

Etat des connaissances sur les mycorhizes, leurs rôles et leur application

I. Introduction :

Développer de grandes surfaces de contact avec le milieu environnant permet de pallier la dilution de toutes sources de matière et d'énergie indispensables. Comment cela est-il réalisé par les plantes ?

La ramification des racines et des tiges en est la première manifestation, ainsi que l'extension des surfaces foliaires.

À l'origine de la nutrition hydrominérale, la surface de contact entre les racines et le sol est considérablement augmentée par expansion des cellules superficielles des jeunes racines, les poils absorbants (1mm de longueur, de 10 à 20 millièmes de mm de diamètre), ou par l'association des radicules avec des filaments de Champignons : **Les mycorhizes** (Bournérias et Bock, 2006).

Qu'est-ce qu'une mycorhize?

D'origine gréco-latine, le mot mycorhize signifie champignon-racine (*mukes* = champignon, *rhiza* = racine). Tous comme les lichens, les mycorhizes relèvent de l'association d'un organisme photo-synthétique, soit une plante verte, et d'un champignon filamenteux (Fortin et *al.*, 2008). En d'autres termes, c'est une racine colonisée par un champignon mycorhizien qui en a modifié la morphologie (Egli et Brunner, 2002). Il s'agit d'une symbiose mutualiste, c'est-à-dire d'une association spécifique, intime, durable et à bénéfice réciproque entre deux organismes (Drénou et *al.*, 2006). Cette symbiose est obligatoire dans les conditions naturelles, c'est-à-dire que ni le champignon ni l'arbre ne peuvent vivre indépendamment l'un de l'autre (Strullu, 1991). Tout comme dans le cas des Lichens, la plante verte effectue la photosynthèse et le champignon approvisionne le couple en eau et en éléments minéraux à partir du substrat (Fortin et *al.*, 2008). On calcule que la surface d'absorption racinaire peut ainsi être multipliée par 10. Ces dispositifs, localisés aux régions subterminales des racines, augmentent le volume de sol qu'elles peuvent exploiter. Mais, assez rapidement, dans ce même espace, la solution du sol s'appauvrit en ions, et c'est la croissance racinaire qui permet l'utilisation d'un nouveau volume de sol. Les parties plus âgées, d'ailleurs, se différencient en se spécialisant dans la conduction des sèves et en réduisant leur participation à l'absorption de l'eau et des ions.

Tous les Gymnospermes terrestres, près de 85 % des Angiospermes et une partie des Ptéridophytes (Fougères, Prêles, etc.) sont mycorhizées, ce qui représente près de 95 % des plantes vasculaires (Davet, 1996). Seuls des membres de quelques familles sont quelques fois dépourvus de mycorhizes, par exemple, les Bracécacées et les chénopodiacées (Fortin et *al.*, 2008)

Il existe plusieurs formes d'associations mycorhiziennes (Fig. 8), connues sous les noms de mycorhizes arbusculaires, d'ectomycorhizes, d'ectendomycorhizes, de mycorhizes arbutoides, de mycorhizes

éricoïdes et de mycorhizes à orchidées (Fortin et *al.*, 2008). Pour rester dans le domaine des arbres, nous n'en retiendrons ici que deux : les mycorhizes arbusculaires et les ectomycorhizes

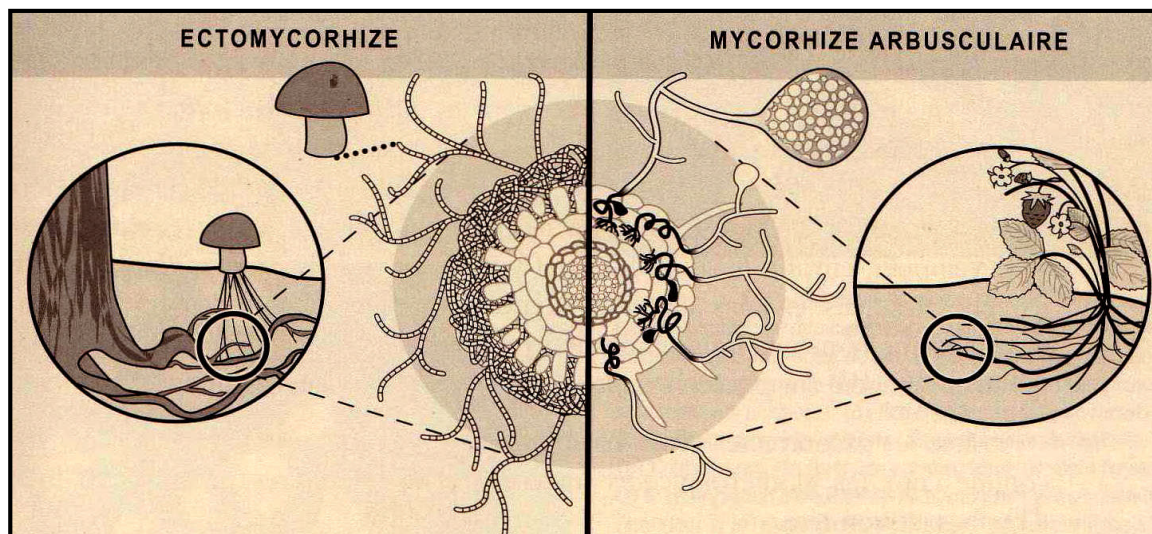


Figure 8 : Illustration schématique d'une ectomycorhize et d'une mycorhize arbusculaire (d'après Fortin et *al.*, 2008)

Les mycorhizes arbusculaires

Les mycorhizes arbusculaires se retrouvent chez les fougères, les lycopodes, plusieurs conifères et la majorité des plantes à fleurs, mono et dicotylédones soit plus de 70 % des espèces végétales vasculaires terrestres actuelles, en plus de nombreuses mousses et hépatiques (Fortin et *al.*, 2008). Elles sont très anciennes puisqu'elles existent depuis le début de la colonisation des continents par les végétaux au Dévonien, il y a environ 450 millions d'années (Selosse et le Tacon, 1998). Elles sont formées par des champignons primitifs de l'ordre des Glomales qui ne forment pas de structures visibles à l'œil nu (Drénou et *al.*, 2006). Les zygomycètes constituent des mycorhizes arbusculaires (Strullu, 1991). On compte aujourd'hui 2 ordres : Mucorales et Entomophthorales, ce derniers se divise en 2 principaux genres : *Basidiobolus* et *Conidiobolus* (Ribes J et al., Clin Microbiol Rev, 2000; Prabhu R et al., Clin Microbiol Infect 2004) in (Chalendard, 2005). Les filaments du champignon occupent le parenchyme cortical des racines fines sur de grandes longueurs (plusieurs centimètres) (Drénou et *al.*, 2006). Le mycélium non seulement s'immisce entre les cellules de racine mais pénètre à l'intérieur de celles-ci (Fig. 9). Ces invaginations s'enfoncent profondément en édifiant des pelotons ou en se ramifiant en arbuscules dans la cellule de racine (Fig. 9.b). Malgré cette situation intracellulaire, le champignon n'est pas véritablement intracytoplasmique comme le révèlent les coupes ultrafines. Il reste entouré par le

plasmalemme de la cellule qui l'héberge. (Roland, 2004).

C'est au niveau de ces arbuscules, qui développent une très grande interface, qu'ont lieu les échanges caractéristique de la symbiose (Drénou *et al.*, 2006).

Le mycélium des champignons arbusculaires est de type cénotique, c'est-à-dire sans cloison ou septation formant des cellules. Le long de ce réseau mycélien cénotique, se développant partout dans le sol, le champignon forme des spores destinées à propager et disséminer l'espèce (Fig. 9.d), les spores sont parfois regroupées en sporocarpes. Chez certaines espèces, des structures de reproduction, appelées vésicules intra-racinaires (Fig. 9.c), se différencient dans le cortex racinaire et possèdent des propriétés analogues à celles des spores. C'est pourquoi, on utilise le terme propagule pour désigner à la fois les spores, les vésicules et les fragments de racines contenant des vésicules, puisque toutes ces structures servent à propager l'espèce (Fortin *et al.*, 2008).

2. Les Ectomycorhizes

Elles sont beaucoup plus récentes à l'échelle de l'évolution, puisqu'elles ne sont apparues qu'au Crétacé, il y a environ 150 millions d'années. La symbiose ectomycorhizienne est surtout le fait des plantes ligneuses. L'interaction concerne seulement 3 à 5 % des plantes à graines, mais la vaste répartition géographique de ces espèces en fait un atout écologique et parfois économique important pour les essences forestières concernées.

On l'observe chez les Gymnospermes : les pinacées (sapin, mélèze, épicéa, pin etc.) et chez les Angiospermes, principalement les dicotylédones comme les Fagacées (hêtre, chêne, châtaignier), les Myrtacées (eucalyptus) et les familles de plantes tropicales (Diptérocarpaceae et des Caesalpinoideae) (Duhoux et Nicole, 2004). C'est plus de 25 000 espèces de plantes vasculaires actuelles qui portent ce type de mycorhizes (Fortin *et al.*, 2008). Notons qu'une même essence peut posséder une symbiose ecto et/ou endomycorhizienne. (Duhoux et Nicole, 2004).

Les ectomycorhizes sont formées par des champignons supérieurs Ascomycètes et Basidiomycètes qui produisent en général des fructifications macroscopiques (Garbaye, 2006 in Drénou *et al.*, 2006) (et quelques Zygomycètes selon Davet (1996)).

Molina *et al.* (1992) in Gagné (2005) estiment qu'il existerait entre 5000 et 6000 espèces de champignons capables de former des ectomycorhizes.

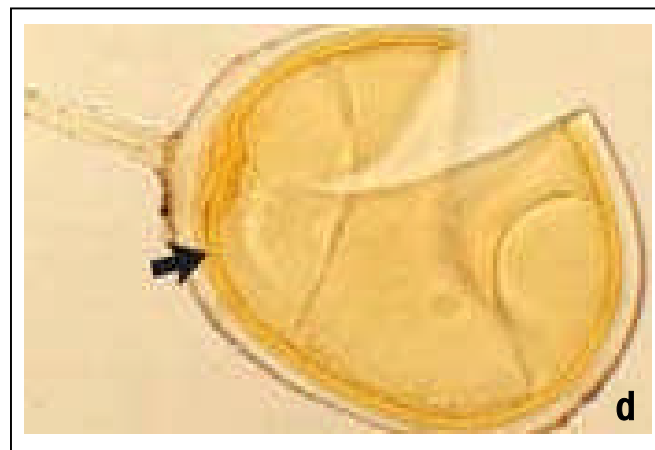
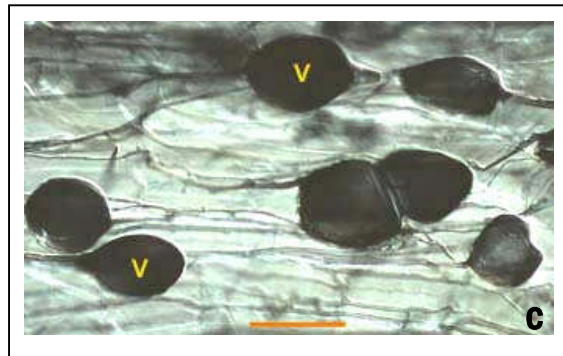
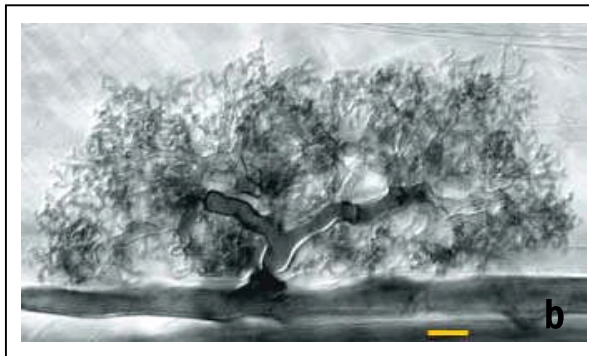
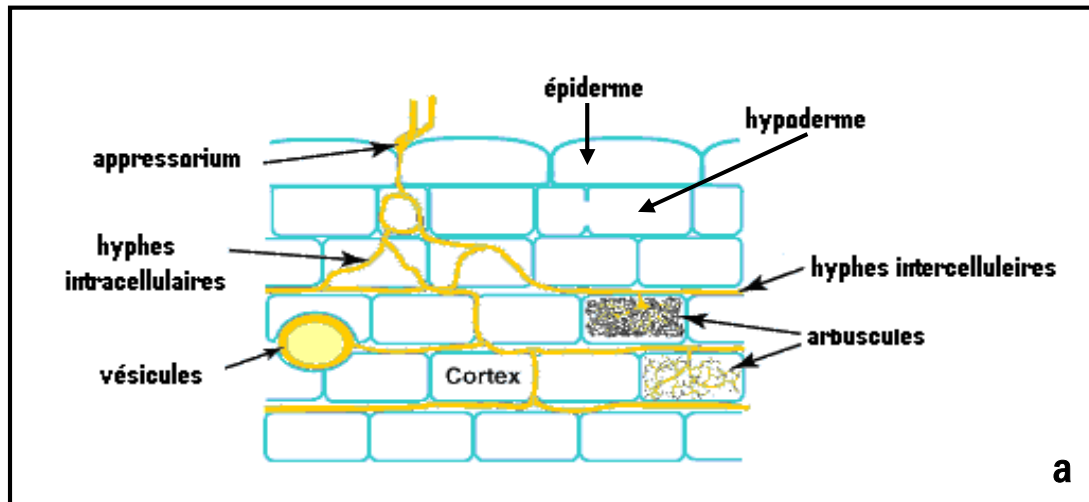


Figure 9 : structures caractéristiques des mycorhizes arbusculaires (D'après Brundrett, 1996 in site web 3). **a-** schéma d'une racine colonisée par un champignon arbusculaire. **b-** Structure détaillée d'un arbuscule. **c-** Vésicules (V) intercellulaires avec quelques hyphes intercellulaires. **d-** Spore de *Glomus clarum*, avec un suspenseur droit.

Ce sont par exemple les truffes, bolets, chanterelles, russules, lactaires, amanites, cortinaires,... etc., que l'on rencontre couramment en forêt. Certains de ces champignons, dits généralistes, peuvent s'associer symbiotiquement avec toutes les essences à ectomycorhizes, alors que d'autres (les spécialistes) ne forment des ectomycorhizes qu'avec certains genres d'arbres (Drénou et *al.*, 2006).

Chez les ectomycorhizes (Fig. 10.a), le mycélium ne se développe pas dans les cellules de l'hôte, comme c'est le cas avec les mycorhizes arbusculaires, mais plutôt à l'extérieur des cellules. Les hyphes en s'accolant les uns aux autres forment un manchon autour des racelles et pénètrent aussi dans la racine, mais en se confiant aux espaces intercellulaires. Le réseau ainsi formé porte le nom de Hartig (Fig. 10.c), chercheur qui l'a observé et décrit le premier). A partir de cet ancrage, le mycélium peut alors se développer, envahir le sol adjacent et y former des cordons mycéliens, constitués d'hyphes accolées les unes aux autres, ou des sclérotés (Fig. 10.f) résultant de l'enroulement du mycélium sur lui-même. L'ensemble du mycélium d'un champignon constitue un thalle, qui peut s'étendre sur plusieurs mètres carrés de surface dans le parterre de la forêt.

Chez les ascomycètes et basidiomycètes, la structure n'est plus cénocytique comme chez les glomérormycètes (mycorhize arbusculaires) mais plutôt formée d'hyphes cloisonnées (Fig. 10.d) (Fortin et *al.*, 2008).

Au niveau anatomique, l'ectomycorhize est constituée de :

2.1 Le manteau

Les filaments des champignons ectomycorhiziens forment un manteau compact, de couleur et de texture très variable, qui gaine et qui recouvre complètement l'extrémité des racines fines (Fig. 10.b) (Drénou et *al.*, 2006). Le manteau est exclusivement constitué d'hyphes, le cas le plus général est représenté par l'existence d'un plectenchyme à hyphes libres à l'extérieur et d'un plectenchyme à hyphes soudées à l'intérieur. Du point de vue physiologique, le manteau fongique montre des cellules âgées vers l'extérieur et des cellules jeunes riches en cytoplasme vers l'intérieur. Ces deux zones sont séparées par une limite graduelle où les hyphes ont de grandes vacuoles. Ces vacuoles contiennent des granules de polyphosphates. Cette couche joue un rôle important dans l'absorption et l'accumulation de phosphates (Strullu, 1991).

Comme l'a défini Voiry (1981) : Le manteau entoure toute la racine, il est constitué par un ensemble d'hyphes orientées parallèlement ou perpendiculairement au grand axe de la racine. La structure du manteau en coupe transversale (ou longitudinale) peut être de 03 types ou

résulter de la combinaison de ces types (Voiry, 1981) :

- Type prosenchymateux : structure lâche formée par un ensemble d'hyphes distinguables les uns des autres.
- Type plectenchymateux : structure compacte formée par un ensemble d'hyphes plus au moins entrelacés.
- Type pseudoparenchymateux : structure compacte formée par un ensemble d'hyphes différenciés en élément presque isodiamétrique rappelant les cellules parenchymateuses de plantes supérieure.

2.2 Le mycélium (mycélium frangeant attaché à la mycorhize)

Selon Voiry (1981), il se présente sous les formes suivantes :

- Excroissances : Cellules arrondies, soies ou hyphes individualisés.
- Mycélium proprement dit : ensemble d'hyphes non orientés.

S'agissant des ectomycorhizes à Basidiomycètes, Debaud *et al* (1981) in Abda (1998) affirment que les hyphes externes sont caractérisés par une paroi dense présentant des cloisons et des boucles.

2.3 Les cordons: agrégations d'hyphes tous du même diamètre (Agerer, 2006).

2.4 Les rhizomorphes

Ces formations constituent en quelque sorte un moyen, pour les champignons, d'augmenter la résistance de leurs mycéliums à des conditions difficiles à l'intérieur du substrat (gel, excès ou manque d'humidité par exemple).

Le terme scientifique « **rhizomorphe** » est d'origine grecque ; « **rhizos** » signifie racine et « **morphè** » signifie forme ; « rhizomorphe = en forme de racine ». Le nom est bien choisi car ces formations ne sont pas, sans rappeler, les racines des végétaux supérieurs. Un rhizomorphe est en somme une sorte de câble constitué par l'accolement longitudinal de nombreuses hyphes (Fig. 10.e), qui se partagent deux tâches différentes : les hyphes du centre ont un aspect « normal », elles sont presque transparentes, de couleur claire, et leur rôle est de véhiculer de l'eau et des composants nutritifs ; la couche externe de couleur souvent plus sombre, est composée d'hyphes plus étroites et à parois épaisses ; leur fonction est protectrice, elles constituent une gaine résistante autour des hyphes médianes (Brumelli et Göpfert, 2003). Et comme les a défini Voiry (1981) ; Ce sont des cordons à section circulaire, partant de la base de la mycorhize et présentant des hyphes centraux de plus gros diamètre que les hyphes

périphériques, et d'après Davet (1996), ces hyphes assemblées parallèlement, sont liées les unes aux autres par des anastomoses.

2.5 Le réseau de Hartig

De la face interne du manteau se détachent de nombreux filaments mycéliens qui pénètrent entre les cellules épidermiques et les quelques premières cellules du cortex de la racine, formant ainsi une sorte de réseau : **Le réseau de Hartig** (Lanier *et al.*, 1976). Si l'on observe au microscope la coupe transversale d'une mycorhize, on voit que son tissu fongique ressemble à un filet, d'où le nom de réseau de Hartig (figure 10.c) (d'après T.Hartig, botaniste forestier allemand in Egli et Brunner, 2002).

Le réseau de Hartig représente le site d'échange entre les champignons et les cellules corticales qui restent en relation les une avec les autres et avec les tissus conducteurs (Strullu, 1991).

III. Apparition et Rôle des Mycorhizes dans l'évolution des plantes vasculaires

Des techniques de biologie moléculaire ont permis de démontrer que les premières mycorhizes arbusculaires sont apparues au Dévonien, il y a environ 450 millions d'années, bien après l'apparition des Lichens, ce qui est confirmé par l'observation des fossiles de *Rhynia*, vieux de plus de 400 millions d'années. On retrouve la présence des structures typiques des mycorhizes arbusculaires chez de très nombreux fossiles terrestres qui jalonnent l'ensemble des formations géologiques, des plus anciennes aux plus récentes. Le rôle de ces mycorhizes étant déterminant pour la survie, la prolifération et l'expansion des espèces de plantes vasculaires. On doit admettre que l'évolution des végétaux terrestres s'avère une longue histoire de coévolution. On doit ajouter à ce constat que la symbiose arbusculaire a également eu un impact déterminant sur la genèse des sols et sur l'évolution des écosystèmes terrestres (Selosse et Tacon, 1998).

La majeure partie des assises minérales qui ont émergé des continents n'était pas de type alluvionnaire, c'est-à-dire constituées de dépôts meubles. Il s'agissait le plus souvent de masses rocheuses ou de moraines glaciaires constituant de dépôts grossiers, et formant un tout autre écosystème, soit la montagne. Les plantes mycorhiziennes arbusculaires ayant évolué sur les sols alluvionnaires étaient peu aptes à coloniser de telles surfaces. L'implication des champignons supérieurs devait apporter une solution à ce nouveau défi.

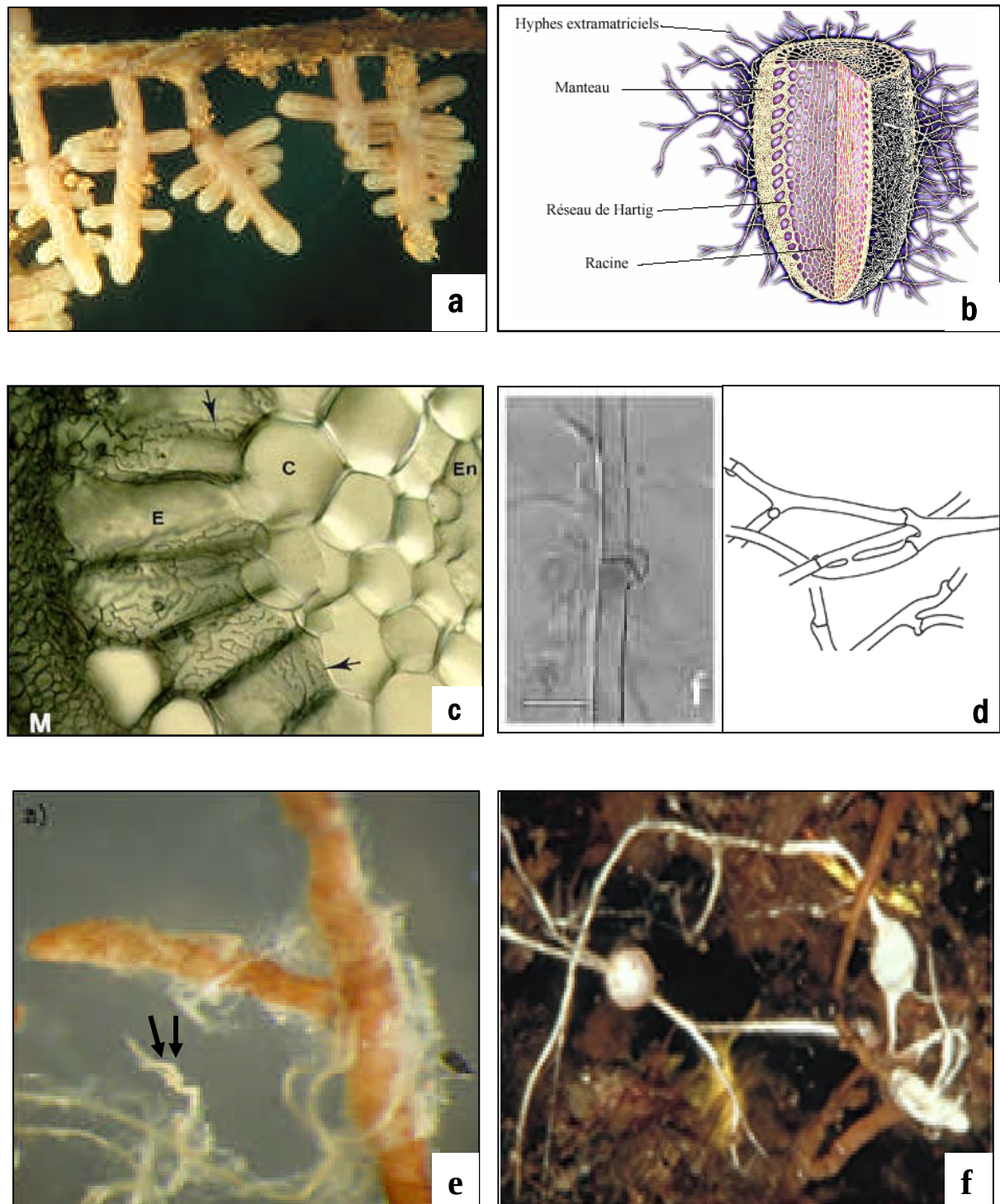


Figure 10: Photos d'ectomycorhize : **a-** Ectomycorhize observée sous binoculaire (Agerer, 2011 in site web 4). **b-** Ectomycorhize illustrée schématiquement en vue éclatée (d'après Lagrange, 2001 in Gagné, 2005). **c-** Coupe transversale d'une ectomycorhize montrant le manteau fongique (M) et les hyphes du Réseau de Hartig (flèches) entourant les cellules épidermiques (E), (C) cellules corticales, (En) endoderme (d'après Brundrett, 1996 in site web 3). **d-** Hyphe d'ectomycorhize avec des septations et des boucles (d'après Mleczko, 2004), hyphes schématisées (d'après Agerer, 2011 in site web 4). **e-** ectomycorhize avec Rhizomorphe (flèches). (Gagné, 2005). **f-** Sclérotés (d'après Agerer, 2011 in site web 4).

Certaines plantes ont alors évolué hors de la symbiose arbusculaire originale, favorisant une toute nouvelle association formée par des champignons dits supérieurs, ces mêmes champignons que nous voyons partout aujourd'hui dans les sous-bois : des ascomycètes et des basidiomycètes (Fortin et *al.*, 2008).

IV. Rôle des Mycorhizes

1. Absorption de l'eau (protection contre la dessiccation)

Les plantes pourvues de mycorhizes arbusculaires résistent beaucoup plus longtemps à la sécheresse que celles qui en sont dépourvues. Certains champignons ectomycorhiziens protègent les racines contre le dessèchement c'est en particulier le cas de *Cenococcum geophilum* (Fig. 11) (Drénou et *al.*, 2006). En effet, le mycélium extra-radiculaire qui émane des racines mycorhizées explore le sol à plusieurs centimètres de distance, ce qui accroît considérablement le volume prospecté. Un signal déclenché par le champignon peut aussi assurer une fermeture plus rapide des stomates, qui prévient une flétrissure irréversible (Fortin et *al.*, 2008)



Figure 11: Ectomycorhize simple formée par le *Cenococcum geophilum*
(Photo de Weiss M. d'après Agerer 2011 in site web 4)

2. Absorption des éléments minéraux

Bien qu'une bonne partie du fonctionnement des mycorhizes dans la nutrition des plantes hôtes soit liée au développement d'une surface de contact accrue avec le sol, les travaux récents démontrent clairement que le mycélium fongique intervient seul, ou en synergie avec

des microorganismes du sol dans la décomposition de la matière organique, donnant ainsi accès à des éléments minéraux emprisonnés dans les résidus végétaux ou animaux. C'est ainsi que les ectomycorhizes interviennent de façon importante dans la nutrition azotée des plantes. On a récemment découvert que ces champignons ectomycorhiziens, à l'instar des lichens, parviennent à dégrader des roches riches en potassium et en phosphore pour les rendre immédiatement disponibles à l'arbre hôte (Fortin et *al.*, 2008).

3. Protection contre les substances toxiques

Le sol contient de nombreuses substances toxiques pour les racines, soit naturelles (aluminium dans les sols acides, polyphénols humiques, toxines allélopathiques) ou anthropiques (polluants organiques de synthèse, métaux lourds). Beaucoup de champignons symbiotiques, particulièrement ceux qui forment les ectomycorhizes, détachent efficacement l'environnement immédiat des racines fines en décomposant les molécules organiques et en séquestrant les métaux lourds, diminuant ainsi leur concentration dans la solution du sol et empêchant leur transfert dans les arbres (Drénou et *al.*, 2006).

Chez les plantes mycorhizées, les métaux lourds sont retenus dans le manteau fongique et ils ne parviennent à la racine de la plante qu'en quantités réduites. Ici, la mycorhize est comparable à un filtre (Egli et Brunner, 2002).

4. Production de substances de croissance

Les extrémités des racines en croissance sont le siège de la production de substances de croissance (aussi appelées **hormones végétales**) qui assurent la régulation du développement et de la croissance des différents organes de l'arbre. Il s'agit plus particulièrement des cytokinines et dans une moindre mesure des gibbérellines qui, en équilibre avec l'auxine, l'éthylène et les polyamines, contrôlent les corrélations entre organes ainsi que le développement de l'arbre. La régénération, la ramification et la croissance des racines sont en grande partie régulées par l'auxine produite au niveau des bourgeons et descendant avec la sève élaborée (Davies, 1986 in Drénou et *al.*, 2006).

5. Protection contre les organismes pathogènes

Les racines fines des arbres sont la proie de nombreux champignons pathogènes qui causent des nécroses perturbant l'absorption. Ce sont par exemple les *Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora* ou *Rhizoctonia* qui sont des concurrents directs des autres micro-organismes

rhizosphériques qui partagent la même niche écologique. Beaucoup de bactéries et de champignons symbiotiques, surtout ceux qui forment les ectomycorhizes, ont développé des mécanismes variés pour contrer les pathogènes : barrière physique constituée par le manteau des ectomycorhizes, appauvrissement du milieu en fer grâce à des sidérophores spécifiques ou production de substances toxiques (antibiotiques) (Stenström et *al.*, 1997 in Drénou et *al.*, 2006)

V. La Mycorhization Contrôlée

L'inoculation a lieu généralement en pépinière forestière. Elle a pour but, selon Duhoux et Nicole (2004), d'introduire soit des champignons symbiotiques dans des sols qui en sont dépourvus naturellement, soit d'introduire des souches plus performantes que les souches sauvages, afin de produire des plants biologiquement améliorés qui présentent une meilleure reprise et une meilleure croissance initiale après plantation, sans pour autant recourir à des intrants coûteux en énergie ou en matière premières Drénou et *al.* (2006). Ces techniques sont connues aussi sous les noms de « mycorhization contrôlée », « mycorhization artificielle ». Mais selon Garbaye (1991), le but principal de la mycorhization contrôlée est d'augmenter la production de bois ou d'obtenir la même production à un moindre coût.

Les bénéfices que l'on peut attendre de l'inoculation contrôlée sont largement supérieurs au surcoût généré par la mise en oeuvre de cette technique. Nous avons démontré que cette dernière pouvait être appliquée aussi bien dans des pépinières de production à racines nues que dans des pépinières à technologie plus avancée (Dell et Malajczuk, 1997)

1. Utilisation des inoculums naturels

L'approche la plus simple de la mycorhization contrôlée consiste à avoir recours aux inoculums « naturels », c'est-à-dire aux propagules naturellement utilisées par les champignons ectomycorhiziens pour assurer leur conservation, leur dissémination, et l'établissement de la symbiose qui leur permet de croître, de compléter leur cycle, de se multiplier et de se reproduire. Ces propagules sont les spores méiotiques (basidiospores ou ascospores), les sclérotés, les fragments de rhizomorphes ou de cordons mycéliens, les vieilles mycorhizes où le réseau de Hartig est encore vivant, ou de petits amas de mycélium protégés dans des microsites favorables tels que des fragments de bois pourri (Kropp, 1982 in Garbaye, 1991)