanankierana N., Rakotoarimanga N., Thioulouse J., Kisa M., Randrianjohany E., Ramaroson L., Duponnois R., 2006 -
The Ectomycorrhizosphere effect influences functional diversity of soil microflora.
International Journal of Soil Science 1 : 8-19.

La GMV. Capitalisation des recherches et valorisation des savoirs locaux

- Requena N., Perez-Solis E., Azcon-Aguilar C., Jeffries P., Barea J. M., 2001 - Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 67 : 495-498.
- Rice E. L., 1984 - *Allelopathy*. New York, Academic Press, 353 p.
- Rillig M. C., Mummey D. L., 2006 - Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* 171 : 41-53.
- Rodriguez P., Sierra W., Rodriguez S., Menéndez P., 2006 - Biotransformation of 1,8-cineole, the main product of Eucalyptus oils. *Electronic Journal of Biotechnology* 9 : 232-236.
- Romagni J. G., Allen S. N., Dayan F. E., 2000 - Allelopathic effects of volatile cineoles on two weedy plant species. *Journal of Chemical Ecology* 26 : 303-313.
- Rygielwicz P. T., Andersen C. P., 1994 - Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated belowground. *Nature* 36 : 58-60.
- Sanon A., Beguiristain T., Cébron A., Berthelin J., Sylla S. N., Duponnois R., 2011a - Differences in nutrient availability and mycorrhizal infectivity in soils invaded by an exotic plant negatively influence the development of indigenous *Acacia* species. *Journal of Environmental Management*. (in press). doi : 10.1016/j.jenvman.2011.01.025.
- Sanon A., Baudoin E., Prin Y., Galiana A., Duponnois R., Ndoye F., 2011b - *Plant coexistence and diversity mediated belowground : the importance of mycorrhizal networks*. New York, Nova Sciences Publishers, 40 p.
- Sanon A., Beguiristain T., Cébron A., Berthelin J., Ndoye I., Leyval C., Sylla S., Duponnois R., 2009 - Changes in soil diversity and global activities following invasion of the exotic invasive plant, *Amaranthus viridis* L., decrease the growth of native sahelian *Acacia* species. *FEMS Microbiology Ecology* 70 : 118-131.
- Sanon A., Martin P., Thioulouse J., Plenchette C., Spichiger R., Lepage M., Duponnois R., 2006 - Displacement of an herbaceous plant species community by mycorrhizal and non-mycorrhizal *Gmelina arborea*, an exotic tree, grown in a microcosm experiment. *Mycorrhiza* 16 : 125-132.
- Selosse M. A., Richard F., He X., Simard S. W., 2006 - Mycorrhizal networks : des liaisons dangereuses ? *Trends in Ecology and Evolution* 21 : 621-628.
- Siddiqui Z. A., Pichtel J., 2008 - Mycorrhizae : an overview. In Siddiqui Z. A., Akhtar M. S., Futai K., eds. : *Mycorrhizae : Sustainable Agriculture and Forestry*, Dordrecht, Springer, : 1-35.
- Simard S. W., Durrall D. M., 2004 - Mycorrhizal networks : a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82 : 1140-1165.
- Smith S. E., Read D. J., 2008 - *Mycorrhizal symbiosis*. London, Academic Press, 800 p.
- St-Arnaud M., Hamel C., Vimard B., Caron M., Fortin J. A., 1997 - Inhibition of *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianthi* in the non-VAM species *Dianthus caryophyllus* by co-culture with *Tagetes patula* companion plants colonized by *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Botany* 75 : 998-1005.
- Stinson K. A., Campbell S. A., Powell J. R., Wolfe B. E., Callaway R. M., Thelen G. C., Hallett S. G., Prati D., Klironomos J. N., 2006 - Invasive plant suppresses the growth of native tree seedling by disrupting belowground mutualisms. *PLOS Biology* 4 : 727-731.
- Strullu D. G., Perrin R., Plenchette C., 1991 - *Mycorhizes des arbres et plantes cultivées*. Tech. & Doc./Lavoisier, 254 p.
- Urcelay C., Diaz S., 2003 - The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6 : 388-391.

van der Heijden M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I. R., 1998 - Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396 : 69-72.

Vandenbelt R. J., 1992 - *Faidherbia albida* in the West African semi-arid tropics : proceedings of a workshop, 22-26 April 1991, Niamey, Niger.

Wilson G. W. T., Rice C. W., Rillig M., Springer A., Hartnett D. C., 2009 - Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi : results from long-term field experiments. *Ecology Letters* 12 : 452-461.

Wilson J. B., 1988 - Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25 : 279-296.

Wirsel S. G. R., 2004 - Homogenous stands of wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 48 : 129-138.


Wolfe B. E., Klironomos J. N., 2005 - Breaking new ground : soil communities and exotic plant invasion. *BioScience* 55 : 477-487.

Zak D. R., Holmes W. E., White D. C., Peacock A. D., Tilman D., 2003 - Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function : Are there any links ? *Ecology* 84 : 2042-2050.



La Grande Muraille Verte

*Capitalisation des recherches
et valorisation des savoirs locaux*



Coordination scientifique
Professeur Abdoulaye DIA
Docteur Robin DUPONNOIS

La Grande Muraille Verte

Capitalisation des recherches
et valorisation de savoirs locaux

Coordination scientifique

Professeur Abdoulaye DIA
Docteur Robin DUPONNOIS

IRD
INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT

Coordination
Corinne Lavagne

Mise en page
Alain Doudiès Conseil

Maquette de couverture
Michelle Saint-Léger

Maquette intérieure
Pierre Lopez

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 2012
ISBN : 978-2-7099-1738-4