

LA MAÎTRISE DE L'INOCULATION DES ARBRES AVEC LEURS SYMBIOSES RACINAIRES

Synthèse d'une sélection d'essais au champ en zone tropicale

par F. BRUNCK, J.-P. COLONNA*, Y. DOMMERGUES, M. DUCOUSSO**, A. GALIANA, Y. PRIN,
Y. ROEDERER***, B. SOUGOUFARA

SUMMARY

CONTROL OF INOCULATION OF TREES WITH THEIR ROOT SYMBIONTS Synthesis of a selection of field tests in the tropical zone

A fairly large number of field tests of inoculation with nitrogen-fixing and mycorrhizal symbionts have been established over the last decade by the C.T.F.T. in collaboration with ORSTOM, INRA and African national Institutes. The analysis of these tests has been carried out in the most typical situations, so as to find out the conditions which determine either the success or the failure of the inoculations.

In fourteen examples the following were studied: problems related to the quality of the inoculum (viability, preservation, compatibility...), the symbiotic characteristics of the host plant (specificity, nitrogen-fixing potential, ...), poor physical or chemical characteristics of soil, presence of antagonists, pathogens, ...).

One should bear in mind that :

- *the control of the inoculation of trees with their root symbionts can be enhanced indirectly by suppressing mineral deficiencies or soil acidity, removing pathogens and antagonists with sterilization and above all by selecting the host plant ;*
- *inoculation has its limits and can only be done under certain conditions which have been specified.*

Considerable improvements will be reached when using very specific strains with high potentials concomitantly with plant clones, selected for their symbiotic performance and their capacity to increase the tree adaptability to climate and soil conditions.

RESUMEN

CONOCIMIENTO DE LA INOCULACIÓN DE LOS ÁRBOLES CON SU SIMBIOSIS DE LAS RAÍCES Síntesis de una selección de ensayos en campo en zona tropical

Se ha llevado a cabo un número bastante importante de ensayos de inoculación en campo de simbioses fijadoras de nitrógeno y micorrizas, por parte del C.T.F.T., desde hace unos diez años, en asociación con los Institutos nacionales de África, el ORSTOM y el INRA. Se ha procedido al análisis de estos ensayos en sus situaciones más típicas, con objeto de determinar las condiciones que conducen al éxito o al fracaso de estas inoculaciones.

Por medio de catorce ejemplos, se han examinado los problemas relativos a la calidad del inoculum (viabilidad, conservación, compatibilidad, etc.), las características simbióticas de la planta huésped (especificidad, potencial fijador de nitrógeno, etc.), las propiedades del suelo (características físicas o químicas defectuosas, presencia de elementos antagonistas, de patógenos, etc.).

Cabe observar, fundamentalmente :

- *que la gestión de la inoculación de los árboles con sus simbioses racinarias se puede optimizar indirectamente por corrección de sus carencias minerales o de la acidez de los suelos, por eliminación de los patógenos y antagonistas por esterilización, pero también, fuertemente, por selección de la planta huésped ;*

● *que la inoculación tiene sus propios límites y que únicamente se puede practicar en ciertas condiciones. Tales condiciones se han definido con motivo de este estudio.*

Se podrán conseguir importantes progresos cuando se disponga, simultáneamente, de cepas perfectamente específicas y de elevadas potencialidades y de clones seleccionados por sus prestaciones simbióticas y por su aptitud para incrementar la adaptabilidad de los árboles a los imperativos edáficos y climáticos.

B.S.S.F.T. (C.T.F.T./ORSTOM).
* ORSTOM/Dakar.

** D.R.P.F.-ISRA-C.T.F.T./Dakar.
*** C.T.F.T.-CIRAD/O.N.F. (La Réunion).

Depuis une décennie, le C.T.F.T., en association avec l'INRA, l'ORSTOM et des Instituts nationaux d'Afrique francophone, a mis en place sur le terrain toute une série d'essais d'inoculation d'espèces forestières avec des rhizobiums ou des champignons mycorhiziens qui ont fait l'objet de rapports internes dont l'exploitation est souvent difficile.

Il ne saurait être question d'en faire une synthèse

1. CONDITIONS DE SUCCÈS OU CAUSES D'ÉCHEC DES INOCULATIONS

La réponse positive ou l'absence de réponse à l'inoculation peuvent dépendre soit de la qualité de l'inoculum lui-même, soit des caractéristiques symbiotiques de la plante ou des propriétés du sol, soit encore d'une ou plusieurs de ces composantes du système sol-plante-micro-organisme.

1.1. RHIZOBIUM

1.1.1. Qualité de l'inoculum

L'inoculation peut être vouée à l'échec pour les raisons suivantes :

- Les rhizobiums sont morts (par exemple : à la suite d'une exposition au soleil de l'inoculum).
- La souche de rhizobium n'est pas compatible avec la plante-hôte considérée. C'est ainsi qu'au Cameroun une tentative d'inoculation de *Leucaena leucocephala* avec une souche de *Bradyrhizobium* pour arachide (NC 92) s'est soldée par un échec alors qu'il aurait fallu utiliser une souche de *Rhizobium* spécifique (F. BRUNCK, 1984).
- La souche microbienne n'est pas compétitive, c'est-à-dire incapable de s'imposer auprès des autres composants de la microflore.

1.1.2. Caractéristiques symbiotiques de la plante

□ Spécificité

On peut schématiquement distinguer deux groupes de plante :

- Les plantes « spécifiques » qui s'associent avec une souche ou un nombre limité de souches de micro-organismes symbiotiques. Exemple : *Leucaena leucocephala* qui s'associe avec les rhizobiums spécifiques appartenant au genre *Rhizobium*. Autre exemple de plantes spécifiques : *Sesbania rostrata*, *Prosopis juliflora*, *Acacia mangium*.
- Les plantes « non spécifiques » (en anglais : promiscuous) qui s'associent avec de très nombreuses souches. Exemple : *Acacia crassicaarpa* ; cette non-spécificité expli-

globale en raison du grand nombre d'essais effectués mais il s'agit ici d'analyser des situations typiques, conduisant au succès ou à l'insuccès, afin d'en déceler les causes et de formuler enfin des recommandations. Ces dernières devraient permettre au forestier de décider, dans chacune des situations où il se trouve, s'il doit recourir aux techniques d'inoculation et, dans l'affirmative, de préciser les précautions à prendre pour en assurer le plein succès ou bien s'il est inutile de procéder à ces inoculations.

que que cet arbre nodule bien et abondamment dans la plupart des sols sauf, bien entendu, intervention de facteurs limitants, notamment de facteurs édaphiques.

En fait, il existe un gradient dans la spécificité ; en d'autres termes, il y a toute une série de cas intermédiaires entre ces extrêmes. C'est ainsi qu'*Acacia auriculiformis* ou *A. mearnsii* occupent une place intermédiaire entre *A. mangium* et *A. crassicaarpa*.

□ Potentiel fixateur d'azote

Ce potentiel — corrélé positivement avec le poids ou le volume (et non le nombre) de nodules, à condition, bien entendu, que les rhizobiums soient effectifs (fixateurs d'azote) — est très variable.

Certaines plantes — telles que *Gliricidia sepium*, *Erythrina sp.*, *Albizia lebeck*, *Acacia mearnsii*, *Inga jinicuil* — nodulent abondamment donc fixent activement N_2 lorsque les conditions environnementales sont favorables ; au contraire, d'autres — telles que *Faidherbia albida* ou *A. nilotica* — sont beaucoup moins nodulées et probablement fixent N_2 beaucoup moins activement que les espèces à forte nodulation.

La réponse des arbres à l'inoculation avec les rhizobiums est fonction de la spécificité de l'arbre et de son potentiel fixateur de N_2 . Plus la plante est spécifique et son potentiel fixateur de N_2 élevé, plus la réponse à l'inoculation est marquée.

1.1.3. Propriétés du sol

De nombreuses caractéristiques édaphiques peuvent jouer le rôle de facteurs limitants. Ce sont, en particulier, les suivantes :

- acidité ou alcalinité excessives ;
- une ou plusieurs déficiences en éléments ou oligo-éléments ;
- excès d'azote combiné ;
- propriétés physiques défectueuses (par exemple : engorgement ou aridité) ;
- toxicité (par exemple : salinité, toxicité manganique, toxicité aluminique) ;

- présence de rhizobiums natifs compétitifs ;
- présence dans le sol de micro-organismes antagonistes des rhizobiums ;
- présence dans le sol de micro-organismes pathogènes des racines (champignons, nématodes notamment).



Photo Ducousso.

Ci-dessus nodules d'*Acacia mangium*.

Ci-contre nodule de *Allocauarina verticillata* obtenu 45 jours après inoculation avec la souche de *Frankia* CFN 022901 (syn. : Dec.) Grossissement $\times 4$.

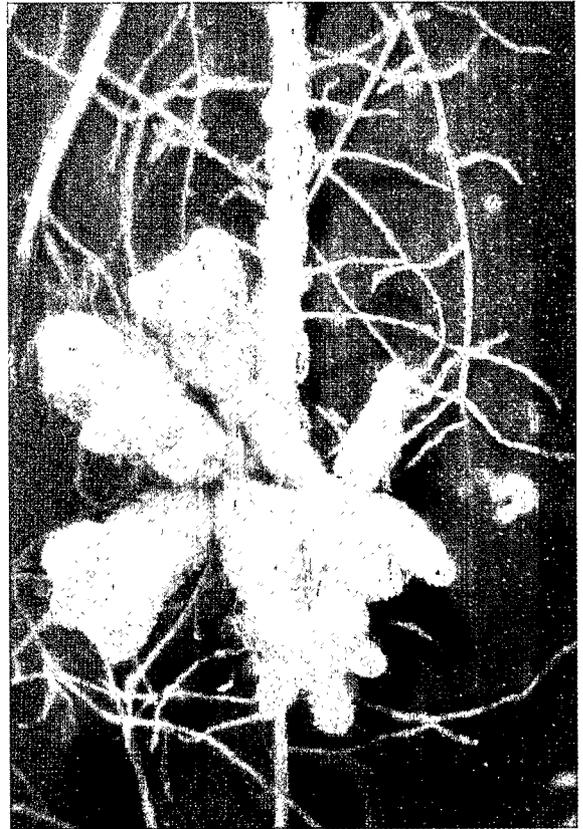


Photo Duhoux.

1.2. CAS DES *FRANKIA*

1.2.1. Qualité de l'inoculum

Compte tenu du fait que les *Frankia* produisent des structures de résistance en culture, la conservation des inoculums est bien meilleure que dans le cas des rhizobiums. Une technique d'estimation de la viabilité (ainsi que de la biomasse) des inoculums à *Frankia* a été récemment mise au point au B.S.S.F.T. (PRIN et al., 1989).

En revanche, le problème de compatibilité se pose. C'est ainsi qu'à l'intérieur de la famille des Casuarinacées, on peut schématiquement distinguer trois groupes de souches (H. G. DIEM, communication personnelle) :

□ **Le groupe 1 — groupe des *Frankia* à spectre d'hôte large** : c'est le cas de certaines souches isolées, respectivement d'*Allocauarina lehmanniana* et *Casuarina cunningghamiana* et nodulant certaines espèces appartenant au genre *Casuarina sensu stricto*, au genre *Allocauarina*, une espèce appartenant au genre *Gymnostoma* (*G. papuanum*) et une espèce appartenant au genre *Myrica* (*M. gale*) : ZHANG et TORREY, 1985 ; TORREY et RACETTE, 1989.

□ **Le groupe 2 — groupe des *Frankia* à spectre restreint** : c'est le cas de la souche ORS 021001 (syn. : Cj.

1.82) isolée de *Casuarina junghuhniana* nodulant uniquement les espèces appartenant au genre *Casuarina sensu stricto* : SOUGOUFARA, 1983 ; DIEM et al., 1983.

□ **Le groupe 3 — le groupe des *Frankia* à spectre atypique** : c'est le cas de certaines souches isolées respectivement de *Casuarina cunningghamiana* et *Casuarina equisetifolia* ne nodulant pas leur hôte d'origine, mais nodulant certaines espèces appartenant à l'ordre des Rhamnales (*Hippophae*, *Elaeagnus*, *Colletia*) : DIEM et al., 1982 ; ZHANG et al., 1984.

Il existe des différences d'effectivité (aptitude à fixer N_2) très nettes entre les souches, la souche ORS 021001 déjà citée plus haut étant actuellement la meilleure souche connue pour *Casuarina equisetifolia* (SOUGOUFARA, 1990).

1.2.2. Caractéristiques symbiotiques de la plante

● Spécificité

Dans l'état actuel de nos connaissances, les plantes actinorhiziennes semblent être très spécifiques. Mais il existe des exceptions : c'est ainsi que les *Gymnostoma* seraient peu spécifiques.

● Potentiel fixateur d'azote

Comme chez les légumineuses, il est variable. Très élevé chez certaines espèces (par exemple : *Casuarina glauca*, *C. equisetifolia*), il est beaucoup plus modeste chez d'autres (par exemple : *C. littoralis*).

1.2.3. Intervention des facteurs limitants liés au sol

Ce sont les mêmes que pour les légumineuses.

1.3. CAS DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS

1.3.1. Qualité de l'inoculum

Les inoculums préparés à partir de spores (exemple : spores de *Pisolithus tinctorius*) se conservent beaucoup mieux que les inoculums constitués par des hyphes.

Mais il n'en est pas de même pour tous les champignons ectomycorhiziens.

1.3.2. Caractéristiques symbiotiques des plantes-hôtes

Il existe une spécificité certaine puisque seulement 3 % environ des phanérogames peuvent former des ectomycorhizes (MEYER, 1961, LE TACON et al., 1980). Ces espèces appartiennent aux familles suivantes de Gymnospermes : Pinacées, Cupressacées et d'Angiospermes : Salicacées, Bétulacées, Fagacées, Juglandacées, Ulmacees, Diptérocarpacées, Rosacées, Légumineuses, Sapindacées, Acéracées, Tiliacées, Myrtacées, Ericacées.

Mais, dans chaque famille, il peut exister de grandes variations à l'aptitude à former des ectomycorhizes. En ce qui concerne les espèces tropicales on connaît l'existence de mycorhizes chez les genres suivants : *Azalia* spp. (Césalpiniacées), *Shorea* spp. (Diptérocarpacées), *Eucalyptus* spp., *Syzygium* (Myrtacées), *Quercus* (Fagacées), *Pinus* (Pinacées), *Upaca* spp. (Euphorbiacées), (LE TACON et al., 1989). Chez les Casuarinacées, les *Allocasuarina* forment des ectomycorhizes beaucoup plus facilement que les *Casuarina*.

Cette liste est loin d'être exhaustive car nos connaissances sur les symbioses ectomycorhiziennes tropicales sont encore très limitées.

La dépendance (ou mycotrophie) de certaines espèces vis-à-vis des champignons ectomycorhiziens est parfois très marquée (exemple : *Pinus*), la symbiose étant quasiment obligatoire. Cette dépendance est beaucoup plus lâche chez d'autres espèces (exemple : *Allocasuarina*).

1.3.3. Propriétés du sol

Les principaux facteurs limitants sont les suivants :

- Alcalinité excessive.
- Grave déficience en certains oligo-éléments, éléments majeurs (P, K, ...).
- Propriétés physiques défectueuses (engorgement).
- Toxicité (Al, Mn, salinité).
- Présence de champignons ectomycorhiziens compétitifs.
- Présence de micro-organismes antagonistes des champignons ectomycorhiziens (exemple : actinomycètes).
- Présence de micro-organismes pathogènes des racines : champignons, nématodes.

1.4. CHAMPIGNONS ENDOMYCORHIZIENS (VAM)

1.4.1. Qualité de l'inoculum

Sauf exception, les échecs de l'inoculation ne peuvent être attribués à l'inoculum lui-même car :

- Les inoculums se conservent bien en raison de l'existence de structures de résistance (spores).
- Les souches de VAM sont compatibles avec la plupart des arbres.

1.4.2. Caractéristiques symbiotiques de la plante

● Spécificité

Il n'y a pas de spécificité : en d'autres termes presque toutes les plantes (sauf quelques familles dont les Crucifères, Chénopodiacées, Caryophyllacées, Cypéracées, Polygonacées) peuvent former des endomycorhizes.

● Mycotrophie

En revanche, il y a des variations importantes dans l'aptitude des plantes à former d'abondantes endomycorhizes.

C'est ainsi que *Cassia siamea* ou *Azadirachta indica* sont très mycotrophes, alors que *Leucaena leucocephala* forme très peu d'endomycorhizes (ce qui explique probablement que *Leucaena leucocephala* exige des sols plus fertiles que *Cassia siamea*).

Nos connaissances sur la mycotrophie des arbres sont encore rudimentaires.

1.4.3. Propriétés des sols

Le facteur édaphique limitant rencontré le plus fréquemment est la présence dans le sol de champignons VAM natifs qui, en général, entrent en compétition avec l'inoculum. Les autres facteurs limitants sont identiques à ceux énumérés pour les champignons ectomycorhiziens.

2. ANALYSE D'ESSAIS ILLUSTRANT DIFFÉRENTES SITUATIONS

Cette analyse concerne les essais d'inoculation effectués avec les quatre principaux groupes de micro-organismes symbiotiques de racines : *Rhizobium*, *Frankia*, champignons ectomycorhiziens et endomycorhiziens.

On examinera ici uniquement les essais effectués en pépinière ou au champ, éliminant les expérimentations conduites en vase de végétation qui font l'objet d'une vaste littérature sans grand intérêt d'ailleurs, sur le plan des applications. Il a paru commode de numéroter chaque essai cité en exemple.

2.1. RHIZOBIUM

2.1.1. Effet positif de l'inoculation avec rhizobium

Exemple 1 : inoculation d'*Acacia mangium*
Anguededou (Côte-d'Ivoire)
MALLET-GNAHOVA, 1989

Matériel végétal. On a utilisé quatre provenances d'*Acacia mangium* :

- Piru Ceram (Indonésie) Réf. C.T.F.T. 86/6666N.
- Rex Range (Australie) Réf. C.T.F.T. 83/4136N.
- Oriono (Papouasie-Nlle-Guinée) Réf. C.T.F.T. 84/4609N.
- San Pedro (Côte-d'Ivoire) Réf. C.T.F.T. C.I.

Les résultats donnés ci-dessous correspondent à la moyenne de ces quatre provenances.

Sol : sable tertiaire, sablo argileux, pauvre en N, pH eau = 4,2.

Inoculation sous forme d'inoculum polymérique (DIEM *et al.*, 1989). On a comparé quatre souches de *Bradyrhizobium*, mais seuls les résultats correspondant à la souche la plus effective (Aust 13c) figurent au tableau I. L'effectivité de la souche Aust 13c déterminée *in vitro* avait été confirmée en pépinière.

Autres traitements

En dehors du facteur « inoculation », on a étudié le facteur « stérilisation partielle du sol » en pépinière, obtenue par application de métam-sodium.

TABLEAU I

**Effet de l'inoculation avec *Bradyrhizobium* Aust 13c
et/ou de la stérilisation du sol sur la hauteur
d'*Acacia mangium*
(moyenne de quatre provenances)
à la station d'Anguededou (Côte-d'Ivoire)
GALIANA, 1990**

Traitement des plants en pépinière			Hauteur (cm) des plants après transplantation	
N°	Stérili- sation du sol	Inocula- tion	2 mois	6 mois
1	0	0	23a	171a
2	+	0	29b	187b
3	+	+	46c (+ 58 %)	216c (+ 16 %)

Entre parenthèses, le pourcentage d'augmentation par rapport au traitement 2.

Les plants ont été transplantés de la pépinière au champ lorsqu'il étaient âgés de 3 mois.

Résultats (tableau I)

L'inoculation améliore significativement la croissance en hauteur mais cet effet, marqué 2 mois après la transplantation (+ 58 %), décroît avec le temps puisqu'il est seulement de + 16 % 6 mois après la plantation (traitement 2, traitement 3).

Sur ce tableau, on observe une très légère amélioration de la croissance qui résulte de la stérilisation du sol en pépinière (traitement 1, traitement 2).

Interprétation

Le succès de l'inoculation s'explique par la bonne qualité de l'inoculum et aussi par les caractéristiques symbiotiques d'*Acacia mangium*, espèce à la fois spécifique et à potentiel fixateur d'azote élevé. La réponse observée aurait été plus marquée si l'on avait mesuré d'autres paramètres que la hauteur.

La diminution de l'effet de l'inoculation au 6^e mois s'explique probablement par le fait que des souches de rhizobiums natifs peu efficaces ont colonisé le système racinaire au fur et à mesure de son développement. Dans l'état actuel de la technologie de l'inoculation avec rhizobium, il n'y a pas de remède à cette tendance.

L'effet favorable de la stérilisation pourrait s'expliquer :

- par l'élimination de micro-organismes sub-pathogènes et/ou,
- par l'élimination de rhizobiums natifs compétitifs.

Exemple 2 : inoculation d'*Acacia mangium* (Iles Cook)
MUZY, 1989 ; GALIANA, 1990

Matériel végétal: *Acacia mangium*, provenance Lannercost-Queensland (lot C.T.F.T. n° 87/7283N).

Sol: cet essai a porté sur deux types de sol argilo-limoneux :

- Sol de Turoa sous forêt naturelle (pH = 6,3).
- Sol de lande à fougères (pH = 5,3). Le sol de pépinière n'a pas été stérilisé.

Inoculation: quinze jours après le repiquage, l'introduction de la souche *Bradyrhizobium* Aust 11c a été effectuée avec l'inoculum polymérique (alginate). Pour chaque plante, on a apporté 10 ml de la suspension d'inoculum resolubilisé dans le tampon phosphate, soit 10^8 bactéries par plante.

Résultats (tableau II)

- L'effet de l'inoculation est nettement plus marqué dans le sol « Hospital Hill » que dans le sol Turoa.
- L'effet de l'inoculation est plus marqué en pépinière qu'après transplantation au champ mais il reste encore important au 11^e mois.

- La variable « hauteur » est beaucoup moins sensible au traitement que la variable « poids des parties aériennes ».

● La « survie des plants après transplantation a été de 100 % dans le sol « Turoa » » quel que soit le traitement. Dans le sol « Hospital Hill » l'inoculation a eu un effet nettement bénéfique sur la survie (mortalité 0 % au lieu de 12 %).

Interprétation

Il est clair que le paramètre « poids des parties aériennes » est beaucoup plus sensible que le paramètre « hauteur ». Il en est de même pour le paramètre « mortalité » dans le sol le plus dégradé que constitue la lande à fougères d'Hospital Hill.

Il est intéressant de souligner que c'est également sur sol le plus dégradé que l'effet *relatif* de l'inoculation est le plus marqué.

Comme dans le cas de l'essai 1, l'effet de l'inoculation très élevé sur la plante jeune (6^e mois de pépinière) a tendance à diminuer 11 mois après la transplantation.

Exemple 3 : inoculation d'*Acacia mangium* (Bénin)
MESSANT, 1989 ; GALIANA, 1990

Cet essai a été conduit en pépinière à Seme, Bénin.

Matériel végétal: *Acacia mangium*, provenance Rex Range-Queensland (lot C.T.F.T. n° 84/3419N).

TABLEAU II

Effet de l'inoculation avec *Bradyrhizobium* Aust 11c sur la hauteur et la nodulation en pépinière (sol non stérile) et sur la hauteur et mortalité au champ d'*Acacia mangium* dans deux stations des Iles Cook
GALIANA, 1990

Station et pH du sol	Inoculation en pépinière	Au bout de 6 mois en pépinière			11 mois après transplantation au champ	
		Hauteur (cm)	Parties aériennes (g sec/plante)	Nodules (mg sec/plante)	Hauteur (cm)	Mortalité (%)
Turoa (pH = 6,3)	0	15,1a	0,92a	1,28a	170a	0
	+	23,0b (+ 52 %)	2,61b (+ 184 %)	2,36b (+ 84 %)	231b (+ 35 %)	0
Hospital Hill (pH = 5,3)	0	12,6a	1,29a	1,60a	86a	12
	+	35,4b (+ 180 %)	8,45b (+ 654 %)	3,48b (+ 117 %)	155b (+ 80 %)	0

Entre parenthèses, le pourcentage d'augmentation par rapport au témoin.
Au champ on a apporté 150 g d'engrais PK (4-23) dans chaque trou de plantation.



Photos Cherrier.

*Inoculation d'Acacia mangium aux Iles Cook, Hospital Hill.
Plants âgés de 10 mois.*

Sol: sol du cordon littoral formé de sédiments marins récents (sables grossiers), acide [pH (eau) = 5,9; pH (KCl) = 4,3] pauvre en P et N. On a choisi pour l'expérimentation un sol ne renfermant pratiquement pas de souches natives infectives. On a apporté 3 g par plant d'un engrais tertiaire : P₂O₅, K₂O, MgO (12-18-3).

Inoculation: l'inoculum polymérique (alginat) a été apporté à une dose correspondant à 10⁸ bactéries par plant.

L'expérience de type factoriel a porté sur l'inoculation et la stérilisation du sol. Sept souches de *Bradyrhizobium* ont été testées. Mais seuls ont été présentés sur le tableau III les résultats concernant la souche Aust 13c qui, comme dans les autres sites, est apparue comme la plus efficiente.

L'effet de l'inoculation a été plus marqué sur le poids sec des plantes que sur la hauteur. La stérilisation a eu un effet négatif mais relativement modeste contrairement aux résultats obtenus en Côte-d'Ivoire.

Interprétation: les raisons du succès de l'inoculation sont identiques à celles exposées à propos de l'essai 1. En outre, il y a lieu de noter que les expérimentateurs avaient pris soin de choisir un sol pratiquement dépourvu de souches natives infectives.

Exemple 4 : inoculation d'*Acacia ampliceps*
Bel Air, Dakar (Sénégal)
DUCOUSSO, 1987

Matériel végétal: *Acacia ampliceps*, provenance Spice Creek, Northern Territory (Australie Réf. C.T.F.T. 85/4850N).

Sol de Bel Air non stérilisé: sable = 93 %, C = 0,3 % ; P assimilable (Olsen) = 30 ppm ; pH (eau) = 7,0.

Inoculation: par application à chaque plante de 2 ml d'une culture de la souche de *Rhizobium* AE 3221 renfermant 10⁹ bactéries par ml.

Résultats (tableau IV): l'inoculation améliore significativement la croissance d'*Acacia ampliceps* en pépinière.

Interprétation: il faut noter que le poids frais des nodules est considérable pour des plants âgés de 3 mois seulement, ce qui suggère qu'*Acacia ampliceps* a un potentiel fixateur de N₂ élevé.

L'effet de l'inoculation est très net. Il est plus marqué lorsque le paramètre utilisé est le poids sec ou le diamètre au collet (ce qui revient pratiquement au même) plutôt que la hauteur.

TABLEAU III

Effet de deux facteurs : inoculation avec *Bradyrhizobium* Aust 13 c et stérilisation sur la croissance et la nodulation d'*Acacia mangium* en pépinière à Seme (Bénin) — Mesures effectuées à 3 mois
GALIANA, 1990

		Hauteur des plantes (cm)	Poids sec des parties aériennes (g/plante)	Poids sec des nodules (mg/plant)
FACTEUR	0	8,1a	0,278a	42a
INOCULATION	+	11,4b (+ 40 %)	0,621b (+ 123 %)	79b
FACTEUR	0	9,2	0,362b	59b
STÉRILISATION	+	8,7 (- 6 %)	0,310a (- 17 %)	51a

Entre parenthèses, le pourcentage d'augmentation par rapport au témoin.

TABLEAU IV

Effet de l'inoculation avec *Rhizobium* AE 3221 sur la croissance et la nodulation d'*Acacia ampliceps* en pépinière à Bel Air (Sénégal) — Mesures effectuées à l'âge de 3 mois
DUCOUSSO, 1987

Inoculation	Hauteur (cm)	Poids frais des parties aériennes (g/plante)	Diamètre au collet (mm)	Poids frais des nodules
0	37,4a	12,5a	2,6a	0,17a
+	59,0b (+ 58 %)	23,5b (+ 88 %)	4,5b (73 %)	0,19a

Exemple 5 : inoculation d'*Acacia senegal* en sol non stérilisé en présence ou non d'un apport phosphoré Dakar (Sénégal)
COLONNA, DUCOUSSO et BADJI, 1990

Sol : de type Dior dégradé, non stérilisé, provenant de la localité de Kebemer : sable = 94,3 % ; limon = 2,4 % ; argile = 3,3 % ; pH = 4,2 ; N total = 170 ppm ; P total = 18 ppm ; P assimilable Olsen = 11 ppm.

Inoculation : application à chaque plant, 2 jours après la mise en germination, de 2 ml d'une culture de la souche ORS 1007 de *Rhizobium* renfermant 10^9 bactéries par ml.

Résultats : cf. tableau V.

Interprétation

- Le sol considéré est pauvre en P. En l'absence de toute inoculation, la plante, sur ce sol non stérilisé, reçoit l'aide des micro-organismes rhizobiens et endomycorhiziens « autochtones » présents naturellement dans ce sol (ligne 1).

- L'inoculation rhizobienne par la souche ORS 1007 va provoquer, par rapport à ce système, une augmentation de 300 % de la masse de nodosités, de 145 % de la croissance, mesurée par la biomasse aérienne, et de 156 % de la minéralomasse azotée. L'inoculation a un effet significativement positif.

- Un apport de P (30 ppm/pl) conjoint à cette inoculation rhizobienne fait passer ces valeurs respectivement à 577 %, 263 % et 329 %. Les potentialités de la symbiose fixatrice d'azote pourront mieux s'exprimer lorsque la déficience en P sera élevée.

- Ces résultats, partie des résultats de l'expérimentation citée, montrent certes l'effet positif de l'inoculation avec *Rhizobium* mais soulignent aussi que cet effet peut être limité par une déficience minérale du sol ; il convient de lever cette éventuelle déficience.

2.1.2. Absence d'effet ou effet peu significatif de l'inoculation avec *Rhizobium*

Exemple 6 : inoculation d'*Acacia holosericea* avec *Rhizobium*
Sangalkam (Sénégal)
JACQUES, 1986

Matériel végétal : *Acacia holosericea*.

Sol : relativement argileux pour la région : argile = 19 % ; P assimilable (Olsen) 7 ppm ; pH (eau) = 6,3 ; pH (KCl) = 5,4.

Traitements

- Le traitement 1 (sol non stérilisé, non inoculé) à la technique traditionnelle utilisée dans beaucoup de pépinières.

- Dans les trois autres traitements, le sol servant à remplir les containers a été traité au bromure de méthyle. Dans le cas du traitement 2, on a effectué aucune inoculation ; dans le cas des traitements 3 et 4 on a inoculé chacun des plants en apportant 10 ml d'une suspension de *Bradyrhizobium* ORS 841 (10^8 bactéries par ml). Dans le cas du traitement 4, on a en outre apporté 25 ml d'inoculum d'un champignon endomycorhizien VAM, *Glomus mosseae*.

Résultats (tableau VI)

On observe un effet marqué de la stérilisation du sol de pépinière sur le taux de survie. L'inoculation avec *Rhizobium* a été sans effet. L'inoculation double avec *Rhizobium* et le champignon VAM a eu un effet peu marqué et fugace.

TABLEAU V

Effets positifs accrus par un apport phosphoré en sol non stérilisé de l'inoculation d'*Acacia senegal* par *Rhizobium* (ORS 1007)

Extrait de COLONNA, DUCOUSSO et BADJI, 1990

Traitements			Paramètres mesurés (mg/plante)		
Ligne	Inoculation	Apport phosphoré	Poids sec des nodosités	Biomasse aérienne	Azote total
1	0	0	67	1.714	41
2	+	0	268	4.194	105
3	+	30 ppm	454	6.226	176
P.P.D.S.*			186	2.173	62**

* Plus petite différence au seuil de 5 %.

** Valeur approximative.

TABLEAU VI

Effet de la stérilisation du sol et de l'inoculation avec rhizobium seul ou avec champignon endomycorhizien en pépinière sur la croissance et le taux de survie après transplantation d'*Acacia holosericea* à la station de Sangalkam (Sénégal)
D. JACQUES, 1986

Traitement des plants en pépinière			Hauteur des plants (cm) après transplantation				Taux de survie (%) après transplantation			
N°	Stérilisation sols	Inoculation	06.83	12.83	12.84	06.85	06.83	12.83	12.84	06.85
1	0	0	31	109	240	241	38	37	36	35
2	+	0	38	120	243	240	90	90	90	90
3	+	Rhizobium	38	117	243	246	75	72	72	71
4	+	Rhizobium + VAM	45	133	249	249	85	84	83	83

Date de la plantation 07.82 : les plants étaient alors âgés de 10 mois 1/2.

Interprétation : l'absence d'effet de l'inoculation peut s'expliquer par le caractère non spécifique d'*Acacia holosericea* qui s'associe avec les souches de *Bradyrhizobium* natives et par le fait que les populations natives de champignons VAM sont assez nombreuses (le sol a été maintenu en jachère herbacée, ce qui facilite la survie et éventuellement la multiplication des champignons VAM).

Exemple 7 : inoculation de *Faidherbia albida*, *Acacia tortilis*, *Acacia nilotica*, *Acacia senegal* et *Prosopis juliflora* avec *Rhizobium* à Thiéna (Sénégal)
CAZET, 1989

Matériel végétal

- *Faidherbia albida* : lot 84/1043 provenance Keur Mactar
- *Acacia tortilis* : lot 84/1073 provenance Bandia
- *Acacia nilotica* : lot 84/1146 provenance Mbiddi
- *Acacia senegal* : lot 84/1013 provenance Mbiddi
- *Prosopis juliflora* : lot 84/1141 provenance Bandia

Sol : très sableux : argile = 3-5 % ; pauvre en C = 0,2 % ; N = 0,02 % ; P assimilable (Olsen) = 30 ppm ; pH eau = 5,4 ; pH (KCl) = 4,8.

Inoculation avec rhizobium : effectuée en versant dans les containers en pépinière 2 ml d'un inoculum liquide renfermant 10⁹ rhizobium par ml 6 à 10 jours après la levée.

Résultats (figure 1, p. 34) : l'effet de l'inoculation est nul ou faible même lorsqu'il a été significatif comme dans le cas de *Prosopis juliflora* (+ 15 % sur les hauteurs, + 29 % sur le diamètre à 30 mois).

Interprétation : l'absence de réponse de *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia nilotica* et *Acacia senegal* s'explique par la faible spécificité de ces espèces qui rencontrent dans le sol les souches de rhizobium compétentes. La réponse (bien que faible) de *Prosopis juliflora* s'explique par la spécificité relativement marquée de cette espèce.

Exemple 8 : inoculation d'*Acacia senegal* en sol stérilisé en présence ou non d'un apport phosphaté
Dakar (Sénégal)
COLONNA, DUCOUSSO et BADJI, 1990

Sol : de type Dior dégradé, stérilisé par autoclavage à 120 °C durant une heure, de même origine et de mêmes caractéristiques que dans l'exemple 5.

Inoculation : comme dans l'exemple 5.

Résultats : cf. tableau VII, p. 34.

Interprétation

● Sur ce sol pauvre en P, après stérilisation, en absence donc au départ de la flore microbienne « autochtone », la plante pousse très mal (ligne 1), moins bien que sur le même sol non stérilisé (tableau V, ligne 1) ; elle forme peu de nodosités et prélève ou fixe peu d'azote.

● L'inoculation par ORS 1007, en l'absence de la flore microbienne « autochtone » du sol, n'amène qu'un accroissement non significatif des paramètres mesurés : 218 % pour la masse de matière sèche des nodosités (nodulation), 40 % pour la biomasse aérienne (croissance) et 52 % pour la minéralomasse azotée (absorption et fixation).

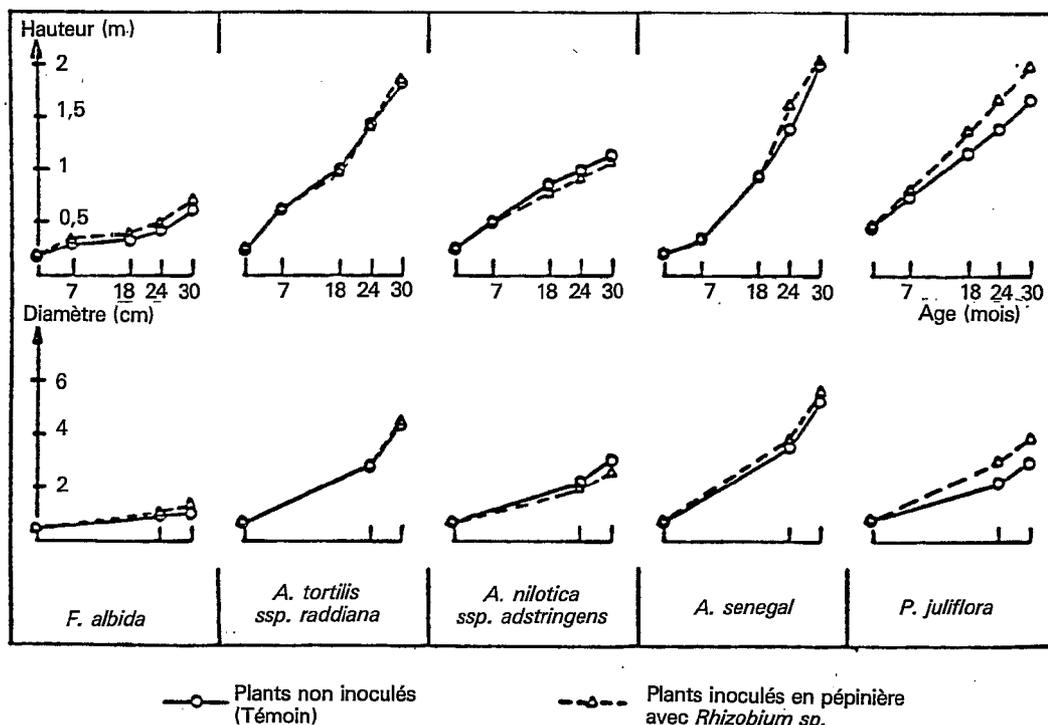


FIG. 1. — Courbes de croissance en hauteur et diamètre de 5 espèces mises en place à Thiénaba (Sénégal) en 1985 (moyennes calculées sur 144 arbres).

● L'apport de P (30 ppm/plant) conjoint à cette inoculation, en levant la déficience dans cet élément, remédie à cette situation (tableau VII, ligne 3) : la nodulation s'accroît de 4.418 %, la croissance de 511 % et l'azote total de 739 %.

● Ces résultats, partie des résultats de l'expérimentation citée, montrent que sur sol très pauvre, stérilisé au préalable et donc privé, entre autres, de toute endomy-

corhize, la seule inoculation rhizobienne ne suffit pas à améliorer la croissance. L'absence de P limite fortement la nodulation, la fixation azotée et la croissance. La présence d'endomycorhizes « naturelles » (exemple 5) non détruites par la stérilisation pallie partiellement cette déficience (tableau V, ligne 1) ; celle-ci n'est toutefois levée que par l'apport de phosphore ; celui-ci permet à la symbiose de mieux se réaliser et s'exprimer.

TABLEAU VII
Faibles effets rendus significatifs par un apport phosphoré de l'inoculation d'*Acacia senegal* par *Rhizobium* QRS 1007 en sol stérilisé
Extrait de COLONNA, DUCOUSSO et BADJI, 1990

Traitements			Paramètres mesurés (mg/plante)		
Ligne	Inoculation	Apport phosphoré	Poids sec des nodosités	Biomasse aérienne	Azote total
1	0	0	11	1.173	23
2	+	0	35	1.647	35
			(+ 218 %)	(+ 40 %)	(+ 52 %)
3	+	30 ppm	497	7.171	193
			(+ 4.418 %)	(+ 511 %)	(+ 739 %)
...					
P.P.D.S.			186	2.173	62*

* Valeur approximative.

2.2. FRANKIA

2.2.1. Effet positif de l'inoculation avec *Frankia*

Dans la plupart des cas, les essais au champ ont jusqu'à présent été tous positifs. A titre d'exemple, nous donnons ci-dessous les résultats de deux essais, l'un concernant *Casuarina equisetifolia*, l'autre sur des aulnes tropicaux.

Exemple 9 : inoculation des *Casuarina equisetifolia* Notto (Sénégal)
SOUGOUFARA et al., 1989

Matériel végétal : *Casuarina equisetifolia*, provenance Dakar Hann.

Sol de la plantation : argile = 1,5-2,5 % ; N = 0,05-0,12 % ; P assimilable (Olsen) = 13-61 ppm ; pH = 5,1-6,0. Le sol a été stérilisé en pépinière mais, bien entendu, au champ il n'y a pas eu de stérilisation.

Traitements : deux traitements ont été appliqués :

- Inoculation en pépinière avec un inoculum polymérique de *Frankia* (billes d'alginate séchées) stocké pendant 2 ans ; on a apporté l'équivalent de 50 mg d'inoculum polymérique sec par plante.

Résultats (tableau VIII) : excepté pour la hauteur, la réponse de *Casuarina equisetifolia* à l'inoculation a été significative ou très significative ; elle est restée significative à la 2^e et 3^e année.

Interprétation : la réponse positive à l'inoculation s'explique :

- par l'absence de *Frankia* dans le sol (les témoins ne sont pas nodulés),
- par l'excellente qualité de l'inoculum (bien conservé malgré un stockage de 2 ans) et l'excellente efficacité de la souche utilisée.

L'absence d'effet sur la croissance en hauteur ne doit pas surprendre : on a souvent observé que ce paramètre était moins sensible au traitement (particulièrement l'inoculation) que les autres paramètres tels que biomasse ou diamètre au collet.

Exemple 10 : inoculation de trois espèces d'aulnes Bujumbura (Burundi)
ISABU, 1988

Sol : non stérile.

Traitement : deux traitements ont été comparés : témoin et inoculation avec la souche ArI3 appliquée sous forme d'inoculum polymérique (DIEM et al., 1989).

TABLEAU VIII

Effet de l'inoculation avec la souche *Frankia* ORS 021001 (inoculum polymérique) sur les hauteurs et la biomasse exprimée en poids sec ou N total des rameaux photosynthétiques, des branches (y compris le tronc), des racines et des nodules de *Casuarina equisetifolia* 1, 2 et 3 ans après la transplantation au champ à Notto (Sénégal)
SOUGOUFARA et al., 1989

Inoculation	Hauteur (cm)	Poids sec (g/arbre)				N total (g/arbre)				
		branches et tronc	rameaux photo-synthétiques	racines	nodules	branches et tronc	rameaux photo-synthétiques	racines	nodules	
Juillet 1985 (1 an après transplantation)										
0	151	163	89	266	0	0,63	1,46	1,24	0	
+	182	324	119	309	2,55	1,99	2,17	1,60	0,04	
	*	**	**	*		**	**	*		
Juillet 1986 (2 ans après transplantation)										
0	291	890	628	507	0	5,64	9,03	2,52	0	
+	313	1 349	871	626	12,18	9,39	16,24	3,21	0,20	
	NS	**	**	**		**	**	**		
Juillet 1987 (3 ans après transplantation)										
0	500	1 451	1 000	840	0	7,32	15,57	4,74	0	
+	575	2 220	1 356	1 031	22,75	12,20	23,35	5,12	0,40	
	NS	**	**	**		**	**	NS		

Niveau de signification : * ($P \leq 0,05$) ; ** ($P \leq 0,01$) ; NS = non significatif.
0 = pas d'inoculation ; + = inoculation.

Résultats (figure 2): les plants des trois espèces d'aunes comparées (*Alnus nepalensis*, *Alnus acuminata* et *Alnus jorullensis*) ont répondu positivement à l'inoculation.

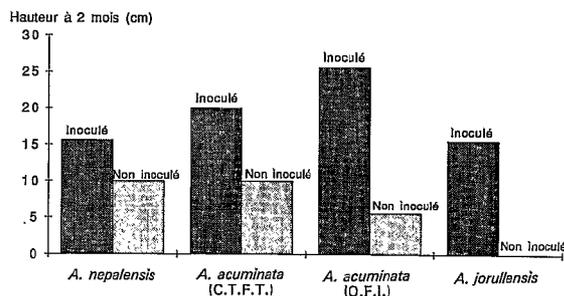


FIG. 2. — Hauteur des *Alnus* sp. à 2 mois.

Interprétation: le sol de la pépinière ne contenait pas de *Frankia* aulne-compatible: l'inoculation était nécessaire. Il est vraisemblable que, dans la plupart des sites d'altitudes en Afrique et Madagascar, les sols ne renferment pas de *Frankia* aulne-compatibles; on peut donc prévoir que, dans ces sites, la réponse à l'inoculation des aunes sera positive sauf, bien entendu, interférence d'un facteur limitant majeur.

2.2.2. Absence d'effet d'inoculation avec *Frankia*

Exemple 11: inoculation de *Casuarina equisetifolia* en pépinière, Etang salé (La Réunion)
Y. ROEDERER, non publié

Sol: non stérile, argileux.

Traitements: l'inoculation a été effectuée avec la souche *Frankia* ORS 021001 apportée sous deux formes: inoculum polymérique standard (Cj. 1.82) et inoculum polymérique enrichi en kaolin (Cj + K).

Résultats (tableau IX): l'inoculation accroît significativement le poids des nodules dans le cas d'une seule provenance (Sénégal) et celui de l'inoculum le plus performant (Cj + K). Mais on n'observe aucun effet de l'inoculum quel qu'il soit sur la croissance de la plante (mesurée par son poids frais).

Interprétation: l'absence de réponse à l'inoculation s'explique par le fait que, dans le sol témoin, il préexistait une ou plusieurs souches de *Frankia* compatibles avec *Casuarina equisetifolia* et aussi effectives (fixatrices de N₂) que la souche Cj apportée avec l'inoculum. Une prospection effectuée en juin 1990 à La Réunion a montré que *Frankia* était disséminé dans toute l'île, y compris dans les sols squelettiques sur les coulées récentes de lave (1977).

TABLEAU IX

Effet de l'inoculation de deux provenances de *Casuarina equisetifolia* avec un inoculum polymérique standard (souche Cj) ou avec additif kaolin (Cj + K) sur le poids des nodules et de la plante entière
Pépinière de l'Etang Salé (La Réunion)

Provenance	Age des plants	Inoculum	Poids frais des nodules (mg/plante)	Poids frais des plantes entières (g/plante)
RÉUNION	9 mois	0	77a	5,9a
	9 mois	Cj	112a	6,3a
	9 mois	Cj + K	64a	3,7a
SÉNÉGAL	7 mois	0	164a	12,5a
	7 mois	Cj	259ab	12,1a
	7 mois	Cj + K	375b	15,3a

La souche de *Frankia* est la souche Cj. 1.82 (ORS 021001).
Pour chacune des provenances, les chiffres d'une même colonne suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (P = 0,05).

2.3. CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS

2.3.1. Effet positif de l'inoculation avec des souches efficaces de champignons ectomycorhiziens

Exemple 12: inoculation de *Pinus caribaea* (Congo)
DELWALLE et al., 1982 en collaboration avec l'INRA

Sol: sable quaternaire fin légèrement argileux en profondeur, teneur en matière organique 3 à 4%. C/N 12-16, pH = 4,5-6,0.

Traitement: sept traitements ont été appliqués (tableau X).

Les jeunes plants semés dans un sol stérile ont été repiqués dans des sacs de polyéthylène contenant du sol désinfecté, sauf dans le cas du traitement 7. Dans les 5 premiers traitements, l'inoculum était constitué par une culture pure du champignon ectomycorhizien cultivé sur un mélange tourbe-vermiculite. Les inoculums ectomycorhiziens ont été déposés dans le trou de repiquage à raison de 50 cm³ par plant.

TABLEAU X

Influence de l'inoculation de différents champignons ectomycorhiziens sur la hauteur de *Pinus caribaea* après la plantation au Congo
DELWAULLE et al., 1982

Inoculation	Hauteur moyenne (cm)	
	à 8 mois	à 20 mois
1. <i>Pisolithus tinctorius</i> 1	66,5a	231,5a
2. Mycorhize de Loudima	55,6b	200,5b
3. <i>Pisolithus tinctorius</i> 3	55,2b	196,5bc
4. <i>Suillus bovinus</i>	49,4bc	175,0bcd
5. <i>Suillus bellini</i>	47,1bc	172,0cd
6. Mycorhize de Pointe-Noire sur sol désinfecté	42,6c	162,0d
7. Témoin sans inoculation sur sol non désinfecté	47,5bc	160,0d

Dans chaque colonne, les hauteurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (P = 0,05).

Résultats (tableau X) : l'effet de la mycorhization effectuée en pépinière, très net à 8 mois, l'est encore à 20 mois, la souche *Pisolithus tinctorius* 1 conservant sa supériorité et la croissance induite étant supérieure à celle des champignons mycorhiziens locaux (Loudima), ainsi qu'à celle induite par les deux autres souches.

Le succès de la mycorhization par *Pisolithus tinctorius* 1 peut être attribué aux caractéristiques suivantes du système considéré et de son environnement :

- Forte mycotrophie de *Pinus caribaea*.
- Excellente infectivité et effectivité de la souche de *Pisolithus tinctorius* 1.
- Caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol, favorables à l'infection ectomycorhizienne (la désinfection préalable du sol en pépinière peut avoir eu un effet favorable).
- Conditions climatiques également favorables.

2.3.2. Absence d'effet de l'inoculation avec des ectomycorhizes

Si l'exemple du Congo donné ci-dessus est spectaculaire, il est en revanche des situations où l'inoculation est sans effet. C'est le cas de certains sols de Casamance, Bayotte, Bignona et Tobor. L'analyse chimique ne révèle aucune anomalie particulière, la teneur en argile étant de l'ordre de 10 %, la teneur en P assimilable (Olsen)

comprise entre 10 et 19 ppm, le C/N compris entre 13 et 16 et le pH (eau) étant de 4,9 (Bayotte), 7,5 (Bignona) et 5,8 (Tobor) (Kabré, 1989). En revanche, il semble que dans ces sols existe une microflore antagoniste très active, éliminant toute possibilité de mycorhization (H. G. DIEM et A. KABRÉ, communications personnelles).

2.4. CHAMPIGNONS ENDOMYCORHIZIENS VÉSICULO-ARBUSCULAIRES (VAM)

2.4.1. Effet positif de l'inoculation avec des champignons endomycorhiziens VAM

Exemple 13 : inoculation de *Terminalia superba* par différents complexes endomycorhiziens
BLAL, 1985

Sol : trois sols ont été utilisés.

- Sol Anguedou : C = 23 ; N = 1,8 % ; P assimilable = 50 ppm ; pH (eau) = 4,1.
- Sol Yapo : C = 21 ; N = 1,8 % ; P assimilable = 10 ppm ; pH (eau) = 5,3.
- Sol Mopri : C = 16 ; N = 1,4 % ; P assimilable = 17 ppm ; pH (eau) = 5,2.

Traitements (cf. tableau XI) : dans les quatre premiers traitements le sol a été stérilisé partiellement au maposol (métam-sodium).

Les trois premiers traitements correspondent à l'inoculation avec trois types de complexes endomycorhiziens VAM appelés VAM 1, VAM 2, VAM 3. Le traitement 4 correspond au sol partiellement stérilisé non inoculé.

Les sols du traitement 5 n'ont été ni stérilisés, ni inoculés.

Résultats et interprétation

Dans les sols stérilisés, on observe une réponse nette à l'inoculation VAM dans les trois sols avec le complexe VAM 3 et dans les sols A et Y avec le complexe VAM 1.

Il y a une réponse positive à l'inoculation VAM dans le sol stérilisé partiellement, à condition que le complexe VAM utilisé soit effectif. Une telle situation peut se retrouver dans les sols soumis à de longues périodes de jachère nue où la microflore VAM native est très peu abondante.

Dans le cas du sol non stérilisé, sauf exception déjà soulignée (sol Y inoculé avec VAM 3), l'inoculation VAM n'a aucun effet.

TABLEAU XI

Influence de l'inoculation avec trois complexes endomycorhiziens sur le poids frais des parties aériennes de *Terminalia superba*
BLAL, 1985

N°	Traitements		Sols		
	Stérilisation du sol	Inoculation	Anguedou (A)	Yapo (Y)	Mopri (M)
1	+	Complexe VAM 1	4,98	3,44	1,33
2	+	Complexe VAM 2	1,68	1,56	1,59
3	+	Complexe VAM 3	4,25	7,43	3,28
4	+	Non inoculé	1,83	1,37	0,81
5	0 (*)	Non inoculé	4,18	2,07	4,98

(*) Dans ce cas, l'infection VAM est le fait de la microflore VAM native du sol.

2.4.2. Absence d'effet positif de l'inoculation avec des champignons endomycorhiziens VAM

Exemple 14: inoculation en sol non stérile d'*Acacia senegal*
Dakar (Sénégal)
COLONNA et al., 1990

Sol de type Dior non stérilisé: sable: 94,3 % ;
N = 170 ppm; P assimilable (Olsen) = 11 ppm;
pH = 4,2.

Traitements: sur le tableau XII, on comparera seulement le traitement 2 (inoculation avec *Rhizobium* seul) et le traitement 4 (inoculation double avec *Rhizobium* et le champignon endomycorhizien *Glomus mosseae*).

Résultats et interprétation: dans cette expérience, l'inoculation de *Glomus mosseae* et *Rhizobium* (traitement 4) ne modifie nullement la croissance de la plante (poids sec, N total) observée dans le cas de l'application de l'inoculum *Rhizobium* seul (traitement 2). Cette absence d'effet du champignon endomycorhizien VAM s'explique par la présence dans le sol de souches infectives et effectives de champignons endomycorhiziens.

Il est aussi une autre situation dans laquelle on n'observe pas d'effet positif de l'inoculation avec des champignons VAM même si, dans le sol considéré, la population native de champignons VAM est faible; c'est qu'il a été utilisé pour l'inoculation une souche non adaptée au milieu; par exemple, une souche de *Glomus mosseae* neutrophile dans un sol acide.

TABLEAU XII

Influence de l'inoculation d'*Acacia senegal* avec *Glomus mosseae* (GM) et *Rhizobium* avec ou sans apport de phosphate
COLONNA, DUCOUSSO et BADJI, 1990

N°	Traitements		Poids des nodules (mg/plante)	Poids sec total (g/plante)	N total (mg/plante)
	Inoculation (I)	Apport de P (ppm)			
1	0	0	67	1,714	41
2	R	0	268	4,194	105
3	GM	0	270	3,471	94
4	R + GM	0	249	4,509	113
5	R	30	454	6,226	176
6	R	60	524	5,986	168
PPDS (P = 0,05)			186	2,173	62

(1) R = *Rhizobium* sp. ORS 1007. GM = *Glomus Mossae*.

3. CONCLUSIONS

Il n'est pas possible de conclure cette synthèse sur la maîtrise de l'inoculation des arbres avec leurs symbiotes racinaires sans évoquer les trois autres approches qui permettent d'optimiser indirectement, mais souvent puissamment, l'efficacité de ces symbioses : sélection de la plante-hôte, correction des carences minérales ou de l'acidité des sols et élimination des pathogènes et antagonistes par stérilisation.

3.1. SÉLECTION DE LA PLANTE-HÔTE

Il est bien établi que l'on peut améliorer les performances des symbioses racinaires en sélectionnant, d'une part, les micro-organismes symbiotiques, d'autre part la plante-hôte. En d'autres termes, il s'agit de sélectionner les combinaisons « clones de la plante-hôte × souches symbiotiques » les plus performantes. On peut alors se poser la question de savoir si des interactions existent entre clones et souches. Si ces interactions étaient démontrées, il serait indispensable, dans tous les cas, de procéder à la mise en place d'expériences factorielles pour obtenir les meilleures combinaisons. En fait, les expériences portant sur la symbiose *Aulne-Frankia* par SIMON *et al.* (1985) et PRAT (1989) ont montré qu'il n'y avait pas d'interaction clone × souche. Tout récemment, cette absence d'interaction a été observée par GALIANA (1990) dans le cas de la symbiose *Acacia mangium-Bradyrhizobium*. Dans le cas de la symbiose *Casuarina equisetifolia-Frankia*, SOUGOUFARA (1990) a montré que l'interaction clone × souche de *Frankia* était faible et sans effet sur le classement des souches ou des clones (figure 3).

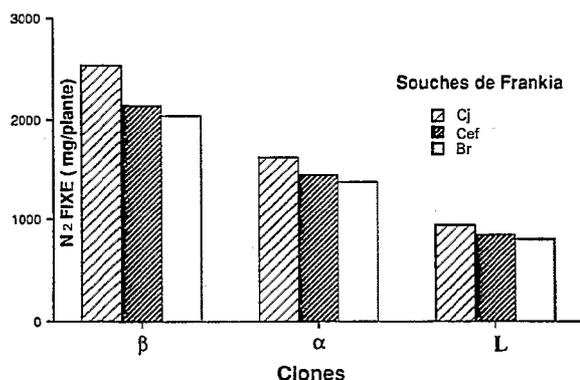


FIG. 3. — N_2 fixé par trois génotypes (clones α , β et L de *Casuarina equisetifolia* inoculés avec trois souches de *Frankia* (Cj, 1.82, Cef, Br). Le classement des trois souches est identique quel que soit le clone considéré.

En d'autres termes, lorsque l'on a classé des souches en fonction de leurs performances (par exemple : fixation de N_2) ce classement reste identique quel que soit le clone utilisé. Il est donc possible de sélectionner séparément les souches microbiennes et les clones, la meilleure combinaison clone × souche étant constituée par l'association : le meilleur clone avec la meilleure souche. C'est ainsi que, dans le cas de l'expérience rapportée au tableau XIII, la meilleure combinaison est « clone β de *Casuarina equisetifolia* × souche de *Frankia* ORS 02001 ».

De même GALIANA (1990) a montré que, dans le cas d'*Acacia mangium*, les meilleures combinaisons étaient obtenues avec les meilleurs clones (RR-GI et IR-M2) inoculés avec la meilleure souche de *Bradyrhizobium* (Aust 13c).

3.2. CORRECTION DES CARENCES MINÉRALES OU DE L'ACIDITÉ

Nombre de sols tropicaux — notamment ceux qui sont réservés à la reforestation — présentent des carences, parfois importantes, en macro-éléments (P notamment, mais aussi, Ca, K) ou oligo-éléments (Mo, dans les sols acides ; Fe, Zn, Mn, B dans les sols alcalins ou dans les sols très organiques). Les carences correspondantes peuvent, dans certains cas, limiter très fortement l'établissement et le fonctionnement des symbioses.

C'est pourquoi il est indispensable d'apporter aux plants, au moment de leur mise en place, un complément minéral de l'ordre de 100 à 150 g par trou de plantation. Les phosphates naturels sont, en général, aussi efficaces que les superphosphates mais beaucoup moins coûteux. Pour connaître les meilleures formules de fertilisation, on devra effectuer des essais préalables ou se reporter à des publications spécifiques, telles que celle de DELWAULLE *et al.* (1987), dans le cas de *Pinus caribaea*.

3.3. STÉRILISATION DU SOL DE PÉPINIÈRE

La stérilisation du sol de pépinière est indispensable lorsque celui-ci renferme des organismes pathogènes, subpathogènes (exemple 1) ou des antagonistes vis-à-vis des micro-organismes symbiotiques de l'inoculum. Une stérilisation totale est pratiquement impossible à obtenir. On peut stériliser partiellement le sol des pépinières par la vapeur ou l'application de fumigants ou désinfectants tels que le bromure de méthyle, le dazomet ou autre produit (cf. exemple 1, p. 28).

TABLEAU XIII

Poids sec des plantes entières et des nodules
N total des nodules et N₂ fixé dans les neuf combinaisons
« clones de *Casuarina equisetifolia* × souches de *Frankia* »
cultivés sur un milieu dépourvu de N combiné
SOUGOUFARA, 1990

	Poids sec (g/plante)	N ₂ fixé (g/plante)	Poids sec nodules (g/plante)	N Total des nodules (g/plante)
Effet principal « souches »				
ORS 021001 (syn. : Cj.1.82)	195,08a	1,70a	6,62a	0,10a
ORS 020608 (syn. : Br)	182,48b	1,45b	5,98b	0,07b
ORS 020607 (syn. : Cef)	178,21c	1,44b	5,63b	0,07b
Effet principal « clones »				
Clone β	239,56a	2,23a	8,84a	0,12a
Clone α	199,97b	1,49b	6,17b	0,08b
Clone L	116,25c	0,87c	3,21c	0,03c

L'analyse statistique a été effectuée sur des données transformées en log.
Niveau de signification : ***P = 0,01 ; *P = 0,05 ; NS = non significatif.

● Facteur souches	***	***	***	***
● Facteur clones	***	***	***	***
● Interaction « clones × souches »	*	*	NS	*

Les chiffres dans une même colonne suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (P < 0,01).

La solarisation est une méthode peu onéreuse dont l'usage est appelé à se répandre. On applique le film de plastique sur le sol humide 1 à 2 mois avant la plantation. La solarisation réduit ou même élimine les populations de pathogènes (champignons, nématodes, arthropodes) et mauvaises herbes (STAPLETON et DEVAY, 1986).

Quelle que soit la méthode de stérilisation employée, les populations natives de rhizobiums et champignons mycorhiziens sont en partie ou totalement éliminées, d'où nécessité de réintroduire par inoculation des micro-organismes symbiotiques correspondant à ces deux groupes.

3.4. QUEL EST L'AVENIR DES TECHNIQUES D'INOCULATION EN FORESTERIE ?

Les techniques d'inoculation sont appelées à se développer à l'avenir pour les raisons suivantes :

- Elles sont indispensables lorsque l'on pratique la

stérilisation des substrats en pépinière, pratique qui a tendance à se répandre.

- En améliorant parfois la survie (cf. exemple 2, p. 29) et, en stimulant la croissance de la plante les premières années, elles permettent de réduire les travaux d'entretien en début de plantation.

- Leur prix de revient à l'hectare est faible même si l'on applique des doses élevées à chaque plante en pépinière (30-50 mg poids sec d'inoculum alginaté ou 150-200 mg poids sec d'inoculum alginaté + kaolin) car les densités de plantation excèdent rarement 2 000-4 000 plants à l'hectare.

Mais il faut être toujours conscient du fait que l'inoculation a ses limites : elle ne doit être pratiquée que dans les conditions qui permettent une réponse positive, celles-ci étant définies au tableau XIV.

Dans un avenir plus lointain, on peut penser que l'on disposera de souches très spécifiques à potentialité élevée que l'on associera à des clones sélectionnés, à la fois pour leur performance symbiotique et pour leur aptitude à accroître l'adaptabilité des arbres aux contraintes édaphiques (par exemple : acidité, carence ou excès de différents éléments, dont N) ou climatiques (aridité).

TABLEAU XIV

Quand est-il nécessaire d'inoculer ?
Micro-organismes symbiotiques

Conditions édaphiques	Inoculum à appliquer dans le	
	cas d'une espèce spécifique	cas d'une espèce non spécifique
A. Sol stérilisé ou renfermant une flore microbienne exceptionnellement pauvre (1)	R F ECM VAM	R F ECM VAM
B. Sol « normal », c'est-à-dire n'appartenant pas à la catégorie définie ci-dessus		
B1. Sol n'ayant pas été planté antérieurement avec l'espèce considérée	R F ECM	0
B2. Sol ayant été planté antérieurement avec l'espèce considérée	0 (2)	0

(1) Sols maintenus en jachère nue pendant de longues années, sols miniers, déblais divers, sols de désert, etc.

(2) A condition que les micro-organismes symbiotiques compatibles aient survécu ou à condition que la souche utilisée soit plus compétitive que les souches préexistant dans le sol.

Les inoculums sont désignés par les abréviations suivantes : R : *Rhizobium*, F : *Frankia*, ECM : champignon ectomycorhizien.

VAM : champignon endomycorhizien vésiculo-arbusculaire.

0 = aucune inoculation nécessaire.

Remarque importante : l'inoculation est nécessaire mais non suffisante lorsqu'il existe un facteur limitant (par ex. acidité excessive ou carence en P) ; il est alors indispensable d'éliminer ce facteur.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLAL (B.), 1985. — Etude sur les complexes mycorhiziens d'espèces forestières tropicales : influence sur la croissance de *Terminalia superba* Engl. et Diels (Fraké), D.E.A. Université de Montpellier.
- BRUNCK (F.), 1984. — Compte rendu de mission au Cameroun. Rapport multigraphié. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 26 p.
- CAZET (M.), 1989. — Les plantations linéaires denses sur les sols sableux dégradés de la zone centre-nord du Sénégal. Rapport multigraphié ISRA, Dakar.
- COLONNA (J.-P.), DUCOUSO (M.) et BADJI (S.), 1990. — Peut-on améliorer le fonctionnement de l'*Acacia senegal* (L.) Willd. et du modèle symbiotique « *Acacia senegal-rhizobium* » ? Conférence sur la Physiologie des Arbres et Arbustes en Zones Arides, Nancy, avril 1990.
- DELWAULLE (J.-C.), GARBAYE (J.) et OKOMBI (G.), 1982. — Stimulation de la croissance initiale de *Pinus caribaea* Morelet dans une plantation par contrôle de la mycorrhization. Bois et Forêts des Tropiques, n° 196, pp. 25-32.
- DELWAULLE (J.-C.), DIANGANA (D.) et GARBAYE (J.), 1987. — Augmentation de la production du Pin des Caraïbes dans la région côtière du Congo par introduction du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius*. Revue Forestière Française, 39, 1, 409-417.
- DIEM (H.-G.), GAUTHIER (D.) et DOMMERGUES (Y.-R.), 1982. — Isolation of *Frankia* from nodules of *Casuarina equisetifolia*. Can. J. Microbiol., 28 : 526-530.
- DIEM (H.-G.), BEN KHALIFA (K.), NEYRA (M.) et DOMMERGUES (Y.-R.), 1989. — Recent advances in the inoculant technology with special emphasis on plant symbiotic microorganisms. In Advances Technologies for Increased Agricultural Reproduction (U. Leone, G. Rialdi and R. Vanore eds.), pp. 196-209. C.N.R.-U.S.G., Roma.
- DUCOUSO (M.), 1987. — Fixation de l'azote moléculaire chez les arbres de la famille des légumineuses en zone sahéenne. Rapport C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 54 p.
- GALIANA (A.), 1990. — La symbiose *Acacia mangium-Rhizobium*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).
- ISABU, 1988. — Rapport annuel 1988.
- JACQUES (D.), 1986. — Rapport sur les recherches effectuées entre le 14 octobre 1984 et le 2 décembre 1985 sur les symbiotes des légumineuses auprès du Centre National de Recherches Forestières, Institut Sénégalais de Recherches Agronomiques, à Dakar (Sénégal). C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, pp. 12 + annexes.
- KABRÉ (A.), 1989. — Etude du comportement de *Pinus caribaea* (Morelet) var. *hondurensis* en relation avec la mycorrhization et le type de sol. In Proceedings of a Regional

- Seminar on Trees for Development in Sub-Saharan Africa, Feb. 20-25, Nairobi (Kenya), pp. 347-357. I.F.S., Stockholm.
- LE TACON (F.), GARBAYE (J.), BA (A.), BEDDIAR (A. F.), DIAGNE (O.) et DIEM (H.-G.), 1989. — L'importance des symbioses racinaires pour les arbres forestiers en zone tropicale sèche et en zone tropicale humide. In Proceedings of a Regional Seminar on Trees for Development in Sub-Saharan Africa, Feb. 20-25, Nairobi (Kenya), pp. 302-322. I.F.S., Stockholm.
- MALLET (B.) et GNAHOUA (G.), 1989. — Etude comparative de l'effet d'inoculation de différentes souches de Rhizobium sur diverses provenances d'*Acacia mangium* et *A. auriculiformis* en pépinière et plantation. Rapport multigraphié C.T.F.T. Côte-d'Ivoire, 20 p.
- MESSANT (D.), 1989. — Projet plantation bois de feu au sud Bénin, campagne 1989. Essai d'inoculation sur *Acacia mangium*. Rapport multigraphié, 25 p. Unité de recherches Forestières, Cotonou (Bénin).
- MEYER (F.-H.), 1966. — Mycorrhiza and other plant symbioses. In Symbiosis (S. M. Henry ed.), vol. 1, pp. 171-255. Academic Press, New York.
- MUZY (M.), 1989. — Rapport final d'activités aux Iles Cook. Rapport multigraphié C.T.F.T., Rarotonga.
- PRIN (Y.), NEYRA (M.), DUCOUSSO (M.) et DOMMERMUES (Y.-R.), 1989. — Viabilité d'un inoculum déterminée par l'activité réductrice de l'I.N.T. L'Agronomie Tropicale, 44-1, 13-19.
- PRAT (D.), 1989. — Effect of some pure and mixed *Frankia* strains on seedling growth in different *Alnus species*. Plant and Soil, 113, 31-38.
- SIMON (L.), STEIN (A.), CÔTÉ (S.) et LALONDE (M.), 1985. — Performance of *in vitro* propagated *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. clones inoculated with *Frankia*. Plant and Soil, 87, 125-133.
- SOUGOUFARA (B.), 1990. — La fixation de N₂ par les casuarinas : amélioration par sélection clonale et quantification par différentes méthodes. Thèse de Doctorat, Université de Nancy.
- STAPLETON (J. J.) et DEVAY (J. E.), 1986. — Soil solarization : a non-chemical approach for management of plant pathogens and pests. Crop Protection 5, 190-198.
- TORREY (J. G.) et RACETTE (S.), 1989. — Specificity among the Casuarinaceae in root nodulation by *Frankia*. Plant and Soil, 118, 157-164.
- ZHANG (G.), LOPEZ (M. F.) et TORREY (J. G.), 1984. — A comparison of cultural characteristics and infectivity of *Frankia* isolates from root nodules of Casuarina species. Plant and Soil, 78 (1/2), 79-90.
- ZHANG (G.) et TORREY (J. G.), 1985. — Studies of an effective strain of *Frankia* from *Allocasuarina lehmanniana* of the Casuarinaceae. Plant and Soil, 87, 1-16.

NOUVELLES BRÈVES

CRÉATION D'UN INSTITUT SUR LES MANGROVES

C'est lors d'une réunion entre quelques experts impliqués dans la recherche sur les mangroves qu'est née l'idée de créer une Association qui s'occuperait de leur valorisation.

Ainsi, le 23 août 1990 a été créée l'International Society for Mangrove Ecosystems, dont le siège se trouve à l'Université de Ryukyus à Okinawa (Japon).

Organisme non gouvernemental, l'ISME a pour mission principale de promouvoir la recherche sur les mangroves, d'encourager leur réhabilitation et conservation, d'être une banque de données à l'usage des Etats comme des particuliers et de publier des articles sur tout ce qui touche à la recherche et à l'aménagement de ces écosystèmes.