



Plantation clonale d'eucalyptus hybrides de 6 ans au Congo.

Photo INRA.

LES PLANTATIONS FORESTIÈRES TROPICALES

Un champ d'application privilégié pour la mycorrhization contrôlée

par J. GARBAYE (1)

SUMMARY

TROPICAL PLANTATION FORESTS : A MOST PROBABLE FIELD OF APPLICATION FOR CONTROLLED MYCORRHIZATION

After reminding the reader what mycorrhizas and controlled mycorrhization are, the author stresses their importance for the success of plantation forests and more particularly in the tropics. The present knowledge on the mycorrhizal status of natural and man-made tropical forests is reviewed, and examples of growth increase resulting from mycorrhizal inoculation with pure fungal strains are given for pines and eucalypts. The case of other species and the problem of commercial inoculum are then discussed. Concluding remarks deal with the future of the technique in the tropics and stress the needs in research.

(1) INRA, Centre de Recherches Forestières de Nancy, Champenoux, 54280 Seichamps.

LAS PLANTACIONES FORESTALES TROPICALES : UN CAMPO DE APLICACION PRIVILEGIADA PARA LA MICORRIZACION CONTROLADA

Tras haber recordado al lector el significado de las micorrizas y la micorrización controlada, el autor hace hincapié respecto a su importancia para el logro de las plantaciones forestales y, concretamente, en los trópicos.

Se examinan sucesivamente los conocimientos logrados en cuanto al estatuto micorriziano de los bosques naturales y de las plantaciones forestales tropicales y menciona diversos ejemplos de crecimiento acelerado como resultado de la inoculación micorriziana por medio de cepas puras de hongos para los pinos y los eucaliptos, También se entra en materia en cuanto a los casos de otras especies y el problema de la comercialización de los inoculantes.

Como conclusión, se tratan las perspectivas de este procedimiento en los trópicos y se insiste acerca de la necesidad de proseguir las investigaciones emprendidas.

N.D.L.R.

Dans le cadre des recherches en vue d'optimiser la mycorhization des plants forestiers tropicaux, le C.T.F.T. (Centre Technique Forestier Tropical) en liaison avec les Instituts nationaux des pays partenaires, développe ses activités aussi bien en zones tropicales humides en collaboration avec l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique, laboratoire de microbiologie du Centre de Recherches Forestières de Nancy, qu'en zones tropicales sèches avec l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le développement en Coopération, laboratoire de microbiologie de Dakar).

Une collection de souches fongiques d'espèces différentes d'origine tropicale, toutes reconnues aptes à former des ectomycorhizes sur les principales essences de reboisement, est entretenue à Nogent-sur-Marne.

L'effort de prospection dans les aires naturelles des espèces forestières associées, pour rechercher des souches plus performantes, doit se développer, notamment en Australie avec un appui financier de la Commission des Communautés Européennes en collaboration avec le CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation) et l'INRA.

L'article de J. GARBAYE ci-après expose l'intérêt de la mycorhization contrôlée dans les reboisements des zones tropicales.

Un précédent article a donné des informations sur les premiers résultats obtenus par mycorhization contrôlée des Pins au Congo en zone humide (BFT 196 (2) 25-32).

Une publication est prévue dans un prochain numéro de BFT qui traitera plus particulièrement des symbioses mycorhiziennes en zone sèche d'Afrique.

RAPPELS SUR LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

A l'exception d'un petit nombre de familles telles que les Crucifères, Chénopodiacées, Polygonacées, Cypéracées et Joncacées, la majorité des plantes vivent en symbiose avec des champignons associés à leurs racines. Les organes mixtes racines/champignon sont appelés mycorhizes. La symbiose mycorhizienne a été décrite dès la fin du XIX^e siècle (FRANK, 1885 ; KAMIENSKI, 1882), mais sa signification écologique et ses possibilités d'application n'ont été comprises que beaucoup plus récemment.

Environ 95 % des espèces végétales forment des endomycorhizes à vésicules et arbuscules (VAM) causées

par des champignons primitifs, dont les organes les plus différenciés ne sont que des spores de 10 à 400 µm de diamètre ; ces spores se trouvent dans le sol à proximité des racines. Le champignon étant essentiellement à l'intérieur de la racine, les VAM sont invisibles à l'œil nu et leur observation nécessite une préparation et une coloration des échantillons. La paléontologie montre que les premières plantes terrestres du carbonifère avaient déjà des VAM.

Mais il existe un autre type plus évolué de mycorhizes qui intéressent de plus près les forestiers : les ectomycorhizes. Elles ne concernent en effet que des plantes

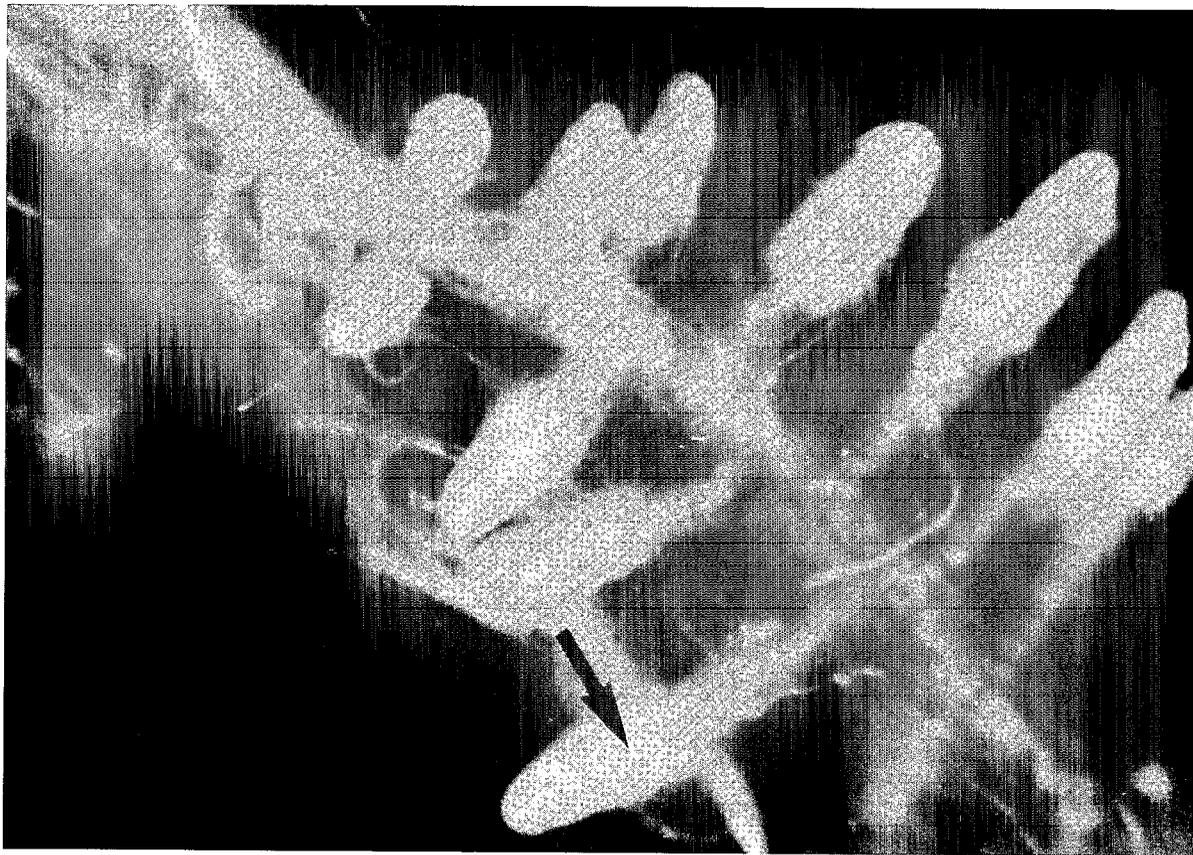


Photo INRA.

Ectomycorhizes. La flèche montre le manteau fongique qui enveloppe l'extrémité des racines courtes. On remarque également des mèches de mycélium qui partent des mycorhizes pour explorer le sol.

ligneuses, dont beaucoup d'arbres forestiers d'importance économique, en particulier les essences sociales des régions tempérées (Fagacées, Bétulacées, Salicacées, Tiliacées, Pinacées) et certaines essences tropicales. Ces ectomycorhizes sont causées par des Ascomycètes et Basidiomycètes supérieurs (truffes, Bolets, Amanites, Sclérodermes, etc.) et sont parfaitement visibles à l'œil nu car le champignon est non seulement présent dans la racine mais aussi à l'extérieur, formant un manchon continu de mycélium autour des racines courtes. Selon l'espèce de champignon responsable, ce manchon (ou manteau ectomycorhizien) peut être de couleur variée, lisse ou laineux, avec ou sans cordons mycéliens irradiant dans le sol. En fait, on ne voit jamais la surface des racines courtes, mais seulement ce manchon.

Alors que les champignons endomycorhiziens ne sont pas spécifiques (la même souche peut par exemple indifféremment être associée au trèfle ou au frêne, au maïs ou au bananier) certains champignons ectomycorhiziens ne peuvent contracter une association symbiotique qu'avec certains genres d'arbres. Nous verrons plus loin les conséquences pratiques de cet état de fait.

Dans les écosystèmes naturels, la symbiose mycorhi-

zienne est la règle. Les VAM occupent de 50 à 100 % des racines des plantes à endomycorhizes. L'impact de la symbiose est encore plus grand chez les plantes à ectomycorhizes pour lesquelles toutes les racines courtes absorbantes sont occupées par le champignon.

Dans les deux cas, la symbiose est obligatoire pour les deux partenaires : sans elle, la plante est incapable d'extraire efficacement l'eau et les éléments minéraux du sol, et le champignon est incapable de fructifier et surtout de se procurer du carbone. Les champignons mycorhiziens sont en effet des symbiotes stricts et n'ont pas d'activité saprophytique dans le sol : ils obtiennent tout leur carbone de la plante hôte.

On a déterminé qu'environ 30 % du carbone assimilé par la plante par voie photosynthétique sert à nourrir les symbiotes racinaires.

Il s'agit donc bien d'une symbiose mutualiste où les deux partenaires donnent et reçoivent. Ce qui est intéressant du point de vue pratique pour l'agronome ou le forestier, c'est que le résultat est bénéfique pour la plante. Même en se limitant au domaine forestier, de très nombreux résultats expérimentaux montrent qu'un développement normal des arbres n'est atteint qu'à par-

tir d'un taux élevé d'infection mycorhizienne. Encore plus important : les mêmes recherches ont montré que l'efficacité de la symbiose (en terme de bénéfice pour la plante) dépendait du champignon associé. Ceci ouvre

donc la voie à la sélection de souches fongiques particulièrement performantes et à leur introduction dans les systèmes culturaux agricoles ou forestiers : c'est la mycorhization contrôlée.

DOMAINES D'APPLICATION DE LA MYCORHIZATION CONTRÔLÉE : CAS PARTICULIER DE LA SYLVICULTURE TROPICALE

Deux facteurs déterminent l'efficacité de la mycorhization contrôlée : la fertilité du sol et la qualité de l'inoculum mycorhizien naturel de la station.

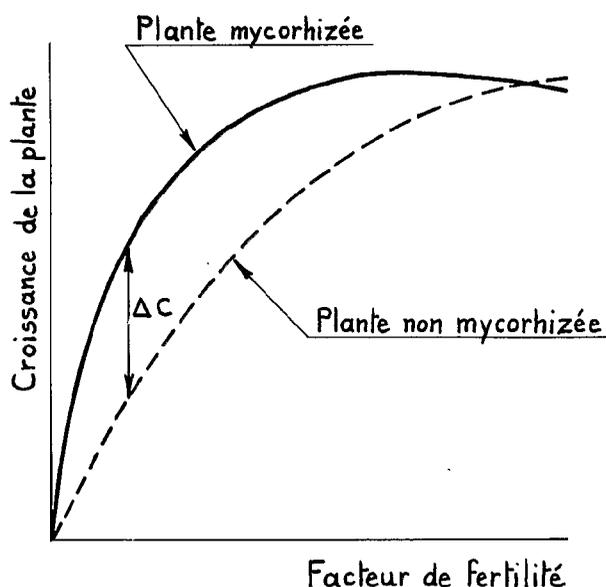
La relation entre le niveau de fertilité du sol (par exemple teneur en phosphore assimilable, disponibilité de l'azote minéral, etc.) et l'effet de la symbiose mycorhizienne sur la plante peut être schématisée par les courbes de la figure ci-dessous qui synthétisent de nombreux résultats expérimentaux obtenus dans des conditions variées.

On voit que l'effet positif de l'infection mycorhizienne, ou d'un champignon efficace par rapport à un autre qui l'est moins, est maximum pour les conditions de fertilité moyenne et qu'il augmente avec la fertilité sur les sols les plus pauvres qui caractérisent le plus souvent les plantations forestières tropicales. Par conséquent, sur ce type de station, l'optimisation de la symbiose mycorhizienne permet non seulement de pallier l'absence de fertilisation, mais aussi, éventuellement, de mieux valoriser un apport d'engrais.

L'apport artificiel de champignons efficaces a plus de chances de procurer un gain significatif de production dans les cas où le degré d'infection naturelle de la culture est faible. Ce faible niveau d'infection peut être dû à l'absence ou à la rareté des champignons mycorhiziens en général dans le sol (sites perturbés, remblais, etc.) ou encore à l'incompatibilité des champignons présents avec l'essence plantée. Ce phénomène prend toute son importance lorsqu'il s'agit d'essences exotiques et c'est pourquoi la question de la spécificité des symbioses est très importante lors de l'introduction d'une essence d'un continent à l'autre.

Enfin, même lorsqu'un inoculum naturel compatible et diversifié est présent et que les arbres introduits sont naturellement mycorhizés, l'équilibre symbiotique qui s'établit dépend de l'écologie propre de chacun des deux partenaires. Le complexe mycorhizien qui en résulte est rarement optimal pour le seul bénéfice des arbres et l'introduction artificielle d'autres champignons plus efficaces procurera un gain de croissance (LE TACON *et al.*, 1987 ; MARX, 1980).

Relation entre la fertilité du sol et l'effet de la symbiose mycorhizienne. ΔC : gain de croissance occasionné par la symbiose, variable en fonction de la fertilité du sol.



STATUT MYCORHIZIEN DES FORÊTS TROPICALES NATURELLES

Plus de 95 % des essences forestières tropicales seraient endomycorhiziennes (READHEAD, 1980). On ne trouverait des ectomycorhizes que dans les familles suivantes : Césalpinacées (ex. *Azalia* sp. en Afrique), Diptérocarpacées (très représentées en Asie du Sud-Est ; ex. *Shorea* sp.), Myrtacées (ex. *Eucalyptus* sp., *Syzygium* sp.), Fagacées (*Quercus* sp. en Asie du Sud-Est), Pinacées (pins tropicaux) et quelques Euphorbiacées (ex. *Uapaca* sp. en Afrique) et Sapindacées. Il existe même des écosystèmes forestiers tropicaux où prédominent les espèces à ectomycorhizes. C'est le cas des forêts à Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique (ALWIS et ABEY-NAYAKE, 1980) et du Miombo en Afrique (HÖGBERG, 1986).

Ces données doivent cependant être considérées avec beaucoup de prudence car la littérature dans ce domaine

est récente et pauvre. Beaucoup reste à faire en matière de simple observation des symbioses mycorhiziennes des forêts tropicales.

En ce qui concerne la pratique forestière, compte tenu de ce que nous avons vu précédemment au sujet de la spécificité des différents types de mycorhizes et des domaines d'application de la mycorhization contrôlée, cette prédominance des endomycorhizes dans les forêts tropicales doit être prise en considération lors de l'introduction d'espèces exotiques à ectomycorhizes.

Une autre caractéristique importante des écosystèmes tropicaux est le niveau de fertilité des sols généralement très bas. Par conséquent, une symbiose mycorhizienne efficace est nécessaire à la réussite des plantations dans des conditions où le coût des engrais est souvent prohibitif.

OPTIMISATION DU STATUT MYCORHIZIEN DES PLANTATIONS FORESTIÈRES TROPICALES

Deux cas extrêmes totalement différents doivent être distingués : les tropiques humides (végétation naturelle : forêt dense, forêt galerie ou savane arborée à grandes herbes) et les tropiques secs (savane sèche, forêt décidue épineuse, steppe aride).

Dans le premier cas, les conditions climatiques sont peu limitantes pour les productions végétales en général et forestières en particulier. Le facteur limitant est la fertilité du sol. On recherche une productivité maximale, et, après l'amélioration du matériel végétal, les interventions au niveau du sol ont la priorité. C'est le domaine des plantations industrielles de pins et d'eucalyptus (Brésil, Congo) pour lesquels la sylviculture clonale permet des records mondiaux de production ligneuse (MARTIN, 1987). Elle s'accompagne de techniques de plus en plus sophistiquées et contribuera de plus en plus à la production de bois dans le monde. C'est une sylviculture de marché, exportatrice.

Dans le second cas, les sols sont souvent moins pauvres mais le déficit hydrique est le facteur limitant. Une forte production ligneuse est impossible, mais le reboisement est souvent une nécessité vitale pour les hommes : protection des sols, lutte contre l'érosion, abri, fourni-

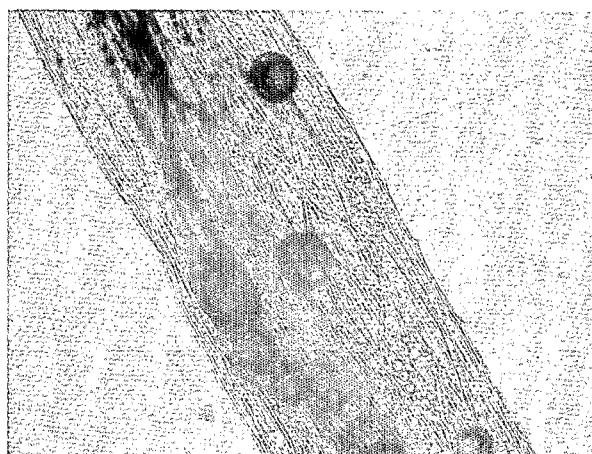


Photo INRA.

Racine endomycorhizée. Le mycélium et les vésicules du champignon apparaissent en sombre à l'intérieur du parenchyme cortical. Pour les besoins de l'observation, la racine a été éclaircie, les tissus fongiques ont été colorés.

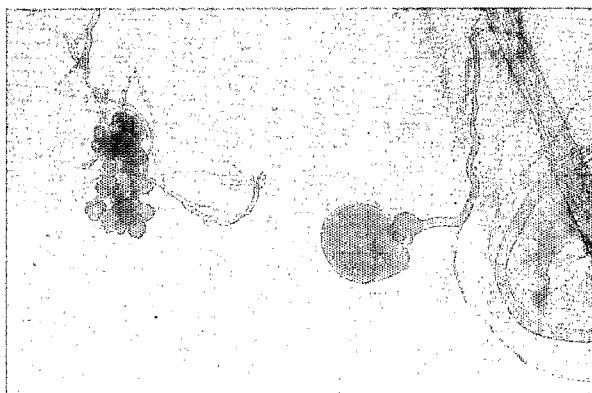


Photo INRA.

Deux types de spores de champignon ectomycorhizien.

ture de bois de feu, même avec une faible croissance. C'est une sylviculture d'intérêt local pour laquelle les essences les plus utilisées sont des légumineuses, des Casuarina et certains Eucalyptus. Le problème est donc avant tout d'assurer la survie et le démarrage des plantations dans des conditions difficiles.

Dans les deux cas, malgré des objectifs différents, il convient de faire en sorte que les plants utilisent au mieux les ressources du sol en eau et en éléments minéraux, donc d'optimiser la symbiose mycorrhizienne.

Nous allons passer en revue les connaissances actuelles dans ce domaine.

LES PINS

Les pins tropicaux utilisés en plantation proviennent de trois régions principales : l'Asie du Sud-Est (*P. kesiya*, *P. merkusii*), les Caraïbes (*P. tropicalis*, *P. cubensis*, *P. occidentalis*, *P. caribaea* var. *caribaea* et *bahamensis*) et l'Amérique Centrale (*P. caribaea* var. *hondurensis*, *P. oocarpa*, *P. strobus* var. *chiapensis*).

Comme ceux des régions tempérées, ces pins forment exclusivement des ectomycorhizes et sont extrêmement dépendants de la symbiose. IVORY (1980) a donné une liste de champignons ectomycorhiziens associés aux pins tropicaux dans leur aire d'origine. La plupart d'entre eux n'existent pas en régions tempérées, mais certains y sont très fréquents : *Thelephora terrestris*, *Pisolithus tinctorius*, *Suillus granulatus*, *S. bovinus*, *Amanita muscaria*, *A. gemmata*. Comme leurs homologues des régions tempérées, les pins tropicaux ont un grand nombre de symbiotes spécifiques du genre *Pinus*, tels *Rhizopogon* sp. et *Suillus* sp.

Lorsque ces pins furent introduits pour la première fois en Afrique intertropicale (d'où le genre était totalement absent, ainsi que les symbiotes adaptés), les semis étaient chlorotiques et ne survivaient pas au-delà de quelques mois, jusqu'au jour où de l'inoculum ectomycorhizien fut apporté d'autres continents sous forme de terre ou de plants mycorrhizés. Ces introductions ont souvent été accidentelles et provenaient d'Europe aussi bien que des aires d'origine des pins. C'est pourquoi la distribution actuelle des champignons mycorrhiziens des pins en Afrique ou en Amérique du Sud est très irrégulière, dépendant plus du pays et de son histoire coloniale que des conditions écologiques. Depuis, il suffit de réinoculer périodiquement les pépinières avec de l'humus des plantations précédentes pour assurer la pérennité de la symbiose dans le système. Les exemples de telles situations sont très nombreux (MIKOLA, 1983 ; PAWSEY, 1980 ; DELWAULLE *et al.*, 1987). Cependant, mis à part le fait que les pathogènes des racines sont recyclés en même temps que les symbiotes, la probabilité pour que le ou les champignons (inconnus le plus souvent) ainsi introduits par hasard aient une efficacité proche de l'optimum, est très faible. Les pins ne peuvent donc pas exprimer tout leur potentiel de croissance.

L'utilisation de cultures pures de champignons sélectionnés (inoculum mycélien) permet de s'affranchir de ces deux inconvénients et de s'approcher de l'optimum.

VOZZO et HACKSKAYLO (1971) ont été des pionniers

dans ce domaine en permettant l'introduction de *P. caribaea* à Puerto Rico grâce à l'inoculation par des cultures pures de *Corticium bicolor*, *Rhizopogon roseolus* et *Suillus granulatus*.

Plus récemment, de nombreux résultats expérimentaux ont montré tout le bénéfice que les plantations de pins pouvaient retirer de l'introduction de souches pures de champignons sélectionnés, en substitution des symbiotes préalablement naturalisés. Parmi les champignons essayés, citons *Pisolithus tinctorius*, *Thelephora terrestris*, *Hebeloma cylindrosporium*, *Cenococcum graniforme*, *Rhizopogon luteolus*, *Suillus bellini*, *S. bovinus*, *S. granulatus*, *S. luteus*, *Laccaria laccata*.

Jusqu'à présent, *Pisolithus tinctorius* s'est avéré le champignon le plus efficace dans la plupart des cas. L'augmentation de croissance due à *P. tinctorius* peut être très spectaculaire, comme dans les exemples 1, 2 et 3 du tableau, p. 29, mais ce n'est pas toujours le cas comme le montre l'exemple 4 où l'inoculum local (sol de vieilles plantations) est aussi efficace que *P. tinctorius*.

Dans les sols très pauvres, comme nous l'avons vu sur la figure page 26, le plein effet de la fertilisation ne peut être atteint que si l'état symbiotique des arbres est satisfaisant. L'exemple 3 montre que, dans ces conditions, une interaction positive inoculation-fertilisation se manifeste clairement.

P. tinctorius est actuellement le meilleur candidat pour l'application pratique, pour les raisons suivantes :

- il stimule la croissance des plantations de pins,
- il pousse vite sur une grande variété de milieux de culture, et la production d'inoculum mycélien est facile,
- ses mycorhizes jaunes d'or sont facilement reconnaissables, ce qui est important pour vérifier l'efficacité de l'inoculation en pépinière,
- la distribution mondiale de cette espèce et son écologie sont bien connues (MARX, 1977),
- il est très compétitif vis-à-vis des autres champignons mycorrhiziens dans (mais seulement dans) les sols chauds, pauvres, acides et sableux ou caillouteux avec un faible taux de matière organique, qui sont caractéristiques de beaucoup de plantations de pins sous les tropiques. La colonisation des nouvelles racines par *P. tinctorius* après la plantation assure une augmentation de production durable.

Un autre aspect intéressant de *P. tinctorius* est sa capacité à produire rapidement un grand nombre de

remplace l'utilisation de l'humus des vieilles plantations comme technique de routine avec une nette amélioration de la reprise et de la croissance initiale des plantations. Du fait de l'abondance des carpophores, les spores sont

faciles à récolter et à stocker, bon marché à appliquer et à transporter, et rendent possible l'inoculation dans les zones très éloignées sans nécessiter de matériel ou de compétences particulières.

Les Eucalyptus

Plusieurs espèces d'eucalyptus, appartenant aux sous-genres *Symphyomyrtus* (S), *Corymbia* (C) et *Idiogenes* (I) de la classification de PRYOR et JOHNSON (1971) sont communément plantées sous les tropiques. Ce sont essentiellement *Eucalyptus* (S) *grandis*, *E. (S) alba*, *E. (S) carnaldulensis*, *E. (S) tereticornis*, *E. (S) deglupta*, *E. (C) citriodora*, *E. (C) maculata*, *E. (C) torelliana*, *E. (S) urophylla* et *E. (I) cloeziana*. Elles sont originaires d'Australie du Nord-Est, des îles indonésiennes orientales et de Nouvelles-Guinée. A côté de ces espèces pures, on utilise de plus en plus (Congo, Brésil) des hybrides interspécifiques beaucoup plus vigoureux et multipliés végétativement (MARTIN, 1987).

Dans son aire d'origine, le genre *Eucalyptus* forme à la fois des ectomycorhizes et des endomycorhizes VA. Cependant, on sait peu de choses sur le degré de dépendance des Eucalyptus à la symbiose et sur l'importance relative des deux types de mycorhizes. PRYOR (1956) et UHLIG (1986) se sont livrés à des observations en pépinière et suggèrent que le sous-genre *Monocalyptus* serait beaucoup plus dépendant des ectomycorhizes que les autres sous-genres. La distribution et l'écologie des sous-genres va dans le même sens. Les espèces de *Monocalyptus* présentent certaines caractéristiques des essences tempérées à ectomycorhizes : on les trouve en peuplements purs dans les régions les plus tempérées de l'Australie, sur des sols généralement pauvres. A l'inverse, les espèces des autres sous-genres poussent en peuplements mélangés sur des sols alluviaux et colluviaux plus riches (FLORENCE, 1981).

Les recherches sur les mycorhizes des eucalyptus en Australie sont rares et ne concernent que les espèces de la zone tempérée. LAPEYRIE et CHILVERS (1985) ont mis en évidence une succession endo-ectomycorhizes chez de jeunes plants de *E. (S) dumosa* en pots, mais il n'était pas clair que la stimulation de croissance constatée soit due aux endo ou aux ectomycorhizes. MALAJCZUK *et al.* (1981) ont inoculé de jeunes semis de *E. (M) marginata* et *E. (S) diversicolor* avec le champignon endomycorhizien VA *Glomus fasciculatum*. Les deux espèces ont formé la même quantité d'endomycorhizes VA typiques. Pourtant les arbres adultes des mêmes espèces présentent surtout des ectomycorhizes avec des infections VA rares et atypiques. Tout ceci suggère que les eucalyptus, quel que soit le sous-genre, présenteraient une phase juvénile à endomycorhizes suivie d'une prédominance des ectomycorhizes.

La spécificité des symbioses est mieux connue pour les

ectomycorhizes. MALAJCZUK *et al.* (1982) ont montré que *Hydnangium carneum* et *Hymenogaster albellus*, deux gastéromycètes hypogés ectomycorhiziens, très communs en Australie, sont spécifiques des eucalyptus. En général, les eucalyptus en Australie sont préférentiellement associés à des gastéromycètes (*Scleroderma* sp., *Pisolithus* sp. et beaucoup d'autres espèces non décrites).

Lorsqu'ils sont introduits en dehors de leur aire d'origine, les eucalyptus tropicaux appartenant aux sous-genres *Symphyomyrtus*, *Corymbia* et *Idiogenes* poussent toujours sans problèmes et ne montrent aucun des symptômes dont souffrent les pins dans les mêmes conditions. Par contre, le transfert d'espèces appartenant au sous-genre *Monocalyptus* s'est soldé par des résultats très irréguliers : lorsqu'ils sont cultivés hors d'Australie, ils souffrent de maladies racinaires et survivent mal à la transplantation (TURNBULL et PRYOR, 1978). Comme il existe un large choix d'autres eucalyptus à croissance rapide pour les tropiques, les *Monocalyptus* ont été abandonnés avant que l'on essaye de comprendre et de corriger les causes de ces échecs.

Du fait des performances généralement satisfaisantes des eucalyptus (*Monocalyptus* exceptés) dans les régions tropicales hors d'Australie, leur statut mycorhizien n'a pas été l'objet d'attention que celui des pins. Les rares données existant sur les mycorhizes des eucalyptus en dehors d'Australie (BAKSHI, 1966 ; UHLIG, 1968 ; SINGH et KUMAR, 1966) portent essentiellement sur les ectomycorhizes, probablement par analogie avec les difficultés rencontrées avec les pins. De ce fait, on a tendance à négliger l'aspect endomycorhizes VA du problème qui est peut être aussi important, tout au moins pour les sous-genres autres que *Monocalyptus* au stade juvénile, comme nous l'avons vu précédemment.

Hors de leur aire d'origine, les eucalyptus ont essentiellement des ectomycorhizes de type gastéromycètes et les carpophores les plus fréquemment rencontrés sont *P. tinctorius* et *Scleroderma* sp. Les infections VA sont toujours présentes mais atypiques. En résumé, leur statut mycorhizien ressemble fortement à celui des *Symphyomyrtus* en Australie.

On ne sait pas si les associés fongiques trouvés hors d'Australie ont été introduits en même temps que les eucalyptus introduits auparavant avec des pins, ou s'ils sont indigènes à la région. De toute façon, quelle que soit leur origine, il est très probable que les symbioses qui en résultent ne fonctionnent pas à un niveau d'effi-

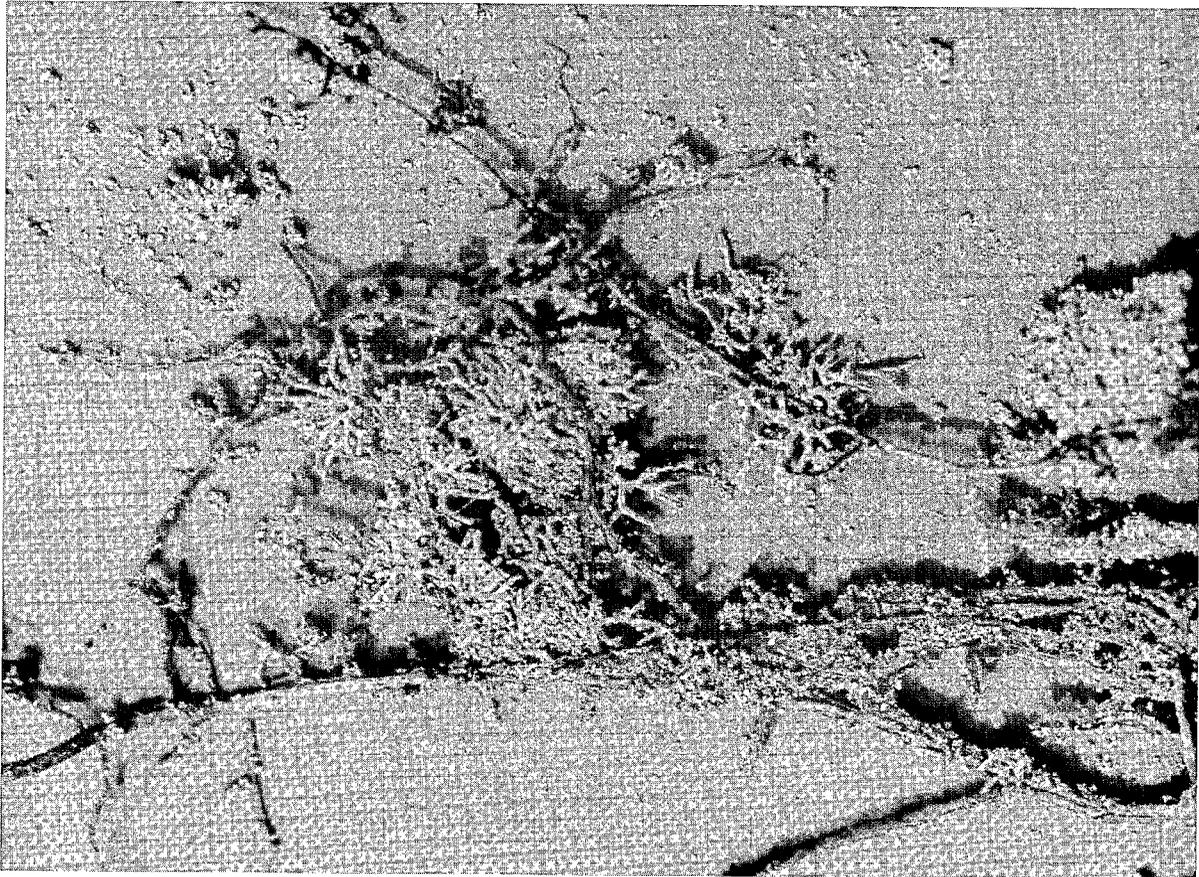


Photo C.T.F.T.

Mycorhizes de Pisolithus tinctorius sur Pinus caribaea obtenues par inoculation en pépinière avec une culture pure de mycélium. Couleur naturelle : jaune d'or.

cacité maximale dans un environnement étranger. C'est pourquoi il est du plus haut intérêt d'essayer l'introduction artificielle d'autres champignons afin d'optimiser l'efficacité de la symbiose et de tirer pleinement partie de l'énorme potentiel de croissance des eucalyptus hybrides améliorés génétiquement. On assiste actuellement, dans le monde entier, à un regain d'intérêt pour la mycorhization contrôlée des eucalyptus.

Jusqu'à ce jour, les résultats sont extrêmement rares en régions tropicales. A notre connaissance, une seule expérience a été poussée au-delà du stade de la pépinière. Dans une plantation de 50 mois d'un hybride complexe (*E. urophylla* × *terreticornis* × *robusta*) au Congo, GARBAYE *et al.* (1987) ont enregistré une augmentation de production en volume de 30 % et 20 % du

fait de l'inoculation en pépinière par des cultures pures de mycélium de *P. tinctorius* et *Scleroderma texense*, respectivement. Les arbres témoins, non inoculés, portaient des mycorhizes d'un scléroderme spontané d'origine inconnue. Ces résultats sont certes encourageants, car ils confirment l'idée que les symbioses contractées aléatoirement sont loin d'être optimales, mais ils sont encore très imparfaits. En effet, dans le même essai, il s'avère que les champignons introduits sont peu compétitifs vis-à-vis du Scléroderme local et qu'ils disparaissent moins d'un an après la plantation, bien qu'ils aient eu le temps de procurer un gain de croissance très substantiel. Les progrès futurs sont donc à rechercher dans l'utilisation de souches fongiques mieux adaptées à l'essence et au climat, c'est-à-dire isolées sur des eucalyptus tropicaux dans leur aire d'origine.

Les Casuarina

La famille des Casuarinacées comprend 4 genres, tous communément appelés « Casuarina ». Les espèces

plantées sous les tropiques appartiennent au genre *Casuarina* et comprennent *C. cunninghamiana*, *C. equi-*

setifolia, *C. glauca*, *C. junghuhniana* et *C. oligodon*. Toutes ces espèces sont originaires d'Australie, de Nouvelle-Guinée et d'Indonésie.

Les Casuarina, comme les aulnes (genre *Alnus*) dans les régions tempérées, forment des nodules fixateurs d'azote atmosphérique avec une bactérie filamenteuse du genre *Frankia*, ce qui les rend particulièrement intéressants pour les boisements sur des sols dépourvus de matière organique tels que les dunes, les déblais de mines, les zones érodées, etc.

Ce n'est que récemment que l'on s'est intéressé au statut mycorhizien des Casuarina. REDDEL *et al.* (1986), à

l'occasion d'une étude des symbioses racinaires des Casuarina en Australie, ont montré que le genre Casuarina pouvait porter à la fois des ectomycorhizes et des endomycorhizes VA, avec une prédominance du second type sur les jeunes plants. DIEM et GAUTHIER (1982) ont inoculé de jeunes semis de *C. equisetifolia* avec le champignon endomycorhizien VA *Glomus mosseae*. Ils ont trouvé que l'infection VA avait lieu rapidement et stimulait fortement la croissance, la nodulation par *Frankia* et la fixation d'azote. Par conséquent, il est probable que la symbiose fixatrice d'azote ne fonctionne pas à son niveau d'efficacité maximale si une mycorhization adéquate n'est pas établie.

Les Diptérocarpacées

Cette famille comprend plusieurs genres d'un grand intérêt économique (*Dipterocarpus*, *Hopea*, *Shorea*). Ces essences existent surtout en peuplements presque purs en Asie du Sud-Est et sont pour la plupart exclusivement ectomycorhiziennes. ALWIS et ABEYNAYAKE (1980) ont décrit plusieurs types d'ectomycorhizes sur *Shorea* et *Dipterocarpus* à Ceylan et ont pu identifier deux des champignons responsables : *Cenococcum graniforme* et *Suillus* sp.

Les diptérocarpacées font de plus en plus l'objet de régénérations artificielles par plantation à la suite des exploitations forestières massives ; des tentatives d'introduction en dehors ou en marge de leur aire d'origine ont commencé. Lorsque les symbiotes ectomycorhiziens font défaut, ces tentatives se heurtent au même problème que celui précédemment évoqué pour les pins (KHEMNARK, 1980). En Chine du sud par exemple, les semis ne présentent pas un développement normal dès le stade de la pépinière.

Là encore, il sera donc nécessaire d'étudier la biologie des symbioses ectomycorhiziennes spécifiques des diptérocarpacées et d'intervenir par inoculation pour réussir leur introduction en dehors de leur aire d'origine.

Ces quelques exemples montrent donc toute l'importance de la maîtrise des symbioses mycorhiziennes en sylviculture tropicale. Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne les ectomycorhizes du fait de la spécificité et de la distribution très limitée des champignons ectomycorhiziens dans ces régions. C'est là la grande différence avec les forêts des régions tempérées, dans lesquelles la symbiose ectomycorhizienne parvient toujours à s'établir spontanément et où l'inoculation a pour but d'en améliorer l'efficacité. Dans les plantations forestières tropicales, cette amélioration est plus marquée, et il est même parfois indispensable d'inoculer pour réussir l'introduction d'essences exotiques.

LE PROBLÈME DE L'INOCULUM

La mycorhization contrôlée ne sera possible dans des conditions de routine que lorsqu'un inoculum, c'est-à-dire une préparation contenant le champignon sous forme infectieuse, sera disponible commercialement en quantités massives et à bas prix. Ce problème a été discuté par LE TACON et GARBAYE (1986) et LE TACON *et al.* (1987) ; nous ne rappellerons ici que la situation concernant l'inoculum ectomycorhizien.

Les développements les plus avancés dans ce domaine ont lieu aux Etats-Unis (MARX *et al.*, 1982 et 1984 ; MAUL, 1984) et en France (LE TACON *et al.*, 1985 ; MAUPERIN *et al.*, 1987). Dans les deux cas, le procédé le plus au point, et qui sera commercial dans très peu de temps, consiste à cultiver le mycélium dans un mélange de tourbe et de vermiculite contenu à l'intérieur d'un sac plastique scellé stérile. Ce produit est mélangé au sol de

la pépinière à raison de 2 litres environ par m², ou dans une proportion de 1/10 au substrat dans le cas des pépinières en conteneur.

Les firmes privées, qui participent à ce développement en collaboration avec les laboratoires de recherche forestière, sont très conscientes qu'une part importante du marché sera la sylviculture tropicale avec tous les problèmes commerciaux et réglementaires qui se poseront au niveau de l'exportation.

En France, un deuxième procédé original est à l'étude (MAUPERIN *et al.*, 1987). Il consiste à cultiver le mycélium en milieu liquide en fermenteur et à l'inclure dans un gel solide, sous forme de petites billes. L'efficacité de ce produit semble être supérieure à celle du précédent, mais les technologies mises en œuvre sont très différentes et ce ne sont pas les mêmes firmes qui s'y intéressent.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ce tour d'horizon du statut mycorhizien des arbres forestiers sous les tropiques et des résultats des recherches les plus récentes permet de préciser les possibilités d'application de la mycorhization contrôlée des reboisements.

Tout d'abord, il apparaît clairement que la sylviculture tropicale est un champ d'application privilégié de cette nouvelle technique, du fait de la pauvreté des sols, des contraintes économiques propres aux pays du Sud qui rendent souhaitable l'augmentation de la production forestière en économisant engrais et énergie, et aussi du fait de la fréquence des cas où les symbiotes adéquats font défaut. Encore plus que son homologue des pays tempérés, le forestier tropical doit toujours penser à l'aspect mycorhizien de tout problème de reboisement.

En ne considérant que les ectomycorhizes pour lesquelles il existe le plus de données et de résultats expérimentaux, nous avons vu que des gains très substantiels de production pouvaient déjà être obtenus en remplaçant, dès le stade de la pépinière, les champignons locaux par des souches sélectionnées plus efficaces. Il est nécessaire de multiplier de tels essais afin d'éprouver la généralité de ces résultats.

Le principal obstacle au développement de la technique est qu'aucun inoculum commercial n'est encore disponible. Plusieurs procédés originaux actuellement au stade du développement en usine devraient cependant aboutir rapidement. Comme il s'agit d'un marché nouveau, une collaboration étroite entre forestiers et producteurs d'inoculum sera nécessaire au début. Nous

avons vu que les plantations industrielles tropicales devraient jouer un rôle capital dans ce développement.

A part les recherches concernant la sélection de souches fongiques performantes et l'amélioration des techniques d'inoculation, il est urgent de s'attacher à mieux connaître la distribution, l'écologie et la physiologie des symbioses mycorhiziennes dans les écosystèmes forestiers tropicaux, en forêt naturelle comme en peuplements artificiels. Plus particulièrement, le problème de la spécificité des associations ectomycorhiziennes mérite d'être étudié de près (par exemple : les champignons naturellement associés à une essence indigène sont-ils compatibles avec une essence que l'on veut introduire ? ou bien : est-il préférable de sélectionner les champignons d'accompagnement d'une essence introduite dans l'aire d'origine de celle-ci ?). L'optimisation de la productivité des plantations dépend de la réponse à ces questions.

Enfin, que ce soit au niveau de la recherche, de l'expérimentation pilote ou de la mise au point de techniques de routine, il est évident qu'une collaboration Nord-Sud s'impose. C'est d'ailleurs déjà le cas. Par exemple, la Communauté Economique Européenne et la Fondation Internationale pour la Science financent spécifiquement de tels programmes. En France, le C.T.F.T. (CIRAD) et l'INRA participent activement aux recherches sur la mycorhization contrôlée des plantations forestières tropicales. Mais la concrétisation des promesses de cette nouvelle technique dépend en dernière analyse des forestiers qui gèrent les forêts tropicales et décideront de leur sort.

BIBLIOGRAPHIE

- ALWIS (D. P.), ABEYNAYAKE (K.), 1980. — A survey of mycorrhizas in some forest trees in Sri-Lanka. In : *Tropical Mycorrhiza Research*, P. Mikola, ed., Clarendon Press, Oxford.
- BAKSHI (B. K.), 1966. — Mycorrhiza in eucalyptus in India. *Indian Forester*, 92, 19-20.
- DELWAULLE (J. C.), GARBAYE (J.), OKOMBI (G.), 1982. Stimulation de la croissance initiale de *Pinus caribaea* Morelet dans une plantation du Congo par contrôle de la mycorhization. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 196 (2), 25-32.
- DELWAULLE (J. C.), DIANGANA (D.), GARBAYE (J.), 1987. — Augmentation de la production du pin des Caraïbes dans la région côtière du Congo par introduction du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius*. *Rev. For. Française*, 39 (5), 409-417.
- DIEM (H. G.), GAUTHIER (D.), 1982. — Effet de l'infection endomycorhizienne (*Glomus mosseae*) sur la nodulation et la croissance de *Casuarina equisetifolia*. *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, série 3, 294, 215-218.
- FRANK (A. B.), 1885. — Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch unterirdische Pilze. *Ber. deut. Bot. Gesell.*, 3, 128-145.
- GARBAYE (J.), DELWAULLE (J. C.), DIANGANA (D.), 1988. — Growth response of eucalyptus to ectomycorrhizal inoculation in the Congo. *Forest Ecology and management*, 24, 151-157.
- HÖGBERG (P.), 1986. — Mycorrhizas and nitrogen-fixing root nodules in trees in east and south-central Africa. Dissertation, Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Forest Site Research, Umea (Sweden), Stencil n° 5.
- IVORY (M. H.), 1980. — Ectomycorrhizal fungi of lowland tropical pines in natural forests and exotic plantations. In : *Tropical Mycorrhiza Research*. P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 110-117.
- KAMIENSKI (F.), 1882. — Les organes végétatifs de *Monotropa hypopitys* L. *Mem. Soc. Nat. Sci. Nat. Math. Cherbourg*, 24, 5-40.
- KRUGNER (T. L.), 1982. — Associações micorrízicas em árvores florestais. *VII Seminário sobre atualidades e perspectivas florestais, 1-2 abril 1982. Curitiba, Parana*. Embrapa, Brasil. Documentos 2.



Plantation clonale d'eucalyptus hybrides de 6 ans au Congo.

Photo INRA.

LES PLANTATIONS FORESTIÈRES TROPICALES

Un champ d'application privilégié pour la mycorrhization contrôlée

par J. GARBAYE (1)

SUMMARY

TROPICAL PLANTATION FORESTS : A MOST PROBABLE FIELD OF APPLICATION FOR CONTROLLED MYCORRHIZATION

After reminding the reader what mycorrhizas and controlled mycorrhization are, the author stresses their importance for the success of plantation forests and more particularly in the tropics. The present knowledge on the mycorrhizal status of natural and man-made tropical forests is reviewed, and examples of growth increase resulting from mycorrhizal inoculation with pure fungal strains are given for pines and eucalypts. The case of other species and the problem of commercial inoculum are then discussed. Concluding remarks deal with the future of the technique in the tropics and stress the needs in research.

(1) INRA, Centre de Recherches Forestières de Nancy, Champenoux, 54280 Seichamps.

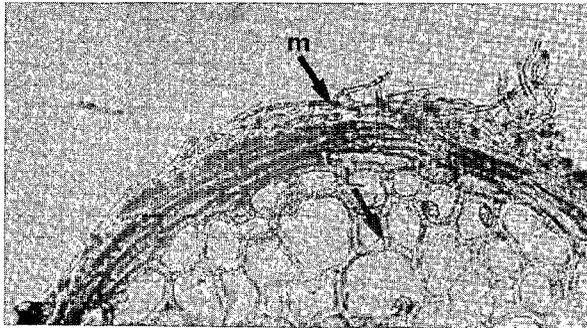


Photo INRA.

Coupe transversale d'une ectomycorhize : m : manteau fongique ; r : mycélium entre les cellules du parenchyme cortical.

fructifications émettant des spores en toutes saisons, ce qui accroît considérablement son pouvoir de dissémination. Cet effet de « contagion » a été particulièrement spectaculaire au Congo (DELWAULLE *et al.*, 1987), où 2 ans seulement après sa première introduction dans une unique plantation expérimentale, les jeunes plantations voisines étaient massivement infectées par *P. tinctorius* et présentaient une accélération de la croissance.

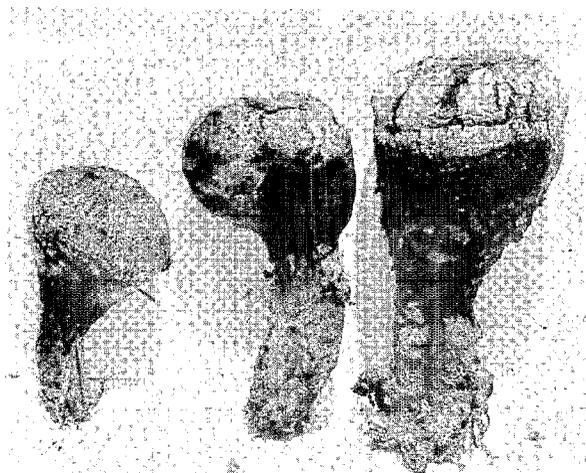


Photo C.T.F.T.

Carpophores du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius*. L'échantillon de gauche est coupé longitudinalement et mesure environ 8 cm de hauteur.

Depuis, dans la région de Pointe Noire, l'inoculation des pépinières de pins par des spores de *P. tinctorius*

EFFET DE L'INOCULATION DE *PINUS CARIBAEA* PAR *PISOLITHUS TINCTORIUS*

Exemple	Référence	Pays et types de station	Taux de reprise et gain de croissance occasionnés par l'inoculation par <i>P. tinctorius</i> (comparés au témoin inoculé par du sol de plantations locales de pin)
1	MOMOH et GBADEGESIN (1980)	Nigéria, savane avec longue saison sèche sur 6 sites différents (inoculation par mycélium)	a $\times 1$; $\times 1$ b $\times 1,1$; $\times 1,5$ hauteur à 30 mois c $\times 6,3$; $\times 1,9$ d $\times 9,5$; $\times 2,1$ e $\times 3,2$; $\times 2,8$ f $\times 2,3$; $\times 2,5$ hauteur à 20 mois
2	DELWAULLE, GARBAYE et OKOMBI (1982)	Congo, savane sur sol sableux avec courte saison sèche (inoculation par mycélium)	$\times 1$; $\times 1,5$ hauteur à 20 mois
3	KRUGNER (1982)	Brésil, savane sur sol pauvre et acide avec longue saison sèche : — non fertilisé : — fertilisation NPK : inoculation par mycélium	$\times 1,8$; $\times 1,6$ $\times 1$; $\times 2,4$ hauteur à 24 mois
4	MARX, HEDIN et TOE (1985)	Libéria, savane sur sol pauvre et acide avec courte saison sèche : — non fertilisé : — fertilisation NPK : inoculation par mycélium	$\times 1$; $\times 0,9$ $\times 1$; $\times 1$ hauteur à 36 mois
5	DELWAULLE, DIANGANA et GARBAYE (1987)	Congo, savane sur sol sableux avec courte saison sèche (inoculation par spores)	$\times 1$; $\times 1,2$ hauteur à 12 mois

- LAPEYRIE (F. F.) and CHILVERS (G. A.), 1985. — An ectomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in calcareous soil. *New Phytologist*, 100, 93-104.
- LE TACON (F.), JUNG (G.), MUGNIER (J.), MICHELOT (P.), MAUPERIN (C.), 1985. — Efficiency in a forest nursery of an ectomycorrhizal fungus inoculum produced in a fermentor and entrapped in polymeric gels. *Canadian Journal of Botany*, 63, 1664-1668.
- LE TACON (F.), GARBAYE (J.), 1986. — La maîtrise des associations mycorrhiziennes en pépinière forestière. *Rev. For. Française*, 38 (3), 249-257.
- LE TACON (F.), GARBAYE (J.), CARR (G.), 1987. — The use of mycorrhizas in temperate and tropical forests. *Symbiosis*, 3, 179-206.
- MALAJCZUK (N.), LINDERMAN (R. G.), KOUGH (J.) and TRAPPE (J. M.), 1981. — Presence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Eucalyptus* spp. and *Acacia* sp., and their absence in *Banksia* sp. after inoculation with *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist*, 87, 567-572.
- MALAJCZUK (N.), MOLINA (R.), TRAPPE (J. M.), 1982. — Ectomycorrhiza formation in *Eucalyptus*. I. Pure culture synthesis, host specificity and mycorrhizal compatibility with *Pinus radiata*. *New Phytologist*, 91, 467-482.
- MARTIN (B.), 1987. — Amélioration génétique des eucalyptus tropicaux ; contribution majeure à la foresterie clone. Thèse de l'Université de Paris XI.
- MARX (D. H.), 1977. — Tree host range and world distribution of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Microbiology*, 23, 217-223.
- MARX (D. H.), 1980. — Ectomycorrhizal fungus inoculations : a tool for improving forestation practices. In : *Tropical Mycorrhiza Research*, P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 13-71.
- MARX (D. H.), CORDELL (C. E.), KENNEY (D. S.), MEXAL (J. G.), ARTMAN (J. D.), RIFFLE (J. W.), MOLINA (R. J.), 1984. — Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on bare root tree seedlings. *Forest Science Monograph*, 25, 101 p.
- MARX (D. H.), HEDIN (A.), TOE IV (S. F. P.), 1985. — Field performance of *Pinus caribaea* var. *Hondurensis* seedlings with specific ectomycorrhizae and fertilizer after three years on a savanna site in Leberia. *Forest Ecology and Management*, 13, 1-25.
- MARX (D. H.), RUEHLE (J. L.), KENNEY (D. S.), CORDELL (C. E.), RIFFLE (J. W.), MOLINA (R. J.), PAWUK (W. H.), NAVRATIL (S.), TINUS (R. W.), GOODWIN (O. C.), 1982. — Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on container-grown tree seedlings. *Forest Science*, 28, 373-400.
- MAUL (S.), 1984. — Production of ectomycorrhizal fungus inoculum by Sylvan Spawn Laboratories. Proceedings of the 6th North' American Conference on Mycorrhizae, Bend (Oregon), p. 64-65.
- MAUPERIN (C.), MORTIER (F.), GARBAYE (J.), LE TACON (F.), CARR (G.), 1987. — Viability of an ectomycorrhizal inoculum produced in a liquid medium and entrapped in calcium alginate gels. *Canadian Journal of Botany*, in press.
- MIKOLA (P.), 1973. — Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. In : *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*. G. C. Marks and T. T. Kozlowski, eds. Academic Press, London, pp. 383-411.
- MOMOH (Z. O.) and GBADEGESIN (R. A.), 1980. — Field performance of *Pisolithus tinctorius* as a mycorrhizal fungus of pines in Nigeria. In : *Tropical Mycorrhiza Research*, P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 72-79.
- PAWSEY (R. G.), 1980. — A review of mycorrhizal inoculation practice in Malawi. In : *Tropical Mycorrhiza Research*, P. Mikola ed., Clarendon Press, Oxford, 13-71.
- PRYOR (L. D.), 1956. — Chlorosis and lack of vigour in seedlings of Renantherous species of *Eucalyptus* caused by lack of mycorrhiza. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 81, 91-96.
- PRYOR (L. D.), JOHNSON (L. A. S.), 1971. — *A classification of the Eucalyptus*. Australian National University Press, Canberra, 102 p.
- REDDELL (P.), BOWEN (G. D.), ROBSON (A. D.), 1986. — Nodulation of *Casuarinaceae* in relation to host species and soil properties. *Australian Journal of Botany*, 34, 435-444.
- REDHEAD (J. F.), 1980. — Mycorrhiza in natural tropical forests. In *Tropical Mycorrhiza Research*, P. Mikola, ed. Clarendon Press, Oxford.
- SINGH (S.) and KUMAR (A.), 1966. — Field survey of mycorrhiza in *Eucalyptus* and Pines. *Indian Forester*, 92, 517-520.
- TURNBULL (J. W.), PRYOR (L. D.), 1978. — Choice of species and seed sources. In : *Eucalyptus for wood production*. W. E. Hillis and A. G. Brown eds CSIRO, Canberra.
- UHLIG (S.), 1968. — A contribution to the mycorrhiza problem of eucalypts. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene*, Jena (Abt 2), 122, 271-274.
- VOZZO (J. A.), HACSKEYLO (E.), 1971. — Inoculation of *Pinus caribaea* with ectomycorrhizal fungi in Puerto Rico. *Forest. Sci.*, 17, 239-245.