

MYCONOVA CARAÏBES

La symbiose entre plantes cultivées et champignons

Champignons Mycorhiziens Arbusculaires

TOME 2 - CANNE À SUCRE, CACAOYER, CAFÉIER



Interreg
Caraïbes
MYCONOVA
Fonds européen de développement régional



Partenariat : Chef de file - Parc Naturel Régional de la Martinique / Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles / Institut Mycologique Européen / Exploitation Agricole Jacky Pascault / Domaine Thieubert Rhums Neisson / Centre d'Etude de Biotechnologie Industriel - Cuba

SOMMAIRE

Introduction	6
I- Canne à sucre et mycorhizes	8
Les enjeux de la mycorhization en grandes cultures.....	8
La mycorhization de la canne à sucre, dans différentes situations stationnelles de l'exploitation Neisson (Martinique) et en Guyane.....	13
Etude de la mycorhization de la canne à sucre dans l'exploitation Thieubert, du rhum Neisson (étude conduite par le laboratoire LRSV – Toulouse et Saphéline Nicholas).....	18
II- Cacaoyer et mycorhizes	28
Les mycorhizes : un atout pour l'agroforesterie.....	28
Cacaoyer et arbres d'ombrage.....	29
Les intérêts multiples des arbres d'ombrage.....	39
III- Caféier et mycorhizes	61
Hypothèses sur l'importance de la mycorhization aux différentes périodes de vie du Caféier.....	61
Importance des arbres d'ombrage pour les caféiers, notamment dans le contexte du changement climatique. Rôle des CMA et des Réseaux Mycéliens Communs associant le Caféier et les arbres d'ombrage.....	68
Etat mycorhiziens des caféiers. Le constat d'une richesse particulière en CMA dans les plantations sous ombrage.....	73
Autres fonctions des CMA pour le Caféier.....	74
Effets de la mycorhization du caféier sur la rouille causée par <i>Hemileia vastatrix</i>	80
CMA et lutte contre les nématodes <i>Meloidogyne exigua</i>	83
Synthèse : les facteurs sur lesquels intervenir pour valoriser les fonctions des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires dans les productions agroforestières. Exemple du Caféier.....	84
IV- Conclusion	87
Bibliographie	88

INTRODUCTION

Cet ouvrage fait suite au tome 1 d'une collection de trois tomes réalisée dans le cadre du programme Myconova porté par le Parc Naturel régional de Martinique et ses partenaires dans ce projet européen.

Alors que le premier tome vise à permettre aux lecteurs de comprendre les fonctions générales des champignons qui vivent en symbiose avec la très grande majorité des plantes sauvages et cultivées, ce deuxième volume s'intéresse précisément à trois productions.

La canne à sucre représente un modèle de grande culture qui s'appuie sur un ensemble de pratiques propres à une agriculture dite « conventionnelle » parce que ce modèle s'appuie notamment sur les variétés, les méthodes de travail du sol et de fertilisation qui ont été développées durant des décennies d'agriculture intensive. Ces méthodes ont été développées sans tenir compte de ces auxiliaires naturels des plantes que sont les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires (CMA). Il est ainsi particulièrement intéressant d'étudier dans un premier temps si ces champignons ont su se maintenir dans les sols et dans les systèmes racinaires des plantes malgré ces orientations techniques. Il est ensuite important de s'interroger sur les moyens de redonner aux CMA un rôle important dans un tel système agricole. En effet, l'évolution climatique justifie que l'on cherche à valoriser le rôle très important de ces champignons. Ce rôle est notamment important dans le fonctionnement hydrique des sols et dans l'absorption de l'eau au profit des plantes dans des sols qui deviennent plus secs. Par ailleurs le renchérissement des coûts des engrais et de l'énergie oblige à mieux valoriser les fonctions naturelles de ces mêmes champignons, en comprenant qu'ils sont très actifs dans les processus de structuration et de stabilisation des sols et très actifs également dans la mobilisation des éléments minéraux et azotés du sol quand ces derniers se trouvent retenus dans des formes minérales et organiques que les racines seules ne savent pas utiliser.

Les plantations de cacaoyers comme celles de caféiers représentent des productions agricoles particulièrement intéressantes car il est aujourd'hui possible de comparer les forces et les faiblesses (environnementales, économiques, sociales...) de trois conceptions différentes de ces écosystèmes cultivés.

Les plantations actuelles s'inspirent en effet de trois modèles agricoles très différents et qu'il est possible aujourd'hui d'étudier :

- des modèles inspirés de l'agriculture conventionnelle, dans lesquels la plante cible est cultivée toute seule avec la justification d'une gestion plus simple, rationnelle, permettant un travail plus rapide ;
- des modèles agroécologiques qui se traduisent par des plantations mixtes (un arbre d'ombrage éventuellement alimentaire et la culture cible) ou plus diversifiées (la production principale - cacaoyer ou caféier- des arbres fruitiers – agrumes par exemple

- et des plantes herbacées d'intérêt alimentaire, aromatique...);
- des modèles agroforestiers dans lesquels sont également valorisés des arbres typiquement forestiers. Ce dernier cas est bien caractérisé quand les cacaoyers ou les caféiers sont plantés sous couvert d'arbres forestiers préexistant de longue date à la plantation.

Les études scientifiques portant sur les champignons mycorhiziens associés aux cacaoyer et au caféier sont encore relativement peu nombreuses mais suffisamment démonstratives aujourd'hui pour nous permettre de comprendre l'importance des fonctions de ces champignons dans le contexte tropical. Comme nous le mettons en évidence dans cet ouvrage, ces fonctions vont pouvoir particulièrement s'exprimer dans un environnement dans lequel sont présents des arbres qui sont des sources naturelles de CMA mais également de litières de feuilles. Les études révèlent en effet les relations importantes des CMA avec ces litières, en rapport avec les mécanismes de minéralisation et de transfert de nutriments vers les plantes-hôtes des champignons.

Cet ouvrage s'appuie (i) sur des études bibliographiques concernant ces trois cultures, (ii) sur un travail de prélèvements de racines de l'équipe du Laboratoire de Recherches en Sciences Végétales de l'Université de Toulouse et en particulier de Saphéline Nicholas, étudiante en Master à Toulouse, (iii) sur des observations de terrain menées dans ces trois types d'écosystèmes en Martinique, observations portant sur les sols, les litières, les systèmes racinaires, les arbres d'ombrage. Ces dernières observations sont par ailleurs décrites et commentées de manière très détaillée dans le tome 3 de la collection.

I- CANNE À SUCRE ET MYCORHIZES

Les enjeux de la mycorhization en grandes cultures.

Les avantages écosystémiques des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires (CMA).

Le choix qui a été fait, dans le programme Myconova, de mettre l'accent sur les champignons mycorhiziens de la canne à sucre est un choix ambitieux. Car le sujet est complexe et encore bien peu connu au niveau scientifique. Également parce que les pratiques agricoles en grande culture sont nombreuses, répétées régulièrement et ont toutes des conséquences sur les champignons naturellement présents dans les sols.

Certains auteurs scientifiques remarquent que dans le cadre de systèmes de grandes cultures qui sont en place, il n'est pas évident de constater un effet concret des mesures d'amélioration de la mycorhization en termes de rendement à court terme. D'autres auteurs donnent à cela la raison suivante : les modes de culture pratiqués depuis des décennies en grandes cultures ont créé des conditions peu favorables à l'expression des avantages de la mycorhization. Nous détaillerons ces conditions un peu plus loin.

D'autres études enfin rappellent que les CMA apportent également des **avantages écosystémiques** très importants et que ces avantages sont en relation avec la durabilité des systèmes agricoles.

Un avantage écosystémique majeur est que les CMA contribuent fortement à **l'agrégation du sol** et ainsi à leur stabilité structurale, comme nous l'avons expliqué en détails dans le tome 1. Cette stabilité structurale est un facteur clef de la performance des agrosystèmes. En effet, un sol à faible stabilité demande plus d'opérations de travail du sol pour le restructurer mécaniquement. Il est également beaucoup plus sensible à l'action du climat [1, 2]. On découvre aujourd'hui le rôle fondamental, dans cette agrégation, des mycéliums des champignons endomycorhiziens et de la molécule que ces mycéliums produisent en grande quantité : la glomaline.

L'usage de la mécanisation et de l'énergie fossile que cette mécanisation demande a affranchi l'agriculture de devoir veiller à la stabilité structurale. Mais ce recours important à la mécanisation pose bien sûr des questions en termes de durabilité.

Un autre avantage écosystémique, particulièrement important dans les systèmes agricoles qui utilisent des fortes quantités d'engrais (ou également d'ailleurs des quantités importantes d'amendements organiques) est que les CMA jouent un rôle important dans la **réduction des pertes de nutriments**.

Les mycéliums stockent et réorganisent provisoirement eux-mêmes les nutriments, les transfèrent rapidement à leurs partenaires végétaux plantes-hôtes, stimulent enfin une microflore fongique (champignons saprotrophes) et bactérienne qui réorganise

également provisoirement les nutriments minéraux, azotés (et également carbonés en lien avec les excréta racinaires et fongiques) non immédiatement utilisés par la plante. Ces processus évitent ainsi la lixiviation des nutriments. Köhl et van der Heijden [3] ont démontré que les différentes espèces de CMA diffèrent dans leur capacité à réduire cette lixiviation des nutriments, ce qui souligne l'importance potentielle de la diversité des CMA. En fait, l'augmentation observée de la lixiviation des nutriments dans les agroécosystèmes hautement fertilisés peut s'expliquer non seulement en raison d'une plus grande teneur en nutriments du sol mais aussi en raison d'une diversité typiquement réduites des CMA et également du manque quantitatif de mycorhizes et de réseaux mycéliens externes [4]. Concernant le phosphore, élément non mobile dans le sol, les CMA préviennent la rétrogradation des ions phosphates solubles en formes insolubles. L'utilisation des nutriments par les CMA concerne les horizons de surface du sol comme les horizons plus profonds dans lesquels ces champignons sont également présents.

Concernant ces CMA des couches plus profondes, il a été démontré qu'ils pouvaient contribuer davantage à la nutrition en phosphore des plantes que les champignons de la couche arable, en cas de forte fertilisation en P et si la couche de surface est saturée en P [5].

D'une manière générale, l'utilisation des engrais a pu laisser penser que ces derniers alimentaient directement les plantes. Cette idée a été confortée par le développement de systèmes de culture hydroponiques très artificialisés. En réalité, **l'interface microbienne**, « entre plante et sol », (CMA et microflore de la mycorrhizosphère) est totalement indispensable à l'alimentation des plantes dans un sol agricole.

Adaptabilité des systèmes mycorhiziens à « l'offre du milieu ».

Des observations faites sur des agrosystèmes comme les prairies [6] montrent que les CMA améliorent la stabilité dans le temps de la productivité face à un environnement changeant. Cela indique que les systèmes mycorhiziens (un système mycorhizien = le système racinaire + l'ensemble des réseaux internes et externes des CMA) sont très adaptables à la fois aux besoins nutritionnels des deux partenaires de la symbiose et aux facteurs du biotope qui conditionnent la disponibilité des nutriments.

Mais cette capacité d'adaptation des systèmes mycorhiziens au fil des saisons et des années est moins évidente à démontrer dans le cas des systèmes de grandes cultures pour lesquels il est habituel d'ajuster les apports d'intrants aux besoins annuels des plantes.

Conversion d'un système valorisant essentiellement les engrais chimiques vers un système valorisant les CMA.

Un autre service écosystémique important à l'échelle d'un territoire et mondiale est le fait que la valorisation des CMA devrait permettre une réduction des engrais chimiques et donc des conséquences liées à cet usage : coût énergétique (1 tonne de pétrole pour fabriquer 1 tonne de nitrates), coût en transports internationaux (importations de phosphates), eutrophisation des cours d'eau, etc.).

L'amélioration de la capacité des plantes à trouver leurs nutriments minéraux et azotés grâce aux CMA (et également aux bactéries fixatrices d'azote atmosphérique) permet donc d'envisager une réduction des apports d'engrais. Cependant, on sait que la conversion depuis un système très dépendant des engrais vers un système moins dépendant suppose un temps de transition qui correspondra à une diminution provisoire de rendements.

Des mesures permettant d'améliorer le fonctionnement des CMA dans un système de grande culture pourront trouver progressivement plus d'échos du sens dans une période de transition où l'on va de toute façon devoir s'adapter techniquement et économiquement à un renchérissement et une raréfaction des engrais.

Biofortification des plantes.

Un autre aspect est la qualité des produits. Les CMA améliorent la « biofortification » des plantes vis à vis des agents pathogènes et ont un rôle dans l'amélioration de la faculté de conservation des organes récoltés [7].

Quelques facteurs généraux qui empêchent la pleine expression des fonctions des CMA dans les agrosystèmes.

Une difficulté à démontrer l'importance des CMA dans les systèmes de cultures actuels vient du fait que ces derniers reposent sur un ensemble de pratiques agronomiques qui ont été conçues et mises en place depuis des décennies sans tenir compte des CMA [8] :

a) Les **variétés** ont été **sélectionnées dans des conditions peu favorables aux CMA** : parcelles d'amélioration variétales bien fertilisées, irriguées éventuellement pour maintenir une teneur en eau « confortable » pour la plante, traitements phytosanitaires, localisation des parcelles favorisant un bon climat... Ainsi, il a été sélectionné des variétés ayant perdu une part de leur réceptivité aux CMA et de leur caractère **mycotrophe**.

b) Un autre facteur qui pénalise fortement l'expression des fonctions des CMA est la **richesse générale des sols cultivés en phosphore**, comparée aux sols non cultivés. (L'effet favorable des CMA sur la nutrition phosphatée étant en revanche très évident dans des sols très pauvre en phosphore).

c) Un troisième facteur est le **travail du sol**, dans la mesure où celui-ci concerne une profondeur de sol conséquente et que cette action mécaniques sur le sol est répétée très régulièrement. Les communautés de CMA situées dans les horizons de surface du sol (horizons colonisés par les racines superficielles denses, bien aérés par le travail du sol et par l'activité racinaire, fertilisés...) sont différentes des communautés situés plus profondément. Le retournement du sol (un labour à 30 cm peut déjà être considéré comme tel...) est préjudiciable à ces communautés plus profondes puisque les champignons de ces horizons ne peuvent survivre en surface. Par ailleurs, un travail même superficiel (descendant par exemple au-delà des dix premiers centimètres) détruit une partie des réseaux mycéliens.

Cependant, l'agriculteur peut être dans la nécessité de pratiquer un travail profond pour remédier à un problème de structure du sol, comme une semelle de labour qui empêche un accès des racines aux horizons profonds.

La résolution de ce dilemme (travailler profondément les sols pour permettre l'accès des racines aux horizons profonds versus ne pas travailler les sols en profondeur pour ne pas détruire les CMA spécifiques de ces horizons profonds !) peut sans doute se résoudre à court terme avec un sous-solage qui ne brasse pas le sol.

L'association avec des plantes dont les pivots peuvent briser la semelle de labour représente également une autre solution.

A plus long terme, la mise en œuvre d'un itinéraire de travail simplifié pourra permettre une meilleure préservation des réseaux mycéliens des CMA, sachant cependant que plusieurs années de transition sont nécessaires pour aboutir à un sol bien structuré en profondeur... Les sept années en moyenne qui sont nécessaires auront permis une restructuration du sol sous l'action des agents naturels du sol : systèmes racinaires, faune du sol et microflore dont les CMA qui ont une action importante sur la structure du sol.

d) Un quatrième facteur est la **perte de la biodiversité au sein de la communauté de CMA**, dans les sols cultivés, comparée à celle qui peut être présente dans un sol voisin non cultivé ou en prairie permanente. Certains génotypes de CMA ayant des caractères fonctionnels (ou « traits » fonctionnels) intéressants sont sélectivement perdus après des années de pratiques agricoles [9]. Cette « sélection » vient du fait que ces champignons aux caractères intéressants en milieu naturel (comme celui d'avoir une forte capacité à solubiliser du phosphore à partir d'une source minérale non accessible directement par les plantes) ne sont pas utiles en sols agricoles fertilisés. Les champignons porteurs de ce caractère ne sont dès lors plus favorisés sélectivement par rapport aux autres.

Dans des conditions de sol assez riche en phosphore, avec une variété sélectionnée dans les normes décrite ci-dessus et la biodiversité en CMA ayant été réduite, une pratique sensée apporter un avantage conséquent, comme l'introduction d'une fabacée très mycotrophe comme la crotalaire pourra n'avoir qu'une portée limitée.

Conclusion sur ces enjeux

L'intérêt accru pour le sujet des CMA s'inscrit dans une réflexion plus large sur la nécessité d'orienter les systèmes agricoles vers des systèmes plus durables, plus résilients, tirant mieux partie des potentialités de la biodiversité naturelle des sols.

Pour être pleinement efficaces, les solutions techniques imaginées pour valoriser les CMA ne peuvent pas être isolées de l'ensemble des solutions qui sont nécessaires pour convertir les systèmes agricoles intensifs : solutions de travail simplifié, changement de mode de fertilisation, choix variétaux, associations végétales...

Cette idée de changer de paradigme agricole est largement débattue aujourd'hui dans la vaste littérature sur l'agroécologie. Du fait de l'importance fonctionnelle des CMA et par le fait qu'ils ont une place très particulière « entre la plante et le sol », une réflexion approfondie sur les fonctions de ces champignons se révèle être un levier particulièrement intéressant pour raisonner les moyens pratiques d'une conversion vers l'agroécologie.

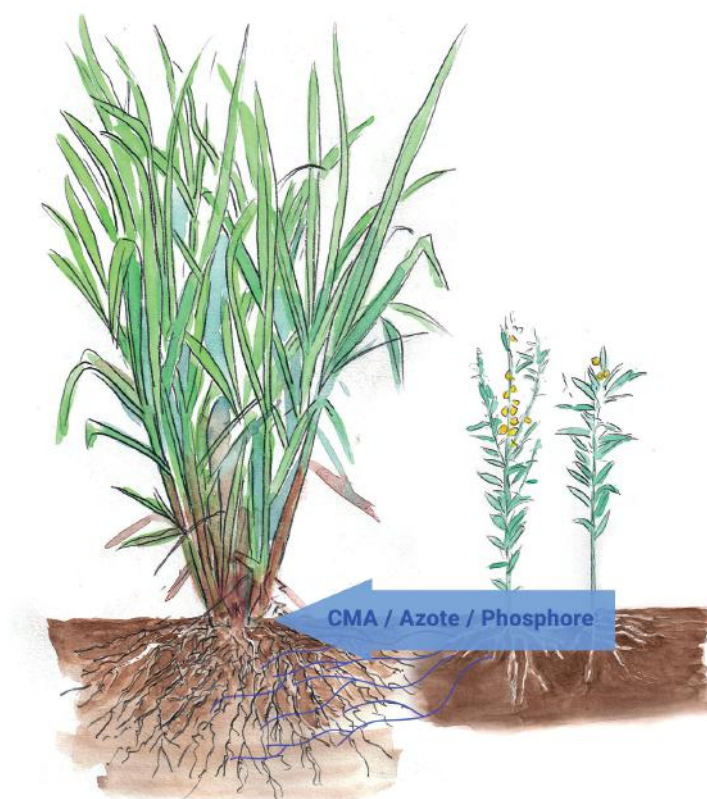
La mycorhization de la canne à sucre, dans différentes situations stationnelles de l'exploitation Neisson (Martinique) et en Guyane.

Introduction : La place des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires CMA) dans une perspective de transition vers une culture agroécologique de la canne à sucre.

Une meilleure valorisation des fonctions des CMA est une des solutions qui peut contribuer à concevoir des systèmes de production « agroécologiques ». L'agroécologie se définit comme un ensemble de pratiques visant à une valorisation optimale des facteurs naturels de la productivité des écosystèmes agricoles. Les CMA représentent un facteur naturel essentiel de productivité.

Des pratiques qui conduiront à optimiser la présence et le fonctionnement de ces champignons seront ainsi un point clef des modèles agroécologiques.

Parallèlement, la présence de plantes de la famille des fabacées (= légumineuses) dans les systèmes de culture (soit en association, soit en rotation) permet une fixation de l'azote atmosphérique et ainsi une « production naturelle » d'ions azotés disponibles pour les plantes, en complément ou en remplacement des ions azotés apportés par les engrais de synthèse. Les plantes de cette famille sont également intéressantes car bien mycorhizées par les CMA. Elles favorisent ainsi la fonction des champignons mycorhiziens qui est de solubiliser des formes insolubles de phosphore. Les ions phosphates mobilisés seront transférés par les mycéliums d'une part vers la plante-hôte initiale (la fabacée) mais également vers des plantes voisines grâce à des réseaux mycéliens reliant les plantes entre elles



Un autre exemple de pratique agroécologique est de favoriser le travail naturel des plantes et des autres organismes vivants de l'écosystème pour restructurer les sols après les tassements dus aux récoltes et à certains travaux. Des plantes de services ayant un système racinaire pivotant peuvent être choisies à cet effet.



Schéma : La Crotalaire plus âgée possède un pivot relativement puissant qui peut aider à restructurer le sol sous la couche travaillée. Cependant ce pivot ne pourra traverser une semelle de labour trop importante, dans ce dernier cas il faudrait associer la Crotalaire avec une deuxième espèce plus efficace. Dans la loupe : représentation des nodosités (cf Tome 1).

Le rôle effectif des champignons mycorhiziens dans l'amélioration de la nutrition de la canne à sucre.

Quelques études confirment bien aujourd'hui le rôle favorable des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires sur la nutrition phosphatée de la canne à sucre.

Une expérience australienne [10] met ainsi en évidence une augmentation de 14 à 25 % de la biomasse de jeunes cannes à sucres (cultivées en pots) et une concentration en Phosphore supérieure de 77 % chez des plantes mycorhizées, comparées aux plantes témoins non mycorhizées.

Un point très important à prendre en compte est que le plus souvent, cet effet positif des CMA dans la nutrition phosphatée n'est observé qu'en l'absence de fertilisation chimique phosphatée. Cela explique souvent les effets limités des expérimentations qui sont conduites pour valoriser les CMA en grandes cultures. Dans cette étude australienne, l'effet positif n'est par exemple pas observé après apport d'une dose faible de 50 Kg de P205/ha.

Une première conclusion est qu'il existe une relation négative entre la richesse en phosphore du sol et la colonisation par les CMA, ce qui a été vérifié chez d'autres plantes cultivées.

Mais une deuxième conclusion est que les CMA améliorent la croissance des cannes lorsque l'accès au Phosphore est limité.

Si un exploitant agricole souhaite envisager une conversion de son système conventionnel de culture vers un système qui valorise les fonctions des CMA, deux questions peuvent se poser concernant le phosphore. Le fait d'avoir durant des années apporté des quantités importantes d'engrais phosphatés a-t-il rendu le sol trop riche en phosphore pour qu'il puisse permettre une présence et un fonctionnement significatifs des CMA ? Dans une période de conversion, est-il possible d'allier une démarche de valorisation des CMA (en particulier par l'utilisation des crotalaires en inter-rangs) et une fertilisation chimique modérée en phosphore ?

Répondre à ces deux questions n'est pas simple car les études sont assez contradictoires à ce propos. Si de nombreuses études portant sur diverses cultures (grandes cultures, maraichage...) indiquent que la richesse en phosphore d'un sol ou que les apports d'engrais sont incompatibles avec une bonne expression des CMA, des études menées sur d'autres cultures suggèrent que l'impact de l'état du P du sol sur la colonisation des MA varie entre les genres de CMA [11]. Il est donc possible que tous les champignons mycorhiziens associés à la canne à sucre ne soient pas inhibés par des niveaux plus élevés de phosphore dans le sol. Des études récentes sur le caféier, détaillées en fin d'ouvrage, montrent par ailleurs que cela peut dépendre de la présence d'une litière en surface des sols qui stimule fortement la présence et l'activité des CMA même en conditions de fertilisation chimique. Ces études sur le caféier suggèrent que cette litière devrait présenter des caractéristiques bien adaptées. Le rapport C/N devrait en particulier être assez bas pour permettre une minéralisation rapide.



Photo : litière formée par les résidus de Canne à sucre. En s'inspirant de ce qui se passe en forêt (cf. le chapitre sur le Caféier), une piste intéressante serait de rechercher une plante de couvert qui favorise une litière intéressante pour les CMA et qui compléterait l'action de la Crotalaire.

Le rôle des CMA dans l'augmentation de la photosynthèse de la canne à sucre et dans la résistance aux pathogènes.

Une étude [12] a comparé des cannes à sucre ayant un pourcentage de mycorhization faible et des plantes ayant un taux de mycorhization élevé, en s'intéressant à la relation entre éléments chimiques du sol et éléments chimiques des feuilles des plantes.

Analyses :

- Soixante et onze échantillons de sol et de feuilles prélevés dans une zone de 4000 m² et analysés pour les principaux éléments nutritifs. Relations entre facteurs pédologiques et foliaires déterminées ensuite à l'aide d'une analyse multivariée.
- Pourcentage de mycorhization déterminé sur les plantes dont les feuilles ont été analysées.

Les résultats obtenus avec des plantes à haut pourcentage de mycorhization ont montré une meilleure nutrition en calcium, en azote, en magnésium. Le calcium existe dans la lamelle moyenne sous forme de pectate de calcium qui contribue à la résistance aux infections fongiques. L'azote et le Magnésium sont nécessaires à la photosynthèse. Un autre critère apporte également un avantage : une plus grande richesse en sodium. Le sodium peut en effet améliorer la régulation stomatique dans des conditions de limitation de l'eau.

Ces résultats indiquent ainsi que la colonisation par les CMA peut jouer un rôle dans la physiologie des plantes en termes de résistance aux pathogènes bactériens et fongiques, l'augmentation des taux de photosynthèse et l'amélioration de la régulation stomatique dans des conditions de stress hydrique.

Absorption de l'azote.

Historiquement, les CMA étaient supposés n'avoir qu'un rôle limité dans l'absorption de l'azote (N) par les plantes. Des recherches plus récentes suggèrent que les CMA peuvent capturer et transférer l'azote de sources organiques et inorganiques [16]. Le mécanisme de transfert de l'azote aux racines par la voie mycorhizienne a été établi, mais l'apport total de N aux plantes par les CMA n'a pas été déterminé. Par ailleurs, il est démontré dans des études sur la culture de la tomate que la présence de champignons réduit de manière significative les pertes de nitrates par lixiviation [17].

Les effets des CMA sur la voie d'absorption de l'azote dans les plantes et la régulation de l'absorption de l'azote par les champignons représentent des points à élucider dans la plupart des modèles d'agrosystèmes. Cependant des études récentes menées sur des agrosystèmes particuliers, comme les cultures de caféiers, apportent des éclairages importants.

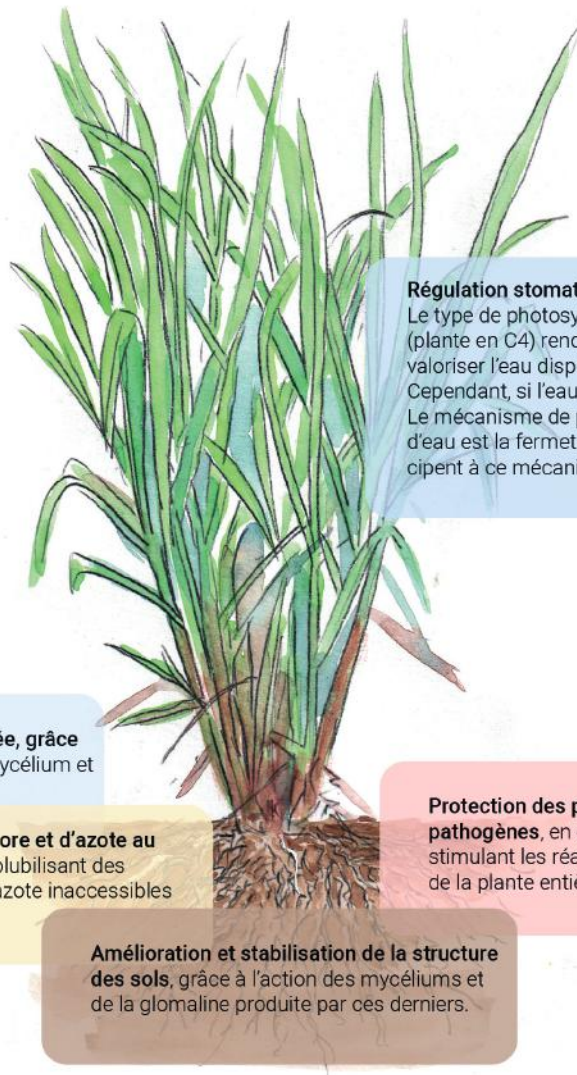


Schéma : les fonctions des CMA, au profit de la plante cultivée

Relations entre les pratiques agricoles en culture de canne à sucre et la mycorrhization.

Plusieurs études [13, 14, 15] montrent que le niveau de mycorrhization est affecté négativement par :

- le travail du sol qui détruit provisoirement une partie des réseaux mycéliens,
- les tassements lors des récoltes,
- une fertilisation phosphatée importante,
- le choix de certaines variétés moins réceptives aux CMA.

Il peut au contraire être favorisé par une diversification des cultures ou la présence de plantes de services qui montrent une forte réceptivité aux CMA, comme les crotalaires.

Cependant, ces impacts des différentes pratiques sont encore mal connus.

Etude de la mycorhization de la canne à sucre dans l'exploitation Thieubert, du rhum Neisson (étude conduite par le laboratoire LRSV – Toulouse et Saphéline Nicholas)

Cette exploitation présente deux intérêts particuliers : celui de valoriser la crotalaire comme précédent cultural ou en inter-rang et celui d'avoir une partie des parcelles conduites en agriculture biologique.

L'objectif de l'étude sur la canne à sucre était d'obtenir de premiers résultats en Martinique sur la mycorhization de la canne à sucre. Un deuxième objectif était d'analyser l'impact des pratiques culturales en comparant sur cette exploitation les parcelles en agriculture biologiques et celles en agriculture conventionnelle.

Les observations ont porté d'une part sur les valeurs quantitatives caractérisant la présence des CMA : densité de spores dans les sols et taux de mycorhization des racines. Ces observations ont été complétées par une analyse moléculaire destinée à étudier la diversité des CMA associés à cette espèce végétale, dans le contexte martiniquais. La diversité des CMA associés à ces espèces n'avait en effet jamais été décrite en Martinique.

Afin d'identifier les espèces présentes, une analyse moléculaire par séquençages haut débit Illumina Mi-Seq a été effectuée avec les séquences d'ADN ribosomiques (ADNr) : les espaceurs internes transcrits (ITS) ou "Internal Transcribed Spacer" en anglais. Les ITS sont assez variables pour pouvoir réaliser des identifications au niveau spécifique (Schoch et al., 2012).

L'hypothèse de départ était que l'étude montrerait probablement une plus grande abondance et diversité de Champignons Mycorhiziens Arbusculaires dans les sites avec une pratique agricole biologique et une différence dans la composition des communautés de champignons en fonction de la zone d'échantillonnage due aux caractéristiques du sol concernant les cultures de canne à sucre. Nous verrons que ces différences n'apparaissent pas de manière significative et nous essaierons d'en comprendre les raisons.

Au-delà de l'intérêt des résultats de cette étude, la présentation assez détaillée de la méthode utilisée présente à nos yeux l'intérêt de montrer au lecteur à la fois la faisabilité d'une étude des CMA dans les systèmes de grandes cultures de Martinique mais également les moyens scientifiques qui sont demandés pour de telles études.

Remarque : les CMA associés à d'autres plantes cultivées, comme la banane et l'ananas, sont étudiés par le CIRAD - Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage des racines et du sol de surface (0 à 15 cm) se fait dans 5 carrés de sol d'environ 1 m² placés à au moins 10 m du bord de la parcelle et à distance optimale des autres carrés, soit au centre de la zone et au centre de chacun de ses carrés (Figure 2). Dans ces conditions, ils sont espacés de 20, 50 ou 100 mètres selon la taille de la parcelle. Les deux premiers échantillons de canne à sucre de chaque carrés sont supprimés pour éviter les contaminations provenant du carré précédent. Le triplicat restant est mélangé. Les coordonnées GPS des carrés sont référencées (longitude, latitude, altitude).

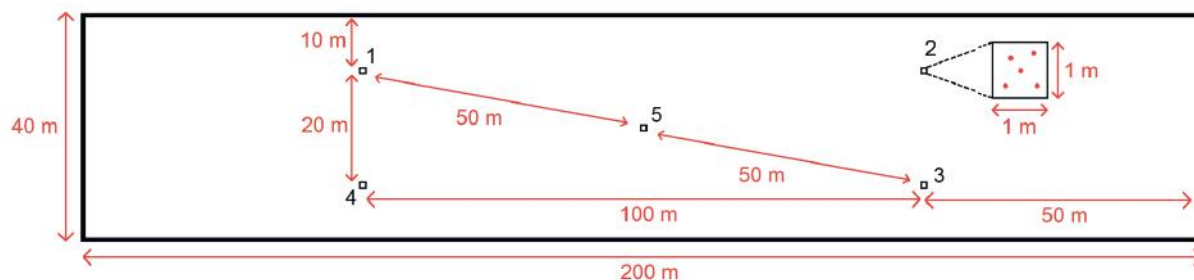


Figure : méthode d'échantillonnage d'une parcelle de canne à sucre.

Quatre-vingt-quatre prélèvements de racines et de sols ont été réalisés dans deux communes de la Martinique situées au Nord-Ouest : Le Carbet et Saint-Pierre.





	Le Carbet								Saint - Pierre	
Sites	Godinot				Courbaril		Thieubert		La Rochetière	
Age	2 ans	2 ans	2 ans	3 mois	2 ans	5 ans	2 ans	3 ans	4 mois	3 ans
Type de production	CONV	CONV	CONV	CONV	CONV	CONV	BIO 2013	BIO 2017	CONV	CONV
Variété	B69	B69	Crotalaire	Canne créole	B69	B69	B59	B59	Canne écrasée + Crotalaire + Sesbania	B 69
Pratiques culturales	Labour NPK	Labour Crotalaire cultivée NPK	Labour Chaulage	Labour Chaulage	Labour Herbicide NPK	Labour Herbicide NPK	Labour Humus NPK bio	Labour Humus NPK bio	Labour 2020 = Chaulage Herbicides NPK	Labour 2021 = Herbicide NPK
Remarques							Cannes coupées le 03/03 et échantillonnées le 15/03			

CAS= canne à sucre; CRO= crotalaire; CONV= pratiques agricoles conventionnelles, BIO= pratiques agricoles biologiques.

Figure : tableau récapitulatif des parcelles de Canne à sucre et Crotalaire échantillonnées.

Protocole d'observation

Densité de spores dans le sol

Les spores présents dans le sol ont été extraites selon la méthode du tamisage humide (Gederman & Nicolson, 1963) suivie d'une décantation par densité avec du saccharose. Quatre échantillons de sol par parcelle ont été utilisés. Les échantillons de sol ont tout d'abord été séchés à l'air ambiant et homogénéisés. Les spores sont isolées en déposant 40 g de sol séché sur un tamis de 630 µm sous lequel se trouvent respectivement des tamis de 300 µm, 180 µm et 45 µm. La terre contenue dans le premier tamis est rincée avec de l'eau froide puis retirée avant de rincer le second tamis. La terre restée dans les tamis 180 et 45 µm a été transvasée dans un bûcher de 2 L rempli d'eau. Un vortex a été créé afin de mettre en suspension les spores et la matière organique/minérale légère. La suspension est versée sur le tamis de 45 µm. Le contenu du tamis est versé dans un bûcher de 200 ml avec de l'eau afin d'avoir un volume de 40 ml max. On laisse décanter.

20 ml du contenu de bûcher sont ensuite mis dans 2 tubes falcons de 50 ml. A l'aide d'une seringue, 20 ml de saccharose à 40% sont délicatement ajoutés dans le fond de chaque tube. Les spores et hyphes remontent à l'interface eau - saccharose et sont récupérées avec une pipette alors que les débris les plus gros restent dans la phase inférieure du saccharose par densité. Les spores prélevées sont diluées dans 2 L d'eau puis récupérées dans un tamis de 45µM avant d'être transvasées dans un tube falcon à l'aide d'eau. Les échantillons sont conservés à 4°C.



Tamis de 300 µm, 180 µm et 45 µm (haut en bas). 40 g de sol sur le premier tamis

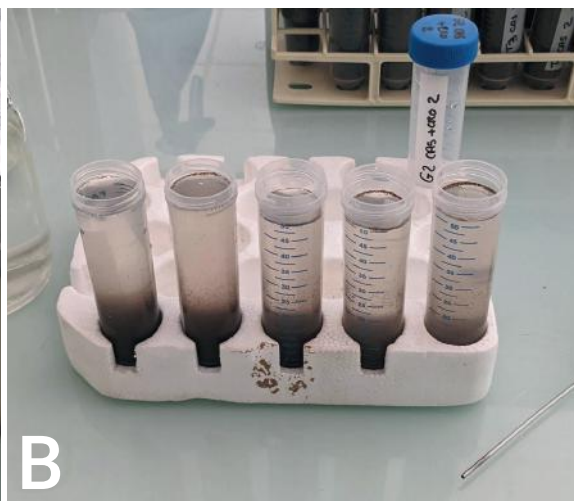


Les contenus des autres tamis sont transférés dans un bûcher

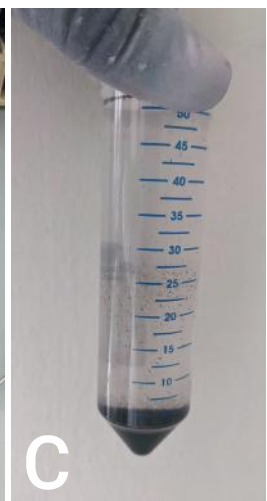
Le bûcher est rempli d'eau et un vortex est cr  e afin de mettre en suspension les spores et laisser les min  raux et mati  res organiques dans le fond (**photo a**).



A



B

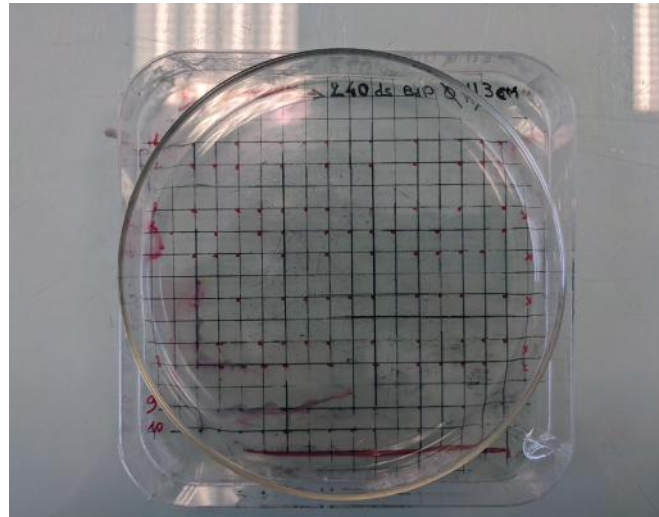


C

La suspension est filtr  e dans un tamis de 45 µm, et le filtrat est transvas   dans des falcon. Du saccharose est ajout   dans le fond du falcon (**photos b et c**)

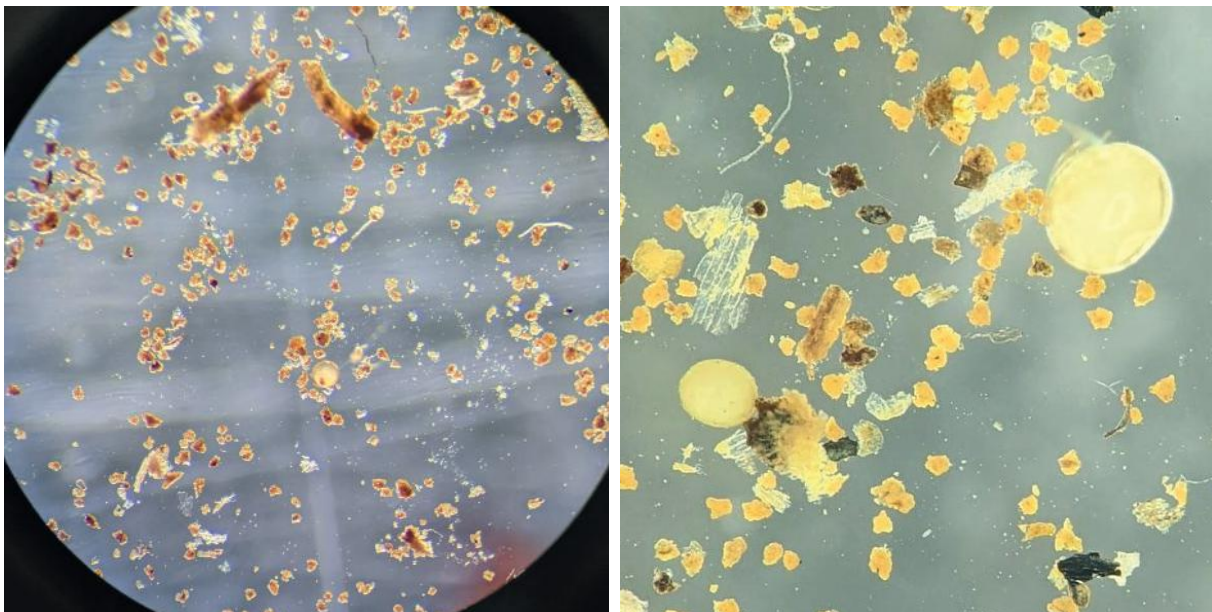
Les spores et hyphes sont situés à l'interface eau-saccharose et sont récupérées avec une pipette alors que les débris les plus gros restent dans la phase inférieure du saccharose par densité.

La **densité de spore** a été quantifiée à la loupe binoculaire au grossissement X25 ou plus si nécessaire. Pour ce faire, les spores extraites ont été déposées sur une boîte pétri ronde elle-même reposant sur une boîte de pétri carrée et quadrillée de 242 carreaux de 0.5 cm. 50 carreaux répartis de façon homogène ont été utilisés pour compter les spores (**photo ci-dessous**).



Une moyenne a ensuite été calculée selon la formule suivante : $(\text{nombre de carreaux dans la boîte de pétri} \times \text{Nombre de spores comptés dans 50 carreaux}) / 50 \text{ carreaux} / 40 \text{ g de sol}$.

Les spores extraits sont déposés dans une boîte de pétri quadrillée afin quantifier la densité de spores dans le sol.



Photos : observation de spores et débris de minéraux sous loupe binoculaire (X50). Les spores sont des structures rondes de différentes tailles et couleurs.

Taux de mycorhization

Pour quantifier les champignons arbusculaires présents dans les racines, le taux de mycorhization a été évalué. Afin de trouver le bon protocole de décoloration des racines, des essais ont été effectués au préalable avec des racines prélevées au Jardin Botanique Henri Gaussen de Toulouse.

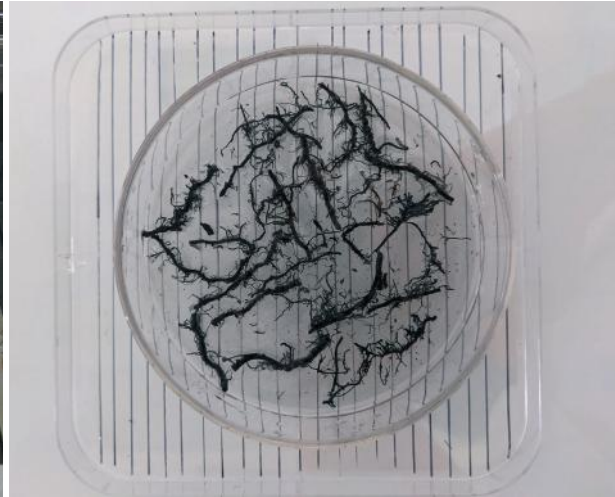
Trois échantillons de racines par parcelle ont été utilisés. Les racines ont été lavées à l'eau afin d'éliminer toute trace de terre. Une fois parfaitement propres, elles sont découpées en tronçons de 1cm, placées dans des cassettes à grilles et conservées dans de l'eau et de l'éthanol à 70°. Les racines sont blanchies dans du KOH à 10%, au bain-marie à environ 90-95°C, pendant un temps variable selon la grosseur et surtout la coloration initiale des racines. Étant très colorées voir ligneuses pour le Cacaoyer, une étape de décoloration a été ajoutée. Elle consiste à laisser tremper les racines dans de l'H2O2 (Philips & Haymans, 1970) à 3% ou 35% (Tableau 3). Les racines ont été rincées avant d'être colorées avec une solution contenant de l'encre à 5% (Shaeffer, noir de jais, Le Palais du Stylo) diluée dans de l'acide acétique 95% (ou vinaigre d'alcool) pendant 10 min. Enfin les racines étaient rincées à l'eau afin d'enlever le colorant excédantaire.

Espèces	Temps de décoloration	
	KOH 10%	H2O2
<i>Saccharum sp.</i>	1 h	30 min à 3%
<i>Theobroma cacao L.</i>	3 h	2 jours à 35%
<i>Crotalaria sp.</i>	10 min	Non nécessaire

Tableau : protocole de décoloration des racines échantillonnées.



Photos : racines lavées et découpées en tronçons de 1 cm



Photos : décoloration des racines dans du KOH à 10% (gauche) et colorations dans le l'encre (droite) au bain-marie à environ 90-95°C.

Le taux de mycorhization est évalué selon la méthode des intersections de grilles. Pour ce faire, les racines colorées ont été disposées dans une boîte de pétri contenant des lignes parallèles espacées de 0,5 cm. Les racines ont été observées sous une loupe binoculaire au grossissement X25 au minimum . A chaque intersection d'une racine (minimum 300) avec une ligne la présence ou l'absence de structures fongiques a été évaluée. Le taux de mycorhization a ensuite été calculée avec la formule suivante : % mycorhization = (Nombre intersection racinaires mycorhizés / Nombre d'intersection des racines) X 100.



Photo : exemple d'observation à la loupe binoculaire (X50) de champignons arbusculaires colorés en bleu dans des racines de cannes à sucre.

Résultats

Les densités de spores dans le sol ne diffèrent pas réellement selon les parcelles, d'un point de vue statistique. Dans le graphique suivant, les traits noirs correspondent aux valeurs médianes des résultats de comptages qui ont été effectués sur 5 échantillons par parcelle. Les rectangles traduisent les écarts de valeurs entre les 5 échantillons. Les densités de spores observées sont assez conformes aux valeurs données dans la littérature scientifique pour ce type de grandes cultures

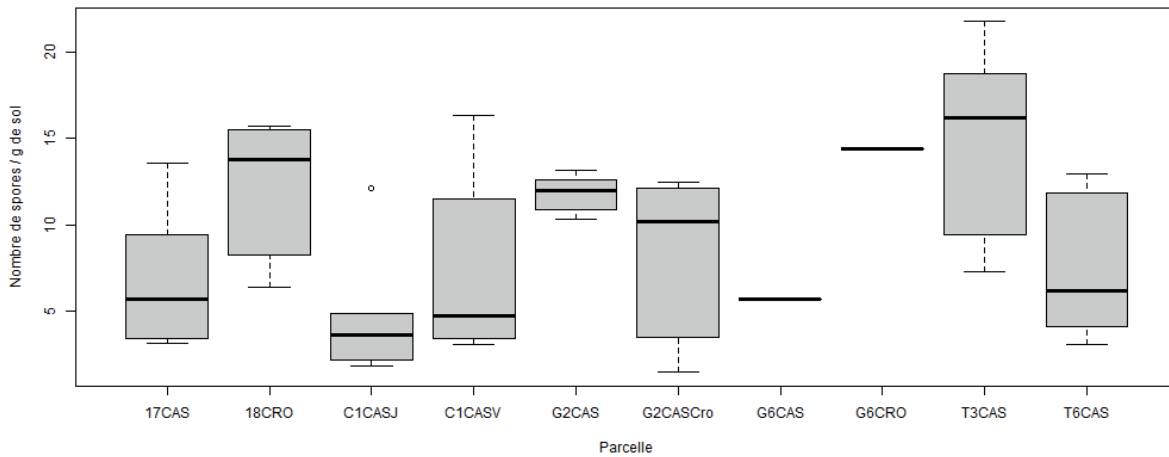


Figure : Densité de spores dans les parcelles de Canne à sucre des différents sites étudiés. Le trait noir représente la valeur médiane, le rectangle représente la dispersion des valeurs.

En revanche, les **taux de mycorhization** sont significativement différents, plus élevés dans le cas des parcelles cultivées avec la Crotalaire. Pour la Canne, ils ne sont pas différents entre parcelles conduites en bio et parcelles conduites de manière conventionnelle.

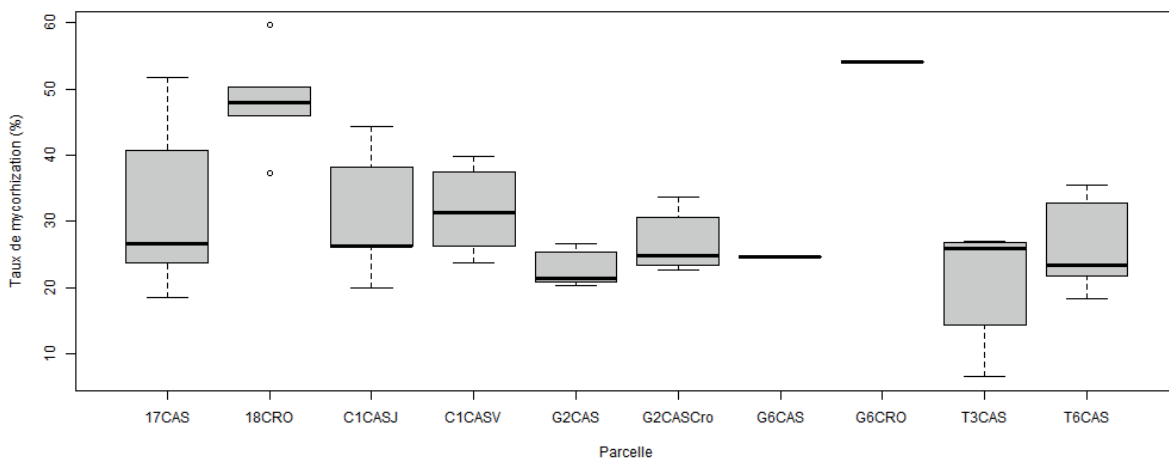


Figure : Taux de mycorhization dans les parcelles de canne à sucre des différents sites étudiés.

Nous pouvons proposer comme hypothèses :

- Que la Crotalaire amène bien un taux de mycorhization plus élevé chez la Canne.
- Que la conduite en bio n'amène pas d'amélioration significative de la mycorhization du fait que les parcelles conventionnelles et bio sont également labourées. Il a été montré sur d'autres cultures, comme le maïs, que le labour était une pratique nettement défavorable à la mycorhization en détruisant les réseaux mycéliens extra-radiculaires.

Comparaison des parcelles conduites en mode conventionnel ou en agriculture bio.

En comparant globalement les échantillons issus des parcelles conduites en agriculture conventionnelle et celles conduites en agriculture biologique, nous pouvons vérifier qu'il n'y a pas de différence significative entre celles-ci, que ce soit en termes de densités de spores ou en termes de taux de mycorhization.

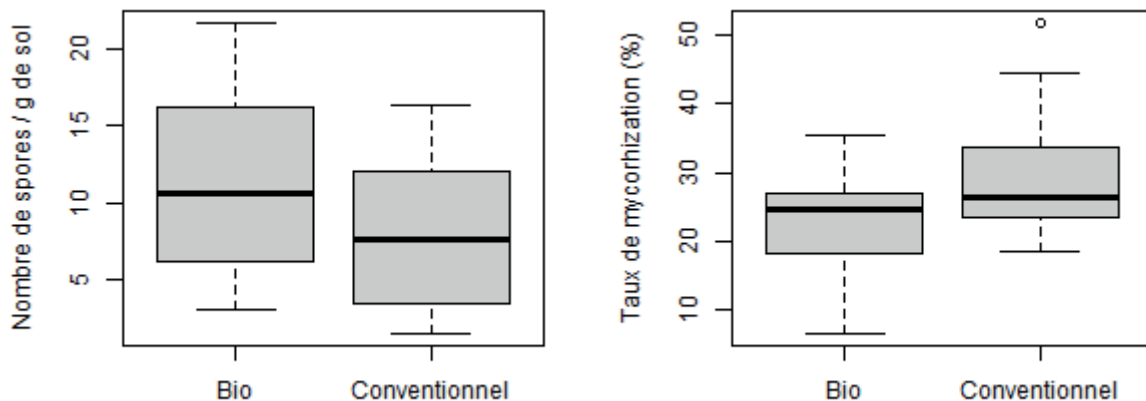


Figure : densité de spores et taux de mycorhization des parcelles de canne à sucre selon les pratiques agricoles.

Nombres d'échantillons n= 10 pour les parcelles avec des pratiques biologiques et 26 pour les parcelles conduites avec des pratiques conventionnelles.

Diversité des espèces de champignons.

Les trois genres de Gloméromycètes identifiés par l'analyse moléculaire sont *Rhizophagus*, *Glomus* et *Acaulospora*. De nombreux ascomycètes et basidiomycètes sont par ailleurs présents sur les échantillons. Les pratiques agricoles n'ont aucun effet sur la diversité de champignons retrouvés entre les parcelles biologiques et conventionnelles.

Conclusion.

Cette première étude confirme l'intérêt potentiel de l'utilisation de la Crotalaire pour favoriser la présence des CMA. Le fait qu'il n'y ait pas de différence significative en fonction des modes de conduite, conventionnel ou biologique, suggère que la pratique du labour peut annuler les effets positifs qui devraient être amenés par la conduite en biologie, notamment avec la réduction des apports d'engrais.

II- CACAOYER ET MYCORHIZES.

Les mycorhizes : un atout pour l'agroforesterie.

La question de la mycorhization se pose particulièrement dans le contexte de l'agroforesterie ou des plantations sous couvert forestier. En effet, il est bien reconnu aujourd'hui que les arbres d'espèces différentes vont développer des réseaux mycéliens communs.

Les arbres d'ombrage, importants par ailleurs pour la régulation du microclimat, en particulier dans la perspective du changement climatique, vont jouer un rôle également très important dans le fonctionnement de ce système mycorhizien global. Ils peuvent être des sources d'inoculum de champignons mycorhiziens pour les jeunes plants qui vont être installés à leur voisinage. Une fois les relations mycéliennes établies entre les cacaoyers et les arbres voisins, des échanges de flux de produits de photosynthèse, de nutriments minéraux et azotés et d'eau vont pouvoir avoir lieu entre les arbres. Dans le cas d'associations végétales qui ont traditionnellement montré leur bon fonctionnement (exemple des cacaoyers associés aux Pois doux – *Inga vera*, *Inga ingoides*, *Inga laurina*... - par exemple), il est justifié de faire l'hypothèse que les échanges nutritionnels qui s'opèrent sont bénéfiques pour les différentes espèces. Un aspect aujourd'hui connu de ces échanges nutritionnels est la fourniture d'azote par un arbre d'ombrage à la plante cultivée avec laquelle il a établi une relation mycélienne via les mycorhizes installées sur les racines des deux essences. Ce transfert d'azote existe en particulier quand l'arbre d'ombrage appartient à une espèce de la famille des fabacées (ou légumineuses) et ayant la capacité de fixer l'azote atmosphérique. Le Pois doux et le Glycéria (*Gliricidia sepium*) en sont deux exemples, bien représentés dans les systèmes agroforestiers. Mais l'azote n'est pas le seul élément échangé. Les autres échanges sont moins connus mais sans doute bien réels.

La capacité du Cacaoyer à établir des relations nutritionnelles avec les arbres d'ombrage est ainsi un argument pour : (i) justifier l'intérêt des systèmes agroforestiers ou de plantations sous couvert, (ii) choisir les essences d'ombrage en fonction également de leur capacité à développer des systèmes mycorhiziens en commun avec le Cacaoyer, (iii) raisonner la disposition des cacaoyers et des arbres d'ombrage pour favoriser au mieux à la fois un ombrage idéal et une proximité des systèmes racinaires de façon à ce que les associations mycorhiziennes puissent s'établir facilement.

Avant de présenter ce que nous savons actuellement de la mycorhization du Cacaoyer et des relations mycorhiziennes qu'il peut établir avec des essences d'ombrage, il nous semble important de faire le point sur ses besoins en ombrage, particulièrement dans le contexte du changement climatique. Une fois ces besoins précisés, il sera possible de voir comment aménager les agrosystème de façon à favoriser à la fois un ombrage bien adapté et une proximité des arbres qui favorise l'installation de réseaux mycéliens communs.

Dans quelle mesure le cacaoyer est-il une espèce végétale d'ombre ? Si un ombrage est nécessaire, comment le concevoir ?

En préambule, il est intéressant de s'interroger sur le fait de savoir dans quelle mesure le cacaoyer est vraiment une plante d'ombre. Cela demande en effet à être précisé comme nous allons le voir.

Effets de la lumière sur le cacaoyer.

En nous basant sur les habitats naturels du Cacaoyer, nous pourrions considérer qu'il s'agit d'une plante d'ombre typique. Cependant, dans ces conditions naturelles, la production de cabosses, en termes de rendement, apparaît limitée du fait de l'ombrage. Le sujet est assez complexe pour deux raisons principales. D'une part les mécanismes nutritionnels dépendent les uns des autres, à savoir la photosynthèse (dont l'intensité dépend de l'éclairement bien sûr), la nutrition en eau et la nutrition azotée. D'autre part, la plante a une capacité certaine d'adaptation à l'éclairement, si les conditions permettent une adaptation progressive comme nous le verrons. Enfin il faut prendre en compte la durée de vie qui est envisagée pour le peuplement.

Un effet positif de la pleine lumière est qu'elle favorise les poussées de feuilles. Les observations montrent que le nombre de feuilles par arbre est nettement plus grand chez les arbres exposés en pleine lumière que chez les sujets sous ombrage léger ou modéré. Le nombre plus élevé de feuilles en pleine lumière est dû à un nombre plus élevé de poussées foliaires.

Cependant, la lumière influence également la morphologie des feuilles. Celles qui se développent à la lumière sont petites, épaisses, de couleur pâle et elle vieillissent rapidement. Sous ombrage, elles sont plus grandes, plus minces, vert sombre. Les feuilles des arbres exposés en pleine lumière étant plus petites que celles des arbres non ombragés, il est intéressant de pouvoir comparer l'évolution des surfaces foliaires totales développées par les cacaoyers dans les diverses conditions stationnelles. La question de la surface foliaire est importante en effet puisqu'elle conditionne la photosynthèse et donc la productivité finale en cabosses.

D'une manière générale, la surface foliaire est plus importante chez les arbres en pleine lumière. En revanche, il y a peu de différence de surface foliaire entre des arbres sous ombrage « léger » et ceux soumis à un ombrage « modéré ».

Auto-ombrage. Feuilles de soleil et feuilles d'ombre.

Le Cacaoyer devenu plus âgé, les feuilles du dessus et des bords extérieurs de la masse de feuillage exercent un **auto-ombrage** sur les autres feuilles. On distinguera alors des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre.

Les **feuilles de lumière** ont un point de saturation de la lumière plus élevé que les feuilles d'ombre. Cela signifie qu'elles peuvent supporter l'intensité de la lumière directe du soleil. Les **feuilles d'ombre** sont plus minces et la lumière intense du soleil les traverserait et endommagerait alors les chloroplastes. Les feuilles qui sont ombragées par d'autres reçoivent moins certaines couleurs – par exemple peu de rouge et d'avantage de rouge sombre. Elles s'adaptent en augmentant leur teneur en certains pigments et en chlorophylle, pour être mieux adaptées aux fréquences lumineuses qu'elles reçoivent le plus. En raison de ces adaptations, les feuilles de lumière ne se trouvent que sur le dessus et les bords extérieurs de la plante et les feuilles d'ombre ne se trouvent que dans les parties intérieures et les parties inférieures.

L'éclairement optimal est ainsi fonction de l'âge de la plante.

Dans une plantation sous ombrage, la morphologie foliaire peut également nous renseigner indirectement sur les conditions de luminosité dans la plantation.

Sur la photo suivante, on devine des mécanismes d'adaptation des feuilles qui ne sont pas exposées directement à la lumière solaire car soumises à l'ombrage des feuilles situées en périphérie de la canopée.



L'éclairement optimal est également fonction de la disponibilité en azote.

Pendant les deux premières années, la meilleure croissance est obtenue avec 50 % seulement de la lumière totale. Ensuite les plantes vont supporter et même préférer la pleine lumière mais seulement si la plante reçoit des engrais azotés. Sans engrais, les récoltes sont maximales avec un éclairement de 50 % au début et 70 % vers la 4ème année de récolte.

L'azote est un composant majeur de la matière vivante qui limite souvent la production végétale.

Il est important de regarder comment sa répartition se fait dans la feuille et comment il se distribue dans les chloroplastes durant la croissance.

De façon générale, d'ailleurs, la capacité photosynthétique des feuilles présente une forte corrélation positive avec ce paramètre.

La capacité photosynthétique élevée chez les plantes de lumière correspond bien à une plus grande teneur en azote foliaire exprimée par unité de surface.

Finalement, l'ombrage du cacaoyer est-il nécessaire ?

Pour des cacaoyers adultes, la réponse dépend de leurs fonctionnements nutritionnels et donc de la gestion de la fertilisation. La réaction de la plante à la lumière est étroitement liée à sa nutrition. Plus élevées sont les disponibilités en éléments minéraux et azote, plus grand doit être l'éclairement si on veut obtenir le rendement optimum. Inversement, si la fertilisation n'est pas conduite selon les critères d'une fertilisation considérée comme optimale, le rendement potentiel maximum sera plus faible et ne pourra être obtenu que sous ombrage.

Dans tous les cas, il est nécessaire d'ombrer les jeunes cacaoyers.

Pour les jeunes cacaoyer, l'ombrage devrait intercepter 50 à 75 % de la lumière. L'ombrage a deux rôles : ombrer les jeunes cacaoyers et couvrir le sol et limiter l'enherbement en attendant que les cacaoyers le fassent eux-mêmes. Ensuite, l'auto-ombrage intervenant, l'ombrage ne devra plus intercepter que 30% de la lumière.

En considérant qu'il est essentiel, aujourd'hui plus qu'hier encore, de faire bénéficier les cacaoyers d'un micro-climat protecteur, le maintien d'un ombrage léger, de 25 à 30 % permettra comme avantage complémentaire d'amener une régulation climatique tout en assurant un rendement correct et sans doute une meilleure durabilité de la plantation.

En combinant des mesures simultanées de la production, de la fertilité des sols, des maladies, des variables climatiques, du stockage du carbone et de la diversité des espèces le long d'un gradient de couverture d'ombrage, il a été montré en Afrique de l'Ouest que les agroforêts de cacaoyers avec ombrage faible ou intermédiaire manifestent une bonne productivité, tout en bénéficiant d'avantages pour l'adaptation au climat et pour la biodiversité. L'ombrage doit cependant être maintenu sous le seuil de 30% pour que l'équilibre entre les avantages reste bon [19].

Comment faire évoluer l'ombrage au fil du temps pour l'adapter aux besoins croissant de lumière des cacaoyers en croissance ?

Les feuilles du Cacaoyer ont donc la capacité à s'adapter à un changement de luminosité. Mais cette adaptation est progressive. Tout changement brusque dans les conditions d'éclairage, par suppression des arbres d'ombrage, peut entraîner une défoliation. Un changement souhaité devra ainsi être très progressif

Plantes de lumière et plantes d'ombre

Certaines plantes ont colonisé des milieux ouverts où elles reçoivent la pleine lumière, tandis que d'autres se trouvent dans les sous-bois où elles ne reçoivent qu'une lumière fortement atténuée par la canopée qui les domine. Nous observons particulièrement cette réalité en forêt tropicale. Les premières sont dites plantes de lumière et les secondes plantes d'ombre.

Entre ces deux extrêmes il y a des espèces qui tolèrent plus ou moins l'ombrage. Les plantes qui le tolèrent présentent à l'ombrage des modifications au niveau foliaire qui tendent à optimiser l'assimilation du carbone.

Quelques indicateurs utilisés pour un diagnostic de la plante ou de la feuille

- LAR (Leaf Area Ratio) : rapport de la surface foliaire (de toutes les feuilles de la plante) au poids total de la plante.

- SLA (Specific Leaf Area) : rapport de la surface d'une feuille sur son poids en matière sèche. Une feuille mince a un grand SLA, c'est à dire une grande surface par unité de masse de matière sèche foliaire ; Une feuille épaisse a un petit SLA c'est-à-dire une petite surface par unité de masse de matière sèche foliaire

- LAI (Leaf Area Index) = indice de surface foliaire = Indice foliaire : la surface de feuilles au-dessus d'une surface unité de sol. Par exemple si l'on mesure un LAI de 5 dans une forêt, cela signifie qu'il y a 5 m² de feuilles au-dessus de 1 m² de sol.

Plante de lumière	Plante d'ombre
% de racines élevé	% de racines faible
LAR élevé	LAR faible
Feuilles dressées	Feuilles horizontales
Rameaux secondaires dressés	Rameaux secondaires horizontaux
Feuille de lumière	Feuille d'ombre
SLA petit (feuille épaisse)	SLA grand (feuille mince)
Densité stomatique élevée	Densité stomatique faible
Taille des stomates petite	Taille des stomates grande

Typiquement, le Cacaoyer et le Cafèier manifestent des adaptations de leurs appareils foliaires (et sans doute racinaires aussi) aux conditions d'éclairage auxquels ils sont soumis. Des observations fines des feuilles peuvent révéler ces adaptations et aider à voir si les conditions d'éclairage ou d'ombrage semblent adaptées.

Comment créer de l'ombrage dans une cacaoyère conduite en agroforesterie ou en couvert sous forêt ?

La plantation sous un couvert forestier préexistant suppose soit de planter dans des trouées existantes soit de créer des zones d'ouverture dans lesquelles planter. On peut rechercher une ouverture assez homogène de la strate des arbres qui serviront d'arbres d'ombrages, de façon à planter les cacaoyers avec des espacements réguliers. On peut également plutôt planter les cacaoyers en constituants des bosquets dans des trouées un peu plus grandes et en laissant entre les trouées une densité plus grande d'arbres.



La plantation avec arbres d'ombrages.

Un deuxième modèle agroforestier correspond à une plantation mixte de cacaoyers et d'arbres d'ombrage, ces derniers ayant été préférablement plantés antérieurement pour assurer déjà un ombrage efficace sur les jeunes cacaoyers dès leur plantation.

La photo suivante prise en Guyane illustre l'utilisation fréquente comme arbres d'ombrages d'une fabacée du genre *Inga*. Il s'agit ici d'*Inga edulis*. L'intérêt des *Inga spp.* est expliqué en détails dans le tome 1 et un peu plus loin également dans cet ouvrage.



Photo : plantation de cacaoyers sous couvert de Pois doux. Les Pois doux (*Inga spp.*) ont une croissance rapide dès la première année et assure un ombrage dès l'année suivant leur plantation. L'ombre est légère. Ils constituent de bons brise-vent, surtout s'ils sont taillés de façon à avoir plusieurs tiges principales partant de la base

La création complète d'une cacaoyère conduite en agroforesterie permet d'être libre de raisonner complètement la structure du peuplement. De tels systèmes agroforestiers ont été conçus dans de nombreux pays tropicaux et sont aujourd'hui plébiscités dans le cadre d'une adaptation au changement climatique.

L'exemple suivant est inspiré d'un modèle agroforestier proposé dans une province péruvienne. Il illustre la solution qui est de prévoir trois strates dans un peuplement : des arbres de haute taille (Une essence de la famille des Acajou ici), une essence de taille intermédiaire (un pois doux : *Inga vera*) et le Cacaoyer. En prenant connaissance des résultats de récentes études menées sur le Caféier, on peut cependant imaginer qu'il serait plus intéressant de diversifier les essences d'accompagnement pour favoriser une meilleure diversité des champignons mycorhiziens arbusculaires.



Schéma : (d'après Torres et al. [20]). Agrosystème à trois étages de végétation utilisé au Pérou. L'arbre de l'étage dominant utilisé dans cette province péruvienne est un acajou. L'arbre de taille intermédiaire est un Pois doux (*Inga vera* dans ce cas).

Dans ces systèmes, les ombrages sont bien sûr fonction des angles incidents des rayons solaires (figure suivante) et de l'exposition de la parcelle. Dans tous les cas, il faudra adapter les systèmes à cette orientation des parcelles. Les arbres d'ombrage devront ensuite être régulièrement élagués en fonction d'une part de leur accroissement et en fonction d'autre part de l'évolution des besoins du Cacaoyer.

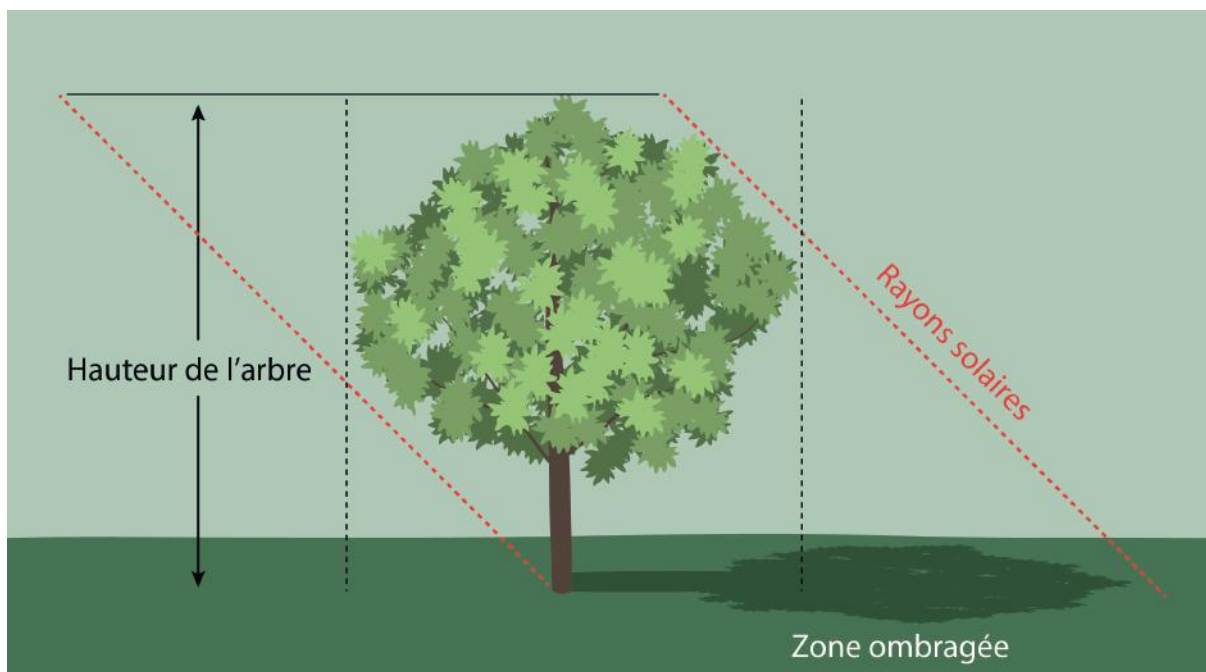


Schéma : D'après Farfan V. [21]. Représentation de l'évolution de l'ombrage en fonction de l'inclinaison des rayons solaires.

Un autre modèle qu'il faut citer est plus inspiré de l'association de plantes alimentaires de tailles différentes et d'adaptation également différente à la lumière.

Les plantes utilisées à la fois comme plantes d'ombrage et comme culture alimentaire peuvent être des agrumes par exemple. Un autre exemple fréquent est le bananier, comme dans cette plantation de Guyane.



Photo : plantation mixte de caféier et de bananiers, ces derniers étant utilisés à la fois comme source de produits agricoles et de plantes d'ombrage pour les jeunes cacaoyers. (photo : Saphéline Nicolas)

Prendre en compte le changement climatique : protéger de la chaleur la plante entière mais également le système racinaire.

Le rayonnement solaire est source de lumière mais également bien sûr de chaleur. Les arbres d'ombrage créent un microclimat et tempèrent les extrêmes climatiques.

Les feuilles mais également les systèmes racinaires de surface des sols sont sensibles à une chaleur excessive. On note des différences importantes de chaleur dans les premiers centimètres du sol entre un sol à l'ombre et un sol exposé directement au rayonnement solaire. Considérant le caractère traçant des racines de surface du Cacaoyer, il est important de veiller à protéger le sol, par l'ombrage mais également par des litières qui créent un espace tampon entre le sol et la surface de la litière exposée au soleil. Nous évoquerons cette question plus en détails au sujet du Caféier.



Photo : racines traçantes du Cacaoyer (racines sombres). La racine claire bien visible vient d'un arbre situé au-dessus dans la pente (un Mahogany). On notera que dans un tel système agroforestier, les racines des jeunes cacaoyers sont en contact des racines des arbres forestiers. Cela peut favoriser la formation de réseaux communs de mycéliums si, dans le cas présent, les communautés de CMA du Cacaoyer et du Mahogany sont compatibles. Dans cette parcelle, la litière n'est pas très épaisse, sans doute parce qu'elle se minéralise rapidement.

Les seuils climatiques du Cacaoyer

- Effet des températures

Une augmentation de la température au-dessus de 27° C le jour et 22° la nuit diminue le nombre de feuilles par poussée, leur surface et leur longévité, ce qui se répercute sur la croissance en épaisseur du tronc. Une élévation de température augmente la floraison mais à condition que les nuits restent au-dessous de 27 °C. Une température constante de 31° empêcherait toute floraison [22].

Dans le contexte du changement climatique, les arbres d'ombrage pourront jouer un rôle essentiel de régulateur thermique.

- Comportement hydrique de la plante.

Le comportement des stomates à la lumière semble confirmer que le Cacaoyer n'est pas typiquement une plante d'ombre. En effet, si l'alimentation en eau est bonne et que la transpiration des feuilles n'est ainsi pas limitée, les stomates restent ouverts en pleine lumière. Il faut nuancer ces observations en remarquant que le Cacaoyer exerce un ombrage sur ses propres feuilles (« auto-ombrage »).

La répartition en surface de son système racinaire et le faible pouvoir de succion de ses racines rendent le Cacaoyer sensible au régime hydrique. Son optimum de croissance se situe à une teneur en eau du sol supérieure aux 2/3 de l'eau utilisable. La croissance s'arrête à partir de 1/3 de cette réserve utilisable. Plus que le volume des pluies, c'est leur répartition qui sera donc importante : 1250 mm bien répartis sont un minimum ; il n'y a pas de maximum si le sol draine convenablement ; trois mois consécutifs de saison sèche constituent le maximum supportable. Dans ce dernier cas, un ombrage peut, là encore, jouer un rôle régulateur.

Si le phénomène de chute des feuilles n'est pas directement lié à l'état hydrique du sol, **les périodes de fortes poussées foliaires correspondent en revanche à des moments où l'état hydrique du sol est le plus satisfaisant.**

De ces observations, on en déduit que dans le cas de plantes bien mycorhizées, les CMA peuvent jouer un rôle fondamental pour aider le Cacaoyer à s'alimenter en eau dans des sols trop secs au regard de la capacité de ses racines seules à prélever l'eau. Les CMA ont en effet une capacité beaucoup plus importante que les poils absorbants à absorber l'eau, en raison d'une pression osmotique très forte de l'hyphe mycélienne. Pour des explications sur ce phénomène, nous renvoyons le lecteur au tome 1.

Les intérêts multiples des arbres d'ombrage.

Il existe de nombreuses études qui expliquent les divers bénéfices apportés par les arbres d'ombrage associés à la culture du Cacaoyer comme d'ailleurs à la culture du Caféier présentée plus loin.

Bien sûr les plantes d'ombrages peuvent être des sources d'aliments ou d'autres produits d'intérêt social et économique, permettant de diversifier ainsi les ressources, et de mieux rentabiliser les surfaces. D'une manière générale les systèmes agroforestiers sont fondés sur cette approche.

Dans le contexte du changement climatique, **ces arbres permettent de réguler le climat**. Plus exactement ils permettent l'existence d'un microclimat qui s'exprime sous les frondaisons des arbres. Sans arbres dominants, la culture est directement exposée aux effets du climat local ou mésoclimat : le rayonnement solaire direct, les vents dominants, la chute directe des pluies, ces facteurs intervenants directement sur les organes végétaux exposés. En lien avec la problématique essentielle des températures élevées, on note que les températures atmosphériques sous couvert d'arbres hauts est inférieure de plusieurs degrés à celle de l'atmosphère extérieure.

L'ombrage limite la concurrence des végétaux herbacés, très préjudiciable pour les cacaoyers jeunes.

Les feuilles tombées des cacaoyers associées aux feuilles des arbres d'ombrage constituent une **litière protectrice des racines nourricières des cacaoyers** qui se développent très en surface du sol de façon traçante. Ces racines se développent jusqu'à une distance de **5 à 6 m** à partir du tronc du Cacaoyer (un pivot se développant également en profondeur, éventuellement jusqu'à 1,50 à 2 m ou même plus en sol profond). Ces racines de surface sont sensibles au dessèchement du sol mais aussi à la chaleur. Une litière de feuilles constitue un milieu protecteur de surface qui agit comme un tampon hydrique et thermique. Cette litière protège également l'horizon humifère de surface qui est essentiel à la fertilité du sol. Avec le réchauffement global, le sol est également globalement plus chaud, ce qui accentue le processus de minéralisation de l'humus. En conséquence, la relative protection thermique de la litière est un facteur intéressant. Il est également important de réviser les estimations des bilans humiques des parcelles exploitées, de façon à préserver durablement les stocks d'humus. En effet, le réchauffement climatique entraîne une élévation du coefficient de minéralisation (minéralisation secondaire) de l'humus. Il serait important d'estimer cette élévation.

La litière de feuilles des cacaoyers et des plantes d'ombrage est une source de nutriments minéraux et azotés à travers le processus de minéralisation (primaire). Cet effet recherché justifie l'utilisation de végétaux de la famille des fabacées (légumineuses) qui ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium*. Les plantes de cette famille ont également une forte capacité, grâce aux CMA et à des bactéries associées, à mobiliser du phosphore dans les sols à partir de formes phosphatées minérales et organiques qui ne sont pas évaluées par les analyses de sol classiques. Nous avons évoqué longuement cela dans le tome 1.

Dans les systèmes agroforestiers, de plus en plus d'études mettent en évidence que les plantes d'espèces différentes tissent des relations à travers des réseaux mycéliens formés par les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires. L'observation des racines de surface des cacaoyers et des arbres d'ombrage montre qu'elles sont entrelacées et en contact direct. Toutes les racines fines des arbres étant associées à des champignons, ces derniers peuvent relier entre elles les racines des différents arbres, de même espèce et d'espèces différentes. Les champignons peuvent également se relier par des anastomoses : mycéliums secondaires qui relient des filaments déjà en place en créant ainsi un réseau dense de mycélium. Les connexions mycéliennes directes (**anastomoses**) entre des champignons de même espèce et de même origine géographique ont été démontrées, la conséquence étant des échanges de nutriments entre divers hôtes [23]. L'anastomose a été également démontrée entre des espèces différentes mais appartenant à une même **communauté fongique** [24]. Les anastomoses forment des réseaux mycéliens communs qui peuvent connecter fonctionnellement plusieurs plantes de différentes espèces. Le transfert de carbone et de nutriments entre les plantes a été observé via ces réseaux dans plusieurs communautés végétales différentes [25]. Il est ainsi possible que des arbres très éclairés et ayant une photosynthèse intense puisse transférer une partie de leurs photosynthétats aux arbres du sous-étage, comme cela a été bien démontré pour les arbres mycorhizés avec des champignons ectomycorhiziens, dans des contextes de forêts boréales et de milieux tempérés



Schéma : *Un hypothèse propose que dans un système agroforestier, les arbres de l'étage dominant en pleine lumière pourraient transférer des produits de leur photosynthèse aux arbres des sous-étages.*

Exemples d'arbres de la famille des fabacées et utilisés traditionnellement comme arbres d'ombrage du Cacaoyer

Dans les pays tropicaux d'Amérique latine, le Cacaoyer est communément planté à l'ombre d'autres arbres et notamment des fabacées des genres *Inga*, *Gliricidia* et *Erythrina*.

***Inga* spp. = les Pois doux.**

Au moins 33 espèces différentes de Pois doux sont associées à des cultures pérennes dans des systèmes agroforestiers. Les principaux avantages mentionnés par les agriculteurs sont l'effet fertilisant des litières de feuilles, le maintien de l'humidité du sol, le contrôle de l'érosion et la suppression des mauvaises herbes. Dans les Caraïbes, une pratique traditionnelle était et est encore aujourd'hui d'implanter ces arbres en bordure de parcelle et d'utiliser les branches comme paillage des cultures, pour limiter l'enherbement et fertiliser le sol.

Un autre intérêt a été alimentaire. Les gousses de Pois doux renferment plusieurs grosses graines incluses dans une chair blanche et cotonneuse. Cette pulpe sucrée, dont le goût rappelle la glace à la vanille (d'où le nom anglais de « ice cream bean »), est généralement mangée crue.

Bien sûr, le rôle des champignons mycorhiziens n'était pas traditionnellement connu mais il est un des facteurs qui explique l'avantage apporté par ces essences d'arbres dans les systèmes de culture.

Parmi les nombreuses espèces de pois doux, les principales sont :

- *Inga edulis* (syn. *Inga vera*): sucrin
- *Inga ingoides* : Pois-doux poilu, Pois-doux gris
- *Inga laurina* : Pois-doux blanc
- *Inga spectabilis*
- *Inga martinicensis* : Pois-doux montagne, endémique des Antilles

En Martinique, on rencontre trois Pois-doux : *Inga fagifolia* ; *Inga ingoides* ; *Inga martinicensis*. En pépinière, on trouvera facilement également *Inga edulis* (= *Inga vera*), très utilisé en ombrage et *Inga laurina*.

Une étude sur les relations mycorhiziennes entre le Cacaoyer et le Pois doux

Des auteurs ont vérifié la capacité du Pois doux et du Cacaoyer à s'échanger réciproquement leurs champignons symbiotiques, ce qui justifie l'intérêt d'une association de ces deux plantes sur le terrain, dans une plantation et qui invite également à réfléchir à des pratiques d'association de ces deux plantes dès la pépinière [26]. Il nous semble ici intéressant de rapporter les éléments concrets de l'étude dont il est question, celle-ci pouvant servir de base de réflexion pour un travail en pépinière.

Des semis de Pois doux et de cacaoyer ont été cultivés dans des pots remplis de terre traitée thermiquement provenant d'une plantation où poussent ces deux arbres. L'objet de l'étude était de tester l'inoculation des deux types de semis à partir de fragments de racines issues de cacaoyer ou de Pois-doux. Les semis étant réalisés dans des pots contenant du sol issu de la parcelle de la plantation mais stérilisé à la chaleur, les chercheurs avaient l'assurance que la mycorhization ne pourrait se faire qu'à partir des champignons apportés avec les fragments de racines.

L'objectif de cette recherche était de vérifier la **compatibilité fonctionnelle** entre les champignons développant une symbiose avec le Cacaoyer et les champignons développant une symbiose avec le Pois-doux.

Autrement dit, la question était celle-ci : est-ce que les champignons associés au Cacaoyer peuvent mycorhizer le Pois-doux et réciproquement ?

Pour vérifier cela, des semis de Cacaoyer placés dans du sol stérilisé à la chaleur ont été inoculés avec des racines issues de Pois-doux (ces racines étant mycorhizées bien sûr). Réciproquement, des semis de Pois-doux ont été inoculés avec des racines de Cacaoyer. Pour comparaison, des semis de Cacaoyer ont été inoculés avec des racines de Cacaoyer tandis que des semis de Pois-doux ont été inoculés avec des racines de Pois doux.

Les objectifs spécifiques étaient : (i) de déterminer l'effet de l'inoculum sur le pourcentage de colonisation mycorhizienne dans les racines de Cacaoyer et de Pois doux et sur la production précoce de biomasse des plantules des semis ; (ii) de déterminer les espèces morphologiques de CMA dans les pots des différentes combinaisons d'hôtes et d'inoculum ; (iii) d'évaluer l'intérêt des racines collectées sur le terrain des deux espèces à être utilisées en pratique comme inoculum de CMA pour la production en pépinière.

Résultats :

Une compatibilité fonctionnelle des plantules de Cacaoyer avec l'inoculum racinaire de Pois-doux a bien été observée. Le Pois-doux a réagi positivement aux racines de Cacaoyer en tant qu'inoculum, ce qui suggère la réalité sur le terrain d'interactions positives entre les deux arbres, c'est-à-dire l'existence de Réseaux Mycéliens Communs.

Par ailleurs, les observations ont montré que les semis de Pois doux sont plus sensibles à l'inoculation que les semis de Cacaoyer ; ce dernier révèle une assez forte sélectivité envers les populations de champignons et cela invite à réaliser des études

complémentaires pour savoir bien identifier les espèces de champignons pouvant mycorhizer les cacaoyers et, en conséquence, bien sélectionner les espèces végétales pouvant apporter naturellement les espèces de champignons qui conviendront au Cacaoyer.

Ce type d'expérience ouvre ainsi un champ d'étude très important pour l'évaluation des compatibilités mycorhiziennes entre plantes dans les systèmes agroforestiers.

En pratique, cela ouvre également un champ d'expérimentations sur les moyens d'associer les deux types de plantes, d'une part en pépinière et d'autre part dans les plantations.

Protocole technique [26].

Technique d'inoculation des plants utilisée dans cette étude.

Le sol utilisé pour la croissance des plants de Cacaoyer et d'*Inga* provient dans cette expérimentation du sol de la plantation. Le choix a été de prendre du sol au sommet de l'horizon minéral (vers – 10 cm de profondeur). La terre est tamisée au tamis de maille 3 mm. Le sol a été stérilisé en le chauffant sur une casserole en métal sur un feu ouvert. La stérilisation vise bien sûr à éviter que d'autres champignons soient présents. Le sol a été périodiquement remué pendant le chauffage jusqu'à ce qu'aucune vapeur d'eau ne soit apparente. Après le chauffage, la casserole, couverte, a été laissée à refroidir toute la nuit avant le remplissage des pots. Les fruits du clone UF-221 de *Theobroma cacao* et des arbres indigènes de *Inga vera* (Pois doux) ont été collectés dans la plantation et désinfectés avec du chlorure de sodium à 3% avant d'être ouverts pour l'extraction des graines. Les graines ont été prégermées pendant 2 semaines dans du sable traité thermiquement.

Les racines d'*Inga vera* et de *T. cacao* ont été récoltées sur cinq arbres des deux espèces dans la plantation pour être utilisées ensuite comme inoculum de CMA. Les racines ont été abondamment lavées avec de l'eau de robinet et soigneusement sélectionnées pour s'assurer que seules les racines de *T. cacao* ou *I. vera* étaient présentes dans chaque échantillon. Les racines fines des deux espèces étaient faciles à reconnaître par la couleur : les racines fines d'*I. vera* ont une couleur brun jaunâtre clair, tandis que les racines fines de *T. cacao* ont une couleur rougeâtre foncé, presque pourpre. La colonisation mycorhizienne des racines a été confirmée par l'observation microscopique d'échantillons de racines des deux espèces. Le matériel racinaire provenant de différents arbres a été mis en commun, coupé en fragments de 1 cm et soigneusement mélangé avant d'être appliqué dans les pots expérimentaux. Huit grammes de fragments de 1 cm de racines de *T. cacao* ou de *I. vera* ont été utilisés comme inoculum dans des pots de 5 litres remplis de sol traité thermiquement. Quinze blocs de sol non perturbés ont également été collectés en des points aléatoires de la plantation de cacaoyers pour être utilisés comme témoins de conditions non modifiées, ou comme "contrôle positif" pour évaluer le potentiel inoculatif du sol et des racines sans aucun prétraitement.

Avantages de *Gliricidia sepium* comme arbre d'ombrage et source d'azote et de phosphore via les réseaux mycéliens communs.

Cet arbre de la famille des fabacées est de manière bien significative appelé « mère du cacao » au Mexique où il est très utilisé pour l'ombrage des cacaoyers.

Il est d'ailleurs également utilisé pour l'ombrage des **caféiers** mais aussi des **théiers** du Sri Lanka, des **poivriers, fruits de la passion, vanilliers**.

Son usage s'explique par les mêmes intérêts que ceux décrits précédemment pour le Pois-doux et également pour sa vitesse de croissance (3 mètres la première année), son intérêt pour former des haies brise-vent, son utilisation possible comme fourrage pour les animaux.

Un usage traditionnel en est également fait comme rodenticide, des recettes existant pour traiter des grains à partir de feuillages fermentés (la toxicité venant de la conversion par les bactéries de la coumarine en discoumarine lors de la fermentation des feuilles. Cela explique le nom vernaculaire du *Gliricidia sepium* à Cuba et qui est 'mata raton,' qui signifie le tueur de rats [28].

En dehors de ces recettes et qui implique une fermentation, la plante n'est pas dangereuse et est au contraire une **plante alimentaire**. Les feuillages nourrissent les animaux et les fleurs permettent de réaliser des confitures délicieuses et cela explique que cet arbre soit considéré comme une **friandise** dans certaines régions d'Amérique Centrale.

Les branches et feuilles constituent un paillage riche en azote et phosphore

Le *Gliricidia* a été particulièrement étudié pour son intérêt en tant que fertilisant organique. Comme toute fabacée, cet arbre a la capacité à la fois de fixer l'azote atmosphérique à travers ses bactéries du genre *Rhizobium* qui vivent en symbiose avec ses racines et de mobiliser du phosphore à partir des réserves phosphatées du sol dites insolubles mais qui sont solubilisées et mobilisées par les champignons qui vivent également en symbiose avec ses racines. La vitesse de croissance de la plante explique par ailleurs la capacité particulière du *Gliricidia* à capter beaucoup d'azote, à son propre bénéfice mais également au bénéfice des plantes qui se développent à sa proximité.

Dans son aire d'origine, l'arbre se trouve sur des sols volcaniques en Amérique centrale et au Mexique.



Photo : jeunes cacaoyers en Nord-Martinique, dans une ambiance semi-forestière et à proximité de nombreux *Gliricidia sepium*. Deux d'entre eux sont visibles en arrière-plan à droite. De grands arbres non visibles sur la photo procurent un ombrage le matin et le soir, avec l'inclinaison du soleil. Cet ombrage limite le nombre d'heures de plein soleil. Dans cette exploitation, les *Gliricidia* sont régulièrement ébranchés et les jeunes branches sont utilisées comme litière au pied des cacaoyers.

Intérêt fertilisant du *Gliricidia sepium* pour les cultures associées et importance de la mycorhization dans ce processus

L'INRA de Guadeloupe a évalué la fixation symbiotique et le transfert de l'N fixé dans un système de culture : association sylvopastorale entre une herbe tropicale (Petitfoin) et le *Gliricidia*. Si ce système est bien différent du système *Gliricidia-Cacaoyer*, l'étude permet néanmoins de comprendre le fonctionnement du *Gliricidia* et de quantifier les apports azotés de cette plante pour une culture associée [29].

Cinq processus physiologiques sont étudiés :

1. la fixation symbiotique.
2. le transfert racinaire de l'N fixé par la légumineuse vers la plante associée.
3. le transfert de l'N fixé vers la plante associée via l'engrais vert.
4. le transfert de l'N fixé vers le sol.

L'étude au champ a permis d'estimer la fixation symbiotique du *Gliricidia* à 470 kg N/ha/an.

Cette fixation d'azote bénéficie à la culture voisine à travers 4 processus différents.

1) le transfert des exsudats azotés par contact direct entre les racines du *Gliricidia* et les racines de la plante qui sera cultivée à proximité,

(2) transfert des exsudats azotés sur de courtes distances,

(3) recyclage des cellules racinaires mortes.

Ces exsudats et mucilages alimentent avant tout l'ensemble des microorganismes de la rhizosphère.

(4) transfert direct entre les deux plantes par l'intermédiaires du réseau formé par les filaments mycéliens des champignons mycorhiziens installés sur les deux systèmes racinaires des deux plantes : plante émettrice d'azote, le *Gliricidia* et plante réceptrice correspondant à la plante cultivée. Le transfert de l'N fixé via cette symbiose permet de court-circuiter la compétition exercée par les microorganismes rhizosphériques.

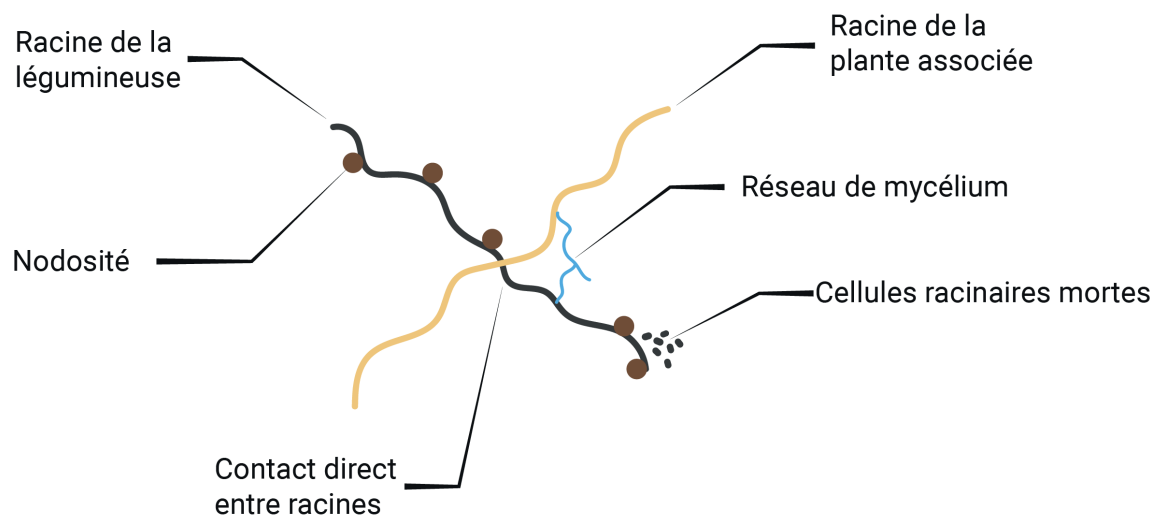


Schéma : mécanisme permettant le transfert d'azote entre la légumineuse et la plante associée (cf texte). D'après J. Sierra [29].

Les essais réalisés en serre ont permis d'identifier séparément la contribution des rhizodépôts et celle des champignons mycorhiziens. L'expérimentation a permis de déterminer qu'environ 20% du transfert de *Gliricidia* vers le Petit Foin était dû aux champignons mycorhiziens et que 80% provenait des rhizodépôts.

Les auteurs indiquent cependant que ce transfert via les mycorhizes est sans doute sous-estimé car la faible durée de l'expérimentation (4 à 5 mois pour ce dispositif expérimental installé sous serre) n'a pas permis l'installation d'un système de culture très établi, c'est-à-dire ayant eu le temps d'établir un système mycorhizien développé à son optimum.

A partir des résultats de cette étude nous pouvons faire l'hypothèse d'un transfert mycorhizien plus important dans le cas d'un système associant le *Gliricidia* et le Cacaoyer et établi durablement.

Au-delà de l'intérêt quantitatif de cet apport naturel d'azote, les auteurs soulignent que cette forme d'apport, comparée à des apports sous forme d'engrais azotés, a deux avantages :

Ils favorisent une plus grande richesse protéique des produits cultivés

Ils enrichissent le sol durablement en azote sous des formes organiques non lessivables. Ces formes organiques constituent des réserves pour les années suivantes.

Statut mycorhizien des cacaoyers

Les études sur la mycorhization du Cacaoyer sont moins nombreuses que celles faites sur le Caféier mais elles confirment bien que cet arbre peut être bien mycorhizé si les conditions sont favorables pour cela.

Comme exemple, une étude costaricienne [27] porte sur l'inoculation, en pépinière, de jeunes plants issus de trois types génétiques (clones) différents. L'inoculation est faite dans cette étude par un même inoculum correspondant à des racines mycorhizées de cacaoyer. L'objectif était double : observer l'effet général de la mycorhization et voir si les différences génétiques entre les trois types de plants influent sur leur taux de mycorhization.

Comme résultats, tous les plants inoculés ont montré une colonisation par les CMA, le taux de mycorhization étant assez élevé : 42 % en moyenne. Les plantes inoculées avec des CMA avaient un plus grand diamètre, une biomasse aérienne, une biomasse racinaire et une production de biomasse totale plus élevées que celles des plants témoins, ce qui montre une réelle mycotrophie des cacaoyers (= ils ont besoin des CMA pour bien s'alimenter) et qui montre également l'intérêt d'une mycorhization dès la pépinière.

Un deuxième résultat peut également être considéré comme positif : le fait qu'aucune différence n'a été notée entre les trois clones de cacaoyer. Cela suggère d'une part que la réceptivité des cacaoyers aux CMA repose sur une base génétique large et que les CMA utilisés comme inoculums sont naturellement ubiquistes face à la diversité génétique des cacaoyers. Cela est prometteur quant aux conditions pratiques de l'inoculation des plants en pépinière destinés à produire des plants pour les exploitations agricoles.

Statut mycorhizien de cacaoyers en plantation. Une première approche dans le cadre du programme Myconova.

Parallèlement à l'étude faite sur la Canne à sucre et décrite précédemment dans cet ouvrage par le Laboratoire de Recherche en Sciences Végétales de Toulouse (équipe : étudiante en Master Saphéline Nicolas, Nathalie Delmas, Francis Carbone), une première étude a été conduite sur les cacaoyers, en Martinique puis en Guyane.

Les objectifs de l'étude étaient d'observer le statut mycorhizien, encore assez mal connu, du cacaoyer en plantation et d'étudier d'éventuelles différences entre jeunes cacaoyers dans des plantations récentes et des cacaoyers âgés, dans des plantations anciennes. D'autres différences pouvaient également apparaître entre les cacaoyers selon les arbres d'ombrage utilisés.

Pour chaque parcelle échantillonnée, 3 arbres répartis aléatoirement ont été sélectionnés afin de prélever les racines traçantes ainsi que le sol de surface. Les coordonnées GPS et l'altitude des parcelles ont également été référencées.

Les 24 échantillons de racines et 25 échantillons de sols de cacaoyers ont été prélevés dans 3 communes de la Martinique situées au Nord : Le Carbet, Le Lorrain et Le Prêcheur.

Commune	Le Carbet = Petit Piton		Le Lorrain				Le Prêcheur	
Code échantillon	PP CAC J	PP CAC V	L CAC J	L CAC JV	L CAC V	L CAC P	P CAC J	P CAC V
Age	1 à 5 ans	80 ans	5 ans	5 ans	80 ans	4ans	5 à 7 a	100 ans
Pratiques culturales	Débroussaillage mécanique		Paillage Amendt organique		Sarclage	Sarclage		
Sols	Peu évolués sur cendres		Bruns rouille à halloysite				Peu évolués sur cendres	

CAC= Cacaoyer; J= jeune; V=vieux, JV= jeune cacaoyer semé sur des parcelles avec présence de cacaoyers plus vieux.

Tableau : récapitulatif des parcelles de cacaoyer échantillonnées.

Les échantillonnages ont eu lieu entre le 14 et 18 mars 2022, soit lors de la saison sèche et parmi les mois les moins pluvieux de l'année.

De rares averses ont eu lieu dans la commune du Carbet lors de l'échantillonnage des cannes à sucre et au Petit Piton pour les cacaoyers. La pluviométrie de cette région a été supérieure de 152% à la normale (115 mm au lieu d'environ 75mm) lors du mois de Mars (Météo France, 2022).

Les communes de Saint-Pierre, du Lorrain et du Prêcheur ont au contraire connu un déficit pluviométrique au mois de mars (70% de la normale) qui poursuit la tendance observée depuis le mois de janvier.



Protocole de laboratoire

Les mêmes protocoles que ceux utilisés pour la Canne à sucre ont été repris. Avec toutefois de légères différences concernant les techniques de décoloration et coloration des racines de Cacaoyer. Le tableau suivant illustre la nécessité d'adapter la décoloration aux différents types de racines.

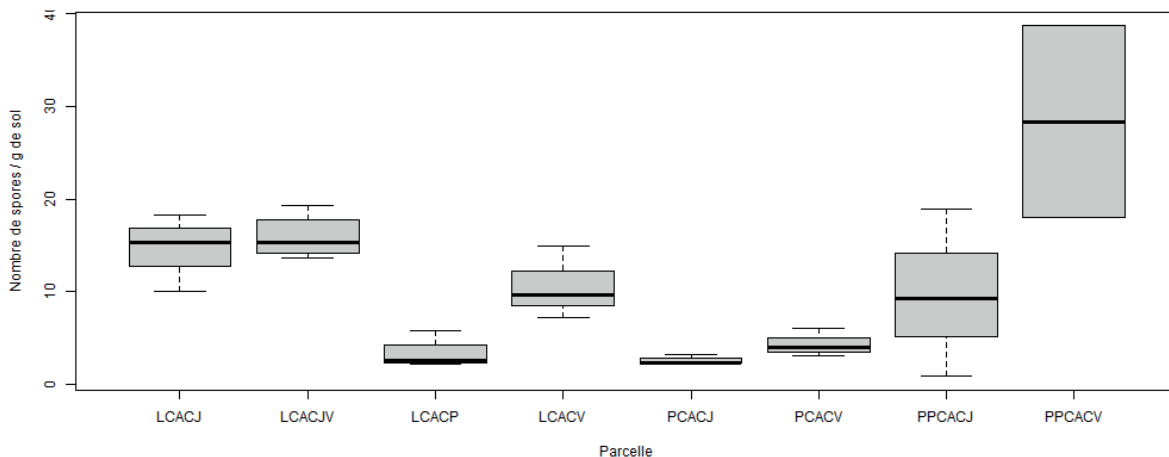
Espèces	Temps de décoloration	
	KOH 10%	H2O2
<i>Saccharum sp.</i>	1 h	30 min à 3%
<i>Theobroma cacao</i> L.	3 h	2 jours à 35%
<i>Crotalaria sp.</i>	10 min	Non nécessaire

Tableau : protocole de décoloration des racines échantillonnées.

Résultats

Densité de spores dans les sols.

Selon les tests statistiques utilisés, il n'est pas possible de conclure à une réelle différence entre les sites concernant la densité de spores dans le sol. Cette densité est globalement assez importante.

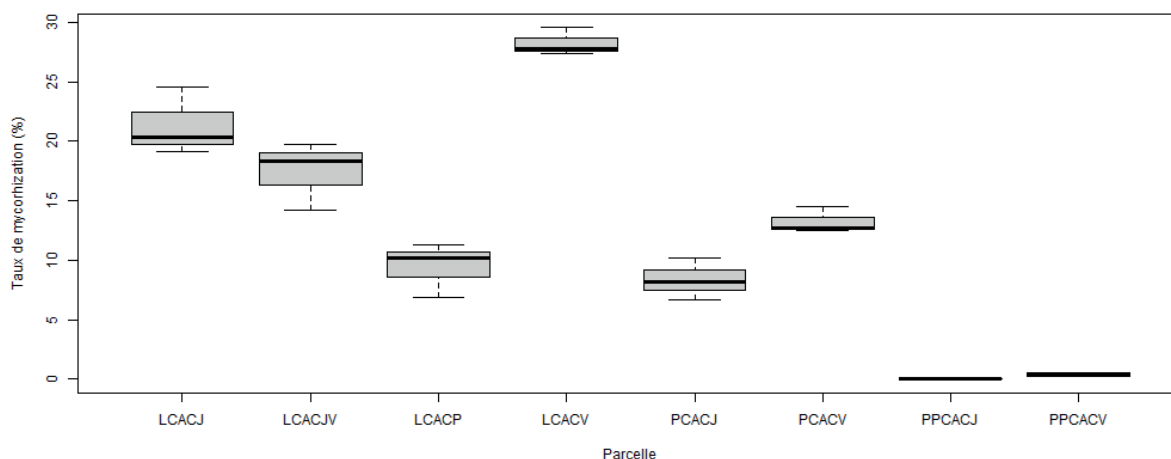


CAC= Cacaoyer; J= jeune; V=vieux, JV= jeune cacaoyer semé sur des parcelles avec présence de cacaoyers plus vieux.

Figure : Densité de spores dans les parcelles de cacaoyers des différents sites étudiés.

Taux de mycorhization des racines.

Le taux de mycorhization des racines de cacaoyer (Figure 10) est significativement différent selon les différentes parcelles. Les racines provenant du Petit Piton sont significativement moins mycorhizées. Les racines des vieux cacaoyers sont significativement plus mycorhizées que celles des plus jeunes au sein d'une même parcelle (hormis pour le site du Petit Piton).



CAC= Cacaoyer; J= jeune; V=vieux, JV= jeune cacaoyer semé sur des parcelles avec présence de cacaoyers plus vieux.

Figure : Taux de mycorhization dans les parcelles de cacaoyers des différents sites étudiés.

Si des différences de taux de mycorhization sont notées, l'étude ne montre pas de différence significative entre l'ensemble des cacaoyers jeunes et des cacaoyers âgés, comme l'illustre la figure suivante.

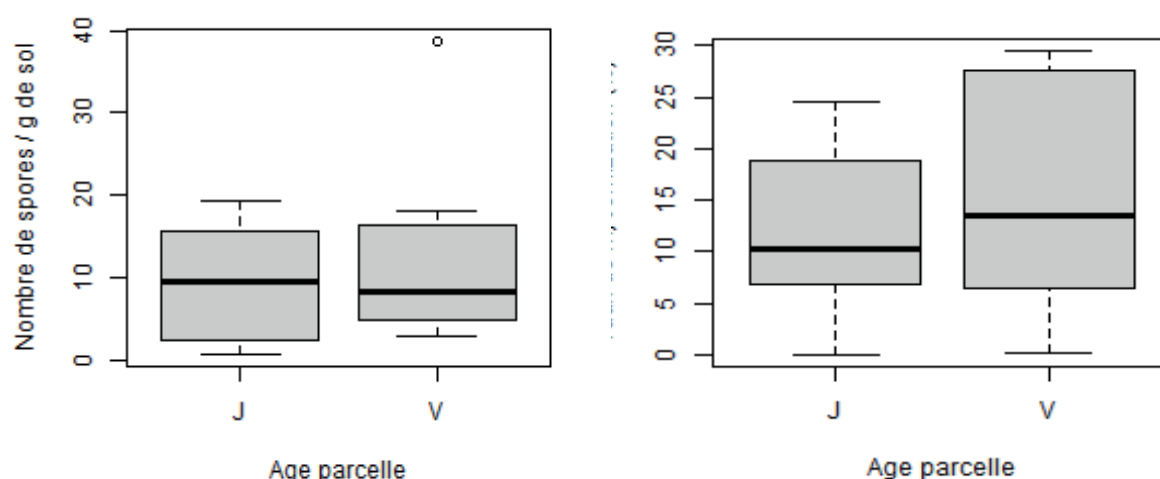


Figure : densité de spores (A) et Taux de mycorhization (B) des parcelles de Cacaoyer selon l'âge des arbres. Nombre d'échantillons : 8 pour les J (jeunes arbres, < 7 ans) et 15 pour les V (vieux arbres, > 80 ans)

Etude moléculaire de la diversité en champignons

Les champignons des racines et sols prélevés dans les cacaoyères sont par ordre décroissant : les Ascomycètes, Basidiomycètes, Gloméromycètes (CMA) et Mucoromycètes. Cette même diversité a été observée en équateur.

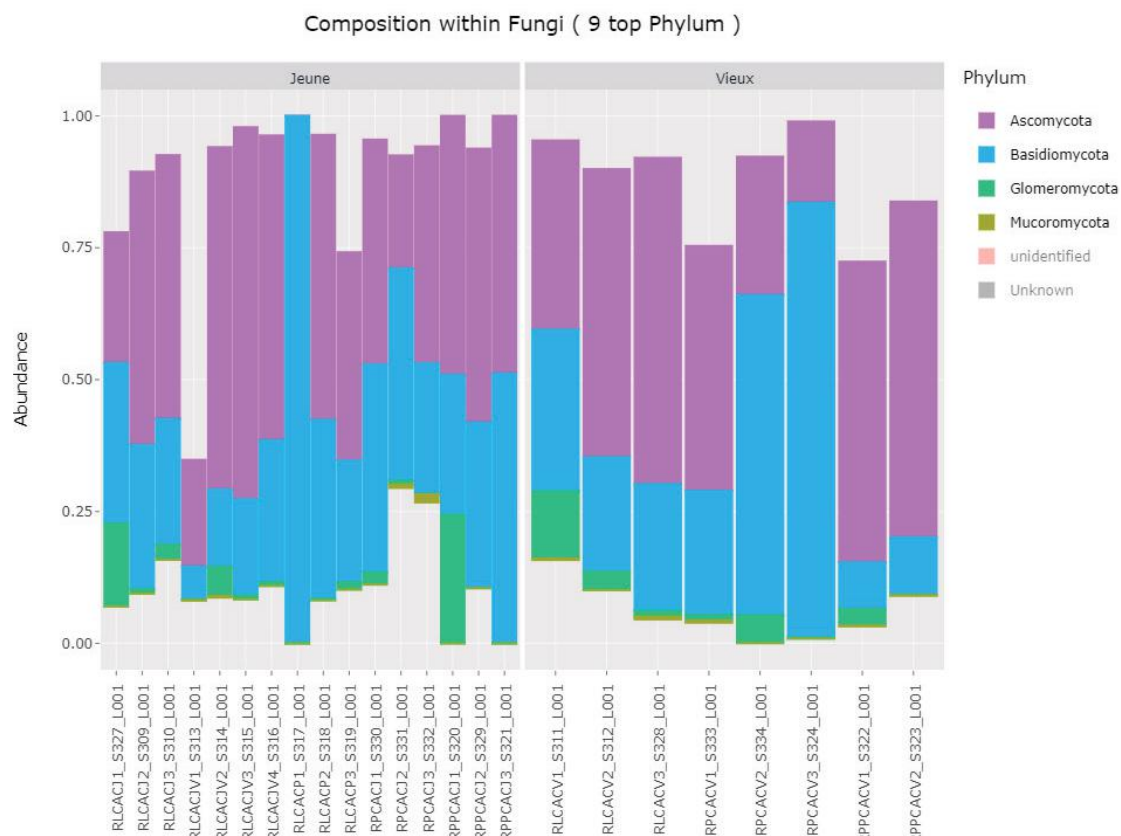


Figure : Diversité des champignons dans les sols.

Ce graphique illustre la diversité des champignons récoltés dans les sols. En termes de diversité d'espèces, les champignons mycorhiziens arbusculaires ne représentent qu'un faible pourcentage de la diversité, ce qui est conforme aux études faites sur ces champignons par les différentes équipes de recherche qui travaillent sur les CMA. Cela est conforme également à la faible diversité générale des Gloméromycètes (CMA) que nous avons soulignée dans le tome 1 (400 espèces environ identifiées dans le monde). Il illustre également qu'il n'y a pas de différence significative, dans le cadre de cette étude, entre les jeunes et les vieux cacaoyers du point de vue de cette diversité fongique.

Discussion.

Peu d'articles sont trouvés sur le taux de mycorhization des cacaoyers par les AMF. La coloration de ces racines est longue et aléatoire car certaines racines restent peu décolorées, suivant le type de sol d'où elles proviennent. Ceci rend difficile l'observation des vésicules et hyphes de champignons arbusculaires qui se situent dans les cellules internes du cortex racinaire. Le taux de mycorhization observé en Martinique ($12.8\% \pm 9.4\%$) semble légèrement inférieur à ceux trouvés dans littérature en condition naturelle (14 à 69%) et sous serre avec inoculation (36.4 ± 24.95)

Le taux de mycorhization est significativement inférieur dans les parcelles situées au Petit Piton. L'échantillonnage des racines des cacaoyers sur ce site a été particulièrement difficile, en raison de la pente du terrain et de son caractère caillouteux, ainsi, nous n'avons obtenu qu'une faible quantité de racines traçantes et suffisamment fines pour établir un taux de mycorhization. On observe également une différence significative entre les parcelles jeunes et plus anciennes d'un même site. L'âge des cacaoyers semble donc influencer sur la capacité d'infectivité des racines par les CMA. Les plus anciens cacaoyers ont un taux de mycorhization significativement plus élevé que ceux des jeunes plantations.

Aucunes différences de densité de spores et taux de mycorhization n'ont été observés entre les jeunes (respectivement 9.35 ± 7 spores/g de sol et $11.3\% \pm 7.94$) et vieilles (respectivement 12.7 ± 11.76 spores/g de sol et $15.65\% \pm 11.74$) cacaoyères dans les parcelles étudiées, tous sites confondus. Une étude menée au Venezuela sur des cacaoyères en agroforesterie biologique associant également d'autres végétaux de couverture a montré une plus faible densité moyenne de spores chez les vieilles cacaoyères âgées de plus de 40 ans (1.89 ± 0.45 spores/g) comparée aux plus jeunes qui ont entre moins de 20 ans et de 20 à 30 ans (respectivement 4.48 ± 3.70 spores/g et 4.33 ± 5.03 spores/g). Une autre étude menée au Cameroun a au contraire montré une quantité de spores dans le sol significativement inférieure chez les jeunes cacaoyères de moins de 4 ans (16 ± 12.3 spores/g) en comparaison avec celle dans les vieilles cacaoyères de plus de 25 ans (36 ± 15.8 spores/g). La densité de spores observée en Martinique se rapproche de celle des plantations du Cameroun. D'après ces mêmes articles, le sol est riche en nutriments au Venezuela, notamment en phosphore, contrairement au Cameroun où la concentration en phosphore est faible. Nous pouvons émettre l'hypothèse que les sols des parcelles en Martinique seraient assez pauvres en nutriments ce qui favoriserait l'abondance de spores, bien que des données complémentaires sur le sol de la Martinique soient nécessaires pour conclure. L'absence de différence significative pour le taux de mycorhization entre l'âge des cacaoyers toutes parcelles confondues peut être due à la grande distribution des valeurs dans tous les sites. En effet, il est bien observé une différence significative entre l'âge des cacaoyers quand celle-ci est comparée au sein d'un même site.

La distribution des résultats de densité de spores et de taux de mycorhization au sein d'une même parcelle est très grande. Afin d'améliorer la robustesse et l'interprétation des résultats, il serait intéressant d'échantillonner un plus grand nombre d'individus au sein d'une même parcelle. De plus, le manque d'informations sur les caractéristiques du sol rend difficile l'interprétation des résultats. En effet, les caractéristiques du sol exercent une grande influence sur l'abondance et la diversité de CMA présents.

Etude menée en Guyane.

Les cacaoyers ont été prélevés au sein de 4 communes le long du littoral.

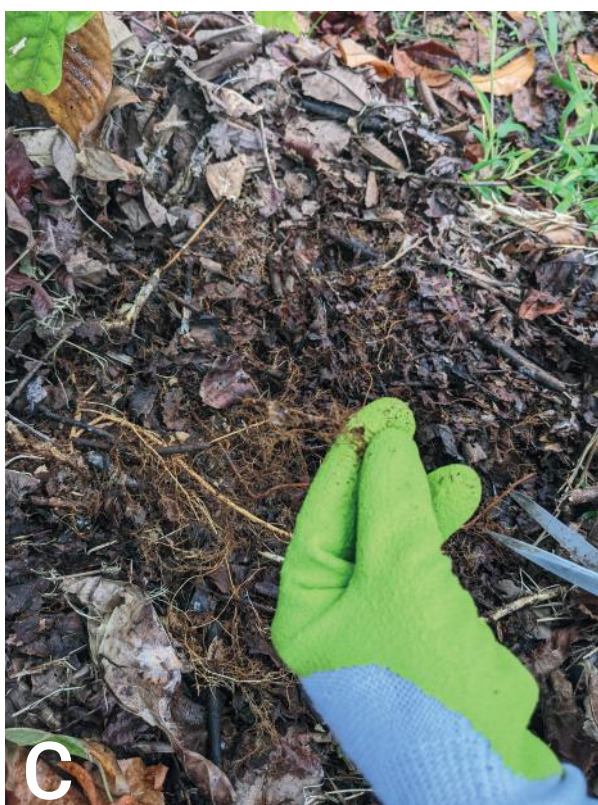
La plupart des cacaoyers sont de la variété *guyanensis* et proviennent du CIRAD. Le CIRAD a pour but de favoriser le développement d'une filière complète et autonome, de la cacaoculture à la transformation des fèves de cette variété découverte en Guyane à la fin des années 1980. Les cacaoyers sont cultivés en Agroforesterie en association avec des bananiers, arbres fruitiers, *Fabaceae* (*Inga edulis*, Pois sucré).



Photo : panneau informatif sur une cacaoyère expérimentale du CIRAD.



Photo : pépinière du CIRAD (plants de cacaoyers et de caféiers).



Photos : prélèvements de racines de cacaoyers dans différentes parcelles de Guyane (a, b, c). Lavage des racines et préparation des échantillons pour les analyses qui seront faites à Toulouse, par l'équipe du LRSV.

Tableaux récapitulatifs des parcelles de cacaoyer échantillonnées.

	Saint-Laurent		
Age	1.5 ans	5 ans	5 ans
Type de production	BIO	BIO	BIO
Variété	Descendance Libre Amelonado et Guianensis	Descendance Libre Amelonado et Guianensis	Guianensis_CIRAD
Pratiques culturales	Fertilisation organique = charbon, bagasses cannes à sucre, chaulage, irrigation		
Greffe	Non	Non	Oui
Remarques	Plantation dans une forêt secondaire	Agroforesterie avec arbres fruitiers	Plantation dans une forêt primaire
Nbre Ech.	2	2	2

	Sinnamary (CIRAD)				
Age	4 ans	4 ans	3 ans	NA	32 ans
Type de production	BIO	BIO	BIO	BIO	BIO
Variété	<i>Inga edulis</i>	Guianensis	Guianensis	<i>Inga edulis</i>	Criollo
Pratiques culturales	Fertilisation organique + chaulage, apport ponctuel de BRF sur les rangs		Irrigation en 2019 et 2020		
Greffe	Non	Oui	Oui	Non	IMC
Remarques		Sous couvert d' <i>Inga Edulis</i>	Sous couvert d' <i>Inga Edulis</i>		
Nbre Ech.	1	1	2	2	1

	Kourou		
Age	NA	5 ans	2 ans
Type de production	BIO	BIO	BIO
Variété	<i>Theobroma grandifolia</i>	guianensis	guianensis_CIRAD
Pratiques culturales		Fertilisation organique et calcaire à la plantation. Fertilisation organique annuelle.	
Greffe	non	Descendance libre forastero	oui
Remarques	Plantation avec arbres fruitiers	Plantation dans une forêt secondaire	Plantation dans une forêt secondaire
Nbre Ech.	4	4	1

(Remarque : nous avons également prélevé des racines et du sol d'un arbre du même genre que les cacaoyers : *Theobroma grandifolia*. Cette espèce, très appréciée au Brésil pour la fabrication de jus à partir des fruits, est en pleine expansion en Guyane).

	Montsinéry		
Age	4 ans	4 ans	4 ans
Type de production	CONV	CONV	CONV
Variété	Guianensis_CIRAD	Guianensis_CIRAD	Descendance Libre
Pratiques culturales	Labour, amendement dolomitique, fumure de fond en fertilisation minérale, irrigation en G.A.G, fertirrigation		
Greffe	P7	IMC	IMC
Remarques	Plantation avec bananiers	Plantation avec bananiers	Plantation avec bananier et courbaril (Fabacée)
Nbre Ech.	3	3	3

Résultats.

La **densité de spores** est moins importante dans la commune de Sinnamary par comparaison avec les autres communes. Pour ces autres communes, les densités sont équivalentes. Les parcelles de Sinnamary ont été installées sur des terres plutôt sableuses. La densité de spores dans ce type de sol est généralement moins importante.

Les différences de **taux de mycorhization** ne sont pas significatives d'un point de vue statistique. Ces taux sont faibles à très faibles. Cela peut être mis certainement en relation avec le fait que les prélèvements ont été faits au cœur d'une période très pluvieuse. Les spores étant des structures de conservation, la densité de spore est une donnée qui va présenter une certaine constance quelle que soit la saison de prélèvement. En revanche les structures mycorhiziennes au sein des racines évoluent en fonction de la croissance et de l'activité racinaires. Celles-ci sont très ralenties au cours de la saison des pluies du fait de l'asphyxie temporaire des racines.

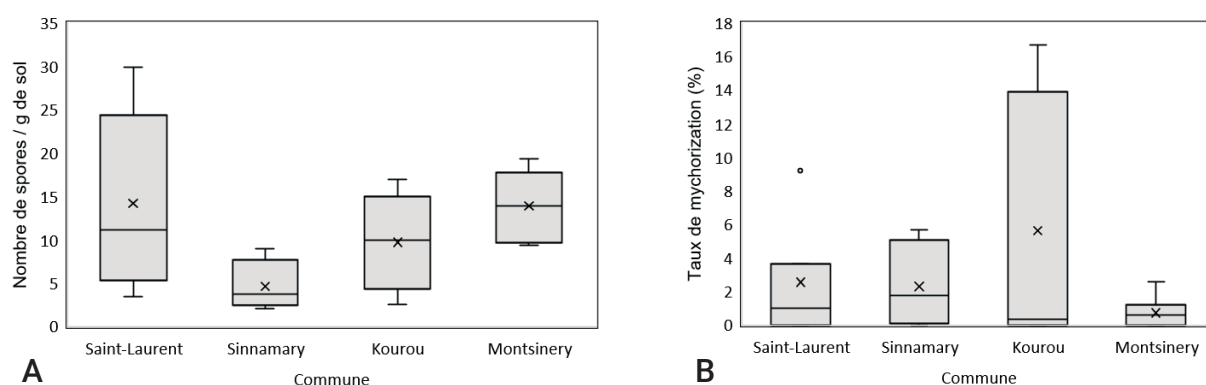


Figure : densité de spores (A) et taux de mycorhization (B) des cacaoyers dans les différentes communes prélevés (Guyane).

L'une des parcelles de la commune de Saint Laurent montre une densité de spores nettement plus élevée que les autres parcelles. Cette parcelle est la seule à être en agroforesterie avec divers arbres fruitiers. L'hypothèse peut être faite que ce modèle agroforestier entraîne cette richesse en spores

Si le taux de mycorhization est comparable à ceux notés dans les autres parcelles, la saison des pluies rend difficile une interprétation de cette mycorhization faible.

Mycorhization d'*Inga edulis*.

L'étude a permis de vérifier, parallèlement, que la fabacée utilisée en association était bien une plante susceptible d'être bien mycorhizée (car très mycotrophe donc), susceptible ainsi de servir de source d'inoculum pour les cacaoyers voisins et susceptible enfin de transférer des éléments nutritifs aux cacaoyers via des réseaux mycéliens communs, comme expliqué précédemment dans l'ouvrage et le tome 1. Le taux de mycorhization des *Inga edulis* est effectivement beaucoup plus important que les taux de mycorhization des cacaoyers de toutes les parcelles confondues

III- CAFÉIER ET MYCORHIZES

Hypothèses sur l'importance de la mycorhization aux différentes périodes de vie du caféier

Comme pour toutes les productions arborées qui ont une durée de vie assez longue, la question de la capacité du caféier à bien se mycorhizer revêt une grande importance car cette mycorhization est destinée à assurer un bon fonctionnement de la plante durant trois périodes de son existence :

- au stade très jeune de la pépinière,
- la période de son premier développement dans le sol de la plantation. Le caféier va devoir adapter en particulier son système racinaire pour se nourrir au mieux dans les conditions spécifiques à ce sol et développer sa capacité de résilience vis-à-vis des futurs stress qui surviendront durant sa vie, ce point étant crucial face au changement climatique
- la période qui suit cette première phase d'implantation. Elle comprend le développement végétatif jusqu'à l'âge adulte puis les années de production, pendant un temps variable selon les systèmes de cultures mais pouvant durer de 15-20 ans communément.

Comme nous le verrons plus loin, de nombreuses études montrent que le Caféier est une plante qui se mycorhize bien naturellement, d'autant plus que le sol n'est pas trop enrichi en engrais (engrais phosphatés notamment). Il n'existe cependant pas de données, à notre connaissance, sur les successions éventuelles de champignons mycorhiziens différents sur un système racinaire de caféier au fil du temps et au fil des « âges physiologiques » de la plante. Les études évoquées sur ce sujet dans le premier tome conduisent à imaginer que la communauté de CMA associée au caféier pourra évoluer au fil du temps, avec l'âge de la plante mais aussi en fonction des plantes et notamment des arbres d'ombrages qui pourront se trouver à proximité du caféier

Stade très jeune de développement, en pépinière

Les variétés d'Arabica sont reproduites par semences, car elles s'autofécondent, l'espèce étant autogame. Les graines germent en 2 mois et passent au stade « petit soldat ». Elles sont alors repiquées en pépinière, où elles restent environ 9 mois avant la plantation.

Les conditions de vie de la plante en pépinière sont assez trompeuses du point de vue de la compréhension de l'importance de la mycorhization. En effet, dans les premiers stades de développement, la plantule vit initialement sur les réserves de la graine puis développe ensuite un appareil racinaire proportionnellement plus important que l'appareil foliaire. Le système racinaire lui-même et les zones d'absorption racinaire (zones proches des extrémités des racines en croissance et qui se caractérisent par la présence des poils absorbants) suffisent à l'alimentation de la plante, sans qu'elle ait un besoin net de « l'assistance » des champignons mycorhiziens pour sa nutrition. Cela est d'autant plus vrai que le substrat utilisé en pépinière sera enrichi en minéraux. La richesse en minéraux rend en effet moins indispensable le rôle des champignons mycorhiziens qui ont pour fonction en particulier de solubiliser des réserves de minéraux présentes dans les sols mais qui sont dites insolubles et qui ne sont pas évaluées par les analyses de sol classiques. Le fait que les jeunes plants puissent se passer jusqu'à un certain développement de l'assistance des champignons mycorhiziens vient également du fait que ces plants sont bien approvisionnés en eau, dans des substrats irrigués. Ils se trouvent ainsi dans une situation de confort.



Schéma : étapes du développement de la plantule. D'après R. Coste [36].

Période correspondant aux premiers mois d'installation dans le sol de la parcelle cultivée.

Si les plants ont été cultivés en pépinière dans un substrat enrichi et pauvre en inoculum de CMA, ces plants ne seront pas nécessairement bien mycorhizés naturellement quand ils seront installés dans le sol de la culture.

Initialement, l'appareil racinaire est très important par rapport à l'appareil foliaire. Le système racinaire croît en effet très activement durant les premières semaines. Le pivot s'enfonce profondément (vingt-cinq à trente centimètres en terrain meuble) et donne naissance à un grand nombre de radicelles. A ce stade la plantule atteint 0,20 à 0,30 m de hauteur. **Son appareil aérien est donc relativement moins développé que son système souterrain. Mais ce rapport s'inversera rapidement, rendant sans doute plus nécessaire un fonctionnement optimal d'un système racinaire bien mycorhizé.**



Schéma : jeune Caféier de trois mois. D'après R. Coste [36].

Nous pouvons remarquer que cette période de la vie de la plante pendant laquelle elle n'est pas réellement dépendante de la symbiose mycorhizienne doit justement permettre au processus de mycorhization de bien s'établir, pour préparer la suite du développement de la plante, quand cette dernière nécessitera des besoins en eau et en minéraux de plus en plus importants. Mais cela ne peut se réaliser que si le substrat contient naturellement un inoculum de CMA.

Intérêt des CMA pour la production de plants en pépinière.

Pour un producteur disposant déjà d'une plantation qui présente toutes les conditions pour que la mycorhization naturelle des caféiers se soit bien installée (système de culture agroforestier, pas ou peu d'apports d'engrais phosphatés), de nouveaux plants peuvent être préparés en utilisant comme substrat du sol organique issu de cette plantation ou un substrat en contenant une bonne proportion. Ainsi le sol de la plantation apportera au semis un inoculum diversifié de CMA.

Pour les nouveaux producteurs, et afin de lutter contre les maladies du sol, les plantules sont souvent élevées dans des sols stérilisés, fumigés ou dans des substrats commerciaux qui ne sont pas propices à la formation de mycorhizes. Dans ce cas, l'inoculation de CMA sélectionnées à partir de prélèvements locaux, et multipliées, peut beaucoup améliorer l'état nutritionnel des semis et favoriser leur établissement après la transplantation comme il a déjà été vérifié par certains auteurs [37, 38, 39] .

L'inoculation par les CMA peut constituer une alternative technique et économique pour produire des plants bien adaptables à leurs conditions de plantation, en particulier dans le cadre de systèmes de cultures où l'on vise une fertilisation organique. Des plants bien mycorhizés seront par ailleurs mieux protégés contre les organismes pathogènes et contre les stress environnementaux pendant les premières phases de croissance. Ceci en comparaison avec des plants non ou peu mycorhizés qui devront supporter un stress d'adaptation pendant une période d'acclimatation avant qu'une mycorhization naturelle puisse les aider [40].

Siqueira et al. [41] ont calculé le bénéfice de la colonisation mycorhizienne préalable des plants de caféier termes d'économie d'engrais phosphatés. Cette économie a été estimée à 254 kg/ha de P₂O₅, dans le contexte de cette étude.

Période ultérieure, les besoins nutritionnels allant croissant jusqu'à l'âge adulte et ces besoins étant d'autant plus importants que la productivité souhaitée est forte.

Le caféier est adulte à un âge de 4 à 7 ans. A l'état spontané, sa taille est de 2,00 m à 3,00 m. En culture elle est maintenue par des écimages à environ 2,00 m. A ce stade d'évolution, le système racinaire du caféier adulte est constitué par :

- un pivot, souvent multifide, robuste, généralement court (0,30 à 0,50 m) ;
- un certain nombre de racines axiales qui prennent naissance sur ce dernier ou à la base du tronc et qui s'enfoncent verticalement, profondément, dans le sol
- des ramifications latérales, plus ou moins nombreuses, qui se développent soit horizontalement dans les couches superficielles du sol, soit verticalement en profondeur ; elles portent un grand nombre de radicelles, généralement courtes, constituant avec les poils absorbants, auxquels elles donnent naissance, le « chevelu », surtout développé dans les couches superficielles du sol, riches en humus.

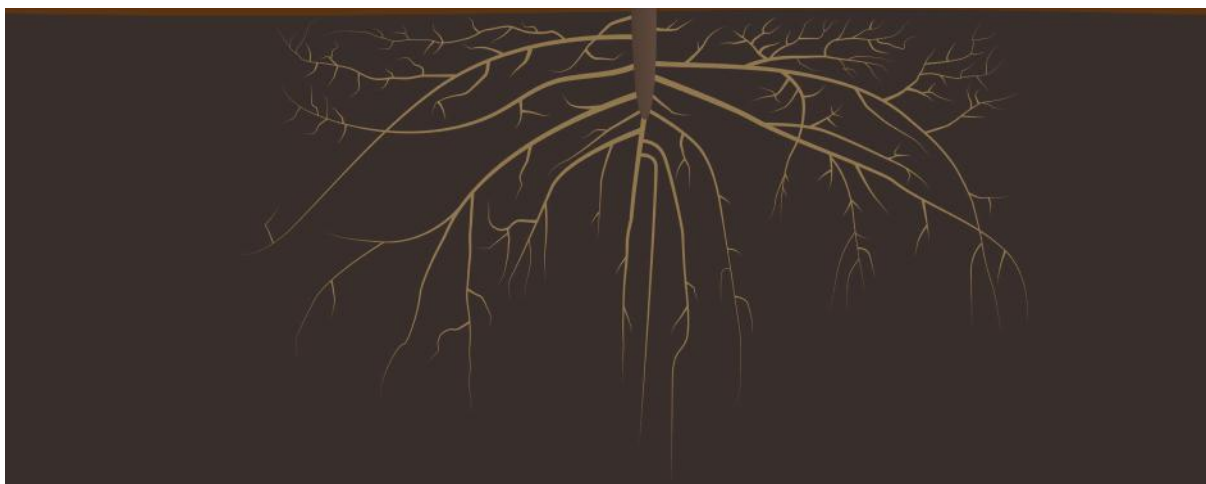


Schéma : représentation de l'architecture générale du système racinaire d'un caféier adulte, à un âge de 4 à 7 ans, montrant à la foi des racines explorant la surface du sol et un pivot capable de descendre assez profondément dans le sol. D'après R. Coste [36].

A ce stade, le rapport d'importance entre l'appareil aérien et l'appareil racinaire est bien différent de celui constaté dans les premiers mois de vie de la plante. R. Coste rapporte les résultats de chercheurs porto-ricains qui ont étudié six Caféiers (*C. arabica*) âgés de 7 ans et ont évalué différents critères morphologiques [36]. Ces chercheurs ont mis en rapport le poids des organes aériens et celui des organes racinaires. Les résultats indiqués dans le tableau suivant montrent bien l'importance relative de l'appareil aérien par rapport au faible poids des racines. Le rapport est de 14 pour 1.

Caféiers	Hauteur (cm)	Diamètre tronc (cm)	Poids total organes aériens (g)	Poids total racines (g)
1	282	3	5000	338
2	354	4	7000	592
3	306	4	6000	404
4	242	3	4000	264
5	364	4,5	7000	397
6	247	4	6000	526
Moyennes			5800 g	420 g

Cette disproportion invite à considérer que pour assurer la croissance et le fonctionnement de l'appareil aérien, le système racinaire doit être bien réparti dans le sol, bien fonctionnel et qu'il doit également être « assisté » par un réseau mycélien efficace pour trouver l'eau, les minéraux et l'azote.

Autres arguments en faveur de l'hypothèse du caractère essentiel de la mycorhization pour les arbres après installation en plantation et durant leur vie :

a. D'une part, le fait que le système racinaire adapte sa croissance en fonction de la texture du sol et de sa richesse en matière organique et non en fonction de la richesse en minéraux des horizons du sol.

b. D'autre part, le fait que la productivité du caféier peut être très bonne dans des sols très pauvres selon les analyses de sol mais bien structurés et présentant une très bonne porosité.

a. Selon R. Coste, dans la plupart des sols, l'essentiel des racines se rencontrent dans la partie superficielle du sol, comprise entre 0,00 m et 0,30 m.

Les analyses physique et chimique montrent souvent que la seule différence significative entre les horizons est la richesse en humus de la couche 0 à 30 cm. Cette richesse expliquant en grande partie le développement spécifique des racines fines dans cet horizon. La richesse appréciable en matières fertilisantes, surtout en N et P, éléments pourtant recherchés par le caféier, ne paraît pas influencer le développement racinaire dans les autres horizons de sols.

b. Dans certains sols brésiliens (terra roxa, massape), relativement pauvres, mais meubles jusqu'à une grande profondeur et très perméables, les racines du caféier occupent au contraire un volume de terre considérable, en allant s'installer également en profondeur. Cela tend à montrer que l'enracinement est largement conditionné par des caractères structuraux. Si le sol n'est vraiment très meuble qu'en surface (et c'est le cas dans les horizons humifères de surface, grâce justement au fort pourcentage de matière organique de ces horizons), le système racinaire s'installe essentiellement en surface. Si le sol est meuble en profondeur, l'enracinement peut être plus profond également. Par ailleurs, cet exemple de sols pauvres et cependant très productifs montre que des caractères physiques éminemment favorables apportent un correctif à une pauvreté en éléments fertilisants.

Ce fait témoigne de l'intérêt qui s'attache en régions tropicales à l'étude de la texture et des caractères physiques des sols qu'on destine à la caféiculture. Des terres d'une grande pauvreté en sels minéraux assimilables (= directement assimilables par la plante seule !) peuvent être cependant d'un grand intérêt agricole s'il s'y allie les caractères qui sont signalés ici.

Hypothèses : Ces caractères de texture et de porosité sont favorables au développement des racines mais également au développement et au fonctionnement optimal des réseaux mycéliens associés aux racines. Ces réseaux mycéliens pourront participer activement à la nutrition azotée dans les horizons humifères de surface et à la nutrition minérale dans l'ensemble des horizons colonisés par des racines fines, racines mycorhizées.

Nous pouvons renvoyer le lecteur au tome 1 à propos des explications qui sont données sur les CMA qui sont spécifiquement adaptés aux horizons profonds du sol et qui peuvent participer fortement à la nutrition des plantes à enracinement profond.

La grande faculté du caféier à s'adapter au milieu écologique en vue de la satisfaction de ses besoins repose sans doute à la fois sur sa plasticité racinaire et sur sa faculté à se mycorhizer.



Photo : sol forestier riche en matière organique et à structure favorable. (Étude d'un site destiné à recevoir des plantations de caféiers sous couvert forestier).

Importance des arbres d'ombrage pour les caféiers, notamment dans le contexte du changement climatique. Rôle des CMA et des Réseaux Mycéliens Communs associant le caféier et les arbres d'ombrage.

D'une manière générale, les études récentes sur la production de café en agro-écologie s'accordent sur le constat que les arbres d'ombrage offrent de nombreux services écosystémiques s'ils sont gérés de manière adéquate dans le contexte local. Par rapport aux parcelles en plein soleil, les études montrent qu'ils permettent de réduire l'érosion laminaire d'un facteur 2, qu'ils augmentent, quand ils appartiennent à la famille des fabacées, la fixation de l'azote (N₂) atmosphérique et le pourcentage d'azote recyclé dans le système, réduisant ainsi les besoins en engrais. Ils réduisent la sévérité des maladies foliaires, augmentent la séquestration de carbone, améliorent le microclimat et atténuent substantiellement les effets des changements climatiques.

Par ailleurs, la production de baies se trouve améliorée en qualité et en durabilité.

Existe-t'il une concurrence ou au contraire une synergie entre les systèmes racinaires du caféier et d'un arbre d'ombrage ?

Ce sujet, déjà évoqué dans le tome 1, pose bien sûr beaucoup de questions. La mise en évidence (relativement) récente des Réseaux Mycéliens Communs change en grande partie l'hypothèse ancienne que deux systèmes racinaires proches et explorant les mêmes horizons de sol sont nécessairement concurrents. Cette hypothèse ne tenait pas compte des aspects découverts aujourd'hui et qui concernent les synergies nutritionnelles entre les plantes d'un écosystème, grâce à la « médiation » des réseaux mycéliens reliant les différentes plantes entre elles.

Une étude récente [20] met en évidence l'absence de compétition entre des caféiers et des Erythrine, une fabacée très utilisée comme arbre d'ombrage, comme le sont dans d'autres sites les Glycéria (*Gliricidia sepium*) et les Pois doux (*Inga spp.*)

L'étude a porté sur l'observation des croissances racinaires des deux essences d'arbres, Caféier et Erythrine, en tenant compte des racines profondes et de la position des plants de caféier par rapport aux arbres. La croissance des tiges et des racines ainsi que le renouvellement et la décomposition des racines ont été évaluées. La biomasse racinaire et la densité de racines fines ont été mesurées dans des tranchées jusqu'à une profondeur de 4 m. Le renouvellement des racines fines a été mesuré par carottage séquentiel du sol sur 0-30 cm pour tenir compte de l'hétérogénéité du sous-sol agroforestier. Ceci a été réalisé pendant un an et à différents endroits (en plein soleil ou sous les arbres, sur le rang et dans l'inter-rang).

Les données de cette étude sont intéressantes, dans le sens où elles peuvent sans doute être généralisées aux différents contextes de culture du caféier en association avec des arbres d'ombrage:

- La biomasse des racines fines (sur une profondeur de 0 à 30 cm) est deux fois plus élevée dans le rang que dans l'inter-rang.

- Le taux de renouvellement des racines fines est de 1,3 fois/an.

- Il n'y a aucun effet significatif des arbres d'ombrage sur la biomasse des racines fines du caféier, ce qui suggère que le système racinaire du caféier est très compétitif dans la couche superficielle du sol [42] et qu'il n'y a pas de concurrence notée entre Caféier et Erythrine.

Caféier et luminosité : le caféier a-t'il la capacité de s'adapter à l'ombrage ?

De même qu'elle se posait pour le cacaoyer, la question se pose de la tolérance du café à l'ombrage.

Le débat existe en effet encore sur le lien entre rendement des caféiers et l'ombrage, les plantations de plein soleil ayant été choisies sur l'argument que le plein soleil est nécessaire pour l'obtention d'un rendement maximum.

Sur cette question du rendement, nous verrons que cela dépend de nombreux facteurs ayant traits au caractère plus ou moins drastique du climat, à la physiologie de la plante selon son âge et la fertilisation azotée, l'objectif recherché en termes de durée de vie de la plante et enfin de qualité des baies.

De nombreuses études, dans différents pays et donc différents contextes bioclimatiques comparent les rendements obtenus sous ombrage ou en plein soleil. Elles montrent en général l'intérêt de l'ombrage.

Les caféiers sont bien, en effet, des plantes qui ont la capacité d'adapter la morphologie de leurs feuilles au niveau d'éclairement [43].

Sous ombrage, la réduction du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé est, dans une certaine mesure, compensée par une augmentation de **l'efficacité de l'utilisation de la lumière** (LUE).

Dans cette étude, les arbres étant étudiés individuellement, on s'aperçoit que bien que la lumière disponible ait été réduite de 60 % en dessous des couronnes d'arbres d'ombrage, l'efficacité d'utilisation de la lumière du caféier a augmenté de 50 %. La productivité primaire nette et le rendement des caféiers sous ombrage sont donc restés à un niveau élevé.

La variabilité de la productivité primaire nette intraparcelle du caféier est principalement expliquée par l'âge des plantes et par une compétition intraspécifique entre caféiers plutôt que par la présence d'arbres d'ombrage [44].

Dans cette étude, la productivité primaire nette (NPP) à l'échelle du caféier et de la parcelle a été mesurée pendant deux ans. Le rayonnement absorbé (Apar) a été cartographié avec un modèle 3D (Maespa) : 35% de la lumière disponible au-dessus des caféiers arrive au sol. Cela constitue une perte de ressource considérable (Charbonnier et al., 2013). On ne peut pas augmenter la densité des caféiers à cause des maladies, mais il est possible de couvrir le sol avec des cultures utiles.

La compensation de la perte de lumière sous les arbres d'ombrage par une efficacité accrue de l'utilisation de la lumière du caféier renforce la confiance dans l'utilisation d'arbres d'ombrage.

Arbres d'ombrage et régulation du climat

D'une manière générale, les études s'accordent sur les avantages climatiques suivants : L'ombrage permet de modifier le microclimat de la caféière en agissant sur les températures de celle-ci. Plusieurs études ont montré un effet tampon sur les températures extrêmes : atténuation des températures maximales et minimales de l'air.

L'atténuation du stress thermique permet à la plante de maintenir sa transpiration et sa croissance à des niveaux optimaux.

La floraison du caféier est induite par la quantité de lumière qu'il reçoit et la réduction de la quantité de lumière sous la canopée diminue le nombre de fruits produits mais réduit aussi l'amplitude de la biennialité du rendement [45].

Ce phénomène a pour conséquence de maintenir un bon développement végétatif et de réduire ainsi le risque de « die-back » : la mort simultanée de branches ou de feuilles à la suite d'un déséquilibre nutritionnel de la plante [46].

Une étude menée au Costa-Rica apporte des précisions intéressantes [47] :

Au Costa Rica, la fabacée *Erythrina poeppigiana* est quasiment toujours présente dans les systèmes de production de café. Outre sa capacité à fixer l'azote atmosphérique, cet arbre a une grande capacité à produire de la biomasse, ce qui alimente la litière, incorpore l'azote au sol et protège le sol.

Trois systèmes de cultures caféiers (à *C. arabica*) ont été choisis, comme représentatifs de la diversité existante :

- caféiers en conditions de plein soleil, le second système étudié associait
- caféiers associés à *Erythrina poeppigiana*,
- caféiers sous ombrage plurispécifique (= « sous couvert forestier »)

Effets sur le rendement.

Dans les conditions spécifiques à cette étude (ombrage assez hétérogène et année 2015 de faible production, entre deux années de fortes production), le rendement en café à l'échelle de la plante est très impacté par un ombrage supérieur à 25%. En revanche, aucune diminution de rendement n'est observée quand l'ombrage est faible ($\leq 25\%$) par rapport au plein soleil, que ce soit sous ombrage pluri-spécifique (couvert forestier) ou sous ombrage d'*E. poeppigiana*.

Dans d'autres études, l'ombrage étant plus homogène et l'année plus productive, le seuil d'ombrage à ne pas dépasser n'est pas de 25% mais de 50 % [48]. Par ailleurs, des études montrent que sur le long terme, les caféiers sous ombrage étant plus durables, ils peuvent produire des rendements proches de ceux obtenus en plein soleil [49].

Effets sur le microclimat.

Les résultats de cette étude confirment partiellement l'effet tampon de l'arbre d'ombrage sur le microclimat avec une régulation diurne des températures : des températures maximales plus faibles et des températures minimales plus élevées. Cette étude a montré que ces deux ombrages affectent les températures de la caféière mais aussi que leurs impacts sur ces températures diffèrent. Les températures maximales du sol, des feuilles et de l'air, sont réduites sous ombrage, et en association avec *E. poeppigiana* cette réduction est plus efficace qu'en association pluri-spécifique.

Effets sur les facteurs d'érosion (pluies).

La présence d'une litière améliore fortement la protection du sol. Les sols les mieux couverts par de la matière organique sont présents en association avec *E. poeppigiana*. Ce système d'ombrage monospécifique minimise la compétition entre les arbres d'ombrage et avec les caféiers, ce qui par conséquent améliore la production de biomasse et de litière. L'association caféiers avec *E. poeppigiana* semble être un système agroforestier efficace dans la lutte contre l'érosion du sol.

Conclusion de cette étude.

Elle confirme, comme de nombreuses autres études, l'effet bénéfique de l'ombrage sur l'agroécosystème à base de caféiers : l'atténuation des températures extrêmes et le maintien d'une fertilité du sol produisent un environnement moins stressant pour les caféiers. La meilleure efficacité de régulation du microclimat et du cycle des nutriments serait apportée sous l'ombrage d'*E. poeppigiana*. Cette essence fournit une quantité de services écosystémiques favorable à la croissance et au développement du caféier, services qui vont bien au-delà du rôle de l'Erythrine comme fixateur d'azote.

Il est constaté que la charge fruitière des caféiers sous l'ombrage d'*E. poeppigiana* peut être plus forte en comparaison à une plantation de plein soleil.

Il est aussi constaté que l'Erythrine seule est plus intéressante qu'un mélange pluri-spécifique. Cela signifie sans doute que cette essence est vraiment particulièrement intéressante. Cependant, tout dépend des objectifs de l'agrosystème, en termes de services apportés par les arbres d'ombrage : diversité de produits alimentaires et non alimentaires, services écosystémiques, préservation de la biodiversité. L'idée générale serait alors de concevoir des agrosystèmes présentant les avantages de l'Erythrine en privilégiant particulièrement cette essence mais également les avantages d'un peuplement plurispécifique dans certains secteurs de la plantation.

Cette étude est également intéressante également à travers cette remarque qu'**il est essentiel dans ce genre d'étude de partir des connaissances des agriculteurs.** L'érythrine est un arbre très communément associé au caféiers en Amérique centrale et particulièrement au Costa Rica. Cette sélection par les agriculteurs a été faite à partir de leurs très nombreuses et anciennes observations des conséquences de l'érythrine sur leur parcelle et ils la décrivent donc comme très bénéfique pour le sol et la production des caféiers. Autrement dit, l'étude scientifique est là pour expliquer en quoi les Erythrine sont intéressantes et non pour remettre en question les observations des agriculteurs.

Dans d'autres territoires, comme la Martinique, le principe est d'adapter ces observations à des systèmes agroécologiques valorisant des fabacées adaptées au territoire (en Martinique : *Inga ingoides*, *Inga laurina*, *Gliricidia sepium*).

Rôle des arbres d'ombrage sur le cortège de maladies.

Un ombrage adéquat atténue le complexe des maladies foliaires sans affecter le rendement Allinne et al. ont étudié l'influence de l'ombrage sur cinq bioagresseurs foliaires : *Mycena citricolor*, *Hemileia vastatrix* (rouille), *Cercospora coffeicola* (cercosporiose), *Leucoptera coffealia* (mineuse) et *Phoma costaricensis* (Phoma).

L'expérimentation a duré trois ans (2012-2014), incluant l'épidémie régionale historique de rouille de 2012. La protection maximale a réduit considérablement l'impact global des maladies. En revanche, l'exposition ombrage ou plein soleil n'a pas eu d'effet sur les impacts de la **rouille** ou de la **mineuse**. L'ombrage a réduit l'impact de la cercosporiose mais il a aggravé celui de *Mycena citricolor*. Globalement, lorsque l'on prend en compte les effets cumulés de l'ensemble du cortège des maladies et ravageurs foliaires, l'ombrage a réduit significativement la sévérité du complexe de bioagresseurs de 10 à 20 %. **L'ombrage a réduit à la fois la charge en fruits des caféiers, mais aussi les pertes de rendement attribuables aux maladies ; ce qui s'est finalement compensé.** Un rendement conservé avec des besoins réduits en pesticides-fongicides confère un réel intérêt des arbres d'ombrage dans la culture de caféiers.

Etat mycorhiziens des caféiers. Le constat d'une richesse particulière en CMA dans les plantations sous ombrage.

De récentes études visent à évaluer l'importance de la mycorhization du caféier. Les questions qui se posent concernent le niveau de mycotrophie de la plante (en quoi les mycorhizes sont-elles importantes pour la nutrition du caféier ?), s'intéressent à la diversité des champignons susceptibles de mycorhizer la plante et étudient les conditions environnementales et agricoles qui peuvent affecter ou valoriser la mycorhization.

ANDRADE et al. [50] proposent une revue des travaux conduits jusqu'à cette époque et soulignent le fort potentiel de la mycorhization pour la culture du caféier, en remarquant que la valorisation des CMA est d'autant plus importante dans les conditions du changement climatique.

Comme de nombreuses cultures, le caféier s'associe symbiotiquement avec les CMA. De nombreuses études ont montré la présence naturelle de ces champignons dans les vergers de caféiers, ainsi que la présence de structures mycorhiziennes dans les racines du caféier. Quelques exemples d'études sont citées ci-dessous.

Au Mexique, dans des plantations du Chapias, 10 genres et 27 espèces ont été identifiées [51]

Précédemment, Lopes et al. [52] ont identifié 22 espèces de CMA dans le sol de la rhizosphère du café provenant d'une région de production de café au Brésil; les genres de CMA les plus fréquents trouvés étaient *Acaulospora* et *Glomus*. Ce sont également les genres prédominants trouvés dans d'autres sols cultivés avec les caféiers du Venezuela, de la Colombie et du Mexique [53]. D'autres genres, tels que *Scutellospora*, *Gigaspora* et *Sclerocystis*, ont également été décrits dans différents sols de vergers de caféiers, notamment dans des vergers associant le Caféier et une Crotalaire [54].

Dans une forêt d'Éthiopie, où le café coexiste avec d'autres arbres dans son écosystème d'origine, une grande richesse en espèces d'AMF a été signalée, avec des représentants de cinq genres de CMA. *Glomus* était le genre dominant, suivi de *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Entrophospora* et *Scutellospora* [55].

Cette richesse particulière dans les systèmes de culture sous couvert forestiers est confirmée dans une autre étude qui a comparé la diversité en espèces de CMA dans trois systèmes : monoculture en gestion conventionnelle, système agroforestier et culture sous couvert forestier.

Le rôle clef des CMA dans la valorisation des nutriments (minéraux, azote) contenus dans la litière des arbres d'ombrage.

Les CMA sont présumés n'avoir aucune capacité saprophytique de décomposition de la matière organique (Herman et al., 2012), mais leur présence au sein des litières de feuilles est en lien avec une décomposition plus rapide et plus intense de celle-ci. (Gui et al., 2017). Les champignons mycorhiziens arbusculaires colonisent la litière des feuilles dans un large éventail d'écosystèmes naturels et semblent ainsi jouer un rôle clé dans la décomposition de la matière organique et dans le transfert rapide des nutriments aux plantes.

Ces champignons peuvent ainsi permettre une valorisation optimale des éléments nutritifs de la litière, au profit des plantes cultivées tout en limitant parallèlement les pertes de ces éléments nutritifs issus de la minéralisation (pertes par lixiviation et fixation à des composés du sol qui peuvent les immobiliser).

Les champignons mycorhiziens à arbuscules sont plus importants pour le recyclage des nutriments minéraux dans les zones tropicales qu'on ne le pensait auparavant. Cela étant en relation certainement avec le fait que les CMA sont particulièrement présents sur les systèmes racinaires des arbres tropicaux (ce qui n'est pas le cas avec les arbres des forêts d'autres zones bioclimatiques). Dès lors, les systèmes agroforestiers.

Cette capacité des CMA à valoriser les litières de feuilles est également un argument de plus qui justifie l'intérêt des cultures sous ombrage.

Les études qui sont menées actuellement sur ce sujet se multiplient. Elles veulent répondre à des questions à la fois scientifiques mais également très concrètes. Ces réponses devant permettre de savoir gérer au mieux les litières de feuilles dans les agrosystèmes et, en conséquence de cela de gérer au mieux d'autres paramètres de l'écosystème : notamment les arbres d'ombrage qui sont à l'origine principale de ces litières, la végétation herbacée qui est également source de litière, l'ouverture du milieu qui va conditionner l'intensité de la minéralisation de la litière.

Les questions sont les suivantes : la présence des CMA dans les litières de feuilles est-elle vraiment importante ? Cette présence est-elle dépendante des stades de décomposition de la litière ? Certaines litières sont-elles plus favorables que d'autres à la présence des CMA, en fonction des végétaux qui accompagnent les caféiers ? L'apport de litière est-il compatible avec des amendements organiques issus d'élevages ou des engrais chimiques dans l'optique de stimuler la présence et le fonctionnement des CMA ? Les réponses à ces questions doivent permettre d'orienter les aménagements des parcelles et la gestion des éléments fertilisants.

Une expérimentation très complète menée en Colombie [56] visait à apporter des réponses à ces questions en étudiant la présence des champignons arbusculaires dans des litières de feuilles prélevées dans trois types de caféière sous ombrage :

1- Des parcelles sous gestion biologique. Trois mois avant l'échantillonnage, la parcelle OR a été fertilisée par 2 kg de lombricompost/plante puis fertilisée avec 20 m³ ha⁻¹ d'effluents de biodigester dérivés de fumier de porc et de vache, un mois avant la collecte des échantillons,

2- Des parcelles gérées de manière conventionnelle : fertilisation un mois avant l'échantillonnage avec 2 kg d'engrais NPK 25-4-24 par caféier, engrais placé à 0,10 m de la tige.

3- Des parcelles en conduite « mixte » : fertilisation avec l'effluent du biodigester comme décrit précédemment + 0,8 kg de fumier de poulet et 80 g de 25-4-24 NPK par plante trois mois avant l'échantillonnage. De plus, 2 kg de lombricompost par plante ont été appliqués un mois avant l'échantillonnage.

Le dispositif prévoyait des échantillonnages dans ces trois types de litières et à trois stades de décomposition de la litière.

Après avoir collecté la litière de feuilles, des échantillons de sol ont été prélevés dans chaque site d'échantillonnage à une profondeur de 0 à 0,15-0,20 m.

Résultats.

Présence effective des CMA dans la litière.

La colonisation par des champignons arbusculaires de tous les échantillons issus des trois exploitations était bien significative. Cette colonisation se traduisant par du mycélium externe, des colonisations racinaires, la colonisation de l'intérieur des feuilles en décomposition, dans les nervures et les limbes des feuilles. Des structures fongiques mycorhiziennes colonisant la litière de feuilles ont été observées depuis le début de la décomposition des feuilles jusqu'aux étapes finales correspondant à des litières de feuilles très fragmentées. Cette observation est en accord avec des études précédentes sur les forêts tropicales [57].

La colonisation fongique des nervures et des limbes des feuilles était similaire à celle rapportée par Aristizábal et al. [58], qui ont décrit des hyphes épaisses ressemblant à des hyphes coureuses et des hyphes fines ramifiées dans les feuilles en décomposition.

Différences selon les litières.

Selon les litières provenant des trois exploitations, des différences significatives ont été notées, dans le nombre de spores, la longueur du mycélium externe, la colonisation de la litière de feuilles et colonisation des racines.

Le nombre de structures mycorhiziennes était plus élevé dans les échantillons provenant de l'exploitation conduite en mode conventionnel (engrais chimiques, pas d'amendement issu d'élevage). Les auteurs mettent ce constat en relation avec deux facteurs : d'une

part les essences d'arbres caractéristiques de cette parcelle dont en particulier des Pois doux. Ces fabacées, uniquement présentes sur cette exploitation, sont en effet susceptibles d'avoir favorisé directement la mycorhization via des réseaux mycéliens communs mais également par les apports en litière de feuilles riches en azote et donc à faible rapport C/N. (Un faible rapport C/N correspond au fait que le matériel végétal est particulièrement riche en azote). De fait, la forte teneur en azote mesurée dans la parcelle conduite de façon conventionnelle et le faible rapport C/N des feuilles des arbres indiquent des niveaux de minéralisation plus élevés que ceux des autres parcelles. Un matériel végétal riche en azote se minéralise en effet plus rapidement qu'un matériel moins riche. Dans les écosystèmes de caféiers des zones forestières tropicales, la litière des feuilles de café se décompose en premier, avec un coefficient de minéralisation élevé ($k = 10$), tandis que les feuilles des arbres d'ombrage se décomposent plus lentement (avec un $k = 4$)

Une minéralisation rapide et intense va de pair avec une forte colonisation par les CMA. Ce point est essentiel à bien considérer car il permet de bien comprendre les fonctions essentielles de ces champignons. La formation de mycorhizes à arbuscules est généralement la plus élevée dans les premiers centimètres de sol ou de litière autour des racines de caféier. Comme les racines de *Coffea arabica* sont abondantes dans la couche de litière caractéristique des cultures sous ombrage, les CMA sont en conséquence très présents dans cet environnement racinaire qui est la litière en décomposition. Dans cet environnement, les racines, le sol et la matière végétale sont en contact les uns avec les autres. Les CMA également très présents peuvent immédiatement prélever les nutriments libérés par la minéralisation et les transférer à leurs plantes-hôtes via leurs réseaux mycéliens reliés aux racines. Cette fonction des CMA permet parallèlement d'éviter les pertes de nutriments par lixiviation ou phénomène de fixation de ces nutriments dans des formes insolubles. Les champignons arbusculaires jouent donc ici un rôle très important.

La décomposition de la matière organique et le cycle des éléments nutritifs dans les agroécosystèmes de caféiers semblent similaires à ceux des systèmes forestiers tropicaux.

Il est également intéressant de noter que les taux de colonisation par les CMA sont directement liés aux conditions qui favorisent leur fonction dans le recyclage des éléments nutritifs. En effet, la colonisation est d'autant plus forte que la litière est bien décomposée et donc sujette à une minéralisation forte. Il y a ainsi plus d'hyphes extraradicaux dans la couche inférieure de la litière que dans les couches supérieures (dans lesquelles les feuilles sont moins décomposées). Cela a été décrit par Zheng et al. [59] et par Aristizábal et al. [58]. Dans l'expérimentation menée et des échantillons de litières ayant été prélevés à différents stades de décomposition, on retrouve bien une plus grande colonisation dans les échantillons de litières en fin de cycle de décomposition.

La colonisation déjà bien présente cependant dans les premiers stades de décomposition indique bien que les champignons mycorhiziens à arbuscules prélèvent les nutriments très récemment minéralisés



Photo : litière forestière.



Photo : site destiné à une plantation de caféiers, ce sol présente une litière abondante issue des arbres forestiers.



Photo : Sol sans litière dans une culture de caféiers exposés au soleil.

L'effet négatif sur les CMA des amendements organiques issus d'élevages. La possible compatibilité des litières et des engrais chimiques.

La moindre mycorhization dans les exploitations en agriculture biologique et mixte s'expliquerait par un effet très négatif des amendements organiques (sous forme en tous cas de digestats) qui ont été apportés. La combinaison d'apports organiques et d'engrais chimiques peut déprimer considérablement la colonisation par les CMA, comme il a été observé dans cette étude. Cela est en accord avec les résultats d'autres études. Une utilisation importante d'amendements organiques, y compris le fumier de poulet, peut être nuisible aux champignons mycorhiziens [60].

Les engrais conventionnels apportés seuls n'auraient pas cet effet.

Cela est confirmé par un autre auteur [61] qui a constaté une plus grande colonisation des racines par les CMA chez les caféiers fertilisés avec des produits conventionnels.

Ces résultats contrastent avec les rapports de la littérature scientifique selon lesquels l'utilisation d'engrais facilement solubles a un impact négatif sur cette variable [56]. Cette apparente contradiction peut cependant être comprise si nous considérons que les CMA occupent des niches écologiques très particulières dans cet environnement de litière de feuilles et si nous considérons également que le Caféier se révèle être très mycotrophe, tout au moins dans cet environnement.

Effet de la densité des arbres d'ombrage.

La densité plus forte dans l'exploitation mixte entraîne un ombrage plus fort et une minéralisation ralentie par rapport aux deux autres exploitations. Cela peut également être mis en relation avec le taux de mycorhization plus faible, si on retient l'hypothèse que les CMA se développent en relation avec l'intensité des apports de nutriments libérés par la minéralisation. Cette observation justifie également une gestion bien adaptée des conditions d'ouverture du milieu pour favoriser la minéralisation et parallèlement le fonctionnement des CMA.

Diversité des champignons arbusculaires.

Une recherche menée au Brésil indique que la diversité de ces champignons est plus grande dans le cas d'une gestion agroécologique du Caféier que dans le cas d'une gestion conventionnelle. Elle montre d'autre part que la composition de la communauté fongique dans les poches de forêt est plus proche de celle de la composition de la communauté fongique des parcelles gérées de manière agroécologique que de celle des parcelles conventionnelles.

Conclusion sur le thème des litières.

Ces résultats permettent de mieux comprendre comment les stratégies de fertilisation et les combinaisons arbres d'ombrage-culture principale-culture secondaire peuvent influencer la colonisation de la litière et des racines par les CMA.

Le résultat général le plus important est que les grandes quantités de spores, de colonisation des racines et de colonisation des feuilles en décomposition trouvées dans cette étude suggèrent que les couches de litière de feuilles dans les agroécosystèmes abritent bien des champignons mycorhiziens à arbuscules en quantités significatives. Il est ensuite important d'étudier au cas par cas, en fonction des exploitations rencontrées, les différentes sources possibles de litières, en fonction des arbres déjà présents, de ceux qui peuvent être installés en complément, des plantes herbacées susceptibles également d'apporter des litières intéressantes. On notera là l'importance de cet indicateur qui est le C/N, facile à mesurer et qui dépendra du mélange des différentes feuilles, notamment les mélanges de feuilles d'arbres forestiers (n'appartenant pas aux Fabacées) et des feuilles d'arbres d'ombrages de la famille des fabacées.

Du point de vue de la valorisation du potentiel en CMA d'un agrosystème, la présence d'arbres forestiers se justifie ainsi pour les raisons que nous venons de citer : l'apport de feuilles à C/N élevé (pauvreté en azote) et le fait d'induire une forte biodiversité en CMA.

Une étude également très récente [62] compare les influences des pratiques agronomiques sur la mycorhization dans des vergers à caféiers âgés de 10 à 13 ans. La première conclusion est que la biodiversité en CMA est très élevée dans ces vergers, avec 87 espèces identifiées. Les intrants agronomiques ont par ailleurs des effets positifs sur la richesse en espèces dans le cas des sols très acides et à faible teneur en matière organique, alors que dans les sols plus fertiles et riches en matières organiques, les paramètres intrinsèques (notamment cette richesse en matières organiques) du sol conditionne davantage la richesse en CMA. Cela va dans le sens de l'étude précédente.

Quelques généralités sur la maladie.

La rouille est la maladie fongique qui peut causer les plus graves dommages au caféiers.

Résistance ou tolérance variétale.

Des travaux sont menés par les organismes de recherche pour sélectionner les variétés les plus résistantes possibles, sachant que l'obtention d'une résistance totale durable est peu envisageable. Les résistances dues à l'introduction de quelques gènes et permettant une résistance dite verticale sont en effet régulièrement surmontées par une adaptation des populations du champignon pathogène. C'est pourquoi la sélection améliorante des plantes vise d'une manière générale à associer à cette résistance verticale des caractères de **résistance horizontale**, due à un grand nombre de gènes.

Nous pouvons rattacher cette notion de résistance horizontale et polygénique à la notion commune de rusticité d'une variété. Une variété rustique est caractérisée par des capacités naturelles de meilleure tolérance aux stress climatiques ou aux stress biotiques (stress liés aux agents pathogènes).

Nous pouvons rappeler ici que la capacité plus ou moins grande d'une variété à contracter des associations mycorhiziennes est également probablement liée également à un caractère de rusticité, la sélection améliorante ayant eu d'une manière générale un effet défavorable sur cette capacité (sachant que cette capacité n'a pas été retenue comme étant un critère à prendre en compte dans les programmes de sélection).

Effets du climat.

La connaissance des conditions climatiques qui favorisent la maladie est bien sûr essentielle pour gérer au mieux les facteurs de l'écosystème qui peuvent influencer le microclimat de la plantation (en considérant notamment les conditions d'exposition et d'ombrage) et le microclimat de la plante elle-même (conditions climatiques au cœur de l'appareil foliaire).

Microclimat de la plantation.

L'extension de la maladie (via la propagation des spores) est principalement influencée par la température et l'humidité. Les urédospores de *H. vastatrix* ne germent en effet que lorsque les feuilles sont mouillées pendant 6 à 24 heures [63].

L'absence de lumière favorise la germination. L'exposition au soleil du matin réduit la durée d'humectation et réduit ainsi au contraire la possibilité de germination des spores.

L'optimum de température pour cette propagation est entre 21° et 25°C. La germination est inhibée à des températures supérieures à 32,5°C. Dès une température supérieure à 28 °C, la période de latence, qui est en moyenne de 25 à 35 jours, est très allongée, ce qui réduit bien sûr la propagation de la maladie.

Microclimat dans l'appareil foliaire.

D'autre part, les feuilles situées dans le tiers inférieur et moyen du caféier présentent des niveaux d'infection plus élevés que les feuilles extérieures et celles du tiers supérieur en raison d'un microclimat plus humide. Cet environnement humide avec une plus grande intensité de la maladie se produit également dans les systèmes de plantation plus denses, les zones ombragées ou boisées, les plantes avec un excès de tiges et les cultures plus fermées [64].

Effets de la nutrition.

Un autre aspect qui influe sur l'incidence et la sévérité de la maladie est l'état nutritionnel de la plante. Les plantes à nutrition déséquilibrée sont plus affectées par la rouille et deviennent plus sensibles en raison d'une fatigue physiologique plus importante [65]. Nous avons signalé cet effet général sur les maladies dans le tome 1.

Ces données sur la maladie conduisent ainsi en conséquence à raisonner les facteurs suivants : le choix de la parcelle à planter en fonction du climat local et en fonction de l'exposition (exposition permettant de minimiser les périodes durant lesquelles les feuilles seront humides), les conditions d'ombrage (ombrage irrégulier n'empêchant pas un ensoleillement des feuilles en matinée), la densité de plantation (densité faible en privilégiant plutôt un système caféier, plantes herbacées alimentaires, arbres d'ombrages, afin de valoriser les surfaces agricoles autrement qu'en augmentant la densité des caféiers) et enfin le mode de fertilisation de la culture de façon à favoriser un bon équilibre nutritionnel de la plante. Ce dernier point est en lien avec le paragraphe suivant qui concerne la mycorhization du caféier.

En effet, une bonne mycorhization des plantes permet d'envisager une gestion plus naturelle des apports nutritionnels de la plante, les CMA permettant aux plantes de valoriser au mieux trois sources « naturelles » de minéraux et d'azote que sont le sol et ses réserves de phosphore dites « insolubles », la matière organique sous forme de matériaux végétaux apportés en litière, les excédents d'azote et de phosphore mobilisés par des arbres d'ombrages et de plantes herbacées de la famille des fabacées.

Les CMA et leurs effets sur l'incidence de la maladie.

Une étude mexicaine récente [66] est particulièrement intéressante car elle apporte sur cette question plusieurs éclairages.

L'objectif de cette étude était en premier lieu de caractériser les communautés de CMA associées aux plants de caféier (*C. arabica*, variété *Typica*), en distinguant les plants avec ou sans signes d'infection par la rouille.

Le premier résultat important est qu'un pourcentage plus élevé de colonisation racinaire et de densité de spores a été trouvé dans les plantes ne présentant pas de signe d'infection. Ce résultat montre que les plantes qui interagissent en symbiose avec les mycorhizes sont capables de mieux tolérer l'infection.

Le mécanisme physiologique identifié est le suivant : la présence de pathogènes génère des changements physiologiques dans la racine de la plante infectée, qui va libérer des substances telles que l'acide malique, des sucres et des acides aminés impliqués dans l'attraction et la reconnaissance des micro-organismes. Ces composés sont alors reconnus par les plantes voisines, (via une information transmise par les Réseaux Mycéliens Communs) qui activent des mécanismes de protection initiés par la sécrétion et l'accumulation d'apocaroténoïdes, de flavonoïdes, de phénols, d'espèces réactives de l'oxygène et de phytohormones de défense, qui activent tous des motifs moléculaires associés aux agents pathogènes. Cette activation biochimique favorise l'association avec des CMA ou d'autres microorganismes bénéfiques pour intensifier les mécanismes de défense contre les agents pathogènes.

Un deuxième résultat important se rapporte à l'identification des genres et espèces associés aux plantes infectées ou non infectées.

Le genre *Acaulospora* est le plus présent dans le cas des plantes infectées. Or ce genre a été associé à une augmentation de la conductance stomatique et du taux de transpiration qui améliore dans un sens l'efficacité des plantes pour l'utilisation de l'eau dans des conditions de sécheresse mais qui augmente également la possibilité d'infection par des pathogènes via les stomates (les stomates étant ouvertes plus souvent et longtemps). L'étude rappelle également que les concentrations élevées d'azote dans le sol favorisent la présence de populations d'*Acaulospora*. Cela renvoie à l'importance d'une nutrition équilibrée pour diminuer l'incidence des maladies.

Rhizophagus est au contraire le genre le plus fréquent dans le cas des plantes sans signes d'infection par la rouille. Il est aussi l'un des genres reconnus dans l'industrie des biofertilisants pour une capacité à stimuler les défenses de plantes contre les agents pathogènes. Par exemple, il a été démontré que l'inoculation de *Rhizophagus* sur le melon, la tomate et la banane conférait une résistance à des pathogènes spécifiques. La banane s'est avérée résistante à des agents pathogènes tels que *Colletotrichum*, *Alternaria* et *Patrylenchus* [67, 68].

CMA et lutte contre les nématodes *Meloidogyne exigua*

Une étude vénézuelienne menée sur des plants de caféiers a consisté à inoculer artificiellement des substrats stérilisés par des CMA et nématodes pour étudier les interactions entre ces organismes [69]. Ces expériences montrent les résultats suivants :

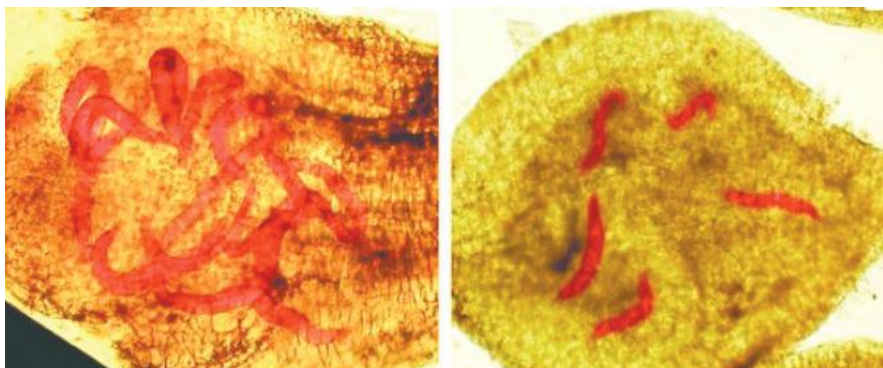
Inoculés simultanément, les champignons interagissent plus rapidement avec la plante de café que les nématodes parasites.

Cas I : Si les CMA sont inoculés plus tôt que le que le *M. exigua*, les plants de café seront sains et forts et pourront résister à l'infestation par les nématodes, puisque ces plantes ont développé une cuticule racinaire épaisse. Par conséquent, le taux d'infestation par les nématodes est faible.

Cas II : Si les plants de café sont attaqués par *M. exigua*, il est possible d'utiliser des champignons afin d'éviter une perte de productivité. Cela se produit parce que l'interaction de la symbiose s'accélère. Elle vise à maintenir une croissance des plantes similaire à plantes non infectées. Dans ce cas, le taux d'infestation par les nématodes est moyen.

Cas III : Si les CMA et *M. exigua* sont trouvés en même temps dans le sol ou dans la serre, les CMA colonisent les plants de café en premier, lui donnant une longueur d'avance dans son développement pendant que l'infestation par les nématodes se produit. Cela conduira à un taux d'infestation par les nématodes faible à moyen.

Les auteurs remarquent que ces résultats contredisent des résultats obtenus sur d'autres plantes, dans lesquelles l'infection par le nématode et le développement de son cycle sont plus rapides que le processus de mycorhization (quand les deux types d'organismes sont inoculés dans le même temps. Ces résultats différents pour le café sont, pour les auteurs, à mettre en relation avec le fait que le Caféier serait une plante particulièrement mycotrophe avec de fait une capacité particulière à contracter des associations mycorhiziennes de manière très rapide. Cette capacité invite bien sûr à favoriser particulièrement les conditions de culture permettant une bonne mycorhization du caféier.



Photos : juvéniles de *M. exigua* dans la racine d'un caféier *C. arabica*.

Synthèse : les facteurs sur lesquels intervenir pour valoriser les fonctions des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires dans les productions agroforestières. Exemple du caféier.

Le sol.

Des observations ont montré que les premiers facteurs de fertilité demandés par le caféier sont la texture et la matière organique. L'idéal étant probablement un sol bien structuré en surface comme en profondeur. Dans un tel sol, l'enracinement sera à la fois dense et profond. La densité racinaire permettra une densité de colonisation par les mycéliums des CMA. La profondeur racinaire permettra une connexion avec des mycéliums issus de spores situées en profondeur. Les espèces de CMA des horizons profonds du sol ont des caractéristiques différentes de celles de surface. Le caféier pourra bénéficier de deux approvisionnements complémentaires en eau et nutriments. Cela sera important en particulier quand les conditions climatiques seront défavorables pour le fonctionnement des racines et CMA dans les premiers horizons de sol : dessèchement du sol ou chaleur excessive en particulier. Si l'enracinement est bien réparti dans un volume important de sol, la pauvreté chimique en éléments solubles (selon les normes de l'analyse de sol) peut représenter un facteur favorable à l'expression des CMA qui ont pour fonction de solubiliser les réserves dite insolubles du sol.

Cependant, les apports d'engrais chimiques ne semblent pas préjudiciables à une bonne mycorhization, dans le cas où par ailleurs une litière de feuilles est présente sur le sol autour des caféiers.

Les conditions de la plantation.

Une observation du profil du sol permet de prévoir la façon dont le caféier pourra coloniser les horizons de sol. Le caféier ne devrait être planté que dans un sol assez profond et bien structuré. Il est préférable de ne pas retourner le sol pour ne pas inverser les couches contenant les CMA adaptés aux couches de surface et aux couches plus profondes. La grelinette est un outil intéressant qui évite ce retournement tout en permettant un ameublissement du sol dans un volume cubique d'environ 50 cm de côté.

La litière.

Des études récentes montrent que les CMA colonisent abondamment les litières de feuilles qui sont normalement bien présentes dans les systèmes agroforestiers. Cette présence se traduit par une abondance de mycéliums et de spores dans les limbes et les nervures de feuilles. Cette présence est d'autant plus importante dans les couches de litières les plus décomposées. Les mycéliums de CMA ne dégradent pas les feuilles (d'autres champignons, saprophytiques, interviennent dans cette fonction) mais assurent le transfert des minéraux et de l'azote solubilisés et libérés à l'issue du processus de minéralisation de la matière organique. Ainsi, la présence des CMA dans la litière est en relation directe avec cette présence de la litière et l'intensité de la minéralisation. Cela indique que dans ce type d'écosystème, proche d'un fonctionnement naturel, un compartiment du sol qui semble très important à considérer est représenté par la litière.

Si les CMA sont très présents dans la litière, cela est en relation avec également la présence de racines fines dans celle-ci. Ainsi, l'observation de racines fines dans la litière renseigne indirectement sur la présence de CMA dans cette dernière.

Ces études montrent également que la diversité des CMA dans la litière dépend de la diversité des feuilles qui la constituent. C'est certainement l'une des raisons qui expliquent que la diversité des espèces de CMA est plus importante dans un système de plantation sous couvert forestier que dans un système agroécologique caractérisé seulement par une ou deux essences d'ombrage. On sait encore peu de choses sur la composition idéale de la litière (toujours du point de vue de l'activité des CMA), excepté en termes de C/N. Il semble que le C/ N ne doit pas être trop faible. C'est-à-dire que cette litière ne doit pas être composée uniquement de feuilles riches en azote et donc pas uniquement composée de feuilles de fabacées.

La fertilisation

La fertilisation, nécessaire dans un écosystème agricole classique (caféiers de soleil), est-elle utile dans un système agroforestier quand on recherche un bon rendement en baies ? Cette question ne peut être résolue qu'en prenant en compte les deux sources naturelles d'éléments fertilisants qui peuvent être mobilisées par les CMA au profit des plantes : d'une part la litière et d'autre part les ressources contenues dans les différents horizons du sol et qui sont mobilisables par les CMA.

Dans le cas de la recherche d'un compromis, c'est-à-dire une fertilisation modeste pour compléter les apports naturels mobilisés par les CMA, les quelques études sur le fonctionnement des litières et des CMA laissent penser que le choix doit se porter plutôt sur une fertilisation chimique que sur une fertilisation organique issue d'effluents d'élevage qui semblent défavoriser la présence des CMA. Toutefois, l'étude qui est arrivée à cette conclusion n'a été faite que sur certains amendements organiques et il est nécessaire d'attendre d'autres études de cas pour avoir plus de données sur ce sujet.

La densité de plantation

Une densité faible des caféiers limite les risques de dissémination des maladies. Les espaces intercalaires peuvent être valorisés par des cultures de plantes herbacées : plantes alimentaires, aromatiques... de façon à valoriser l'espace agricole et limiter l'enherbement. Le choix des plantes peut être raisonné également en fonction des restitutions organiques qu'elles peuvent laisser et qui se mélangeront à la litière de feuilles. Si les arbres d'ombrage ne sont pas des fabacées (arbres forestiers appartenant à d'autres familles, arbres fruitiers...), la strate herbacée pourrait, quant à elle, comprendre des plantes de cette famille qui pourront assurer les fonctions qui sont décrites dans cet ouvrage.

Les arbres d'ombrage.

Le choix des arbres d'ombrage doit être raisonné pour répondre à plusieurs objectifs simultanément : l'ombrage bien sûr, l'apport naturel d'azote et de phosphore quand les arbres sont des fabacées, un apport naturel d'une litière diversifiée et ayant un C/N moyen du fait du mélange de feuilles à C/N bas (fabacées) et à C/N plus élevés.

La disposition des arbres doit aujourd'hui plus qu'hier tenir compte des évolutions du climat, l'ombrage étant nécessaire pour atténuer la chaleur au niveau des feuilles des caféiers et au niveau du sol. Les évolutions du bilan hydrique du sol devraient être suivies (grâce à des tensiomètres) pour voir si une trop forte densité d'arbres d'ombrage n'entraîne pas une trop forte consommation d'eau. Pour avoir des résultats concrets sur cet aspect, il est possible de comparer durant l'année les bilans hydriques dans des zones différentes : une zone de forte densité d'arbres d'ombrage et une zone plus ouverte.

Les conditions d'une mycorhization initiale des plants en pépinière.

Des essais comparés peuvent être faits en pépinière pour rechercher des solutions de mycorhizations naturelles des plants : apport de racines mycorhizées, apports de litières riches en CMA.

IV- CONCLUSION

Dans un contexte de transition de l'agriculture, les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires représentent un levier qui apparait essentiel à la conception de nouveaux itinéraires techniques ou même de nouveaux modèles agroécologiques et agroforestiers.

Bien qu'elles soient encore trop partielles, les études scientifiques récentes sur ce sujet sont très prometteuses. Elles invitent à mettre en pratique les nouvelles connaissances sur ces champignons., d'autant plus que les recommandations qui peuvent être faites pour valoriser le potentiel naturel de champignons mycorhiziens vont dans le sens d'une véritable agroécologie, qui met en valeur la biodiversité et les cycles naturels dans les écosystèmes. Les modèles agroforestiers se prêtent particulièrement bien à cette mise en pratique. Les exploitants rencontrés lors de ces études sont intéressés par les innovations agroécologiques destinées à valoriser ces fonctions naturelles des CMA. Certaines pratiques transmises par la tradition sont aujourd'hui également justifiées par le fait qu'elles ont eu un impact très positif sur la biodiversité de ces champignons et sur l'expression de leurs fonctions. Les recherches récentes peuvent permettre simplement d'optimiser ces savoir traditionnels et également sans doute de les adapter au changement climatique.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Leifheit, E. F. et al. 2014. Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation – a meta-analysis. *Plant Soil* 374, 523–537. doi: 10.1007/s11104-013-1899-2
- [2] Rillig, MC et al. 2016. Towards an Integrated Mycorrhizal Technology: Harnessing Mycorrhiza for Sustainable Intensification in Agriculture. *Front. Plant Sci.* 7:1625.
- [3] Köhl, L. et al. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal species differ in their effect on nutrient leaching. *Soil Biology & Biochemistry* 94: 191-199.
- [4] Van der Heijden, M.G.A. 2010. Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology* 91: 1163-1171.
- [5] Wang, C. et al. 2017. Colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in maize roots at different depths in the soil profile respond differently to phosphorus inputs on a long-term experimental site. *Mycorrhiza* 27, 369–381
- [6] Yang, G et al. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant community structure under various nutrient conditions and stabilize the community productivity. *Oikos* 125, 576–585.
- [7] Rillig, M. C. et al. 2018. Soil biodiversity effects from field to fork. *Trends Plant Sci.* 23, 17–24.
- [8] Rilling, M.C. et al. 2019. Why farmers should manage the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*.
- [9] Verbruggen, E. et al. 2015. Mycorrhizal fungi associated with high soil N:P ratios are more likely to be lost upon conversion from grasslands to arable agriculture. *Soil Biol. Biochem.* 86, 1–4
- [10] Kelly, RM et al. 1997. Effects of VAM on the growth and nutrition of sugarcane. *Proceedings of the Australian Society of Sugar Cane Technologists* 19, 73–79
- [11] Hart, MM et al. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonisation strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153, 335–344.
- [12] A. Classens and al. 2017. Fungi interactions with nutrient, pests and pathogens in sugarcane : a review. *Proc Aust Soc Sugar Cane Technol* Vol 39.
- [13] Alguacil, MM et al. 2008. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications* 18, 527–536.
- [14] Ambrosano, EJ et al. 2013. Crop rotation biomass and effects on sugarcane yield in Brazil. *InTech Open Minds* 2, 1–40.

- [15] Uribe, D et al. 2010. Role of Microbial Biofertilisers in the Development of a Sustainable Agriculture in the Tropics, In 'Soil Biology and Agriculture in the Tropics'. (Ed P Dion) pp. 235–250 (Springer: Berlin Heidelberg).
- [16] Hawkins, HJ et al. 2005. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 226, 275–285.
- [17] Asghari, HR et al. 2012. Arbuscular mycorrhizas reduce nitrogen loss via leaching. *PloS one* 7, e29825.
- [18] Germani et al. 2005. Potential of *Crotalaria* species as green manure crops for the management of pathogenic nematodes and beneficial mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 266, 333-342.
- [19] Blaser, W.J. et al. 2018. Climate-smart sustainable agriculture in low-to-intermediate shade agroforests. *Nat Sustain* 1, 234–239.
- [20] Torres, J. 2008. Agroforestería: una estrategia de adaptación al cambio climático / Editores: Juan Torres Alfonso Tenorio, Anelí Gómez. Responsables de la sistematización del proyecto: Groder Torres, Sabina Aquino, Pedro Ferradas, Alcides Vilela, Edson Ramírez, Roberto del Castillo, Geiler Ishuiza. — Lima: Soluciones Prácticas-ITDG.
- [21] Farfan, V. F. 2014. Agroforestería y Sistemas Agroforestales con Café. Manizales, Caldas (Colombia), 2014. 342 p. Palabras clave: Sistemas agroforestales, Agroforestería, Sistema de producción, Caficultura. FNC – Cenicafé.
- [22] Martin, J.P. Directeur de Recherches O.R.S.T.O.M Cours E.N.S.A. - ABIDJAN - 1969-1970
- [23] Giovannetti, M et al. 2006. At the root of the wood wide web: self recognition and non-self incompatibility in mycorrhizal networks. *Plant Signal Behav* 1:1–5
- [24] Croll, D et al. 2009. Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytol* 181:924–937
- [25] He, X-H et al. 2003. Nitrogen transfer within and between plants via common mycorrhizal networks (CMNs). *Crit Rev Plant Sci* 22:531–567
- [26] Iglesias, L. et al. 2011. Response of *Theobroma cacao* and *Inga edulis* seedlings to cross-inoculated populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforest Syst.* 83:63-73
- [27] Leblanc et al. 2014. Efecto de los hongos formadores de micorrizas arbusculares en el desarrollo de plantas de cacao en vivero. *Tierra Tropical* (2014) 10 (2): 191-200
- [28] Berkelaar, D. 2011. *Gliricidia sepium* for Rat Control: A Recipe. ECHO Development Notes no. 111
- [29] Sierra, J. et al. Fixation symbiotique d'azote par les légumineuses en association. Résultats obtenus en Guadeloupe. 2019, 12 p.

- [31] Pacheco Flores de Valgaz et al. 2022. Discovering the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Associated with Two Cultivation Practices of *Theobroma cacao*. *Diversity*, 14 : 651.
- [32] Cuenca, G. et al. 1996. Diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi associated with cacao in Venezuela. 1996. *Plant Soil*, 183: 315–322.
- [33] Kähkölä, A.K. et al. 2012. Leaf and root litter of a legume tree as nitrogen sources for cacaos with different root colonisation by arbuscular mycorrhizae. *Nutrient Cycling Agroecosystems* 92: 51–65.
- [34] Snoeck, D. et al. 2010. Temporal changes in VAM fungi in the cocoa agroforestry systems of central Cameroon. *Agroforestry Systems*, 78: 323–328.
- [35] Oehl, F. et al. 2017. Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. 2017. *Biology and Fertility of Soils*, 53: 777–797.
- [36] Coste, R. 1955. *Les caféiers et les cafés dans le monde. Tome premier. Les caféiers.* Edition Larose. 466 pages.
- [37] Lopes, E.S. et al. 1987. Interações entre micorrizas, adubações fosfatadas e *Meloidogyne inco*gnita em mudas de cafeeiro (*Coffea arábica* cv. Mundo Novo). In II-Reunião Brasileira sobre Micorrizas, pp. 33–34. São Paulo, Brazil: Secretaria do Meio Ambiente e da Agricultura.
- [38] Siqueira, J. O. et al. 1987. Micorrizas vesicular-arbusculares em mudas de cafeeiro produzidas no sul do Estado de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 22, 31–38.
- [39] Rivera, R. F. et al. 2003. El manejo efectivo de la simbiosis micorrizica, una vía hacia la agricultura sostenible : estudio de caso. *El caribe: Ciudad de La Habana*.
- [40] Costa, C. M. C. et al. 2003. Inoculum density of arbuscular mycorrhizal fungi needed to promote growth of *Hancornia speciosa* Gomes seedlings. *Fruits* 58, 247–254
- [41] Siqueira, J. O. et al. 1998. Arbuscular mycorrhizal inoculation and superphosphate application influence plant development and yield of coffee in Brazil. *Mycorrhiza* 7, 293–300.
- [42] Defrenet E et al. 2016. Root biomass, turnover and net primary productivity of a coffee agroforestry system in Costa Rica: effects of soil depth, shade trees, distance to row and coffee age. *Ann Bot.* 2016 Oct 1;118(4):833-851.
- [43] Seghieriet, J. et al. 2019. Agroforesterie et services écosystémiques en zone tropicale. Chap. 2 Roupsard et al - Suivi des services écosystémiques dans un observatoire de caféiers agroforestiers. *Recommandations pour la filière du café – 2019 – Quae.*

- [44] Charbonnier, F et al. 2017. Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. *Plant, Cell and Environment*, 40 (8) : 1592-1608.
- [45] Rapidel, B et al. 2015. Efectos ecologicos y 26 productivos del asocio de arboles de sombra con cafe en sistemas agroforestales. *Sistemas Agroforestales. Funciones Productivas, Socioeconomicas y Ambientales / Montagnini F. ; Somarriba E. ; Murgueitio E. ; Fassola H. ; Eibl B. (eds.). CATIE, Colombia, pp 5–20*
- [46] Beer, J et al. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* 38: 139–164.
- [47] Cabon, M. 2015. Effet de l'ombrage sur le microclimat, la fertilité du sol et la production du caféier au Costa Rica. Mémoire de Fin d'Études de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage. Agrocampus Ouest.
- [48] Soto-Pinto, L et al. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 80: 61–69
- [49] Haggar, J et al. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America. *Agroforest Syst* 82: 285–301
- [50] Andrade et al. 2009. REVIEW Arbuscular mycorrhizal association in coffee. *Journal of Agricultural Science*, 147, 105–115
- [51] Vincenzo Bertolini, V et al. 2018. Abundancia y riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en cafetales de Soconusco, Chiapas, México Article in *Revista de Biología Tropical*.
- [52] Lopes, E. S. et al. 1983. Occurrence and distribution of vesiculararbuscular mycorrhizal fungi in coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in central Saõ Paulo State, Brazil. *Turrialba* 33, 417–422
- [53] Cruz, S. J. C.1989. Estudio de la simbiosis micorrízica vesicular arbuscular em el cultivo de *Coffea arabica* var. Caturra. *Fitopatologia Colombiana* 13, 56–64.
- [54] Colozzi-Filho, A. et al. Detecção de fungos micorrízicos arbusculares em raízes de cafeeiro e de crotalaria cultivada na entrelinha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35, 2033–2042.
- [55] Muleta et al. 2007. Composition of coffee shade tree species and density of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) spores in Bonga natural coffee forest, southwestern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 241, 145–154
- [56] Díaz-Ariza, LA et al. 2021. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in leaf litter and roots of shaded coffee plantations under organic and conventional management. *Rev Bras Cienc Solo*.

- [57] Bunn, RA et al. 2019. Revisiting the 'direct mineral cycling' hypothesis: arbuscular mycorrhizal fungi colonize leaf litter, but why? *ISME* 13:1891-8.
- [58] Aristizábal, C et al. 2004. Rivera EL, Janos DP. Arbuscular mycorrhizal fungi colonize decomposing leaves of *Myrica parvifolia*, *M. pubescens* and *Paepalanthus* sp. *Mycorrhiza* ; 14:221-8
- [59] Zheng, H et al. 2018. Litter quality drives the differentiation of microbial communities in the litter horizon across an alpine treeline ecotone in the eastern Tibetan Plateau. *Sci Rep.* 8:10029.
- [60] Gosling, P et al. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agr Ecosyst Environ.* 113:17-35.
- [61] Sánchez, N. 2017. Micorriza arbuscular como indicador de calidad de suelo en cultivos de *Coffea arabica* L. (Rubiaceae) bajo fertilización orgánica y convencional [thesis]. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- [62] Rau´I Hernando Posada et al. 2018. Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. *Agroforestry Systems*
- [63] Kushalappa, A.C. et al. 1983. Application of survival ratio for monocyclic process of *Hemileia vastatrix* in predicting coffee rust infection rates. *Phytopathology* 1983, 73, 96
- [64] Ward, R. et al. 2017. Ecological resilience to coffee rust: Varietal adaptations of coffee farmers in copán, honduras. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 2017, 41, 1081–1098.
- [65] Zambolim, L. 2016. Doenças do cafeeiro. In *Manual de Fitopatologia: Doenças das Plantas Cultivadas*, 5th ed.; Kimati, H., Ed.; Agronômica Ceres: Sao Paulo, Brasil, Volume 2, pp. 193–218
- [66] Sera, G.H. et al. 2022. Coffee Leaf Rust in Brazil: Historical Events, Current Situation, and Control Measures. *Agronomy.* 12, 496
- [67] Lee C. S et al. 2005. Observations of infection structures on the leaves of cucumber plants pre-treated with arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* after challenge inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *Plant Pathol* 21:237–243
- [68] Elsen A et al. 2008. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect. *Mycorrhiza* 18:251–256.
- [69] Raúl Alban et al. 2013. Interactions between a Root Knot Nematode (*Meloidogyne exigua*) and Arbuscular Mycorrhizae in Coffee Plant Development (*Coffea arabica*) *American Journal of Plant Sciences*, 2013, 4, 19-23

Tout les documents et livres réalisés dans le cadre du projet
INTERREG - Caraïbes MYCONOVA, sont disponibles sur le site www.myconova.eu



SENS & TERRITOIRE

Jean Rondet

SENS ET TERRITOIRE / www.sensterritoire.com



Nathalie Séjalon-Delmas

Saphéline Nicholas

Francis Carbonne

Laboratoire de recherches en sciences végétales / www.lrsv.ups-tlse.fr



Laurent Rigou

Atelier, Sols, Urbanisme et Paysages / www.asup-territoires.com



Infographie Couverture / Illustrations / Mise en page

Alexandre Parolo / OSTPROD / www.ostprod.com

Crédit photo couverture : DEAL Martinique.

MYCONOVA CARAÏBES

Champignons Mycorhiziens Arbusculaires TOME 2 - CANNE À SUCRE, CACAOYER, CAFÉIER

Un document réalisé dans le cadre du programme de coopération européenne Myconova.

A la suite du tome 1 qui explique les fonctions générales des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires, ce deuxième volume s'intéresse précisément à trois productions : la canne à sucre, le cacaoyer, le caféier.

Dans un contexte de transition de l'agriculture, les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires représentent un levier qui nous semble essentiel à la conception de nouveaux itinéraires techniques ou même de nouveaux modèles agroécologiques et agroforestiers.

Les études scientifiques récentes sur ce sujet sont très prometteuses. Elles invitent à mettre en pratique les nouvelles connaissances sur ces champignons. Les modèles agroforestiers se prêtent particulièrement bien à cette mise en pratique. Les exploitants rencontrés lors de ces études se révèlent ouverts à des innovations agroécologiques destinées à valoriser les fonctions naturelles des CMA.

Cette approche nouvelle est d'autant facilitée par le fait que certaines pratiques transmises par la tradition sont aujourd'hui également justifiées par le fait qu'elles ont eu un impact très positif sur la biodiversité de ces champignons et sur l'expression de leurs fonctions. Les recherches récentes peuvent permettre simplement d'optimiser ces savoirs traditionnels et également sans doute de les adapter au changement climatique.



Partenariat : Chef de file - Parc Naturel Régional de la Martinique / Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles / Institut Mycologique Européen / Exploitation Agricole Jacky Pascault / Domaine Thieubert Rhums Neisson / Centre d'Etude de Biotechnologie Industriel - Cuba