

## LA MYCORHIZATION CONTRÔLÉE EN PÉPINIÈRE FORESTIÈRE POSSIBILITÉS D'APPLICATION AUX CONTENEURS

G. CHEVALIER

Le caractère indispensable des mycorhizes, pour le bon développement de l'arbre, dans les conditions naturelles, n'est maintenant plus à démontrer. Beaucoup d'essences forestières, comme le Douglas, ont un faible développement, même dans un sol très fertile, en l'absence de mycorhizes ; d'autres essences, au contraire, comme les Pins, se développent bien sur des substrats artificiels sans mycorhizes, mais à condition toutefois de recevoir une solution nutritive appropriée. L'exemple du Douglas montre que les mycorhizes ne jouent pas uniquement un rôle nutritionnel.

Réciproquement, l'association mycorhizienne est indispensable au développement complet du symbiote fongique et à sa fructification, dans la nature, au moins dans le cas de champignons mycorhiziens obligatoires ; ces champignons ne fructifient que s'ils sont reliés à l'hôte.

Le contrôle de la mycorhization présente donc un double intérêt :

- augmentation de la production de corps fructifères de divers champignons comestibles (truffes, cèpes, chanterelles, ...) (figure 1) ;
- production de plants forestiers davantage performants, c'est-à-dire capables de mieux survivre et de se développer aussi bien en pépinière qu'après transplantation dans les sites de reboisement.

La production d'arbres performants constitue l'objectif le plus classique. En trufficulture, par contre, l'amélioration de la croissance de l'arbre-hôte n'est pas le but principal de l'inoculation mycorhizienne ; malgré tout, la méthodologie utilisée est parfaitement applicable à la pépinière forestière.



Figure 1 : PRODUCTION DE CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS COMESTIBLES EN CONTENEURS : *BOLETUS LUTEUS* (NONETTE VOILÉE) SUR PIN SYLVESTRE.

Photo J. PIERSON - I.N.R.A.

En France, les reboisements sont effectués aussi bien par semis direct qu'à l'aide de plants à racines nues, ou de plants élevés en conteneurs ; l'importance de chaque méthode varie selon la région et les essences forestières utilisées.

### LES AVANTAGES DE L'UTILISATION DU CONTENEUR

Les forestiers connaissent bien l'importance du développement et de la qualité du système racinaire des plants pour la réussite d'un reboisement. Le repiquage permet d'obtenir un chevelu abondant, mais l'extraction ne peut se faire sans casser des radicelles. L'utilisation de conteneurs appropriés permet de remédier à cet inconvénient majeur ; elle offre également de nombreux autres avantages par rapport à celle de plants à racines nues (Balmer, 1974 ; Tinus et Mac Donald, 1979) : la pépinière ne requiert pas l'occupation de sols fertiles ni l'utilisation de grandes surfaces ; elle ne nécessite pas de grandes quantités d'eau pour irriguer, et l'eau peut être filtrée ; dans le cas de culture sous serre, le contrôle de l'environnement rend la production plus fiable et surtout plus rapide ; l'isolement des plantules diminue les risques de contamination par certains agents phytopathogènes, dont ceux provoquant des fontes de semis ; l'apport d'engrais et de pesticides est facilité, en particulier grâce au mélange possible avec les eaux d'arrosage ; la nutrition minérale peut être effectuée avec davantage de précision ; la désinfection des substrats pour éliminer les mauvaises herbes et les parasites est simplifiée et l'exportation des plantules vers l'étranger en est facilitée ; enfin, les plants en conteneurs sont moins périssables que ceux à racines nues.

Du point de vue économique, la rentabilité de l'opération ne nécessite pas systématiquement de travailler à grande échelle ; l'équipement peut être utilisé toute l'année ; la production est susceptible d'être ajustée aux fluctuations de la demande ; le temps de production des plants est fortement réduit ; la saison de plantation peut être étendue, puisque l'expédition des conteneurs et la mise en place des plants sont réalisables toute l'année ; enfin, avec l'emploi de substrats artificiels, le poids d'une plante en conteneur étant moindre que celui d'une motte de plante de pleine terre, les frais de transport sont réduits.

La plantation en conteneur est particulièrement recommandée pour les espèces posant des problèmes pour le reboisement, ou de grande valeur commerciale, ou encore introduites dans des conditions de milieu difficiles.

La production de plants en conteneurs est particulièrement adaptée à la mycorhization contrôlée : elle permet de choisir la meilleure combinaison substrat de culture - fertilisation - technique d'inoculation, pour obtenir un développement satisfaisant des mycorhizes ; un autre avantage important du conteneur est de permettre la concentration du système racinaire dans un volume restreint et la localisation de l'inoculum autour des racines réceptives.

L'utilisation de serres rend possible le contrôle de la température, un des facteurs essentiels de la mycorhization. Lainez (1981) impute les échecs rencontrés lors d'essais de mycorhization de hêtres, en bâches à l'air libre, aux températures basses ; elles ont une influence à la fois directe, en ralentissant la croissance du mycélium, et indirecte, en limitant la formation des racines réceptives de la plantule. La température est également très importante pour la production de plants mycorhizés par la Truffe ; la mycorhization est meilleure sous abri en matière plastique.

La production en conteneurs, enfin, respecte la mycorhization du plant et évite la brusque rupture du mycelium inévitable à l'arrachage de plants à racines nues ; c'est l'une des raisons pour lesquelles nous avons toujours déconseillé la commercialisation de plants destinés à la trufficulture, à racines nues.

L'utilisation du conteneur contribue, avec la mycorhization contrôlée, à réduire le choc de transplantation dû au brusque changement des conditions de milieu auquel se trouve affrontée la plantule : fertilité du sol plus faible, suppression de l'irrigation, suppression des façons culturales. Couplée à la mycorhization contrôlée, elle peut contribuer à augmenter la survie et la croissance initiale des plantules, aussi bien en conditions marginales de reboisement qu'en conditions de routine ; elle peut être également un atout important pour la propagation de champignons mycorhiziens comestibles (procédé Institut national de la Recherche agronomique de production de plants mycorhizés par la Truffe, Grente et Chevalier, figure 2).



**Figure 2 : PRODUCTION À GRANDE ÉCHELLE DE CHÊNES ET DE NOISETIERS MYCORHIZÉS PAR LA TRUFFE, SOUS TUNNEL PLASTIQUE (SOCIÉTÉ AGRI-TRUFFE À SAINT-MAIXENT - GIRONDE).**

*Photo J. PIERSON - I.N.R.A.*

## LES DIFFÉRENTS MODES D'INOCULATION DES PLANTS EN CONTENEURS

Les divers modes d'inoculation mycorhizienne répertoriés par Mikola (1973) à propos de la pépinière en conditions naturelles s'appliquent à la production de plants en conteneurs.

### L'inoculation spontanée

L'inoculation naturelle s'effectue essentiellement à partir de spores transportées par le vent. Fassi et De Vecchi (1962) ont montré l'importance du vent dans la mycorhization de résineux implantés sur d'anciens sols agricoles. L'inoculation spontanée peut être abondante en serre et nécessiter l'utilisation d'appareils spéciaux pour filtrer l'air ; elle est plus aléatoire dans la nature. Dans les serres de l'I.N.R.A. de Clermont-Ferrand, elle est due essentiellement à *Thelephora terrestris* qui pullule sur substrat acide et à *Hebeloma mesophaeum* qui semble indifférent au pH ; ces deux Basidiomycètes sont particulièrement gênants, car leur action sur la croissance interfère avec celle des champignons expérimentés.

### L'inoculation avec de la terre renfermant des propagules de champignons mycorhiziens

Rappelons que cette méthode fut d'abord utilisée en trufficulture dès le milieu du siècle dernier. Depuis, elle a été étendue à de nombreuses pépinières forestières dans le monde.

Généralement, la terre n'est pas utilisée pure mais mélangée à l'ensemble du substrat de repotage ou localisée à la base de chaque plantule.

Cette méthode est à l'origine de succès obtenus dans le reboisement de certaines régions steppiques, tropicales et équatoriales. En trufficulture, elle est encore utilisée, avec plus ou moins de succès, par certains pépiniéristes producteurs de plants. La méthode est simple, fiable et d'application pratique ; elle permet d'apporter un mélange de champignons, ce qui augmente les chances d'introduire au moins un symbiote efficace. En contrepartie, elle présente de nombreux inconvénients : manipulation de grandes quantités de terre, entraînant des problèmes de manutention et de transport ; problèmes de quarantaine, lorsqu'il y a passage de frontières ; risque de mortalité des propagules, si le transport de terre est trop lent, la terre trop sèche, la température trop élevée ; risque d'introduction de parasites (et de mycorhizes indésirables, en trufficulture).

### L'inoculation avec des racines excisées préalablement mycorhizées

Cette technique dérive de la « méthode indonésienne » utilisée pour la première fois en Indonésie avec *Pinus merkusii* (Roeloffs, 1930). Au lieu d'employer un arbre mycorhizé entier pour propager l'infection, on ne se sert que de fragments de systèmes racinaires mycorhizés que l'on place au contact des plantules à inoculer (Mousain, 1971 ; Chevalier et Grente, 1973).

L'utilisation de racines excisées, comme inoculum, est une méthode fiable ; la mycorhization est très rapide. Dans le cas de champignons formant difficilement des mycorhizes à partir de cultures pures (par exemple, *Boletus edulis*, *B. aereus*), ou à croissance très lente (*Tuber magnatum*), ou encore incultivables (champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules), c'est une méthode largement utilisée. Elle présente, toutefois, quelques inconvénients : les symbiotes apportés ne sont pas toujours connus ; les risques de transport de maladies ne sont pas négligeables ; les racines excisées doivent être maintenues à une humidité et une température convenables ; la technique est inapplicable à la production de plants à grande échelle, pour des questions de rentabilité : non seulement, elle prend beaucoup de temps, mais elle exige de grosses quantités de racines ; cependant, dans le cas de *Tuber magnatum*, truffe de grande valeur commerciale, l'inoculation par racines excisées s'avère actuellement plus rentable que l'utilisation de corps fructifères.

Certaines techniques pourraient contribuer à augmenter le volume du système racinaire des plants-mères, donc la rentabilité du procédé : ce sont la culture hydroponique et la culture sous aérosol nutritif.

### **L'inoculation par spores, sporocarpes ou sclérotés.**

Encore une fois, c'est à la Truffe que revient l'honneur d'être à l'origine des premières tentatives d'inoculation d'un champignon mycorhizien ; on utilisait déjà des corps fructifères broyés au XVIII<sup>e</sup> siècle ! Depuis, le travail conjoint des chercheurs de l'Université de Turin (Fassi, Fontana, Palenzona) et de ceux de l'I.N.R.A. de Clermont-Ferrand a permis de mettre au point, à la fin des années 60, une méthode sûre de production de plants mycorhizés.

En sylviculture (comme en trufficulture), l'inoculation peut se faire par : pralinage du système racinaire des plantules avec une suspension sporale, avant repiquage ; saupoudrage des systèmes racinaires humides avec une préparation de spores sèches ; incorporation de l'inoculum au substrat de culture avant semis ou plantation ; enrobage des graines.

L'inoculation à partir de spores présente de nombreux avantages : le champignon introduit est connu ; les risques d'introduction de maladies sont réduits ; l'inoculum peut être conservé plusieurs années ; la phase de culture aseptique au laboratoire est supprimée ; on peut disposer d'inoculum en abondance, dans le cas de certains Gastéromycètes comme le Pisolithe ; enfin, la méthode est simple et relativement bon marché.

En contrepartie, les besoins en spores sont élevés (dans le cas de la Truffe, l'inoculum revient très cher ; dans le cas des champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules, la collecte des sporocarpes hypogés est difficile) ; la viabilité des spores est inconnue ; la germination des spores est difficile et aléatoire ; l'efficacité et la compétitivité des champignons inoculés sont inconnues ; les risques de contamination de l'inoculum par des microorganismes étrangers ne sont pas exclus ; enfin, le laps de temps élevé qui précède la germination des spores (parfois plusieurs semaines) augmente les risques de contamination par des champignons mycorhiziens indésirables.

### **L'inoculation à l'aide de cultures pures**

L'inoculation expérimentale par cultures pures date de 1936 (Hatch, aux U.S.A.), mais la méthode n'est devenue opérationnelle que 20 ans plus tard, grâce à Moser, en Autriche ; depuis, d'autres chercheurs ont obtenu des résultats positifs : Marx et al. (1977) aux U.S.A., Théodorou et Bowen (1970) en Australie, Le Tacon (1980) en France, Delwaulle et al. (1982) au Congo, entre autres.

En théorie, l'utilisation de cultures pures de champignons constitue la meilleure méthode d'inoculation, le principal avantage étant la connaissance du champignon introduit ; de plus, il n'y a aucun risque d'introduction de maladie.

En fait, cette méthode présente certains inconvénients : difficultés d'isolement des champignons (certains n'ont jamais pu l'être), croissance souvent lente des mycéliums sur substrat nutritif en l'absence d'hôte. La production d'inoculum prenant beaucoup de temps, les risques de contamination par des champignons saprophytes sont accrus ; souvent le champignon mycorhizien, faible compétiteur meurt dans son récipient de culture sans s'être développé ou après un timide début de développement ; par suite des pertes par contamination et mort du champignon, la production de mycélium en quantité suffisante requiert beaucoup de temps et d'espace ; il s'ensuit de gros problèmes de manutention, de stockage et de coût.

Aux U.S.A., le mycélium du Pisolithe est produit, par la Société Abbott, en fermenteur, sur un mélange de tourbe et de vermiculite imprégné de solution nutritive (Marx et al., 1982). En France, une autre technique est utilisée : le mycélium est cultivé en fermenteur, sur un milieu nutritif liquide, puis inclus dans un mélange de gel d'alginate et de silice ou d'argile, suivant un procédé développé conjointement par la Société Rhône-Poulenc et l'I.N.R.A. de Nancy. L'inoculum final est commercialisé sous forme de granulés ; il est très maniable et a un excellent potentiel infectieux (Le Tacon et al., 1983).

La production de mycélium de Truffe à grande échelle est encore irréalisable, le champignon ne se développant pas en fermenteur ; les inoculations sont donc effectuées essentiellement à partir de spores.

A côté des problèmes techniques liés à la culture proprement dite du champignon, de nombreuses inconnues rendent délicate l'utilisation de cultures pures ; ce sont essentiellement l'efficacité du champignon et son pouvoir compétitif dans le sol.

## LES FACTEURS DU SUCCÈS DE L'INOCULATION

### L'utilisation de souches appropriées

Comme le remarquent très justement Marx et ses collaborateurs, la plupart des informations relatives à l'effet des mycorhizes sur les arbres forestiers traitent des différences significatives de réponses entre plants mycorhizés et témoins non mycorhizés ; mais les chercheurs ont négligé un aspect essentiel de l'étude des mycorhizes, à savoir que « certaines espèces de champignons mycorhiziens sont significativement plus importantes pour la croissance des arbres, dans certaines conditions, que d'autres ».

Nous possédons peu d'informations sur les différences d'efficacité des diverses espèces fongiques ; s'il est bien connu qu'il existe des variations entre champignons en culture pure pour l'utilisation des composés azotés et carbonés, les besoins en substances de croissance, les exigences en température, les réactions vis-à-vis des pH, etc., les données relatives à l'efficacité de ces mêmes champignons à l'état symbiotique sont peu nombreuses.

Les différences de réponses sont fonction non seulement de l'espèce fongique, mais aussi de la race du champignon ; il existe des différences entre souches d'une même espèce ; certaines espèces ont à la fois des races mycorhizogènes et des races non mycorhizogènes ; certains champignons peuvent avoir une action favorable sans mycorhizes ; enfin certaines espèces peuvent être symbiotes facultatifs.

Les différences d'efficacité sont fonction, également, de l'espèce-hôte. Il existe une sorte de spécificité relative du champignon envers l'hôte ; la dépendance relative de l'hôte se traduit par une réponse différente à la symbiose mycorhizienne (Trappe, 1977). Selon Le Tacon (1983), en pépinière forestière, *Hebeloma cylindrosporum* (figure 3) améliore la croissance du Douglas et de l'Epicéa, mais pas celle du Pin sylvestre et du Mélèze ; avec *H. crustuliniforme* et *Pisolithus tinctorius*, c'est l'inverse ; *Laccaria laccata* (figure 4) est, par contre, actif sur les quatre essences. *B. granulatus* et *B. luteus*, symbiotes davantage spécifiques des Pins, seraient moins efficaces sur Epicéas, Douglas et autres résineux (Mikola, 1969).

A l'efficacité du champignon en pépinière doit s'ajouter un autre critère de sélection : la compétitivité du champignon vis-à-vis des champignons naturels présents dans le sol, ainsi que de son adaptabilité aux nouvelles conditions pédoclimatiques de la zone de reboisement. Un champignon mauvais compétiteur ou bon compétiteur seulement dans des conditions de milieu bien spéciales risque, à la longue, de se faire remplacer par des champignons indigènes (Chevalier et al., 1982 ; Wilhelm, 1983). *Boletus luteus* et *Boletus granulatus* sont très souples vis-à-vis du climat ; *Boletus granulatus* s'adapte aux pH alcalins. *Tuber melanosporum* ne se développe qu'en sol calcaire ; *Tuber albidum*, par contre, est capable de se développer en sol acide (Fassi, 1967). *Hebeloma cylindrosporum* est très compétitif vis-à-vis de *Thelephora terrestris* qu'il élimine complètement en pépinière, à condition toutefois que le sol soit préalablement désinfecté ; par contre, il finit par disparaître après la plantation en site normal de reboisement. *Pisolithus tinctorius*, champignon thermophile, est un piètre compétiteur dans un grand nombre de sites de reboisement en France.

Il faut donc sélectionner, autant que possible, des souches présentant une large adaptabilité aux essences hôtes et aux habitats ou, à défaut, l'associé mycorhizien spécifique d'un site de plantation donné. Il est réconfortant de constater que certains types de mycorhizes, après introduction avec leurs hôtes dans une station, sont capables de se maintenir et se développer. Ce phénomène est largement utilisé en trufficulture (Chevalier et Grente, 1978) ; on l'observe également en sylviculture (Marx et al., 1977 ; Lainez, 1981) ; selon Wilhelm (1983), ce développement a lieu même dans certains cas difficiles à prévoir, lorsque les conditions



Figure 3 : FRUCTIFICATION D'*HEBELOMA CYLINDROSPORUM* SUR DOUGLAS MYCORHIZÉ ARTIFICIELLEMENT EN CONTENEUR.



Figure 4 : FRUCTIFICATION DE *LACCARIA LACCATA* SUR DOUGLAS INOCULÉ NATURELLEMENT EN CONTENEUR.

Photos J. PIERSON - I.N.R.A.

d'une station semblent, *a priori*, moins favorables aux champignons mycorhiziens introduits. Wilhelm a classé quelques champignons mycorhiziens fréquents dans les pépinières du Nord-Est de la France suivant leur réaction à la transplantation de la manière suivante : *Cenococcum graniforme*, très compétitif ; *Scleroderma* sp. et *Tuber albidum*, compétitifs dans certaines stations seulement ; *Hebeloma* sp., colonisateur médiocre ; *Paxillus involutus*, pas du tout compétitif.

Enfin, il est absolument indispensable de tenir compte, dans le choix des souches fongiques à utiliser, de la facilité de culture du champignon : ce dernier doit avoir une bonne croissance *in vitro*, pour permettre d'obtenir de grandes quantités d'inoculum.

Le choix judicieux des symbiotes fongiques pose donc un problème délicat, par suite des variations écotypiques entre isolats ; il implique de tester un nombre considérable d'écotypes parmi des milliers d'espèces potentielles (Trappe, 1977), ce qui entraîne un travail énorme. L'idéal serait de disposer d'espèces à large spectre d'hôtes, capables de se développer dans des habitats très variés. A défaut, on choisira l'associé mycorhizien le plus approprié en fonction du futur site de reboisement.

L'utilisation de souches variées semble difficilement réalisable en conditions normales de pépinières où la destination des plants est inconnue mais, davantage plausible, dans le cas d'une production de plants en conteneurs.

La liste des symbiotes fongiques utilisables en sylviculture est encore restreinte. *Pisolithus tinctorius*, qui s'est remarquablement bien comporté dans le Sud-Est des U.S.A. n'est utilisable, en France, que dans des sites bien particuliers. *Hebeloma cylindrosporum* est efficace et compétitif en pépinière, mais il ne résiste pas à la transplantation dans les zones de reboisement du Massif Central. *Hebeloma crustuliniforme*, qui s'est

## G. CHEVALIER

révélé très efficace sur Hêtre et Chêne en pépinière sur tourbe (Lainez, 1981) ne semble que moyennement compétitif en plantation (Garbaye, 1982). *Laccaria laccata* semble être un symbiote très prometteur : il est très agressif et supporte une forte fertilisation, ce qui est particulièrement intéressant pour la culture en conteneur (Molina et Chamard, 1983). Fontana et al.(1982) préconisent *Amphinema byssoïdes* et *Lactarius deliciosus*. Il ressort de nos propres travaux que *Rhizopogon* sp., sur Douglas, ainsi que *Tuber albidum* et divers bolets, sur Pins, pourraient être des symbiotes potentiels intéressants (Chevalier et al., 1983).

Il est curieux de constater que l'inoculation en conteneur stimule rarement la croissance des plants (Marx et Barnett, 1974 ; Ruehle et Marx, 1977 ; Molina, 1979) ; elle peut même la déprimer ; l'effet dépressif varie toutefois selon l'essence forestière utilisée et est particulièrement accentué à bas niveau de fertilité (Molina, 1982). Il peut provenir de la dérivation par le champignon des sucres élaborés par l'hôte ainsi que d'un faible niveau de fertilité et du confinement du système racinaire dans un faible volume.

Dans la majorité des cas, le champignon n'a pas d'impact sur la croissance, par suite de l'action nivelante d'une fertilisation élevée. Quoiqu'il en soit, même si la croissance de la plantule est légèrement réduite, l'essentiel, pour le reboiseur, est de posséder des plants abondamment mycorhizés ; ce concept est valable en sylviculture, mais encore plus en trufficulture.

Comme le remarque justement Wilhelm, il reste un énorme travail de sélection à accomplir ; il faudra tenir compte des différences de compétitivité entre souches fongiques, mais aussi travailler davantage avec des souches isolées de corps fructifères développés dans des régénérations établies sur des sites à caractéristiques identiques à celles des sites à reboiser. Ajoutons qu'il faudra également tenir compte de la succession des espèces fongiques en fonction de l'âge des peuplements (Last et al., 1983).

### L'utilisation de techniques d'inoculation adéquates

#### • L'inoculum

Quelles que soient l'efficacité et la compétitivité du champignon, le succès de l'inoculation dépend également du pouvoir infectieux du champignon, c'est-à-dire de son aptitude à mycorhizer abondamment et rapidement la plante-hôte. De nombreux facteurs influent sur le pouvoir infectieux : la qualité de l'inoculum (forme, âge, mode de conservation), sa quantité (nombre de propagules ou quantité de mycélium), le moment de l'inoculation, la localisation de l'inoculum, la capacité de survie du champignon dans le sol ou le substrat. L'infectivité du champignon peut diminuer à la suite d'une longue période de culture ; il faut alors le rajeunir par passage sur un hôte, puis réisolement. La viabilité de l'inoculum est conditionnée par son mode de conservation ; dans le cas de spores très résistantes, comme celles de *Tuber melanosporum*, divers modes de conservation peuvent être utilisés : congélation, dessiccation, conservation à température ambiante ou au froid et en atmosphère humide ; la lyophilisation, par contre, n'a pas encore donné de résultats ; la conservation des cultures mycéliennes est beaucoup plus problématique.

La densité de l'inoculum est très importante : en deçà d'un certain seuil, la mycorhization se fait mal ; par conséquent, le coût de l'inoculum peut entrer pour une part importante dans le prix de revient des plants (cas de la Truffe) ; l'inoculation massive peut rendre inutile la désinfection du sol (Lainez, 1981). La répartition de l'inoculum dans l'ensemble du substrat s'avère souvent bénéfique ; si l'on inocule une plantule avec des spores de truffe par pralinage du système racinaire, la mycorhization est limitée aux racines de la partie supérieure ; par contre, si l'inoculum est mélangé de manière homogène au substrat de culture, la mycorhization est généralisée. Garbaye et Wilhelm (1984) observent le même phénomène avec *Hebeloma crustuliniforme*, sur tourbe fertilisée. Le lavage de l'inoculum peut être bénéfique, dans la mesure où il élimine les éléments nutritifs susceptibles de profiter aux microorganismes saprophytes. Marx et al. (1982) étudient différentes techniques de mycorhization de plants, en conteneurs, par le *Pisolithus*, constatent, au contraire, qu'il n'existe aucune relation constante entre le pouvoir infectieux du mycélium et certaines caractéristiques de l'inoculum : nombre de propagules dans le mélange tourbe-vermiculite, contamination par des microorganismes étrangers, taux de glucose résiduel, densité, humidité. On retrouve le comportement spécifique de chaque champignon.

La capacité de survie des cultures mycéliennes dans le sol étant limitée, il est nécessaire de leur fournir un microhabitat (grains de blé, gels de silice) pour leur permettre de survivre jusqu'à la production par l'hôte de racines réceptives ; il serait préférable d'inoculer au moment où le système racinaire de l'hôte devient réceptif. L'emploi de conteneurs et l'utilisation de plantules aseptiques rendent possible le choix du moment de l'inoculation et la concentration de l'inoculum autour du système racinaire ; néanmoins, ces manipulations supplémentaires risquent d'entraîner des coûts de production élevés.

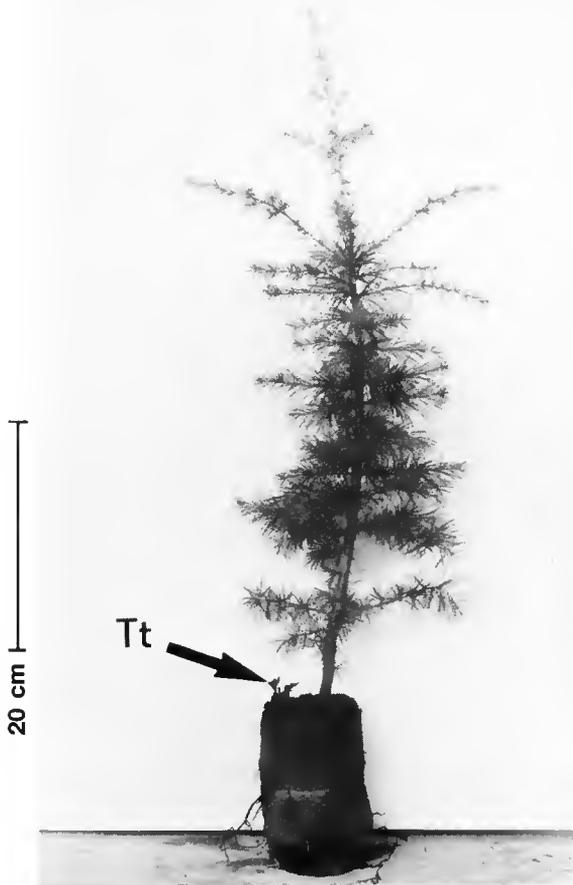
• *Le substrat*

La production de plants en conteneurs fait de plus en plus appel à des substrats « artificiels », appelés encore substrats de culture « hors sol », mélanges de tourbe, gravier, perlite, vermiculite, sable, écorces broyées. La tourbe présente de nombreux avantages (Lainez, 1982) : pH faible (3,5 à 4) ; forte porosité ; forte capacité de rétention en eau ; grande légèreté ; forte capacité d'échange ; très faible teneur en éléments minéraux, rendant possible le contrôle de la fertilité. Elle convient donc bien à la mycorhization ; malheureusement, elle devient de plus en plus chère ; aussi s'oriente-t-on vers des substrats de remplacement à base d'écorces d'arbres forestiers. Le plus connu actuellement, en France, est le substrat Melfert, mis au point par l'Association Forêt-Cellulose (Francllet, 1981) (figure 5) ; c'est un mélange d'écorces broyées de Pin maritime, de tourbe (30 % en volume), de cendre de lignite et d'engrais retard de type osmocote ; la réserve d'eau utile et la capacité d'échange de ce substrat sont toutefois plus faibles que celles de la tourbe, tandis que le rapport C/N est supérieur.

Divers auteurs ont montré que la mycorhization était parfaitement réalisable sur différents substrats de culture hors sol : tourbe (Voiry, 1980) ; vermiculite, perlite (Le Tacon, 1976 ; Chevalier et Desmas, 1977) ; écorces de pins broyées (Ruehle et Marx, 1977) ; mélanges de tourbe et d'écorces de pins broyées (Lainez, 1981) ou de tourbe et d'autres substrats (Marx et Barnett, 1974). Tous les auteurs s'accordent à dire qu'une fertilisation excessive nuit à la mycorhization. Il faut cependant être nuancé : la réaction à la fertilisation



Figure 5 : PRODUCTION À GRANDE ÉCHELLE DE RÉSINEUX EN MOTTES ROULÉES MELFERT (PÉPINIÈRES DU LUBÉRON À CHARLEVAL - BOUCHES-DU-RHÔNE). Photo J. PIERSON - I.N.R.A.



dépend de l'espèce fongique ; ainsi, avons-nous observé que le mycélium de *Rhizopogon* sp., en association avec le Douglas, colonise particulièrement bien le substrat Melfert, dans lequel il peut même fructifier ; il semble stimulé par l'osmocote dont il vient recouvrir les granules de ses filaments mycéliens. *Laccaria laccata* est très actif, même avec une fertilisation élevée ; il permet d'obtenir des plants à la fois bien mycorhizés et suffisamment développés pour être plantés (Molina et Chamard, 1982).

La fertilisation de la tourbe peut être facilement contrôlée, grâce à l'utilisation de solutions nutritives ou d'engrais retard. Les engrais retard peuvent s'avérer utiles avec des champignons sensibles à des applications répétées d'engrais liquides ; une combinaison judicieuse d'engrais retard et d'engrais liquides peut donner d'excellents résultats.

Figure 6 : FRUCTIFICATION DE *THELEPHORA TERRESTRIS* (Tt) SUR CÈDRE DE TROIS ANS EN MOTTE ROULÉE MELFERT DE 1 350 CM<sup>3</sup>.

Photo J. PIERSON - I.N.R.A.

L'utilisation de tourbe ou de mélanges tourbe-écorce broyée présente cependant un inconvénient en liaison avec la bonne aptitude de la tourbe à la mycorhization : les substrats artificiels à base de tourbe sont particulièrement réceptifs aux contaminations par *Thelephora terrestris* (le substrat Melfert y est très sensible) (figure 6). L'augmentation du pH par apport d'un amendement calcaire permet de supprimer cet inconvénient, lorsqu'il s'agit de cultiver des champignons calcicoles (Truffe).

En trufficulture, le système traditionnel de production de plants en pots, dans de la terre désinfectée (Chevalier et al., 1978), posait de nombreux problèmes liés à l'approvisionnement en substrat, à sa désinfection, à sa pauvreté en éléments minéraux (surtout en phosphore), à la manipulation des plants, enfin à la spiralisation des racines entraînant l'apparition d'un système racinaire néfaste. L'utilisation du substrat de culture Melfert, en motte roulée (brevet A.F.O.C.E.L., Francllet, 1981) a permis de remédier à ces inconvénients. Ce substrat s'était déjà révélé favorable à la mycorhization par divers Basidiomycètes mycorhiziens (Lainez, 1981 ; Chevalier et al., 1983) mais pas par la Truffe ; il a donc été nécessaire de le modifier en conséquence.

Les améliorations ont porté essentiellement sur les propriétés chimiques (pH et teneur en éléments minéraux majeurs) : pH élevé de 5 à 8 par apport d'amendements calcaires, fertilisation minérale modifiée par utilisation d'osmocote à formule et durée calculées de manière à éviter une disponibilité excessive en éléments nutritifs (Chevalier, 1984).

L'inoculation des plantules (chênes, noisetiers, pins) a été réalisée par incorporation de spores de *T. melanosporum*, sur support de vermiculite, au milieu de culture.

Les travaux ont abouti, en 1981, à la production de plants bien conformés, à la fois fortement développés et intensément mycorhizés par la Truffe (figures 7 et 8).

• *Les conditions de milieu*

Elles exercent un effet déterminant sur la mycorhization. La température est très importante ; elle est à l'origine des fluctuations saisonnières dans les populations mycorhiziennes (Fontana et al., 1982) ; de basses températures diminuent la croissance des mycéliums et la formation de

Figure 7 : NOISETIERS, CHÊNES PUBESCENTS ET CHÊNES VERTS D'UN AN ET DEMI MYCORHIZÉS PAR LA TRUFFE, EN MOTTES ROULÉES MELFERT DE 600 CM<sup>3</sup>.

Figure 8 : DÉTAIL DU SYSTÈME RACINAIRE D'UN NOISETIER MYCORHIZÉ PAR *TUBER MELANOSPORUM*, EN MOTTE ROULÉE MELFERT.



Photos J. PIERSON - I.N.R.A.



racines réceptives ; de hautes températures peuvent également être néfastes : les températures élevées de l'été 1983 ont pratiquement inhibé toute fructification de champignons mycorhiziens (sauf *Thelephora terrestris*) sous nos tunnels plastiques de Clermont-Ferrand.

L'influence de la température peut aussi expliquer les différences de comportement entre champignons mycorhiziens en serre et en pépinière à l'extérieur. Nous avons vu que Lainez attribuait le faible taux de mycorhization par *Hebeloma crustuliniforme*, en bâches à l'air libre, aux températures moyennes basses. *Hebeloma cylindrosporum* est compétitif vis-à-vis de *Thelephora terrestris*, en conditions naturelles, alors qu'en serre il semble, au contraire, stimuler l'installation de ce dernier ; il s'agit dans ce cas, d'une compétition négative (Garbaye, 1982).

Outre la température, l'humidité est très importante. La culture en serre permet un contrôle plus efficace que la culture en conditions naturelles. Les conditions d'humidité jouent, à l'égard des champignons mycorhiziens un rôle sélectif aussi prononcé que les conditions de températures. Certaines espèces ectomycorhiziennes sont particulièrement résistantes à la sécheresse (*Pisolithus tinctorius*, *Cenococcum graniforme*, *Tuber melanosporum*).

## CONCLUSIONS

A une époque où l'utilisation de conteneurs, en pépinière forestière, tend à se généraliser, il serait dangereux de faire de la sylviculture sans tenir compte de l'état mycorhizien. Si le forestier ignore ce statut, il sera contraint à utiliser de plus en plus d'engrais et de pesticides pour arriver à ses fins et contribuera ainsi pour une part importante à la dégradation du milieu naturel.

La mycorhization contrôlée du Chêne et du Noisetier par la Truffe, en conteneur, a fait ses preuves ; elle constitue, depuis 1973, le seul exemple, en France où l'utilisation de la symbiose ectomycorhizienne a dépassé le stade expérimental. Il serait souhaitable de transposer en sylviculture les principes d'inoculation qui se sont révélés efficaces en trufficulture. Cependant, pour des raisons évidentes de coût, ces techniques sont beaucoup plus difficilement adaptables aux conditions de production des pépinières forestières.

G. CHEVALIER  
Station de Pathologie Végétale  
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE  
12, avenue du Brézet  
63039 CLERMONT-FERRAND CEDEX

## BIBLIOGRAPHIE

- BALMER (W.E.). — Containerization in the Southeast. — Proceedings North American Containerized Forest Tree Seedling Symposium, Denver. — Great Plains Agricultural Council Publication 68, 1974, pp. 38-41.
- CHEVALIER (G.). — Une nouvelle méthode de production de plants mycorhizés par la Truffe : l'inoculation en motte roulée Melfert. — *Agronomie*, vol. 4, n° 2, 1984, p. 211.
- CHEVALIER (G.), COUGOUL (C.), DEMKIW (J.). — La mycorhization des résineux. Comptes rendus de l'Action incitative « Forêt paysanne en Auvergne ». — Publication Station de Pathologie Végétale de Clermont-Ferrand, 1983, 41 p.
- CHEVALIER (G.), DESMAS (C.). — Mycorhization par *Tuber melanosporum* de plants de *Quercus pubescens* en milieu fortement fertilisé. — *Annales de Phytopathologie*, vol. 9, n° 1, 1977, p. 93.
- CHEVALIER (G.), GIRAUD (M.), BARDET (M.C.). — Interaction entre les mycorhizes de *Tuber melanosporum* et celles d'autres champignons ectomycorhiziens en sols favorables à la Truffe, pp. 313-321. In : Les mycorhizes : biologie et utilisation. — I.N.R.A. Publications, 1982. (les Colloques de l'I.N.R.A. ; n° 13).

- CHEVALIER (G.), GRENTE (J.). — Propagation de la mycorhization par la Truffe à partir de racines excisées et de plantules inséminatrices. — *Annales de Phytopathologie*, vol. 5, n° 3, 1973, pp. 317-318.
- CHEVALIER (G.), GRENTE (J.). — Application pratique de la symbiose ectomycorhizienne : production à grande échelle de plants mycorhizés par la Truffe. — *Mushroom Science*, Part 2, 1978, pp. 483-505.
- DELWAULLE (J.C.), GARBAYE (J.), OKOMBI (G.). — Stimulation de la croissance initiale de *Pinus caribaea* dans une plantation du Congo par contrôle de la mycorhization. — *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 196, 1982, pp. 25-32.
- FASSI (B.). — Recherches sur les mycorhizes dans les pépinières de résineux en sols agricoles. — *Proceedings 14th I.U.F.R.O. Congress, Munich*, vol. 5, 1967, pp. 191-208.
- FASSI (B.), DE VECCHI (E.). — Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del pino strobo in vivaio. I. Descrizione di alcune forme più diffuse in Piemonte. — *Allionia*, vol. 8, 1962, pp. 133-152.
- FONTANA (A.), GIOVANNETTI (G.), SCANNERINI (S.). — Devenir de la mycorhization acquise en pépinière après passage en forêt de *Abies alba* Mill., pp. 323-327. In : Les mycorhizes : biologie et utilisation. — I.N.R.A. Publications, 1982 (les Colloques de l'I.N.R.A., n° 13).
- FRANCKET (A.). — La motte de culture « Melfert ». — *Informations-Forêt*, vol. 1, n° 165, 1981, pp. 1-15.
- GARBAYE (J.). — Quelques aspects de la compétitivité des souches ectomycorhiziennes, pp. 303-312. In : Les mycorhizes : biologie et utilisation. — I.N.R.A. Publications, 1982 (les Colloques de l'I.N.R.A. ; n° 13).
- GARBAYE (J.), WILHELM (M.E.). — Facteurs limitants et aspect dynamique de la mycorhization contrôlée de *Fagus sylvatica* par *Habelema crustuliniforme* sur tourbe fertilisée. — *Annales des Sciences Forestières*, 1984 (sous presse).
- HATCH (A.B.). — The role of mycorrhizae in afforestation. — *Journal of Forestry*, vol. 34, n° 1, 1936, pp. 22-29.
- LAINEZ (J.). — La mycorhization contrôlée du hêtre et du chêne en Lorraine. Premiers résultats en pépinière sur tourbe. Mémoire de 3<sup>e</sup> année E.N.I.T.E.F. — Champenoux : I.N.R.A.-C.N.R.F., 1981.
- LAST (F.T.), MASON (P.A.), WILSON (J.). — Fine roots and sheathing mycorrhizas : their formation, function and dynamics. — *Plant and Soil*, vol. 71, pp. 9-21.
- LE TACON (F.). — La présence de calcaire dans le sol. Influence sur le comportement de l'Epicéa commun et du Pin noir d'Autriche. Thèse de Doctorat d'Etat. — Nancy : Institut National Polytechnique de Lorraine, 1976. — 214 p.
- LE TACON (F.), VALDENNAIRE (J.M.). — La mycorhization contrôlée en pépinière. Premiers résultats obtenus à la pépinière du Fonds forestier national de Peyrat-le-Château sur Epicéa et Douglas. — *Revue forestière française*, vol. 32, n° 3, 1980, pp. 281-293.
- LE TACON (F.). — Communication personnelle, 1983.
- LE TACON (F.), JUNG (G.), MICHELOT (P.), MUGNIER (M.). — Efficacité en pépinière forestière d'un inoculum de champignon ectomycorhizien produit en fermenteur et inclus dans une matrice de polymères. — *Annales des Sciences Forestières*, vol. 40, n° 2, 1983, pp. 165-176.
- MARX (D.H.), BARNETT (J.P.). — Mycorrhizae and containerized forest tree seedlings. *Proceedings North American Containerized Forest Tree Seedling Symposium, Denver*. — *Great Plains Agricultural Council Publication 68*, 1974, pp. 85-92.
- MARX (D.H.), BRYAN (W.C.), CORDELL (C.E.). — Survival and growth of Pine seedlings with *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae after two years on reforestation sites in North Carolina and Florida. — *Forest Science*, vol. 23, n° 3, 1977, pp. 363-373.
- MARX (D.H.), RUEHLE (J.L.), KENNEY (D.S.), CORDELL (C.E.), RIFFLE (J.W.), MOLINA (R.J.), PAWUK (W.H.), NAVRATIL (S.), TINUS (R.W.), GOODWIN (O.C.). — Commercial vegetative inoculum of *Pisolithus tinctorius* and inoculation techniques for development of ectomycorrhizae on container-grown tree seedlings. — *Forest Science*, vol. 28, n° 2, 1982, pp. 373-400.
- MIKOLA (P.). — Boisement des zones nues : Techniques et valeur de l'inoculation mycorhizienne. — *Unasylva*, vol. 23, n° 1, 1969, pp. 35-47.
- MIKOLA (P.). — Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice ; pp. 383-411. In : Ectomycorrhizae : their ecology and physiology / G.C. Marks and T.T. Kozlowski ed. — New York : Academic Press, 1973.
- MOLINA (R.). — Ectomycorrhizal inoculation of containerized Douglas — fir and lodgepole pine seedlings with six isolates of *Pisolithus tinctorius*. — *Forest Science*, vol. 25, n° 4, 1979, pp. 585-590.
- MOLINA (R.). — Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. I. Consistency between isolates in effective colonization of containerized conifer seedlings. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, n° 3, 1982, pp. 469-473.
- MOLINA (R.), CHAMARD (J.). — Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. II. Effects of fertilizer forms and levels on ectomycorrhizal development and growth of container — grown Douglas — fir and ponderosa pine seedlings. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, n° 1, 1983, pp. 89-95.
- MOSER (M.). — Die Bedeutung der Mykorriza für Aufforstungen, in Hochlagen. — *Forstwissenschaft Centralblatt*, vol. 75, pp. 8-18.
- MOUSAIN (D.). — Essai d'analyse de la symbiose ectomycorhizienne chez le Pin maritime. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle. — Université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 1971.

## G. CHEVALIER

- PALENZONA (M.). — Sintesi micorrizica tra *Tuber aestivum*, *T. brumale*, *T. melanosporum*, e semenzali di *Corylus avellana*. — *Allionia*, vol. 15, 1969, pp. 121-131.
- ROELOFFS (J.W.). — Over kunstmatige Verjonging van *Pinus merkusii* Jungh. et de Vr. en *Pinus Khasya* Royle. — *Tectona*, vol. 23, 1930, pp. 874-905.
- RUEHLE (J.L.), MARX (D.H.). — Developing ectomycorrhizae on containerized pine seedlings. — *U.S.D.A. Forest Service Research Note S-E 242*, 1977, 8 p.
- THEODOROU (C.), BOWEN (G.D.). — Mycorrhizal responses of radiata pine in experiments with different fungi. — *Australian Forestry*, vol. 34, 1970, pp. 183-191.
- TINUS (W.R.), MAC DONALD (S.E.). — How to grow tree seedlings in containers in greenhouses. — *General Technical Report RM-60*, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, U.S.D.A., 1979, pp. 2-4.
- TRAPPE (J.M.). — Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. — *Annual Review of Phytopathology*, vol. 15, 1977, pp. 203-222.
- VOIRY (H.). — Les ectomycorhizes du Chêne et du Hêtre : possibilités d'application pratique. Mémoire de 3<sup>e</sup> année E.N.I.T.E.F. — Champenoux : I.N.R.A.-C.N.R.F., 1980.
- WILHELM (M-E). — Mycorhization du chêne et du hêtre : maîtrise en pépinière sur tourbe et évolution après plantation. — Mémoire de 3<sup>e</sup> année. E.N.I.T.E.F. — Champenoux : I.N.R.A.-C.N.R.F., 1983.

---

## VIENNENT DE PARAÎTRE

---

### L'ÉCOSYSTÈME FORÊT par le Professeur P. DUVIGNEAUD 160 pages ; format 15 × 21 cm ; prix : 73,00 F (frais de port en sus)

Cet ouvrage reprend la communication faite par l'auteur, Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université Libre de Bruxelles, lors du 101<sup>e</sup> Congrès de l'A.F.A.S. (Association Française pour l'Avancement des Sciences) consacré à l'Homme, la Forêt et le Bois (Nancy, 7-10 septembre 1983).

Au sommaire : Fonctionnement de l'écosystème forêt. Structures productrices. Biotope. Flux d'énergie. Le cycle du carbone. Biogéochimie forestière. Cycles biologiques et flux géochimiques. Relations entre le cycle du carbone et les autres cycles. Dynamique. Déclin de l'écosystème forestier. Problème des précipitations acides. L'aval des biomasses forestières. Amélioration génétique de l'écosystème forêt dans la biosphère.

Commande à adresser à : E.N.G.R.E.F. Service des publications 14, rue Girardet 54042 NANCY CEDEX.

---

## UNE NOUVELLE REVUE : P + A

Avec son premier numéro paru en octobre 1984 naît une nouvelle revue, se donnant pour but « de contribuer à promouvoir une politique de qualité d'aménagement de l'espace ».

Son nom : **Paysage et Aménagement** — et en abrégé : P + A.

Quatre numéros par an sont prévus. On notera, par exemple dans le numéro initial, un article : « Du Bovin à l'Epicéa, quels enjeux pour le paysage ? » par M. Bertret, Directeur départemental de l'Agriculture de la Nièvre. Prix de l'abonnement = 250 francs.

Les souscriptions sont à envoyer à : LAVOISIER Abonnements 11, rue Lavoisier 75384 PARIS CEDEX 08

---