

Mycorhize

Une **mycorhize** (du grec *myco* ; champignon et *rhiza* ; racine) est le résultat de l'association **symbiotique** entre des champignons et les racines des plantes. Le **complexe ectomycorhizien** est une association entre des champignons, des racines et des bactéries. La mycorhize est une composante majeure de l'**édaphon**. Dans cette association, les **hyphes** d'un champignon colonisent les racines d'une plante. Les **hyphes** sont l'organe principal des champignons. Ce que l'on appelle couramment champignon, que l'on cueille avec son pied et chapeau, n'est qu'un organe éphémère du champignon, le **sporophore**, où se déroule la reproduction sexuée. Les hyphes se présentent comme de fins filaments, capables d'explorer un très grand volume de sol (mille mètres de filaments mycéliens pour un mètre de racine).

La relation mycorhizienne est de type **symbiotique**, mais un déséquilibre dans la relation peut être induit par une faiblesse de l'un des deux partenaires, l'association pouvant alors glisser le long du continuum mutualisme-parasitisme^[1]. Le champignon peut alors aussi contribuer à recycler la **nécromasse** de son hôte, au profit de leurs deux descendance.

1 Histoire des mycorhizes



Gigaspora margarita (Gloméromycète) sur des racines de lotier (*Lotus japonicus*, Fabacées)

L'endosymbiote originel (un Gloméromycète semble-t-il), serait apparu il y a environ 450 millions d'années au Paléozoïque, probablement au même moment que les premières plantes terrestres. Des fossiles de la flore de Rhynie (Aglaophyton...), d'environ 400 millions d'années, comportent des mycorhizes morphologique-

ment identiques aux **Glomales**. Ceci laisse penser que les mycorhizes ont été l'instrument d'une **colonisation** accélérée des terres émergées, par leur capacité à extraire l'eau et les minéraux du sol.

Ces premières associations ont aussi pu permettre la constitution d'un sol résistant mieux aux intempéries, stockant mieux l'eau, tout en améliorant la résistance des plantes au **stress hydrique** et au froid^{[2],[3]} ou au manque d'azote (chez l'épinette par exemple^[4]), leur tenue au vent et au ruissellement, ainsi peut-être que leur résistance aux trop fortes intensités lumineuses, comme c'est le cas des **mycophycobiontes** de certaines algues de l'estran (ces symbioses, avec des **ascomycètes** principalement, sembleraient être apparues secondairement).

Les associations mycorhiziennes (arbusculaires et ectomycorhiziennes) existent aussi dans les écosystèmes froids (température moyenne inférieure à 15 °C) où elles sont actives tout ou partie de l'année (selon la température du sol), impliquées dans certaines adaptations de résistance au gel et favorisant l'acquisition des nutriments à basse température chez les champignons mycorhiziens^[5]. Elles contribuent sans doute à une meilleure survie du champignon dans les sols gelés en hiver^[6] où les microchampignons subissent ce facteur de sélection supplémentaire^[7]. Ces symbioses froides profitent aussi à des graminées telles que l'orge (*Hordeum*) qui améliore ainsi son accès au phosphore du sol^[8]

Ces symbioses correspondent à un « *saut macroévolutif* » (bond de l'évolution) puisque les fonctions d'un des partenaires s'associent aux fonctions de l'autre, avec des effets fonctionnels multipliés. En effet on passe de l'état algue et champignon à celui de plante mycorhizée terrestre (ce qui va à l'encontre du **gradualisme darwinien**).

À l'heure actuelle, 85 % des Archégoniates, ainsi que des Hépatiques, sont endomycorhizés par des Glomales. Cela suppose que la symbiose avec les Glomales est la plus ancienne chez les Archégoniates et qu'elle aurait permis l'impressionnante radiation de ces derniers (diversité, lignification...).

Les autres familles de Gloméromycètes (*Acaulosporaceae* et *Gigaspora*) sont apparues plus tard vers -250/-230 millions d'années. Elles possèdent des capacités supérieures pour l'exploitation des ressources minérales des sols.

Les **ectomycorhizes**, quant à elles, seraient peut-être apparues au Crétacé mais les plus vieux fossiles connus ne datent que de l'Éocène. Elles ont permis la colonisation de sols antérieurement défavorables.

C'est également à cette époque que des symbioses fixatrices d'azotes sont apparues^[9]. La symbiose ectomycorhiziennes est apparue de nombreuses fois indépendamment dans différents clades des champignons (Gloméromycètes, Ascomycètes, Basidiomycètes) et de Spermaphytes (Gymnospermes, Angiospermes).

Certaines plantes à symbioses mycorhiziennes plus récentes (d'un point de vue évolutif), peuvent aussi contracter une association à mycorhizes à arbuscules. Il semble donc qu'il y ait eu des innovations évolutives dans ce type de symbiose. Ces innovations expliquent sans doute le nombre limité de plantes capables de les contracter.

L'apparition d'ectomycorhizes a été corrélée deux fois à des radiations évolutives des plantes :

- au Crétacé (apparition des pinacées et des rosidées) ;
- lors de la transition Éocène-Oligocène (apparition des forêts « actuelles » de l'hémisphère Nord).

Plus récemment encore d'autres formes d'endomycorhizes et d'ectomycorhizes à pelotons sont apparues chez les *Ericales*. Leurs symbiotes fongiques ont des capacités saprophytes encore plus fortes permettant à la plante de réingérer directement le carbone organique par le biais du champignon, dans les sols où l'activité de minéralisation est très faible (landes, haute montagne, écosystèmes froids...) : la symbiose permet un couplage de niveaux trophiques.

Les angiospermes sans mycorhizes (*Brassicacées*, *Chénopodiacées*...) les auraient perdus secondairement.

2 Importance écologique de la mycorrhization

Les mycorhizes sont à l'origine des écosystèmes les plus complexes, et en particulier dans les forêts et notamment les forêts tropicales qui vivent et évoluent souvent sur des sols ingrats. Leurs mycéliums forment des **réseaux interconnectés** qui influencent le fonctionnement des écosystèmes (cycles biogéochimiques, composition des communautés végétales, alimentation carbonée des plantules pendant leur développement, modification de la compétition...) en permettant ou augmentant des flux importants de carbone organique et de minéraux (azote, phosphore, eau...) via le sol (en moyenne 30 à 40 % des minéraux captés par les marges du réseau mycélien sont rétrocédés à la racine, cette dernière apportant 30 % des glucides photosynthétisés au champignon^[9]). Ils constituent un des éléments les plus dynamiques de la symbiose mycorhizienne. Ces transferts sont si efficaces, qu'ils remettent en cause le concept de spéciation par compétition pour les nutriments entre les plantes d'un écosystème, en particulier pour la capture des phosphates par les racines (ils permettent de se passer des fertilisants phosphatés) ou pour

la résistance à la sécheresse. Ils sont pourtant encore peu exploités en horticulture, agriculture et foresterie, ou pour la dépollution de certains sols pollués.

Certains groupes de champignons sont probablement des espèces-clés voire des « espèces ingénieur » qui influent sur les principaux processus écologiques du sol. Ils sont considérés par les pédologues comme des éléments essentiels de la diversité des communautés, laquelle est un facteur de stabilité et d'équilibre écologique^[10]. Beaucoup de groupes-clés trouvés dans les sols (bactériens et de champignons mycorhiziens notamment) peuvent se connecter aux plantes (au moins 90 % des familles de plantes terrestres sont concernées) via des associations mycorhiziennes à arbuscules et jouer des synergies essentielles pour la survie et la productivité des plantes, contribuant à former un **réseau écologique** essentiellement souterrain, que certains biologistes ont nommé le *wood-wide web* (en référence au « *World wide web*^[10] »).

La plupart des champignons mycorhiziens sont soupçonnés d'avoir plusieurs hôtes voire une large gamme d'hôtes, ce qui semble se confirmer dans les milieux naturels, mais les études faites sur les sols arables cultivés montrent cependant que la diversité en champignons mycorhiziens y est « *extrêmement faible par rapport aux sols forestiers* »^[10].

La colonisation des systèmes racinaires, le potentiel « mycorrhizogène » du sol et la « dépendance mycorhizienne » des plantes sont inversement corrélés avec la teneur de la solution du sol en ions phosphates ; de plus, ce résultat n'est pas lié à une forme d'engrais phosphaté, qu'il soit organique ou minéral, puisque les plantes n'absorbent que des ions en solution. L'enrichissement de cette solution devient directement responsable du fait que la plante bien nourrie ne favorise plus le développement des mycorhizes. Dans certaines situations, les niveaux de phosphore atteints deviennent incompatibles avec l'installation des mycorhizes^[11].

Les mycorhizes interagissent aussi avec diverses bactéries du sol (dont *Pseudomonas*) qui peuvent être pathogènes (la mycorhize protège la plante contre ses pathogènes, par exemple en émettant des antibiotiques^[12]), mais qui sont aussi appelées « bactéries auxiliaires à la mycorrhization » (en anglais MHB : Mycorrhizal Helper Bacteria) tant elles jouent un rôle important.

Les mycorhizes interagissent aussi avec les autres mycorhizes et les autres champignons et avec certains prédateurs et parasites aériens des plantes :

- l'attaque des plantes par des herbivores provoque une modification rapide des communautés mycorhiziennes (les espèces demandant le moins de carbone sont favorisées) mais la nature de la population mycorhizienne modifie également (positivement ou négativement) les capacités de défense des plantes ;
- les communautés mycorhiziennes répondent (par modification des abondances spécifiques relatives) aux modifications de l'environnement suivant

qu'elles soient plus ou moins favorable à l'hôte ou au symbiote et les communautés bactériennes sont modifiées par la variation des **exsudats** entre racines mycorhizées et non mycorhizées ;

- la diversité des champignons mycorhiziens à arbuscules du sol contrôle la composition des communautés végétales par un effet direct du champignon sur la valeur sélective des individus qu'ils colonisent (effet bénéfique, neutre, négatif ou même suppressif). Ce phénomène est lié à la préférence d'hôte existant pour chaque champignon. Cette préférence résiderait dans l'adéquation entre fonctions écologiques exercées par le champignon et besoins de la plante hôte.

3 Prise en compte dans la gestion des forêts et des cultures

Un cortège mycorhizien optimal agirait comme un « engrais » sans ses inconvénients, et gratuitement, en se passant de **pesticides**, **fongicides** et **amendements**. Après de premiers essais en Australie dès les années 1920, des entreprises ont développé des souches d'**inoculation** adaptées à plusieurs espèces commerciales, mais il faudrait qu'elles soient aussi adaptées au contexte du lieu d'implantation. Plusieurs chercheurs estiment que les souches de champignons symbiotes génétiquement les mieux adaptées au terrain, sont celles qui sont indigènes^[13].

En agriculture l'utilisation de champignons mycorhiziens éviterait bien des problèmes de dénaturation des sols biologiques. En effet, l'ajout de pesticides et notamment de fongicides peut avoir des effets néfastes sur la qualité des sols. Les champignons ont des rôles importants dans le maintien d'un sol fertile. L'ajout de composés chimiques hautement phosphorés induirait un appauvrissement en quantité et qualité de champignons endomycorhiziens, réduisant l'apport en nutriment aux plantes cultivées. De plus, une trop grande quantité de phosphore a un impact néfaste sur les cours d'eau (eutrophisation)^[14]. Il est primordial alors de réduire la quantité de produits chimiques néfastes et d'opter plutôt sur l'inoculation de champignons naturels qui auraient les mêmes avantages de croissance rapide, sans les inconvénients sur l'environnement.

Une étude sur le jujubier a démontré que la mycorhization contrôlée était bénéfique à sa croissance et à sa nutrition phosphatée. Effectivement, l'arbre fruitier absorbait avec beaucoup plus de facilité le phosphore naturel ajouté dans un sol pauvre. Il en était même dépendant pour une croissance normale^[15]. Il ne suffit donc pas, en agriculture, de simplement rajouter du phosphore en très grande quantité pour que la plante pousse plus rapidement. Celle-ci doit d'abord et avant tout être capable d'absorber efficacement. Une surdose de nutriments n'y changerait rien et cela ne provoquerait que le lessivage du

phosphore et la pollution des eaux de surface.

L'action des mycorhizes ne s'arrêtent pas à une meilleure nutrition : elles permettent aussi à la plante de mieux se protéger des facteurs biotiques et abiotiques nuisibles. Bien sûr, une meilleure nutrition implique une meilleure santé aux végétaux qui peuvent alors mieux tolérer les stress environnementaux, notamment les agents pathogènes^[16].

Parfois, l'association avec un champignon provoque un remodelage du système racinaire. Par exemple, chez le fraisier, la mycorhization provoque une protection accrue contre la pourriture racinaire causée par *Phytophthora fragariae*. La ramification intense des racines induite par le champignon mycorhizien est accompagnée d'exsudats racinaires, et cela aurait comme effet de modifier la microflore et les interactions directes avec les parasites^[17].

La symbiose mycorhizienne provoque aussi l'établissement de mécanismes de défense. C'est une protection indirecte qui se situe au niveau cellulaire. Par exemple, la plante produit d'avantage de lignine dans les parois cellulaires de l'endoderme et des tissus vasculaires. Elle peut aussi induire ou supprimer divers défenses liées aux phytoalexines, phénols, peroxydases, chitinases et plusieurs autres. En bref, le champignon entraîne des changements considérables dans les mécanismes de défense chez la plante contre divers parasites, et ce avant les infections^[18].

Concernant les mycètes parasites, une plante associée à un mycorhize est aussi mieux protégée. Les hyphes du champignon symbiotique colonisent les racines de la plante et « bloquent » des sites d'accès au mycète parasite. Ils entre aussi en compétition avec les nutriments disponibles. Un mycorhize reçoit lui aussi des avantages à se lier à une plante : il reçoit des composés carbonés en échange de minéraux. Le carbone étant très convoité, un mycorhize est plus avantageux qu'un champignon parasitaire libre dans le sol. De plus, les mycorhizes peuvent représenter jusqu'à 80% de la masse microbienne du sol^[19]. Ils influencent alors grandement les propriétés physiques et chimiques de l'environnement et peuvent donc contrôler plusieurs interactions microbiennes du sol. Parfois c'est en accord avec la plante mycorhizée en apportant protection et croissance, mais parfois les effets sont plutôt négatifs^[20].

Les mycorhizes peuvent donc aider à protéger la plante aux stress abiotiques (par exemple la sécheresse) et biotiques de plusieurs façons : une meilleure nutrition et santé, une transformation morphologique des racines, l'induction ou la suppression de mécanismes de défense et en agissant sur le parasite lui-même, soit par compétition pour les ressources et les sites d'infection, soit par la modification de la microflore et de l'augmentation du taux de matière organique^[18].

Il faut noter toutefois que ces interactions sont étudiées en serre et en milieux contrôlés et qu'elles ne reflètent donc pas entièrement toute la complexité d'un milieu naturel

variable dans le temps et en composition^[18].

Avec tous les avantages énoncés des mycorhizes, il est donc juste de dire que leur bonne utilisation éviterait bien des soucis environnementaux, car elles agiraient comme engrais et agents protecteurs. L'utilisation d'engrais chimiques, de fongicides et de pesticides ne seraient alors plus autant nécessaire.

L'activité sylvicole et agricole peut perturber ou modifier (négativement ou positivement) la **microflore** fongique et sa capacité à mycorhizer ;

- Le retournement du sol (**labour**), le tassement par les engins endommagent la communauté ectomycorrhizienne
- La fertilisation azotée (qui se fait de plus en plus en **sylviculture** aussi) diminue le nombre de **carpophores** et altère la composition en espèces (mesuré sur *Picea abies* par Peter *et al.*^[21], en réduisant le nombre de mycorhizes^[22], et en changeant les types mycorrhiziens (Brandbrud, 1995 ; Karen, 1997)
- Les coupes rases endommagent la communauté mycorrhizienne^[23]. Jones estime que le changement de composition des communautés ectomycorrhiziennes est plus en cause qu'une diminution du taux de colonisation des racines. Le tassement du sol pourrait être en jeu aussi, de même à long terme que l'exportation de presque toute la biomasse ligneuse.
- Les coupes forestières d'éclaircie^{[24],[25]}, ainsi que l'**irrigation**^[26] augmentent le nombre de carpophores produits avec des effets encore mal compris sur la composition et **biodiversité** de la communauté fongique.
- Bien entendu l'utilisation de fongicide affecte cette communauté. La présence de fongicides dans les eaux **météoriques** (pluies, brumes, rosées, neige, etc.) est avérée, mais ses impacts sur les champignons restent mal compris.

Les changements bio-chimiques et biologiques, ainsi que microclimatique induit par les grandes coupes rases, (ou même par les moissons dans le cas de l'agriculture) pourraient avoir des impacts sous-estimés, liés aux impacts directs sur le sol, sur l'eau, mais aussi à la perte d'**inoculum fongique** (même si les racines restent dans le sol, les « gros bois » et gros « bois-mort » deviennent rares ou absents, et les rémanents sont souvent rassemblés).

4 Mycorhization contrôlée

De nombreuses expériences de *mycorhization contrôlée* ont montré que la **régénération naturelle** ou artificielle

bénéficiait de la présence ou inoculation de champignons symbiotes adaptés aux plantes et au contexte. Inversement la **trufficulture** n'a pu s'exporter en **Nouvelle-Zélande** qu'avec les plantes hôtes mycorrhizées. De même les sapins de Noël européens n'y ont poussé qu'avec leurs symbiotes. Certains symbiotes sont d'une efficacité spectaculaire : C'est un accroissement de 60 % du volume total de *Pseudotsuga menziesii* qui a été permis en 10 ans sur les boisements issus de plants ectomycorrhizés en pépinière avec une souche *Laccaria bicolor* dite S238N, par rapport aux arbres non inoculés^[27].

Précautions : Le risque existe de concurrence avec des espèces locales, voire de **pollution génétique**. Plusieurs suivis ont montré que des plants inoculés en pépinières avaient en général perdu ce symbiote au profit d'autres issus du sol local, mais ce pourrait ne pas toujours être le cas^[28].

5 La symbiose

Contrairement à une idée répandue, la relation mycorrhizienne n'est pas exclusivement symbiotique car les transferts de substances du champignon à la plante n'augmentent pas toujours la valeur sélective (qui est le critère de définition de la **symbiose**). Les bénéfiques, qui varient hautement en fonction du **génotype** des partenaires et de l'environnement sont difficiles à évaluer, particulièrement pour les plantes pérennes. Elles pourraient bénéficier de la symbiose uniquement pour de courtes périodes à différents moments de leur vie. Il existe en fait un continuum de relations entre les partenaires, de la symbiose au **parasitisme** en passant par la **saprotrophie** (la nature de la relation est descriptible en fonction du rapport coût/bénéfice).

Par exemple, *Tricholoma matsutake* est symbiotique, parasite ou **saprophyte** suivant son stade de développement et les conditions du milieu ; les mycorhizes des orchidées sont parasites de ligneuses ; *Tuber melanosporum* (la truffe) tue les plantes qui entourent son hôte...

En fait, la mycorhization est continuellement instable en raison des conflits d'intérêts entre les partenaires et de la pression de sélection qui pousse chaque partenaire à être le plus parasitique possible. Un parasitisme trop important peut conduire à la rupture de l'association. Au cours du temps, la « symbiose » serait apparue et aurait été rompue plusieurs fois : l'association est réversible. Les champignons saprophytes pourraient ainsi être des symbiotes ayant perdu leur hôte. Ainsi, dans certaines associations mycorrhiziennes, l'un des partenaires semble exploiter l'autre (soit par nature, soit en fonction des conditions). On entend ici par « exploitateur » un individu qui obtient un bénéfice (augmentation de la valeur sélective) sans réciprocité. On peut citer comme exemple les plantes mycohétérotrophes (plus de 200 espèces connues chez les orchidacées, les gentianacées, les burmanniacées...), des

plantes aux capacités photosynthétiques nulles ou réduites qui obtiennent leur carbone de leur partenaire mycorhizien, lui-même l'obtenant d'un partenaire chlorophyllien au-travers du réseau mycélien.

L'exploitation d'un des partenaires de la symbiose par l'autre suppose des compensations pour l'individu exploité :

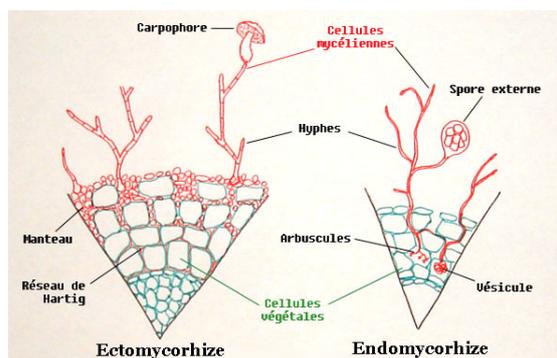
- uniformité génétique : la symbiose permet de maintenir l'uniformité génétique de l'espèce qui est parfois plus intéressante évolutivement que la variabilité (c'est le cas des mycorhizes à vésicules et arbuscules et des éricoïdes) ;
- transmission verticale : la valeur sélective de l'exploité est liée à celle de son partenaire. C'est par exemple le cas pour les Glomales qui ont perdu toute reproduction sexuée depuis 400 millions d'années et sont dépendant de l'hôte pour leur survie ;
- interaction de voisinage : lorsque la densité d'exploiteur est grande, l'exploité peut se réfugier sur les hôtes les moins exploitants et diminuer la valeur sélective des hôtes plus exigeants.
- commensalisme ;
- promiscuité : capacité à s'associer à plusieurs partenaires (cas des mycohétérotrophes).

Les mécanismes de compensation pourraient être important dans la stabilisation de la symbiose. De manière générale les symbioses se caractérisent par une diminution de la dérive génétique et du taux de spéciation (Cf. effet "Roi rouge"^[29]) mais ce n'est pas toujours le cas dans la mycorhization : plus l'association est exploiteuse plus elle est spécifique car l'exploité développe des résistances qui doivent être contournées par l'exploiteur (Théorie de la reine rouge). Dans le cas présent, la pression sélective sur l'hôte aurait conduit à l'apparition de la lignine et favorisé la croissance des tissus vasculaires.

Enfin, la logique et de nombreux indices laissent soupçonner une origine parasitique des mycorhizes :

- près de la moitié des gènes dont l'expression est modifiée par la mycorhization le sont de la même manière lors d'une attaque de parasites fongiques (à titre d'exemple, l'élicitation des chitinases) ;
- au cours de l'évolution, il y a eu contre-sélection des gènes de défense et augmentation des gènes de symbiose. La stimulation des défenses basales (non spécifiques) de la plante par les mycorhizes serait donc un vestige de l'ancienne relation parasitaire entre les partenaires.
- Bien d'autres exemples de symbiose ou d'interactions durables semblent avoir pour origine le parasitisme.

6 Types de mycorhization



Il y a deux types principaux de mycorhizes : les endomycorhizes et les ectomycorhizes dont voici des vues en coupe très schématiques.

On distingue deux types principaux de mycorhizes (les mycorhizes éricoïdes ou associés aux orchidées sont également étudiés pour leur service écologique mais ont un intérêt économique plus limité), définis par les relations physio-anatomiques entre les deux partenaires^[9] :

6.1 Endomycorhizes

Les endomycorhizes (ou mycorhizes internes) sont la forme la plus répandue. Ce sont des mycorhizes qui pénètrent à l'intérieur des racines pour mieux s'y associer.

Il existe plusieurs types d'endomycorhizes :

- Les endomycorhizes à arbuscules ou arbusculaires (AM) : c'est le cas le plus répandu. Les champignons mycorhiziens arbusculaires colonisent environ 80 % des plantes vasculaires terrestres, c'est-à-dire plus de 400 000 espèces. Il existe cependant moins de 200 espèces de champignons endomycorhiziens. Ces champignons ne sont donc pas très spécifiques dans leurs relations de symbiose. Étant peu spécifique, chaque espèce doit posséder un grand potentiel d'adaptabilité et une large diversité génétique afin de lui permettre de s'adapter aux différentes conditions environnementales auxquelles elle doit faire face.

Ils sont associés avec les plantes herbacées et ligneuses. Les endomycorhizes arbusculaires (aussi appelés mycorhizes à vésicules et arbuscules), tirent leur nom des structures formées à l'intérieur des cellules rappelant un petit arbre. S'ils traversent bien la paroi, ils ne pénètrent cependant pas la membrane plasmique de la cellule végétale, se contentant de provoquer une invagination de la membrane de celle-ci. Cela a pour effet d'accroître la surface de contact entre l'hyphe et la cellule de la plante et ainsi faciliter l'échange de métabolites entre les deux partenaires.

Les endomycorhizes arbusculaires sont formées uniquement par des champignons de la division des **Gloméromycètes** ayant perdu la reproduction sexuée. Les hyphes s'étendent dans le **parenchyme cortical** de la racine, formant des vésicules contenant des réserves, et des structures ramifiées, les arbuscules. Ils se reproduisent donc uniquement asexuellement. Cependant les hyphes d'individus différents peuvent fusionner, ce qui rend possible un échange génétique et une forme de parasexualité

Ils sont aussi uniques au point de vue **génétique** puisque leurs spores possèdent plusieurs noyaux génétiquement différents^[30].

- Les endomycorhizes à pelotons intracellulaires : les hyphes forment des amas dans les cellules corticales. Elles impliquent des basidiomycètes, en symbiose avec les Orchidacées. Les hyphes pénètrent à travers la paroi des cellules à l'intérieur des cellules du cortex racinaire en repoussant la membrane plasmique. La paroi des hyphes est donc en contact avec la membrane plasmique de la cellule racinaire, sans la traverser. La surface de contact peut être augmentée par la formation de ramifications (ou arbuscules). Les racines ne sont pas déformées.
- Les endomycorhizes éricoides : les hyphes forment des pelotons dans des racines transitoires de faible diamètre. Elles impliquent des Ascomycètes ou Basidiomycètes (en symbiose avec les **Ericales**).
- Les ectendomycorhizes : elles sont aussi appelées mycorhizes de type arbutoïde. Le champignon forme des pelotons intracellulaires et un manteau autour de la racine. C'est le cas chez les **Ericales**.

On trouve également des ectendomycorhizes monotrophiques, chez les **Ericales** non chlorophylliennes. Les hyphes forment des pelotons dans les cellules superficielles de la racine.

Dans cette symbiose, le réseau dense et étendu des hyphes des champignons mycorhiziens aide la plante à explorer un volume accru de sol et à accéder à des endroits inaccessibles pour les racines. Le champignon permet à la plante d'améliorer sa nutrition en apportant principalement de l'eau, du **phosphore** et de l'**azote**. Accessoirement, la colonisation des racines par des champignons mycorhiziens permet de protéger celles-ci contre les attaques d'organismes pathogènes. Plusieurs études ont démontré que sans association avec un champignon symbiotique, la plante poussera plus lentement (voire pas du tout, comme dans le cas du Pin noir sur sol calcaire) et sera beaucoup plus susceptible d'être la victime d'une infection. En retour, le champignon bénéficie de la photosynthèse de la plante sous forme de **matière organique** riche en énergie (sucres) essentielle à sa survie. La qualité de l'**humus** en est améliorée, au bénéfice d'autres espèces et du maintien ou de la constitution et amélioration du sol.

Quelques plantes de la famille des **Gymnospermes** comme les **Podocarpaceae**, les **Araucariaceae** et les **Phyllocladaceae**, sont connues pour présenter des renflements racinaires envahis par des champignons endomycorhiziens, appelées *myconodules* ou *pseudonodules*.

6.2 Ectomycorhizes

Article détaillé : Ectomycorhize.

Les **ectomycorhizes** (ou mycorhizes externes)



Leccinum aurantiacum, un champignon de type ectomycorhize.

concernent seulement 5 % des plantes vasculaires, en majorité des arbres des forêts tempérées et boréales (comme les **Fagacées**, les **Pinacées** ou les **Bétulacées**) et des champignons de la division des **Ascomycètes**, des **Basidiomycètes** ou des **Zygomycètes**. Ces mycorhizes ne pénètrent pas à travers des parois cellulaires à l'intérieur des cellules de la plante, mais entourent simplement les racines, formant un manteau de mycélium et un réseau entre les parois des cellules de la racine.

Le champignon s'associe d'abord aux racines fines à croissance déterminée, dépourvues de poils absorbants. Puis, il enveloppe la racine d'un manteau d'**hyphes**, le manchon mycorhizien. D'autres hyphes croissent entre les cellules dans la partie externe du **parenchyme cortical**, formant ainsi l'interface symbiotique ou « *réseau de Hartig* ». La symbiose modifie la physionomie de la racine mycorhizée : elle se renfle, cesse de croître et peut se ramifier de façon abondante. La coiffe et le **méristème apical** sont alors réduits.

7 Dialogue plante-hôte champignons

Des centaines de champignons différents peuvent être associés à une même espèce. Le hêtre, par exemple, détient un « record » avec plus de 200 associations mycorhiziennes.



Culture du champignon mycorrhizien associé à *Woollisia pungens* (éricacées).



L'orge, comme beaucoup d'autres graminées, croît mieux grâce à des endomycorhizes, mais bien que les champignons mycorrhiziens aient souvent une large gamme d'hôtes, les sols arables cultivés se montrent particulièrement pauvres en champignons mycorrhiziens, « par rapport aux sols forestiers »^[10]

7.1 Les inducteurs de la plante-hôte

Des chercheurs ont découvert récemment des molécules de type strigolactone secrétées par les racines pourraient permettre aux hyphes de champignons arbusculaires de reconnaître leur hôte. Ces molécules étaient connues de longue date pour induire la germination de graines de plantes parasites comme le striga.

7.2 La voie de signalisation Myc

Les signaux émis par le champignon qui lui permettent d'être reconnus par la plante sont mal connus. Par analogie avec les facteurs Nod, on appelle ces facteurs « facteurs Myc ». Des molécules de type facteur Nod produites par les champignons arbusculaires et ayant un effet sur la plante hôte ont récemment été mises en évidence^[31], mais leur rôle dans la signalisation symbiotique reste à déterminer.

La voie de signalisation activée par les facteurs myc pré-

sente des étapes communes avec la voie Nod présente chez les légumineuses nodulées par des rhizobia^[32] et chez les plantes actinorhiziennes^[33]. Les récepteurs des facteurs Myc ne sont pas connus, mais les protéines intervenant après telles que SYMRK, CASTOR, POLLUX, NUP, CYCLOPS sont nécessaires aux symbioses rhizobiennes et mycorrhiziennes arbusculaires. Comme pour la symbiose rhizobienne, le contact avec un champignon arbusculaire induit des oscillations calciques. Les endomycorhizes arbusculaires étant apparues avant les endosymbioses fixatrices d'azote, les chercheurs émettent l'hypothèse que la voie de transduction du signal mycorrhizien a été recrutée par les bactéries fixatrices d'azote.

8 Recherche

Un programme scientifique (FUNDIV), piloté par Jean Garbaye (INRA Nancy) s'intéresse en France depuis 2006 à la conservation et à l'exploitation de la diversité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les écosystèmes forestiers, et étudie le risque posé par l'introduction volontaire ou non de souches fongiques allogènes^[34].

9 Notes et références

- [1] Margaret L. Ronsheim, *The Effect of Mycorrhizae on Plant Growth and Reproduction Varies with Soil Phosphorus and Developmental Stage*; The American Midland Naturalist (édité par la "University of Notre Dame") 167(1); pages 28 à 39. Jan 2012 doi :<http://dx.doi.org/10.1674/0003-0031-167.1.28> (Résumé)
- [2] Addy HD, Miller MH, Peterson RL. 1997. *Infectivity of the propagules associated with extraradical mycelia of two AM fungi following winter freezing*. New Phytol. 135 : 745-753
- [3] Addy HD, Boswell EP, Koide RT. 1998. *Low temperature acclimation and freezing resistance of extraradical VA mycorrhizal hyphae*. Mycol. Res. 102 : 582-586
- [4] Alexander IJ, Fairley RI. 1983. *Effects of N fertilization on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus*. Plant Soil 71 : 49-53
- [5] Mark Tibbett, John W.G. Cairney, *The cooler side of mycorrhizas : their occurrence and functioning at low temperatures*; Revue canadienne de botanique, 2007, 85(1) : 51-62, 10.1139/b06-152; En ligne:2007-04-05; (Résumé, en français)
- [6] Addy HD, Schaffer GF, Miller MH, Peterson RL. 1994. *Survival of the external mycelium of a VAM fungus in frozen soil over winter*. Mycorrhiza 5 : 1-5
- [7] Antal Z, Manczinger L, Szakacs G, Tengerdy RP, Ferenczy L. 2000. *Colony growth, in vitro antagonism and secretion of extracellular enzymes in cold-tolerant strains of Trichoderma species*. Mycol. Res. 104 : 545-549

- [8] Baon JB, Smith SE, Alston AM. 1994. *Phosphorus uptake and growth of Barley as affected by soil temperature and mycorrhizal infection*. J. Plant Nutr. 17 : 547-552
- [9] Francis Martin, « Plantes et champignons, des associations à bénéfice réciproque », Conférence à la Cité des Sciences et de l'Industrie, 26 octobre 2010
- [10] T. Helgason, T. J. Daniell, R. Husband, A. H. Fitter & J. P. W. Young, *Ploughing up the wood-wide web ?*, Nature, Scientific Correspondence Nature 394, 431 (30 July 1998) ; Doi:10.1038/28764 (Résumé)
- [11] Fortin, Plenchette et Piché - "Les mycorrhizes, la nouvelle révolution verte", quae, 2008, p.96
- [12] Francis Hallé, « Des feuilles souterraines ? », *Alliage*, n° 64, mars 2009, p. 93
- [13] Trappe J.M. 1977. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation nurseries. Annual Review of Phytopathology 15 : 203-222. ;
Navratil S. 1988. The state of the art in mycorrhizal research in Alberta and Saskatchewan. In Proceedings of the Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry, May 1-4, 1988. M. Lalonde & Y. Piché (Ed). Centre de recherche en biologie forestière, Faculté de foresterie et géodésie, Université Laval, Ste-Foy, Qc. ;
Perry P.D., Molina R. & Amaranthus M.P. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres and reforestation. Canadian Journal of Forest Research 17 : 929-940.
- [14] R. Chaussod, « *La qualité biologique des sols, Évaluations et implications* » (consulté le 17 octobre 2014)
- [15] Amadou Bâ, Tiby Guissou, Robin Duponnois, Christian Plenchette, Ousmane Sacko, Daouda Sidibé, Kondé Sylva et Baba Windou, « *Mycorhization contrôlée et fertilisation phosphatée : applications à la domestication du jujubier* », *Fruits*, vol. 56, n° 04, juillet 2001, p. 261-269 (lire en ligne)
- [16] Azcon-Aguilar, C. et J.M. Barea, « *Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved* », *Mycorrhiza*, vol. 6, n° 6, 1996, p. 457-464 (lire en ligne)
- [17] Norman, J.R. et Hooker, J.E., « *Sporulation of Phytophthora fragariae shows greater stimulation by exudates of non-mycorrhizal than by mycorrhizal strawberry roots* », *Mycologia*, n° 104 : 1069-1073. DOI:10.1017/S0953756299002191, 2000
- [18] Yolande Dalpé, « *Les mycorrhizes : un outil de protection des plantes mais non une panacée* », *Phytoprotection*, vol. 86, n° 1, avril 2005, p. 53-59 (lire en ligne)
- [19] Z.Kabir, I. P. O'Halloran, J.W. Fyles et C. Hamel, « *Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization : Hyphal density and mycorrhizal root colonization* », *Plant and Soil*, vol. 192 !numéro= 2, mai 1997, p. 285-293
- [20] Borowicz, V.A., « *Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations ?* », *Ecology*, vol. 82, n° 11, novembre 2001, p. 3057-3068
- [21] Peter M., Ayer F. & Egli S. 2001. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. New Phytologist 149 : 311-325
- [22] (Newton et Pigott, 1991)
- [23] Perry P.D. 1995. Self-organizing systems across scales. Trends in Ecology and Evolution 10 : 241-244,
Kranabetter, J.M., & Wylie, T. 1998. Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. Canadian Journal of Botany 76 : 189-196.,
Jones M.D., Durall D.M. & Cairney W.G. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. Tansley review. New Phytologist 157 : 399-422.,
Lazaruk I., Kernaghan G., Macdonald S.E. & Khasa D.P. 2005. The impact of partial forest harvesting on the ectomycorrhizae of Picea glauca in northwestern Alberta. Canadian Journal of Forest Research, 35 : 1-13
- [24] Waters J.R., McKelvey K.S., Zabel C.J. & Oliver W.W. 1994. The effects of thinning and broadcast burning on sporocarp production of hypogeous fungi. Canadian Journal of Forest Research 24 : 1516-1522, McKelvey K.S., Zabel C.J. & Oliver W.W. 1994. The effects of thinning and broadcast burning on sporocarp production of hypogeous fungi. Canadian Journal of Forest Research 24 : 1516-1522
- [25] Egli S. & Ayer F. 1997. Est-il possible d'améliorer la production de champignons comestibles en forêt ? L'exemple de la réserve mycologique de La Chenéaz en Suisse. Revue Forestière Française 49 : 235-243)
- [26] Le Tacon F., Delmas J., Gleyze R. & Bouchard D. 1982b. Influence du régime hydrique du sol et de la fertilisation sur la fructification de la truffe noire du Périgord (*Tuber melanosporum* Vitt.) dans le Sud-Est de la France. Acta Oecologica 3-4 : 291-306.
Wiklund K., Nilsson L.O. & Jacobson S. 1995. Effect of irrigation, fertilization and artificial drought on basidioma production in a Norway spruce stand. Canadian Journal of Botany 73 : 200-208.
- [27] Selosse M.A., Bouchard D., Martin F. & Le Tacon F. 2000. Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) several years after nursery inoculation. Canadian Journal of Forest Research 30 : 360-371.
- [28] Thèse d'André Gagné, Étude moléculaire du cortège ectomycorhizien de plantations de conifères sur des sites forestiers après coupes à blanc, Université Laval, 2005
- [29] The Red King effect : When the slowest runner wins the coevolutionary race, Carl T. Bergstrom and Michael Lachmann, Proceedings of the National Academy of Sciences
- [30]
- [31] <http://www.wipo.int/pctdb/en/wo.jsp?WO=2010049751>
- [32] <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1937644810810019>

[33] <http://www.pnas.org/content/105/12/4928.full>

[34] Jean Garbaye - Vulnérabilité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes dans les forêts feuillues de plaine face à l'introduction de souches fongiques allo-gènes : approche par modélisation expérimentale. (Colloque 2006 Invasions biologiques / Voir Bibliographie)

10 Compléments

10.1 Articles connexes

- Champignon
- Lichen
- mycélium
- Liste de genres de plantes mycohétérotrophes
- Symbiose
- Interactions durables

10.2 Bibliographie

- Jean-André Fortin, Christian Plenchette, Yves Piché, *Les mycorhizes - La nouvelle révolution verte* Éditions Quæ et Multimondes, Québec, 2008, 148 p.
- Victoria GOMEZ ROLDAN, "*Rôle des strigolactones dans la symbiose mycorhizienne à arbuscule.*", PhD, Université Paul-Sabatier, Toulouse, France, 2009.

10.3 Liens externes

- [vidéo] Sur l'importance des mycorhizes
- Présentation des mycorhizes, INRA de Nancy)
- Wiki sur les mycorhizes (MycorWiki), INRA de Nancy
- International Mycorrhiza Society
- Marc-André Selosse, recherches sur l'interaction mycorhizienne (Université de Montpellier II)
-  Portail de la botanique
-  Portail de la mycologie

11 Sources, contributeurs et licences du texte et de l'image

11.1 Texte

- **Mycorhize** *Source* : <http://fr.wikipedia.org/wiki/Mycorhize?oldid=109566028> *Contributeurs* : Jeffdelonge, Abrahami, Robbot, Spedona, Nguyenld, Phe, Ollamh, Valérie75, Pixeltoo, Criric, Chobot, Elpiaf, Fhennyx, RobotQuistnix, YurikBot, Omolu, MMBot, Loveless, TED, Oxo, 08pb80, Cehagenmerak, Akiry, Puff, Pautard, Seb951, Lamiot, Liquid-aim-bot, Basicdesign, Nilou17, Linan, Mathéo, Chaoborus, VincentPalmieri, Kazubon~frwiki, Treehill, RémiH, Nil-the-Frogg, Schmorgluck, Eiffele, M-le-mot-dit, Jplm, Rei-bot, Wikialine, Salebot, Zorrobot, Fmartin~frwiki, TXiKiBoT, Silk666, SieBot, Ange Gabriel, Alecs.bot, Neisseria, Vlaam, Dhatier, Samuel austin, ZetudBot, Muro Bot, Luckas-bot, GrouchoBot, Pinof, Papatt, Almabot, Eumolpo, Cantons-de-l'Est, Wikiyco, Xqbot, RibotBOT, Micheletb, Ecotox, Coyote du 57, TobeBot, Botozor, Boogie Boy, Dinamik-bot, Askelgwen, KamikazeBot, Salsero35, ZéroBot, WikitanvirBot, Grelot-de-Bois, Svistoon, Bertol, OrlodrimBot, FDo64, Gtaf, Justincheng12345-bot, Jitrixix, Edgar Conrad, Addbot, BoudineQueen et Anonyme : 26

11.2 Images

- **Fichier:Champ_de_céréales_avant_la_moisson.jpg** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/ac/Champ_de_c%C3%A9r%C3%A9ales_avant_la_moisson.jpg *Licence* : CC BY 2.5 *Contributeurs* : ? *Artiste d'origine* : ?
- **Fichier:Coupe_mycorhizes.jpg** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4e/Coupe_mycorhizes.jpg *Licence* : CC BY-SA 1.0 *Contributeurs* : Transferred from fr.wikipedia ; transferred to Commons by User:Bloody-libu using CommonsHelper. *Artiste d'origine* : Original uploader was Nil-the-Frogg at fr.wikipedia
- **Fichier:Ericoid_mycorrhizal_fungus.jpg** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/a1/Ericoid_mycorrhizal_fungus.jpg *Licence* : CC BY-SA 2.5 *Contributeurs* : Transféré de en.wikipedia à Commons. *Artiste d'origine* : The original uploader was MidgleyDJ sur Wikipedia anglais
- **Fichier:Gigaspora_margarita.JPG** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c7/Gigaspora_margarita.JPG *Licence* : CC BY 3.0 *Contributeurs* : Travail personnel *Artiste d'origine* : Mike Guether
- **Fichier:Icône_botanique01.png** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8b/Icône_botanique01.png *Licence* : CC-BY-SA-3.0 *Contributeurs* : Transferred from fr.wikipedia ; transfer was stated to be made by User:Jacopo Werther. *Artiste d'origine* : Original uploader was Pixeltoo at fr.wikipedia
- **Fichier:Kantarell,_Iduns_kokbok.png** *Source* : http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/07/Kantarell%2C_Iduns_kokbok.png *Licence* : Public domain *Contributeurs* : ? *Artiste d'origine* : ?
- **Fichier:Raudonvirsis1-vi.jpg** *Source* : <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8e/Raudonvirsis1-vi.jpg> *Licence* : CC BY-SA 3.0 *Contributeurs* : Travail personnel *Artiste d'origine* : Tocekas

11.3 Licence du contenu

- Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0