

LES MYCORHIZES : partenaires indispensables et méconnues des forestiers

La Paille enroulée, Paxillus involutus, vit surtout en symbiose avec les Bouleaux mais on le rencontre parfois aussi sous d'autres feuillus ou divers résineux. (J.-P. Legros)

1. INTRODUCTION

L'origine du mot « mycorhize » vient du grec mukès, champignon et rhiza, racine. La mycorhize est en effet le résultat de l'association entre la racine d'un végétal, herbacé ou ligneux, et le mycélium d'un champignon. Cette association est dite symbiotique, dans la mesure où elle est profitable aux deux partenaires. En effet le champignon, organisme hétérotrophe, se procure chez l'hôte les molécules organiques nécessaires à son développement. Le végétal, et l'arbre en particulier, profite de la présence des hyphes fongiques pour augmenter sa surface d'absorption racinaire, et l'efficacité de cette absorption pour certains éléments. En outre les racines mycorhizées sont mieux protégées contre les organismes pathogènes, notamment les champignons parasites présents dans le sol. Les mycorhizes sont présentes dans tous les biomes terrestres, elles sont essentielles à la croissance d'un grand nombre d'espèces végétales, et notamment des essences forestières qui sont toutes mycorhizées. Tant en pépinière où elles assurent un bon démarrage des plants, qu'en forêt où elles permettent à l'arbre de se développer, elles sont des alliées souvent ignorées ou méconnues du forestier de terrain.

2. ECTOMYCORHIZES ET ENDOMYCORHIZES

Deux types fondamentaux de mycorhizes sont distingués, et cela en fonction de la structure intime de la relation entre les deux partenaires. On parlera d'ectomycorhize lorsque le développement du champignon est surtout externe. Il entoure la racine d'un feutrage d'hyphes : le manteau.

Sous cette gaine fongique, les hyphes mycéliennes s'insinuent entre les cellules des tissus externes de la racine sans y pénétrer, pour former le « réseau de Hartig ». Ce type de mycorhize se rencontre essentiellement chez les espèces ligneuses, il fait intervenir des champignons supérieurs (Ascomycètes et surtout Basidiomycètes). On peut les localiser à l'œil nu en observant les racines. La forme générale, la couleur, l'ornemen-

tation de la surface varient suivant le champignon en cause et seront combinées à d'autres caractéristiques, notamment microscopiques, pour tenter de l'identifier.

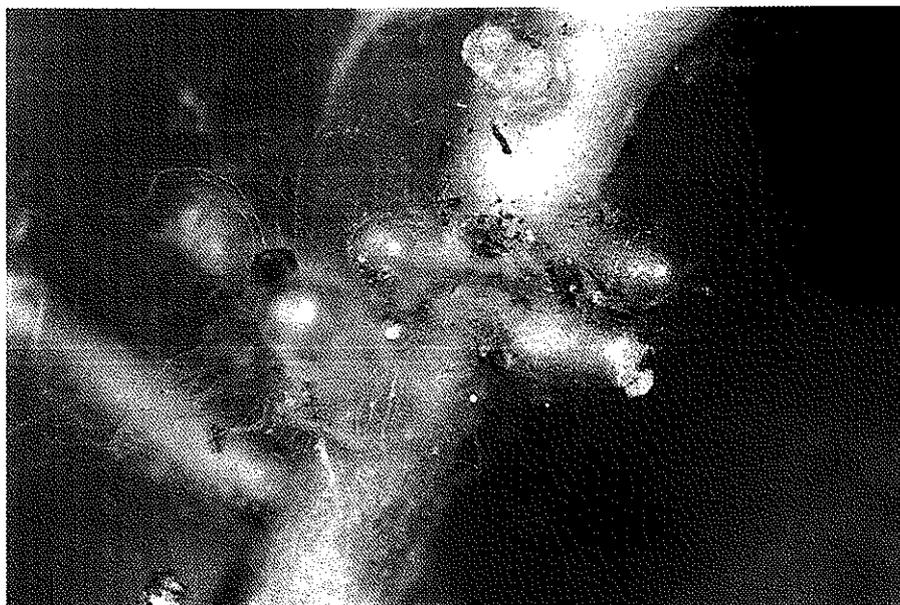
Chez les endomycorhizes, le champignon pénètre dans les cellules-hôtes du végétal et s'y développe en vésicules ou en arbuscules (on parle de mycorhizes vésiculo-arbusculaire). Il est peu aisé de détecter la présence d'une endomycorhize, dans la mesure où elle ne forme pas de structure externe. On doit alors recourir à des préparations microscopiques. Le partenaire végétal est ici souvent une espèce herbacée, arbustive, voir arborée (frêne, érable par exemple), et le partenaire fongique est en général un champignon inférieur (Zygomycètes). On rencontre parfois en pépinière, chez des espèces normalement ectomycorhizées, des structures présentant des caractéristiques des deux associations précitées : les ectendomycorhizes.¹ On signalera enfin l'existence, chez les représentants des *Ericaceae* (bruyères, rhododendrons...), de structures particulières nommées mycorhizes éricoïdes.²

3. CARACTÉRISATION DES ECTOMYCORHIZES

La plupart des ectomycorhizes sont localisées dans les premiers centimètres du sol ; il est donc aisé d'en observer en remuant simplement les horizons supérieurs de l'humus. Si on souhaite étudier ces organismes, il s'agira de prélever des échantillons de sol qui seront triés délicatement sous une loupe binoculaire afin d'individualiser les différents types sans altérer les caractéristiques qui permettront de les identifier. Agerer³, dans son « Atlas des Ectomycorhizes », propose de décrire la mycorhize en se basant notamment sur les critères suivants :

- ◆ le type de ramification : apex simples non ramifiés ; systèmes ramifiés irréguliers, pyramidaux, dichotomes, coralloïdes...
- ◆ la surface du manteau : couleur, texture.
- ◆ la présence d'hyphes émergentes (filaments s'écartant du manteau), de cordons (hyphes groupées en éléments linéaires épais).

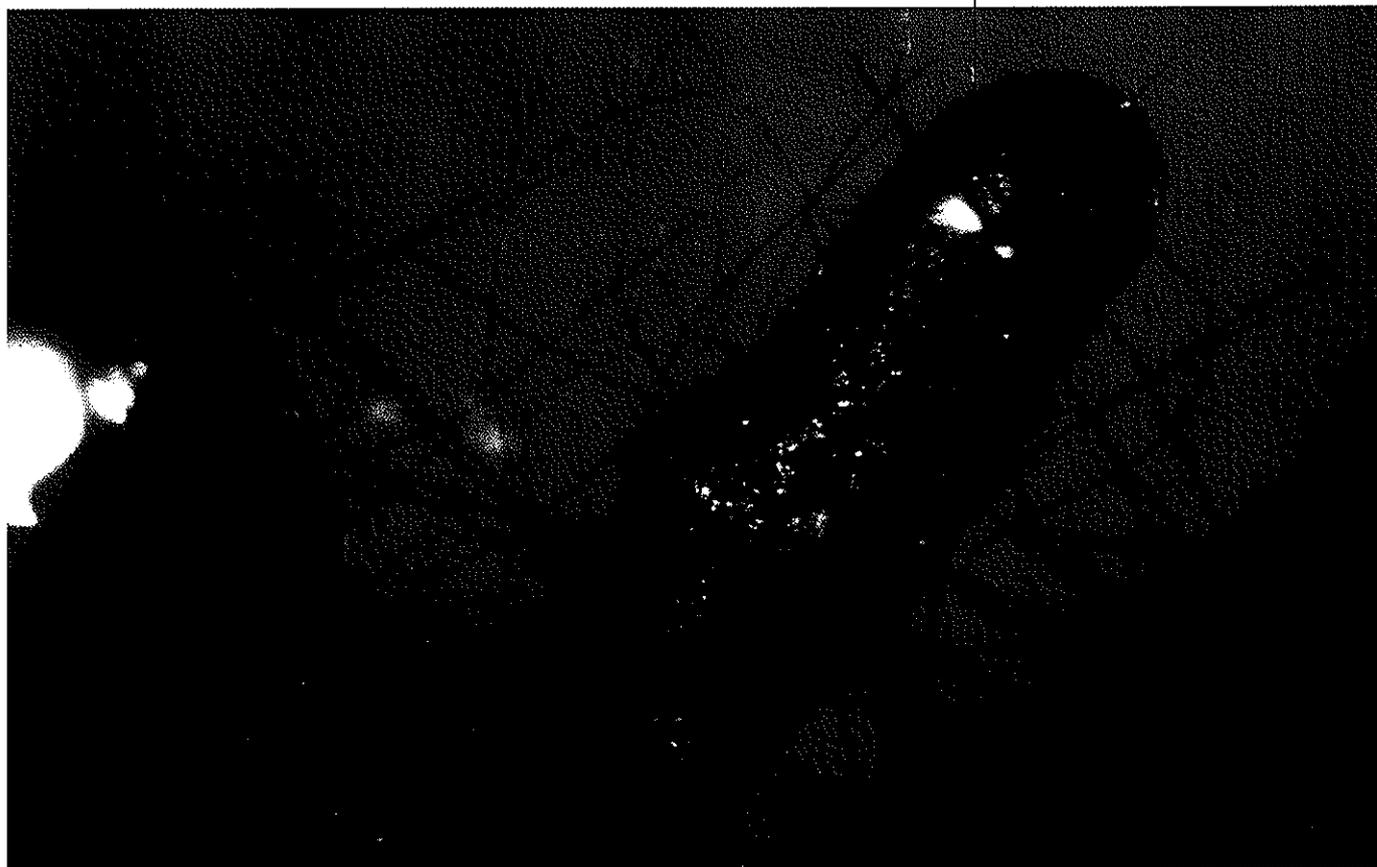
Cette description sera complétée par une caractérisation microscopique du

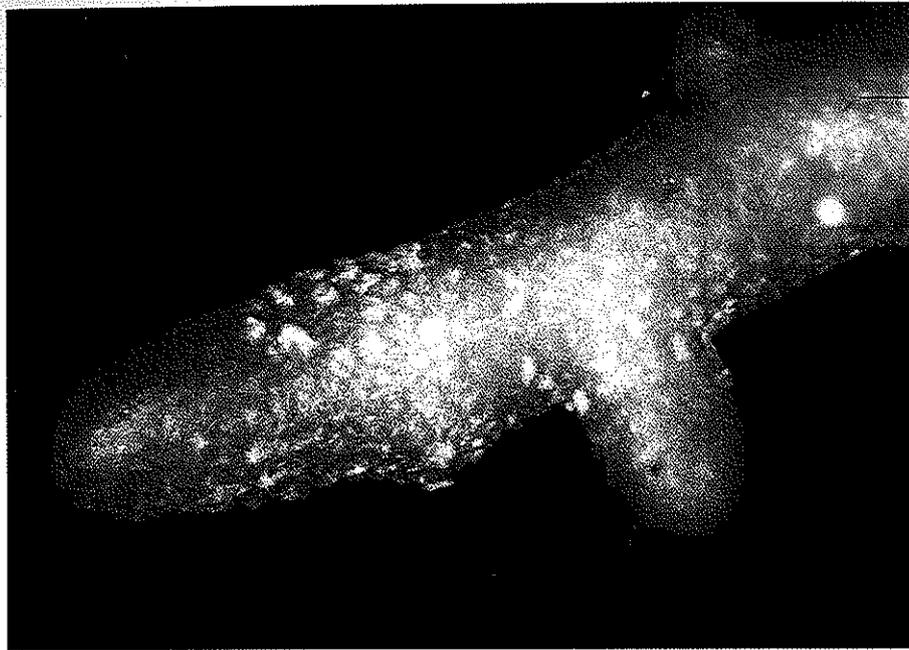


Laccaria amethystina sur *Quercus petraea* : mycorhize présentant un voile d'hyphes émergentes et des apex violacés. (J.-F. Dulière)

manteau, éventuellement par des coupes transversales dans la racine et par des tests utilisant divers réactifs chimiques. Des méthodes d'identification basées sur les techniques de la biologie moléculaire peuvent à l'heure actuelle être utilisées.⁴

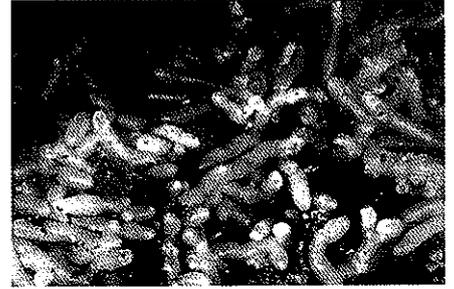
Coenococcum geophilum sur *Q. petraea* : mycorhize formant des apex simples, à manteau noir dont se détachent de longues hyphes dressées. (J.-F. Dulière)





Russula ochroleuca sur Q. petraea : la surface du manteau est jaune et verruqueuse. (J.-F. Dulière)

Amas très denses de systèmes mycorhiziens élémentaires enchevêtrés. (J.-F. Dulière)



Mycorhize de « type Bolet » sur Q. petraea, formant des systèmes pyramidaux et des cordons blancs ramifiés. (J.-F. Dulière)



4. MYCORHIZES ET ARBRES FORESTIERS

4.1. Rôles bénéfiques des mycorhizes pour les espèces forestières

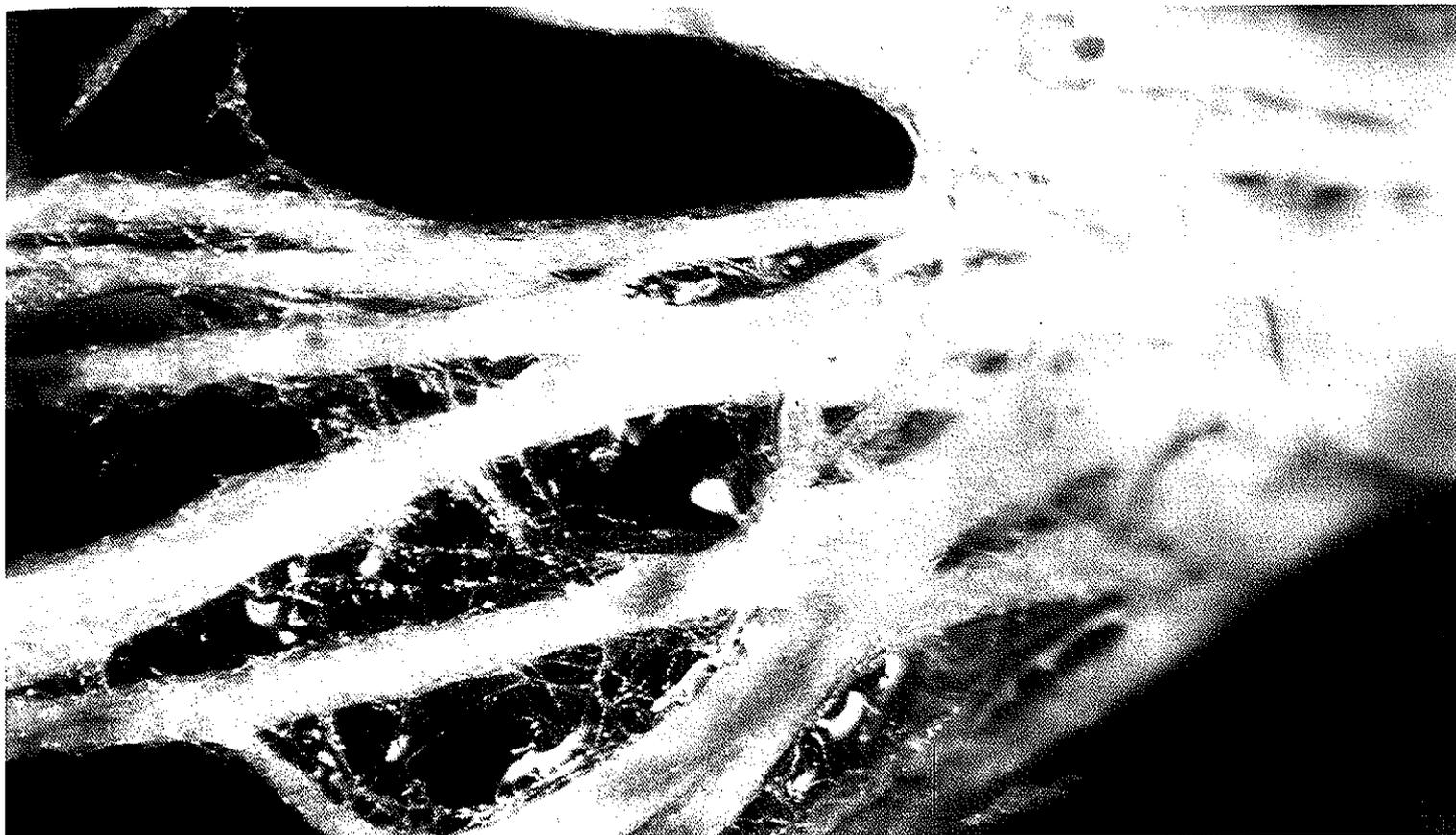
La première action bénéfique de la présence du champignon pour l'arbre est l'augmentation considérable de sa surface d'absorption. En effet les hyphes et les cordons fongiques présentent une surface de contact avec le sol de loin supérieure à celle des poils racinaires absorbants. L'absorption de l'eau est ainsi améliorée, et le végétal

résiste mieux au stress hydrique, car il est capable d'accéder à l'eau retenue dans les pores les plus fins du sol.⁵ D'autre part la mycorhize augmente l'efficacité de l'absorption de plusieurs éléments minéraux essentiels. Il en est ainsi pour le phosphore, dont les formes assimilables par la plante sont naturellement présentes en faibles quantités dans le sol. En excréant des enzymes (phosphatases) dans le milieu, le champignon va permettre la dégradation du phosphate organique du sol et le rendre assimilable. Il va également favoriser la solubilisation des phosphates présents dans le sol sous forme minérale. Le phosphore ainsi disponible sera alors absorbé et stocké dans le manteau de la mycorhize avant d'être transféré vers les tissus

de l'hôte.⁶ La mycorhize favorise également la solubilisation de l'azote organique (par excrétion de protéases) et l'assimilation des produits de sa dégradation, ainsi que l'absorption de l'azote minéral.⁷ On citera enfin le rôle positif des mycorhizes dans la protection des arbres contre certains agents pathogènes du sol. Les espèces mycorhiziennes entrent en effet en compétition avec les champignons parasites, le manteau mycorhizien agit comme barrière mécanique et physiologique, et certaines substances inhibitrices seraient même produites.⁸

4.2. Les champignons ectomycorhiziens

Organismes hétérotrophes, les champignons forment un groupe biologique distinct du Règne végétal : le Règne fongique. Ils se procurent les molécules carbonées nécessaires à leur croissance par différents mécanismes : le saprophytisme si la source de carbone est inerte (litière forestière, bois mort, cadavre...), le parasitisme s'il se développe au détriment d'un organisme vivant, végétal ou animal (c'est le



cas de certains champignons pathogènes redoutables), ou la symbiose, qui nous occupe ici. Cette symbiose pourra se faire en association avec une algue (ce sont les lichens), une mousse, une fougère ou un végétal supérieur pour former les mycorhizes. Seuls les végétaux supérieurs (gymnospermes ou angiospermes) participent à la formation des ectomycorhizes.

Il est utile de rappeler que le « champignon » tel qu'on se le représente, avec son pied et son chapeau, ne constitue en fait que l'organe de production et de dissémination des spores chez les champignons « supérieurs » (on parlera de carpophore, ou mieux de sporophore). Il ne représente en réalité que « la partie émergée de l'iceberg », qui se prolonge dans le substrat par un enchevêtrement parfois très étendu de filaments plus ou moins ordonnés. Chez les champignons ectomycorhiziens, ces hyphes s'organiseront donc au dessus du sol pour former le sporophore, et sous le sol, essentiellement dans la litière, en filaments d'une part, et autour de la racine pour former la mycorhize d'autre part. Il est cependant hasardeux de se baser sur l'abondance des sporophores dans l'entourage d'un arbre pour en

déduire un quelconque taux de mycorhization de celui-ci. En d'autres termes, le fait qu'une espèce forme peu de sporophores ne signifie en rien qu'elle n'est pas abondante sous sa forme mycorhize, et inversement. D'autre part, on connaît des mycorhizes dont le partenaire fongique ne forme pas de structures érigées. Les truffes : *Tuber* spp., en sont un bel exemple, comme *Coenococcum geophilum*, mycorhize décrite sur plusieurs essences, souvent abondante, mais sans sporophore connu.

Un grand nombre de genres de Basidiomycètes forment des ectomycorhizes, on peut citer parmi les plus connus : les bolets, amanites, russules, lactaires, cortinaires, tricholomes, chanterelles...

Le spectre des essences mycorhizées par un champignon est variable. Certains sont inféodés à un seul genre : le bolet élégant (*Suillus grevillei*) par exemple ne se rencontre que sous mélèzes, le lactaire délicieux (*Lactarius deliciosus*) est strictement lié aux pins. Un grand nombre de champignons montreront une préférence pour une essence, sans être exclusives à celle-ci : l'amanite tue-mouches (*Amanita muscaria*) sera très abondante sous bouleaux, mais sera

Mycorhize de « type Cortinaire », sur *Q. petraea*, présentant de larges cordons blancs. (J.-F. Dulière)

aussi présente sous chênes ou épicéas. D'autres enfin ne sont que très peu sélectifs : on trouvera le bolet bai (*Xerocomus badius*) ou le paxille enroulé (*Paxillus involutus*) indifféremment sous feuillus et résineux divers. Citons enfin les truffes (*Tuber* spp.), espèces mycorhiziennes d'un grand nombre d'espèces ligneuses, dont on a développé la production commerciale en maîtrisant son association avec les chênes et les noisetiers surtout.⁹

Les mécanismes responsables de cette sélectivité plus ou moins prononcée entre les partenaires sont complexes. Ils auraient pour principe la sécrétion par le champignon d'une protéine spécifique localisée au niveau de la paroi de l'hyphe et reconnue par des récepteurs complémentaires situés au niveau des structures jeunes de la racine.¹⁰

La composition du cortège des champignons ectomycorhiziens dépendra non seulement des essences consti-

tuant le peuplement, mais aussi de l'âge de celui-ci. On verra en effet se succéder différentes espèces durant la croissance du jeune plant,¹¹⁻¹² et le peuplement présentera une composition fongique propre aux différents stades de son évolution. On parle à ce sujet de champignons de « stades jeunes » et de « stades âgés ».

4.3.

Les arbres ectomycorhizés

Toutes nos essences peuvent être ectomycorhizées.¹³ Certaines cependant présenteront uniquement et obligatoirement cette association symbiotique. C'est le cas des chênes et du hêtre chez les feuillus, de l'épicéa, des pins, des mélèzes, des sapins, du douglas chez les résineux. Frênes, ormes, érables et fruitiers présenteront préférentiellement des endomycorhizes.¹⁴

De nombreuses études ont porté sur l'identification et la caractérisation des ectomycorhizes associées aux principales essences forestières. Plusieurs dizaines de types ont ainsi été décrits sur bouleaux,¹⁵ hêtre,¹⁶⁻¹⁷ chênes,¹⁶⁻¹⁸ épicéa.³⁻¹⁹⁻²⁰ La difficulté d'identifier formellement tous les types observés, due à la convergence de formes entre mycorhizes d'espèces différentes, laisse penser que leur nombre est plus élevé encore.

4.4.

Rôle des ectomycorhizes en pépinière

Le rôle bénéfique d'un bon statut mycorhizien sur le démarrage et la reprise de jeunes plants, en pépinière ou en station, ayant été démontré, il a été proposé d'inoculer artificiellement en pépinière des souches de champignons mycorhiziens. Les espèces les mieux adaptées seront celles qui naturellement établissent la relation symbiotique avec les plantules, comme démontré pour les chênes et le hêtre.¹²⁻²¹ En station, la mycorhization contrôlée de jeunes plants est plutôt conseillée dans des situations de sols perturbés où les espèces mycorhiziennes compatibles avec l'essence font défaut. En forêt en effet, pour des essences indigènes, le cortège d'espèces fongiques est naturellement présent et les plants sont rapidement mycorhizés par celles-ci, qui

Mycorhize de « type Russule », sur Q. petraea, à surface du manteau d'aspect givré.
(J.-F. Dulière)



prennent le pas sur les espèces éventuellement apportées depuis la pépinière. Des études ont cependant montré que certaines espèces inoculées en pépinière pouvaient se maintenir les années qui suivent le transfert des plants en station, procurant parfois des gains de croissance appréciables.²¹

²² On peut à ce stade se poser la question de l'impact de telles pratiques sur la biodiversité fongique de ces peuplements, dans la mesure où on leur « impose » certaines espèces particulièrement compétitives. Cet aspect mériterait sans doute plus l'attention de la part des expérimentateurs en ce domaine.

4.5.

Ectomycorhizes et dépérissement forestier

Dans le cadre des études menées sur les dépérissements forestiers, certains chercheurs ont envisagé la relation entre le déclin sanitaire des arbres et leur état de mycorhization. On a ainsi pu montrer que les arbres dépérissants présentaient un statut de mycorhization inférieur aux arbres sains, tant en ce qui concerne les feuillus²³⁻²⁴ que les résineux.²⁵ Cependant, la nature symbiotique de la relation mycorhizienne appelle la question suivante : « la mycorhization déficiente de l'arbre dépérissant est-elle une cause ou une conséquence de cet état ? ». On ne peut à ce jour y répondre de façon formelle, mais plusieurs études ont montré que les mycorhizes souffraient globalement d'une acidification excessive du sol²⁶⁻²⁷⁻²⁸, phénomène clairement identifié depuis longtemps comme co-responsable du déclin sanitaire de nos forêts.²⁹

4.6.

Ectomycorhizes et amendements forestiers

Les expériences de fertilisations menées sur différentes espèces montrent que les ectomycorhizes réagissent de façon diverses à l'apport d'éléments nutritifs, tant en ce qui concerne leur nombre global que par les types morphologiques représentés. Ainsi la fertilisation azotée réduit la mycorhization chez l'épicéa³⁰, chez certains pins³¹ un traitement complet NPKCa a un effet semblable chez le hêtre.³² L'amendement calcaire ou calco-magnésien préconisé pour lutter contre l'acidification de certains sols modifie la mycorhization dans des sens divers suivant les espèces fongiques sans qu'on ne puisse en tirer de généralités, comme le montrent une série d'études sur épicéa et pin sylvestre, résumées par Andersson³³. On note cependant dans beaucoup d'études un effet négatif de l'amendement sur la production de sporophores.³⁴⁻³⁵⁻³⁶ Il est donc important de ne pas conclure trop rapidement quant à l'état de mycorhization d'un arbre sur base uniquement de relevés de sporophores, comme nous l'avons déjà signalé précédemment.

5. CONCLUSION

Organismes discrets, les mycorhizes sont des constituants fondamentaux de nos écosystèmes forestiers, aux rôles bénéfiques multiples pour les essences qui les composent. Sensibles comme tous les organismes biologiques aux modifications de leur environnement, leur prise en compte dans

les recherches en foresterie est indispensable. Amanite phalloïde mortelle ou Cèpe de Bordeaux succulent, ils constituent de remarquables illustrations de la notion de symbiose ; ils sont des témoins de la complexité de l'écosystème forêt et de l'interaction intime de ses divers constituants.

J.-F. DULIÈRE (*) (**)

J.-J. CUVELIER (***)

F. MALAISSE (**)

* UMH Faculté des Sciences - Biologie végétale
Avenue Maistriau, 23 - 7000 MONS

** FUSAGx Laboratoire d'Écologie
Passage des Déportés, 2 - 5030 GEMBLOUX
*** Avenue A. Scheitler, 7 - 1150 BRUXELLES

Bibliographie

- (1) Deacon, J.W. et Fleming, L.V. (1992). Interactions of ectomycorrhizal fungi. In : Mycorrhizal functioning, An integrative Plant-Fungal Process. M.F. Allen (Eds.) Chapman et Hall, New York London : 249-300.
- (2) Bonfante-Fasolo, P. et Scannerini, S. (1992). The cellular basis of plant-fungus interchanges in mycorrhizal associations. In : Mycorrhizal functioning, An integrative Plant-Fungal Process. M.F. Allen (Eds.) Chapman et Hall, New York London : 68-101.
- (3) Agerer, R. (1990). Atlas of Ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger.
- (4) Gardes, M., White, T.J., Fortin, J.A., Bruns, T.D. et Taylor, J.W. (1991). Identification of indigenous and introduced symbiotic fungi in ectomycorrhizae by amplification of nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. *Can. J. Bot.* 69 : 180-190.
- (5) Garbaye, J. et Guehl, J.M. (1997). Le rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 110-120.
- (6) Mousain, D., Matumoto-Pintro, P. et Quiquampoix, H. (1997). Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 67-81.
- (7) Plassard, C., Chalot, M., Botton, B. et Martin, F. (1997). Le rôle des ectomycorhizes dans la nutrition azotée des arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 82-98.
- (8) Stenström, E., Damm, E. et Unestam, T. (1997). Le rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 121-128.
- (9) Chevalier, G. et Frochot, H. (1997). La maîtrise de la culture de la truffe. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 201-213.
- (10) Guillot, J. (1997). Les bases de la spécificité des champignons ectomycorhiziens vis-à-vis de leur hôte. *Rev. For. Fr.* 49 (N° spécial) : 57-66.
- (11) Mason, P.A., Last, F.T., Pelham, J. et Ingleby, K. (1982). Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). *For. Ecol. Manag.*, 4 : 19-39.
- (12) Garbaye, J., Menez, J. et Wilhelm, M.E. (1986). Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du Nord-Est de la France. *Acta Oecologica - Oecol. Plant.* 7 (1) : 87-96.
- (13) Trappe, J.M. (1962). Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* 28 : 538-606.
- (14) Marks, G.C. et Kozłowski, T.T. (1973). Ectomycorrhizae, their ecology and physiology. Academic Press, New York and London, 444 p.
- (15) Cuvelier, J.J. (1992). Ectomycorhization de *Betula pendula* ROTH. dans deux sites : le terriil Bascoup N°4 à Chapelle-les-Herlaimont et la carrière de Lahonry à Couvin. Thèse Doct. Sc. bot. Université de Mons. Vol.1, 237p.
- (16) Voiry, H. (1981). Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *Eur. J. For. Path.* 11 : 284-299.
- (17) Brand, F. (1991). Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica* - Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. *Libri Botanici*, Band 2. IHW Verlag, 182p.
- (18) Luppi, A.M. et Gautero C. (1967). Ricerche sulle micorrize di « *Quercus robur* », « *Q. petraea* » and « *Q. pubescens* » in Piedmont (Italy). *Allionia* 13 : 129-148.
- (19) Gronbach, E. (1988). Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen in einem Fichtenbestand mit Untersuchungen zur Merkmalsvariabilität in sauer berechneten Flächen. *Bibliotheca Mycologica*-Band 125. J. Cramer, Berlin-Stuttgart. 217p.
- (20) Berg, B. (1989). Charakterisierung und Vergleich von Ektomykorrhizen gekalkter Fichtenbestände. Dissertation zur Doktorgrades-Universität München. 329p.
- (21) Garbaye, J. (1984). Compétitivité des champignons ectomycorhiziens. Premiers résultats et application à la sélection de souches pour la mycorrhization contrôlée du hêtre et du chêne rouvre dans le Nord-est de la France. *Rev. For. Fr.* 36 (1) : 33-43.
- (22) Garbaye, J. (1990). Les problèmes posés par la mycorrhization contrôlée du chêne. *Rev. For. Fr.* 42 : 233-239.
- (23) Van Driessche, I. et Piérart, P. (1995). Ectomycorhization et état sanitaire du hêtre et du chêne en forêt de Soignes. *Belg. Journ. Bot.* 128 (1) : 57-70.
- (24) Causin, R., Montecchio, L. et Mutto Accordi, S. (1996). Probability of ectomycorrhizal infection in a declining stand of common oak. *Ann. Sci. For.* 53 : 743-752.
- (25) Perrin, R. et Estivalet, D. (1989). Mycorrhizal association and forest decline (yellowing of spruce). In : Agriculture, Ecosystems and Environment. Elsevier Science Publishers B.V. 28 (1990) : 381-387.
- (26) Blaschke, H. (1986). Einflub von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhizierung der Feinwurzeln von Fichten. *Forstw. Cbl.* 105 : 324-328.
- (27) Dighton, J. et Skeffington, R.A. (1987). Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of scots pine seedlings. *New Phytol.* 107 : 191-202.
- (28) Danielson, R.M. et Visser, S. (1989). Effects of forest soil acidification on ectomycorrhizal and vesiculo-arbuscular mycorrhizal development. *New Phytol.* 112 : 41-47.
- (29) Weissen, F., Van Praag, H.J., Marechal, P., Delecour, F. et Farcy, Ch. (1988). Les causes de la dégradation sanitaire des forêts en wallonie : le point de la situation. *Bull. Soc. Roy. For. de Belgique* 95 (2) : 57-68.
- (30) Alexander, I.J. et Fairley, R.I. (1983). Effects of N fertilisation on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus. *Plant and Soil* 71 : 49-53.
- (31) Menge, J.A., Grand, L.F. et Haines, L.W. (1977). The effect of fertilization on growth and mycorrhizae numbers in 11 year old loblolly pine plantations. *For. Sci.* 23 (1) : 37-44.
- (32) Blaise, T. et Garbaye, J. (1983). Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Acta oecologica, Oecol. Plant.* 18 : 165-169.
- (33) Andersson, S. (1996). Ectomycorrhizal activity as affected by soil liming. Department of Ecology, Lund University, Sweden. 110pp.
- (34) Andersson, S. et Soderstrom, B. (1995). Effects of lime (CaCO₃) on ectomycorrhizal colonization of *Picea abies* (L.) Karst seedlings planted in a spruce forest. *Scand. J. For. Res.* 10 : 149-154.
- (35) Agerer, R. (1989). Impacts of artificial acid rain and liming on fruitbody production of ectomycorrhizal fungi. In : Agriculture, Ecosystems and Environment. Elsevier Science Publishers B.V. 28 (1990) : 3-8.
- (36) Guillitte, O., Fraiture, A. et Marchal, A. (1989). Effect of fertilization on mycorrhizal fungi communities in two belgian forests. In : Agriculture, Ecosystems and Environment. Elsevier Science Publishers B.V. 28 (1990) : 155-159.



La Trompette des morts, *Cantharellus cornucopioides*, est un comestible réputé qui forme des ectomycorhizes avec divers feuillus. (J.-P. Legros)