

MYCONOVA CARAÏBES

La symbiose entre plantes cultivées et champignons

Champignons Mycorhiziens Arbusculaires

TOME 1 - GÉNÉRALITÉS



Interreg
Caraïbes
MYCONOVA
Fonds européen de développement régional



UNION EUROPÉENNE



Parc
naturel
régional
de la Martinique



CTM
Collectivité
Territoriale
de Martinique

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- La relation entre champignons et racines	8
Racines fines et mycéliums vivent ensemble.....	8
Qu'est-ce-que le mycélium ?.....	10
Comment le mycélium est-il relié à la plante ?.....	11
Présence et survie des spores dans un sol.....	15
La formation des spores.....	16
L'origine de la symbiose.....	17
Les raisons d'une faible prise en compte des champignons endomycorhiziens.....	19
Diversité des champignons mycorhiziens arbusculaires.....	19
II - Les bénéfices de la symbiose	20
Contribution des champignons à l'alimentation en eau des plantes.....	20
Contribution des champignons dans l'absorption de l'eau par les plantes.....	24
Régulation du transport global de l'eau dans la plante et régulation stomatique.....	31
Contribution des champignons à l'adaptation de la plante au manque d'eau.....	33
Le rôle des CMA dans la fabrication et la stabilité de la structure des sols.....	34
La fabrication de glomaline par les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires.....	35
Comment les CMA fabriquent le sol fertile, à structure fine et stable.....	37
Comment protéger la glomaline ou augmenter sa quantité dans le sol ?.....	39
Rappel des mécanismes de la nutrition minérale et azotée de la plante.....	40
Rappel sur le mécanisme de fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries vivant en symbiose avec les plantes de la famille des Fabacées (Légumineuses).....	44
Avantages apportés par les CMA dans la nutrition minérale et azotée.....	48
Contribution des CMA à l'absorption des autres éléments minéraux.....	51

Schéma de synthèse sur la nutrition en eau et en minéraux du champignon.....	52
Champignons Mycorhiziens Arbusculaires des racines de surface et des racines d'horizons plus profonds.....	53
Réseaux mycéliens communs.	56
Réseaux mycéliens communs et régulation des écosystèmes.....	59
Plantes mycotrophes (ou mycorhizotrophes) et RMC.....	60
Un rôle supposé des CMA dans le partage des « niches racinaires » entre les plantes.....	61
Interactions des CMA avec les populations microbiennes du sol (bactéries et champignons saprotrophes). Notions de mycorhizosphère.....	62
Rôle des CMA dans la résistance des plantes aux stress hydriques et dans la résilience des communautés végétales.....	64
Rôle des CMA dans la protection des plantes contre les agents pathogènes.....	65
III- Biodiversité des CMA	68
Biodiversité selon les horizons du sol.	68
Dynamique des communautés mycorhiziennes au cours des successions végétales.	69
Stabilisation de la diversité des CMA dans un écosystème. Comment les différentes espèces de CMA peuvent-elles coexister sans se faire concurrence ?.....	71
Spécificité des CMA en fonction des caractéristiques du milieu.	71
Schéma de synthèse sur la biodiversité des CMA.....	72
Diversité génétique au sein d'une espèce donnée.....	73
CMA profonds et séquestration du carbone.....	74
IV- Conclusion	75
Les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires : des organismes dont on a sous-estimé l'importance.....	75
Une première voie de valorisation des CMA adaptée au contexte de l'agriculture intensive.	76
Une voie de valorisation selon des modèles d'agroécologie ou d'agroforesterie.....	76
Bibliographie	79

INTRODUCTION

La physiologie végétale et l'agriculture ont longtemps ignoré le rôle fondamental de certains champignons qui vivent en symbiose obligatoire avec les plantes. La quasi-totalité des espèces de plantes que nous cultivons pour nous nourrir vivent en effet en association étroite avec des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires. Depuis des centaines de millions d'années, les plantes et les champignons ont évolué ensemble.

Les champignons explorent le sol très efficacement pour absorber l'eau, solubiliser les minéraux et les transporter vers les systèmes racinaires. En échange, la plante consacre de vingt à trente pour cent de sa photosynthèse pour les nourrir en sucres et en lipides. Cette dépense très importante de la plante au profit des champignons nous invite à comprendre que ces derniers doivent lui être vraiment indispensables. Au cœur des systèmes racinaires, des cellules de la plante abritent des structures fongiques extraordinaires qui assurent l'échange nutritionnels entre les deux organismes : les arbuscules.

A côté du bénéfice nutritionnel apporté par les champignons à la plante, ils favorisent également ses défenses contre les parasites, participent à la synthèse de ses molécules précieuses : antioxydants, arômes, etc. Par ailleurs, ils assurent cette fonction très importante de relier les plantes entre elles au sein d' un écosystème. Nous découvrons aujourd'hui que grâce aux réseaux mycéliens qui s'établissent entre toutes les plantes, une régulation du fonctionnement global de la communauté végétale peut se faire, notamment face aux épisodes climatiques difficiles. Nous comprenons mieux alors l'importance de la biodiversité des plantes et des champignons dans un écosystème.

Enfin, les champignons arbusculaires fabriquent et excrètent dans le sol autour d'eux de la glomaline. Cette molécule à longue durée de vie joue un rôle majeur dans la formation et la préservation de la structure des sols. Sa découverte bouleverse notre compréhension du sol. Elle modifie également notre conception du stockage du carbone dans les sols. La glomaline représente selon les sols de deux à vingt-quatre fois la quantité d'humus et est responsable de la fixation de vingt-sept pour cent, en moyenne, du carbone fixé dans les sols.

Pourquoi a-t 'on jusqu'à aujourd'hui largement ignoré le rôle de ces champignons, au point de considérer la plante comme étant un organisme autonome ? La première raison tient au caractère discret de ces champignons, qui vivent sous la forme de filaments mycéliens très fins (quelques microns) et ne font pas de fructifications visibles à l'œil nu. Ils font cependant des spores nombreuses et assez grosses dans les sols mais qui sont cachées par la terre et ne sont visibles qu'après de soigneux lavages, tamisage et une observation à la loupe binoculaire. La deuxième raison est que la science avance pas à pas et depuis finalement assez peu de temps dans la connaissance des micro-organismes du sol. La troisième raison est que l'agriculture a valorisé des pratiques qui ont dans une certaine mesure permis d'affranchir les plantes cultivées de la nécessité de s'associer à ces champignons. Le travail mécanique du sol, les apports d'engrais

chimiques, les pesticides, l'irrigation et la sélection de variétés dans des environnements sol-climat très protégés ont rendu les cultures moins dépendantes des champignons.

Cependant, face au renchérissement de l'énergie (nécessaire au travail mécanique et à la synthèse d'engrais azotés), à la crise à venir du phosphate et face aux effets du changement climatique, les champignons se révèlent indispensables aux cultures.

Ce premier ouvrage propose une synthèse des données et des hypothèses actuelles sur ces champignons, avec cette limite que nous savons encore bien peu de leurs fonctions, au regard de tout ce qu'il y a à découvrir dans ce domaine mycologique. Les recherches s'accroissent et révèlent de nouvelles surprises chaque année. Notamment, les mécanismes d'échanges d'informations entre les champignons et les plantes et entre les plantes elles-mêmes via les réseaux mycéliens communs se révèlent très complexes. Cette complexité étant à la base de la survie des écosystèmes durant des dizaines de millions d'années, cela nous invite à nous inspirer de la biodiversité naturelle des écosystèmes pour concevoir de nouveaux modèles agroécologiques et agroforestiers plus résilients.

Un deuxième ouvrage (Tome 2) traite de trois exemples : la canne à sucre, la cacaoyer et le caféier. Ce deuxième ouvrage rapporte les résultats des études spécialisées qui ont été menées sur les champignons mycorhiziens arbusculaires associés à ces plantes alimentaires ainsi que sur les champignons qui sont associés aux plantes de services traditionnellement ou récemment introduites dans les agrosystèmes à canne à sucre, cacaoyer et caféier.

Un troisième ouvrage (Tome 3) présente plus spécifiquement le fonctionnement des sols, de façon pratique et à partir des observations de terrain faites en Martinique sur ces trois systèmes de culture. Dans cet ouvrage, le lien est fait entre le sol, les facteurs climatiques et le fonctionnement des systèmes mycorhiziens, c'est à dire des systèmes racinaires associés aux champignons mycorhiziens arbusculaires.

Le programme Myconova, porté par le **Parc Naturel Régional de Martinique**, permet aujourd'hui :

- De diffuser des informations sur le fonctionnement des champignons du sol.
- De conforter par de nouvelles données scientifiques des pratiques agroforestières traditionnelles précieuses pour l'avenir.
- De proposer de nouvelles pistes d'amélioration des modèles agroécologiques.
- De proposer de nouveaux cadres de compréhension et de suivi des espaces cultivés.

I- LA RELATION ENTRE CHAMPIGNONS ET RACINES

Racines fines et mycéliums vivent ensemble.

Les plantes cultivées ne vivent pas seules, elles vivent en symbiose avec un cortège de microorganismes dont les champignons qui aident leurs racines à trouver dans le sol l'eau et les nutriments minéraux.

Dans le sol, autour des racines des plantes existe un réseau très dense de filaments mycéliens très fins, ainsi que des petites sphères qui sont des spores produites par ce mycélium. Ce sont les organes de conservation des champignons. Cette photo de laboratoire montre cette présence de mycélium. Dans le sol, ces filaments étant très fins, ils sont invisibles et pourtant bien présents. On estime à un total de 3000 km la longueur des filaments mycéliens de Champignons Mycorhiziens Arbusculaires contenus dans un m² de sol, sur ses 20 premiers centimètres.



Photo : *Rhizophagus irregularis* (alias *Glomus intraradices*) colonisant des racines de carotte. © Université Toulouse III – Paul Sabatier, Guillaume Bécard



Photo : *Rhizophagus irregularis* (alias *Glomus intraradices*) colonisant des racines de carotte. On notera la présence des poils absorbants sur les racines. Le champignon se présente sous forme de mycélium portant des spores de taille importante (60 à 300 μm).
© Université Toulouse III – Paul Sabatier, Guillaume Bécard

Ainsi, dans le sol, coexistent à la fois le réseau des racines et ce réseau filamenteux produit par les champignons.

Ce type de relation symbiotique existe depuis « toujours », c'est-à-dire depuis l'origine des plantes terrestres, il y a 450 millions d'années. Les plantes et les champignons ont évolué ensemble, développant plusieurs types d'associations, un peu différentes morphologiquement mais fonctionnant sur les mêmes bases d'échanges nutritionnels que nous verrons en détails dans les pages suivantes.

Qu'est-ce-que le mycélium ?

Le **mycélium** est ce qui caractérise un **champignon**.

Le mot **champignon** évoque souvent une fructification d'un champignon supérieur ou **macromycète** (mycète = champignon). Des exemples de macromycètes bien connus sont le champignon de Paris, la Girolle. Les "fructifications" de ces champignons supérieurs se forment à partir de réseaux de mycéliums. Le mycélium est la forme de vie de base des champignons. Sous certaines conditions, le mycélium se condense et produit des fructifications.

Les champignons associés aux plantes cultivées ne sont pas des macromycètes. Ce sont des champignons microscopiques qui produisent non pas des grosses fructifications apparentes à l'œil nu mais des spores microscopiques. Nous pouvons observer ces spores avec une bonne loupe binoculaire, grossissant quarante fois.

Il existe dans la nature de très nombreux groupes de champignons différents. Leurs mycéliums sont différents. Chez nombre d'entre eux, les **filaments mycéliens**, ou **hyphes**, sont constitués de cellules allongées qui sont séparées les unes des autres par des cloisons. Chaque cellule comprend un ou deux noyaux, renfermant le matériel génétique sous forme d'ADN.

Dans le cas des champignons qui nous intéressent ici, les filaments correspondent en quelque sorte à une seule grande cellule. Il n'y a pas de cloisons ou seulement provisoirement quand des spores se forment sur le mycélium. Ainsi ces filaments sont comme des microtubes ramifiés qui contiennent des milliers de noyaux libres. Chaque spore peut contenir plusieurs milliers de noyaux.



Photo : mycélium et spores de *Glomus diaphanum*. On notera la taille importante des spores comparativement au diamètre des filaments mycéliens. Le mycélium est cenocytique, c'est-à-dire qu'il ne comporte pas de cloisons. Le réseau d'hyphe est ainsi comme une immense cellule allongée et qui contient un très grand nombre de noyaux qui coexistent dans cette cellule.

Note : le mot *Hyphe* est accepté comme un nom masculin ou féminin.

Comment le mycélium est-il relié à la plante ?

Lorsqu'une jeune racine rencontre au cours de sa croissance des filaments mycéliens issus de la germination de spores, ces filaments sont comme attirés vers elle. Des contacts s'établissent et de petits gonflements nommés **appressoria** (du latin *apprimere* qui signifie « serrer contre ») apparaissent. A partir de ces appressoria, les hyphes vont pénétrer dans la partie externe de la racine en passant entre les cellules de l'épiderme et des couches de cellules végétales sous-jacentes. Ils vont pouvoir ensuite se développer, se ramifier, coloniser la racine. Cette communication entre le filament mycélien et la racine qui aboutit ainsi à leur rencontre puis à leur réunion à l'intérieur de la racine est une relation via des molécules chimiques produites par la plante. Le signal moléculaire le plus courant ou le mieux connu est représenté par la famille de molécules des **strigolactones**. Cette substance biochimique stimule l'activité des **mitochondries** du champignon. Ce dernier reprend alors une forte activité métabolique, qui lui permet de se développer et d'entreprendre son activité de colonisation de la jeune racine. Il existe d'autres signaux moléculaires entre les deux partenaires. Ces messagers chimiques interviennent à des concentrations très faibles, de l'ordre du picogramme (unité de masse égale à un millième de milliardième de gramme par litre de sol).

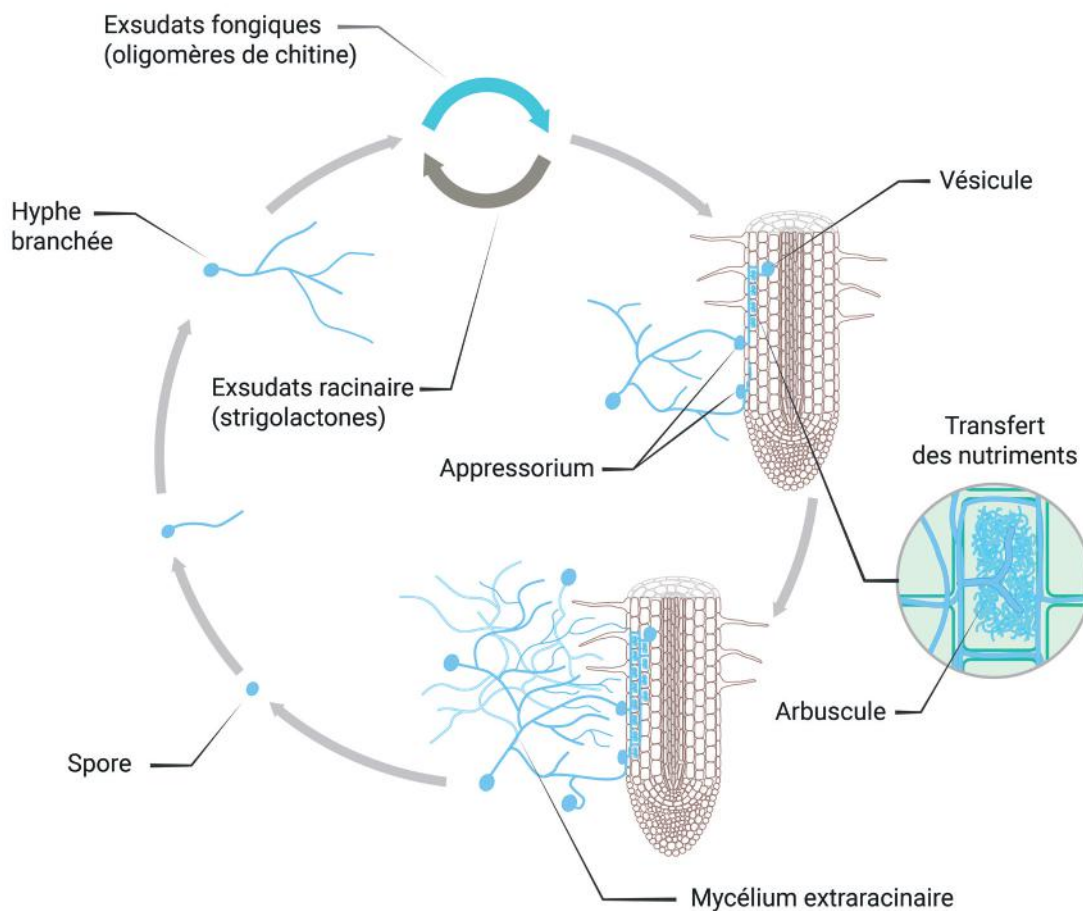
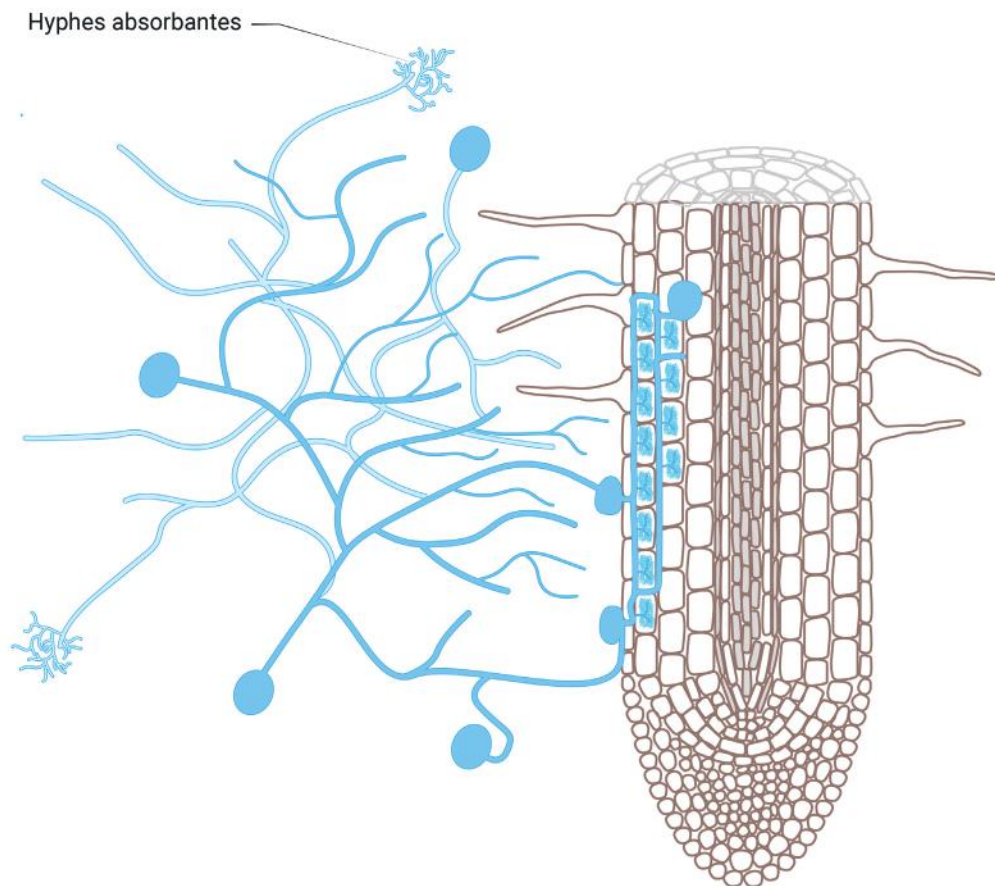


Schéma : étapes de la colonisation des racines par un champignon mycorhizien arbusculaire. Adapté de Balestrini et Lanfranco, 2006.



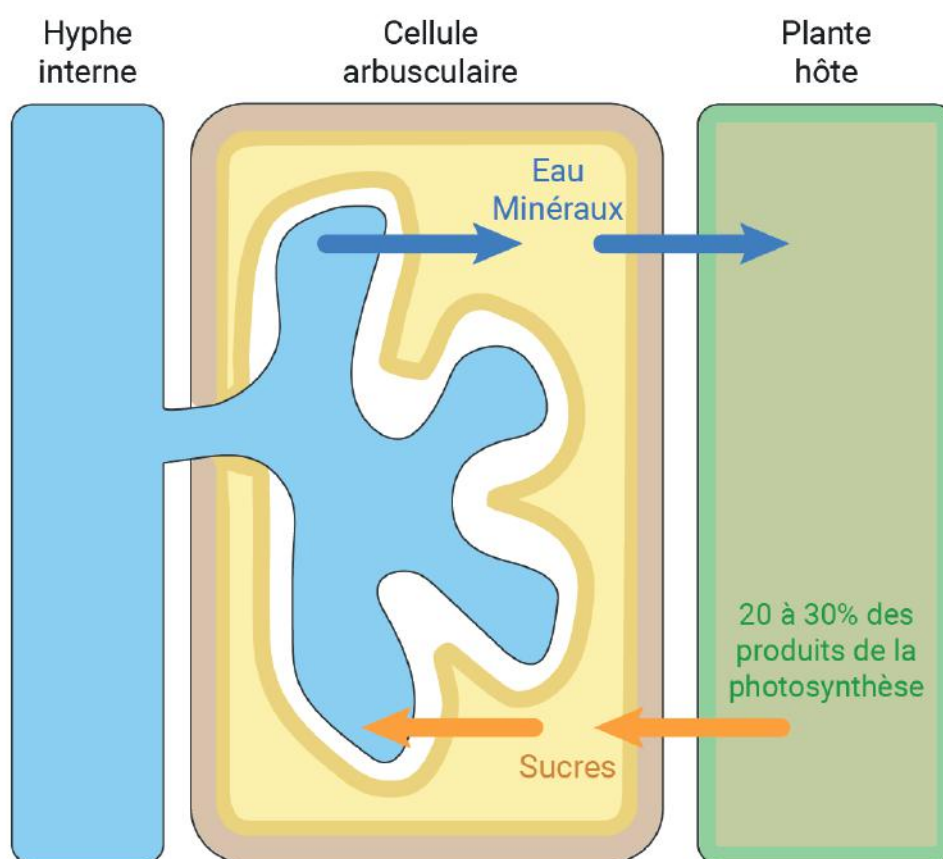
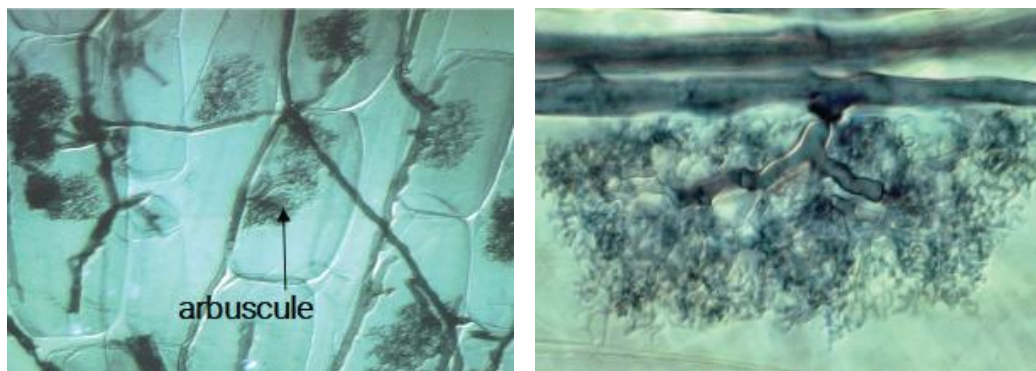
Schémas : Les filaments mycéliens ou hyphes se ramifient et forment des réseaux. Chaque réseau d'hyphes est relié à un point d'entrée d'une racine et il se prolonge ainsi à l'intérieur de celle-ci. Le mycélium ne peut pas vivre séparé de la racine. Ainsi, le champignon forme deux réseaux de filaments mycéliens : un réseau interne à la racine et un réseau extra racinaire.

Le **réseau extra-racinaire** a pour fonction première d'aller à distance prospecter le sol pour acquérir l'eau et les nutriments, principalement le phosphore mais aussi l'azote, le potassium et de nombreux microéléments (zinc, soufre, bore, etc.) du fait du plus grand volume prospecté, cette absorption par la plante se fait de façon plus importante que par la "voie" bien connue des poils absorbants. Ainsi, certains hyphes sont épais et vont loin (les hyphes « coureuses » ou « distributives ») et d'autres plus fines prolifèrent à un endroit donné du sol pour produire des **structures absorbantes** ramifiées.

Quelques jours après la pénétration dans les couches cellulaires situées sous l'épiderme (ce tissu cellulaire s'appelle le parenchyme cortical), les filaments mycéliens se ramifient de nombreuses fois près de certaines cellules, en donnant des hyphes de plus en plus fines. A partir d'une hyphe initiale ayant 10 μm de \emptyset , on arrive dans les dernières ramifications à moins de 1 μm de \emptyset . L'ensemble de ces ramifications prend la forme d'un petit arbre, d'où le terme d'arbuscule attribué à cette structure.

L'arbuscule provoque une déformation de la cellule proche dans laquelle il finit par entrer. Toutefois, seule la paroi de la cellule est pénétrée. Il n'y a jamais pénétration dans le cytoplasme de la cellule racinaire. La membrane plasmique qui contient le cytoplasme

s'invagine en fonction de la forme de l'arbuscule, comme une main dans son gant. Il y a ainsi une augmentation considérable de la surface de contact entre l'hyphe et le cytoplasme de la cellule végétale, à l'image des ramifications de nos alvéoles pulmonaires. On parle d'endomycorhizes car il y a bien échange à l'intérieur des cellules, au contraire des ectomycorhizes, qui ne seront pas traitées ici. Chez les ectomycorhizes, les hyphes ne pénètrent pas dans les cellules et ils ont donc une surface d'échange relativement réduite.



Schémas : C'est au niveau des arbuscules que les échanges nutritionnels entre la plante et le champignon sont réalisés. La plante consacre 20 à 30 % des produits de sa photosynthèse à ses champignons associés. En échange, elle bénéficie de l'eau et des minéraux que lui apportent les champignons.

Nous détaillerons plus loin les intérêts de ces échanges entre plante et champignon. Disons simplement à ce stade que c'est au niveau de cet arbuscule et de cette membrane cellulaire invaginée que vont s'opérer les échanges nutritionnels entre la plante et le champignon.

La plante qui est spécialisée dans la production de sucres et toute la gamme des molécules organiques va pouvoir alimenter son partenaire fongique. (Champignon = Fungus. Champignons = Fungi). En retour, le champignon, grâce à ces arbuscules, va fournir eau, minéraux et ions ou molécules azotées à la plante. **La mycorhize à arbuscules** est devenue fonctionnelle. La mycorhize est ainsi une zone racinaire colonisée par un champignon, cette colonisation étant en particulier marquée par ces structures arbusculaires.

Les arbuscules vivent peu de temps, de quelques jours à quelques semaines, voire quelques mois dans le cas de certaines espèces qui produisent de très grosse spores : espèces appartenant aux Gigasporineae.

Selon les espèces hôtes et les espèces de champignons, les arbuscules peuvent être diversement ramifiés, présenter des hyphes de diamètres différents. Après le développement des arbuscules, des hyphes commencent à se renfler à certains endroits de leur parcours ou à leur extrémité pour donner des espaces de stockage qui permettront la mise en réserve de diverses substances, en particulier lipidiques (corps gras). Ces structures appelées **vésicules** peuvent être inter- ou intracellulaires.

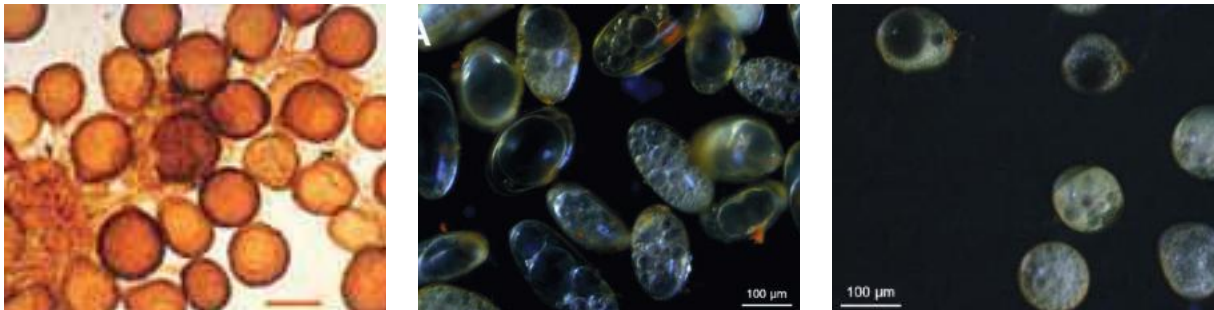
Comme le sont les arbuscules, les vésicules sont également caractérisées par leurs formes, leur taille, leur répartition, leur abondance. Dans la famille des alliacées (poireau, oignon...), un champignon et bien étudié, *Glomus intraradices*, produit plus de 200 vésicules par mm de racine, tandis que *Glomus monosporum* n'en forme que quelques-unes.

En résumé : le réseau intra-radiculaire est constitué par des hyphes qui se développent en colonisant les espaces intercellulaires et des hyphes qui forment à l'intérieur de certaines cellules des structures mycéliennes très ramifiées appelées arbuscules. Ces arbuscules permettent au champignon de développer une très grande surface d'échange avec la cellule végétale. Dans l'arbuscule, la cellule végétale transmet à la cellule fongique les molécules que la plante a produit grâce à la photosynthèse (sucres, lipides). « En retour », les cellules fongiques transmettent à la cellule végétale l'eau et les nutriments que le mycélium extra radicaire est allé chercher dans le sol. Chaque cellule végétale qui abrite un arbuscule est ainsi un lieu d'échange entre la plante entière et le réseau extérieur de mycélium.

Du fait que ces champignons développent des structures à l'intérieur même des cellules végétales, on les appelle des champignons endomycorhiziens. L'arbuscule étant l'organe d'échange spécialisé entre les deux partenaires symbiotiques, on les appelle de manière complète des champignons mycorhiziens arbusculaires.

Présence et survie des spores dans un sol.

Les spores sont très importantes car elles représentent une forme de conservation essentielle du champignon. La spore contient également le potentiel génétique du champignon. Les spores contiennent de très nombreux noyaux (jusqu'à plusieurs centaines). Elle peut traverser les années en attendant un contact avec une racine pour germer, ce qui permettra au champignon d'exprimer à nouveau son potentiel au profit de la plante et de produire de nouvelles spores. L'observation et la détermination des spores dans un sol permet d'estimer la biodiversité en champignons d'un sol. Le diamètre de ces spores globuleuses varie de 20 μm pour les plus petites à 60 à 300 μm pour les plus grandes (Gigaspora). Elles permettent la dissémination de l'espèce. Leur richesse en composés organiques destinés à leur germination peut servir de source alimentaire pour la microfaune du sol.



Photos : Différents aspects de spores

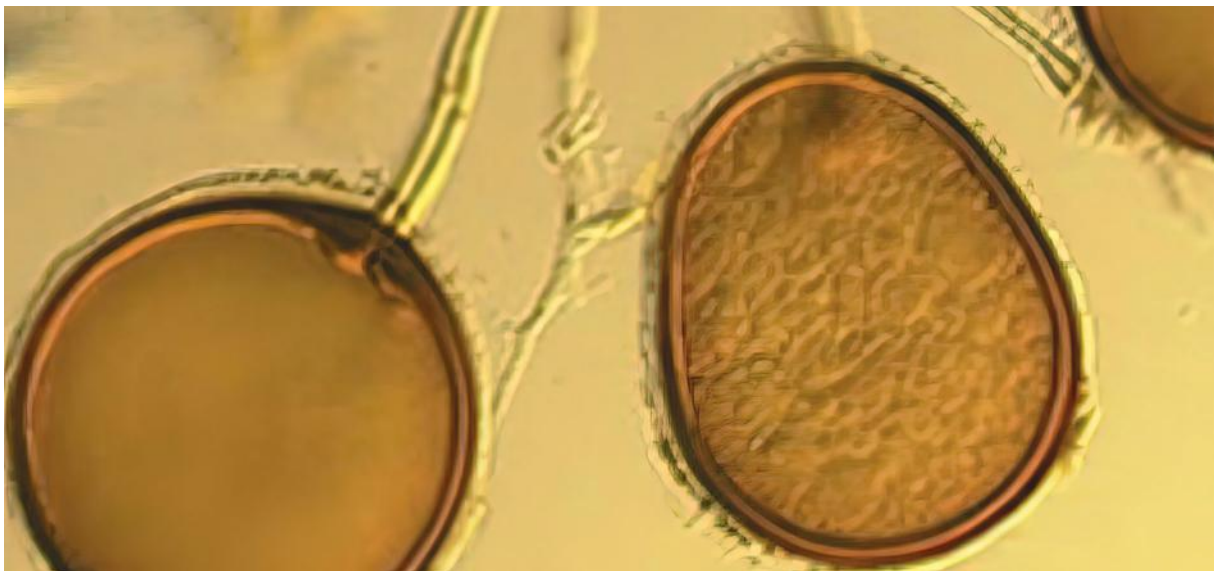
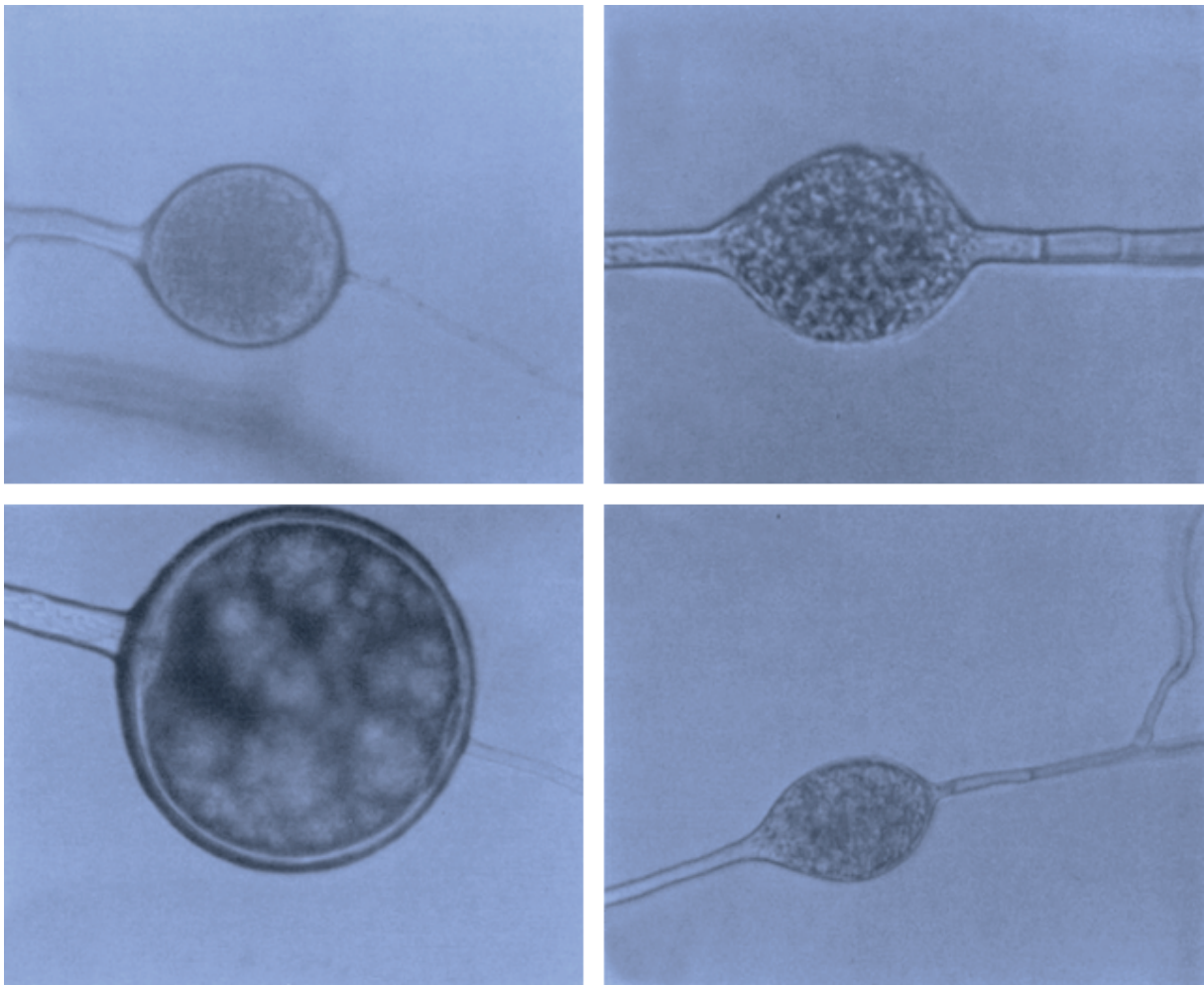
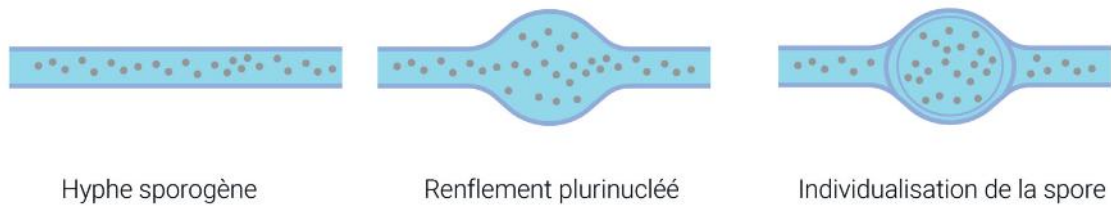


Photo : Spores de *Glomus tetrastratosum* produites sur des filaments mycéliens. On voit que ces spores sont très grosses comparées au diamètre du mycélium. Cela s'explique par le fait qu'elles contiennent beaucoup de réserves nutritionnelles. Ces réserves vont permettre à la spore de germer et de former un premier petit réseau mycélien pouvant vivre dans le sol avant de pouvoir pénétrer une racine et engager avec celle-ci une relation symbiotique.

La formation des spores.

Les spores se forment lorsque l'association symbiotique commence à passer en phase de sénescence ou lorsque le champignon commence à réutiliser les nutriments préalablement stockés dans les racines. Cette élaboration peut se faire à partir des hyphes intraracinaires ou des hyphes du sol.



Schémas : Formation de spores sur des hyphes. D'après des photos de Souza et al. [1].

L'origine de la symbiose.

Pourquoi les plantes ont-elles eu besoin des champignons ?

Ces champignons sont apparus il y a très longtemps. Des traces fossiles révèlent leur présence sur terre il y a 450 millions d'années. Les premières évidences de relations entre ces champignons et les plantes datent du dévonien (période allant de -419 à -359 Millions d'années). C'est aussi l'époque de l'apparition des premières plantes terrestres ayant des vaisseaux conducteurs de sèves.

Cette association entre plantes et champignons a sans doute permis aux plantes de coloniser les milieux terrestres alors dépourvus de vrais sols pouvant stocker de l'eau et des minéraux. Comment en somme s'installer et se développer sur la roche ? Les filaments mycéliens de champignons ont la capacité de dégrader les surfaces des roches, de créer ainsi des microfissures et une microporosité pouvant stocker de l'eau tout en solubilisant les éléments minéraux et en assurant le premier transfert de matière organique du milieu aquatique vers le milieu terrestre.

A partir de cette période d'origine, la plupart des familles de plantes ont évolué en profitant de cette alliance avec les champignons.

Aujourd'hui, dans les milieux naturels, 72 % des espèces de plantes se nourrissent ainsi, grâce aux Champignons Mycorhiziens Arbusculaires. Parmi les 28 % d'autres espèces, la majorité ont développé d'autres types de mycorhizes, comme les ectomycorhizes où les échanges ne se réalisent que dans l'espace intercellulaire, entre les parois des cellules végétales, elles mêmes souvent situées à faible profondeur dans la racine.

Les plantes non mycorhizées incluent les plantes aquatiques, des plantes parasites, des plantes insectivores mais également quelques familles de plantes terrestres importantes, comme les Brassicacées (radis, colza, choux...) et les Chénopodiacées. Ces dernières familles de plantes ont perdu la capacité à former des mycorhizes au cours de l'évolution. Elles compensent cette insuffisance d'absorption d'eau et d'éléments minéraux par des poils absorbants en moyenne plus développés.

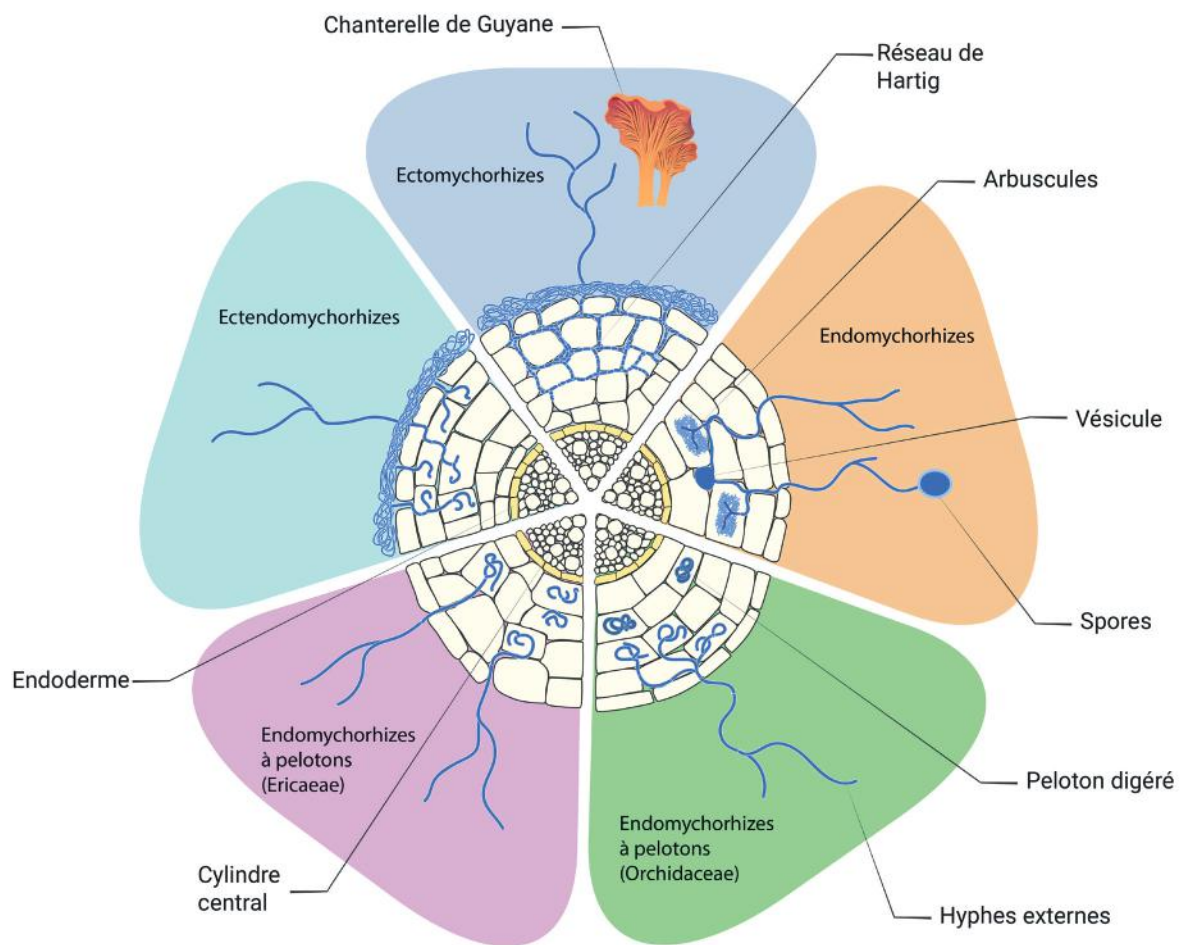


Schéma (D'après Sélosse et Le Tacon, 1998): les différents types de mycorhizes.

Les endomycorhizes sont les plus fréquentes. Elles concernent 72 % des espèces : plantes herbacées et arbres tropicaux. Les ectomycorhizes concernent les arbres des forêts tempérées, boréales, méditerranéennes. Une même plante peut présenter deux types de mycorhizes.

Quel que soit le type de mycorhize, le principe de la symbiose est le même : les mycéliums des champignons symbiotiques explorent très efficacement le sol au profit de la plante-hôte. Cette dernière nourrit les champignons en sucres.

Les raisons d'une faible prise en compte des champignons endomycorhiziens.

Jusqu'à aujourd'hui, dans les domaines de l'agriculture et de la forêt, les fonctions de ces champignons ont été très peu considérées. Comment peut-on expliquer cela ?

Ces champignons sont très discrets et ont demandé des observations scientifiques pour être identifiés et étudiés. D'une manière générale, les découvertes scientifiques sur les micro-organismes du sol et leurs fonctions ont été peu valorisées car l'agriculture s'est développée au 20ème siècle en valorisant la mécanisation et les labours profonds, les engrais (notamment azotés et phosphatés), les produits de protection contre les agents pathogènes. L'amélioration des plantes a d'autre part créé des variétés adaptées à ces conditions « artificialisées » et aujourd'hui moins aptes à tirer tout le bénéfice de l'association avec les champignons. Nous verrons plus loin que ces conditions ont à la fois entraîné une diminution de la présence et de la diversité des champignons mycorhiziens et les a rendus également moins indispensables. Aujourd'hui, l'un des axes importants de travail pour développer l'agroécologie est de raisonner les conditions favorables à l'expression de ces champignons.

Diversité des champignons mycorhiziens arbusculaires.

On pense que les populations de champignons mycorhiziens à arbuscules ont occupé les mêmes habitats terrestres pendant des millions d'années, s'adaptant lentement aux changements des conditions de milieu. La séparation des continents ayant eu lieu postérieurement à l'apparition de ces champignons en milieu terrestre fait que ceux-ci se retrouvent sur tous les continents. Les facteurs des milieux sont cependant intervenus pour entraîner une sélection des espèces.

Toutes les espèces de ces champignons sont regroupées dans le groupe des Gloméromycètes. Ces champignons se caractérisent par les caractères suivants :

- Ce sont des champignons à la base de l'arbre d'évolution des champignons terrestres.
- Ils étaient initialement associés aux premières plantes terrestres.
- Ils n'ont pas de forme connue de reproduction sexuée, ce qui rend difficile leur classification en espèces.
- Ils ne produisent que les structures microscopiques que nous avons décrites précédemment.

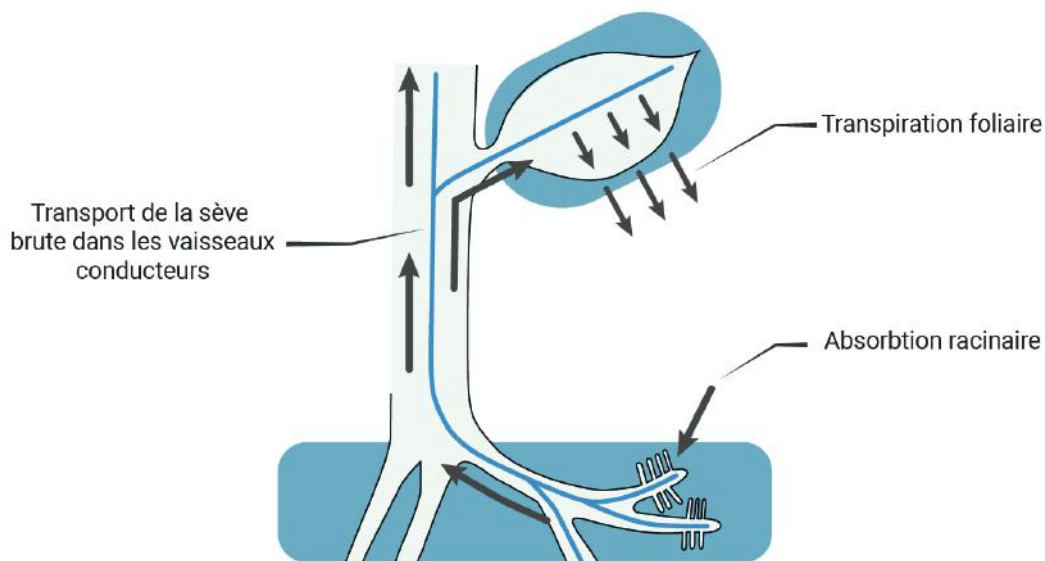
Le fait de n'avoir identifié qu'autour de 400 espèces sur des critères morphologiques suggère une diversité assez réduite comparée à d'autres familles, notamment celle des plantes auxquelles elle peuvent être associées. De ce fait il semble qu'il y ait peu de spécificité, c'est à dire qu'une "espèce" de champignon est capable d'établir une symbiose avec de nombreuses plantes de familles différentes. Au contraire de ce qui est observé pour la symbiose bactérienne fixatrice d'azote, où une seule espèce de bactérie ne peut parfois interagir qu'avec une espèce végétale. Mais cette faible diversité morphologique ne préjuge pas de la diversité génétique, jusqu'à présent peu connue, qui pourrait créer les affinités à défaut de spécificités fortes.

II - LES BÉNÉFICES DE LA SYMBIOSE

Contribution des champignons à l'alimentation en eau des plantes.

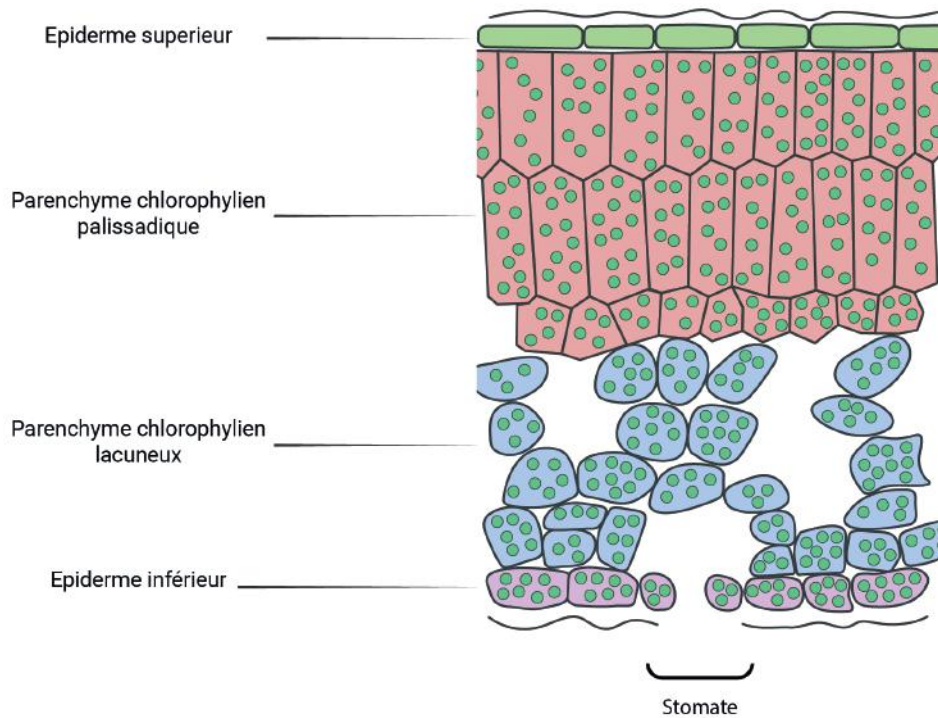
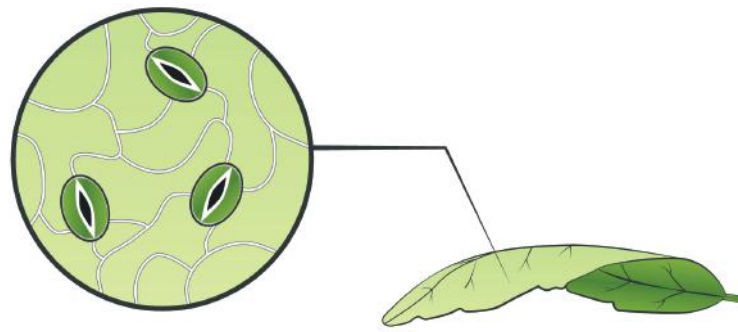
Rappelons en premier lieu l'importance de la nutrition en eau des plantes et les mécanismes de cette nutrition. La plante transpire de fortes quantités de vapeur d'eau par les stomates.

Cette transpiration abondante est nécessaire pour transporter les minéraux et l'azote depuis la **solution du sol** (eau du sol, qui contient naturellement des minéraux et de l'azote sous la forme dissoute d'**ions**) vers toutes les zones de la plante où ces minéraux et l'azote sont utilisés dans les synthèses des molécules constituant la matière organique (sucres, protéines, lipides, acides nucléiques, etc.). La plante retient moins de 1% de l'eau absorbée (pour maintenir la richesse en eau de ses milieux cellulaires et également pour la photosynthèse). L'essentiel de l'eau absorbée est donc transpirée, pour assurer le transport des éléments minéraux et azotés dissous.



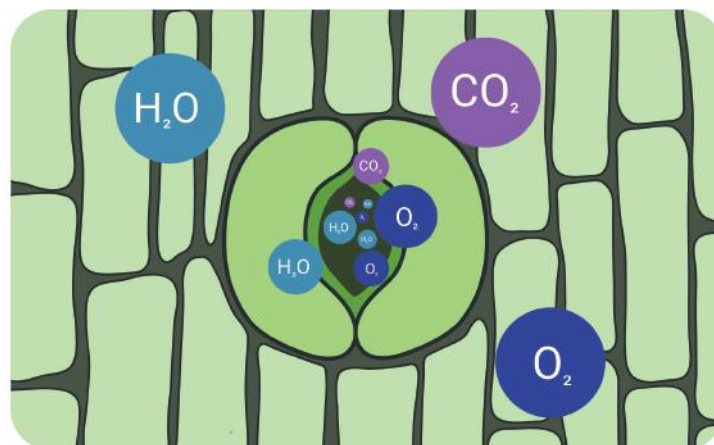
Les stomates correspondent à des couples de cellules spécialisées, en forme de haricots, qui peuvent en gonflant se déformer pour agrandir l'espace située entre elles. Une ouverture maximale favorise au maximum les échanges de gaz avec l'atmosphère : sortie de vapeur d'eau donc mais aussi sortie d' O_2 et entrée de CO_2 en relation avec la photosynthèse. Cette transpiration d'eau crée de proche en proche, de cellule en cellule, un mouvement d'eau depuis une nervure de la feuille vers la chambre sous-stomatique, lieu de transformation de l'eau liquide en eau vapeur. L'eau de la nervure circule dans des vaisseaux conducteurs de sève brute. Les vaisseaux des nervures de feuilles sont en continuité des vaisseaux présents dans les tiges, eux-mêmes en continuité des vaisseaux conducteurs de sève brute des racines. Ainsi, des micro-colonnes d'eau existent depuis l'extrémité des racines fines vers les plus petites nervures de feuilles et la perte d'eau au niveau de la chambre sous-stomatique se traduit par une montée de ces colonnes d'eau comme si celles-ci étaient aspirées.

A



B

C



Schémas : (A) localisation des stomates, sous le dessous des feuilles ; (B) coupe d'une feuille ; (C) schéma d'un stomate, constitué de deux cellules stomatiques et d'une ouverture : l'ostiole. Représentation des deux gaz qui s'échappent du stomate : la vapeur d'eau et l'oxygène gazeux. A l'inverse, le CO_2 pénètre la feuille par les stomates, pour alimenter la réaction de la photosynthèse.

L'eau finalement transpirée vient bien sûr au départ du sol. Aux extrémités racinaires, l'eau pénètre dans la racine uniquement par des cellules spécialisées appelées poils absorbants. Avant que l'eau du sol puisse atteindre les vaisseaux conducteurs de sève brute, il lui faut traverser une série de couches (ou assises) cellulaires. Un mécanisme très important pour la circulation de l'eau de cellule en cellule est celui-ci : l'eau va spontanément ou passivement passer d'une cellule riche en eau à une cellule qui l'est moins. Riche en eau signifie peu concentrée en composés solubles. L'eau va spontanément aller diluer le milieu voisin plus concentré jusqu'à ce que les deux milieux cellulaires soient équilibrés en concentration. Le transfert d'eau passif à travers une membrane cellulaire s'appelle l'osmose. Les membranes cellulaires sont des membranes osmotiques.

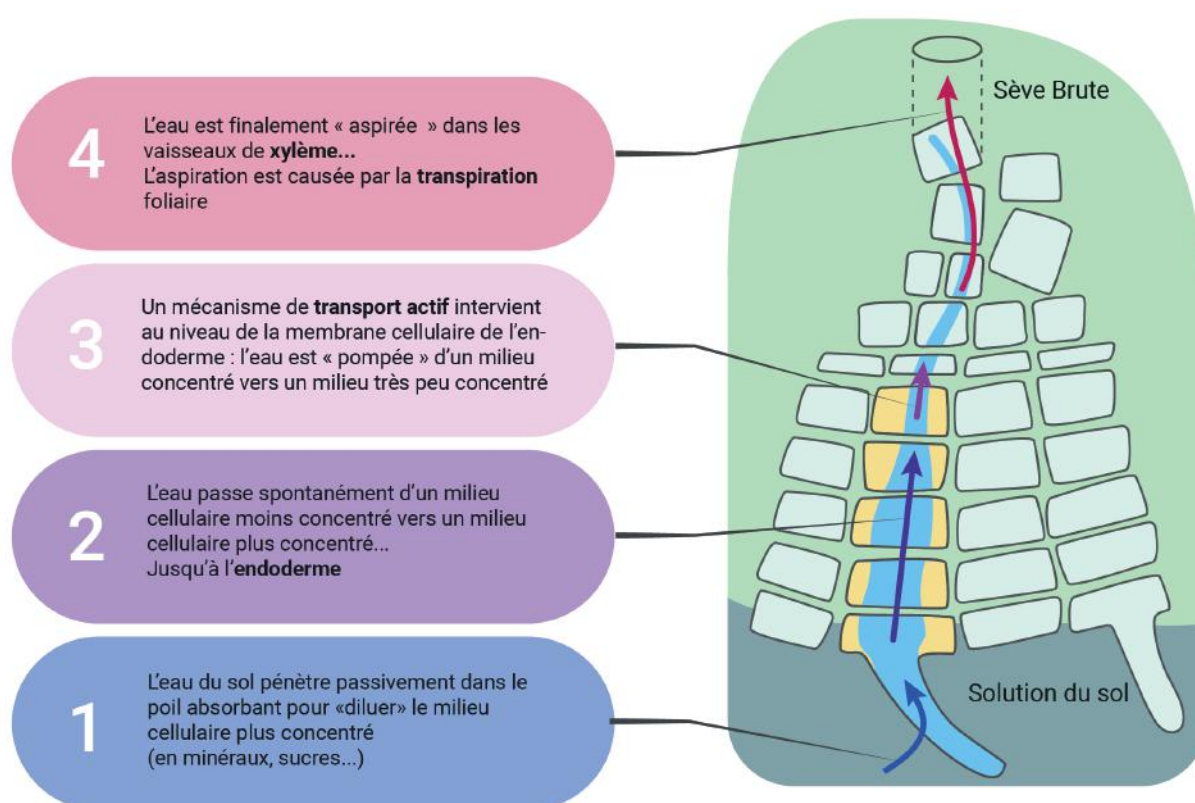


Schéma : représentation du trajet de l'eau absorbée, d'abord "horizontalement" depuis le poil absorbant jusqu'aux centre de la racine puis verticalement dans les vaisseaux conducteurs de sève brute (vaisseaux de xylème).

Comme le poil absorbant a une certaine concentration en solutés (molécules dissoutes dans l'eau cellulaire), l'eau du sol va spontanément pénétrer le poil absorbant jusqu'à l'équilibre... qui n'arrive jamais car l'eau du poil absorbant va elle-même spontanément gagner la cellule voisine dont le milieu cellulaire est plus concentré que celui du poil absorbant.

Comme il existe un gradient de concentrations croissantes des milieux cellulaires de la périphérie de la racine vers le centre, l'eau circule ainsi passivement jusqu'à une assise cellulaire appelée l'endoderme et qui sépare le parenchyme cortical du cylindre central.

A ce niveau interne de la racicelle, les membranes cellulaires comprennent des molécules spécialisées dans le transport actif de l'eau, à contre-courant de la loi de l'osmose, pour conduire l'eau depuis des milieux cellulaires concentrés vers les vaisseaux conducteurs qui contiennent finalement une sève brute très riche en eau et donc très peu concentrée en éléments dissous.

Pour comprendre ensuite les avantages apportés par les champignons, un dernier point est à aborder. Quand les poils absorbants absorbent l'eau du sol, la racicelle exerce une force d'attraction de l'eau qui s'appelle la **succion racinaire**. Cette succion est d'autant plus forte que le milieu cellulaire des poils absorbants est concentré en éléments dissous. Pour une plante donnée, cette succion est une donnée caractéristique. C'est aussi une constante. En opposition à cette succion, le sol exerce une force de rétention en eau. Quand le sol est riche en eau, la **force de rétention en eau** exercée par le sol est très faible. Elle grandit à mesure que le sol donne son eau aux plantes et à l'atmosphère. A un niveau donné, la force de rétention devient égale à la force de succion. Dès lors, la plante va flétrir, provisoirement puis définitivement, après une limite de temps.

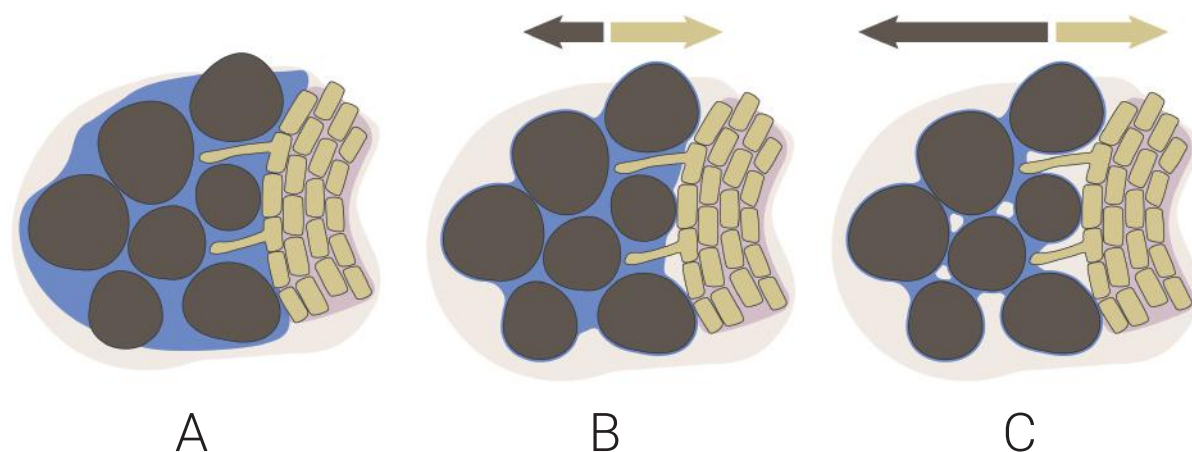


Schéma : L'eau et le poil absorbant. La racine exerce une force d'attraction de l'eau : la succion racinaire. Le sol oppose à cette force de succion une force opposée : la force de rétention en eau. Les schémas représentent trois situations : (A) le sol saturé en eau, après une pluie (ou en sol non drainant) : l'absorption de l'eau est nulle, faute d'oxygénation des cellules racinaires ; (B) sol dans un état hydrique et d'aération qui permet une succion racinaire efficace ; (C) sol devenu trop sec : la force de rétention dépasse la force de succion : l'alimentation en eau de la plante est stoppée.

Dans ce mécanisme de transport de l'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles et finalement jusqu'à l'atmosphère, les champignons vont intervenir directement au niveau de l'absorption de l'eau et indirectement au niveau des stomates.

Contribution des champignons dans l'absorption de l'eau par les plantes.

1. Augmentation très importante du volume de sol exploré.

Les filaments mycéliens du réseau qui se développent à l'extérieur de la racine se développent bien au-delà de la zone de sol prospectée par les racines et leurs poils absorbants. L'eau peut par capillarité se diriger vers les poils absorbants au fur et à mesure que ceux-ci absorbent l'eau mais ce mécanisme dépend aussi beaucoup de la qualité de la structure du sol et de sa capacité à permettre une bonne capillarité.

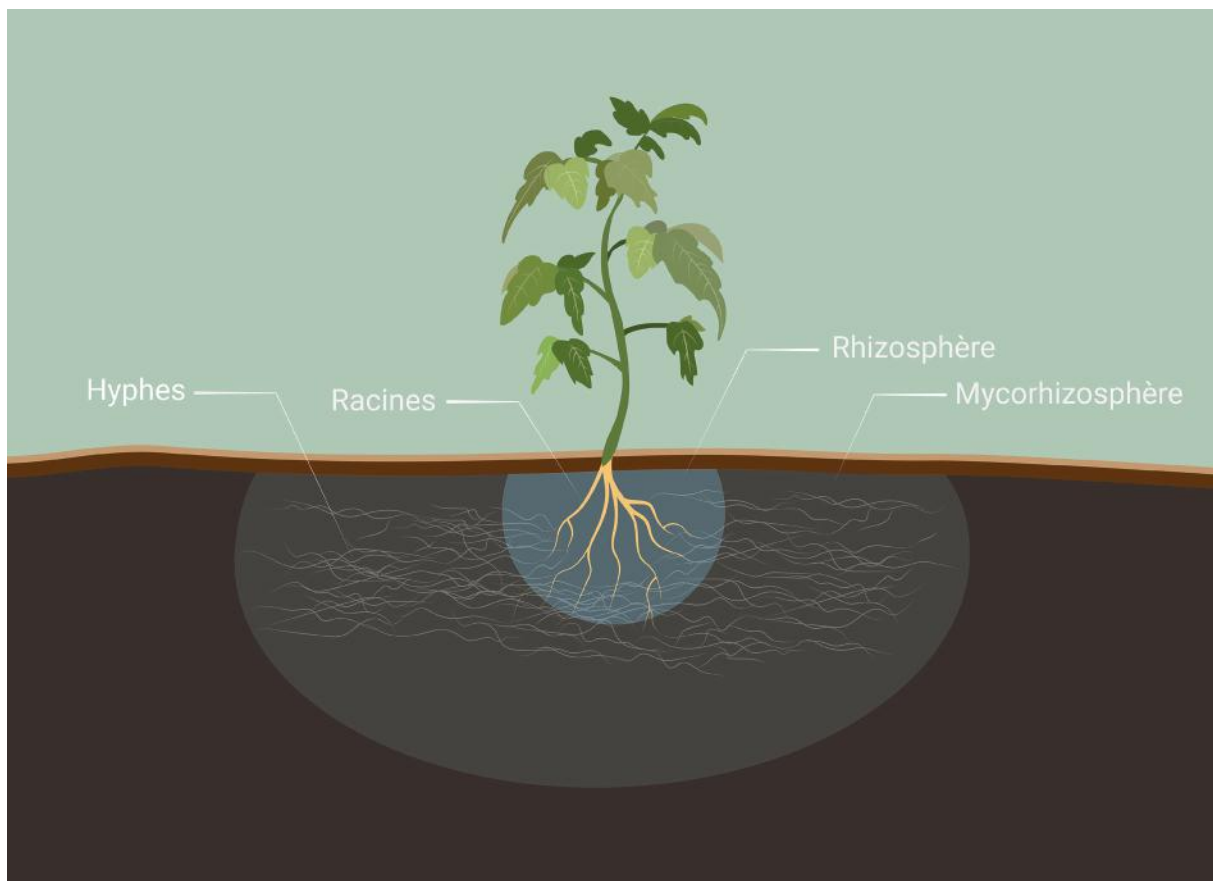


Schéma : une représentation classique de l'agrandissement de la zone de prospection racinaire initiale grâce au développement des réseaux mycéliens développés par les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires associés aux racines de la plante. En réalité, l'extension de ce volume se fait essentiellement à quelques centimètres des racines fines (jusqu'à 8 cm, contre quelques mm dans le cas des poils absorbants). La capacité des mycéliums à explorer un grand volume de sol suppose ainsi que le système racinaire puisse en même temps se développer sans contrainte, dans un sol bien structuré. C'est l'ensemble du système qui doit se développer au fur et à mesure de la croissance de la plante. On ne parle plus de système racinaire mais de **système mycorhizien**.

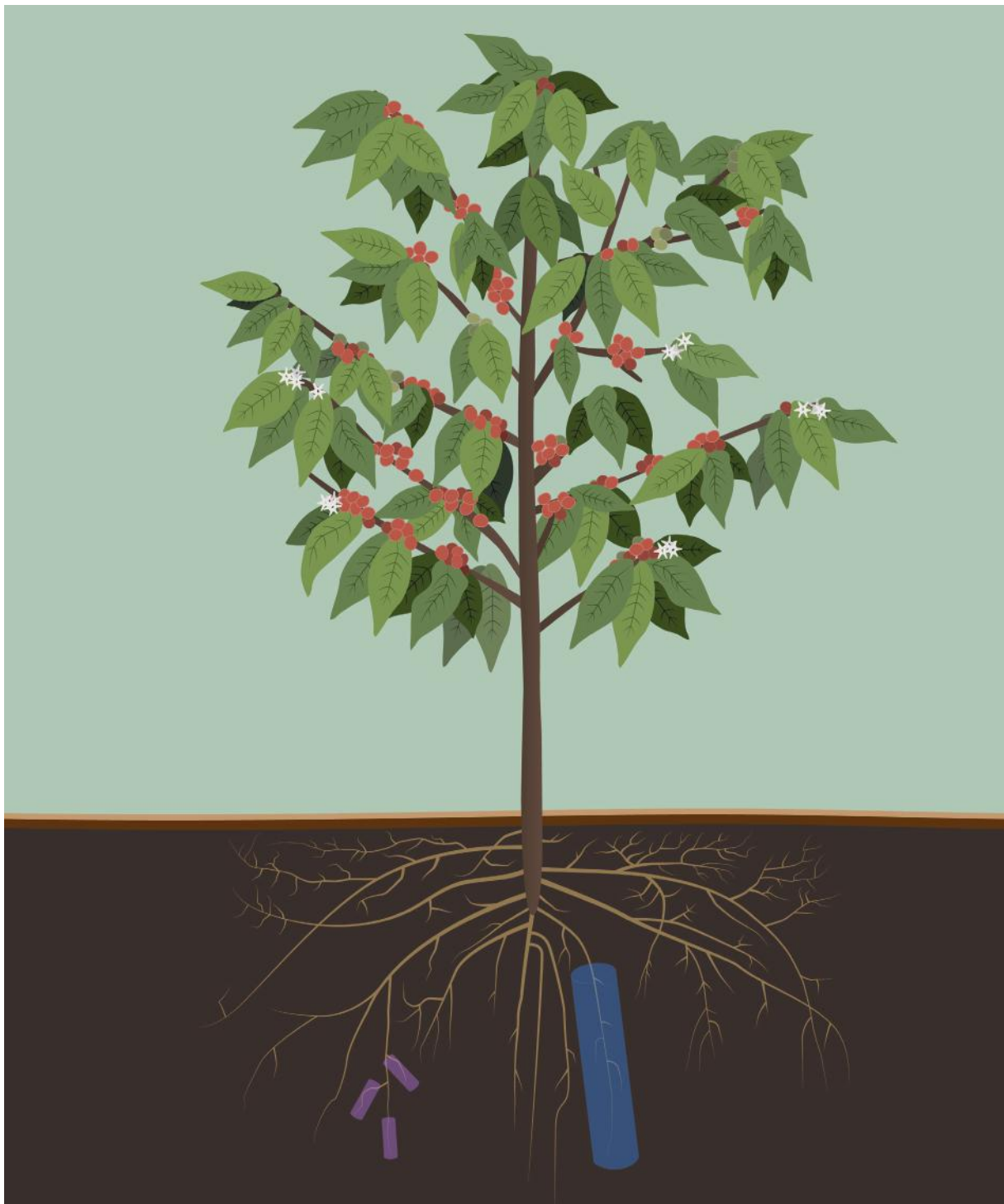


Schéma : sur ce système racinaire d'un caféier (*Coffea arabica*), le cylindre bleu, de 16 cm de diamètre représente schématiquement le volume exploité par les filaments mycéliens issus de cette racine ramifiée. Les petits cylindres roses représentent les volumes qui seraient explorés par cette autre racine si elle n'était pas mycorhizée. Pour une racine seule, on parle de rhizosphère. Pour une racine mycorhizée, on utilise le mot **mycorhizosphère**. Ces deux notions sont en relation avec les volumes d'explorations des racines mais également avec les volumes de sols dans lesquels racines et mycéliums excrètent des substances organiques (sucres, acides aminés...) qui nourrissent les autres champignons et les bactéries.

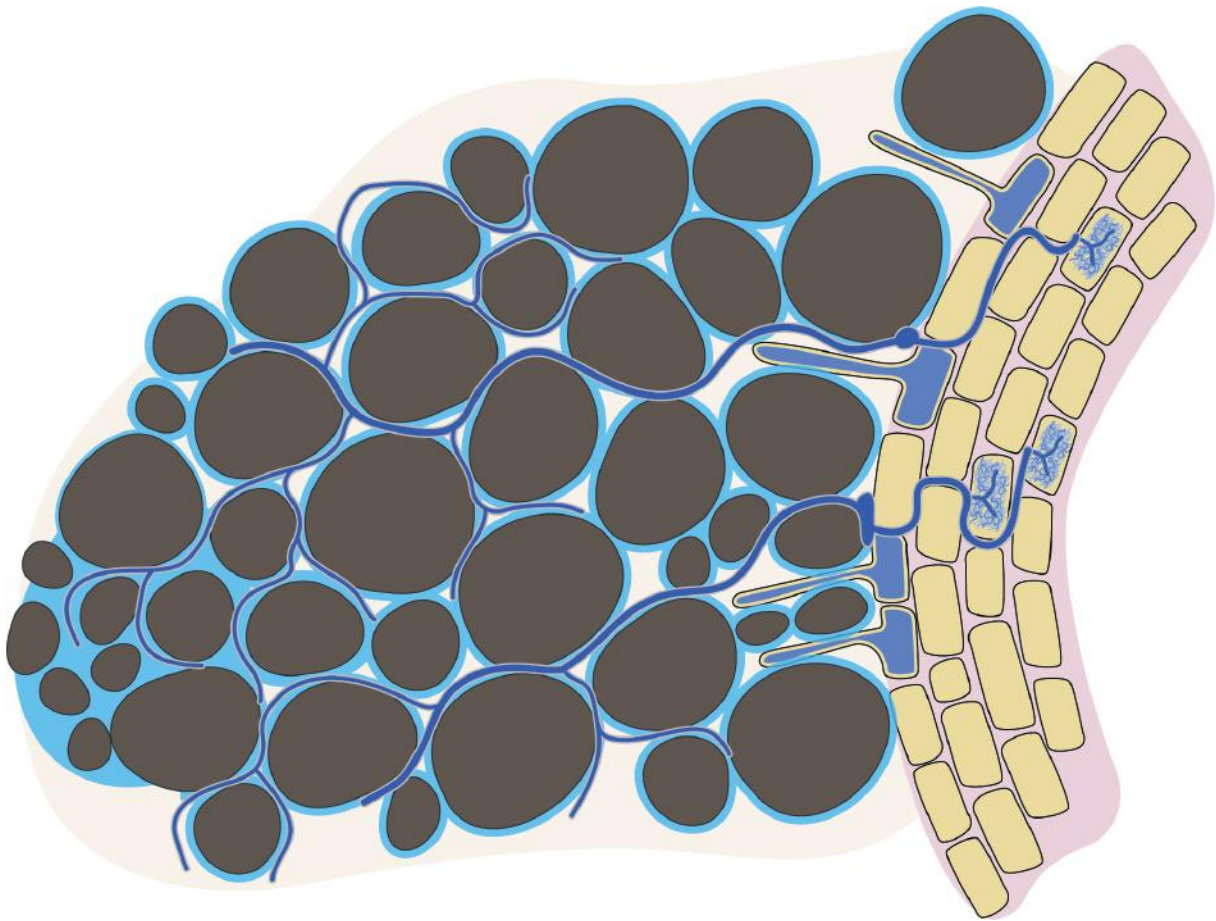


Schéma : représentation de la capacité des filaments mycéliens à prospecter le sol à distance et à trouver des zones de sol plus riches en eau.

Remarquons également que la zone à poils absorbants d'une racine, plutôt à son extrémité, est relativement moins étendue que la zone de racine où les arbuscules peuvent se former et "alimenter" la racine.

Toutefois, et c'est très important, la durée de vie des arbuscules est assez courte : quelques jours ou semaines. Il est ainsi important que la croissance racinaire reste bien active, avec une présence constamment renouvelée de racines fines qui se mycorhizent mieux.

2. Augmentation de la surface d'absorption de l'eau.

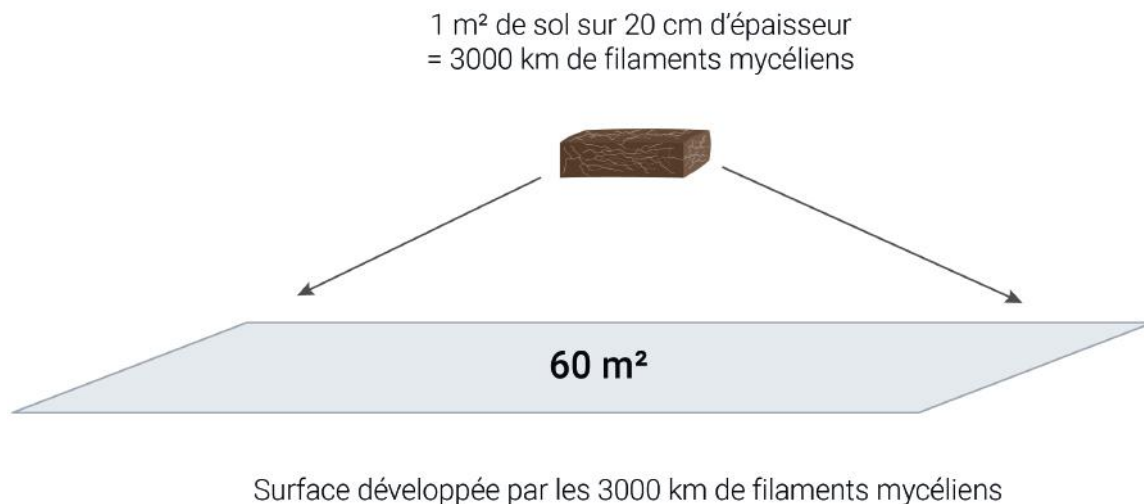
Un gramme de sol bien colonisé par un réseau mycélien peut contenir 12 mètres d'hyphes de champignons mycorhiziens arbusculaires.

Si nous ramenons ce nombre à une surface de 1 m² et sur les 20 premiers centimètres de surface qui contient la plus grande partie du mycélium, cela nous donne 3000 km de filaments.

Sachant que les filaments mycéliens peuvent absorber de l'eau sur toute leur surface, quelle est la surface d'absorption du mycélium contenu sous un m² de sol, sur 20 cm de profondeur ? Ce petit calcul nous permettra de bien réaliser que malgré cette finesse des « tubes » que sont les filaments mycéliens, le total de leurs longueurs offre une surface d'absorption étonnamment élevée.

Voilà un calcul : le diamètre moyen d'un filament étant de 7 micromètres (7 millième de millimètre), la circonférence est donc de $2 \times \text{rayon} \times 3,14$ (souvenir d'école !), soit environ 20 microns, c'est-à-dire 0,02 mm. Combien fait la surface d'un filament de 1 m de long ? $0,02 \text{ mm} \times 1000 \text{ mm (1 m)} = 20 \text{ mm}^2$ de surface pour 1 m de long. Pour 3000 km, on arrive alors au résultat de 60 m².

Il est intéressant de se représenter cela : sous un m² d'un sol dans lequel les racines sont bien mycorhizées, il existe un réseau de mycélium qui absorbe l'eau à travers 60 m² de surface mycélienne !



Si nous évaluons la surface également des filaments plus profonds, le nombre sera voisin de 100 m², nombre que l'on retrouve dans plusieurs sources scientifiques. Toutefois, ce n'est pas tant la surface globale qui est intéressante comparativement à celle développée par les poils absorbants. En effet, ces derniers développent également une surface étonnante quand on les additionne. Peu d'études ont proposé des nombre mais il s'agit, pour une seule plante herbacée d'une surface supérieure à celle donnée pour le mycélium (et même allant jusqu'à plusieurs centaines de m²). L'avantage tient en fait à la capacité du mycélium à explorer d'autres zones du sol mais aussi à bien explorer la microporosité et enfin et à exercer une forte attraction sur l'eau, comme nous allons le préciser plus loin.

Une fois qu'elle est absorbée, l'eau est conduite par les hyphes vers la racine.

Ce transport s'effectue de deux manières :

- à l'intérieur des hyphes, dépourvus de cloisons et qui sont donc comme des micro-tubes

- en périphérie des filaments.

Les filaments sont entourés d'un gel de glomaline, molécule hydrophobe. Un film d'eau peut circuler à sa surface. L'eau étant absorbée finalement par les cellules végétales hébergeant le réseau mycélien interne et surtout les arbuscules, cela crée naturellement un appel d'eau et un déplacement continu des films d'eau qui entourent les filaments des réseaux mycéliens externes.

3. La troisième raison expliquant pourquoi les mycéliums améliorent beaucoup la capacité d'absorption de l'eau par la plante : la finesse des filaments.

Les filaments étant très fins, ils peuvent coloniser la microporosité des sols, contrairement aux poils absorbants. Ils peuvent ainsi trouver de l'eau dans des situations de sols secs, quand la macroporosité est pauvre en eau.

Un horizon de sol bien structuré présente une structure constituée de petits agrégats de quelques mm de diamètre. La macroporosité concerne les espaces vides entre les agrégats. La microporosité concerne les micro-espaces vides internes aux agrégats.

(Nous verrons par ailleurs que les filaments mycéliens, en colonisant à la fois la périphérie des agrégats et l'intérieur de ces derniers vont avoir directement une très forte action de stabilisation de la structure des sols et indirectement par la production de glomaline).

4. La succion exercée par le mycélium.

Un autre facteur très important d'efficacité du mycélium pour absorber l'eau est qu'il peut exercer une succion de l'eau du sol beaucoup plus importante que le poil absorbant. Les filaments mycéliens possèdent des vacuoles dont le contenu est très riche en éléments dissouts (notamment des sucres solubles spécifiques des champignons comme le tréhalose et le mannitol). Le mycélium exerce ainsi une pression osmotique dix fois supérieure à celle du poil absorbant. Cette pression osmotique exercée par les filaments mycéliens permet une absorption de l'eau dans un sol pauvre en eau. Grâce à un réseau dense de mycélium, le point de flétrissement est ainsi largement repoussé. (Le point de flétrissement correspond au seuil marqué par une rétention en eau du sol supérieure ou égale à la force de succion).

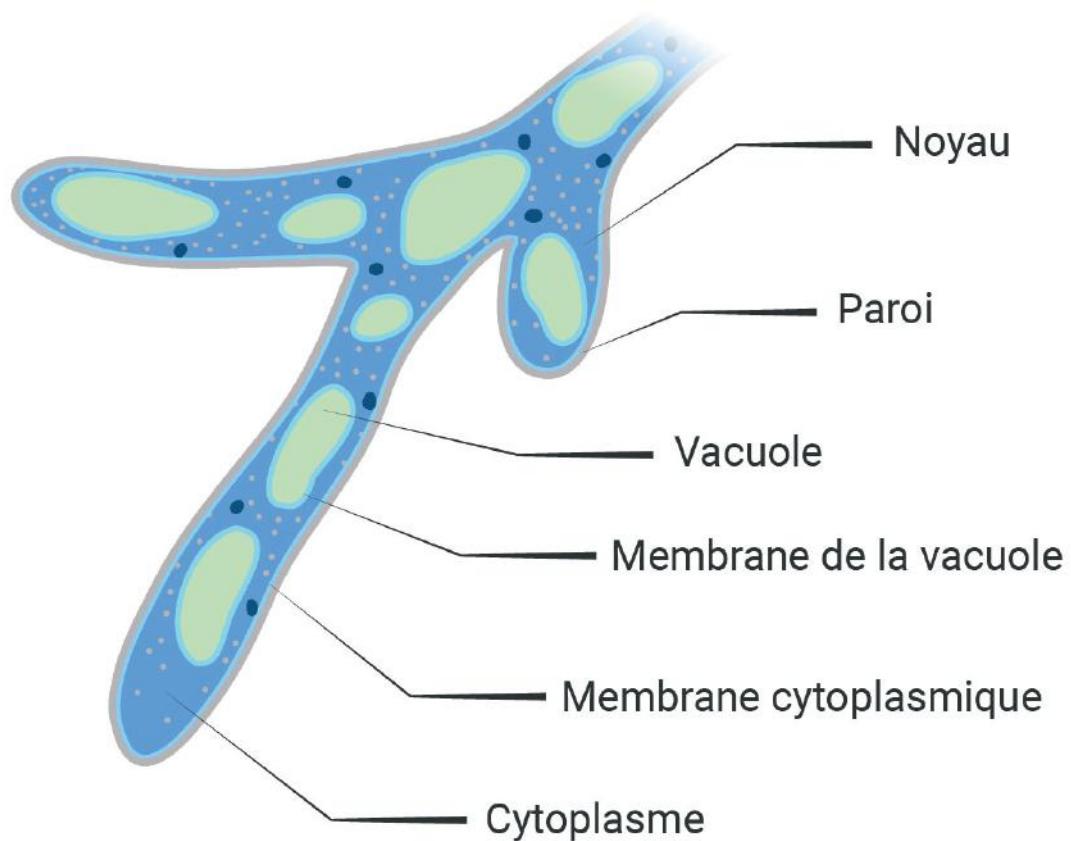


Schéma : représentation d'un fragment de réseau mycélien. Les vacuoles présentes dans les hyphes sont riches en sucres (sucres spécifiques aux champignons : tréhalose, manitol...) grâce à cette richesse en sucres, les filaments exercent une très forte attraction sur l'eau retenue par le sol. La succion exercée par le mycélium est jusqu'à 10 fois supérieure à la succion racinaire. Les champignons mycorhiziens permettent ainsi à la plante d'absorber l'eau dans des sols très secs.

5. Mycorhizes des horizons profonds du sol.

Dans le cas de plantes ayant un enracinement profond, les jeunes racines qui se développent en profondeur sont mycorhizées par des champignons spécialisés, adaptés à coloniser des horizons de sols souvent plus compacts, généralement moins riches en matière organique. En période de sécheresse, les premiers horizons touchés par le dessèchement sont les horizons de surface. Les horizons plus profonds représentent alors une réserve d'eau qui peut se révéler essentielle pour passer le cap de l'épisode de déficit d'eau en surface. Les racines de profondeur sont moins mycorhizées mais les réseaux mycéliens se développant à partir de ces mycorhizes peuvent être performants dans ces conditions de sol pour exercer cette fonction d'absorption de l'eau.

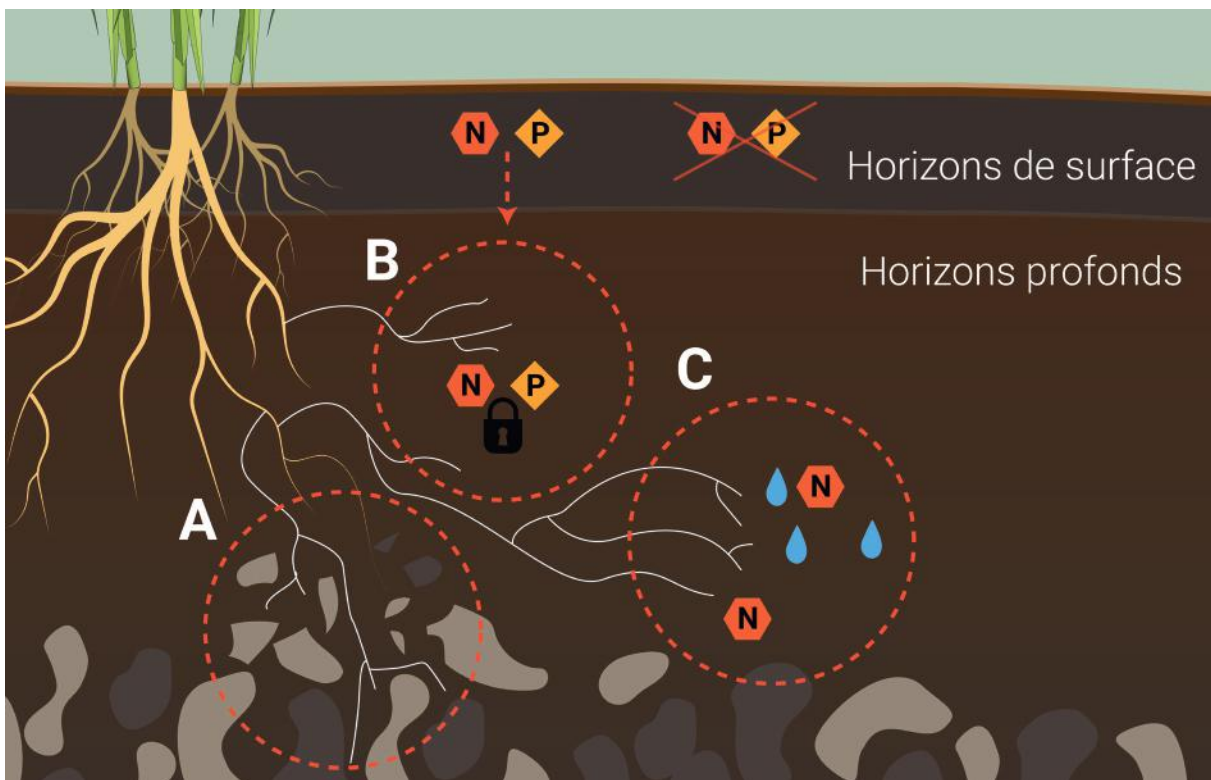


Schéma : Représentation des contributions des Champignons arbusculaires des horizons sous-jacents à la couche arable : (A) Amélioration de la formation du sol ; (B) réduction de la lixiviation des nutriments ; (C) accès aux réserves profondes de nutriments et d'eau, en particulier quand l'accès aux réserves de surface ne sont pas bonnes (sécheresse par exemple). D'après MA Sosa-Hernández [2].

Rappelons ici que la profondeur de l'enracinement d'une plante dépend des caractéristiques de l'appareil racinaire de celle-ci : la plante développe-t-elle un pivot ? Ce pivot développe-t-il des racines secondaires nombreuses en profondeur ?

Mais cela dépend aussi de la structure et de la compacité du sol, qui ne doit pas présenter par exemple une semelle de labour trop prononcée. Dans le cas de la présence d'une semelle de labour, une autre question est alors celle-ci : les racines de cette plante sont-elles assez puissantes pour pénétrer et ainsi décompacter cette semelle de labour ?

Régulation du transport global de l'eau dans la plante et régulation stomatique.

Nous avons donc vu que la circulation de l'eau dans une plante était due à deux moteurs : les mécanismes d'absorption au niveau des racines et les mécanismes de transpiration au niveau des feuilles.

L'abondance des champignons mycorhiziens s'accompagne d'une augmentation globale de la transpiration, d'une amélioration de la conduction racinaire (transport d'eau vers la racine) comme nous venons de le voir ainsi que d'une **régulation stomatique** plus efficace.

La plante doit continuellement adapter l'ouverture de ses stomates à la situation climatique de l'atmosphère mais également de l'atmosphère du sol. On sait que l'application d'un stress hydrique induit dans les racines la synthèse d'**acide abscissique** qui va provoquer la fermeture des stomates et réduire la photosynthèse.

Les CMA collaborent avec la plante à l'émission de ce signal moléculaire et favorisent une réponse mieux adaptée, plus immédiate.

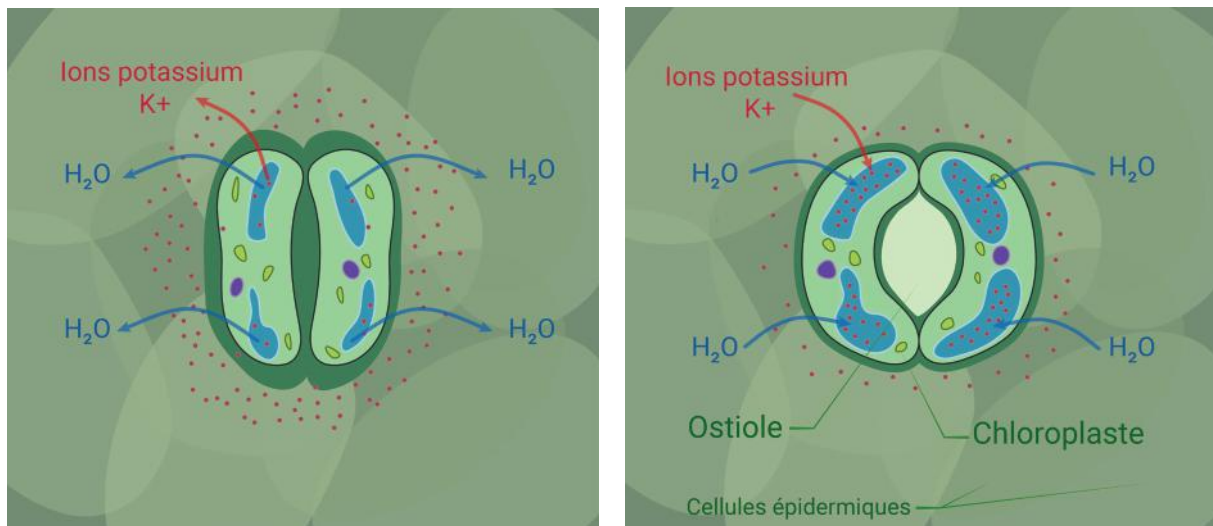


Schéma : La régulation de la fermeture / ouverture des stomates permet à la plante (et aux champignons associés !) de s'adapter à la ressource en eau du sol en même temps qu'à deux autres paramètres : la chaleur du sol qui peut gêner le fonctionnement des racines et la chaleur atmosphérique qui fait augmenter la transpiration. Les mécanismes biochimiques sont en fait complexes. Pour résumer, sous l'action d'un signal « hormonal » végétal appelé acide abscissique, les ions K⁺ (potassium) peuvent sortir ou rentrer dans les cellules stomatiques (puis dans leurs vacuoles en fait). Quand les K⁺ sortent, l'eau sort également pour aller en quelque sorte diluer cette forte concentration en K⁺ des cellules voisines des cellules stomatiques. Le stomate se ferme. Au contraire, quand les ions K⁺ pénètrent les cellules stomatiques, l'eau suit, entraîne ainsi une turgescence (= un gonflement) de ces cellules qui dès lors se déforment en formes de haricots et permettent l'ouverture de l'ostiole.

La présence des CMA favorise également, lors de périodes de stress hydrique, le maintien de la turgescence des cellules foliaires grâce à une augmentation des concentrations en molécules organiques ou ions minéraux. La turgescence d'une cellule végétale correspond au fait que cette cellule est bien « gorgée » d'eau et qu'elle est de fait bien gonflée. Elle exerce alors une pression sur la paroi cellulose. « De proche en proche », si toutes les cellules sont bien remplies d'eau, c'est l'ensemble du tissu végétal qui est turgescence. La turgescence participe beaucoup au « port » de la plante et surtout de ses feuilles qui sont peu lignifiées (contrairement aux tiges). Un port étalé des feuilles est nécessaire pour l'éclairage des chloroplastes et donc pour la photosynthèse.

Cette capacité d'absorption de l'eau va de pair avec la capacité de ces champignons à absorber le phosphore et l'azote principalement mais également tous les autres éléments minéraux nécessaires à la plante comme nous le verrons plus loin.

Du fait qu'une hyphes de champignon a un rayon dix fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface/volume est cent fois plus grand. Il faut donc cent fois moins de matériel biologique pour créer une même surface d'absorption. Il est ainsi beaucoup plus économique pour la plante d'être associée à des champignons.

Contribution des champignons à l'adaptation de la plante au manque d'eau.

La résistance à la sécheresse comprend des mécanismes qui agissent à très court terme, quand par exemple le temps devient chaud au cœur de la journée. Cette résistance s'exprime également lors d'épisodes longs de chaleur et de déficit hydrique. Par ailleurs, certains facteurs vont favoriser une plus grande résilience globale des plantes dans leur environnement.

Adaptation à court terme.

A court terme : les CMA favorisent une réponse immédiate au stress hydrique, à travers plusieurs comportements métaboliques :

- Une augmentation de la conductance stomatique (transformation de l'eau liquide en vapeur d'eau, dans les chambre sous-stomatique)
- Une augmentation de la conduction racinaire
- Un maintien de la turgescence des feuilles lors de périodes de stress hydrique, grâce à un ajustement des pressions osmotiques des vacuoles à la suite d'une augmentation des concentrations en ions organiques et/ou minéraux. Le mécanisme de turgescence est un aspect fondamental du fonctionnement hydrique des plantes.

Sur le plus long terme

Les racines mycorhizées supportent mieux le dessèchement du sol et récupèrent plus rapidement leur turgescence après un apport d'eau.

Un facteur de résilience à considérer est la densité des réseaux mycéliens communs qui associent les plantes d'une même parcelle. Une hypothèse est en effet, que ces réseaux mycéliens puissent permettre des mécanismes de partage des ressources entre les plantes, mécanismes qui peuvent bénéficier à des plantes plus sensibles que d'autres aux déficits hydriques

Enfin, les CMA favorisent une bonne structure des sols et une capacité du sol à stocker de l'eau. Les champignons agissent non pas ici directement sur les plantes mais sur la ressource en eau du sol. Une quantité importante de mycélium garantit une forte production de glomaline, molécule qui favorise la stabilité des agrégats du sol mais également le stockage de grandes quantités d'eau.

Le rôle des CMA dans la fabrication et la stabilité de la structure des sols.

Si nous plaçons une petite motte de terre dans un verre d'eau, soit elle demeure dans sa forme durant un temps qui peut être très long (heures, jours...), soit elle s'effondre sur elle-même. Dans ce deuxième cas, ce phénomène vient d'une destruction des agrégats, les constituants élémentaires se dispersant.. Le complexe argilo-humique se détruit, se déstabilise et devient inopérant pour -assurer la cohésion des particules du sol. On peut améliorer cette cohésion de diverses manières, par exemple en augmentant la quantité de matières organiques ou la teneur en calcium dans le sol. Mais on peut aussi utiliser les facultés remarquables des CMA.

En effet, Aujourd'hui on sait que le rôle des CMA est très important pour stabiliser les agrégats, pour deux raisons complémentaires et d'ailleurs indissociables :

a) Les filaments mycéliens très abondants et très fins des CMA imprègnent l'intérieur et le pourtour des agrégats. Les hyphes sont collants et hydrophobes. Les filaments des champignons mycorhiziens à arbuscules sont considérés comme des agrégateurs primaires du sol et il existe une corrélation positive entre les hyphes des champignons mycorhiziens à arbuscules et la stabilité des agrégats dans les systèmes naturels.

b) Les CMA produisent une molécule, la glomaline, qui se révèle comme étant être très importante pour la stabilité des sols et, nous le verrons plus loin, pour la fixation du carbone.

La fabrication de glomaline par les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires

Sara White a découvert en 1996 la glomaline, une molécule produite en grande quantité par les seuls champignons mycorhiziens arbusculaires [3].

Cette matière est constituée d'un amas de petites glycoprotéines (des protéines associées à des sucres, le glucose surtout). Elle apparaît comme étant le produit organique en grande partie responsable de la formation et de la stabilité des petits agrégats sphériques du sol (de 1 à 2 mm de diamètre) qui constituent la microstructure du sol.

Ces micro-agrégats étaient jusqu'aux années récentes et encore aujourd'hui considérés comme constitués de matière organique, d'argile (le complexe argilo-humique), de limons et de sables. Mais c'est bien la très grande quantité de glomaline produite par les Champignons arbusculaires qui fait essentiellement le liant de ces éléments. La photo suivante illustre cette importance de la glomaline dans un petit agrégat de sol de 1 à 2 mm.

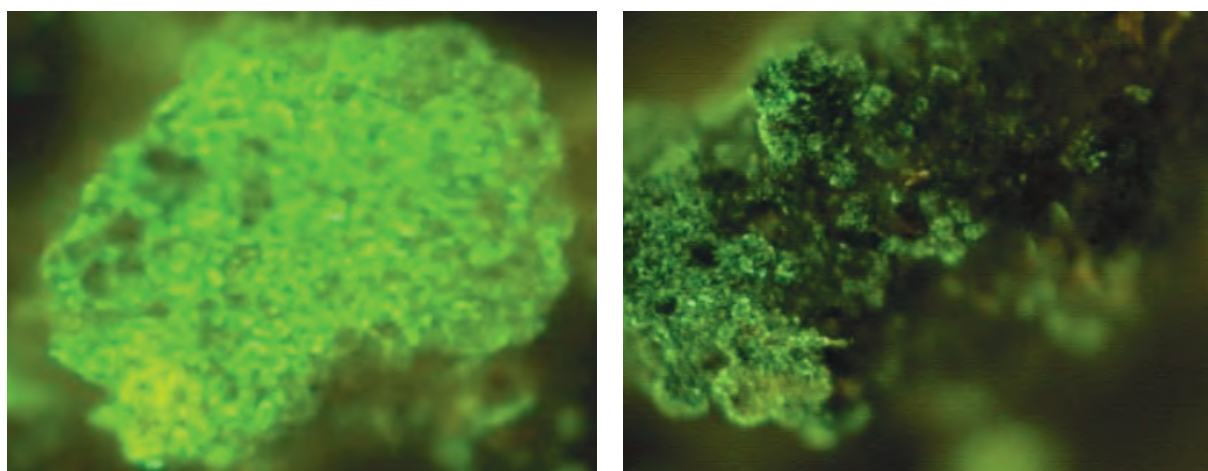


PHOTO : agrégats de sol imprégné de glomaline - La glomaline (en vert) contribue à la formation d'agrégats d'un ou deux millimètres en les recouvrants intégralement d'une pellicule stable. La glomaline, est révélée par un colorant vert. **Photos de Kristine Nichols, équipe de Sarah White.**

Pourquoi cette découverte considérable a-t-elle été faite seulement à cette époque assez récente ?

Jusqu' alors maintenant, les techniques d'analyses en laboratoire ne permettaient pas de distinguer les molécules de glomaline des autres molécules carbonées contenues dans le sol. On en ignorait donc l'existence, en attribuant par conséquent ses propriétés remarquables à d'autres composés carbonés du sol jusqu'alors mieux connus, par exemple les acides humiques. Elle pèse, selon les sols, de 2 à 24 fois le poids des acides humiques. Sarah White et son équipe, multipliant les études ont montré qu'elle contenait **30 % du carbone des sols**. (Le sujet du stockage du carbone est un sujet à part entière aujourd'hui et cette contribution de la glomaline est une donnée capitale pour des projets

concernant ce thème environnemental essentiel).

La glomaline entraîne ainsi un réexamen complet de la composition de la matière organique du sol. Elle est de plus en plus prise en compte dans les études sur le stockage du carbone et la qualité des sols.

Quelle est la durée de vie de la glomaline ?

Une autre équipe a récemment utilisé la datation au carbone pour estimer que la glomaline dure de 7 à 42 ans dans le sol, selon les conditions climatiques (température, humidité).

Cette durée de vie peut toutefois être raccourcie selon les conditions de l'environnement ; ainsi, en forêt tropicale du Costa Rica, des niveaux de glomaline plus bas ont été mesurés dans le sol, probablement du fait de conditions plus agressives pour son maintien, comme par exemple une plus forte chaleur dans le sol associée à des niveaux d'humidité plus élevés, ou encore la présence de consommateurs de mycélium.

Qui produit la glomaline ?

Les filaments mycéliens fabriquent la glomaline. Cette substance imprègne les hyphes et le sol autour des hyphes. Les champignons mycorhiziens arbusculaires semblent être les seuls producteurs de glomaline. La photo suivante de Sarah White illustre bien cette production par le mycélium.

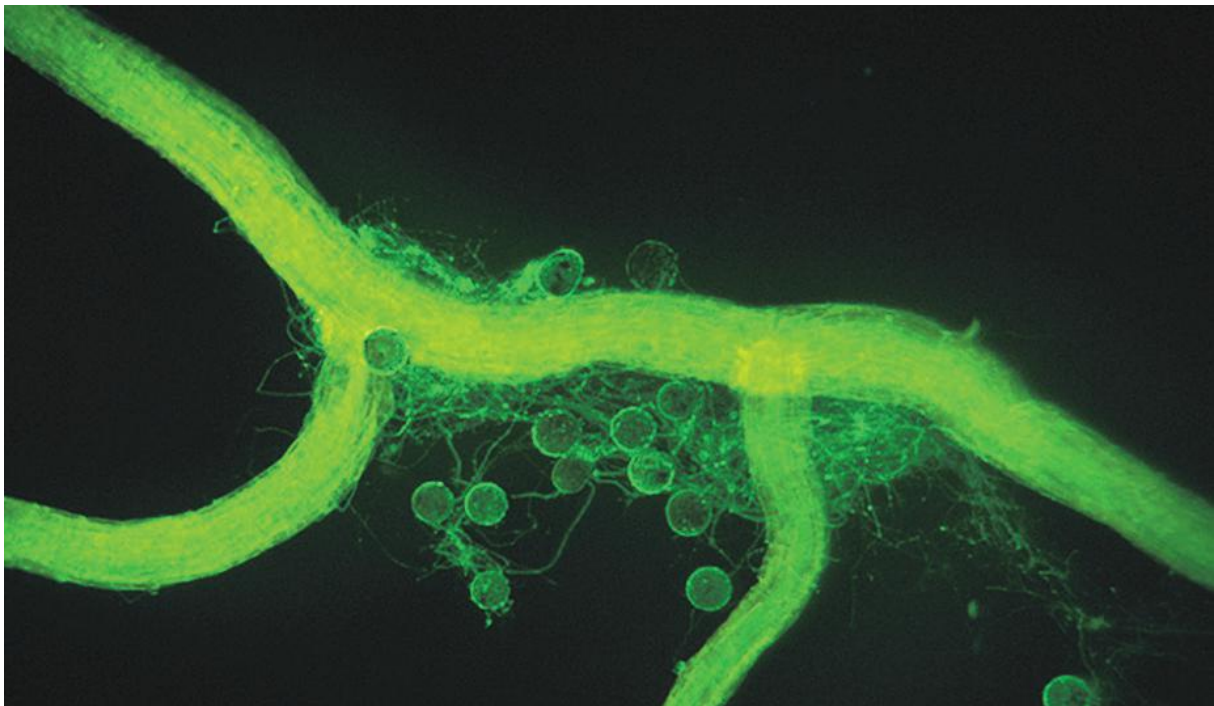


Photo : Vue microscopique d'un champignon mycorhizien à arbuscules se développant sur une racine de maïs. Les corps ronds sont des spores, et les filaments filiformes sont des hyphes. La substance qui les recouvre est la glomaline, révélée par un colorant vert marqué par un anticorps contre la glomaline. Photo Sarah White.

Comment les CMA fabriquent le sol fertile, à structure fine et stable.

Une structure formée de petits agrégats sphériques est fondamentale pour favoriser une croissance facile du système racinaire d'une part et des hyphes mycéliens d'autre part. Bien que certaines racines plus grosses puissent progresser dans des couches de sol compactées, les racines fines, spécialisées dans la nutrition, c'est-à-dire dans l'absorption de l'eau et des minéraux ont un diamètre de l'ordre de 0,1 à 0,3 mm par exemple. (Le maïs par exemple a des extrémités de racines fines spécialisées dans la nutrition de 0,15 mm et des extrémités de racines puissantes allant jusqu'à 2 mm de diamètre).

Pour pouvoir progresser aisément, les racines les plus fines doivent idéalement explorer la porosité créée au sein de cette structure faite de petits agrégats. Elles vont pouvoir progresser en rencontrant peu d'obstacles physiques.

Au fur et à mesure de la croissance du système racinaire, les champignons suivent la progression des extrémités racinaires en colonisant successivement les régions les plus jeunes.

Lorsque les hyphes situées plus haut sur les racines cessent de transporter l'eau et les nutriments, leur glomaline protectrice se détache dans le sol. Là, elle se fixe aux particules de minéraux (sable, limon et argile) et de matière organique, formant ainsi ces agrégats.

Du fait de la stabilité dans le temps de la glomaline (7 à 42 ans), la structure formée est elle-même très stable et résistante aux actions de l'eau et plus globalement aux mécanismes de dégradation du sol. Cette structure idéale est solide mais suffisamment poreuse pour faciliter le passage des racines fines mais également de l'air et de l'eau. Cette structure retient beaucoup d'eau dans la microporosité qui la caractérise. Elle est également un milieu de vie idéal pour la microflore du sol (bactéries et champignons), car elle crée d'une part une aération satisfaisante du sol et d'autre part elle enrichit la solution du sol par des exsudats racinaires et fongiques.

La glomaline : fiche d'identité

Propriétés

Fabriquée seulement par les champignons mycorhiziens arbusculaires; se trouve dans tous les sols; produite en grande quantité; extrêmement stable et résistante; insoluble dans l'eau.

Fonctions

Protection des hyphes contre la perte de nutriments; accolement des hyphes pour favoriser leur prospection du sol à grande distance de la radicelle; collage durable des constituants des petits agrégats et agrégation de l'ensemble des micro-agrégats ainsi produits; protection contre l'érosion; amélioration de la rétention d'eau; stockage durable du carbone dans les sols.

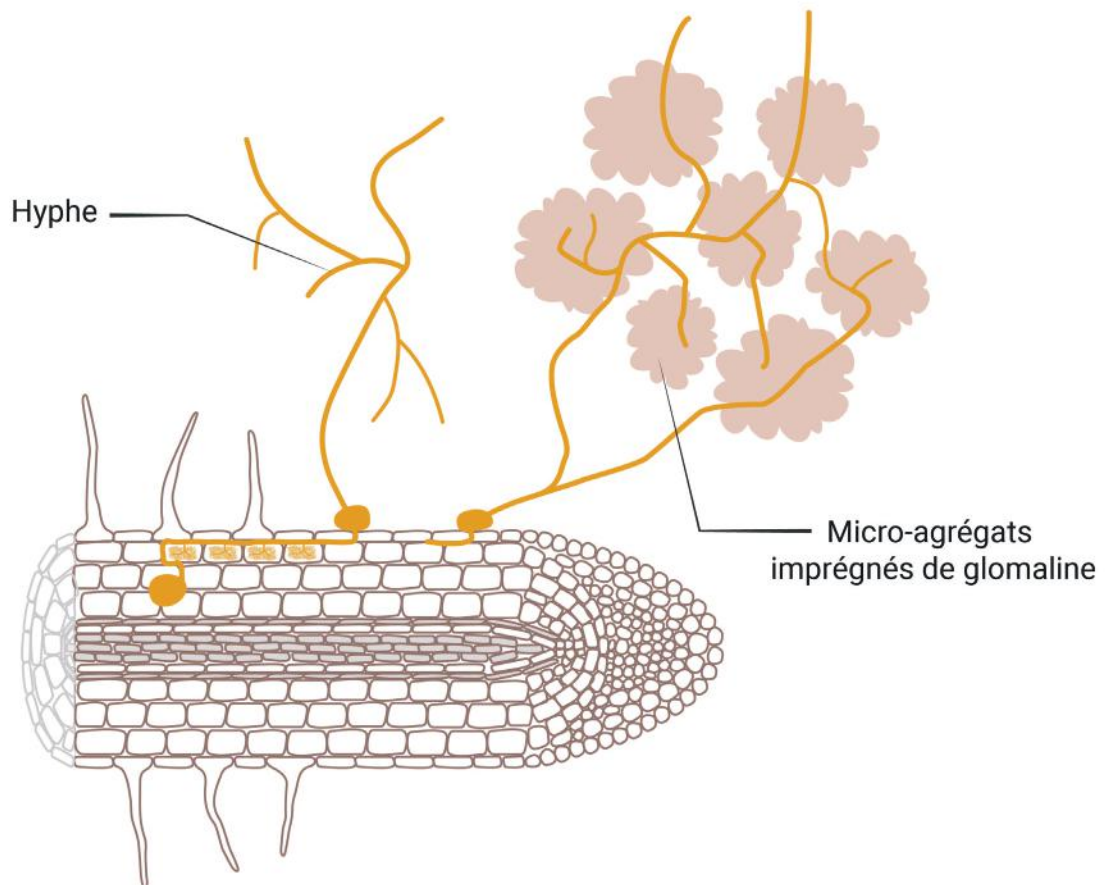


Schéma : action des CMA dans la fabrication de la structure fine des sols.

Les champignons arbusculaires participent de deux façons à la création des agrégats qui caractérisent la structure des sols. Les hyphes forment un réseau qui construit une trame dans les sols. Autour de cette trame, la production de glomaline entraîne une microagrégation des constituant fins (mélange argile et matières organiques) et plus grossiers (limons, sables) du sol par imprégnation. Les mécanismes intimes de cette microagrégation, fondamentale pour les sols, restent à être compris dans les détails. Cette microagrégation se traduit donc par la création des microagrégats de 1 à 3 mm de diamètre. Dans un deuxième temps, la glomaline favorise l'agrégation entre eux des microagrégat, stabilisant ainsi des structures nettement plus imposantes.

Comment protéger la glomaline ou augmenter sa quantité dans le sol ?

L'équipe de Sarah White a comparé les teneurs en glomaline dans les sols agricoles en fonction du travail effectué et des plantes qui sont cultivées.

Les niveaux sont maintenus ou augmentés par des pratiques agricoles de type semis direct, cultures de couverture, réduction des apports de phosphore et la réduction des espèces végétales dont les racines ne contiennent pas de champignons mycorhiziens à arbuscules. Il s'agit notamment des membres de la famille des Brassicaceae, comme le chou, le chou-fleur, la moutarde... Il est donc conseillé pour ces cultures de les faire tourner en rotation avec d'autres cultures de plantes bien mycorhizées (légumineuses en particulier).

Dans une étude de 4 ans menée au centre de recherche agricole Henry A. Wallace Beltsville (Maryland), Wright a constaté que les niveaux de glomaline augmentaient chaque année après la mise en place des pratiques de semis direct : la glomaline est passée de 1,3 milligramme par gramme de sol (mg/g) à l'issue de la première année à 1,7 mg/g après la troisième année. Un champ voisin qui était soumis pour sa part à des pratiques de labour chaque année ne contenait que 0,7 mg/g. En comparaison, le sol sous une bande tampon d'herbe mise en place depuis 15 ans contenait 2,7 mg/g. Ces comparaisons illustrent bien l'effet des pratiques agricoles et des perturbations qu'elles peuvent introduire sur les quantités de glomaline qui sont produites.

Le questionnement sur la glomaline dans les sols tropicaux.

Les résultats apparaissent contradictoires selon les zones étudiées. Wright a trouvé des niveaux de glomaline très élevés dans les sols tropicaux hawaïens : plus de 100 mg/g. La raison pour laquelle ces sols tropicaux d'Hawaï sont différents des autres sols tropicaux étudiés (et dans lesquels la glomaline est à des niveaux plus faible car elle semble se décomposer plus vite à la chaleur et à l'humidité) n'est pas encore comprise. Une première hypothèse est une protection grâce à des niveaux élevés de fer. Une deuxième est l'absence supposée d'un organisme du sol qui ailleurs décomposerait la glomaline [3].

Rappel des mécanismes de la nutrition minérale et azotée de la plante.

La nutrition minérale (azote, oligo-éléments, potassium, etc.) est intimement liée à la nutrition en eau puisque c'est bien le transport d'eau depuis le sol vers les feuilles et les parties terminales de la plante qui conduit dans le même mouvement les minéraux, sous formes d'ions dissous dans l'eau du sol puis d'ions dissous dans l'eau de la sève brute.

Avant d'aller plus loin sur ce mécanisme de stockage des minéraux et de l'azote, rappelons quelques notions simples concernant le sol, milieu de vie des racines des plantes mais aussi des champignons mycorhiziens et d'autres formes de microorganismes également très importants dans la nutrition des plantes.

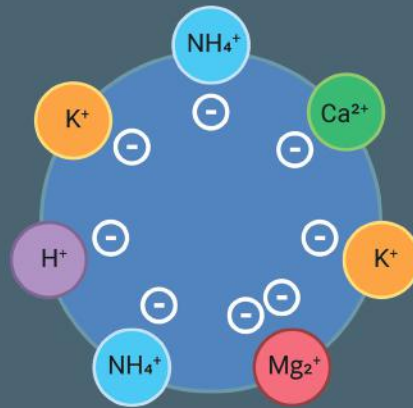
Les sols se forment au détriment des roches par dégradation et altération de celles-ci en particules de plus en plus fines. La formation des argiles est souvent le terme de cette altération. Dans le même temps, La matière organique qui a été créée à la fois au-dessus des sols et dans les sols par les organismes vivants et particulièrement les plantes est incorporée dans les couches du sol après la mort de ces organismes. Cette incorporation nécessite une décomposition complète ou non : lorsque la décomposition est complète, la matière organique se transforme en CO₂, eau, ions minéraux et azotés, lorsqu'elle est partielle, elle se recombine en nouvelles molécules complexes qui correspondent aux acides humiques.

Ces deux produits de l'altération, les argiles et les matières organiques, sont finalement mélangés intimement, notamment à travers l'action d'organismes vivants, qui peuvent pour certains les ingérer et les mélanger, les brasser, via leur transit intestinal. Le rôle des lombrics est ici essentiel.

A côté de ce rôle fondamental dans la formation du sol, associé également à l'action de la glomaline comme nous l'avons vu précédemment, le complexe-argilo humique a donc également une fonction de stockage de certains nutriments minéraux, dont des molécules azotées comme l'ammonium, ou des cations comme le potassium, le calcium etc. Le mécanisme de ce stockage est lié aux charges négatives qui imprègnent les faces des argiles et du complexe argilo-humide : ces charges attirent et retiennent par liaison électrostatique les cations de la solution du sol.

Ce n'est bien entendu pas le seul « garde-manger » du sol et les racines des plantes peuvent aussi s'alimenter directement via la dégradation des particules minérales : elles mettent alors en œuvre des processus très agressifs qui peuvent détruire progressivement les édifices minéraux et libérer ainsi dans la solution du sol des éléments tels que le potassium, le calcium, le magnésium, des oligoéléments etc., qui pourront être absorbés. Certains processus permettent aussi à la plante de s'alimenter via la dégradation directe de molécules organiques contenant du phosphore ou de l'azote. La mise en œuvre de ces processus et leur intensité dépendent des espèces végétales et de leurs associés mycorhiziens.

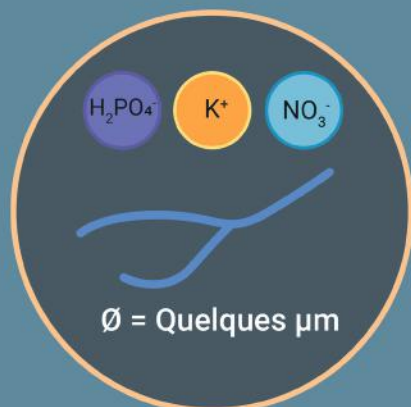
COMPLEXE ARGILO-HUMIQUE



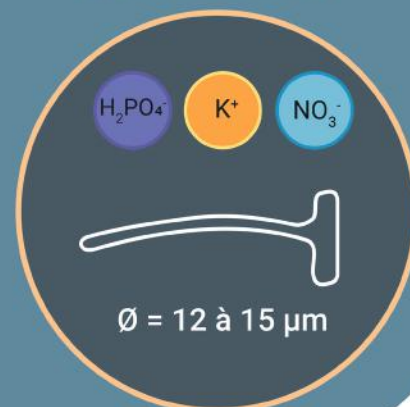
SOLUTION DU SOL



HYPHE



POIL ABSORBANT



Le phosphore assimilable directement par la plante l'est sous la forme d'ions orthophosphates H_2PO_4^- et $\text{H}_3\text{PO}_4^{2-}$. Or, ces ions sont très peu mobiles dans le sol et dans la solution du sol, notamment car ils ont tendance à engager de préférence des liaisons chimiques très solides avec d'autres atomes comme le calcium, le fer ou l'aluminium, selon les conditions chimiques de la solution du sol, devenant ainsi très difficilement solubles, donc peu accessibles aux racines des plantes : ils précipitent et se retrouvent alors dans le sol sous des formes très stables et difficilement biodisponibles. La racine doit donc développer des stratégies spécifiques pour s'en rapprocher au plus près, les absorber et éventuellement en augmenter indirectement la concentration dans la solution du sol. Certaines racines mycorhizées ont par exemple développé des stratégies très efficaces de dégradation de ces liaisons entre le phosphore, le calcium ou le fer ou encore l'aluminium. Mais plus simplement, nous devinons ici l'un des avantages importants des hyphes, qui vont pouvoir venir plus efficacement au contact de ces ions en explorant par exemple un volume de sol plus important que les racines seules.

Au contraire des ions orthophosphates, les cations utiles à la plante comme Ca^{2+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} , etc. circulent beaucoup mieux avec l'eau du sol. Ils seront donc plus facilement au contact des racines.

Concernant l'azote, la forme principale absorbée par la plante est l'anion NO_3^- . Cet anion n'est pas fixé par le complexe argilo-humique, contrairement à l'ammonium. Les ions NO_3^- non absorbés par les racines (ni par des microorganismes du sol) peuvent en conséquence être entraînés par l'eau qui traverse le sol et peuvent donc migrer vers d'autres compartiments de l'écosystème, dont les rivières, les mers etc.

La plante absorbe les minéraux sous forme d'ions.

Quand la plante absorbe les minéraux et l'azote contenus dans le sol, elle les absorbe sous formes d'ions, qui sont dissous dans la **solution du sol**. Certains ions nous sont bien connus : si nous mettons du sel de cuisine dans l'eau, le chlorure de sodium, NaCl, se dissout en Na^+ et Cl^- . Cela signifie que Na^+ présente un déficit d'un électron et est donc chargé positivement tandis que Cl^- présente un électron en plus et est donc chargé négativement. De la même façon, l'eau présente dans le sol contient des ions minéraux, dont des ions azotés, en solution. C'est pourquoi l'eau imprégnant les agrégats de terre est appelée la solution du sol, car c'est ce milieu qui contient les ions et qui constitue le volume dans lequel la racine va s'alimenter en priorité.

Ces ions proviennent de plusieurs sources principales possibles :

1) La dissolution des minéraux naturellement présents dans les sols.

2) La dégradation de la matière organique morte. Quand une feuille par exemple meurt et tombe au sol, elle va être dégradée par une chaîne d'organismes vivants : , insectes, champignons, bactéries... Les constituants moléculaires de cette feuille (cellulose, protéines, lipides...) vont être pour une partie recyclés dans les cellules des organismes qui dégradent ces feuilles et pour une part vont retourner au sol sous forme finale d'ions. Ainsi, quand les plantes poussent, elles prélèvent les nutriments dont elles ont besoin dans le sol et par conséquent elles l'appauvrissent. Inversement, lorsque les plantes meurent, la matière organique subit un processus de décomposition et de minéralisation permettant aux nutriments de retourner au sol et d'être à nouveau disponibles. Il s'agit donc d'un processus de recyclage des nutriments, ou cycle des nutriments

3) Les apports d'engrais chimiques dans les sols agricoles, sous formes de sels comme le nitrate de potassium (KNO_3 se dissout en donnant les ions NO_3^- et K^+), d'engrais phosphatés tels que le « superphosphate », de formule $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, qui se dissout en donnant les ions Ca^{2+} et H_2PO_4^-

Dans le cas d'un sol non cultivé, la richesse en ions est maintenue par les deux premiers processus décrits : la dissolution des minéraux et le recyclage de la matière organique.

Dans le cas d'un sol cultivé, si beaucoup de produits agricoles sont exportés hors du champ, ils emmènent avec eux chaque année beaucoup de nutriments qui ne retourneront pas au sol. Il est dans ce cas nécessaire de raisonner la façon de compenser ces pertes.

Nous verrons que les champignons mycorhiziens ont un grand rôle à jouer dans des formes d'agriculture qui visent à diminuer ou éviter l'usage des engrais chimiques.

Rappel sur le mécanisme de fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries vivant en symbiose avec les plantes de la famille des Fabacées (Légumineuses).

Les Fabacées (ou légumineuses) sont des plantes particulièrement intéressantes en agriculture mais également d'une manière générale dans le monde du vivant. En effet, elles ont cette particularité de vivre en symbiose avec deux types d'organismes : d'une part les champignons qui sont au centre de cet ouvrage mais également avec des bactéries extraordinaires. Extraordinaires en effet car elles ont la faculté de transformer l'azote gazeux, l'azote de notre atmosphère (N_2) en azote sous une forme assimilables par la plante (NH_3). Ces bactéries appartiennent au genre *Rhizobium*. Cette opération peut sembler anodine si on oublie de considérer que très peu d'organismes vivants savent faire cette transformation. Il y a des cyanobactéries fixatrices d'azotes dans les océans. Sur les terres émergées, quelques bactéries vivent libres dans le sol et quelques bactéries symbiotiques. Ajoutons, avant d'entrer dans quelques détails, que N_2 ne manque pas dans l'atmosphère puisque ce gaz le constitue pour 78 %.

Ce qui est remarquable, c'est que les quelques organismes unicellulaires capables de fixer N_2 étaient les seules « portes d'entrée » de l'azote atmosphérique dans le monde vivant, avant que l'homme n'invente le procédé industriel équivalent pour fabriquer des engrais azotés. L'azote est en effet un élément très important au cœur des molécules organiques, notamment des protéines (constitués des acides aminés, petites molécules porteuses de la fonction acide $COOH$ et de la fonction amine NH_2), de l'ADN et de l'ARN (molécules constituées de successions de petites molécules azotées).

(La fixation de N_2 par les bactéries symbiotiques est la plus importante quantitativement. Les bactéries et cyanobactéries non symbiotiques concourent pour environ 25% du total de l'azote fixé par le monde du vivant).

La fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries vivant en symbiose avec les fabacées.

Les fabacées présentent sur leurs systèmes racinaires des nodosités. Ces nodosités se forment sous l'action de bactéries symbiotiques fixatrices d'azote atmosphérique. Dans les nodosités, les bactéries symbiotiques sont capables, grâce à leur synthèse de l'enzyme nitrogénase, de convertir l'azote atmosphérique (N_2) en ammoniac (NH_3) assimilable par la plante hôte alors que séparément ces organismes ne peuvent pas utiliser l'azote présent dans l'air. L'ammoniac peut alors être utilisé pour produire des acides aminés (utilisés pour la synthèse de protéines), nucléotides (utilisées pour la synthèse d'ADN et ARN) et autres composés cellulaires essentiels à la plante.

En échange de l'azote fixé par les bactéries, la plante colonisée fournit du malate provenant de sa photosynthèse, comme source de carbone qui servira au métabolisme du diazote en ammoniac.

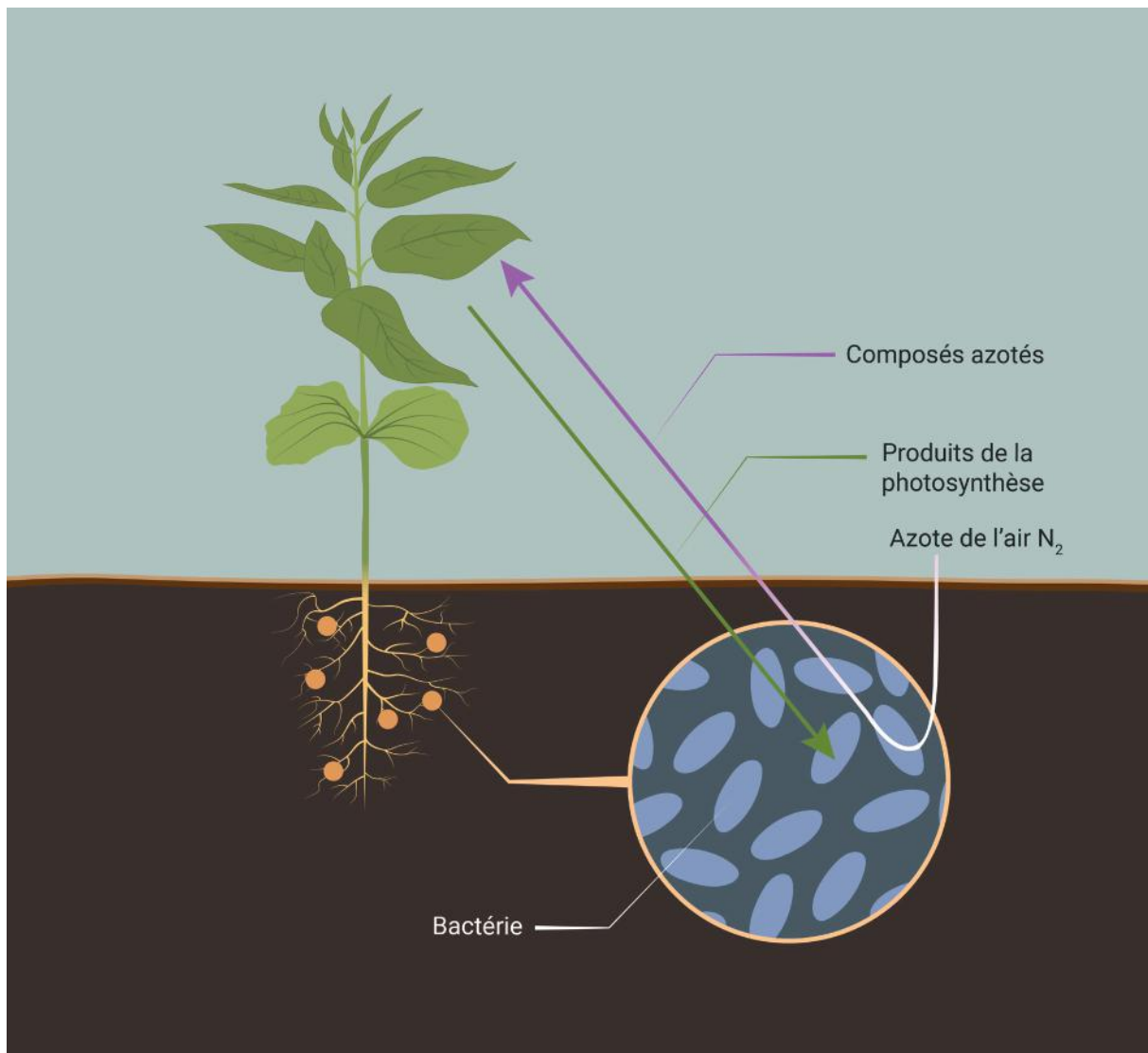


Schéma : en synthèse, les bactéries (du genre *Rhizobium*) fournissent à leur plante-hôte des composés azotés et la plante nourrit en échange les bactéries avec des produits de sa photosynthèse.

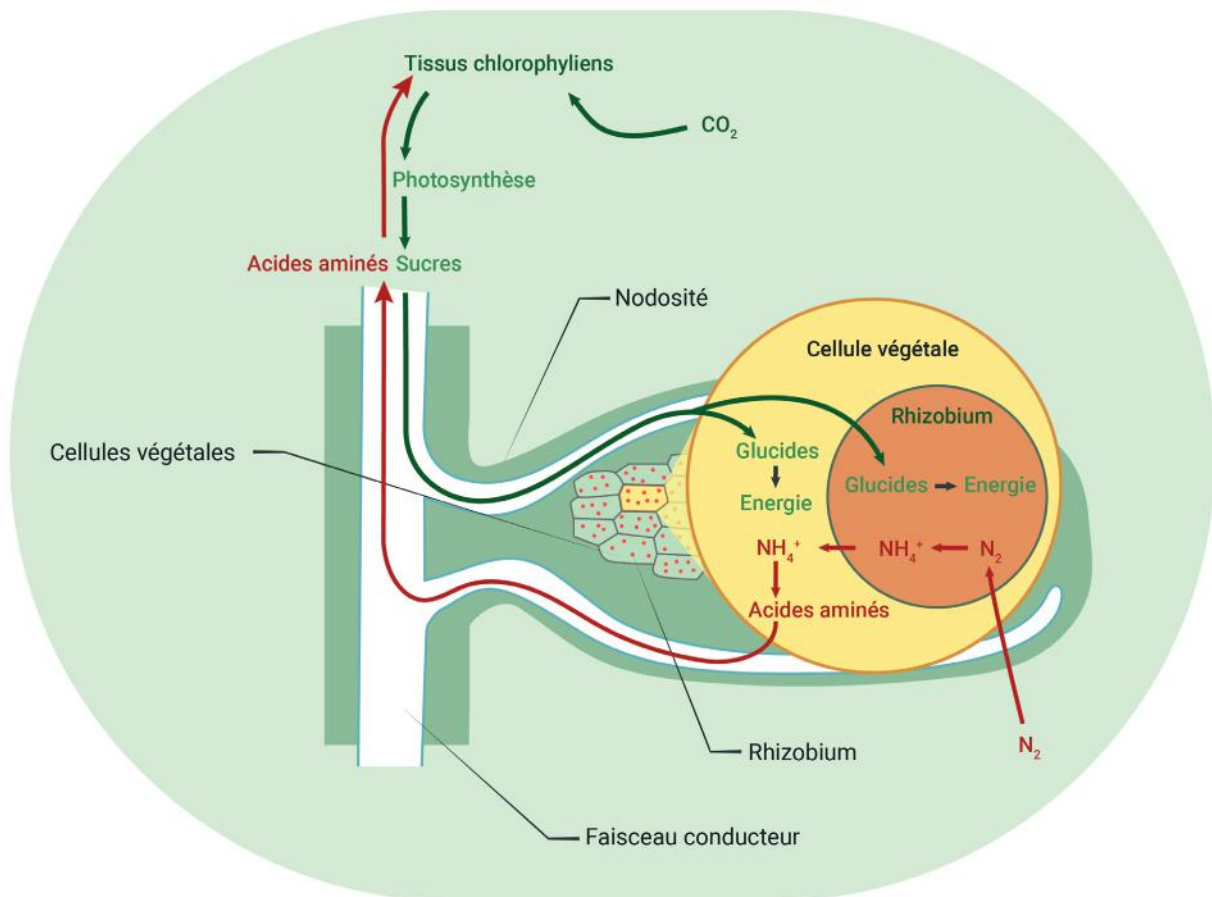


Schéma : plus en détails, les glucides fournis par la plante sont une source nutritive pour les bactéries mais également une source d'énergie pour la conversion de N₂ en l'ion ammonium NH₄⁺, ion nécessaire à la synthèse d'acides aminés. Une partie des ions NH₄⁺ sont libérés dans le sol au profit de la microflore du sol et au profit également des plantes situées à proximité, soit indirectement via le sol, soit directement via un réseau d'hyphes reliant la plante fixatrice d'azote à une plante qui ne l'est pas (cf. le texte).

La fixation biologique de N₂ par les fabacées peut produire annuellement jusqu'à 300 kg d'azote environ à l'hectare, qui se retrouvent en partie dans les récoltes exportées (protéines des graines et fourrages par exemples), qui sont en partie excrétés dans le sol, en partie transmis aux plantes voisines via un Réseau Mycélien Commun et en partie stockés dans les organes de plantes restés au champ et qui seront rapportés au sol, en mulch ou en engrais vert enfoui par un travail du sol.

Au niveau mondial, on estime à 100 millions de tonnes par an la masse d'azote ainsi fixée, soit le même ordre de grandeur que la production d'azote de l'industrie chimique. Ce résultat d'estimation peut être interprété de deux façons : soit nous en concluons que nous ne pourrions pas nous passer d'engrais azotés car il manquerait alors la moitié de l'azote nécessaire pour nourrir la population mondiale, soit nous en concluons que si nous étions capable d'optimiser la fixation de l'azote, en augmentant la part des légumineuses dans nos surfaces cultivées, nous pourrions nous passer des engrais azotés, très coûteux en énergie fossile, pour les produire et pour les transporter.

Les fabacées et la symbiose avec les Champignons arbusculaires.

Les fabacées ont une forte aptitude à s'associer aux CMA. On dit que les fabacées sont très mycotrophes. Ce mot vient bien sûr de champignon ("myco") et de se nourrir ("trophe"). Autrement dit, les champignons leur sont très nécessaires. La symbiose avec les CMA permet en effet aux fabacées d'assurer leur approvisionnement en phosphore grâce à l'activité des hyphes qui sont capables de solubiliser des formes de phosphore dites insolubles dans les sols. Les fabacées ont des besoins plus importants en phosphore comparativement aux autres plantes. En effet, la fixation d'azote demande des apports importants en cet élément.

Nous verrons que de nombreux arbres d'ombrages pour le caféier et le cacaoyer sont des fabacées et sont ainsi des sources à la fois d'azote et de phosphore pour ces deux arbres nourriciers.



Photos : 3 photos de la Crotalaire, une fabacée utilisée en couverture du sol entre les rangs de plantes cultivées (exemple de la Canne à sucre). Grâce aux nodosités bien apparentes sur la photo du bas, la Crotalaire apporte de l'azote au sol par ses exsudats racinaires, par minéralisation de la plante quand elle est détruite mais également via les réseaux mycéliens qui la relient à la Canne à sucre. La Crotalaire apporte également du phosphore à la Canne via les CMA.

Solubilisation du phosphore et transport des composés phosphatés du sol à la plante hôte.

Quelle que soit la teneur totale en phosphate (P) dans le sol, seule une très faible proportion est directement assimilable par les racines. Nous avons vu que le phosphore est fixé ou rétrogradé et devient indisponible. Ce phénomène, couplé à une absorption rapide des ions phosphates par les racines, crée une zone d'appauvrissement à proximité immédiate (2 mm) de la racine. Les plantes ont ainsi dû développer diverses stratégies pour augmenter leur accès au phosphore et l'une d'entre elles, comme pour l'azote, est l'association symbiotique avec les CMA.

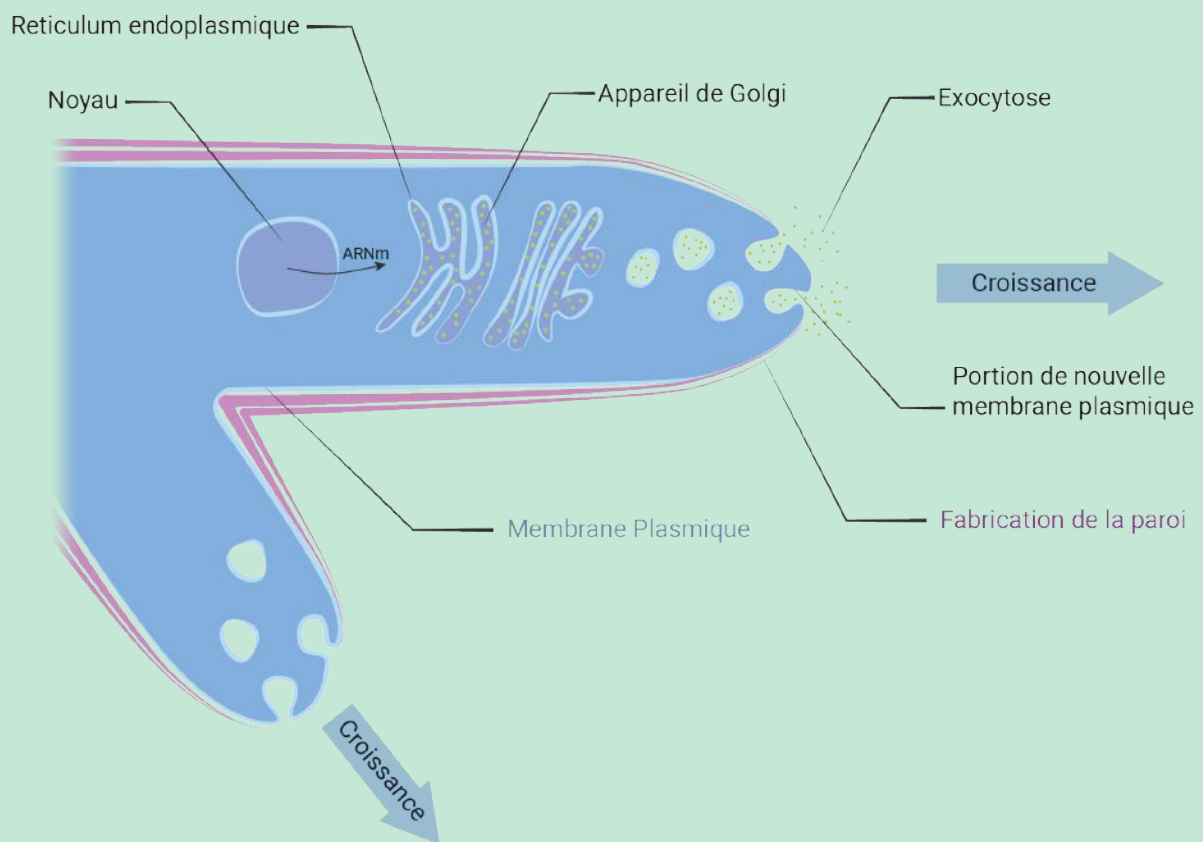
Quand la mycorhization avec les CMA est bien installée, l'absorption du phosphore via la voie mycorhizienne devient dominante sur la voie directe (par les poils absorbants) et peut même représenter jusqu' à 100 % de l'absorption totale de P par la plante.

Les CMA ont les enzymes nécessaires pour solubiliser dans le sol les formes dites insolubles du phosphore (« insolubles » pour les plantes seules et selon les normes établies dans le cadre des analyses de terre). Parmi ces enzymes, il y a des phosphatases qui peuvent dégrader les formes organiques du phosphore du sol. Ces enzymes qui agissent à l'extérieur de la cellule fongique sont excrétées par le champignon en avant de son front de croissance.

Des bactéries sont associées à cette action des CMA. La présence de **Bactéries Solubilisant les Phosphates de roche (BSP)** dans les sols est connue. Mais, pour exercer leur activité, ces bactéries sont étroitement associées aux mycéliums des champignons mycorhiziens arbusculaires, bénéficiant ainsi des exsudats mycéliens riches en molécules carbonées obtenues à partir de leur plante-hôte (il est intéressant de remarquer que les produits de la photosynthèse des plantes alimentent finalement une chaîne d'organismes dans le sol : les CMA, puis les bactéries et les champignons saprotrophes). Les interactions entre hyphes et bactéries sont très étroites. Les bactéries vivent en effet dans la mycorhizosphère mais également directement au contact des hyphes ou tout au moins sur le gel de glomaline couvrant les hyphes, comme nous l'avons vu précédemment à propos de cette molécule très importante. Il a ainsi été observé que des bactéries particulièrement efficaces pour dissoudre l'apatite par production d'acides organiques formaient des biofilms autour du mycélium [4].

Excrétion des exo-enzymes par le champignon et croissance du mycélium.

Les enzymes sont des protéines synthétisées bien sûr à l'intérieur des cellules fongiques selon le processus connu de la synthèse des protéines à partir d'une information génétique et via un ARNm messager. Les protéines enzymatiques qui sont synthétisées et destinées à agir à l'extérieur de la cellule sont prises en charge finalement par des vésicules de golgi. Celles-ci vont intégrer leurs membranes à la membrane cellulaire. Cela conduit simultanément à un double processus : l'excrétion des exo-enzymes et l'allongement de l'hyphé fongique. En effet, cette addition de membrane nouvelle à la membrane initiale de la cellule fongique cellulaire va mécaniquement entraîner cet allongement. Parallèlement une nouvelle section de paroi fongique sera synthétisée de même qu'un matériel cellulaire complémentaire.



Une fois absorbé, le phosphore est rapidement stocké dans les vacuoles fongiques sous forme de **polyphosphates**, ou incorporé aux phospholipides (constituants des membranes cellulaires) et aux acides nucléiques (ADN). Les dosages réalisés dans les différents compartiments fongiques suggèrent que le transport à longue distance de phosphore se fait préférentiellement sous forme de polyphosphates qui, une fois acheminés dans les hyphes intraracinaires, sont hydrolysés en ions phosphates avant d'être libérés dans l'espace interstitiel entre paroi fongique de l'arbuscule et la membrane cellulaire de la racine, via un mécanisme encore inconnu.

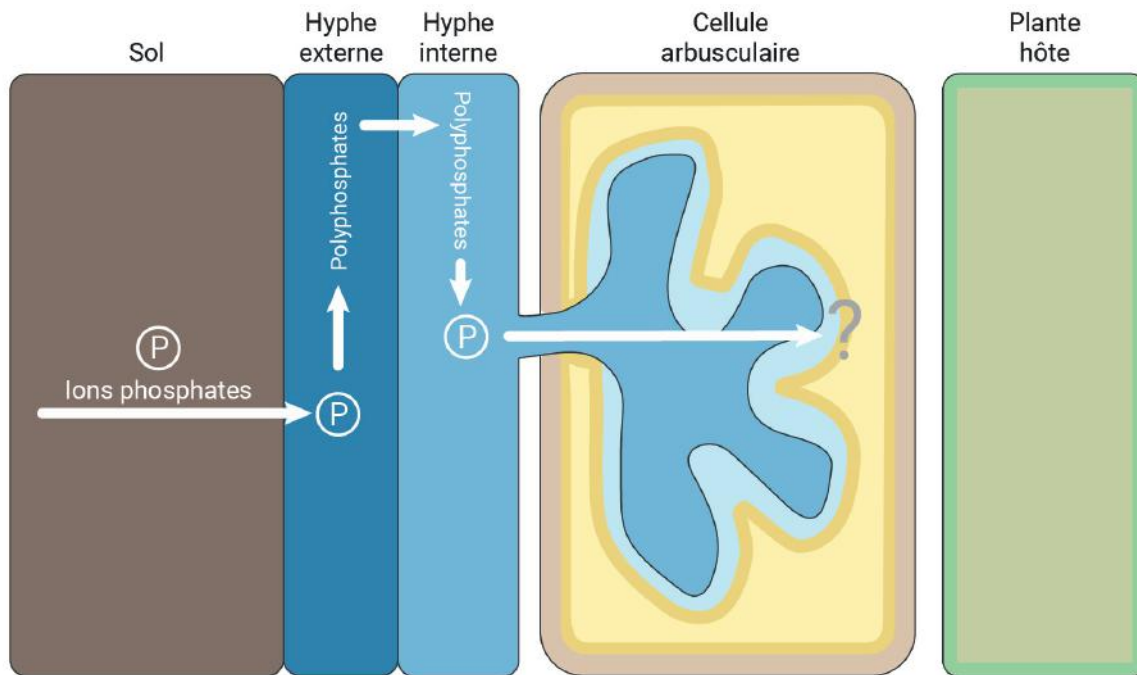


Schéma : mécanisme du transport et stockage du phosphore par le champignon.

CMA et transport des composés azotés du sol à la plante hôte.

L'azote (N) est présent dans les sols sous forme d'un mélange de composés organiques et inorganiques, et les végétaux l'absorbent principalement sous forme d'ammonium (NH_4^+) et de nitrate (NO_3^-). Dans le sol, leurs concentrations sont généralement assez faibles, faisant de l'azote un élément limitant pour le développement des plantes. Les CMA contribuent largement à l'amélioration de la nutrition azotée des plantes. En effet, selon les associations plante/CMA, l'absorption de N par la voie mycorhizienne peut représenter de 20 à 50 % du contenu azoté total des racines hôtes.

Le champignon, grâce à ses hyphes externes, est capable d'absorber NH_4^+ et NO_3^- . Cependant, le NH_4^+ est généralement préféré car plus énergétique que le NO_3^- . Comme les plantes, les CMA possèdent différents systèmes de transport de NH_4^+ . Des études ont permis de montrer qu'en condition de faible concentration externe en NH_4^+ , l'acquisition de celui-ci par *R. irregularis* est plus efficace que celle des plantes, prouvant ainsi que les plantes mycorhizées sont plus adaptées à des sols pauvres en azote.

Du fait de sa toxicité, une fois dans les cellules fongiques, le NH_4^+ est rapidement métabolisé en acides aminés, notamment en glutamine et en arginine.

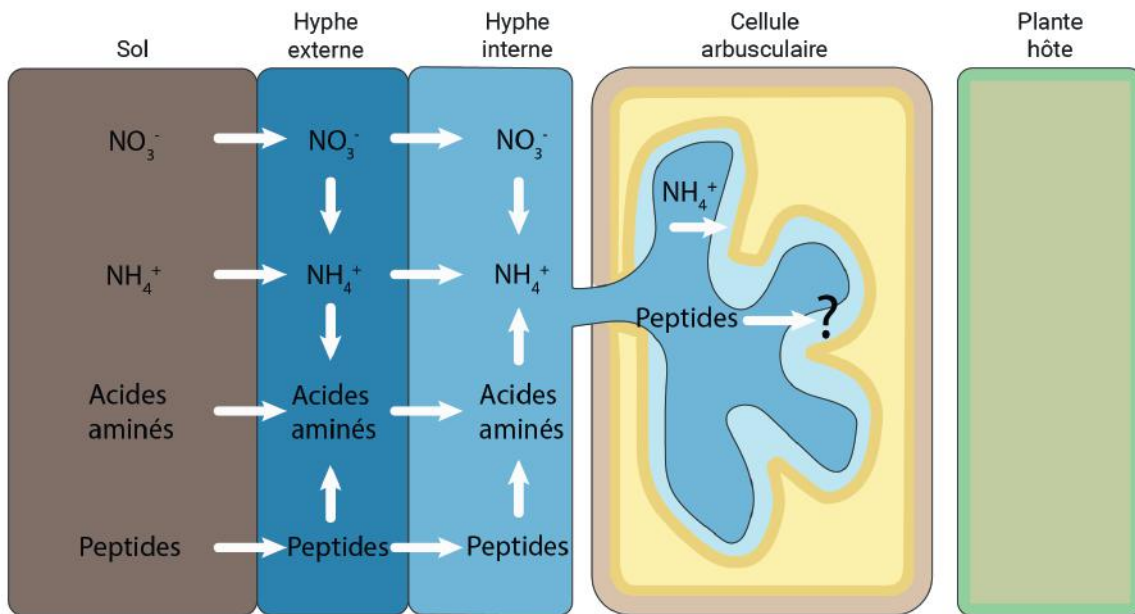


Schéma : transport et transformations de l'azote dans les filaments mycéliens (voir explication dans le texte).

Conséquence de l'absorption des nitrates par les hyphes fongiques : la réduction de la lixiviation des nitrates

La perte des ions NO_3^- du sol est à la fois un problème économique dans le cas d'utilisation d'engrais chimiques et un problème environnemental en cas de drainage final de ces éléments dans les eaux susceptibles d'alimenter cours d'eau, sources, nappes phréatiques (eutrophisation, pollution...). Les champignons diminuent la lixiviation des ions minéraux et azotés (ions NO_3^-) :

- en élargissant la zone de captation des nutriments
- en améliorant leur absorption
- en favorisant le développement de la communauté microbienne qui contribue ainsi à immobiliser les nutriments dans les corps bactériens (réorganisation de l'azote).

Les différentes espèces de champignons arbusculaires diffèrent dans leur capacité à réduire le lessivage des nutriments, ce qui souligne l'importance potentielle de la diversité de ces champignons.

Contribution des CMA à l'absorption des autres éléments minéraux.

Les besoins des plantes en sels minéraux ne sont pas limités au phosphore et à l'azote. D'autres éléments comme le soufre ou des oligoéléments comme le cuivre, le zinc, le fer, le manganèse sont également indispensables. Ces substances difficilement mobilisables bénéficient également de l'aide fongique, grâce à une meilleure exploitation du sol par les hyphes extra-racinaires. Dans pratiquement tous les cas on note que la quantité prélevée est très supérieure à celle qui serait absorbée par l'ensemble racine, radicelles et poils absorbants.

Schéma de synthèse sur la nutrition en eau et en minéraux du champignon

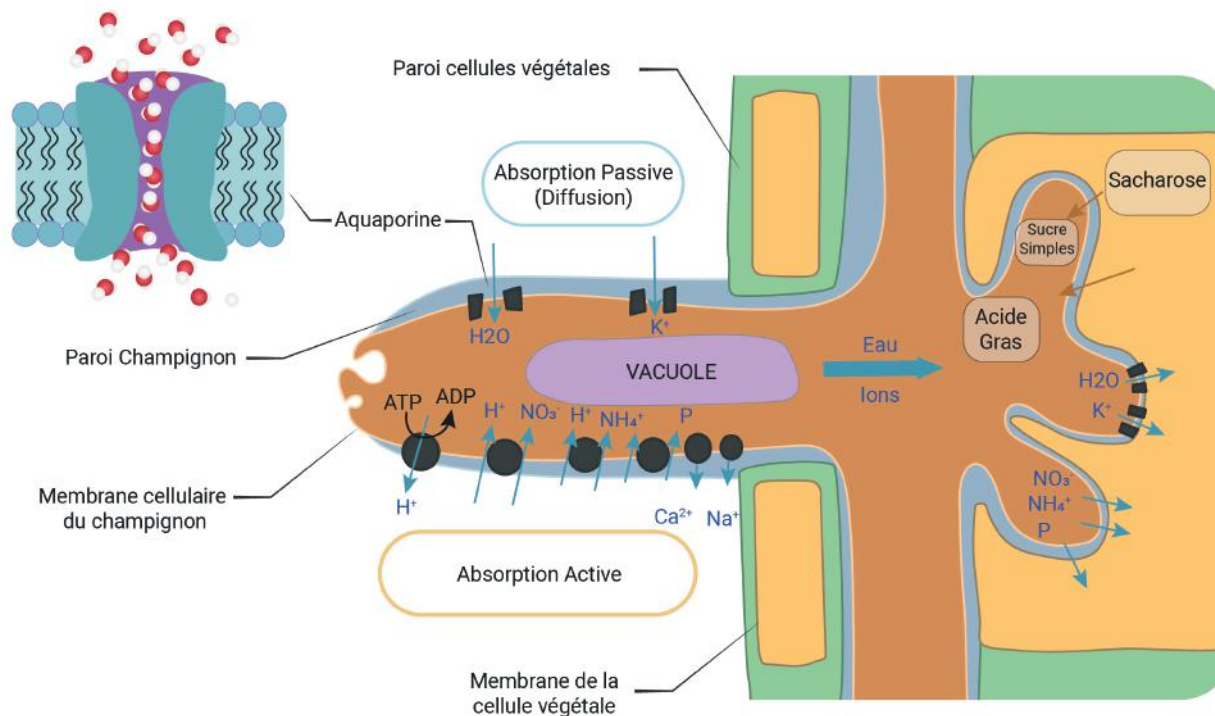


Schéma : représentation schématique de la relation champignon arbusculaire– cellules racinaires, de l'absorption de l'eau et des minéraux et des transferts entre cellule fongique et cellule végétale.

Dans l'état des connaissances actuelles nous savons que l'absorption de l'eau se fait par des aquaporines, comme chez l'ensemble des organismes vivants. Les aquaporines sont une classe de protéines membranaires qui forment des « pores » perméables, de manière sélective, aux molécules d'eau dans les membranes biologiques.

Le potassium, sous forme d'ions K⁺ pénètre par diffusion passive (« passive » = sans dépense d'énergie).

La plupart des autres ions pénètrent grâce à des mécanismes de transports actifs. Cela suppose une respiration cellulaire intense (en milieu bien oxygéné donc). Ces transports actifs conduisent à une exsorption continue de protons H⁺, c'est le cas par exemple de l'absorption de NH₄⁺. L'absorption de NO₃⁻, quant à elle, s'accompagne à l'inverse de l'exsorption d'anions OH⁻. Ces exsorptions modifient le pH de la solution du sol ; par exemple, En bilan, l'excrétion importante d'ions H⁺ entraîne une acidification du milieu environnant du mycélium ou de la racine. Cette acidification est l'un des mécanismes d'altération des roches par le champignon ou la racine mycorhizée.

On connaît moins le processus actif de pénétration des ions phosphore. Nous savons également que le mycélium (ou la racine mycorhizée) excrète du calcium et du sodium. Cette capacité d'excrétion du calcium est un des mécanismes mis en œuvre par certaines plantes dites « calcicoles » pour supporter les milieux très riches en ions calcium (Ca²⁺).

Champignons Mycorhiziens Arbusculaires des racines de surface et des racines d'horizons plus profonds.

L'abondance de la biomasse des CMA, le nombre de spores et les niveaux de colonisation des racines diminuent généralement avec l'augmentation de la profondeur du sol. **Mais plus de 50 % de la biomasse totale des champignons MA peut être trouvée en dessous de 30 cm de profondeur dans le sol [5].**

Les communautés de Champignons Mycorhiziens Arbusculaires des horizons de surface du sol (ce que l'on appelle plus communément la « couche arable » d'un sol agricole) diffèrent de celles des couches plus profondes du sol. Contrairement à l'horizon de surface, les couches plus profondes sont souvent caractérisées par une densité apparente plus élevée et un compactage plus important, une porosité réduite et des concentrations en oxygène également réduites. Les CMA qui vivent dans cet environnement doivent présenter des caractéristiques bien spécifiques : la capacité accrue à coloniser même les plus petits pores du sol, une tolérance accrue aux conditions anaérobies (absence d'oxygène), une capacité de colonisation accrue, en raison de la rareté générale et de la distribution inégale des racines, une plus grande persistance dans le temps sous la forme de structures de repos ou de mycélium à longue durée de vie [6]. Ces mycéliums à longue durée de vie représentent une économie de produits de photosynthèse pour la plante, relativement à une production de spores, grosses et riches en réserves glucidiques et lipidiques.

Il existe de plus en plus de preuves d'une spécialisation écologique de certaines espèces de CMA vis-à-vis des différentes natures de sol et en particulier des caractéristiques des horizons profonds du sol [6]. Des expériences montrent que les communautés de CMA de la couche de surface du sol peuvent répondre différemment aux changements environnementaux par rapport aux communautés des couches plus profondes. Les communautés de champignons situées dans les horizons profonds du sol sont des composantes encore négligées qui offrent des opportunités sans doute importantes, notamment pour l'agroécologie, et pour l'adaptation au changement climatique de tous les types de sols.

Ces communautés de champignons sont donc encore mal connues. Très peu de recherches ont été menées sur la composition des communautés de CMA à différentes profondeurs, que ce soit en agriculture ou dans d'autres contextes, à quelques exceptions notables près [7] et ces études basées sur les spores n'ont été que récemment soutenues par des études moléculaires [6].

En prenant en considération le fait que les plantes et les champignons échangent des signaux pour initier leur rapprochement et réaliser la relation symbiotique, une hypothèse est que les plantes « demandent » des services différents aux communautés fongiques à différentes profondeurs du sol.

En attribuant les produits de leur photosynthèse de manière sélective aux CMA souhaités, les plantes pourraient déterminer la distribution des espèces de CMA dans le sol [8].

La re-allocation des éléments nutritifs

D'une manière générale, le fait de favoriser la prolifération des racines et des champignons MA dans les couches plus profondes du sol augmente le volume de sol biologiquement actif, augmentant ainsi tous les cycles des éléments nutritifs, donc par conséquent la mobilisation des nutriments.

Grâce à leur capacité à pénétrer dans les pores du sol même les plus petits, ou encore dans les environnements à fort compactage comme le sous-sol, ces champignons atteignent des sources de nutriments au-delà de la rhizosphère et les transportent à nouveau vers la plante et les horizons de surface : c'est un atout indéniable pour la production agricole.

CMA profonds et résilience de l'agrosystème

Garantir l'accès des plantes au réservoir de nutriments et d'eau du sous-sol augmente considérablement la résistance du système à diverses agressions de l'écosystème, en rendant disponible une plus grande quantité de ressources. Cela permet à la plante de palier une difficulté des racines et des CMA de surface à assurer la nutrition en eau et minéraux quand les conditions dans ces couches de surface sont peu favorables : c'est par exemple le cas lors d'un épisode de sécheresse qui va toucher dans un premier temps ces couches de surface.

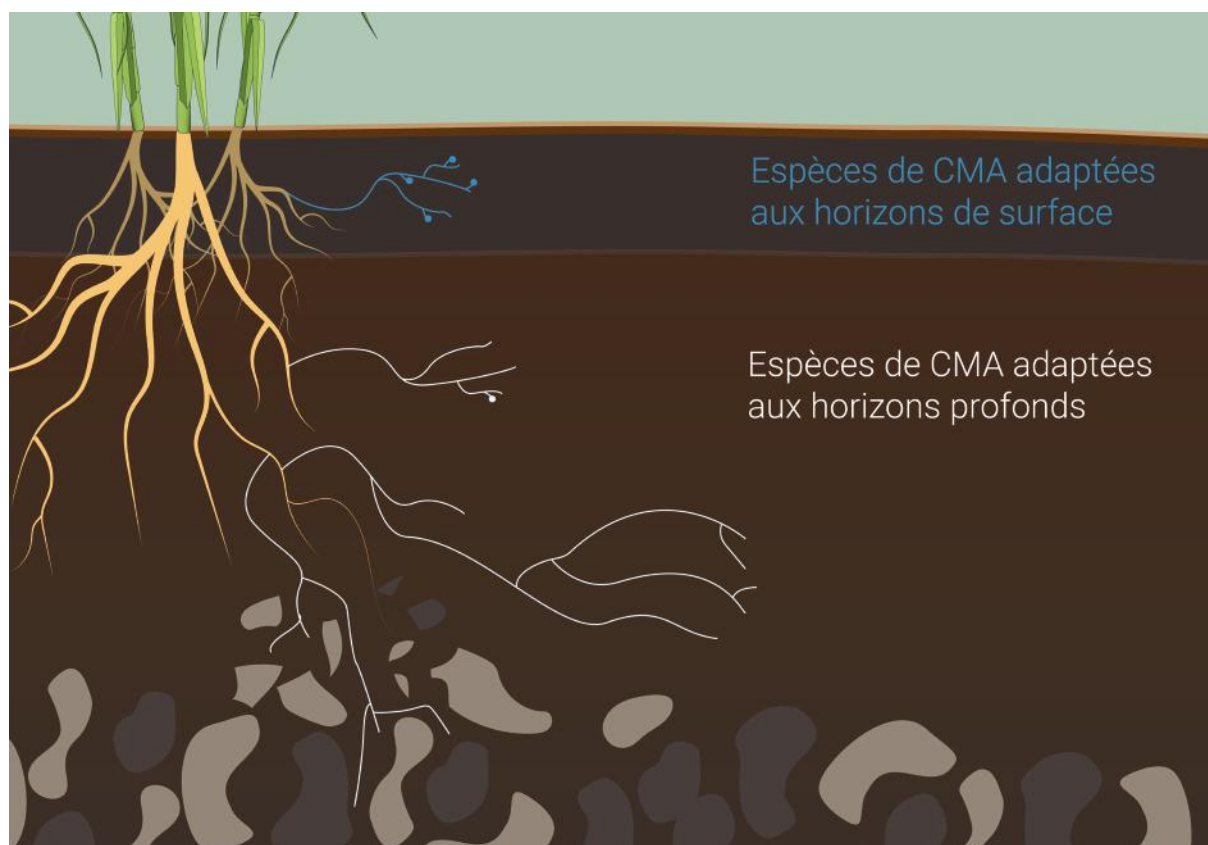


Schéma : importance de la biodiversité des champignons mycorhiziens arbusculaires des horizons profonds. Ces CMA permettent un accès aux réserves profondes d'eau et de minéraux durant les épisodes climatiques difficiles. D'après MA Sosa-Hernández [2].

Conséquences pratiques : travail du sol et CMA des horizons profonds

Si le sol est retourné à l'occasion de travaux agricoles, alors l'ordre des couches dans le sol est complètement perturbé. Les espèces trouvées dans les horizons profonds du sol ne peuvent survivre longtemps dans les horizons de surface [6].

Cela suggère que toute pratique qui revient à inverser les horizons de sol aura un effet néfaste sur les communautés de champignons et sur la diversité des CMA, en supprimant la part de biodiversité des horizons profonds.

Le principe de placer la terre de l'horizon de surface au fond des fosses de plantation d'arbustes et d'arbres (comme le caféier et le cacaoyer) est ainsi à reconsidérer si nous estimons important de préserver et valoriser les fonctions des CMA des horizons profonds. L'acquisition d'une connaissance fine de la réponse de certains champignons au travail du sol et au mélange des sols est cruciale si l'on veut exploiter le potentiel des champignons arbusculaires [9].

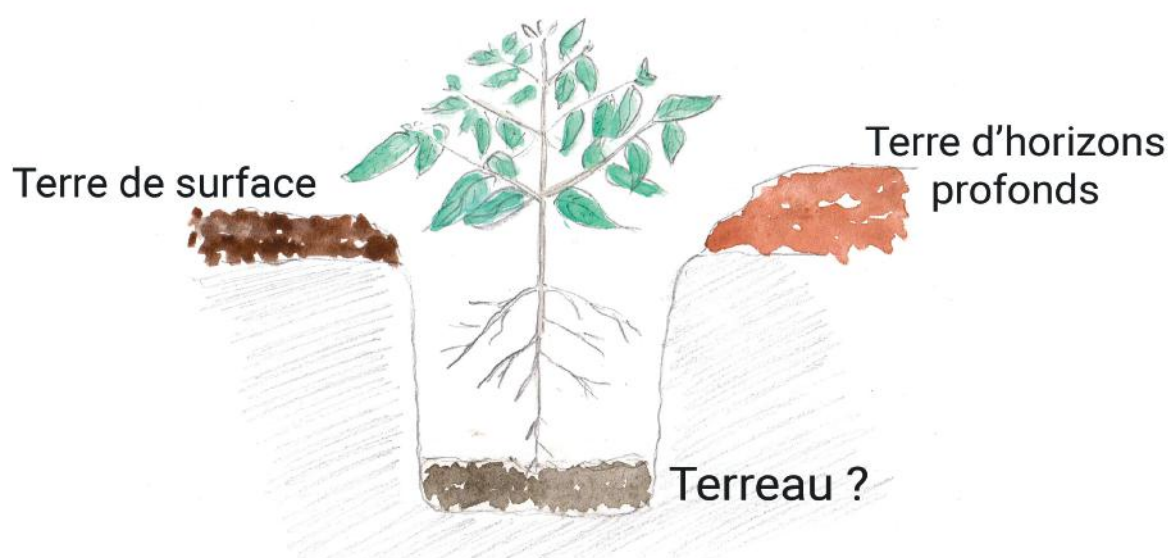


Schéma : représentation d'une fosse de plantation d'un caféier inspiré d'un manuel ancien de caféiculture. Un principe habituel est de placer du terreau dans le fond de la fosse, puis la terre de surface et enfin la terre des horizons plus profonds. L'objectif était de mettre les racines en contact d'un sol riche de surface.

Toutefois, ce procédé ne tient pas compte de l'importance de la différence de fonctionnement entre les champignons mycorhiziens de surface et les champignons mycorhiziens des horizons profonds. Il semble plus justifié de bien respecter l'ordre des horizons lors d'une plantation de façon à valoriser la biodiversité naturelle des CMA.

Réseaux mycéliens communs

Les CMA relient les plantes voisines entre elles.

Un mycélium originaire d'une spore, une fois établi sur un système racinaire, va produire de nouvelles spores et coloniser le système racinaire de plantes voisines. Le schéma suivant illustre ce phénomène. Les plantes reliées peuvent échanger eau, minéraux, molécules carbonées issues de la photosynthèse, signaux moléculaires divers comme des hormones végétales...

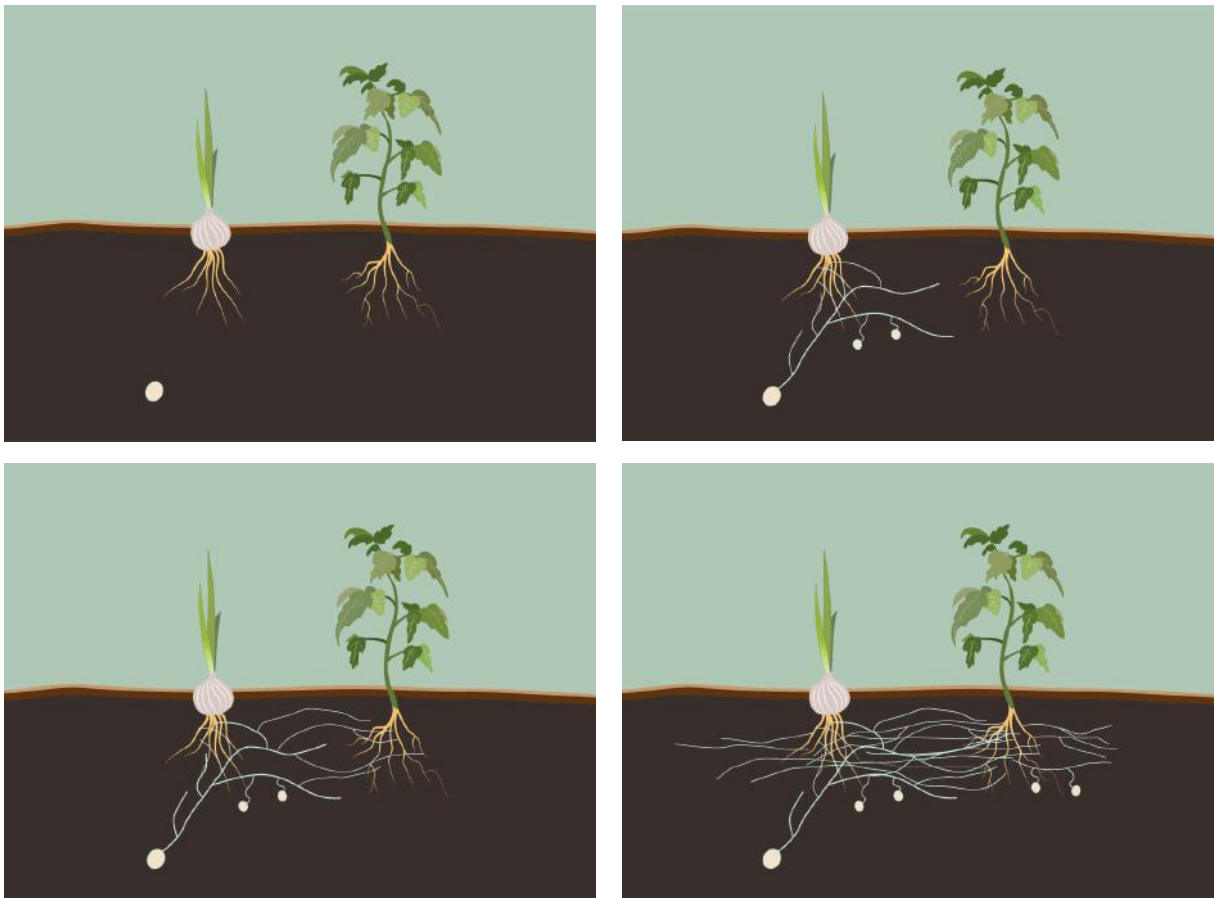


Schéma : établissement d'un Réseau Mycélien Commun (RMC) entre un oignon et un pied de tomate (voir explication dans le texte).

Ces Réseaux Mycéliens Communs peuvent s'établir à partir de spores au moment de l'installation d'une culture d'une seule espèce (un RMC ne concerne alors que des plantes voisines d'une seule espèce) ou associant plusieurs espèces, comme dans cet exemple de plantes maraichères.

Les RMC peuvent également s'établir entre une plante déjà bien mycorhizée et une plante nouvellement installée à proximité, comme dans le cas évoqué ci-après dans cette illustration représentant *Gliricidia sepium* et le Caféier

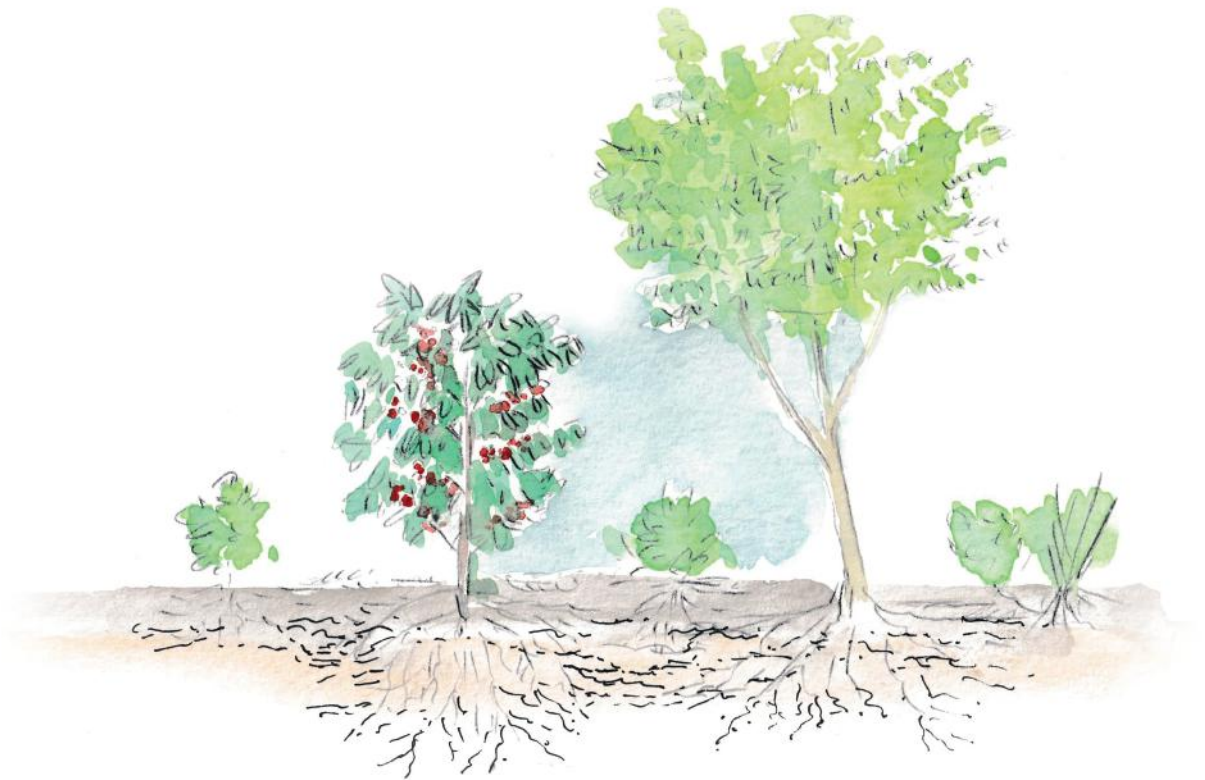


Schéma : représentation d'une association d'un caféier et d'un Glycéria (*Gliricidia sepium*). Ces deux plantes peuvent être reliées par un RMC.

L'établissement de réseaux mycéliens communs entre plantes repose sur la capacité des espèces de CMA à s'associer chacune à des plantes différentes.

Les chiffres varient sur le nombre d'espèces de CMA connues. Les études récentes évoquent un nombre de l'ordre de 400 espèces, ce qui est très peu au regard des 500 000 plantes avec lesquelles elles réalisent une association symbiotique. Les CMA sont donc très **ubiquistes** (= ils peuvent avoir de nombreux hôtes différents).

RMC à l'échelle d'un couvert végétal.

À l'échelle d'un couvert végétal, il est logique de penser que tous les systèmes racinaires des plantes de tailles et d'espèces différentes sont reliés « de proche en proche » par des Réseaux Mycéliens Communs (RMC).

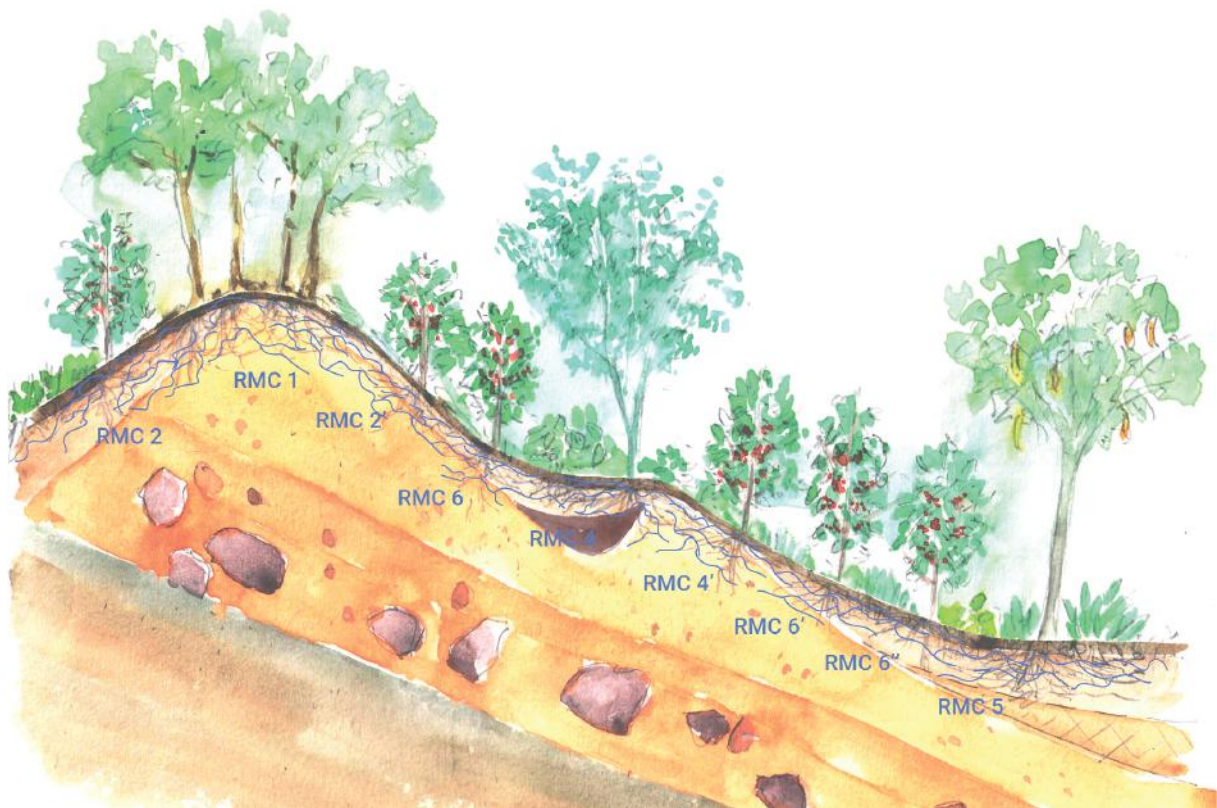


Schéma : représentation de l'hypothèse de Réseaux Mycéliens Communs se constituant entre plantes proches. On peut imaginer que les arbres du sommet ont tissé un RMC (RMC1) avant que les caféiers n'aient été plantés. Ces derniers vont être reliés rapidement aux arbres de cette espace boisé initial (RMC2 et RMC2'). Parallèlement, des Glycéria et Pois doux ayant été plantés avant les caféiers comme futurs arbres d'ombrage ont pu se mycorhizer préalablement à la plantation des caféiers et ils peuvent établir des RMC avec ces derniers (RMC4, RMC4' et RMC5). Les caféiers établissent par ailleurs sans doute rapidement des RMC entre eux (RMC6, RMC6', RMC6'').

Réseaux mycéliens communs et régulation des écosystèmes.

Etant associés avec la plupart des espèces végétales, une hypothèse étudiée actuellement est que les RMC permettent une régulation des écosystèmes :

- En intervenant indirectement sur la photosynthèse des différentes plantes et sur les échanges de molécules organiques entre plantes.
- En intervenant sur les absorptions de minéraux et d'azote effectuées par les différentes plantes et sur les transferts de minéraux et d'azote entre plantes.
- En influençant finalement la composition des communautés végétales.

Cette influence sur la composition des communautés végétales peut se faire à travers des synergies entre certaines plantes ou au contraire à travers une amplification de compétitions plantes-plantes. Le rôle des RMC sur les interactions plantes-plantes dépend ainsi des espèces de plantes et de champignons impliqués [10].

Les capacités d'échange de nutriments sont variables d'une espèce de CMA à l'autre. On peut observer un déséquilibre quantitatif entre les produits de photosynthèse investis par chacune des plantes dans la construction du RMC et les éléments minéraux (notamment N et P) qui sont fournis en retour par les champignons. Par exemple, lorsque la photosynthèse est réduite, les plantes colonisées par plusieurs espèces de CMA semblent distribuer préférentiellement leur molécules organiques aux champignons qui leur transfèrent le plus d'éléments minéraux [11].

Autrement dit, les RMC sont des systèmes dynamiques, qui évoluent sous l'influence des plantes hôtes.

Plantes mycotrophes (ou mycorhizotrophes) et RMC.

Certaines familles de plantes sont particulièrement aptes à contracter des associations mycorhiziennes avec les CMA. Les **fabacées** (légumineuses) ont fortement développé cette relation nutritionnelle avec les CMA au cours de leur coévolution.

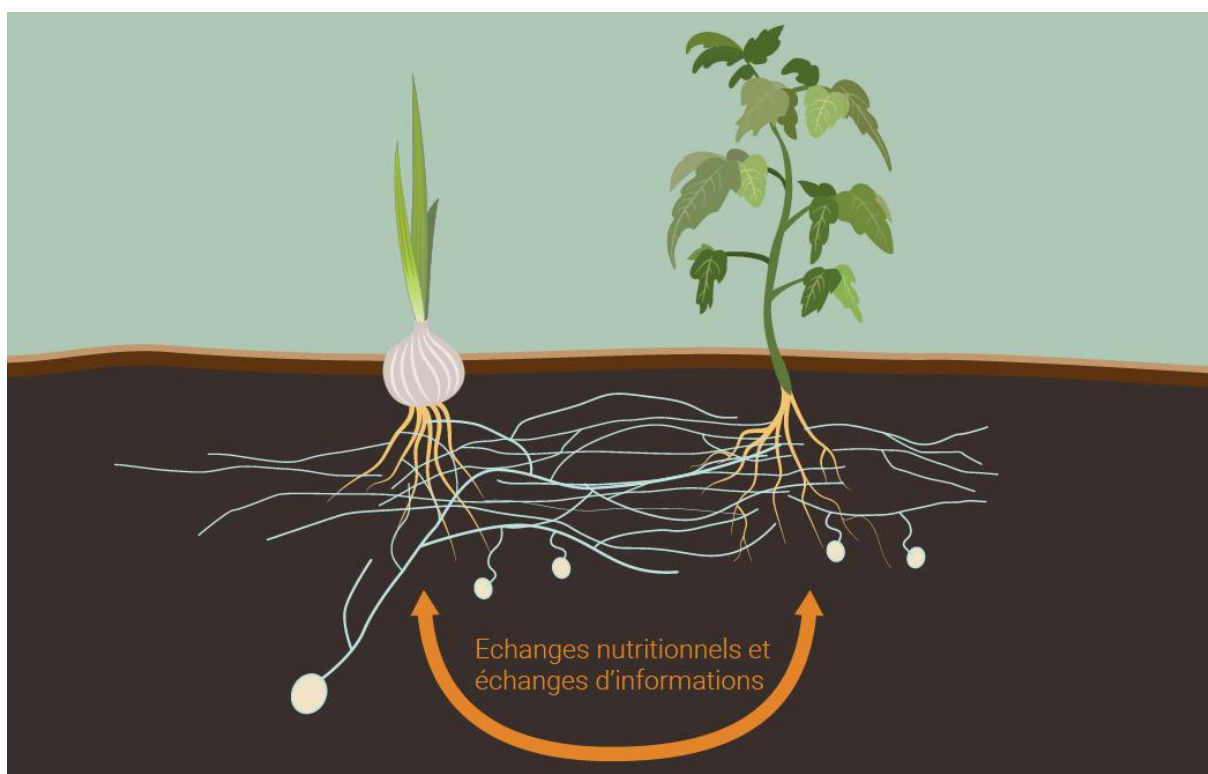


Schéma : Les **alliées** (oignon, ail, poireau...) sont également mycorhizotrophes. La FREDON Martinique, en particulier, a développé ainsi un savoir-faire pour utiliser l'oignon pays comme vecteur de mycélium et de mycorhization en maraîchage. La technique revient à laisser se développer la mycorhization dans un parterre d'oignons pays et de les transplanter ensuite dans des cultures d'autres plantes maraîchères.

Le principe de la rotation des cultures peut également être utilisé, un précédent fabacée (exemple du haricot) ou alliée (oignon, poireau) permettant de laisser dans le sol, après récolte, de nombreuses spores et fragments de racines fines qui serviront d'inoculum pour la culture suivante.

Un rôle supposé des CMA dans le partage des « niches racinaires » entre les plantes.

La façon dont un grand nombre d'espèces végétales à priori concurrentes parviennent à coexister est une question majeure non résolue en écologie des communautés végétales.

L'explication classique, selon laquelle chaque espèce occupe sa propre niche, semble à première vue peu probable car la plupart des plantes ont besoin du même ensemble de ressources et les acquièrent par un nombre limité de moyens. Des études récentes, bien que trop peu nombreuses encore et incomplètes montrent que le partage des nutriments du sol se produit au moins en partie grâce à la médiation des CMA.

Les systèmes mycorhiziens étant dynamiques et adaptables, on peut supposer que la communauté végétale trouvera un équilibre dans le partage des ressources en favorisant les Réseaux Mycéliens Communs nécessaires à cet équilibre. Cette situation qui a dû s'établir entre plantes, dans les écosystèmes naturels n'exclue pas cependant des concurrences plus fortes dans les systèmes agricoles. Il sera alors nécessaire dans ce cas d'observer les meilleures associations entre plantes pour proposer des modèles d'associations les plus favorables.



Photo : *prélèvements de racines mycorhizées de cacaoyer durant le programme Myconova par l'équipe de l'université de Toulouse. La question de la concurrence entre les systèmes racinaires des arbres se pose quand il faut raisonner la proximité du cacaoyer et des arbres d'ombrage. L'hypothèse est que les réseaux mycéliens communs permettent de résoudre de nombreux problèmes de concurrence en favorisant au contraire des synergies nutritionnelles entre les arbres d'espèces différentes occupant un même habitat.*

Interactions des CMA avec les populations microbiennes du sol (bactéries et champignons saprotrophes). Notions de mycorhizosphère.

Le fait est très bien connu que les racines des plantes excrètent des molécules organiques qui servent de ressources carbonées aux bactéries du sol et également aux nombreux champignons non symbiotiques qui vivent dans les sols. A titre d'exemple, le tableau ci-dessous indique les types de molécules qui sont exsudées par des plantes cultivées.

Exsudats	Colza	Orge
Acides aminés	Glycine, alanine, valine, leucine, isoleucine, phénylalanine, cystéine, aspartate, glutamate	Leucine, isoleucine, acide aminobutyrique, asparagine, sérine, glutamate, aspartate
Acides organiques	Succinate, malate, citrate	Oxalate, malate, succinate, lactate, fumarate, glycolate
Sucres	Glucose, saccharose	Glucose, galactose, fructose, arabinose, xylose, ribose, rhamnose, maltose, raffinose,

Comme les bactéries, ces champignons non symbiotiques sont dits saprotrophes car ils se nourrissent ("trophe") de matière organique morte ("sapro"). Ils sont soit des décomposeurs de matière organique (grâce à leurs enzymes qui décomposent par exemple la cellulose des fragments de feuilles ou de racines mortes), soit des simples consommateurs de molécules solubles (sucres, acides aminés...) excrétées par les racines). Ces excréta racinaires permettent ainsi à d'innombrables bactéries et champignons non symbiotiques de vivre en périphérie des racines, dans ce qui est appelé la rhizosphère.

Biomasse microbienne (d'après Girard – 2005)

Taille	Abondance	Biomasse Kg / ha
0,01 à 0,05 mm	108 à 109 / g de sol	200 à 2000 Kg / ha
< 1 micron		1000 Kg à 1500 kg / ha
Total		1200 à 3500 Kg / ha

Les CMA représentent fréquemment 50 % de cette biomasse microbienne.

Dans le cas de racines mycorhizées, les CMA excrètent également des composés organiques solubles, ainsi d'ailleurs que des nutriments minéraux et azotés qui vont alimenter ces populations bactériennes et fongiques. Ces populations vivent au contact même des filaments mycéliens, en constituant un biofilm, et également en périphérie des filaments. En considérant à la fois les excréta des racines et des filaments mycéliens des CMA, on parle de mycorhizosphère, comme nous l'avons précédemment signalé.

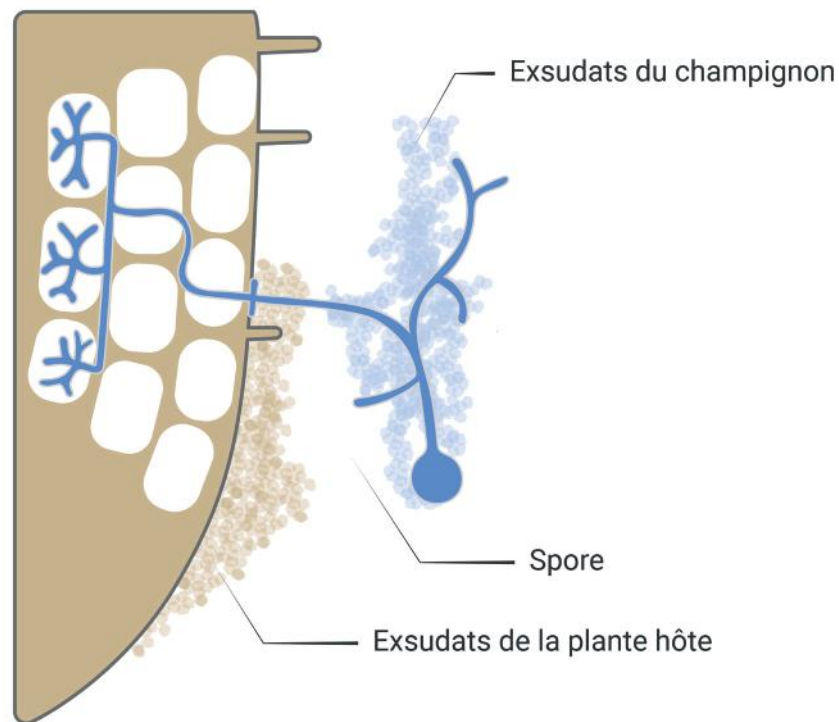


Schéma : représentation des sources d'exsudats qui alimentent en molécules organiques les micro-organismes du sol. En considérant que les champignons colonisent le sol jusqu'à une distance de 8 cm de la racine, le volume de sol imprégné par les exsudats fongiques correspond potentiellement (si la mycorhization est efficace) à l'ensemble du volume de sol colonisé par les racines mycorhizées.

Les végétaux, associés aux CMA, ont un effet structurant sur les populations microbiennes du sol, conduisant souvent à la sélection d'espèces spécifiques dans les compartiments particuliers du sol. On connaît ainsi un certain nombre de bactéries interagissant favorablement avec les plantes (PGPR, Plant Growth Promoting Rhizobacteria), qui exercent sur ces dernières des effets nutritionnels (par exemple fixation d'azote atmosphérique ou solubilisation du phosphore rétrogradé dans le sol) ou hormonaux (synthèse d'analogues d'auxines ou d'autres phytohormones végétales).

Par ailleurs, certaines espèces ou populations bactériennes ont la capacité d'interagir de manière positive avec les CMA en améliorant leur capacité de colonisation racinaire, de développement dans le sol ou encore de prélèvement des éléments minéraux [12].

Le concept de « bactérie favorisant la mycorhize » (MHB, Mycorrhiza Helper Bacteria) a été introduit en 2007 [13] mais les études sur ce sujet restent aujourd'hui rares, notamment en ce qui concerne les mycorhizes à arbuscules. La connaissance des mécanismes mis en jeu dans les interactions plantes-CMA-microflore est encore très parcellaire, malgré le nombre croissant de recherches qui lui sont consacrées. Mais ce manque de connaissance, pour un sujet aussi riche, ne doit pas empêcher de prendre en compte que cette symbiose à CMA, fruit d'une longue coévolution des CMA et de leurs partenaires végétaux, est un élément primordial de la vie des plantes, du sol et des communautés végétales.

Rôle des CMA dans la résistance des plantes aux stress hydriques et dans la résilience des communautés végétales.

Les fonctions des CMA que nous avons étudiées précédemment confèrent aux plantes et aux peuplements végétaux des capacités d'adaptation aux stress hydriques. Le changement climatique se traduit par un réchauffement global induisant une évapotranspiration plus importante (l'évapotranspiration est la somme de l'évaporation du sol et de la transpiration des plantes). Par ailleurs ce changement laisse prévoir des contrastes climatiques plus marqués de pluies abondantes et de sécheresses. Face à cela, la capacité de résilience (capacité à retrouver un état d'équilibre après un épisode de crise) des plantes et plus largement des communautés végétales installées dans un biotope donné devient un thème essentiel.

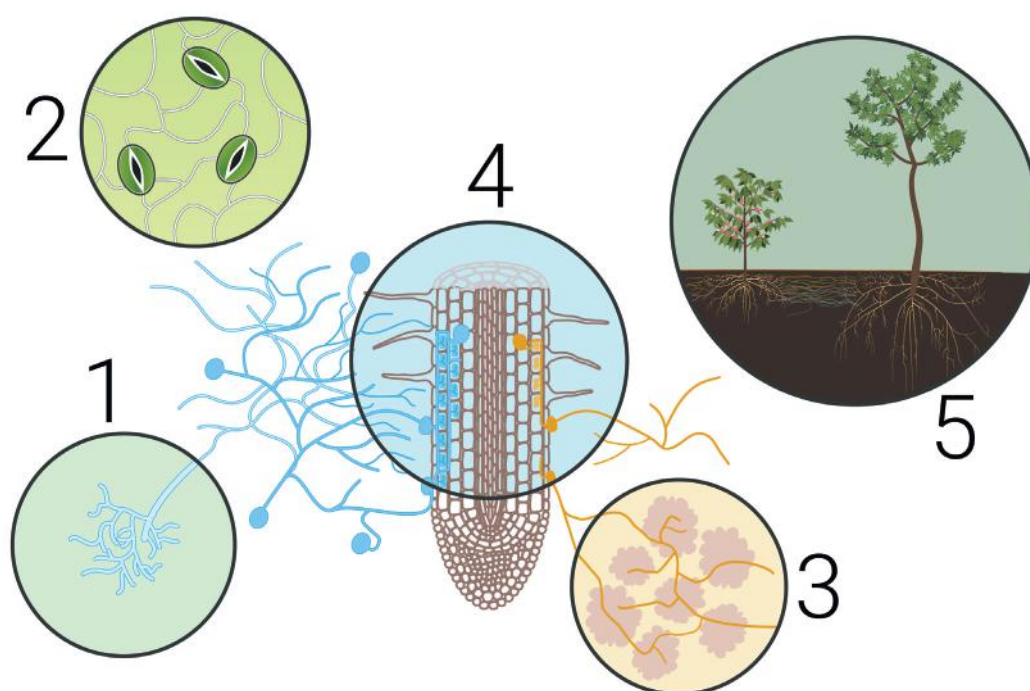


Schéma : présentation de cinq mécanismes d'adaptation au stress hydrique du système « plantes-CMA ».

(1) les filaments mycéliens assurent une alimentation en eau dans des sols secs grâce à leurs caractéristiques (longueur des hyphes leur permettant d'explorer le sol à distance des racines, finesse des hyphes leur permettant d'explorer la microporosité du sol, succion très forte du fait de leur forte concentration en sucres) ; (2) collaboration entre champignon et plante pour la régulation de la transpiration via la régulation stomatique ; (3) production de la glomaline, molécule essentielle dans la fabrication d'une structure du sol idéale pour la préservation et la conduction de l'eau du sol. (La glomaline a également un rôle majeur sur la stabilité du sol et sa résistance aux effets destructeurs des épisodes de pluies intenses et d'excès d'eau) ; (4) résistance meilleure des racines mycorhizées ; (5) synergies nutritionnelles entre plantes, les plantes plus résistantes à la sécheresse pouvant assurer la survie de plantes voisines à travers des échanges d'eau via les Réseaux Mycéliens Communs.

Mécanismes généraux

Il semble largement démontré aujourd'hui que les CMA favorisent la résistance des plantes à leurs agents pathogènes, que ces agents parasitent les systèmes racinaires ou bien qu'ils parasitent les feuilles. Cinq types de mécanismes sont observés.

1) Modification de la morphologie racinaire. Chez certaines plantes, la colonisation mycorhizienne entraîne une ramification plus grande du système racinaire. Cela s'accompagne d'une intensification des exsudats racinaires qui seraient responsables de modifications de la microflore et d'interactions directes avec les parasites.

2) Mécanismes de défense La colonisation mycorhizienne prédispose les plantes à réagir rapidement aux attaques de parasites. Cette protection indirecte se traduit au niveau cellulaire par des réactions anatomiques, métaboliques et physiologiques. En particulier on constate une induction de production de diverses molécules très impliquées dans les mécanismes de défense des plantes : composés phénoliques, peroxydases (oxydation des tissus de l'agent pathogène), chitinases, β -glucanases (enzymes qui dégradent les parois cellulaires des champignons pathogènes), phénylalanine (acide aminé précurseur de la lignine. La lignine est très difficile à décomposer par un agent pathogène. Elle est produite comme « barrière » aux agressions), callose (glucide qui se dépose provisoirement dans les vaisseaux de sève élaborée, de façon à empêcher la progression d'un agent pathogène dans ces vaisseaux de sève), protéines.

On note chez certains couples « plante - mycorhize » une augmentation du taux de lignification des parois cellulaires de l'endoderme et des tissus vasculaires. Cette lignification accrue constitue une barrière de protection pour la racine contre la pénétration de parasites et s'accompagne d'une accumulation de composés phénoliques vraisemblablement suivie d'une activité chitinolytique qui altère les parois, notamment de certains parasites fongiques. Les enzymes hydrolytiques chitinase et β -glucanase jouent un rôle de protection, étant impliquées dans la dégradation des parois cellulaires. À ce titre, elles sont reconnues pour leur activité antifongique.

En résumé, une colonisation mycorhizienne bien établie entraîne des changements considérables des mécanismes de défense de la plante pour contrer l'action de certains parasites.

3) Concurrence entre CMA et parasites pour les ressources nutritives produites par la plante.

Les CMA, tout comme la plupart des parasites végétaux, et particulièrement les agents pathogènes fongiques, obtiennent leurs ressources nutritives carbonées directement de l'hôte végétal. Leur cohabitation avec la plante entraîne une compétition directe entre symbiote et parasite pour ces ressources énergétiques. Cette concurrence entre CMA et champignons parasites vis-à-vis des ressources nutritives fabriquées par la plante concerne également les parasites foliaires. En effet, la composition des sèves et des

milieux cellulaires influence l'intensité des attaques parasitaires. Des sèves trop riches en nutriments solubles favorisent ces attaques. Un fort appel de ces nutriments par les CMA modifie la composition des milieux cellulaires des cellules de la feuille.

4) Concurrence entre CMA et parasites sur les sites d'infection. Dans une racine fortement colonisée par des souches mycorhiziennes à potentiel mycorhizien élevé, les hyphes colonisant les racines saturent davantage les sites d'infection disponibles, limitant ainsi la pénétration de la racine par les hyphes d'un parasite. Ceci ralentit ou retarde le développement du parasite et diminue d'autant l'incidence de la maladie.

5) Action sur la microflore du sol antagoniste des parasites racinaires. L'activité microbienne des sols contribue considérablement à sa fertilité par le biais de synergies entre microorganismes, de compétitions et de parasitismes. Les hyphes extraracinaires peuvent parfois constituer à eux seuls jusqu'à 80 % de la masse microbienne avec près de 150 cm d'hyphes / cm³ de sol [13]. L'activité mycorhizienne se traduit généralement par une augmentation de la diversité et de l'abondance des microorganismes du sol, notamment des microorganismes antagonistes de parasites.

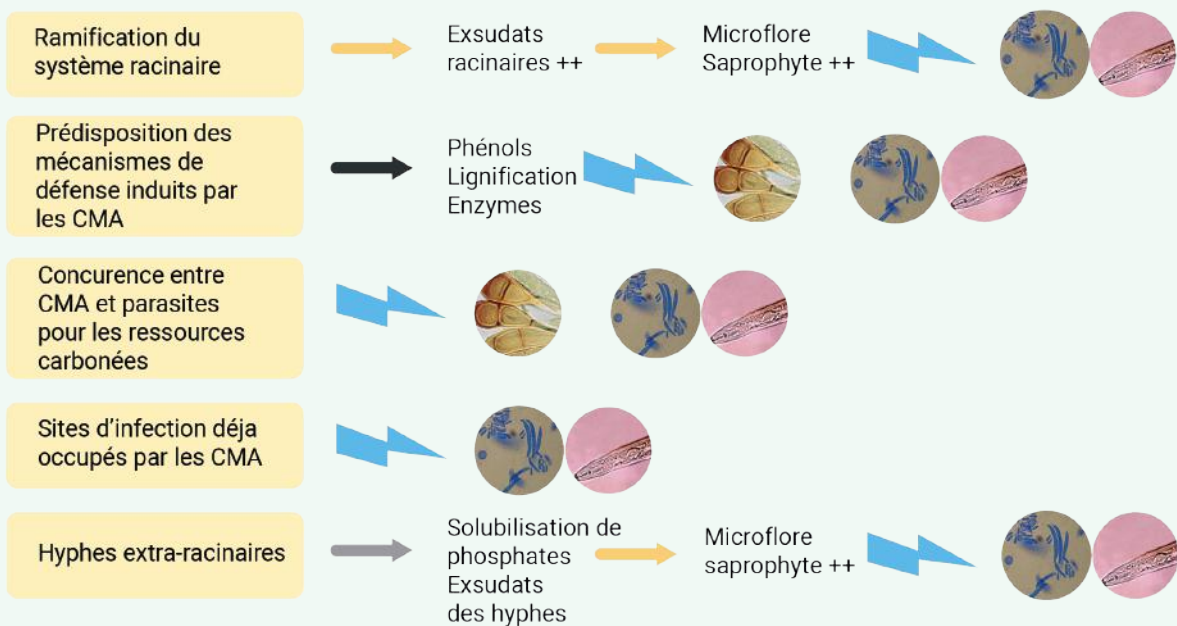
La synergie entre les bactéries solubilisatrices de phosphate et les champignons MA se traduit par une stimulation de la germination des spores, de la colonisation racinaire mycorhizienne et par l'augmentation des populations bactériennes totales. Ces interactions représentent autant de possibilités de ralentir ou d'inhiber l'attaque de parasites.

Il a également été mis en évidence que les mycorhizes peuvent stimuler l'exsudation d'antibiotiques par les racines et les bactéries du sol. Contrairement aux pesticides qui possèdent généralement un large spectre d'action envers la microflore (et donc avoir une action destructrice sur cette microflore), les CMA peuvent « modeler » la microflore microbienne de façon à remédier au déséquilibre causé par la prolifération excessive d'un parasite.

D'autre part, il a été démontré qu'une mycorhize fonctionnelle peut entraîner des variations importantes de la composition des exsudats racinaires. Par exemple, les exsudats racinaires de tomates mycorhizées indiquent une hausse significative des taux d'acide aspartique et glutamique et une diminution des taux d'arginine, de glycine et de thréonine. Il en résulte une légère baisse du pH du sol probablement suffisante pour retarder la sporulation ou ralentir le métabolisme de plusieurs parasites.

Le nombre de maladies et de plantes étudiées à ce jour en relation avec l'effet protecteur de la mycorhization n'est pas encore très important mais les études permettent de dire que la valorisation des CMA est une piste prometteuse, facile d'utilisation et respectueuse de l'environnement.

Champignons Mycorhiziens et lutte contre les agents pathogènes



Légende

- Parasites foliaires (champignons, bactéries)
- Parasites racinaires (champignons)
- Parasites racinaires (nématodes)

Schéma : revue des mécanismes connus de stimulation par les CMA de la résistance de leurs plantes-hôtes vis-à-vis des agents pathogènes (cf. le texte pour les explications).

III- BIODIVERSITÉ DES CMA

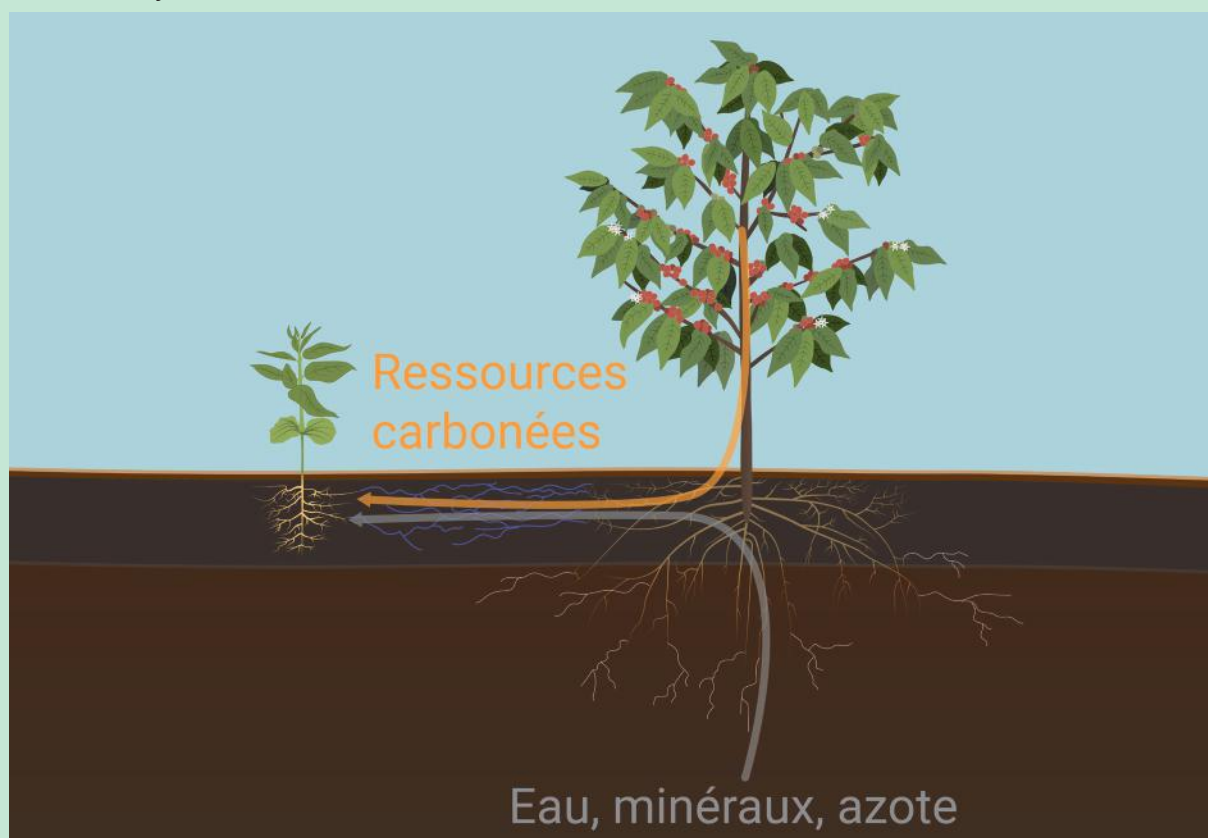
Biodiversité selon les horizons du sol.

Comme nous l'avons vu précédemment, alors que l'abondance de CMA diminue généralement avec la profondeur du sol, les couches profondes peuvent en revanche être un réservoir de biodiversité pour ces champignons et abriter des espèces très spécifiques de ces horizons [14].

Pistes de valorisation agricole de ces connaissances sur la biodiversité en CMA des horizons profonds du sol.

Des plantes à enracinements profonds peuvent s'associer aux communautés de champignons adaptés aux horizons de sols situés sous les horizons de surface.

Les plantes à enracinement profond peuvent ainsi bénéficier des fonctions de ces champignons, et en particulier de leur capacité à mobiliser l'eau et les minéraux dans des sols à faible porosité. L'eau et les minéraux absorbés en profondeur peuvent être redistribués en partie aux plantes voisines à enracinement moins profond, via les réseaux mycéliens communs établis dans le sol de surface.



Dynamique des communautés mycorhiziennes au cours des successions végétales

Quand on parle de biodiversité végétale on doit considérer en particulier les successions végétales qui conduisent depuis un stade pionnier (par exemple une lande à végétaux herbacés) vers une communauté végétale évoluée (comme une forêt diversifiée, à plusieurs strates de végétation). Il en va de même de la biodiversité des CMA qui sont associés aux plantes caractéristiques de ces stades successifs d'installation des végétaux dans un milieu.

Les études montrent que la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est caractérisée par une évolution puis une stabilisation de la diversité des CMA, une modification des types mycorhiziens dominants et une spécialisation dans la relation plante-champignon. Les communautés végétales et de champignons mycorhiziens sont étroitement liées et la dynamique de l'une de ces communautés se répercute sur la dynamique de l'autre.

Augmentation de la diversité au fil des stades de successions végétales.

Johnson et al. [15] ont mis en évidence l'augmentation de la diversité des spores de champignons MA au cours de la succession végétale, en parallèle d'une diminution de l'abondance d'un champignon dominant dans les stades précoces au cours de la succession.

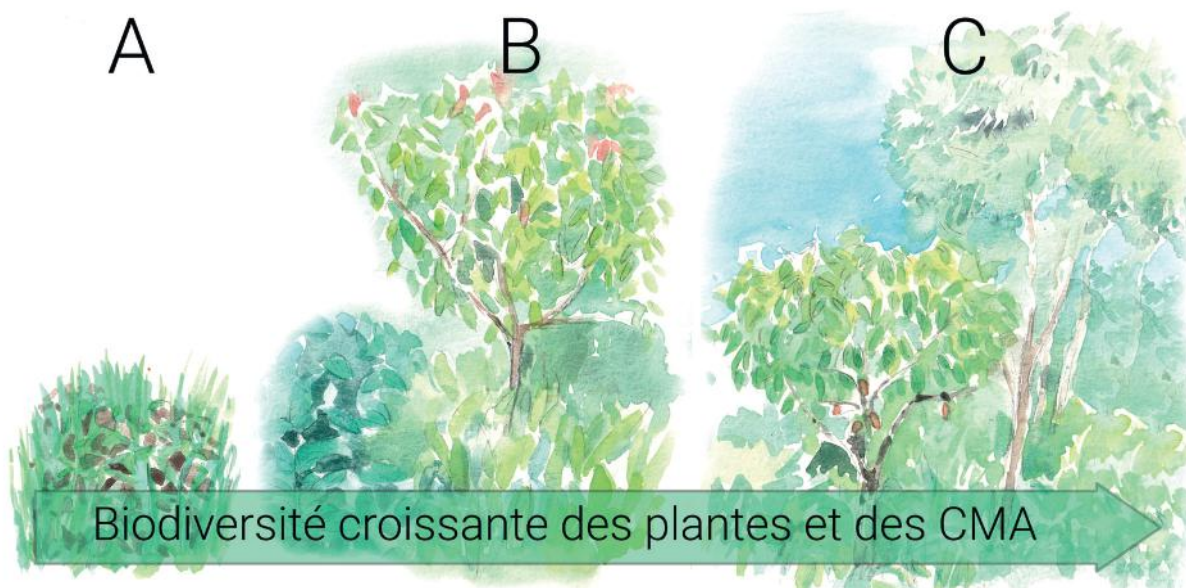


Schéma : augmentations parallèles des diversités des plantes et des CMA dans un écosystème en évolution. L'enrichissement de la communauté végétale s'accompagne d'une diversification des champignons associés.

Cette succession est déjà possible au stade semis, en pépinière sur des semis de *Tetragastris panamensis* en forêt tropicale au Panama [16]. De façon surprenante, les types de champignons MA qui étaient dominants sur les semis qui venaient de germer ont presque tous été remplacés l'année suivante sur les semis survivants par des types de champignons MA qui n'étaient que très peu présents la première année.

Plusieurs études ont montré que les champignons mycorhiziens généralistes prédominent en début de succession alors que des CMA plus spécialistes dominent plus tard dans la succession.

Diédhiou et al. [17] ont montré que les semis sont associés avec des champignons mycorhiziens généralistes et s'associent davantage avec des champignons spécialistes lorsqu'ils vieillissent.

L'hypothèse est que dans un écosystème naturel, les plantes jeunes ont intérêt à s'associer à des champignons généralistes c'est-à-dire des champignons qui établissent facilement des relations avec la diversité des plantes déjà installées dans le milieu. Ainsi les plantes jeunes vont pouvoir bénéficier des apports nutritionnels octroyés par les plantes plus âgées, bien installées et ayant une photosynthèse importante. Au contraire, une fois qu'elles auront grandi, les plantes bien établies auront intérêt d'éviter de nourrir des réseaux mycorhiziens partagés avec d'autres plantes (Selosse et al., 2006). Une autre explication de l'installation progressive de champignons spécialisés sur les plantes plus âgées est que ces champignons spécifiques sont plus compétitifs que les champignons généralistes sur une plante hôte donnée. Ainsi, bien qu'ils se propagent moins efficacement que les CMA généralistes, ils remplacent progressivement ces derniers au cours du temps [18].

Pistes de valorisation de ces connaissances dans la pratique agricole.

La succession de CMA observée dès le stade pépinière peut montrer une limite à l'intérêt d'une mycorhization contrôlée des plants, en pépinière, avec un inoculum réduit à une ou deux espèces de CMA généraliste(s). Dans l'état actuel des connaissances, des méthodes de mycorhization naturelle des plants, par exemple à partir de l'utilisation d'un sol et de racines fines prélevés dans le sol de la plantation à laquelle sont destinés les plants (de caféier, de cacaoyer par exemple), paraissent une piste plus intéressante.

La présence dans un milieu destiné à une plantation de jeunes caféiers, cacaoyers... de plantes déjà bien installées (par exemple des arbres qui vont servir ensuite d'arbres d'ombrage) pourra garantir une mycorhization naturelle efficace et les échanges nutritionnels signalés dans le paragraphe précédent. Les jeunes caféiers ou cacaoyers seront initialement partiellement nourris par les plantes voisines, avant de devenir plus autonomes et sélectionner de nouveaux champignons plus spécialisés.

De façon à pouvoir bénéficier dans un milieu d'une biodiversité de CMA la plus large, les plantations pourraient, quand cela est possible, valoriser les lisières forestières. On peut imaginer également transplanter des plantes naturellement développées dans les lisières forestières vers le cœur de la plantation, de façon à transporter en même temps une diversité de CMA correspondant aux stades tardifs de végétation. La précaution est de ne pas transporter dans le même temps des parasites et ravageurs, par exemple des nématodes dans le cas du caféier. Ces pratiques peuvent être réservées à des déplacements de végétaux à la seule échelle de l'exploitation agricole.

Stabilisation de la diversité des CMA dans un écosystème. Comment les différentes espèces de CMA peuvent-elles coexister sans se faire concurrence ?

L'idée générale est que les différents CMA présents dans un milieu peuvent coexister car ils n'utilisent pas les mêmes **niches**.

(En écologie, une **niche écologique** est une place occupée par une espèce dans un écosystème. Le terme concerne aussi bien l' **habitat** de cette espèce que le rôle ou la place qu'elle joue sur le plan nutritionnel).

Par exemple, deux espèces qui coexistent peuvent sporuler à des saisons différentes. Des espèces peuvent coexister sur un système racinaire mais en colonisant des horizons de sols différents. Cette répartition dans le sol peut être due aux différentes capacités enzymatiques des champignons et à la diversité des formes de disponibilités des nutriments selon un gradient de profondeur.

Une autre hypothèse suggérée par Pringle et Bever [18] est que la coexistence de différentes espèces de Champignons MA est facilitée par l'agrégation à très petite échelle des communautés de champignons. Cette agrégation rend la **compétition intraspécifique** plus probable que la **compétition interspécifique** (entre les espèces différentes) et peut donc favoriser le maintien de la diversité fongique.

Plusieurs espèces de champignons MA peuvent coexister sur la même section du système racinaire mais les structures des différentes espèces sont généralement situées sur différents côtés de la racine.

Spécificité des CMA en fonction des caractéristiques du milieu.

Le petit nombre d'espèces de CMA (400 identifiées) relativement au grand nombre d'espèces végétales qui sont mycorhizées par ces champignons est en rapport avec le fait qu'une même espèce de CMA peut s'associer avec une grande diversité d'espèces végétales. Une étude suisse de 2016 [19] menée sur un grand nombre de sites montre que de nombreuses espèces sont plutôt spécifiques de certaines caractéristiques du milieu : espèces associées aux herbages ou aux cultures où le travail du sol est réduit, espèces associées au contraire aux terres cultivées acides, régulièrement labourées, espèces associées aux sols d'altitude... **L'étude suggère que des espèces ou des communautés d'espèces pourraient assurer plus spécifiquement l'un des services écosystémiques attendus des CMA en général : protection contre l'érosion, efficacité de l'eau et des éléments nutritifs, santé des plantes.**

La connaissance des **traits fonctionnels** des espèces, c'est-à-dire de leurs caractéristiques ou capacités fonctionnelles spécifiques, suppose de nombreuses études complémentaires. La solution générale qui consiste à favoriser une grande diversité de CMA au sein d'un milieu est également un moyen de pouvoir bénéficier dans ce milieu d'une diversité de traits fonctionnels. On parle également de biodiversité

taxonomique (un taxon correspond à une espèce) et de biodiversité fonctionnelle. Plusieurs taxons peuvent avoir un même trait fonctionnel très marqué (par exemple une capacité à assurer la stabilité du sol par une forte production de glomaline). Un même taxon peut avoir deux ou plusieurs traits fonctionnels importants.

Favoriser une biodiversité taxonomique et fonctionnelle suppose de favoriser une biodiversité des plantes-hôtes mais également une diversité de conditions de milieux : horizons de sols différents, présence de litières diversifiées, conditions hydriques différentes dans la parcelle...

Schéma de synthèse sur la biodiversité des CMA

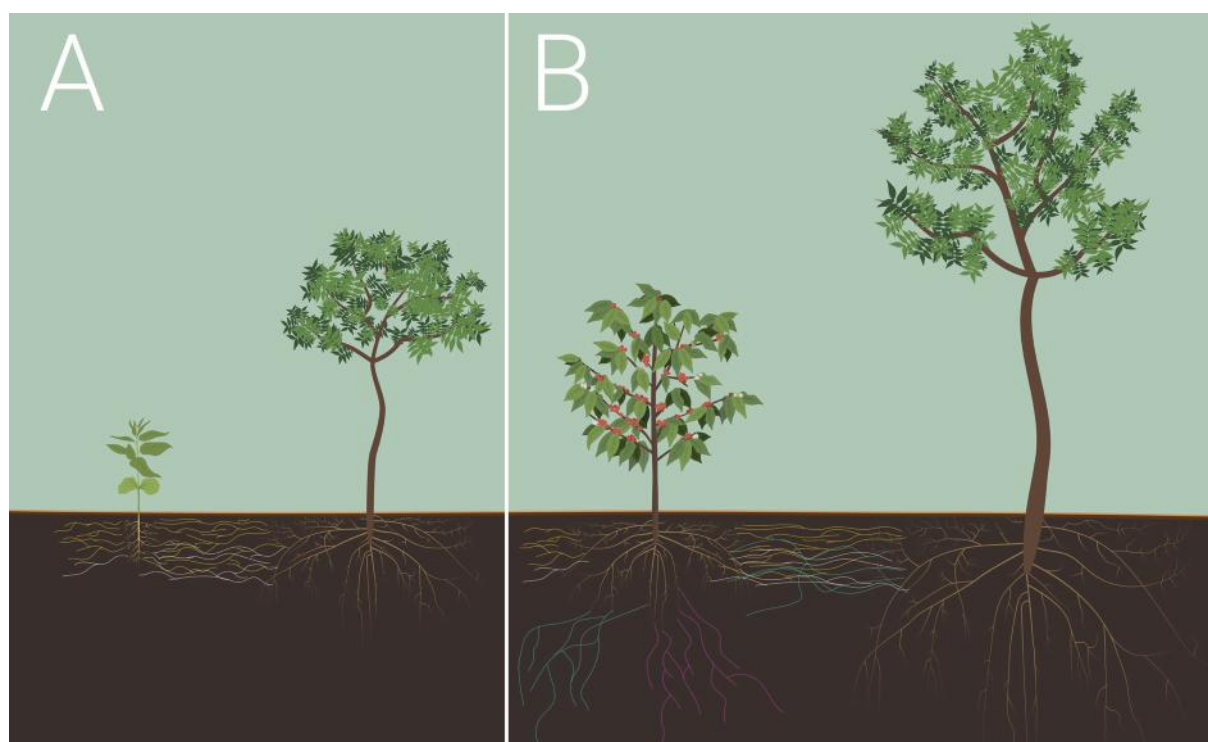


Schéma : initialement (A), un jeune caféier planté à proximité d'un Glycéria serait associé à des CMA généralistes (mycélium blancs et jaunes sur l'image). Après quelques années (B), la communauté de champignons racinaires serait complétée par des champignons plus spécifiques ou spécialisés aux besoins du caféier, permettant à ce dernier de diriger plus spécifiquement les échanges nutritionnels à son profit. Par ailleurs son enracinement profond lui permettra de bénéficier d'autres champignons adaptés aux horizons plus profonds du sol.

Diversité génétique au sein d'une espèce donnée.

La génétique des CMA est longtemps demeurée un mystère. Les cellules des organismes vivants eucaryotes (eucaryotes = organisme vivant ayant justement un « vrai noyau », par comparaison aux procaryotes, bactéries n'ayant pas de vrai noyau dans leur cellules) ont généralement un noyau. Mais les cellules des CMA en contiennent des milliers. Une diversité de noyaux signifie que chaque **gène** est représenté par un grand nombre d'**allèles** différents. Cela doit être en relation avec la très grande capacité d'adaptation constatée : en effet, une même espèce de champignon MA est capable de développer des relations symbiotiques avec une grande diversité de plantes. On peut supposer que cette faculté d'adaptation s'exprime aussi dans la capacité à vivre dans une diversité de biotopes (biotope des CMA = sol + climat du sol).

L'étude du génome de *Rhizophagus* (alias *Glomus*) a apporté des informations nouvelles sur les mécanismes génétiques nécessaires à la mise en place d'une symbiose mycorhizienne équilibrée profitant aux deux partenaires. Elle révèle que ce champignon endomycorhizien a perdu toutes les enzymes permettant de dégrader la lignine et la cellulose accumulées dans le sol ; il dépend ainsi totalement de sa plante-hôte pour subvenir à ses besoins en sucres et en énergie ; c'est un symbiote obligatoire. En contrepartie, il dispose d'un très grand nombre de gènes de communication et de signalisation utilisés afin de dialoguer avec ses plantes hôtes.

Gène : un gène correspond à une séquence d'ADN codant pour une protéine, cette protéine ayant un rôle bien précis dans une réaction biochimique et finalement un rôle dans l'expression d'un caractère particulier de l'organisme porteur de ce gène. Par exemple, un champignon peut avoir besoin pour se développer entre des cellules végétales de produire des protéines enzymatiques appelées pectinases, car elles permettent de détruire la pectine qui existe entre les parois celluloses de deux cellules végétales. Si ce champignon produit des pectinases, c'est qu'il est porteur dans son noyau des gènes nécessaires à cette synthèse.

Allèle d'un gène : la plupart des organismes vivants ont dans leurs cellules un seul noyau qui contient deux fois le même matériel génétique et donc deux fois les mêmes séquences génétiques. En réalité ces séquences diffèrent souvent un petit peu. Elles codent ainsi pour des protéines légèrement différentes. Cela conduit finalement à des modalités différentes d'un même caractère général. Cette diversité des allèles d'un même gène conduit à la diversité que nous observons finalement au sein d'une même espèce. Dans le cas des CMA, une même cellule géante (c'est-à-dire un réseau de mycélium ou une spore) contient des milliers de modalités d'un même noyau et donc des milliers de modalités des mêmes gènes

Des travaux de l'université d'Ottawa (2022) montrent que la plante-hôte influence l'abondance relative des noyaux cohabitant dans les cellules de leurs symbiotes fongiques. Ils montrent également que ces noyaux génétiquement différents collaborent entre eux au lieu de rivaliser les uns avec les autres, ce qui aurait pour effet de maximiser la croissance des champignons et de leurs hôtes.

CMA profonds et séquestration du carbone

Les CMA contribuent à la nutrition et croissance des plantes cultivées et présentent également des avantages écosystémiques. Un avantage des CMA des horizons de sol profonds réside dans différents mécanismes de séquestration du carbone. Le schéma suivant illustre ces mécanismes.

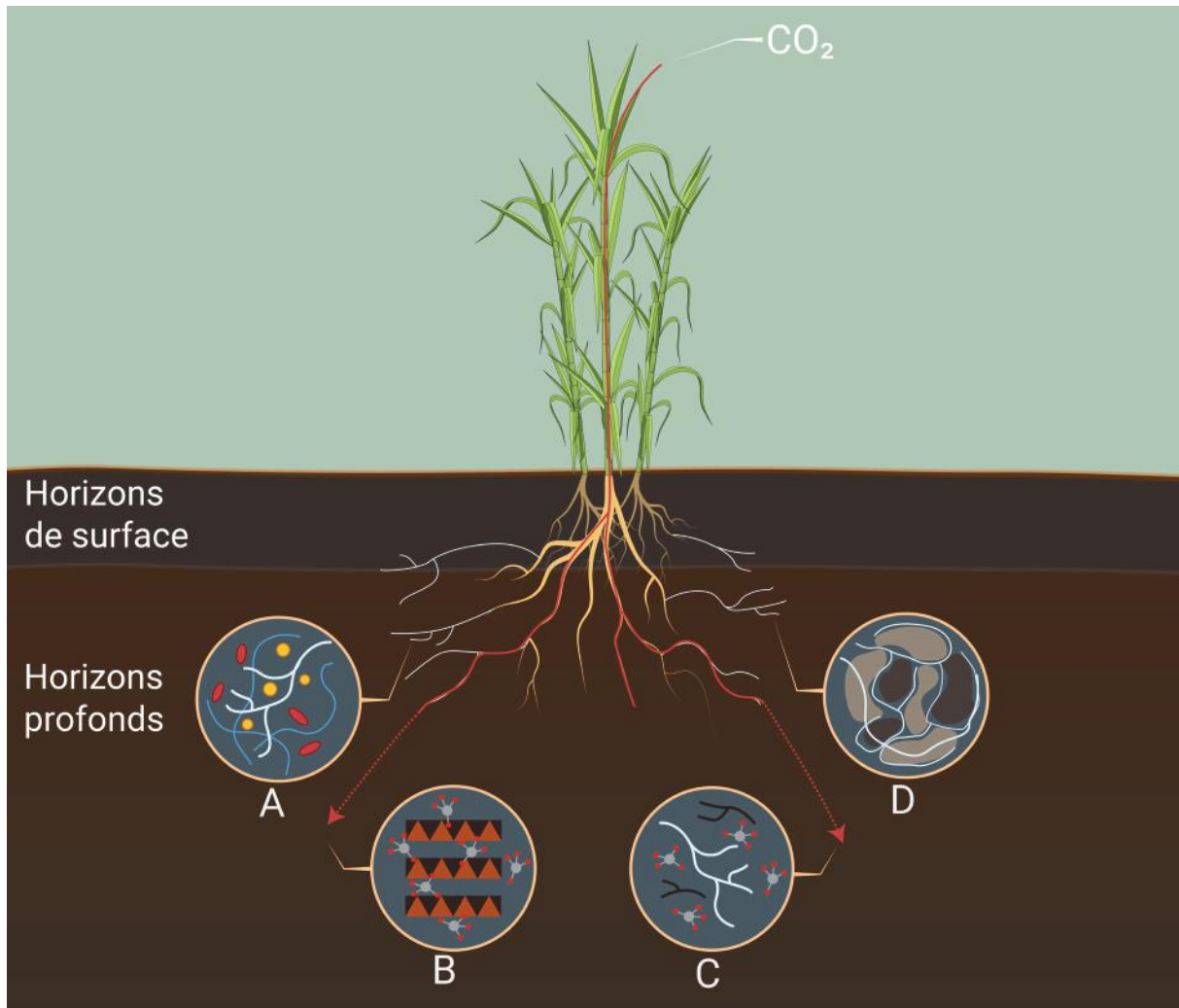


Schéma : champignons arbusculaires du sous-sol et séquestration du carbone. Les différents avantages des CMA du sous-sol sur la séquestration du carbone : (A) Amélioration de la structure du sol, conduisant à une matière organique protégée par les hyphes et par la glomaline. (B) Compétition avec les bactéries et les champignons saprotrophes, réduisant ainsi les taux de décomposition. (C) Augmentation de l'apport de carbone dans le sous-sol via les exsudats mycéliens et le turnover. (D) Formation de fractions de matière organique très stables associées à des minéraux. D'après MA Sosa-Hernández [2].

IV- CONCLUSION

Les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires : des organismes dont on a sous-estimé l'importance.

Il est toujours difficile de concevoir qu'une réalité biologique longtemps ignorée ou sous-estimée puisse être vraiment importante. Pour le sens commun, si cela était si important, cela se saurait depuis longtemps. Mais d'un autre côté, il faut bien que les choses soient découvertes un jour !

Donc, si les fonctions des CMA sont si nécessaires aux plantes et aux sols, quelles sont les raisons qui ont conduit à négliger ou minimiser celles-ci jusqu'à un passé récent ?

La première raison est que la microflore des sols, comprenant des milliers d'espèces et des milliards d'individus par gramme de sol constitue une sorte de boîte noire. On ne connaît que très peu des relations qui existent entre la plante et ces microorganismes et encore moins des relations qui existent entre les groupes fonctionnels de ces différents organismes. Mais tant que la flore microbienne fonctionne, nous pouvons continuer de profiter des fonctions cachées de ces microorganismes sans devoir absolument nous y intéresser plus que cela.

La deuxième raison est que les CMA sont des organismes microscopiques, cachés au cœur des systèmes racinaires et des sols, difficiles à étudier. Les recherches et les découvertes sur leurs fonctions essentielles sont récentes ou, pour certaines, très récentes. La glomaline par exemple n'a été découverte qu'en 1997. Cette molécule produite uniquement par les CMA se révèle essentielle à la formation des microagrégats des sols et d'une structure fine qui est à la base de la fertilité du sol. Il reste beaucoup à découvrir sur cette molécule étonnamment importante.

La troisième raison est que l'agriculture, depuis les années 50, a suivi une évolution technique qui a valorisé essentiellement la mécanisation, l'irrigation, les engrais chimiques et la lutte chimique contre les agents pathogènes. Cela a été une façon de s'affranchir de nombreuses contraintes naturelles mais également de nombreux avantages apportés par les organismes du sol. En particulier, l'apport régulier d'engrais phosphatés a entraîné une diminution du potentiel mycorhizien des sols, dans le sens où les plantes cultivées n'étant plus que faiblement mycorhizées, le pool de spores dans les sols s'est beaucoup amoindri en quantité et qualité. En parallèle, l'« amélioration variétale » a sélectionné des plantes adaptées à ces conditions de mécanisation et d'intrants chimiques mais qui ont perdu une diversité de gènes favorisant un large éventail de caractères de rusticité ou de naturalité. La perte de dépendance mycorhizienne est l'un de ces caractères. En favorisant des plantes adaptées à la nutrition minérale, on a perdu leur dépendance vis à vis des apports nutritionnels des CMA et par là, leur capacité à être colonisées.

Une première voie de valorisation des CMA adaptée au contexte de l'agriculture intensive.

De nombreux travaux de recherche et développement agronomique ont eu pour objectif de définir des modèles d'itinéraires techniques qui permettent d'associer une valorisation des CMA aux techniques agronomiques classiques. Les résultats du Québec (région pionnière sur ce sujet) dans le domaine des grandes cultures sont intéressants. Le principe ayant été de développer des techniques de multiplication d'inocula de champignons, il est possible d'enrichir les sols en spores et mycéliums de certaines espèces de CMA pour améliorer le potentiel mycorhizogène des sols et ainsi la mycorhization des plantes de grandes cultures.

Cependant, cela n'est réalisé qu'avec certaines espèces de CMA qui sont très ubiquistes (= pouvant s'associer à une diversité de cultures) et potentiellement concurrentes de communautés de CMA naturellement présentes dans les sols d'un territoire. D'une manière générale, il est par ailleurs remarqué que sur l'ensemble des expérimentations, les avantages de l'apport de CMA dans les sols selon ces méthodes peuvent être intéressants mais restent limités. Cela ne semble pas étonnant car dans ce modèle, de nombreux facteurs défavorables à l'expression des CMA ne sont pas levés.

Il est de fait assez difficile et sans doute long de réorienter des systèmes de grandes cultures, en évitant des baisses de rendement durant une période de transition. Le travail simplifié permet par exemple à l'évidence d'augmenter rapidement le potentiel de CMA d'un sol mais ce mode de travail apporte d'autres contraintes et implique une période de plusieurs années avant que le sol ne se restructure naturellement sous la seule action des systèmes racinaires et des organismes du sol.

Dans la même vision des choses, l'utilisation en pépinière d'inocula de champignons généralistes pour favoriser une mycorhization des plants présente le défaut d'introduire dans un terrain des champignons non locaux, à fort potentiel de multiplication et donc potentiellement concurrents des espèces naturellement présentes dans les sols locaux.

Une voie de valorisation selon des modèles d'agroécologie ou d'agroforesterie.

L'association dans un système de culture de plantes pérennes, à enracinement profond et comprenant des fabacées, favorise un ensemble de conditions qui vont permettre : (a) une valorisation d'une biodiversité naturelle de CMA; (b) une valorisation des fonctions des CMA : capacité à mobiliser phosphore et azote à partir de formes non solubles, transfert de nutriments via des RMC établis entre plantes voisines (notamment fabacées-plantes cultivées), régulation entre les plantes associées dans ces RMC; (c) une typicité des produits, dans le sens où les CMA du terroir peuvent participer aux voies métaboliques conduisant aux synthèses de molécules aromatiques...

Les moyens pour valoriser les fonctions des CMA en agroforesterie sont résumés dans le schéma suivant. Pour chaque plante cultivée et chaque modèle de production, chacune des trois phases évoquées supposera bien sûr des observations nombreuses et des cadres précis d'expérimentations.

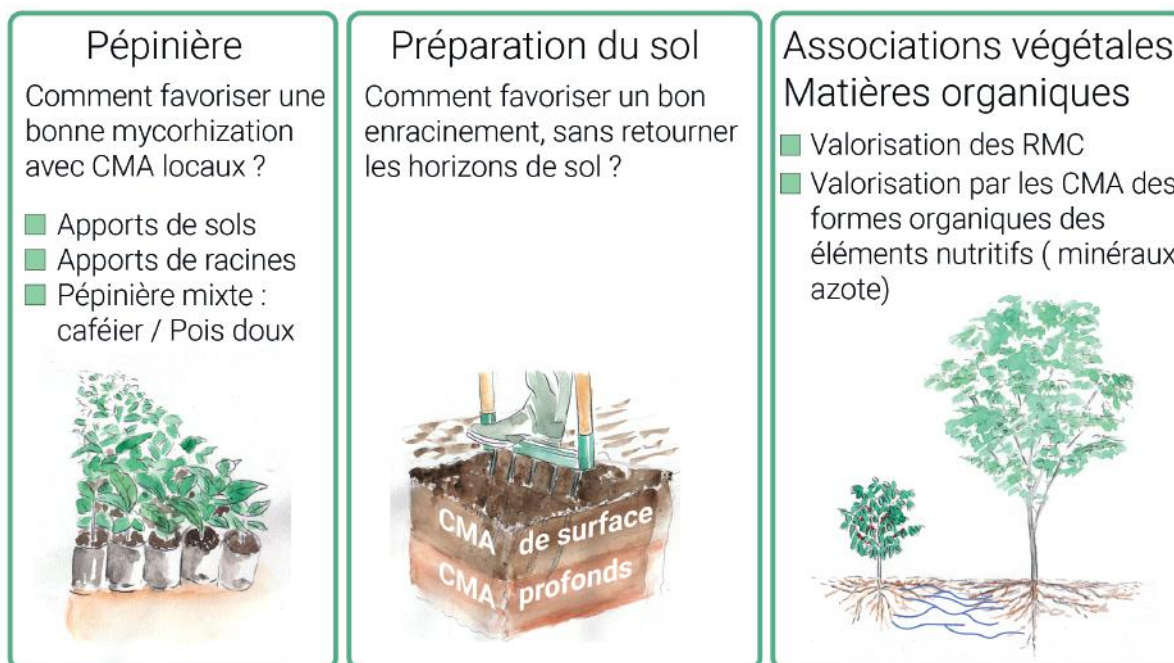


Schéma : les trois étapes pour valoriser la présence, la diversité et les fonctions des CMA dans un modèle agroforestier. Des précisions seront données à propos du cacaoyer et du caféier dans le tome 2. Les références citées dans l'étape pépinière sont présentées également dans le tome 2.

En pépinière, une mycorhization initiale des plants peut être réalisée de différentes façons à partir d'inoculum déjà présents naturellement dans les écosystèmes locaux (présents dans les sols ou dans les systèmes racinaires de plantes déjà installées). Ces façons diffèrent de l'introduction de spores obtenues en laboratoire.

Le travail du sol préalablement à la plantation doit préserver le potentiel de spores du milieu. Notamment, il est favorable à priori de ne pas bouleverser la succession des horizons de sol. La grelinette est un outil de jardinage très intéressant pour ameublir facilement le sol sans le retourner, dans un volume correspondant bien à une fosse de plantation d'un jeune arbre.

Les associations entre plantes peuvent être raisonnées pour favoriser différents avantages aux arbres alimentaires plantés. L'un des avantages est de favoriser leur mycorhization et leurs nutriments azotés et phosphatés en plantant ces arbres à côté d'arbres de la famille des fabacées. Cela sera précisé dans le tome 2, à propos du cacaoyer et du caféier.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] De Souza et al. 1999. Ontogeny of *Glomus clarum* in Ri T-DNA Transformed Roots. Mycologia. Vol. 91, No. 2 (Mar. - Apr., 1999), pp. 343-350
- [2] Sosa-Hernández et al. 2019. Subsoil Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Sustainability and Climate-Smart Agriculture : A Solution Right Under Our Feet? Front. Microbiol. 10 :744.
- [3] Glomalin Hiding Place for a Third of the World's Stored Soil Carbon. Agricultural Research/September 2002.
- [4] Taktek. 2015 - Dissolution biologique des phosphates : Interaction bactéries -mycorrhizes. Thèse de l'université de Laval.
- [5] Higo et al. 2013. Diversity and vertical distribution of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi under two soybean rotational systems. Biol. Fertil. Soils 49, 1085–1096.
- [6] Hernández et al. 2018. Evidence for Subsoil Specialization in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Frontiers in Ecology and Evolution.
- [7] Säle et al. 2015. Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem. 84, 38–52. doi: 10.1016/j. soilbio.
- [8] Werner et al. 2015. Partner selection in the mycorrhizal symbiosis/mutualism. New Phytol. 205, 1437–1442.
- [9] Rillig et al. 2016. Towards an integrated mycorrhizal technology: harnessing mycorrhiza for sustainable intensification in agriculture. Front. Plant Sci. 7:1625.
- [10] Walder et al. 2012. Mycorrhizal Networks: Common Goods of Plants Shared under Unequal Terms of Trade. Plant Physiology, Volume 159, Issue 2, June 2012, Pages 789–797
- [11] Zheng et al. 2015. Foraging capability of extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to soil phosphorus patches and evidence of carry-over effect on new host plant. Plant Soil 387, 201–217.
- [12] Frey-Klett et al. 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited New Phytologist. Volume 176, Issue 1 October 2007 Pages 22-36
- [13] Kabir et al. 1997. Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization : Hyphal density and mycorrhizal root colonization. Plant and Soil 192: 285–293.
- [14] Fierer et al. 2003. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. Soil Biol. Biochem. 35, 167–176.

- [15] Johnson et al. 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. — *Oecologia*, 86, pp. 349-358.
- [16] Husband et al. 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. — *FEMS Microbiology Ecology*, 42, pp. 131-13.
- [17] Diédhiou et al. 2010. Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. — *Environmental Microbiology*, 12, pp. 2219-2232.
- [18] Pringle et al. 2002. Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. — *American Journal of Botany*, 89, pp. 1439-1446.
- [19] Oehl et al. 2016. Champignons mycorrhiziens arbusculaires: bio-indicateurs dans les sols agricoles *Recherche Agronomique Suisse* 7 (1): 48–55.
- [20] Martin et al. 2013. The genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insights into the oldest plant symbiosis. *Proc Ntl Acad Sci* – online Early Edition 25 novembre 2013.

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



Jean Rondet / SENS ET TERRITOIRE / www.sensterritoire.com



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



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



Infographie Couverture / Illustrations / Mise en page

Alexandre Parolo / OSTPROD / www.ostprod.com

Crédit photo couverture : DEAL Martinique.

MYCONOVA CARAÏBES

Champignons Mycorhiziens Arbusculaires TOME 1 - GÉNÉRALITÉS

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

La physiologie végétale et l'agriculture ont longtemps ignoré le rôle fondamental des champignons qui vivent en symbiose obligatoire avec les plantes. La quasi-totalité des espèces de plantes que nous cultivons pour nous nourrir vivent en association étroite avec des champignons :
Les Champignons Mycorhiziens Arbusculaires.

Les recherches scientifiques révèlent aujourd'hui tout leur potentiel et peuvent soutenir et orienter la conception de formes d'agriculture plus économes en intrants et plus durables. Une valorisation de cette biodiversité offre notamment des solutions d'adaptation des cultures face au changement climatique.

Ce premier ouvrage propose une synthèse des données actuelles sur ces champignons.

Un deuxième ouvrage traite de trois exemples : la canne à sucre, la cacaoyer et le caféier.

Le programme Myconova, porté par le Parc Naturel Régional de Martinique, permet aujourd'hui :

- De diffuser des informations sur le fonctionnement des champignons du sol ;
- De conforter par de nouvelles données scientifiques des pratiques agroforestières traditionnelles précieuses pour l'avenir ;
- De proposer de nouvelles pistes d'amélioration des modèles agroécologiques ;
- De proposer de nouveaux cadres de compréhension et de suivi des espaces cultivés.

Interreg
Caraïbes
Fonds européen de développement régional



l'Europe
s'engage
avec les Antilles-Guyane
dans la Grande Caraïbe



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