



ELSEVIER

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Colloque panafricain/Panfrican colloquium (Dakar 2012)

Des ressources végétales endémiques pour optimiser durablement les opérations de réhabilitation du couvert forestier en milieu méditerranéen et tropical : exemple des plantes facilitatrices vectrices de propagation des champignons mycorrhiziens

Native plant resources to optimize the performances of forest rehabilitation in Mediterranean and tropical environment: Some examples of nursing plant species that improve the soil mycorrhizal potential

Robin Duponnois ^{a,*}, Heriniaina Ramanankierana ^b, Mohamed Hafidi ^c, Rondro Baohanta ^b,
 Ézékiel Baudoin ^a, Jean Thioulouse ^{d,e}, Hervé Sanguin ^f, Amadou Bâ ^a, Antoine Galiana ^f,
 René Bally ^g, Michel Lebrun ^h, Yves Prin ^f

^a IRD, UMR 113, laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes, campus Cirad de Baillarguet, TA-A 82/J, 34398 Montpellier cedex 5, France

^b Laboratoire de microbiologie de l'environnement, Centre national de recherches sur l'environnement, BP 1739, Antananarivo, Madagascar

^c Laboratoire écologie et environnement, unité associée au CNRST, URAC 32, faculté des sciences Semlalia, université Cadi-Ayyad, Marrakech, Maroc

^d Université de Lyon, 69000 Lyon, France

^e CNRS, UMR5558, laboratoire de biométrie et biologie évolutive, 69622 Villeurbanne, France

^f CIRAD, UMR 113, laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes, campus Cirad de Baillarguet, TA-A 82/J, 34398 Montpellier cedex 5, France

^g Agence inter-établissements de recherche pour le développement (AIRD), direction des programmes et de la formation pour le Sud (DPF), IRD, Le Sextant, 44, boulevard de Dunkerque, CS 90009, 13572 Marseille cedex 02, France

^h UMR 113, laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes, université Montpellier-2, campus Cirad de Baillarguet, TA-A 82/J, 34398 Montpellier cedex 5, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Disponible sur Internet le 25 juin 2013

Mots clés :

Désertification

Symbiose microbienne

Résilience écosystémique

Érosion

Fertilité des sols

R É S U M É

La surexploitation des ressources naturelles, consécutive à un besoin accru en terres arables des populations locales, entraîne de graves dysfonctionnements dans le bio-fonctionnement du sol (carences minérales, stress salins, etc.). Ce dysfonctionnement, aggravé par les aléas climatiques (sécheresse), nécessite la mise en œuvre de stratégies d'ingénierie écologique permettant une réhabilitation des milieux dégradés *via* la restauration de services écologiques essentiels. Les premiers symptômes du processus d'altération de la qualité des sols des milieux tropicaux et méditerranéens se traduisent par une altération de la structure de la strate épigée avec, en particulier, une paupérisation de la diversité et de l'abondance des espèces végétales. Cette dégradation est accompagnée par une fragilisation des sols et une augmentation de l'impact de l'érosion sur la couche superficielle, entraînant une baisse de la fertilité des sols au niveau de leurs caractéristiques physico-chimiques, mais aussi biologiques (par exemple, la microflore tellurique). Parmi les composantes microbiennes particulièrement sensibles à ces phénomènes d'érosion, les microorganismes symbiotiques (rhizobia, champignons

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : robin.duponnois@ird.fr (R. Duponnois), nierani@yahoo.fr (H. Ramanankierana), hafidi.ucam@gmail.com (M. Hafidi), ninish.rondro@yahoo.fr (R. Baohanta), ezekiel.baudoin@ird.fr (É. Baudoin), jean.thioulouse@univ-lyon1.fr (J. Thioulouse), herve.sanguin@cirad.fr (H. Sanguin), amadou.ba@ird.fr (A. Bâ), antoine.galiana@cirad.fr (A. Galiana), rene.bally@ird.fr (R. Bally), lebrun@univ-montp2.fr (M. Lebrun), yves.prin@cirad.fr (Y. Prin).

mycorhiziens) sont connus pour être des composantes clés dans le fonctionnement des principaux cycles biogéochimiques telluriques (C, N et P). De nombreux travaux ont montré l'importance de la gestion de ces microorganismes symbiotiques dans les stratégies de réhabilitation et de revégétalisation des milieux dégradés, mais également pour améliorer la productivité des agro-systèmes. En particulier, la sélection de symbiotes et leur inoculation en masse dans le sol de plantation ou de culture ont été fortement encouragées au cours de ces dernières décennies. Ces inoculants étaient sélectionnés, non seulement pour leur impact sur la plante, mais également pour leur capacité à persister dans le sol, au détriment de la microflore résiduelle native. La performance de cette technique était donc évaluée au niveau du couvert végétal, mais les répercussions au niveau des caractéristiques de la microflore tellurique étaient généralement ignorées. Le rôle de la diversité microbienne sur la productivité et la stabilité (résistance, capacité de résilience, etc.) des éco- et agro-systèmes a été mis en évidence relativement récemment et a conduit à une remise en cause des bases conceptuelles de l'inoculation contrôlée dans la gestion durable des terres. Il a été notamment suggéré que les caractéristiques du milieu à réhabiliter devaient être prises en compte, et plus particulièrement son niveau de dégradation par rapport au seuil de résilience écologique. Cette prise en compte devrait permettre d'optimiser les pratiques culturales pour soit (i) redonner à l'écosystème ses propriétés originelles dans le cas de milieux peu dégradés ou (ii) transformer un écosystème dans le cas de sols hautement dégradés (par exemple, les sols miniers). Dans ce chapitre, nous évoquerons, à travers différents exemples d'expérimentations réalisées en milieu tropical et méditerranéen, les performances des différentes stratégies de gestion du potentiel microbien des sols (inoculation d'espèces exotiques vs des espèces natives, inoculation contrôlée vs la gestion du potentiel microbien via la strate végétale épigée, etc.) suivant le niveau de dégradation du milieu.

© 2013 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

Keywords:
Desertification
Microbial symbiosis
Ecosystem resilience
Erosion
Soil fertility.

The overexploitation of natural resources, resulting in an increased need for arable lands by local populations, causes a serious dysfunction in the soil's biological functioning (mineral deficiency, salt stress, etc.). This dysfunction, worsened by the climatic conditions (drought), requires the implementation of ecological engineering strategies allowing the rehabilitation of degraded areas through the restoration of essential ecological services. The first symptoms of weathering processes of soil quality in tropical and Mediterranean environments result in an alteration of the plant cover structure with, in particular, the pauperization of plant species diversity and abundance. This degradation is accompanied by a weakening of soils and an increase of the impact of erosion on the surface layer resulting in reduced fertility of soils in terms of their physicochemical characteristics as well as their biological ones (e.g., soil microbes). Among the microbial components particularly sensitive to erosion, symbiotic microorganisms (rhizobia, *Frankia*, mycorrhizal fungi) are known to be key components in the main terrestrial biogeochemical cycles (C, N and P). Many studies have shown the importance of the management of these symbiotic microorganisms in rehabilitation and revegetation strategies of degraded environments, but also in improving the productivity of agrosystems. In particular, the selection of symbionts and their inoculation into the soil were strongly encouraged in recent decades. These inoculants were selected not only for their impact on the plant, but also for their ability to persist in the soil at the expense of the residual native microflora. The performance of this technique was thus evaluated on the plant cover, but its impact on soil microbial characteristics was totally ignored. The role of microbial diversity on productivity and stability (resistance, resilience, etc.) of eco- and agrosystems has been identified relatively recently and has led to a questioning of the conceptual bases of controlled inoculation in sustainable land management. It has been suggested that the environmental characteristics of the area to rehabilitate should be taken into account, and more particularly its degradation level in relation to the threshold of ecological resilience. This consideration should lead to the optimization of the cultural practices to either (i) restore the original properties of an ecosystem in case of slightly degraded environments or (ii) transform an ecosystem in case of highly degraded soils (e.g., mine soils). In this chapter, we discuss, through various examples of experiments conducted in tropical and Mediterranean areas, the performance of different strategies to manage the microbial potential in soils (inoculation of exotic vs. native species, inoculation or controlled management potential microbial stratum *via* aboveground vegetation, etc.) based on the level of environmental degradation.

© 2013 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

La désertification affecte plus de deux milliards de personnes sur la planète, et cette situation devrait s'aggraver sous les effets conjugués d'une pression anthropique croissante, d'une gestion anarchique des sols et de l'eau et des changements climatiques annoncés. Cette surexploitation des ressources naturelles aboutit principalement à une altération des caractéristiques écologiques du milieu, dont les premiers symptômes tangibles sont enregistrés au niveau du couvert végétal (faible densité de recouvrement, diversité appauvrie, baisse de la productivité de l'agro-système, etc.) [1]. Ces dégradations facilitent également les processus d'érosion hydrique et éolienne, qui se manifestent par une altération des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols [2,3]. En effet, il a été clairement établi que ces processus affectaient la microflore tellurique, tant au niveau de sa structure que de sa diversité fonctionnelle [4,5]. Parmi les composantes microbiennes sensibles à ces dégradations figurent les champignons mycorhiziens [6]. Ces symbiotes fongiques sont considérés comme des éléments clés dans le fonctionnement du sol [7]. Ils sont impliqués dans le déterminisme biologique des principaux cycles biogéochimiques assurant le maintien de la fertilité des sols [3]. La symbiose mycorhizienne améliore significativement la croissance de la plante, en favorisant sa nutrition minérale et son état sanitaire [8]. L'établissement de la symbiose mycorhizienne influence également quantitativement et qualitativement les caractéristiques de la microflore tellurique, conduisant à la formation d'un compartiment microbien spécifique, communément appelé « mycorrhizosphère » [9–12]. Elle a également un impact positif sur l'établissement des endosymbioses racinaires fixatrices d'azote, tant avec les légumineuses qu'avec les plantes actinorhiziennes. L'ensemble de ces résultats montre que la symbiose mycorhizienne doit être considérée comme une composante majeure dans l'établissement de pratiques culturales visant à assurer une gestion durable des terres. Toutefois, du fait des interactions multiples existant entre le cortège mycorhizien, la plante et la microflore tellurique, les stratégies d'ingénierie écologique susceptibles d'être proposées doivent prendre en considération les caractéristiques biotiques et abiotiques du milieu afin d'opérer sa restauration, sa réhabilitation ou sa réaffectation en fonction de la situation rencontrée [13].

Ce chapitre a pour principaux objectifs :

- de suggérer des critères d'intervention visant à promouvoir durablement le potentiel infectieux mycorrhizogène (PIM) des sols en fonction de l'état de dégradation du milieu ;
- de présenter quelques exemples de pratiques culturales susceptibles d'assurer le maintien du fonctionnement de la symbiose mycorhizienne au sein d'écosystèmes agricoles ou naturels plus ou moins dégradés.

Ces stratégies seront plus particulièrement développées en prenant comme modèles biologiques les plantes fixatrices d'azote connues pour leur adaptation à des conditions environnementales hostiles (carences en azote

minéral), leur effet positif sur la fertilité des sols (plus particulièrement en azote) et la productivité de l'écosystème [14–18]. Ces végétaux sont également classés dans le groupe des espèces hypermycotrophes [19], qui ont, par conséquent, la capacité de promouvoir la multiplication des symbiotes fongiques et ainsi d'améliorer le PIM des sols.

2. Les stratégies d'ingénierie écologique basées sur la gestion durable du potentiel infectieux mycorrhizogène

Le modèle de dégradation d'un écosystème est présenté sur la Fig. 1. Il va d'un milieu non dégradé jusqu'à un écosystème très gravement dégradé [13]. Il a été démontré que ces étapes de dégradation sont étroitement corrélées à une baisse du PIM des sols, tant au niveau de l'abondance que de la diversité des symbiotes fongiques subsistants [20]. La symbiose mycorhizienne étant considérée comme une composante majeure dans les processus biologiques régissant l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes, elle contribuera également au maintien de la capacité de résilience du milieu en regard des contraintes environnementales [21]. La stabilité d'un écosystème est fonction de deux paramètres : sa résistance envers des perturbations externes et sa résilience, qui caractérise sa capacité à recouvrer les caractéristiques originelles qui lui étaient propres avant la manifestation de la perturbation [22]. Dans cet article, nous considérerons la notion de résilience comme une variable quantitative (un écosystème est plus ou moins résilient pour un paramètre donné) et non comme une variable qualitative et générique [23].

En conséquence et en fonction de l'ampleur des perturbations enregistrées, la gestion du PIM du sol peut être envisagée en fonction des stratégies suivantes :

- agro-écosystème dégradé : gestion du PIM *via* la mise en place de techniques culturales appropriées visant à promouvoir l'impact de la symbiose mycorhizienne sur la productivité de l'agro-écosystème (restauration et réhabilitation, axes 1 et 2, Fig. 1) ;
- agro-écosystème très gravement dégradé : adoption de la technique de mycorrhization contrôlée associée à l'introduction d'espèces végétales et de symbiotes mycorhiziens exotiques au milieu (réaffectation, axe 3, Fig. 1).

3. La gestion du potentiel infectieux mycorrhizogène par la valorisation de la biodiversité végétale locale

3.1. Rotations culturales

La rotation culturale basée sur la succession légumineuses/céréales engendre généralement une augmentation du pH du sol, une élévation du PIM et de la teneur en N biodisponible et, parallèlement, améliore la qualité sanitaire du milieu de culture [24]. La conjugaison de ces impacts aboutit à une amélioration significative de la productivité de la culture de céréales associée [24]. De nombreuses études ont été réalisées afin d'évaluer l'impact de ces rotations culturales légumineuses/céréales sur les teneurs en azote biodisponible pour les plantes [25]. Toutefois, dans les zones arides et semi-arides, les carences

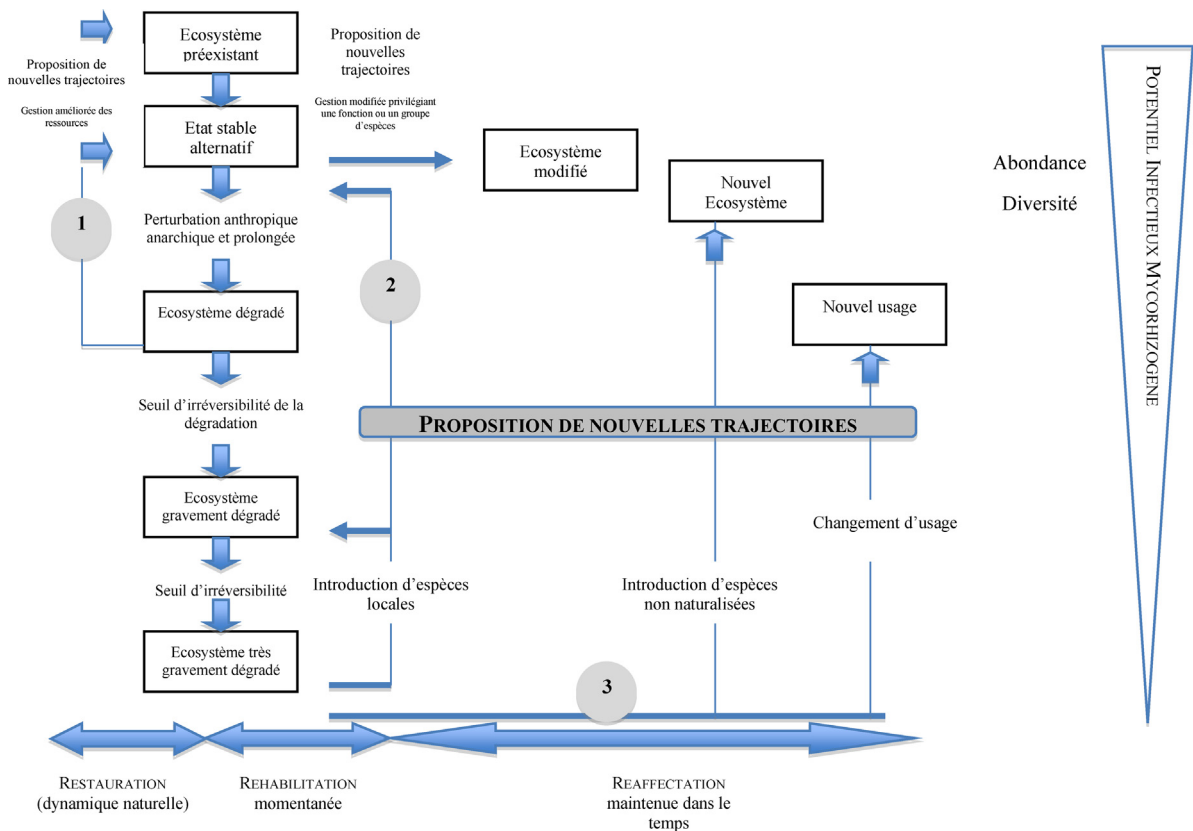


Fig. 1. Description du modèle de dégradation des écosystèmes associée à l'évolution du potentiel infectieux mycorhizogène et les voies majeures proposées pour y remédier. D'après [13].

en phosphore sont considérées comme les principaux facteurs limitant la productivité des cultures céréalières. Dans ce contexte, les impacts sur l'environnement tellurique des rotations culturales associant des successions légumineuses/céréales pourraient favoriser l'enrichissement du sol en P biodisponible [26]. Outre l'impact des légumineuses sur les caractéristiques abiotiques du milieu favorisant la mobilisation du P soluble [27], ces plantes peuvent également améliorer le PIM du sol et faciliter l'expression de la symbiose mycorhizienne sur la culture céréalière [24,28]. En étudiant l'impact d'une rotation culturale associant le niébé (*Vigna unguiculata*) et le mil au Niger, Bagayoko et al. [24] ont montré une amélioration de 22 % du rendement en grains de la culture céréalière. Ces effets bénéfiques étaient, de plus, fortement corrélés aux taux de colonisation des symbiotes fongiques sur les racines de mil.

3.2. Établissement d'îlots de fertilité biologiques par l'introduction de plantes nurses dans les itinéraires culturaux

Dans des environnements hostiles, certaines plantes pionnières ou rudérales peuvent faciliter le développement d'autres espèces végétales [29–31]. Ce type d'interactions positives (ou facilitatrices) interspécifiques a été rapporté dans une large gamme de conditions démontrant l'importance de ce processus dans la dynamique des communautés végétales et la structure de la strate épigée

[32–35]. En milieu méditerranéen, les dégradations d'origine anthropique au niveau du couvert végétal engendrent des modifications dans la structure, la dynamique et la diversité spécifique de la strate épigée [36]. Dans ces conditions, le développement des plantes peut être facilité par la présence d'arbustes pionniers, qui vont matérialiser, autour des cultures adjacentes, un microhabitat qui va les protéger des radiations solaires, des variations de température et améliorer la fertilité des sols [34]. Par exemple, ces espèces arbustives facilitent la germination et la croissance juvénile des essences forestières, plus particulièrement dans les écosystèmes de type méditerranéen [37]. Ce type d'interaction a été nommé « effet plante nurse » (*nurse plant effect*) [38–40]. De nombreuses études ont mis en exergue l'importance de ce phénomène dans les processus de recolonisation par la végétation des milieux ouverts [34,41].

Les plantes nurses améliorent le développement d'autres végétaux, en matérialisant des micro-habitats favorables à la germination des semences et/ou aux besoins des plantes. Elles améliorent les conditions environnementales, permettant ainsi l'installation d'espèces végétales moins tolérantes aux stress d'origine abiotique [37,42]. Cet effet « nurse » (ou facilitateur) est d'une importance toute particulière en milieu méditerranéen, où l'aggravation des processus de désertification entraîne des dysfonctionnements au niveau des activités microbiennes du sol [4].

Cette partie du chapitre a pour principaux objectifs de répertorier les exemples de valorisation de l'effet « plante nurse » dans des opérations de reboisement en milieu méditerranéen, en insistant plus particulièrement sur l'impact de ces espèces végétales sur les caractéristiques microbiennes telluriques et du PIM. Bien que focalisée sur l'amélioration d'itinéraires sylvicoles, cette gestion du couvert végétal, en associant plusieurs groupes fonctionnels de plantes, peut également être retenue dans les systèmes agroforestiers, et ainsi améliorer la productivité de la culture associée.

3.2.1. Sélection des plantes nurses

Des enquêtes en milieu naturel doivent être réalisées afin de sélectionner les espèces végétales susceptibles de promouvoir la croissance des essences forestières ciblées. Les écosystèmes méditerranéens dégradés présentent une couverture végétale hétérogène formée par des poches de végétation (ou *patches*). Ces taches de végétation constituent des îlots de fertilité [43,44], qui peuvent promouvoir le développement de différentes espèces végétales natives du milieu [34,45]. Certaines plantes méditerranéennes présentent une grande dépendance mycorhizienne et ont la faculté de promouvoir la multiplication des propagules mycorhiziennes dans le sol [46]. Dans les milieux arides et semi-arides, les légumineuses sont généralement considérées comme des plantes nurses pouvant faciliter la survie et le développement de certaines essences forestières en améliorant la teneur en azote des sols, mais également, du fait de leur haute mycotrophie, en contribuant au maintien du PIM [47]. De récents travaux menés au Maroc ont aussi évalué l'effet « plante nurse » de plusieurs espèces arbustives non légumineuses. Ces travaux ont montré que les caractéristiques microbiologiques et chimiques des sols étaient favorablement influencées par *Lavandula* spp. ou *Thymus satureioides* au sein d'une formation dégradée de *Cupressus atlantica* [48]. En comparant ces données avec celles d'un sol nu (non recouvert par la végétation), les résultats ont montré que le potentiel mycorhizien était beaucoup plus élevé dans le sol issu de ces poches de végétation colonisées par les espèces arbustives étudiées. Azcon et Barea [49] avaient, par ailleurs, montré que les racines de lavande étaient infectées par des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) et que cette plante présentait une dépendance mycorhizienne élevée, en

accord avec des travaux précédents faisant état de la lavande comme « mycorhizienne obligatoire » [7] ou comme « hautement dépendante de la symbiose mycorhizienne » [19]. L'essence forestière (*C. atlantica*) et les espèces arbustives étudiées permettaient aussi une stimulation de la multiplication des propagules fongiques mycorhiziennes dans le sol, et par conséquent un PIM plus élevé sous les espèces végétales étudiées [48]. Le nombre probable de propagules mycorhiziennes pour 100 g de sol était compris entre 7,82 (sol nu), 179,7 (*L. dentata* et *C. atlantica*) et 244,5 (*L. stoechas* et *T. satureioides*). Toutes ces propagules (spores, hyphes et fragments de racines mycorhizées) sont considérées comme des sources d'inoculum fongique [6]. Ce type d'étude a aussi été réalisé avec le caroubier (*Ceratonia siliqua*) et *Retama sphaerocarpa*, une légumineuse fréquemment observée dans les régions méditerranéennes en climat semi-aride. Cette légumineuse développe un système racinaire profond [50] et fixe l'azote atmosphérique via la symbiose avec *Rhizobium* [51]. Les résultats corroborent ceux obtenus avec *Lavandula* spp., *T. satureioides* et *C. atlantica*, puisque les teneurs en N, P et C sont supérieures dans le sol influencé par *R. sphaerocarpa* comparé au sol nu.

3.2.2. L'effet « plante nurse » et le développement juvénile des essences forestières méditerranéennes

3.2.2.1. Expériences en serre.

L'impact de certaines espèces arbustives sur la croissance juvénile de plusieurs essences forestières méditerranéennes telles que *C. atlantica*, *Ceratonia siliqua* et *Acacia raddiana* a été étudié en conditions contrôlées. Ouahmane et al. [48] ont observé que la hauteur, le diamètre au collet, les teneurs en N, P et K des feuilles, l'intensité de mycorhization des racines de jeunes plantules de *C. atlantica* étaient significativement plus élevés lorsque les semis de *C. atlantica* étaient plantés dans des sols prélevés sous *T. satureioides*, *Lavandula* spp. et *C. atlantica* que dans le sol nu après six mois de culture en serre (Tableau 1). Concernant les croissances aériennes et racinaires, un effet positif des sols prélevés sous les espèces précédemment citées a aussi été observé (Tableau 1).

3.2.2.2. Expériences au champ.

L'effet facilitateur de quelques espèces arbustives sur des essences forestières méditerranéennes a été essentiellement étudié en conditions

Tableau 1

Croissance et colonisation mycorhizienne des plants de *Cupressus atlantica* se développant dans des sols collectés sous *L. dentata*, *L. stoechas*, *Thymus satureioides*, *C. atlantica* et dans un sol nu après six mois de plantation en serre.

	Témoin	Espèces végétales			
		<i>L. dentata</i>	<i>L. stoechas</i>	<i>T. satureioides</i>	<i>C. atlantica</i>
Hauteur (cm)	14,2 ^{a(1)}	18,6 ^b	21,0 ^{c,d}	23,0 ^d	19,4 ^{b,c}
Diamètre au collet (mm)	2,02 ^a	2,72 ^{b,c}	2,72 ^{b,c}	2,94 ^c	2,54 ^b
Biomasse aérienne (mg poids sec)	330 ^a	634 ^{b,c}	738 ^c	666 ^{bc}	486 ^{a,b}
Biomasse racinaire (mg poids sec)	76 ^a	176 ^c	157 ^{b,c}	115 ^{a,bc}	104 ^{a,b}
N (mg par plant)	0,785 ^a	1,559 ^b	1,823 ^c	2,029 ^d	1,480 ^b
P (mg par plant)	0,033 ^a	0,107 ^c	0,115 ^c	0,147 ^d	0,090 ^b
K (mg par plant)	3,71 ^a	9,54 ^b	26,53 ^c	25,16 ^c	8,58 ^b
Colonisation mycorhizienne (%)	35 ^a	48 ^b	50 ^b	75 ^c	54 ^b

D'après Ouahmane et al. [48].

(¹) Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après l'analyse de variance à un facteur contrôlé ($p < 0,05$).

Tableau 2

Caractéristiques biochimiques des sols et teneurs en azote et en phosphore des parties aériennes dans les traitements (i) de plants de *Cupressus atlantica* non inoculés et (ii) de plants de *C. atlantica* associé à *L. stoechas*.

	Non inoculé	Associé à <i>L. stoechas</i>
Teneur en N des feuilles (g g^{-1} poids sec)	4,76 (0,32) ^{(1),a,(2)}	6,25 (0,19) ^b
Teneur en P des feuilles (g g^{-1} poids sec)	0,343 (0,028) ^a	0,415 (0,036) ^b
Activité microbienne totale (mg de fluorescéine diacétate $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ de sol)	12,4 (0,33) ^a	23,2 (2,5) ^b
Activité déshydrogénase (mg INTF $\text{g}^{-1} \text{sol h}^{-1}$)	36,9 (1,69) ^a	51,9 (6,5) ^b

D'après Ouahmane et al. [48].

⁽¹⁾ Erreur standard de la moyenne. ⁽²⁾ Les données d'une même ligne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes, d'après le test de Newman-Keuls ($p < 0,05$).

contrôlées mais, à notre connaissance, peu de données sont disponibles sur ce type d'interaction entre plantes en milieu méditerranéen. Une expérience *in situ* a été réalisée dans le haut Atlas marocain afin de tester l'hypothèse visant à établir que l'association plante

nurse/essence forestière améliorerait, non seulement la croissance de l'espèce forestière, mais également des caractéristiques microbiennes du sol de plantation et du PIM comparé aux performances des itinéraires sylvicoles classiques [52]. Après deux années de plantation, les

Tableau 3

Liste des espèces nurses préconisées pour la régénération naturelle de certaines essences forestières au Maroc.

Espèces nurses	Arbres							
	<i>Acacia raddiana</i>	<i>Rhus tripartitum</i>	<i>Pistacia atlantica</i>	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Quercus rotundifolia</i>	<i>Fraxinus dimorpha</i>	<i>Juniperus phoenicea</i>	<i>Juniperus thurifera</i>
<i>Adenocarpus anagyriifolius</i> var. <i>leiocarpus</i>					X	X	X	
<i>Adenocarpus barquel</i>				X	X	X	X	
<i>Alyssum spinosum</i>					X	X		X
<i>Anarrhinum fruticosum</i> ssp. <i>demnatense</i>				X	X	X	X	
<i>Anvillea radiata</i>	X	X						
<i>Arenaria pungens</i> ssp. <i>parviflora</i>								X
<i>Artemisia atlantica</i> ssp. <i>maroccana</i>				X	X	X	X	
<i>Artemisia inculfa</i>			X	X			X	
<i>Artemisia mesatlantica</i>					X	X	X	
<i>Artemisia negrel</i>					X	X		X
<i>Astragalus armatus</i> ssp. <i>tragacanthoides</i>							X	
<i>Atriplex halimus</i>			X				X	
<i>Berberis hispanica</i>					X	X		X
<i>Bupleurum atlanticum</i>					X	X	X	
<i>Bupleurum spinosum</i>					X	X	X	X
<i>Buxus balearica</i>					X	X	X	
<i>Calligonum cornosum</i>	X	X						
<i>Carthamus fruticosus</i>			X	X	X	X	X	
<i>Chamaerops argentea</i>			X				X	
<i>Convolvulus trabutianus</i>		X	X					
<i>Cytisus balansae</i>					X	X		X
<i>Erinacea antinyllis</i>								X
<i>Genista demnatensis</i>				X	X	X	X	
<i>Genista retamoides</i>				X			X	
<i>Genista soorpilus</i> ssp. <i>myriantha</i>				X	X	X	X	
<i>Globularia nainil</i>				X			X	
<i>Marrubium litardierei</i>					X	X		X
<i>Ononis angustissima</i>			X	X			X	
<i>Ononis antiquorum</i>					X	X		
<i>Ononis atlanficum</i>					X	X	X	
<i>Ormenis scariosa</i>					X	X	X	
<i>Panicum turgidum</i>	X							
<i>Pennisetum dichotomum</i>	X							
<i>Prunus prostrata</i>					X	X		X
<i>Retama dasycarpa</i>	X		X					
<i>Retama raetam</i>	X							
<i>Retama sphaerocarpa</i>			X				X	
<i>Ribes uva-crispa</i>					X	X		X
<i>Santolina rosmarinifolia</i> var. <i>canescens</i>				X	X	X	X	
<i>Stipa tenacissima</i>			X	X			X	
<i>Teucrium malenconianum</i>				X			X	
<i>Thymus commutatus</i>				X			X	
<i>Velia mairei</i>								X
<i>Ziziphus lotus</i>	X	X	X					

résultats attestent que le dispositif associant deux espèces végétales améliore la croissance des plants de *C. atlantica* ainsi que les caractéristiques microbiennes telluriques. Le réseau mycélien formé par les CMA, l'activité microbienne totale, l'activité déshydrogénase, l'abondance des bactéries solubilisatrices de phosphates inorganiques et la nutrition en N et P des plants de *C. atlantica* étaient significativement supérieures en présence de *L. stoechas* que dans les autres traitements (Tableau 2). Ce type d'étude a été élargi à d'autres modèles biologiques ; des données scientifiques sont disponibles pour identifier des couples essence forestière/plante nurse performants quant à leur comportement dans des situations de stress (Tableau 3).

4. La mycorhization contrôlée

Il est maintenant parfaitement admis que le développement optimal d'une plante est atteint lorsque le taux d'infection mycorhizienne est élevé [53]. De nombreux travaux ont également démontré que l'effet de la mycorhization dépendait des symbiotes associés. Ces résultats ont permis de définir une pratique culturale, appelée « mycorhization contrôlée », basée sur la sélection de souches fongiques performantes suivant un paramètre donné (par exemple, amélioration de la croissance, résistance au stress salin, etc.) pour améliorer la productivité durable de systèmes culturels agricoles ou forestiers. L'efficacité de la mycorhization contrôlée est fonction de deux paramètres principaux : la fertilité du sol et les caractéristiques du PIM du site. Cette technique d'inoculation est donc particulièrement efficace dans des milieux gravement dégradés où la diversité et l'abondance des propagules mycorhiziennes sont très faibles (Fig. 1). Cette stratégie de réaffectation du milieu trouve sa pleine expression en foresterie ou en agroforesterie, alors que des contraintes techniques limitent son utilisation chez les plantes de grande culture. Cette conception de la valorisation de la symbiose, en sélectionnant des symbiotes performants, compétitifs vis-à-vis de la microflore native et fréquemment inoculés à des espèces exotiques, a été remise en question ces dernières années, du fait principalement de la démonstration de l'importance de la conservation de la diversité des peuplements indigènes de microorganismes pour assurer un fonctionnement optimal du sol. En effet, Dabire et al. [54] ont observé que l'introduction dans le sol d'une souche de champignon mycorhizien hautement compétitrice pouvait entraîner une baisse significative de la diversité fonctionnelle de la microflore tellurique et donc fragiliser le sol en regard de contraintes environnementales.

5. Conclusion et perspectives

L'ensemble des résultats présentés dans ce chapitre montre que la gestion du potentiel mycorhizien du sol constitue des approches performantes pour améliorer la qualité des sols dans des conditions environnementales diverses en milieu méditerranéen et tropical. Cependant, cette pratique d'ingénierie écologique doit être raisonnée en fonction des caractéristiques du milieu, mais également en

fonction des objectifs affichés (restauration, réhabilitation ou réaffectation du milieu). Étant donné que l'abondance, mais aussi la diversité des peuplements mycorhiziens constituent les principaux indicateurs de l'efficacité de la symbiose sur le développement de la plante, il est recommandé de valoriser les ressources naturelles mycorhiziennes résilientes dans un environnement donné et de redonner au PIM un niveau compatible avec une productivité optimale du système cultural. Cette gestion *in situ* peut être réalisée *via* des rotations culturales associant des plantes hautement mycotrophes ou en utilisant des espèces végétales endémiques et hautement adaptées aux conditions défavorables caractérisant ces milieux dégradés (carences minérales, déficit en eau, etc.). La mycorhization contrôlée et, en conséquence, la simplification induite de la communauté mycorhizienne doit être réservée à des situations très particulières, dans lesquelles le système a perdu ses caractéristiques originelles (par exemple, les sites post-miniers) et où l'intervention humaine est obligatoire.

Afin de raisonner au mieux la valorisation des ressources mycorhiziennes des sols, il est nécessaire d'améliorer nos connaissances sur les processus biologiques régissant l'évolution spatio-temporelle de la strate épigée et le rôle de la symbiose mycorhizienne dans les mécanismes assurant la capacité de résilience des éco- et agro-systèmes.

Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

Références

- [1] C. Piéri, Les bases agronomiques de l'amélioration et du maintien de la fertilité des terres des savanes au sud Sahara, in : Savanes d'Afrique, terre fertile ?, Actes des rencontres internationales (10–14 décembre 1990), Montpellier, France, 1991, pp. 43–47.
- [2] J. Albaladejo, M. Martínez-Mena, A. Roldán, Y. Castillo, Soil degradation and desertification induced by vegetation removal in a semiarid environment, *Soil Use Manag.* 14 (1998) 1–5.
- [3] N. Requena, E. Perez-Solis, C. Azcon-Aguilar, P. Jeffries, J.M. Barea, Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems, *Appl. Environment Microbiol.* 67 (2001) 495–498.
- [4] C. Garcia, A. Roldán, T. Hernandez, Changes in microbial activity after abandonment of cultivation in a semi-arid Mediterranean environment, *J. Environ. Qual.* 26 (1997) 285–291.
- [5] A.C. Kennedy, K.L. Smith, Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils, *Plant Soil* 170 (1995) 75–86.
- [6] R. Duponnois, C. Plenchette, J. Thioulouse, P. Cadet, The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal, *Appl. Soil Ecol.* 17 (2001) 239–251.
- [7] M.C. Brundrett, Mycorrhizas in natural ecosystems, in : A. Macfayden, M. Begon, A.H. Fitter (Eds.), *Advances in ecological research*, 21, Academic Press Ltd, London, 1991, pp. 171–313.
- [8] S. Smith, J. Read, *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd ed., Academic Press, San Diego, USA, 2008, 800 p.
- [9] R. Duponnois, H. Founoune, D. Masse, R. Pontanier, Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semiarid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation, *Forest Ecol. Manag.* 207 (2005) 351–362.
- [10] H. Founoune, R. Duponnois, A.M. Bâ, Influence of the dual arbuscular endomycorrhizal/ectomycorrhizal symbiosis on the growth of *Acacia holosericea* in glasshouse conditions (A. Cunn. ex G. Don), *Ann. For. Sci.* 59 (2002) 93–98.

- [11] H. Founoune, R. Duponnois, A.M. Bâ, S. Sall, I. Branger, J. Lorquin, M. Neyra, J.L. Chotte, Mycorrhiza helper bacteria stimulate ectomycorrhizal symbiosis of *Acacia holosericea* with *Pisolithus albus*, *New Phytol.* 153 (2002) 81–89.
- [12] P. Frey-Klett, M. Chavatte, M.L. Clausse, S. Courrier, C. Le Roux, J. Raaijmakers, M.G. Martinotti, J.-P. Pierrat, J. Garbaye, Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads, *New Phytol.* 165 (2005) 317–328.
- [13] J. Aronson, C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle, P. Pontanier, Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts, in : R. Pontanier, A. M'Hiri, N. Akrimi, J. Aronson, E. Le Floch (Eds.), *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?*, John Libbey Eurotext, Paris, 1995, pp. 11–29.
- [14] Y.R. Dommergues, E. Duhoux, H.G. Diem, Les arbres fixateurs d'azote, *Editions Espaces* 34 (1985) 528.
- [15] D.U. Hooper, J.S. Dukes, Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment, *Ecol. Lett.* 7 (2004) 95–105.
- [16] E.M. Spehn, M. Scherer-Lorenzen, B.B. Schmid, The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-Europeo study of grassland biomass nitrogen, *Oikos* 98 (2002) 205–218.
- [17] M.G.A. Van der Heijden, R. Bakker, J. Verwaal, T.R. Scheublin, M. Rutten, R. van Logtestijn, C. Staehelin, Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland, *FEMS Microbiol. Ecol.* 56 (2006) 178–187.
- [18] M.G.A. Van der Heijden, J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, I.R. Sanders, Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity ecosystem variability and productivity, *Nature* 396 (1998) 69–72.
- [19] M. Habte, A. Manjunath, Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species, *Mycorrhiza* 1 (1991) 3–12.
- [20] D.M. Sylvia, Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mine lands reclamation, *Agric. Ecosyst. Environ.* 31 (1990) 253–261.
- [21] K.H. Orwin, D.A. Wardle, New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances, *Soil Biol. Biochem.* 36 (2004) 1907–1912.
- [22] S.L. Pimm, The complexity and the stability of ecosystems, *Nature* 307 (1984) 321–326.
- [23] S. Lavorel, Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance, *Divers. Distrib.* 5 (1999) 3–13.
- [24] M. Bagayoko, A. Buerkert, G. Lung, A. Bationo, V. Roemheld, Cereal/Legume rotation effects on cereal growth in Sudano-Sahelian West Africa: soil mineral nitrogen, mycorrhizae and nematodes, *Plant Soil* 218 (2000) 103–116.
- [25] F. Pierce, C. Rice, Crop rotation and its impact on efficiency of water and nitrogen use, in : *Cropping strategies for efficient use of water and nitrogen*, ASA Special Publication, Madison, Wisconsin, USA, 1988, n° 51.
- [26] S. Alvey, M. Bagayoko, G. Neumann, A. Buerkert, Cereal/legume rotations affect chemical properties and biological activities in two West African soils, *Plant Soil* 231 (2001) 45–54.
- [27] Y. Ohwaki, H. Hirata, Differences in carboxylic acid exudation among P-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid levels in roots, *Soil Sci. Plant Nutr.* 38 (1992) 235–243.
- [28] C.N. Johnson, P.J. Copeland, R.K. Crookston, F.L. Pflieger, Mycorrhizae: possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean, *Agron. J.* 84 (1992) 387–390.
- [29] P.J. Bellingham, L.R. Walker, D.A. Wardle, Differential facilitation by a nitrogen-fixing shrub during primary succession influences relative performance of canopy tree species, *J. Ecol.* 89 (2001) 861–875.
- [30] F.I. Pugnaire, P. Haase, J. Puigdefabregas, Facilitation between higher plant species in a semiarid environment, *Ecology* 77 (1996) 1420–1426.
- [31] K.D. Holl, Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture, *J. Ecol.* 90 (2002) 179–187.
- [32] M.D. Bertness, G.H. Leonard, The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats, *Ecology* 78 (1997) 1976–1989.
- [33] D.H. Boucher, The idea of mutualism, past and future, in : D.H. Boucher (Ed.), *The biology of mutualism: ecology and evolution*, Oxford University Press, New York, USA, 1985, pp. 1–27.
- [34] R. Callaway, Positive interactions among plants, *Bot. Rev.* 61 (1995) 306–349.
- [35] J.J. Stachowicz, Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities, *Bioscience* 51 (2001) 235–246.
- [36] J.M. Barea, P. Jeffries, Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems, in : B. Hock, A. Varma (Eds.), *Mycorrhiza structure, function, molecular biology and biotechnology*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1995, pp. 521–559.
- [37] J.F. Bruno, J.J. Stachowicz, M.D. Bertness, Inclusion of facilitation into ecological theory, *Trends Ecol. Evol.* 18 (2003) 119–125.
- [38] A.C. Franco, P.S. Nobel, Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti, *J. Ecol.* 77 (1989) 870–886.
- [39] F.R. Scarano, Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest, *Ann. Bot.* 90 (2002) 517–524.
- [40] J.J. Tewksbury, J.D. Lloyd, Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size, *Oecologia* 127 (2001) 425–434.
- [41] S. Guevara, J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde, Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in pastures in a tropical rainforest, *Conserv. Biol.* 14 (1992) 1693–1703.
- [42] F.M. Padilla, F.I. Pugnaire, The role of nurse plants in the restoration of degraded environments, *Front. Ecol. Environ.* 4 (2006) 196–202.
- [43] W. Garner, Y. Steinberger, A proposed mechanism for the formation of fertile islands in the desert ecosystem, *J. Arid Environ.* 16 (1989) 257–262.
- [44] W.H. Schlesinger, J.A. Raikes, A.E. Hartley, A.F. Cross, On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems, *Ecology* 7 (1996) 364–374.
- [45] R.M. Callaway, Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept, *Oecologia* 112 (1997) 143–149.
- [46] C. Azcon-Aguilar, J. Palenzuela, A. Roldan, S. Bautista, R. Vallejo, J.M. Barea, Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands, *Appl. Soil Ecol.* 14 (2003) 165–175.
- [47] R. Duponnois, C. Plenchette, A.M. Bâ, Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal, *Eur. J. Soil Biol.* 37 (2001) 181–186.
- [48] L. Ouahmane, R. Duponnois, M. Hafidi, M. Kisa, A. Boumezzough, J. Thioulouse, C. Plenchette, Some Mediterranean plant species (*Lavandula* spp. and *Thymus satureioides*) act as potential "plant nurses" for the early growth of *Cupressus atlantica*, *Plant Ecol.* 185 (2006) 123–134.
- [49] R. Azcon, J.M. Barea, Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas, *Appl. Soil Ecol.* 7 (1997) 83–92.
- [50] P. Haase, F.I. Pugnaire, E.M. Fernandez, J. Puigdefabregas, S.C. Clark, L.D. Incoll, Investigation of rooting depth in the semi-arid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labeling of ground water with a chemical tracer, *J. Hydrol.* 170 (1996) 23–31.
- [51] T. Espirages, A. Lopez-Pintor, J.M. Rey Benayas, Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment, *Acta Oecol.* 26 (2004) 121–128.
- [52] R. Duponnois, L. Ouahmane, A. Kane, J. Thioulouse, M. Hafidi, A. Boumezzough, Y. Prin, E. Baudoin, A. Galiana, B. Dreyfus, Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus* seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity, *Soil Biol. Biochem.* 43 (2011) 2160–2168.
- [53] J. Garbaye, Les plantations forestières tropicales : un champ privilégié pour la mycorrhization contrôlée, *Bois et Forêts des Tropiques* 216 (1988) 23–34.
- [54] A.P. Dabire, V. Hien, M. Kisa, A. Bilgo, K.S. Sangare, C. Plenchette, A. Galiana, Y. Prin, R. Duponnois, Responses of soil microbial catabolic diversity to arbuscular mycorrhizal inoculation and soil disinfection, *Mycorrhiza* 17 (2007) 537–545.