

Les mycorhizes

Une fascinante biocénose en forêt

Simon Egli et Ivano Brunner



Fig. 1. L'Hébélome à centre sombre (*Hebeloma mesophaeum*) colonise principalement les racines des plantules, comme celles de ce jeune épicéa (en haut). Il entoure d'un épais manteau fongique l'extrémité des racelles (en bas).

Introduction

Chacun sait que l'on trouve des champignons en forêt. Mais ce qui est moins connu, c'est pourquoi ils poussent principalement en forêt et quelles fonctions ils y remplissent.

Les champignons présents dans la litière et le bois favorisent la décomposition des feuilles, des aiguilles et du bois et la réintégration de leurs éléments dans la chaîne trophique. Les champignons mycorhiziens, c'est-à-dire les champignons vivant en symbiose avec les arbres de la forêt, jouent un rôle tout autant important pour l'écosystème forestier. Cette symbiose est bénéfique aussi bien à l'arbre qu'au champignon.



Fig. 2. Le champignon et l'arbre vivent en partenariat symbiotique.

Le champignon – Considérations d'ordre général

Dans le langage populaire, les champignons représentent ce que l'on cueille en forêt et que l'on met dans son panier. Au sens strict du terme, cette définition n'est pas correcte car le produit de la récolte n'est que la **fructification** du champignon. La partie principale, le **mycélium**, est un lacs de filaments ouateux qui pousse dans le sol où il vit, invisible à nos yeux. Ce mycélium forme des fructifications si les conditions y sont favorables.

Les mycéliums peuvent atteindre une taille considérable et vivre longtemps. Une colonie d'armillaires (*Armillaria bulbosa*) a été examinée à l'aide de méthodes moléculaires. Elle occupe 5 ha, pèse dix tonnes et a 1500 ans, selon les estimations. Ainsi, les champignons font partie **des plus gros et des plus vieux organismes vivants**.

Aujourd'hui, quelque 70 000 espèces fongiques ont été recensées: on estime à plus d'un million le nombre d'espèces existant sur notre planète. Elles sont beaucoup plus nombreuses que les plantes à fleurs. Les champignons présentent des formes les plus diverses: de l'unicellulaire aux pluri-

cellulaires, ils sont composés de structures complexes. Il existe en Suisse 6000 espèces de **macromycètes** (fructifications de champignon visibles à l'œil nu).

Les champignons constituent un règne autonome, le règne fongique, car ils n'appartiennent ni au règne végétal ni au règne animal. Leur comportement alimentaire les rend davantage semblables aux animaux qu'aux plantes. Tout comme les animaux, ou comme nous, les êtres humains, ils sont **hétérotrophes vis-à-vis du carbone**, c'est-à-dire qu'ils ont besoin d'une source de carbone organique externe pour arriver à s'alimenter, contrairement aux plantes vertes qui produisent elles-mêmes ces éléments grâce à la photosynthèse.

D'après la provenance de leur nourriture, les champignons se divisent en trois groupes: les **champignons symbiotiques** (ils vivent en symbiose avec des plantes vivantes; ce sont p. ex. les champignons mycorhiziens ou les champignons lichéniques), les **champignons saprophytes** (ils décomposent la matière organique) et les **champignons parasites** (ils vivent au dépens d'organismes vivants).

Qu'est-ce qu'une mycorhize?

La mycorhize (du grec «mukês» pour champignon et «rhiza» pour racine) est l'association symbiotique d'un champignon avec les racines d'une plante. En d'autres termes, c'est une racine colonisée par un champignon mycorhizien qui en a modifié la morphologie. En effet, le champignon entoure d'un épais tissu de filaments (appelé le mycélium) l'extrémité des radicelles. C'est ainsi qu'apparaît le manteau fongique (fig. 1). L'aspect des racines mycorhizées varie largement d'un champignon à l'autre (fig. 4).

Près d'un tiers des macromycètes (fructifications de champignon visibles à l'œil nu) de nos forêts sont des champignons mycorhiziens. Nous en comptons quelque 2000 espèces, dont de nombreux champignons comestibles très appréciés, comme les Truffes, le Bolet cèpe, le Bolet bai, la Russule charbonnière, le Lactaire délicieux, ou la Chanterelle. Mais beaucoup de champignons vénéneux en font aussi partie; ce sont entre autres l'Amanite tue-mouches, l'Amanite phalloïde, le Bolet satan ou le Cortinaire couleur de rocou. Bon nombre de champignons

mycorhiziens sont tributaires d'hôtes spécifiques, c'est-à-dire qu'ils colonisent des espèces ligneuses bien déterminées et qu'on ne les trouve que sur ces arbres (comme le Bolet du mélèze ou le Lactaire sanguin de l'épicéa). D'autres ne sont présents que dans des forêts de feuillus ou de résineux. Les pessières en comptent plus de 150 espèces, les chênaies plus de 100 et les aulnaies une cinquantaine. Le système racinaire d'un seul arbre abrite généralement plusieurs espèces de champignons mycorhiziens. Certains, comme les Hébélomes (*Hebeloma* sp.) ou les Laccaires (*Laccaria* sp.), ne symbiotisent que les plantules et les jeunes arbres de l'âge des fourrés. D'autres ne se trouvent que dans des futaies, comme les Bolets (*Boletus* sp.) et les Russules (*Russula* sp.).

Dans nos régions, toutes les racines des arbres forestiers sont mycorhizées. Ce sont généralement des mycorhizes ectotrophes ou ectomycorhizes. On les reconnaît par la présence d'un épais manteau fongique qui entoure les radicelles et progresse entre les cellules corticales (fig. 7).



Fig. 3. Contrairement aux racines non mycorhizées qui ont des poils absorbants (en haut: racine d'épicéa stérile), les racines mycorhizées (en bas: racines d'épicéa mycorhizées par un Hébélome) sont entourées d'un manteau fongique à partir duquel les hyphes se répandent dans le sol.



Fig. 4. Fructifications et mycorhizes (d'en haut en bas) de la Russule ocre et blanchâtre (*Russula ochroleuca*); du Cortinaire à odeur d'anis (*Cortinarius odorifer*), un représentant du genre le plus riche en espèces symbiotiques; du Laccaire améthyste (*Laccaria amethystina*), qui colonise principalement les racines des plantules de jeunes arbres; de la fructification souterraine de *Arcangeliella borziana*; et de la Truffe du Périgord (*Tuber melanosporum*).

Fonctions de la mycorhize

a) Un échange d'éléments nutritifs vitaux

La mycorhize est un organisme dans lequel l'arbre et le champignon mycorhizien s'échangent des matières – un peu comme à la bourse. Tandis que l'arbre fournit au champignon les sucres élaborés lors de la photosynthèse, ce dernier lui offre en échange des éléments nutritifs, comme l'azote (N) et le phosphore (P), qu'il a prélevés dans de minuscules espaces poreux du sol, à l'aide de ses hyphes fins. Étant donné que les hyphes se répandent largement dans le sol, la surface d'absorption est beaucoup plus grande que celle occupée par les poils absorbants des plantes non mycorhizées (fig. 6). Ainsi, les tissus des plantes mycorhizées contiennent souvent des concentrations accrues d'azote et de phosphore (fig. 5). L'échange de ces éléments entre le champignon et l'arbre passe par une zone spécifique appelée le réseau intercellulaire de Hartig (d'après T. Hartig, botaniste forestier allemand). Ce réseau est composé d'un épais tissu fongique qui s'installe entre les cellules racinaires et les radicelles, assurant ainsi un contact étroit entre les deux partenaires. Si l'on observe au microscope la coupe transversale d'une mycorhize, on voit que son tissu fongique ressemble à un filet, d'où le nom de réseau de Hartig. Le manteau fongique et le réseau de Hartig ont la particularité d'emmagasiner le phosphore et de l'accumuler sous forme de polyphosphates à longue chaîne, ou granules de polyphosphates, qui sont stockés dans les cellules fongiques sous forme solide.

Le développement d'une mycorhize dure de quelques jours à quelques semaines. Il a pour effet de stopper la croissance longitudinale des radicelles et d'inhiber la formation des poils absorbants (fig. 3). Les hyphes de la mycorhize prélèvent alors pour les racines les éléments nutritifs et l'eau nécessaires à l'arbre. Une mycorhize vit généralement durant une ou deux périodes de végétation. Mais sa présence n'empêche pas les racines, au printemps, de s'extraire du manteau fongique qui les entoure ni d'être colonisées par un nouveau champignon mycorhizien.

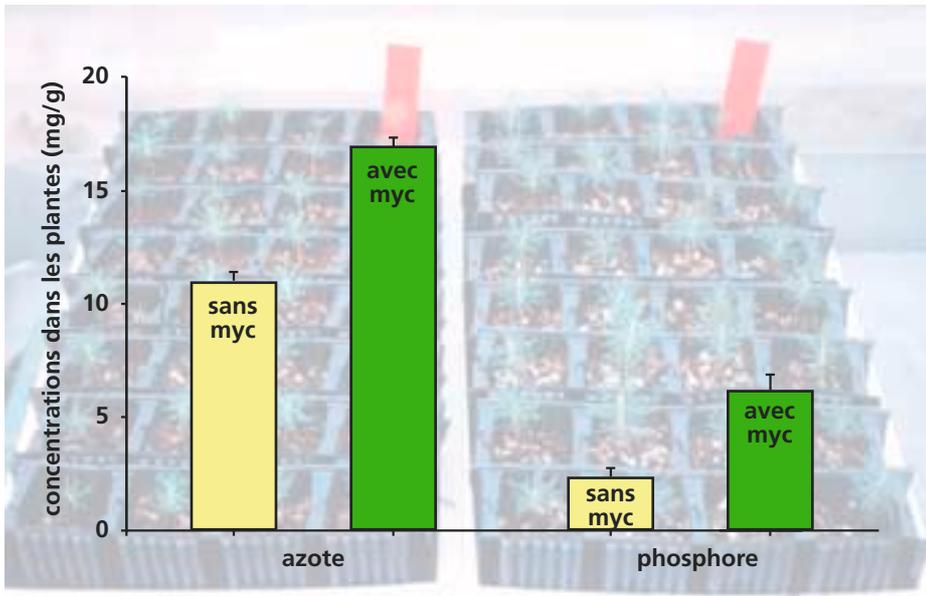


Fig. 5. Les plantes mycorhizées (avec myc), comme cette plantule d'épicéa en symbiose avec le *Laccaria laqué*, contiennent des concentrations d'azote et de phosphore élevées, ce qui n'est pas le cas chez les plantes non mycorhizées (sans myc).

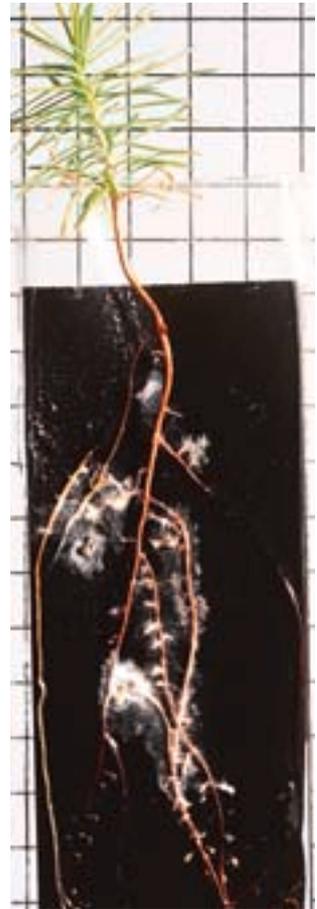


Fig. 6. Les hyphes d'un champignon mycorhizien se répandent largement dans le sol et augmentent ainsi la surface d'absorption d'eau et d'éléments nutritifs. Ces derniers sont transportés directement aux mycorhizes par la voie des rhizomorphes (cordon composé d'hyphes mycorhiziens).

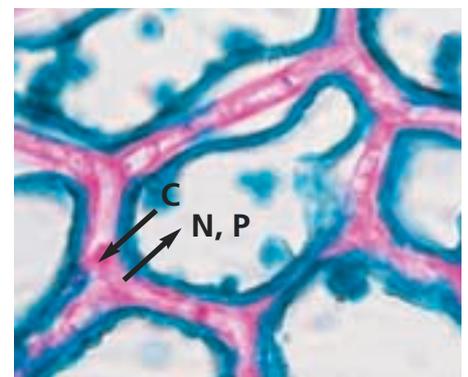
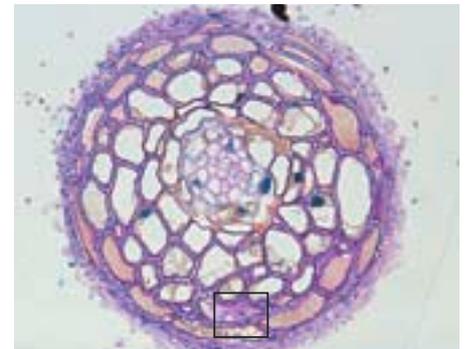


Fig. 7. Cette plantule d'épicéa mycorhizée illustre la structure d'une mycorhize (figure supérieure). On distingue, dans la coupe transversale, un épais manteau fongique et le réseau de Hartig à l'intérieur de la mycorhize (figure du milieu). L'échange de carbone (C) et d'éléments nutritifs (N, azote; P, phosphore) se fait principalement entre le réseau de Hartig (en rouge) et les cellules corticales (en bleu; figure inférieure)

b) Protection contre les polluants

Les mycorhizes protègent aussi l'arbre des effets toxiques des polluants. Depuis le début de l'industrialisation au 19e siècle, les émissions de polluants contiennent entre autres des métaux lourds qui se déposent aussi en forêt. Si certains de ces éléments, tels le fer, le zinc ou le cuivre, sont indispensables à la plante, d'autres sont toxiques, comme le plomb, le cadmium, le nickel, le mercure ou le chrome. Les métaux lourds n'étant pas décomposables, ils s'accumulent dans la biosphère et constituent ainsi un danger croissant pour les organismes vivants. Mais une partie des champignons mycorhiziens y résistent particulièrement bien, même lorsque leurs teneurs dans le sol sont élevées. Tout comme l'aluminium, certains métaux lourds se fixent dans le mycélium; on les trouve dans les granules de polyphosphates, à l'intérieur des cellules, sur les parois et noyaux cellulaires ainsi que dans des protéines spéciales (fig. 8). Chez les plantes mycorhizées, ils sont retenus dans le manteau fongique déjà et ils ne parviennent à la racine de la plante qu'en quantités réduites. Ici, la mycorhize est comparable à un filtre. Le revers de la médaille: ces métaux lourds s'accumulent dans les fructifications du champignon, au risque de rendre les champignons comestibles impropres à la consommation.

Les substances radioactives ont un comportement semblable. Elles sont aussi véhiculées par l'air et se déposent en forêt. Du césium radioactif fut identifié pour la première fois après les essais nucléaires dans les années 50 et 60. En Europe, la principale source de radioactivité a été créée par la catastrophe de Tchernobyl, en 1986. Tout comme le strontium, le césium fait partie des substances radioactives les plus significatives, notamment à cause de sa longue demi-vie biologique (30 ans). Dans nos sols forestiers, les teneurs en césium radioactif varient largement. Les valeurs les plus élevées ont été mesurées au Tessin. Le césium contenu dans le sol se fixe aux champignons et aux bactéries. C'est pour cela que les plantes n'en absorbent que de petites quantités et qu'il ne peut être éliminé de l'écosystème. Au même titre que les métaux lourds, le césium s'accumule dans les hyphes; ses concentrations sont par-

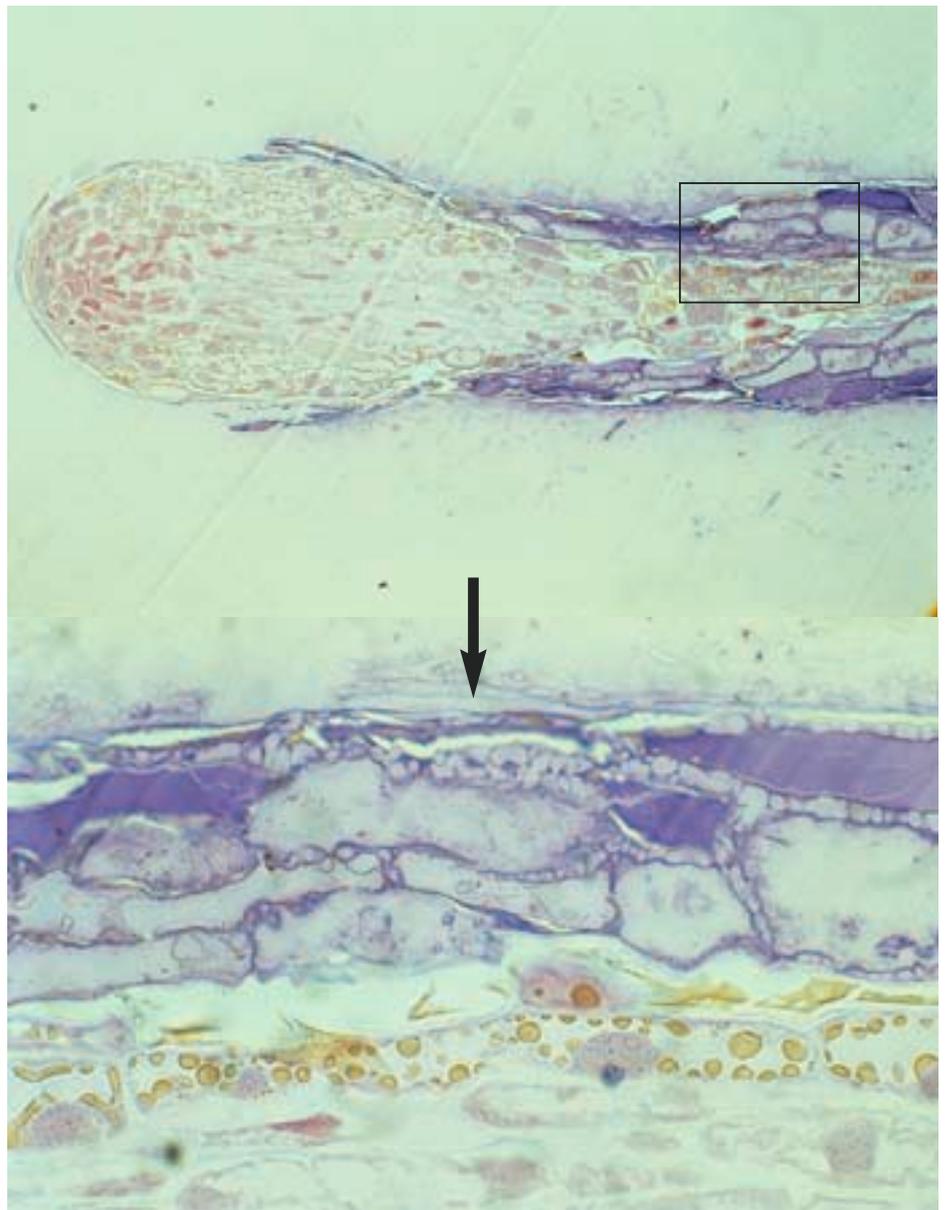


Fig. 8. On remarque dans cette coupe longitudinale d'une mycorhize d'épicéa que la plupart de l'aluminium toxique (en bleu) est contenue dans le champignon (en haut). L'aluminium se fixe principalement aux parois du manteau fongique et dans le réseau de Hartig (en bas).

fois très élevées, notamment dans les fructifications de certains champignons mycorhiziens.

c) Autres fonctions des mycorhizes

Comme nous l'avons déjà mentionné, les mycorhizes favorisent l'absorption par les racines des éléments nutritifs et de l'eau et améliorent la protection de la plante contre les polluants. Par ailleurs, les plantes mycorhizées tolèrent mieux les facteurs stressants d'ordre abiotique et biotique. Le champignon élabore des sucres, comme le mannitol ou l'arabitol, qui rendent les

racines plus résistantes au gel. En outre, il synthétise des antibiotiques, induit la formation du tanin et favorise la flore microbienne dans le manteau fongique, ce qui augmente le pouvoir défensif des plantes contre les pathogènes contenus dans le sol. Enfin, les phytohormones formées par les champignons mycorhiziens (p. ex. auxine, gibbérelline, cytokinine, éthylène) favorisent la croissance des plantes.

L'azote – une menace pour les champignons mycorhiziens

Depuis des décennies, les émissions polluantes produites par les activités humaines sont en augmentation et donc aussi les apports acides et azotés qui se déposent en forêt. En Suisse, l'agriculture, l'industrie, les chauffages et le trafic émettent dans l'atmosphère entre 20 et 80 kg d'azote par hectare et par année. L'azote est un élément nutritif nécessaire à la plante certes; mais en teneurs élevées, il peut être néfaste aux arbres car il freine la croissance des champignons mycorhiziens dans le sol – des expérimentations l'ont prouvé (fig. 9).

Les observations sur le terrain et les essais de fumure nous ont appris que les dépôts accrus d'azote réduisent considérablement la diversité des champignons ectomycorhiziens – évaluée à l'aide des fructifications – tandis que celle des champignons saprophytes reste la même. Un changement dans la composition des espèces de champi-



Fig. 9. Des concentrations accrues d'azote dans le sol entravent le développement des hyphes, ce qui n'est pas le cas dans des conditions normales (à gauche); sous cet effet, le substrat se désagrège (à droite).



Fig. 10. Les mycorhizes peuvent être produites en laboratoire. On inocule un champignon mycorhizien à la racine d'une plantule. Il arrive même parfois que des fructifications se forment, comme chez cet Hébélome.

gnons mycorhiziens a également été décelé en examinant des mycorhizes dans le sol. Sous l'effet de fortes teneurs en azote, une partie de ces champignons ne forment plus de mycorhizes. Devant ces résultats, la disparition de certaines espèces fongiques est à craindre. Les effets que pourraient avoir de tels changements pour les arbres forestiers symbiotisés est encore difficile à estimer à l'heure actuelle.

Les concentrations élevées d'azote sont aussi défavorables à la formation des structures de la mycorhize. Si ces structures se modifient, le champignon et l'arbre s'échangent moins d'éléments nutritifs et d'hydrates de carbone. La santé de l'arbre et la formation de fructifications des champignons mycorhiziens peuvent en subir les conséquences.

Pas de forêt, pas de champignon – Pas de champignon, pas de forêt?

Sans la forêt, il n'y aurait certainement aucun champignon mycorhizien et nous chercherions en vain des champignons comestibles, comme les Bolets, les Chanterelles, les Russules, les Lactaires et les Truffes. Et si la forêt n'avait pas de champignons mycorhiziens? Notre expérience n'est pas assez large pour vraiment répondre à cette question car, par chance, nos forêts contiennent encore suffisamment de champignons mycorhiziens. Mais il est certain que sur les sols pauvres en éléments nutritifs, les arbres ne pourraient pas prélever suffisamment d'éléments minéraux sans l'aide de leur partenaire symbiotique. Des recherches expérimentales nous ont appris qu'en l'absence de mycorhizes, les arbres forestiers ne pourraient pas se défendre contre les agents pathogènes présents dans leurs racines et qu'ils seraient davantage sensibles à la sécheresse, au gel ou aux influences néfastes de l'environnement. En conséquence, les champignons mycorhiziens sont indispensables aux arbres forestiers et l'on peut supposer que s'ils n'existaient pas, nos forêts auraient un tout autre aspect.

Les champignons mycorhiziens et les interventions sylvicoles

Les champignons mycorhiziens et les arbres forestiers vivent en interdépendance. Si l'un des partenaires est en mauvaise santé, l'autre en souffre. Ain-

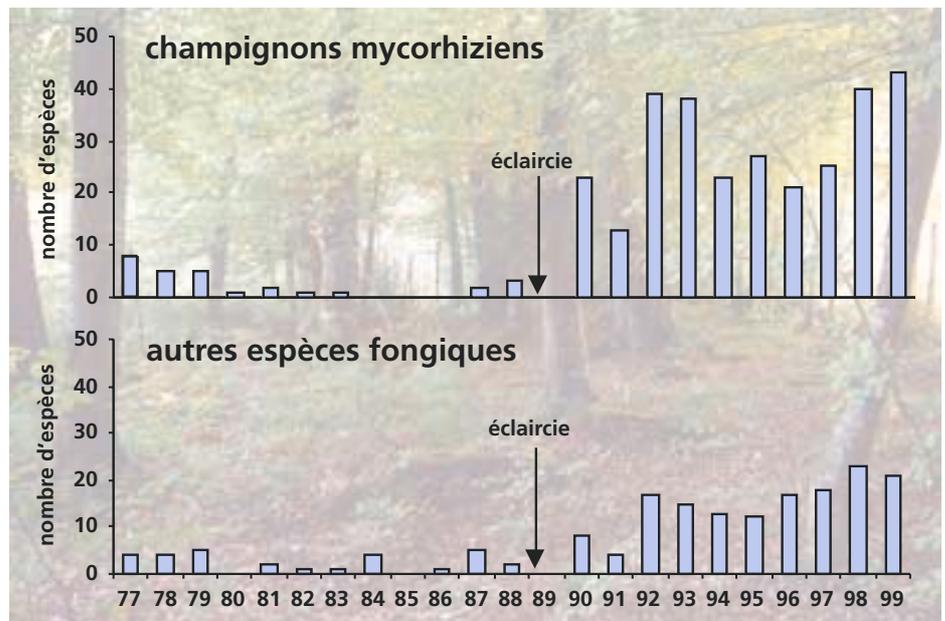


Fig. 11. La coupe d'éclaircie a un effet positif sur la composition de la flore fongique (champignons mycorhiziens et autres espèces fongiques). Une éclaircie de forte intensité (réduction de 35% du nombre de tiges) a été réalisée en hiver 1989 dans une forêt mixte densément peuplée de vieux arbres dans la réserve mycologique de La Chanéaz (FR).

si, dès qu'un arbre est abattu par le vent ou récolté lors d'une coupe de réalisation, le champignon mycorhizien ne fructifie plus car son partenaire ne lui fournit plus les hydrates de carbone dont il a besoin. Si le champignon ne trouve pas un nouveau partenaire, il peut encore vivre quelques années grâce aux réserves d'hydrates de carbone présentes dans le rhizome. Mais ces ressources ne sont pas suffisantes pour qu'il puisse former des fructifications.

Une étude réalisée dans la réserve mycologique de La Chanéaz a montré que certaines interventions sylvicoles peuvent favoriser la flore fongique (fig. 11). A la suite d'une importante coupe d'éclaircie exécutée dans une forêt mix-

te densément peuplée de vieux arbres pauvres en champignons, la flore fongique a carrément explosé. Cette réaction pourrait être due au fait que les couronnes des arbres restants ont eu davantage de place, ce qui a favorisé leur croissance – une analyse des cernes l'a démontré. Il est probable que les mycéliums restés sous-alimentés dans le sol pendant des années ont retrouvé une nouvelle énergie grâce à l'apport d'hydrates de carbone qui aura stimulé leur fructification. A la suite de cette éclaircie, certains champignons comestibles, comme le Bolet commun, le Bolet bai ou la Russule charbonnière, ont été récoltés pour la première fois sur cette parcelle.

Des mesures concrètes en faveur des champignons mycorhiziens

- Les éclaircies de vieux peuplements sombres et denses favorisent la biodiversité et la production des fructifications de champignons mycorhiziens.
- Plus les essences peuplant une forêt sont diverses, plus la diversité des champignons mycorhiziens est grande; chaque arbre a ses propres partenaires symbiotiques.
- Que faire lorsque des arbres sont abattus par vent? Lors du déblaiement de ces zones, le plus grand soin devrait

être accordé aux jeunes arbres encore sur pied. Ils sont un véritable refuge pour les champignons mycorhiziens qui ont perdu leur partenaire et ils les aident à s'implanter dans la nouvelle génération d'arbres.

- Par égard pour le champignon, il serait utile de renoncer à brûler en forêt les rémanents de coupes issus de la récolte des bois. Il est souhaitable de laisser sur place les branches de bois mort car elles favorisent le développement d'espèces fongiques rares.

Remarques finales

Si l'on considère toute l'importance que revêtent les champignons mycorrhiziens pour l'arbre – ils lui fournissent des éléments nutritifs, augmentent sa résistance au stress et favorisent la cohésion mécanique du sol – la diminution de ces organismes est un phénomène à prendre au sérieux. Il est donc essentiel de sauvegarder la flore fongique et sa diversité. Cet impératif s'impose tant sous l'aspect de la protection de la nature qu'au point de vue forestier. Une protection adéquate de la flore fongique se justifie donc largement.

Traduction: Monique Dousse

Bibliographie:

- BRUNNER, I. 2001. Ectomycorrhizas: their role in forest ecosystems under the impact of acidifying pollutants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10, 13–27.
- BRUNNER, I., BRODBECK, S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. *Environmental Pollution* 114, 223–233.
- BRUNNER, I., FREY, B. 2000. Detection and localization of aluminum and heavy metals in ectomy-

- corrhizal Norway spruce seedlings. *Environmental Pollution* 108, 121–128.
- EGLI, S., F. AYER, S. LUSSI, B. SENN-IRLET, P. BAUMANN 1995. Pilzschutz in der Schweiz. Ein Leitfaden für Behörden und interessierte Kreise. – Protezione dei funghi in Svizzera, Guida per autorità e cerchie di interessati. – La protection des champignons en Suisse. Un aide-mémoire à l'intention des autorités et des milieux intéressés. *Merkbl. Prax. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch.* 25.
- HEIJDEN VAN DER, M.G.A., SANDERS, I.R. (eds.) 2002. *Mycorrhizal Ecology. Ecological Series 157*, Springer Verlag, Berlin.
- PETER, M., AYER, F., AND EGLI, S. 2001. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macrofungal sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist* 149:311–325.
- SMITH, S.E., READ, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
- WERNER, D. 1987. *Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen*. Thieme, Stuttgart.

Adresse des auteurs:

Dr Simon Egli
Dr Ivano Brunner
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
simon.egli@wsl.ch
ivano.brunner@wsl.ch

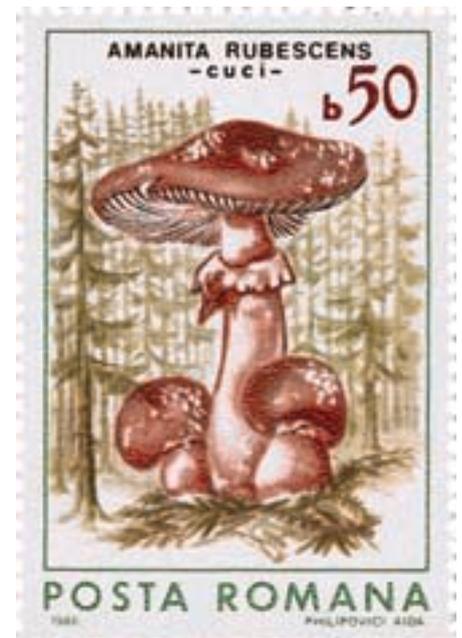


Fig. 12. L'amanite vineuse (*Amanita rubescens*) se trouve souvent dans les forêts d'épicéa, comme celle figurant sur ce timbre-poste de Roumanie (Collection K. Häne).

Notice pour le praticien ISSN 1012-6554

Concept

Les résultats de la recherche sont élaborés pour constituer des pôles de savoir et des guides d'action à l'intention des acteurs de la pratique. Cette série s'adresse aux milieux de la foresterie et de la protection de la nature, aux autorités, aux écoles ainsi qu'aux non-initiés.

Les versions allemandes de cette série sont intitulées

Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876

Les éditions italiennes paraissent occasionnellement dans le périodique

Sherwood, Foreste ed Alberi Oggi.

Derniers numéros parus

- no 34: NIERHAUS-WUNDERWALD, D., 2001: Le bombyx disparate (*Lymantria dispar* L.). 8 p.
- no 33: SCHIEGG PASINELLI, K.; SUTER, W., 2000: Le bois mort – un habitat. 6 p.
- no 32: NIERHAUS-WUNDERWALD, D., 2000: Les rouilles de l'épicéa. 8 p.
- no 31: NIERHAUS-WUNDERWALD, D.; Forster, B., 2000: Les insectes corticoles des pins. 12 p.
- no 30: FORSTER, B.; BUOB, S.; COVI, S.; OEHRY, E.; URECH, H.; WINKLER, M.; ZAHN, C.; ZUBER, R., 1998: Nettoyement du parterre de coupe. 4 p. Version électronique (PDF, 332 Kb)
- no 29: NIERHAUS-WUNDERWALD, D., 1998: Biologie et régulation naturelle des hyponomeutes. 8 p.
- no 28: NIERHAUS-WUNDERWALD, D.; LAWRENZ, P., 1997: Biologie du gui. 8 p.

Managing Editor

Dr Ruth Landolt
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
E-mail: ruth.landolt@wsl.ch
www.wsl.ch/lm/publications/

Impression:
Bruhin AG, Freienbach