

# **UNIVERSITÉ TOULOUSE III PAUL SABATIER**

FACULTÉ DE SANTÉ

DEPARTEMENT DES SCIENCES PHARMACEUTIQUES

ANNÉE : **2022**

**THESE 2022 TOU3 2127**

## **THESE**

**POUR LE DIPLÔME D'ETAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE**

Présentée et soutenue publiquement

par

DEBRANCHE YOAN

**LA MYCORHIZE : UN ATOUT POUR L'AGRICULTURE ET  
L'AGROFORESTERIE : EXEMPLE DE LA CULTURE DU  
BLÉ, DE LA TRUFFE ET DU LACTAIRE DÉLICIEUX**

Le 12 Décembre 2022

Directeur de thèse : LE LAMER Anne-Cécile

JURY

Président : LE LAMER Anne-Cécile

1er assesseur : VANSTEELANDT Marieke

2ème assesseur : GAYRAUD Bérengère

3ème assesseur : RIVIERE Delphine

**PERSONNEL ENSEIGNANT**  
**du Département des Sciences Pharmaceutiques de la Faculté de santé**  
**au 4 avril 2022**

**Professeurs Émérites**

Mme BARRE A.	Biologie Cellulaire
M. BENOIST H.	Immunologie
M. BERNADOU J	Chimie Thérapeutique
M. CAMPISTRON G.	Physiologie
Mme NEPVEU F.	Chimie analytique
Mme ROQUES C.	Bactériologie - Virologie
M. ROUGE P.	Biologie Cellulaire
M. SALLES B.	Toxicologie

**Professeurs des Universités**

<b>Hospitalo-Universitaires</b>		<b>Universitaires</b>	
Mme AYYOUB M.	Immunologie	Mme BERNARDES-GENISSON V.	Chimie thérapeutique
M. CESTAC P.	Pharmacie Clinique	Mme BOUTET E.	Toxicologie - Sémiologie
M. CHATELUT E.	Pharmacologie	Mme COUDERC B.	Biochimie
Mme DE MAS MANSAT V.	Hématologie	M. CUSSAC D. (Vice-Doyen)	Physiologie
M. FAVRE G.	Biochimie	M. FABRE N.	Pharmacognosie
Mme GANDIA P.	Pharmacologie	Mme GIROD-FULLANA S.	Pharmacie Galénique
M. PARINI A.	Physiologie	M. GUIARD B.	Pharmacologie
M. PASQUIER C.	Bactériologie - Virologie	M. LETISSE F.	Chimie pharmaceutique
Mme ROUSSIN A.	Pharmacologie	Mme MULLER-STAUMONT C.	Toxicologie - Sémiologie
Mme SALLERIN B.	Pharmacie Clinique	Mme REYBIER-VUATTOUX K.	Chimie analytique
M. VALENTIN A.	Parasitologie	M. SEGUI B.	Biologie Cellulaire
		Mme SIXOU S.	Biochimie
		M. SOUCHARD J-P.	Chimie analytique
		Mme TABOULET F.	Droit Pharmaceutique

## Maîtres de Conférences des Universités

Hospitalo-Universitaires		Universitaires	
M. DELCOURT N.	Biochimie	Mme ARELLANO C. (*)	Chimie Thérapeutique
Mme JUILLARD-CONDAT B.	Droit Pharmaceutique	Mme AUTHIER H.	Parasitologie
Mme KELLER L.	Biochimie	M. BERGE M. (*)	Bactériologie - Virologie
M. PUISSET F.	Pharmacie Clinique	Mme BON C. (*)	Biophysique
Mme ROUCH L.	Pharmacie Clinique	M. BOUJILA J. (*)	Chimie analytique
Mme ROUZAUD-LABORDE C	Pharmacie Clinique	M. BROUILLET F.	Pharmacie Galénique
Mme SALABERT A.S.	Biophysique	Mme CABOU C.	Physiologie
Mme SERONIE-VIVIEN S (*)	Biochimie	Mme CAZALBOU S. (*)	Pharmacie Galénique
Mme THOMAS F. (*)	Pharmacologie	Mme CHAPUY-REGAUD S. (*)	Bactériologie - Virologie
		Mme COLACIOS C.	Immunologie
		Mme COSTE A. (*)	Parasitologie
		Mme DERA EVE C. (*)	Chimie Thérapeutique
		Mme ECHINARD-DOUIN V.	Physiologie
		Mme EL GARAH F.	Chimie Pharmaceutique
		Mme EL HAGE S.	Chimie Pharmaceutique
		Mme FALLONE F.	Toxicologie
		Mme FERNANDEZ-VIDAL A.	Toxicologie
		Mme GADEA A.	Pharmacognosie
		Mme HALOVA-LAJOIE B.	Chimie Pharmaceutique
		Mme JOUANJUS E.	Pharmacologie
		Mme LAJOIE-MAZENC I.	Biochimie
		Mme LEFEVRE L.	Physiologie
		Mme LE LAMER A-C. (*)	Pharmacognosie
		M. LE NAOUR A.	Toxicologie
		M. LEMARIE A.	Biochimie
		M. MARTI G.	Pharmacognosie
		Mme MONFERRAN S	Biochimie
		M. PILLOUX L.	Microbiologie
		M. SAINTE-MARIE Y.	Physiologie
		M. STIGLIANI J-L.	Chimie Pharmaceutique
		M. SUDOR J. (*)	Chimie Analytique
		Mme TERRISSE A-D.	Hématologie
		Mme TOURRETTE-DIALLO A. (*)	Pharmacie Galénique
		Mme VANSTEELANDT M.	Pharmacognosie
		Mme WHITE-KONING M. (*)	Mathématiques

(\*) Titulaire de l'habilitation à diriger des recherches (HDR)

## Enseignants non titulaires

Assistants Hospitalo-Universitaires		Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER)	
M. AL SAATI A	Biochimie	Mme AMRANE Dyhia	Chimie Thérapeutique
Mme BAKLOUTI S.	Pharmacologie		
Mme CLARAZ P.	Pharmacie clinique		
Mme CHAGNEAU C.	Microbiologie		
Mme LARGEAUD L	Immunologie		
M. LE LOUEDEC F.	Pharmacologie		
Mme STRUMIA M.	Pharmacie clinique		
Mme TRIBAUDEAU L.	Droit Pharmaceutique		

## REMERCIEMENTS AUX MEMBRES DU JURY

À la Présidente du jury et Directrice de thèse,

**À Anne-Cécile Le Lamer,**

Merci pour votre accompagnement et votre engagement tout au long de cet exercice qui clôt mon cycle universitaire. Je vous remercie également pour la suggestion de ce sujet, qui m'aura permis d'évoluer intellectuellement sur de nombreux points auquel mon esprit était obtu.

Votre passion pour la mycologie et la manière dont vous l'enseignez m'a beaucoup touché et m'a permis de découvrir à quel point cet univers est vaste. C'est grâce à cela, qu'un passe temps occasionnel s'est transformé en véritable passion aujourd'hui.

Je suis heureux d'avoir pu partager ce jour avec vous et de boucler la boucle avec le domaine qui m'aura conforter dans mon choix d'exercice pharmaceutique, tant il crée un lien fort entre la pharmacie d'officine et la ruralité.

**À Marieke Vansteelandt,**

Merci d'avoir accepté de juger mon travail de thèse.

Votre encadrement durant ces dernières années m'a été d'une grande aide. Vos enseignements ont toujours été clairs et pertinents. Partager des sorties mycologiques avec vous est toujours un plaisir, tout comme la participation à l'exposition de mycologie et j'espère que l'on pourra en effectuer de nombreuses autres encore.

**À Bérengère Gayraud,**

Merci de votre participation aujourd'hui et d'avoir accepté de juger mon exercice final. Je ne saurais comment vous remercier pour tout ce que vous m'avez apporté sur un plan professionnel comme sur un plan personnel. L'année où l'on a travaillé ensemble a été très enrichissante et a été un réel plaisir pour moi. Comme tous les instants que nous avons pu partager et que nous partagerons par la suite.

Merci de me faire profiter de votre expérience, de votre soutien et de votre bienveillance qui sont d'une grande aide au quotidien.

**À Delphine Rivière,**

Merci de prendre part à ce jury de thèse.

Vous faites partie de ces bonnes rencontres que l'on peut faire, des personnes qui ont de belles valeurs morales, qui ont une vision humaine de la pharmacie et qui nous rappellent pourquoi nous voulons faire ce métier là.

Votre bonne humeur, votre simplicité et votre disponibilité sont tous les jours un réel plaisir.

## REMERCIEMENTS PERSONNELS

### **À mes parents,**

Si je suis aujourd'hui présent devant vous pour présenter ce travail c'est en grande partie grâce à vous. Je sais tous les sacrifices que vous avez dû faire pour m'aider à accomplir cela. Depuis toujours vous avez fait le maximum pour nous et je sais que je pourrais compter sur vous chaque fois que j'en aurais besoin.

Merci pour tout.

### **À ma sœur,**

Merci pour toutes les années que l'on a partagé ensemble. Même si notre relation n'a pas toujours été au beau fixe et que l'on n'est pas toujours d'accord, je suis heureux de t'avoir dans ma vie. Comme toute la petite famille Delpont que tu as fondée et qui promet de nous procurer encore de belles émotions.

### **À Claire-Amélie,**

Je ne pourrais résumer en quelques lignes tout le bien que je pense de toi, tout l'amour que je te porte et à quel point je trouve que tu es une personne merveilleuse. Merci beaucoup pour tout ce que tu m'apportes, tout ce que tu m'as fait découvrir et toute la joie que tu me procures. Pendant toutes ces années, que ce soit dans mes études, dans mon travail ou dans ma vie personnelle il y eu des hauts et des bas, mais tu as toujours été là et tu as toujours été un soutien indéfectible (bien aidé par le Nem et la Kique, il faut l'avouer). Si je présente ce jour une thèse pour devenir docteur, mon plus grand accomplissement durant ce cursus est de t'avoir rencontrée, toi qui partageras, j'en suis sûr, le reste de ma vie.

Je ne doute pas que les prochaines années nous réservent encore de bonnes surprises et je me réjouis de savoir que tu seras à mes côtés pour vivre chacune d'entre elles.

Ps: merci pour ta patience et ton aide durant les derniers jours de rédaction !

### **À Rémy,**

Depuis le collège ton amitié a été pour moi un repère. Tu réponds toujours présent quand j'en ai besoin. Tu m'aides à chaque moment de doutes à y voir clair et à prendre les bonnes décisions.

Après toutes ces années, je suis content que l'on en soit là aujourd'hui et que l'on finisse nos études la même année, comme un symbole.

Merci d'avoir grandi à mes côtés, merci pour tous ces moments que l'on a déjà partagés et tous ceux qui viendront.

**À Lucas, Skouik, Pierre et Damien,**

Pour certains on se connaît quasiment depuis toujours, pour d'autres le lycée et le rugby nous ont rapprochés. S'il y a des personnes que l'on rencontre, à qui l'on s'attache et avec qui, pourtant, l'on a plus de relations quelques années après, je sais qu'avec vous ce ne sera jamais le cas. Cela nous à tous fait comprendre à quel point ces relations sont précieuses et on a partagé beaucoup trop de moment pour qu'on se perde de vue maintenant. Aujourd'hui je clos, enfin, ce chapitre universitaire et j'espère vraiment que l'on pourra plus souvent profiter les uns des autres.

**À Poilin,**

Quel bonheur d'avoir fait ta connaissance! Les moments de joie, les moments de blues, on a tout partager à tes côtés. Tu es une belle personne et je me réjouis d'avoir une fille comme toi dans ma vie!

**À Léa,**

Merci pour tous ces bons moments passés ensemble et pour la relation que l'on a créé au fil des ans. Merci de bien vouloir faire le sparring-partner et d'accepter de jouer à tous ces jeux de sociétés pour que je puisse gagner à la fin.

**À tous les porcins avec qui j'ai joué,**

Merci à tous pour ces années, ce fût des moments formidables à vos côtés, que ce soit sûr ou en dehors du terrain. J'ai beaucoup appris, tant au niveau rugbystique qu'au niveau humain. Je sais que l'on se reverra à chaque fois avec beaucoup de plaisir.

**À Flora, Caro, Alex et toutes les porcinettes,**

L'aventure avec vous était fantastique, avant tout cela je ne pensais pas pouvoir prendre autant de plaisir à entraîner. Mais vous suivre a vraiment été agréable et vraiment gratifiant. Merci!

**À tous les fervents supporters des Cagetas,**

Arthur, Djoul alors oui, vous n'êtes pas nombreux, mais merci d'avoir partagé tout ce que la fac de pharma produit de meilleur!

**À GG Concept,**

Merci pour tout, parce qu'on sait tous qui tire les ficelles dans l'ombre.

**À M. et Mme Bourrousse,**

Merci de m'avoir accueilli depuis ce stage de deuxième année et jusqu'à la fin de votre exercice. Vous m'avez transmis votre passion, votre engagement auprès de vos patients, vos connaissances et votre vision authentique de ce que représente un professionnel de santé. Merci pour tous ces conseils, j'en ferai bon usage pour mon exercice personnel.

**À Bruno,**

Merci d'avoir été mon maître de stage pour cette sixième année. Tu as toujours eu à cœur de me transmettre le maximum de tes connaissances et je t'en suis reconnaissant. À ce jour, travailler avec toi a toujours été un plaisir.

**À ceux que j'ai pu rencontrer en officine, Magalie, Angélique, Delphine et Isabelle** notamment. À ceux de la pharmacie d'Escalquens et bien-sûr à ceux de Condom, sans qui je ne serai pas le pharmacien que je suis. Merci d'avoir participé ainsi à ma formation, d'avoir pu m'épanouir à vos côtés.

**À Yeyette,**

Tu as toujours été la mamie que l'on n'a pas eu. Merci pour toute l'affection que tu nous portes, pour les connaissances que tu m'as transmises tant sur la belote que sur le jardinage.

**À Papi,**

Comment ne pas penser à toi aujourd'hui. J'aurais tellement aimé que tu puisses lire ces lignes, que tu puisses assister à la soutenance. Comme je te connais tu en aurais été tellement fier. Merci pour tout ce que tu m'as apporté, tu as été pour nous un grand-père parfait, tu n'as toujours pensé qu'à notre bonheur, à partager toute l'expérience que tu avais, tes passions et notamment la cueillette de champignon, tu mesurerais maintenant l'impact que ces balades ont eu.

# TABLE DES MATIÈRES

<b>Introduction</b>	<b>12</b>
<b>I. Qu'est-ce qu'un champignon?</b>	<b>14</b>
1. Définition	14
2. Morphologie	15
3. Reproduction	16
4. Mode de vie	16
4.1. Saprophyte	16
4.2. Parasitaire	17
4.3. Symbiose	17
<b>II. La mycorhize</b>	<b>19</b>
1. Généralités	19
2. Les différents types de mycorhizes	21
2.1. L'endomycorhize à arbuscules (EMA)	21
2.1.1. Définition	21
2.1.2. Formation	22
2.2. L'ectomycorhize (ECM)	25
2.2.1. Formation	26
2.3. L'ectendomycorhize	28
2.4. La mycorhize arbutoïde	29
2.5. La mycorhize monotropeïde	30
2.6. La mycorhize orchidoïde	31
2.7. La mycorhize éricoïde	32
2.8. La pseudomycorhize à endophytes bruns cloisonnés	33
3. Régulation des échanges plante-champignon	35
3.1. Le Carbone	35
3.2. L'Eau	36
3.3. L'Azote (N)	38
3.4. Le Phosphore (P)	38
4. La mycorhizosphère	40
4.1. Les bactéries libres	40
4.2. Les endobactéries	41
4.3. La microfaune mycophage	41
4.4. Les pathogènes	42
5. Synthèse sur la mycorhize	44
<b>III. Mycorhize, agriculture et environnement</b>	<b>45</b>
1. Horticulture et agriculture intensive : l'exemple du blé	47
1.1. Rendement, protection contre les pathogènes et qualité du blé	47
1.1.1. Objet de l'étude	47
1.1.2. Variété de blé produite	48
1.1.3. Propriétés du sol	48



1.1.4. Conditions climatiques et géographiques	49
1.1.5. Description d'une méta-analyse comparant les rendements de culture lorsque les CMA sont utilisés ou non	51
1.1.6. Description d'une méta-analyse comparant l'efficacité des CMA dans la productivité du blé et dans l'absorption des nutriments en mode de gestion conventionnelle et biologique	51
1.1.7. Analyses de deux autres études avec différentes perspectives d'application	52
1.2. Qualité du blé	53
1.3. Autres apports des CMA	54
1.3.1. Action sur les pathogènes	54
1.3.2. Action sur la restriction hydrique et la salinité du sol	55
1.3.3. Action sur la stabilité du sol	56
1.4. Point sur la production d'inoculum fongique	56
1.4.1. Production sur substrat	57
1.4.2. Production sans substrat	58
1.4.3. Production <i>in-vitro</i>	59
1.5. Synthèse sur l'application à l'agriculture	60
2. Mycosylviculture	61
2.1. Trufficulture	61
2.1.1. Culture empirique	62
2.1.2. Nouvelles techniques	63
2.1.2.1. Système Pallier	64
2.1.2.2. Système Tanguy	65
2.1.2.3. La méthode raisonnée de la trufficulture (MRT)	66
2.2. Culture d'autres champignons ectomycorhiziens	68
2.2.1. Biotope et fructification	69
2.2.2. Culture des CEM	69
2.2.2.1. Mise en place d'une mycorhize contrôlée	70
2.2.2.2. Acclimatation en pépinière	71
2.2.2.3. Repiquage en verger	72
2.2.2.4. Premières fructifications	72
2.2.2.5. Entretiens et optimisations	73
2.2.3. Rendements	76
2.3. Synthèse sur la mycosylviculture	77
<b>Conclusion</b>	<b>78</b>

## TABLE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure 1- Schéma représentatif du thalle	15
Figure 2- Schéma représentatif des différentes typologies de mycorhizes	20
Figure 3 - Représentation schématique d'une endomycorhize	21
Figure 4- Etapes de Formation de l'EMA	23
Figure 5- Différents types d'endomycorhize à arbuscules	24
Figure 6 - Représentation schématique d'une ectomycorhize corticale	26
Figure 7- Représentation schématique de l'interface symbiotique au cours du processus d'adhésion des hyphes à la surface des cellules racinaires	27
Figure 8 - Représentation schématique d'une ectendomycorhize	28
Figure 9 - Représentation schématique d'une mycorhize arbutoïde	29
Figure 10 - Représentation schématique d'une mycorhize monotropeïde	30
Figure 11 - Représentation schématique d'une mycorhize orchidoïde	31
Figure 12 - Représentation schématique d'une mycorhize éricoïde	32
Tableau 1- Synthèse des caractéristiques des différents types de mycorhize	34
Figure 13- Organisation mycélium extra racinaire	37
Figure 14- Représentation schématique des principaux échanges nutritifs dans une mycorhize	39
Figure 15- Représentation schématique des diverses protections du champignon mycorhizien	43
Figure 16- Représentation schématique du cycle du phosphore dans le sol et dans la plante	45
Tableau 2- Tableau récapitulatif des différentes variables observés dans les études	50
Figure 17- Photographie d'une culture sur substrat en conteneur avec <i>Allium Porrum</i>	57
Figure 18- Représentation schématique d'un système de production d'inoculum mycorhizien en bain	58
Figure 19- Photographie d'une culture d'inoculum fongique in-vitro	59
Figure 20- Photographie d'un brûlé truffier	62
Figure 21- Photographie représentant la récolte de la truffe avant la première guerre mondiale	63
Figure 22- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système Pallier	64
Figure 23- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système Tanguy	65
Figure 24- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système MRT	66
Tableau 3-Tableau récapitulatif des différentes techniques de trufficulture	67
Figure 25- Cycle de culture d'un champignon mycorhizien comestible. Les cinq étapes sont illustrées à partir de l'exemple de <i>L.deliciosus</i> cultivé en association avec <i>Pinus radiata</i>	70

## LISTE DES ABREVIATIONS

BAM: Bactéries Auxiliaires de la Mycorhization

CMA: Champignon Mycorhizien à Arbuscule

CEM: Champignon Ectomycorhizien

ECM: Ectomycorhize

EMA: EndoMycorhize à Arbuscules

MIR: Mycorrhizal Induced Resistance

MRT: Méthode Raisonnée de la Trufficulture

N: Azote

P: Phosphore

PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria

SRAP: Symbiosis Related Acidic Polypeptides

## Introduction

Pour le siècle à venir, l'un des plus grands enjeux que la société aura à gérer sera le réchauffement climatique. Si, de prime abord, le premier point qui nous vient en tête est la réduction des gaz à effets de serres, il s'avère que de nombreux autres domaines peuvent participer à ce combat : nos dépenses en énergie, la réduction des trajets inutiles, mais plus globalement tout gaspillage de ressources superflus.

D'autres problématiques s'ajoutent à cette lutte, comme les ressources naturelles qui s'épuisent telles que les énergies fossiles ou plus méconnu le stock de phosphore. On peut aussi se demander comment nourrir tout le monde avec cette démographie mondiale en constant accroissement. Ces deux points interrogent sur la direction à prendre au niveau agricole. Depuis le début de l'ère industrielle, la pensée commune dans ce domaine était la productivité. On a délaissé des techniques ancestrales pour privilégier l'utilisation de machines dans le but d'augmenter toujours plus le rendement. Pourtant, on se rend compte aujourd'hui que cette façon de gérer nos sols n'est pas la plus pérenne. Les sols s'épuisent d'être tant sollicités et les richesses naturelles se retrouvent également mal réparties sur le globe. Un changement de dogme est donc urgent.

L'une des solutions pour aider notre agriculture est peut-être déjà connue depuis plus de deux siècles : la mycorhize. Pourtant, comme le relate J. Garbaye dans son ouvrage sur le sujet : "Étudier les plantes sans leurs mycorhizes revient à étudier des artefacts : la majorité des plantes n'ont pas, à proprement parler, de racines; elles ont des mycorhizes". On peut alors se demander comment une association si importante dans le règne végétal n'a-t-elle jamais eu de véritable application en pratique agricole?

Depuis le début du XVI<sup>e</sup> siècle, les scientifiques et agronomes du monde entier s'emparent, enfin, de cette technologie et les essais d'application aussi divers que variés fleurissent. Récemment l'application à la viticulture ou comme technique de dépollution des sols est à l'étude. Il est donc intéressant de savoir si la mycorhize peut représenter une des techniques qui parviendra à enclencher un changement de mode de gestion des cultures. De faire en sorte que la gestion raisonnée et durable devienne la norme et non l'exception.

Pour cela nous allons voir divers résultats concernant le recours aux champignons. La culture du blé, deuxième céréale la plus produite dans le monde et première en France, constitue une cible idéale pour la recherche à grande échelle.

La sylviculture ne revêt pas la même importance qu'elle pouvait avoir ces dernières années. L'industrialisation, la déforestation et la multiplication des incendies a entraîné le déclin de ce domaine. Une gestion des forêts dans laquelle les champignons mycorhiziens sont pris en compte pourrait changer la donne. En effet, grâce aux connaissances acquises sur la mycorhize, une "culture" des ces champignons paraît envisageable. La rentabilité faisant loi dans notre société, les essences d'arbres les moins lucratives ont souvent été remplacées. L'important capital fourni par la vente de champignons pourrait compenser les pertes dues à un mode de gestion sauvegardant la diversité dans nos forêts.

Sur le même modèle, la trufficulture est en net déclin et un changement rapide de mode de gestion est à opérer pour sauver ce mets si précieux.

Ce travail de thèse a pour objectif de présenter les connaissances académiques acquises sur la mycorhize et leur éventuelle application en culture réelle. Pour cela, nous commencerons ce travail par définir ce qu'est un champignon, comment et pourquoi il forme des mycorhizes avec les végétaux. Nous développerons ensuite plusieurs champs d'application de cette technologie, que ce soit au niveau de l'agriculture, de la trufficulture ou encore de la culture des champignons comestibles et leur apport dans le contexte de l'agroforesterie.

# I. Qu'est-ce qu'un champignon?

## 1. Définition

En premier lieu, il convient de définir ce qu'est un champignon parce que la manière de le classer est très variable. Par exemple, dans le Larousse un champignon est "un végétal sans chlorophylle, sans tiges ni feuilles, dont certaines espèces sont comestibles, et qui poussent dans les lieux humides". Pour l'académie française c'est un "cryptogame dépourvu de feuilles, de chlorophylle et de racines, et dont la forme, la couleur et la consistance sont très variées". Cependant, depuis 2010 et la classification de Cavalier-Smith (1), le monde du vivant est séparé en empires et règnes et les *Fungi* y possèdent leur propre règne autonome. Comme pour tout règne, les *Fungi* possèdent des caractères communs fondamentaux, ils sont ici au nombre de sept, à savoir (2):

- les cellules sont eucaryotes: cellules contenant un noyau.
- un mode de vie hétérotrophe, c'est-à-dire, qu'ils ne peuvent pas faire de photosynthèse, d'où l'association avec d'autres espèces comme on le verra par la suite.
- ils sont absorbotrophes: alimentation par absorption passive.
- ils sont constitués d'un thalle: le champignon n'a ni racine, ni feuille, ni tige. C'est un appareil végétatif sans organe différencié.
- une reproduction sexuée ou non, via des spores
- des spores non flagellées ou uni-flagellées exceptionnellement
- une paroi cellulaire chitineuse, polymère de *N*-acétylglucosamine.

Le règne fongique est constitué de phylum, les principaux sont les Zygomycètes, Chytridiomycètes, Gloméromycètes, Ascomycètes et Basidiomycètes. Les plus connus d'entre eux sont les Ascomycètes et les Basidiomycètes car ce sont dans ces groupes que l'on retrouve les champignons que nous cueillons et que nous consommons (2). Seuls les Gloméromycètes, les Ascomycètes et les Basidiomycètes peuvent créer des associations symbiotiques mycorhiziennes (3–5).

## 2. Morphologie

L'organisme fongique est constitué d'un thalle qui est formé par un ensemble de cellules, hyphes, ne donnant pas un tissu au sens fonctionnel, et donc sans organe différencié (Figure 1).



Figure 1- Schéma représentatif du thalle (en vert sur le schéma)

Le thalle est formé d'hyphes cloisonnés dicaryotes (à deux noyaux) pour les Basidiomycètes et les Ascomycètes, alors que pour les Gloméromycètes, il n'y a pas de cloison, il y a une libre circulation des éléments cellulaires au sein d'une structure tubulaire contenant plusieurs noyaux (3).

Les hyphes forment un enchevêtrement de microfilaments appelés mycélium. Le mycélium va permettre au champignon d'absorber les nutriments dans l'environnement. C'est également à partir de lui que seront créés les sporophores (ou carpophore, figure 1), pour les Ascomycètes et les Basidiomycètes, partie visible du champignon que l'on peut cueillir, étudier ou consommer. C'est également elle qui produira les spores nécessaires à la reproduction (6).

### 3. Reproduction

La reproduction des champignons se fait via des spores, produites par le mycélium externe à la mycorhize, de manière végétative ou non. Dans le premier cas, elle est dite asexuée et il n'y a pas de brassage génétique, c'est ce que font les Gloméromycètes et la plupart des Ascomycètes. Dans le second cas, la reproduction est sexuée et des modifications génétiques peuvent apparaître. Cette reproduction sexuée est essentiellement rencontrée chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, qui à la différence des Gloméromycètes, forment des carpophores pour assurer leur reproduction (2).

Les spores des Gloméromycètes sont beaucoup plus grosses, de l'ordre de  $10^{-4}$  m, contre  $10^{-5}$  m pour les Ascomycètes et Basidiomycètes (7).

### 4. Mode de vie

Les champignons sont hétérotrophes vis-à-vis du carbone et sont incapables de produire de la matière organique. Ils ne peuvent pas synthétiser, sans apport extérieur, leurs propres constituants. C'est pour cette raison qu'ils vont chercher le carbone au niveau d'autres organismes. Pour cela, ils ont développé trois modes de vie différents (4,8) : ils sont soit saprophytes, parasites ou bien symbiotiques.

#### 4.1. Saprophyte

Un champignon se définit comme saprophyte lorsqu'il se développe sur de la matière morte. Certains champignons, comme le genre *Mycena* ou *Laccaria*, croissent sur des litières, constituées de matières mortes sur le sol (feuillages, branchages, souches d'arbres, carcasses d'animaux) et transforment cette matière organique complexe en humus (9). Cet humus constitue une couche plus profonde que la litière, et également plus humide. C'est une zone plus fertile de par l'augmentation de la disponibilité en carbone simple (carbone non contenu dans des tissus ou structures végétales complexes). L'humus peut être dégradé par d'autres champignons, comme certaines *Collybies* par exemple. Et c'est, ce processus, qui



aboutit à la formation d'azote et de carbone libre et qui permettra de minéraliser et fertiliser les sols. C'est dans ce sens que l'on dit des champignons qu'ils sont les véritables "éboueurs de la forêt", ils nous empêchent d'être ensevelis sous une masse de matière organique (10) tout en fertilisant les sols. Ce mode de vie saprophyte est à l'origine d'une grande avancée pharmaceutique avec la découverte par Fleming d'un champignon produisant de la pénicilline en 1928. C'est un *Penicillium*, moisissure du même genre que celle qui pousse sur les agrumes bien mûrs (3,6).

#### 4.2. Parasitaire

Un champignon peut également être un parasite pour son hôte et se développer à ses dépens. C'est le cas des polypores qui peuvent se développer sur des arbres vivants, ronger le tronc et ponctionner des ressources jusqu'à tuer son hôte (11).

#### 4.3. Symbiose

Enfin, un champignon peut former une symbiose avec un autre organisme et établir une association intime, durable et mutualiste. C'est une relation "gagnant(e)-gagnant(e)". Cela peut, dans certains cas, être la suite du développement du parasitisme. En effet, le parasitisme peut, par exemple, permettre à un champignon d'obtenir du carbone plus facilement en le prélevant à une plante. Mais à force de ponctionner cette dernière, elle va finir par mourir. Il doit ensuite trouver un autre plant. Ce mode de vie peut être viable sur le long terme si la disponibilité en hôte est très grande et stable. Dans des conditions réelles, il est rare d'avoir une disponibilité en hôte assez grande. Le champignon installe alors un équilibre entre les deux partenaires et, en échange de carbone, il fournit à la plante des éléments nécessaires à son développement et à sa survie. Les deux seront gagnants dans l'association et celle-ci pourra être durable. On passe d'un mode parasitaire à un mode symbiotique.

Il y a plusieurs modes de symbiose et plusieurs niveaux d'intégration (12).

Les lichens, par exemple, concernent les associations entre un champignon et une algue et/ou une cyanobactérie. C'est sûrement le premier type d'association terrestre qui a eu lieu entre un champignon et un organisme photosynthétique.

La symbiose sous la forme d'endophytes se fait entre une espèce fongique ou bactérienne et une plante. Dans cette association, le champignon peut coloniser le cortex végétal de tous types d'organes végétaux, de manière asymptomatique. Les échanges de nutriments ne sont ni bidirectionnels ni équilibrés et ne se font pas au moyen d'une interface spécifique comme cela peut être le cas pour la mycorhize. L'avantage associatif pour la plante peut être variable, cela peut aller de la résistance à des pathogènes, au stress ou même à certains herbivores. C'est par exemple le cas de l'If qui produit du taxol, principal moyen de défense de son organe reproducteur, grâce une association avec un endophyte fongique. Ce dernier obtient lui un abri grâce à son hôte végétal mais également du carbone issu de photosynthèse (13,14).

La mycorhize, à la différence de la symbiose endophyte, a pour but de créer un lieu d'échange mutuellement bénéfique entre un végétal et une espèce fongique. Cette interface d'échange a lieu uniquement dans de jeunes racines non lignifiées. Et le développement des deux partenaires se fait de manière synchronisée (15). Nous allons voir comment se forment les différentes mycorhizes, comment se font les transferts de nutriments au sein de cette association, ainsi que les différentes applications qu'elle peut avoir.

## II. La mycorhize

### 1. Généralités

Le terme de mycorhize provient du grec, *mykès* qui signifie champignon et *rhiza* pour racine. D'après les traces retrouvées dans des fossiles, les premières associations entre une plante et un champignon à type de mycorhize datent d'il y a 400 millions d'années. C'est une association symbiotique essentielle pour les deux partenaires. Elle a lieu dans une jeune racine non lignifiée où le contact intime crée une interface d'échange permettant le transfert de nutriments. Plusieurs caractéristiques permettent de prouver que la mycorhize est symbiotique. On retrouve dans toutes ces associations (15):

- une corrélation entre le rendement de la plante et le degré de colonisation fongique
- une sporulation du champignon conditionnée à la mycorhization
- une diminution de la productivité de la plante si l'environnement est traité avec des fongicides
- l'inoculation de champignons ectomycorhiziens qui est nécessaire à la culture ectopique de certains arbres
- un flux de substrat dans les deux sens
- une dépendance mycorhizienne établie pour de nombreux champignons et de nombreuses plantes
- un développement synchronisé des deux partenaires

Pour classifier ces associations, on utilise les caractéristiques anatomiques végétales. En effet, les mycorhizes sont plus facilement identifiables via les variations au niveau de la racine de la plante que par celles au niveau du champignon, qui peuvent être très différentes d'une espèce à l'autre (5). On dénombre huit grands groupes de mycorhizes (Figure 2). Il y a l'endomycorhize arbusculaire, la première identifiée, cas où le mycélium pénètre dans les cellules végétales. L'association peut également rester autour des cellules végétales, on parle d'ectomycorhize, la plus facile à identifier au niveau macroscopique avec la présence d'un manteau externe. Il existe un cas intermédiaire, où on a la présence des deux systèmes, on parle alors d'endo-ectomycorhize.

Ensuite, il y a plusieurs cas particuliers : la mycorhize arbutoïde, monotropoïde, orchidoïde, éricoïde et la pseudomycorhize. Elles ne sont valables que pour certaines familles précises de plantes ou alors dans des conditions de vie particulières (16).

Nous allons maintenant détailler pour chaque type de mycorhize, leurs caractéristiques physiques ainsi que les plantes et les champignons associés à elles. Tout cela sera synthétisé dans le tableau 1 qui répertorie les huit types de mycorhizes et les principales caractéristiques.

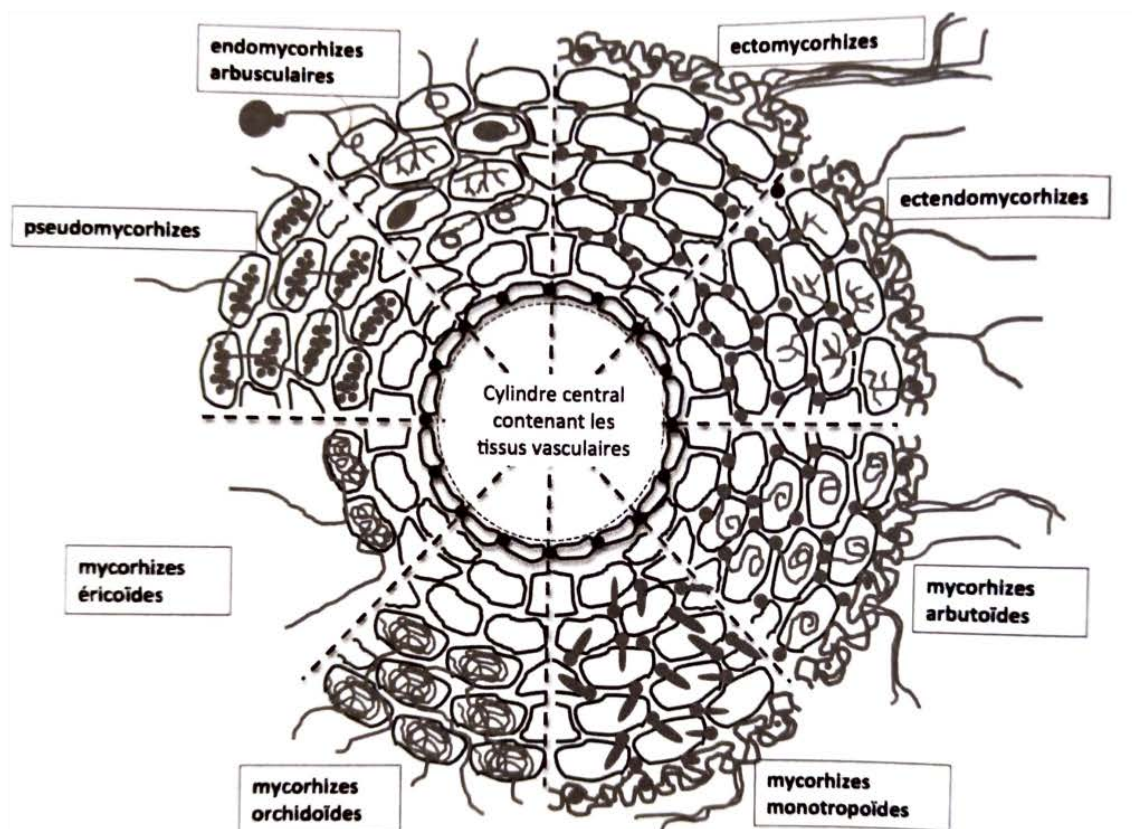


Figure 2- Schéma représentatif des différentes typologies de mycorhizes (3)

## 2. Les différents types de mycorhizes

### 2.1. L'endomycorhize à arbuscules (EMA)

#### 2.1.1. Définition

C'est la forme de mycorhize majoritaire et la plus ancienne. Elle concerne 74% des cas de mycorhizes. Ce sont les Gloméromycètes qui participent à cette association. Quasiment toutes les espèces végétales peuvent, en plus des mycorhizes spécialisées que nous verrons par la suite, former ce type d'association. Ici, les hyphes fongiques se retrouvent dans les cellules du cortex, d'où le terme d'endomycorhize. Il y a formation des vésicules et des arbuscules au niveau de l'interface d'échange avec la plante (Figure 3). L'endomycorhize à arbuscule s'appelle VAM en anglais (pour Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Association) et EMA en français (pour EndoMycorhize à Arbuscules). Les vésicules permettent le stockage de matière organique sous forme de lipides. Les arbuscules, eux, sont chargés des échanges entre les deux partenaires (16–18).

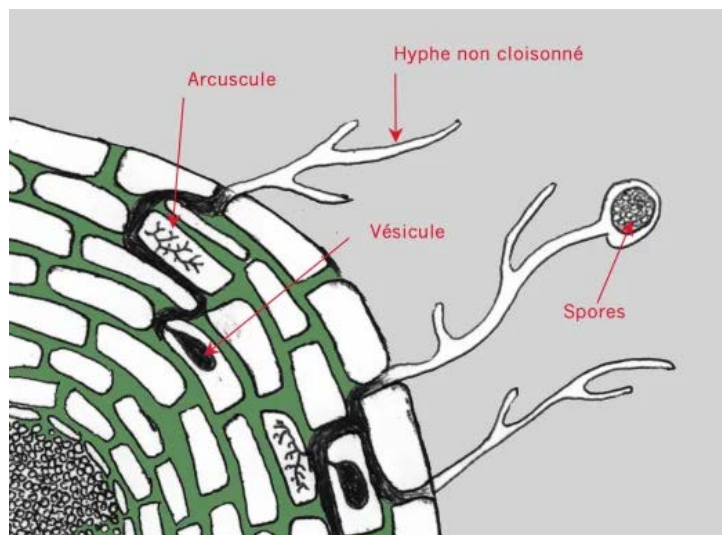


Figure 3 - Représentation schématique d'une endomycorhize (19)

### 2.1.2. Formation

On décompose la formation de l'EMA en trois étapes (3,12,20) :

- *Phase asymbiotique (A sur la figure 4)* : Le Champignon à Mycorhize Arbusculaire (CMA) émet une spore d'où émerge un mycélium. La durée de vie de ce mycélium est très courte, sauf s'il est en contact avec une molécule signal émise par la plante lui indiquant la possibilité de mycorhization. Les molécules signal sont des strigolactones, des bêtaines ou encore et surtout des flavonoïdes. C'est le contact entre ces molécules et le mycélium qui enclenche la phase pré-symbiotique.
- *Phase pré-symbiotique (B sur la figure 4)* : La plante produit encore plus de flavonoïdes et de strigolactones afin de guider la croissance du CMA vers elle. Dans le même temps le CMA sécrète des facteurs Myc (lipooligosaccharides sulfatés ou non) qui stimulent la croissance racinaire de la plante. Le dialogue se poursuit jusqu'au contact des hyphes avec l'épiderme végétal.
- *Phase symbiotique (C sur la figure 4)* : Une fois le contact établi, les poils absorbants forment une sorte de ventouse, appelée appressorium, au contact de l'épiderme, via des intégrines. Alors en réponse, la plante développe un appareil de pré-pénétration (*D sur la figure 4*). Cela correspond à une réorganisation du cytosquelette afin de former un tunnel de passage pour le CMA (*E sur la figure 4*). Ensuite, il y a deux possibilités selon le type d'EMA. Comme on peut le voir sur la figure 5, si l'EMA est de type *Paris* à EMA linéaire, il s'immisce dans les cellules de proche en proche, et dans chacune d'elles, il s'enroule sur lui-même afin de créer des boucles qui augmentent la surface d'échange entre les deux partenaires. En revanche, s'il est de type *Arum* à EMA arbusculaire une fois les premières couches de cellules passées, la progression du CMA se fait de manière inter-cellulaire et il ne pénètre dans les cellules que pour former une structure qui se ramifie de manière longitudinale. Fait intéressant, le type *Arum* ayant été le premier observé c'est l'appellation EMA qui a été conservée. Pourtant, c'est le type *Paris*, qui est majoritaire mais l'adoption de la terminologie "à arbuscules" ayant été faite depuis 1960, c'est celle-ci qui est couramment utilisée.

Il existe également un type de EMA intermédiaire, qui est plus représentatif des conditions réelles où l'on trouve le plus souvent une forme intermédiaire reprenant l'enroulement de type *Paris*, avec une petite structure arbusculaire en son sein (Figure 5) (3,12).

On notera cependant que l'arbuscule n'est pas présent dans le cytoplasme (*F sur la figure 4*). Il s'insère dans la cellule mais une membrane péri-arbusculaire se met en place (en continuité avec la membrane plasmique) de sorte que cet espace soit un lieu d'échange cloisonné entre les deux partenaires.

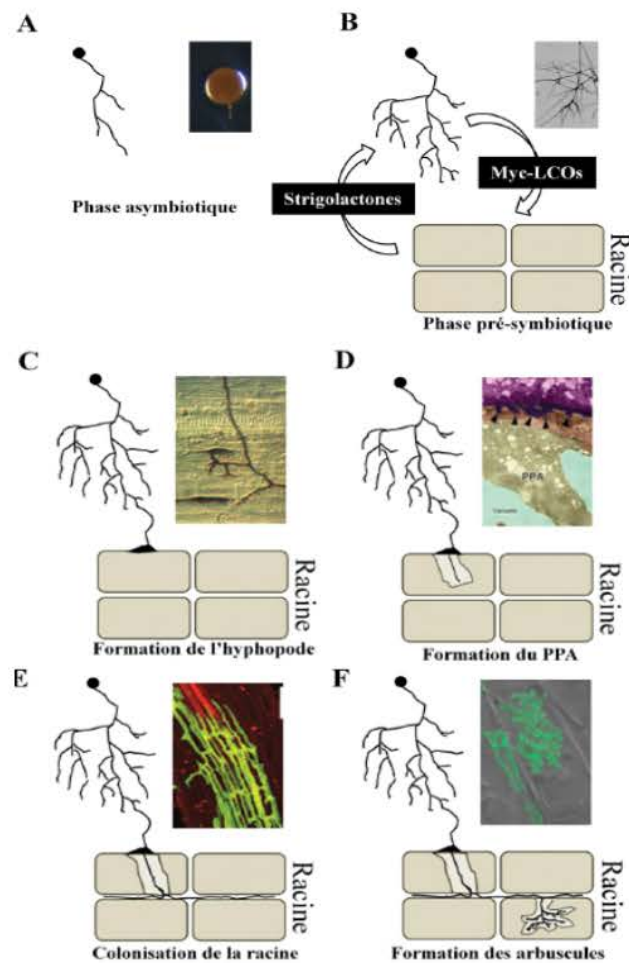


Figure 4- Etapes de Formation de l'EMA (20)

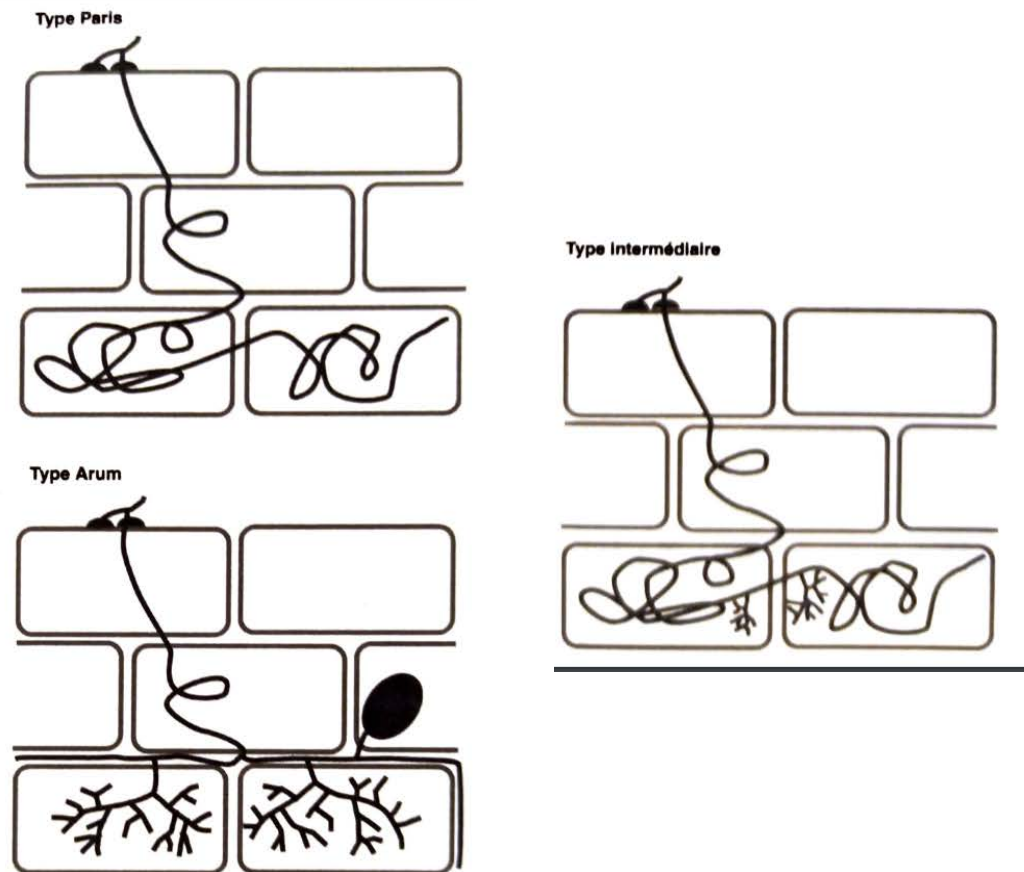


Figure 5- Différents types d'endomycorhize à arbuscules (3)

Une fois établie, la structure dure quelques jours avant de dégénérer. Il y a une dynamique de formation constante de nouvelles structures. Ce phénomène est valable pour tous les types de mycorhize. C'est une protection mise en place par les deux partenaires afin de contrôler que les échanges soient toujours mutuels. Si ce n'est plus le cas, ils peuvent se désengager de l'association. Cela permet également à la plante de limiter la progression du champignon. En n'autorisant que la formation de structures éphémères, elle s'assure d'avoir toujours le même degré de pénétration du champignon dans son épiderme et pare à tout franchissement possible de la paroi péri-arbusculaire (3,12,20).

On considère qu'en conditions favorables, 60 à 80% des racines de la plante sont concernées par l'EMA.

En parallèle de la pénétration du cortex végétal, le CMA prolifère au niveau des hyphes extra-symbiotiques afin d'augmenter au maximum la surface de contact avec le sol et de potentiels éléments nutritifs qu'il contient.



## 2.2. L'ectomycorhize (ECM)

C'est la forme la plus évoluée de mycorhize. Elle est principalement utilisée par les Basidiomycètes et quelques Ascomycètes. Elle concerne environ 5% des espèces végétales, et principalement des plantes ligneuses à longue durée de vie (*Pinaceae* et *Fagaceae* surtout).

L'état de symbiose n'est pas présent dès le début de la relation entre la plante et le champignon. Il y a une période où le champignon se développe au sein des tissus dans un mode de vie endophyte, voire saprophyte où il se développe grâce aux apports de la plante hôte. Cet état transitoire permet finalement d'arriver à une association avec des échanges mutuels et équilibrés. On observe des reliquats de cette relation primaire déséquilibrée dans la structure même de l'ectomycorhize. En effet, cette mycorhize est caractérisée par la présence d'un "manteau" constitué d'un amas d'hyphes collés à la racine (Figure 6). Puis, immédiatement en dessous, il y a une couche de cellules végétales mortes dites de cellules à tanins, contenant des polyphénols, moyen de défense de la plante contre les agressions externes (3,4,12,18).

Les hyphes vont pouvoir passer entre les cellules à tanins, après dialogue moléculaire entre les deux partenaires. Ils forment un maillage appelé le "réseau de Hartig" (du nom de Theodor Hartig, premier naturaliste à décrire ce phénomène). Dans ce système, à la différence de l'EMA, il n'y jamais de pénétration intra-cellulaire du champignon, on est donc bien sur une ectomycorhize. C'est grâce au réseau de Hartig que se font les échanges entre la plante et le champignon. Selon la localisation du réseau, on classe ces associations en deux types "épidermique" et "corticale".

On recense différentes sortes d'ECM. En effet, selon la couleur du manteau, sa surface (lisse, cotonneuse, lâche, dense, etc), la morphologie des hyphes extra-matriciels, on peut déterminer le genre fongique auquel on a à faire et dans certains cas, en déterminer l'espèce (3,21,22).

Une fois l'ectomycorhize formée, elle reste active sur toute une saison, voire même plusieurs années.

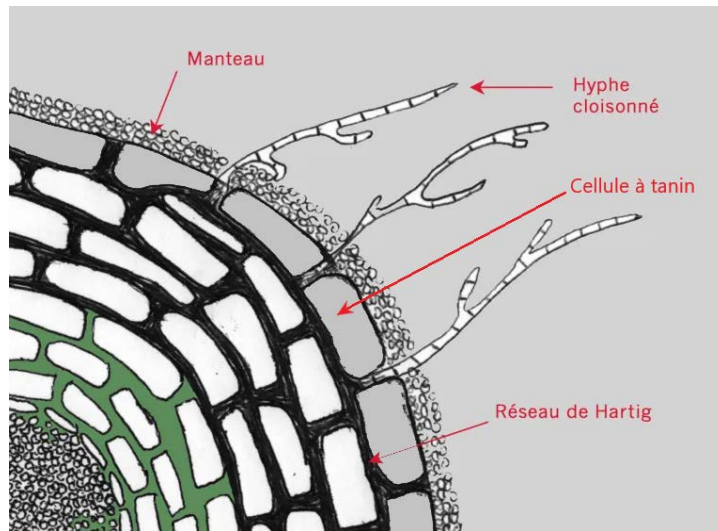


Figure 6 - Représentation schématique d'une ectomycorhize corticale (19)

### 2.2.1. Formation

- *Phase de pré-contact* : comme l'on a vu pour l'EMA, il y a un dialogue moléculaire entre l'espèce fongique et la plante-hôte. Cela permet la germination d'une spore, la croissance du mycélium et des racines de la plante. Cet échange se fait principalement via des flavonoïdes du côté végétal et via de l'auxine, de l'éthylène ou de l'acide jasmonique selon l'espèce de champignon ectomycorhizien (CEM). Cela aboutit à l'expansion des deux partenaires l'un vers l'autre.
  
- *Phase de colonisation* (Figure 7) : c'est durant cette phase que les hyphes adhèrent à la surface de la cellule végétale pour former le manteau, puis le réseau de Hartig. Cette adhésion se fait, ici encore, via des intégrines. Dans le cas de l'ECM, elles sont de type hydrophobines et des "Symbiosis Related Acidic Polypeptides" (SRAP). Le contact entre ces hydrophobines et ces SRAP avec les cellules épithéliales végétales permet l'arrêt du système de défense de la plante envers le CEM. Le manteau se forme alors à la surface de la racine. Des hyphes internes sécrètent des enzymes hydrolytiques capables de léser la paroi végétale afin d'y pénétrer. La progression des hyphes dans la racine végétale se fait via un système de flux ionique. Pour maintenir sa rigidité, la paroi végétale a besoin d'une haute concentration en calcium ionisé. Or, on observe à l'extrémité de l'élongation des hyphes un fort

influx d'ion  $\text{Ca}^{2+}$ . Cela permet de déstabiliser les liaisons pectiniennes et ainsi de favoriser la progression des hyphes et la formation du réseau de Hartig.

- *Phase de symbiose* : dans la plupart des cas, le réseau de Hartig reste dans la couche externe des cellules végétales et croît de manière radiale. Cela a pour conséquence une augmentation du diamètre de la racine (cas chez les Angiospermes, ou *feuillus*). Ces associations ectomycorhiziennes sont dites épidermiques. Chez les Pinacées (Gymnospermes, ou *résineux*), en revanche, il s'établit sur toute l'épaisseur du cortex jusqu'à l'endoderme. On parle d'ectomycorhize corticale.

Comme pour l'EMA, il y a des hyphes extra-matriciels qui permettent d'augmenter la surface de contact avec les sols et ainsi la recherche d'éléments nutritifs. Ces hyphes peuvent s'étendre d'une dizaine de centimètres à plusieurs mètres chacun (3,4,12,23).

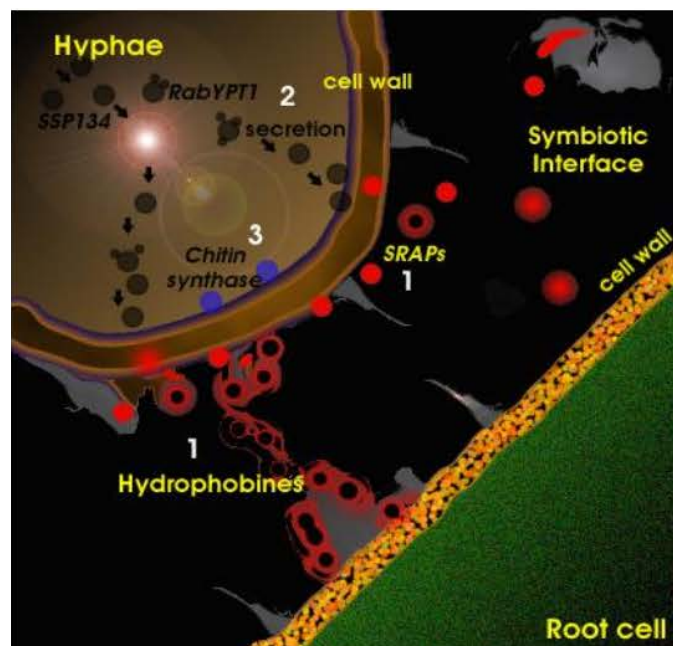


Figure 7- Représentation schématique de l'interface symbiotique au cours du processus d'adhésion des hyphes à la surface des cellules racinaires (23)

### 2.3. L'ectendomycorhize

Chez certains Gymnospermes, un état intermédiaire peut être observé, l'ectendomycorhize. Comme son nom l'indique, on aura la présence du champignon à la fois en extra-cellulaire et en intra-cellulaire. Cette forme hybride est présente surtout dans des pépinières. Dans ces lieux de culture, la concurrence entre les plantes et les ressources disponibles n'est pas la même que dans une forêt. Ces conditions particulières font que cette forme n'est retrouvée que dans des conditions artificielles, créées par l'Homme (3,16,18).

Ici, contrairement à l'ECM, le manteau n'est pas toujours présent. Quand il se forme, il est lâche et peu marqué, comme on peut le voir sur la figure 8. Le réseau de Hartig est bien présent mais a la particularité de présenter des structures intra-cellulaires proches de celles retrouvées dans l'endomycorhize.

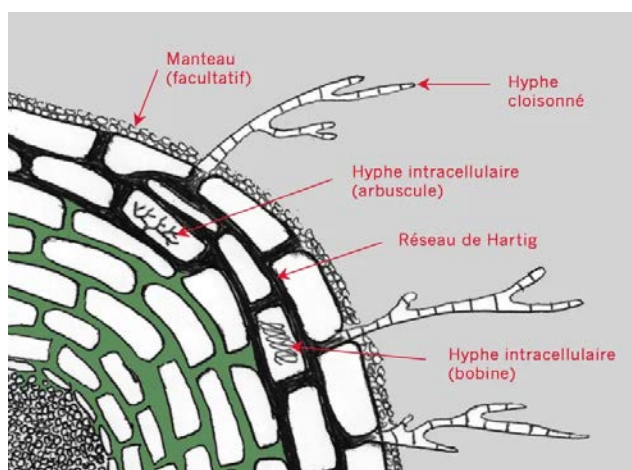


Figure 8 - Représentation schématique d'une ectendomycorhize (19)

Cette structure a la même durée de vie qu'une ECM classique (à savoir une saison ou une année). On ne la retrouve cependant que dans des plants jeunes et elle est remplacée par des ECM au fil des années.

Ce sont uniquement des Ascomycètes qui forment ce type de mycorhize et uniquement au contact de conifères. Et seulement certaines souches du genre *Wilcoxina*. Lorsqu'elles sont inoculées à d'autres essences, même en pépinière, les souches *Wilcoxina* ne forment que des ECM (3).

## 2.4. La mycorhize arbutoïde

Ce type de mycorhize particulière ne se rencontre que chez les Ericoïdées (arbousiers) et les Pyroloïdées (piroles). Lors d'une mycorhize arbutoïde, le manteau est dense, le réseau de Hartig émet des branches latérales qui pénètrent en intracellulaire pour former un amas de mycélium, appelé pelote (Figure 9).

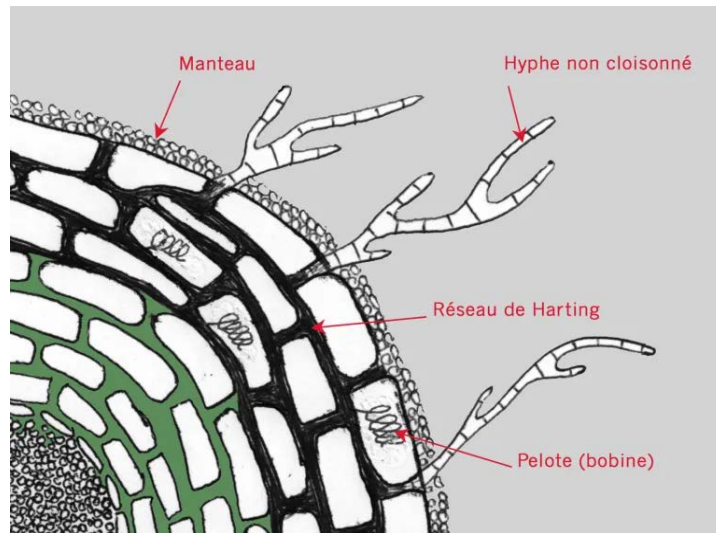


Figure 9 - Représentation schématique d'une mycorhize arbutoïde (19)

Il n'y a que les Basidiomycètes qui forment ce type de mycorhize. Ces derniers peuvent, en même temps, former avec d'autres arbres forestiers, des ECM typiques. Chez les Ericoïdées, certaines plantes sont dépourvues de chlorophylle. Elles ont dû développer un autre système pour obtenir du carbone : elles sont devenues mycohétérotrophes. La plante ne produit pas de carbone par photosynthèse, mais elle l'obtient via un champignon. Elle peut s'associer avec un champignon saprophyte qui exploite le carbone sur de la matière morte. Elle peut également exploiter la capacité d'un Basidiomycète à former des ECM pour obtenir le carbone. Dans ce dernier cas, le végétal Éricoïde non chlorophyllien obtient son carbone d'un autre végétal de manière indirecte via un champignon, on parle alors de mycohétérotrophie.

Lors de la phase de sénescence de la mycorhize, la dégénérescence de la cellule végétale précède celle de l'hyphes fongique, comme cela peut être le cas pour la mycorhize éricoïde (3,15)

## 2.5. La mycorhize monotroïde

Seule une petite sous-famille, les Monotropoidae appartenant aux Ericacées forment une symbiose monotroïde. Ces espèces ont la particularité de ne posséder aucune chlorophylle, et comme précédemment, elles doivent trouver le carbone selon une autre méthode que la photosynthèse. Elle a donc développé un système mycohétérotrophe strict avec un Basidiomycète (24).

Cette mycorhize présente un manteau fongique, mais pas de réseau de Hartig bien défini. Il y a seulement la présence de quelques hyphes qui circulent dans la couche la plus superficielle des cellules végétales. On retrouve aussi une structure intracellulaire, caractéristique de cette forme, des protubérances en forme de doigts qui s'enfoncent dans la cellule sans pour autant traverser la membrane plasmique (Figure 10). C'est ici qu'a lieu l'interface d'échange, que l'on dit en sens inverse (carbone circulant du champignon vers la plante).

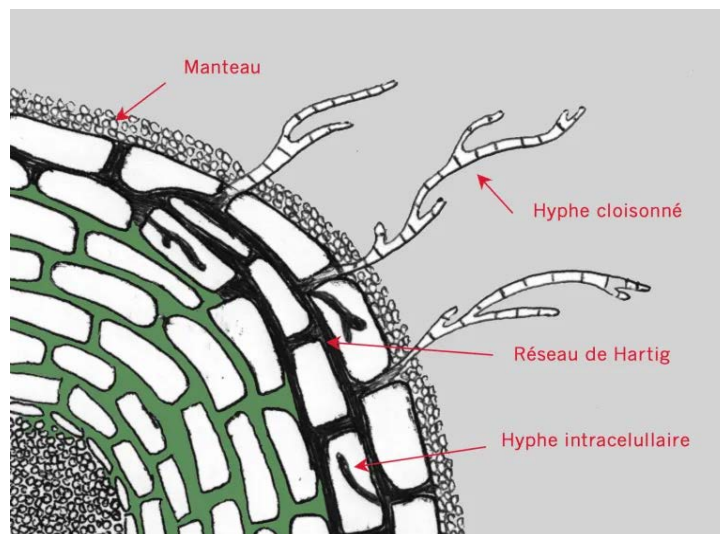


Figure 10 - Représentation schématique d'une mycorhize monotroïde (19)

Ces structures durent une saison avant de se détériorer et de disparaître (3,5).

## 2.6. La mycorhize orchidoïde

La mycorhize orchidoïde prend ce nom car elle est restreinte au seul groupe des Orchidacées. L'un des points communs de cette famille est la reproduction via des graines microscopiques. Ce caractère est important car il est à la base de l'établissement de la mycorhize orchidoïde. Pour pouvoir se développer, la graine a besoin de la présence d'un champignon compatible appartenant aux Basidiomycètes. En effet, la graine est tellement petite qu'elle ne peut pas contenir d'organite. L'embryon ne se développe dans la nature que s'il est au contact d'un champignon compatible pour obtenir les nutriments nécessaires à sa croissance. Lors de la phase de croissance on a un système mycohétérotrophe qui s'inverse au fur et à mesure que la mycorhize se développe.

La mycorhize orchidoïde est une endomycorhize, il n'y a pas de manteau et pas de réseau de Hartig (Figure 11). Le mycélium pénètre au stade de protocorne (amas cellulaire embryonnaire issu de la germination de la graine), circule entre les cellules, puis développe des pelotons intracellulaires qui sont le siège des échanges.

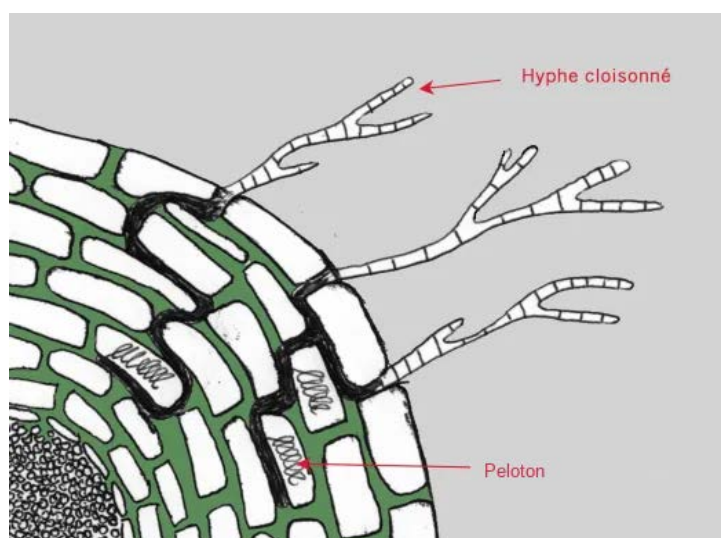


Figure 11 - Représentation schématique d'une mycorhize orchidoïde (19)

Comme pour les autres formes d'endomycorhize, il n'y a pas de pénétration au-delà de la paroi, on observe seulement une invagination de la membrane cellulaire. Leur durée de vie est cependant limitée à quelques jours et se renouvellent continuellement parfois plusieurs fois dans la même cellule.

Il est à noter la présence d'espèces non chlorophylliennes parmi les orchidées et donc sans activité photosynthétique. Pour elles, le système mycohétérotrophe n'est pas transitoire et la plante utilise tout au long de son cycle de vie du carbone d'origine fongique (3,12).

## 2.7. La mycorhize éricoïde

La mycorhize éricoïde n'est utilisée que chez les Ericacées présents dans des sols très pauvres (landes, toundras, tourbières). Elle se développe sur des racines particulières, très fines avec seulement une couche de cellules épidermiques, nommées "*racines cheveux*" ou "*hair roots*" en anglais (Figure 12).

Lors de la formation, on a d'abord un réseau lâche de filaments qui colonisent la surface de la racine. Ensuite, une branche latérale pénètre dans la cellule et s'enroule pour former un peloton. La mycorhize encercle toute la racine et dure quelques semaines, jusqu'à ce que les cellules végétales ne se désagrègent. Le mycélium chemine alors vers des cellules végétales plus jeunes pour y former de nouvelles mycorhizes.

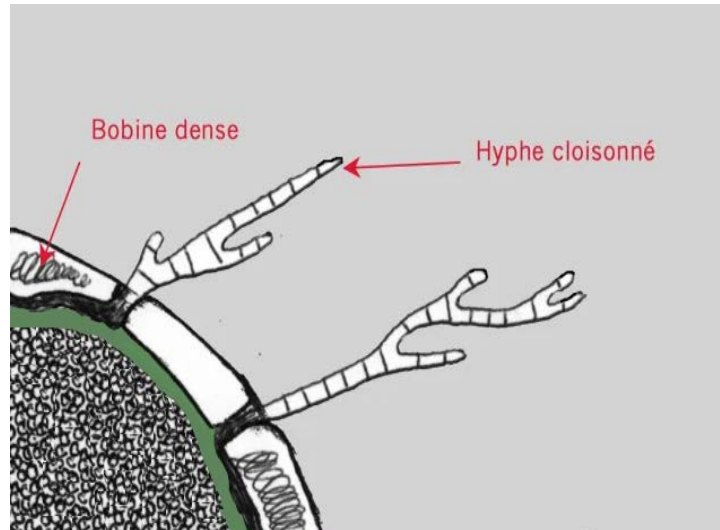


Figure 12 - Représentation schématique d'une mycorhize éricoïde (19)

Les champignons qui forment ce type d'association sont pour la plupart des Ascomycètes de l'ordre des Pezizales, mais aussi de rares Basidiomycètes. Ces champignons sont particulièrement intéressants car ils arrivent à capter des éléments nutritifs sur un sol très pauvre (3,12).



## 2.8. La pseudomycorhize à endophytes bruns cloisonnés

La pseudomycorhize à endophytes bruns cloisonnés partage de nombreuses similitudes avec les différentes structures mycorhiziennes que nous avons vu jusqu'à présent. On y retrouve un mycélium s'enroulant autour d'une racine, s'insinuant entre les cellules végétales et y formant des structures intracellulaires. Pourtant, si elle a été qualifiée de "pseudomycorhize" c'est en raison de certaines discordances avec le concept de mycorhize. En effet, cette association peut être présente dans toutes les racines d'une plante et même si elles sont anciennes et lignifiées. Le rôle des structures intracellulaires est également flou. Si dans une mycorhize les échanges sont bidirectionnels et équilibrés, ce n'est pas toujours le cas. Elle pourrait se comporter comme un parasite dans des conditions où les ressources sont importantes. Les récentes analyses moléculaires ont permis d'identifier ces champignons endophytes racinaires, et tous appartiennent aux Ascomycètes (3,14,25).

Types de mycorhize	Plantes concernées	Groupes de champignons	Manteau	Réseau de Hartig	Colonisation intracellulaire
<b>Endomycorhize</b>	Quasiment tous les types de plantes terrestres	Gloméromycètes	Non	Non	Oui (Arbuscules, Vésicules)
<b>Ectomycorhize</b>	Certains Gymnospermes et Angiospermes	Basidiomycètes et Ascomycètes	Oui	Oui	Non
<b>Ectendomycorhize</b>	Certains Gymnospermes (Pinacées)	Ascomycètes	±	Oui	Oui (ramifications)
<b>Arbutoïde</b>	Ericacées (Arbutoïdes et Pyroloideae)	Basidiomycètes	±	Oui	Oui (spires)
<b>Monotropoïde</b>	Ericacées (Monotropoideae)	Basidiomycètes	Oui	Oui	Oui (doigts)
<b>Orchidoïde</b>	Orchidées	Basidiomycètes	Non	Non	Oui (pelotons)
<b>Éricoïde</b>	Autres Ericacées	Ascomycètes	Non	Non	Oui (pelotons)
<b>Pseudomycorhize</b>	Tous types de plantes terrestres	Ascomycètes	Non	Non	Oui

Tableau 1- Synthèse des caractéristiques des différents types de mycorhize

### 3. Régulation des échanges plante-champignon

Les échanges de nutriments entre la plante et le champignon est l'une des raisons principales pour laquelle cette symbiose se met en place. Nous allons maintenant voir comment ils se font pour les principaux éléments. La figure 14 reprend de manière schématique ces différents transferts.

#### 3.1. Le Carbone

Le carbone est l'élément principal pour lequel un champignon a besoin d'un partenaire végétal. Comme on l'a vu précédemment, le champignon est hétérotrophe vis-à-vis du carbone. Il s'associe alors à une plante pour former une mycorhize et obtenir du carbone photosynthétique (hors cas exceptionnel de mycohétérotrophie). Lors de la photosynthèse, la plante synthétise le carbone sous forme de saccharose, sucre composé d'un glucose et d'un fructose. Il est transporté par la plante dans la sève élaborée contenue dans le phloème. Ce dernier descend le long de la tige, se distribue dans les différents organes, puis arrive au niveau racinaire (3,4).

Une fois arrivé à l'interface d'échange, le saccharose subit l'action d'invertases qui libèrent du glucose et du fructose (Figure 14). Si le devenir du fructose à ce niveau n'est pas encore bien déterminé, le glucose est lui transféré au champignon par des protéines transporteuses d'hexoses présentes à la surface de la membrane cellulaire de l'hyphe. Il y est utilisé pour former les éléments constitutifs du champignon comme la paroi chitineuse par exemple. Si, ni la plante, le champignon n'ont de besoin immédiat en carbone, il est stocké sous forme de glycogène ou de tréhalose dans le mycélium extra-racinaire. On remarque ainsi que le champignon peut également servir de réservoir pour des besoins futurs de l'un des deux partenaires.

La part de carbone photosynthétique utilisé par le champignon est variable selon les espèces et le mode de mycorhize. Les estimations se situent entre 5 et 30%.

Le champignon est incapable d'assimiler directement le saccharose que la plante produit. Pour ce faire, la plante achemine jusqu'au lieu d'échange une enzyme, la saccharase, qui libère du glucose, seul sucre absorbable par le champignon. Cela montre à quel point les deux partenaires sont dépendant l'un de l'autre. Car si le partenaire fongique a besoin d'obtenir du carbone, la plante ne consentirait pas à de tels efforts pour satisfaire ce besoin si elle n'y trouvait pas de contrepartie. Et c'est ce que nous verrons par la suite avec les autres échanges effectués entre eux (3,4,20,26).

### 3.2. L'Eau

Si le carbone est indispensable pour la structure et la croissance de l'essentiel des êtres vivants, l'eau l'est tout autant. Et si par des périodes très humides la plante peut capter suffisamment d'eau via ces racines, grâce au potentiel hydrique très bas de l'atmosphère et à l'augmentation de celui du sol, ce n'est pas le cas tout au long de l'année. Pour cela, elle a recourt à son partenaire fongique. Le mycélium extra-racinaire ayant un potentiel hydrique bien plus bas que le sol, il a la capacité à trouver des niches hydriques dans le sol dans des périodes plus sèches (Figure 14). Il existe deux types d'absorption de l'eau selon le type de mycélium.

Soit, le mycélium externe est recouvert d'un film hydrophile tout au long de sa paroi externe, il se comporte alors comme une mèche et a la capacité à absorber l'eau tout le long de sa paroi. Il la fait ensuite remonter jusqu'à l'interface d'échange avec la plante. On retrouve ce type de cordons dans toutes les CMA, en revanche peu d'espèces ectomycorhiziennes possèdent ce type de mycélium externe.

Soit, le mycélium externe est hydrophobe au niveau de la paroi externe et il ne pourra absorber l'eau qu'au niveau des extrémités hydrophiles. Pour cela on observe différentes organisations d'hyphes qui seront plus ou moins compactes.

Comme on peut le voir sur la figure 13, on note quatre types d'organisation:

- A: un mycélium diffus avec des hyphes individuelles
- B: un mycélium en mèches lâches composées d'hyphes réunies
- C: un cordon mycélium formé d'hyphes en contact étroit

- D: un rhizomorphe constitué de grosses hyphes centrales vides, conduisant l'eau apportée par de petites hyphes accolées

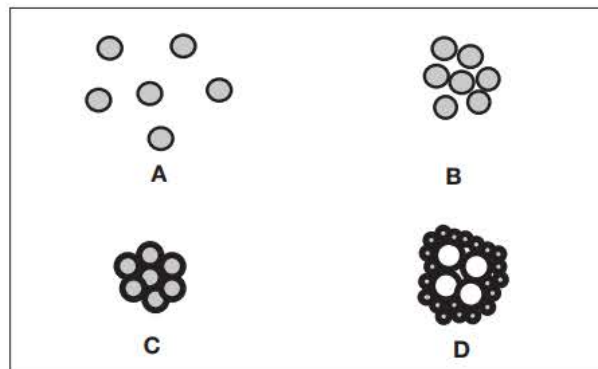


Figure 13- Organisation mycélium extra racinaire (27)

Il y a plusieurs avantages à ce type de formes. Tout d'abord, elles ont la capacité de se ramifier pour explorer un volume du sol plus grand. Cela diminue aussi leur diamètre (2 à 5  $\mu\text{m}$  pour un hyphe contre 100 à 500  $\mu\text{m}$  pour une racine) et permet de capter l'eau contenue dans des espaces plus difficiles d'accès. Ensuite, même par période de grande sécheresse, les hyphes peuvent libérer des substances organiques (acides organiques, acide aminés, mannitol, tréhalose) permettant de baisser le potentiel osmotique de l'environnement. Cela a pour effet d'inverser le potentiel hydrique du sol sec et de libérer l'eau contenue dans la phase solide du sol. Le cordon hydrophobe à l'avantage de limiter les pertes durant l'acheminement de l'eau jusqu'à l'interface d'échange.

Une fois arrivée dans le réseau de Hartig, dans le peloton ou les arbuscules, l'eau doit pouvoir passer la membrane cellulaire. Sur cette dernière on retrouve des aquaporines qui vont permettre le passage de l'eau.

Au-delà de l'augmentation de la capacité d'approvisionnement en eau, dans les mycorhizes formant un manteau sur les racines fines de la plante (ectomycorhize, ectendomycorhize, arbutoïde, monotropoïde), l'enroulement mycélien permet également une protection physique de la racine face un dessèchement du terrain (3,4,27).

### 3.3. L'Azote (N)

Dans le sol la majeure partie de l'azote est contenue sous forme de molécules complexes et insolubles. Il participe à la formation de protéines et d'acides aminés constitutifs des tissus animaux et végétaux; il est contenu dans la chitine fongique et dans les cuticules des insectes par exemple, et est donc difficilement mobilisable. Seule une petite partie est sous forme soluble d'ions nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et d'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ).

L'azote n'est absorbable par la plante que sous forme soluble (même si une quantité négligeable peut être absorbée sous forme d'acides aminés). Les champignons mycorrhiziens captent les mêmes formes d'azote, et ne seront utiles dans un premier temps que de par l'augmentation de la surface d'absorption via leur mycélium externe. Les hyphes fongiques sont capables de sécréter des enzymes (protéases ou chitinase). Cela a pour action de libérer l'azote, fixé dans des macromolécules, sous forme soluble. Il est alors assimilable, soit directement par la plante (si au contact immédiat de la racine), soit par le mycélium externe. Le nitrate, ainsi récolté, est converti en ammonium sous l'action d'une nitrate réductase, puis ensuite en arginine qui est la forme de transport préférentielle de l'azote dans le mycélium externe. Au niveau de l'interface avec la plante hôte, l'arginine est décomposée en urée, puis en ammonium qui sera la forme active de préférence pour la plante (Figure 14) (3,4,23,28).

### 3.4. Le Phosphore (P)

Comme pour l'azote, le phosphore n'est assimilable pour la plante uniquement sous forme soluble d'orthophosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). Cet ion n'est présent que dans de faibles quantités dans le sol. Les racines peuvent le prélever dans leur environnement direct, mais en quantités insuffisantes pour soutenir une croissance efficace. C'est via son partenaire fongique que la plante acquiert assez de phosphore pour soutenir son activité métabolique.

Le phosphore forme dans le sol des cristaux d'hydroxy-apatite:  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ . Ce phosphore est mobilisable s'il est remis sous forme ionique. En faisant varier le pH du milieu, il est possible de récupérer du phosphore utilisable pour la plante.

Le champignon mycorhizien est capable de sécréter dans le sol des acides oxaliques, et ainsi d'acidifier le milieu. Le déplacement d'équilibre vers l'acidité tend à libérer de l'orthophosphate, que les hyphes extra racinaires absorbent et transfèrent ensuite à la plante (Figure 14).

On peut également noter que pour ces molécules, comme on le voit sur la figure 14, tout n'est pas transféré à la plante directement après assimilation par le champignon. Tout le long du mycélium on retrouve des vacuoles de stockage. Le phosphore et l'azote sont ainsi conservés pour une utilisation ultérieure par la plante ou le champignon, en fonction des besoins (3,4,29). Au total, le champignon fournit environ 70% des apports en azote et en phosphate à la plante.

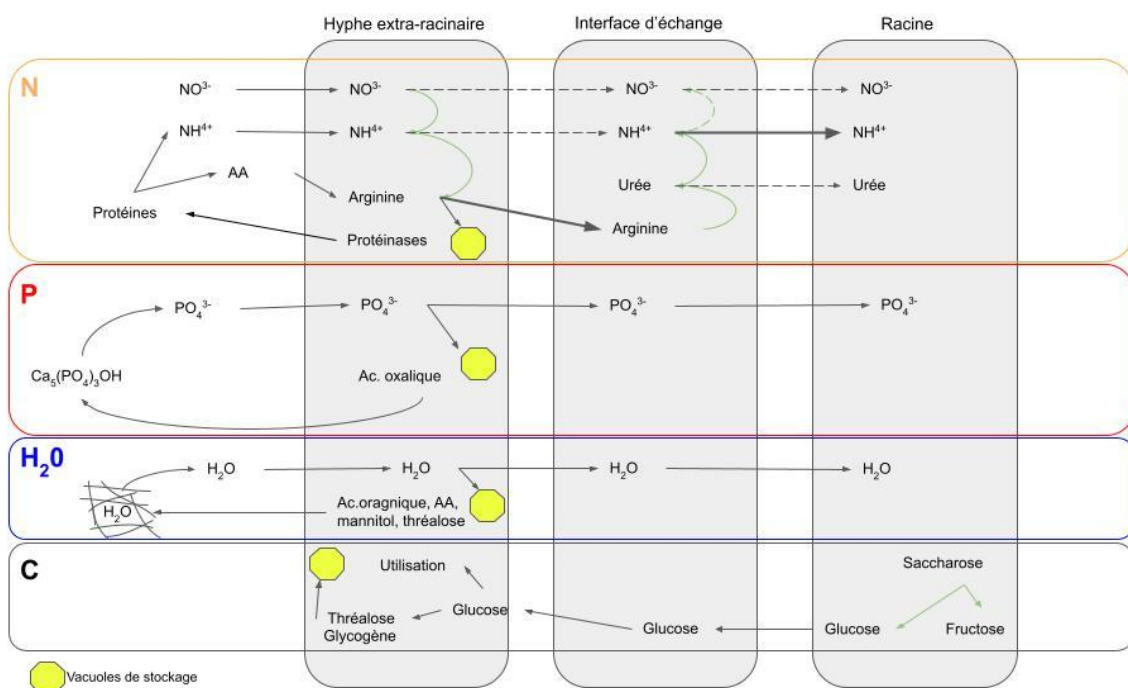


Figure 14- Représentation schématique des principaux échanges nutritifs dans une mycorhize

## 4. La mycorrhizosphère

Jusqu'à présent, nous avons vu que la mycorrhize était l'association de deux partenaires, un fongique et un végétal, dans le but d'établir un échange mutuel d'éléments nutritifs; la réalité est plus complexe. Pour que ces échanges puissent avoir lieu, il se met en place un microenvironnement autour des deux partenaires principaux, appelé mycorrhizosphère.

### 4.1. Les bactéries libres

On retrouve dans la mycorrhizosphère plusieurs bactéries libres appelées bactéries auxiliaires de la mycorrhization (BAM). Elles sont localisées dans le manteau, si il est présent, ou sinon associées aux hyphes extra-matriciels. Les BAM agissent principalement à deux niveaux de la mycorrhize.

Lors de l'établissement de la mycorrhize, pendant la phase de pré-contact, il y a une production de molécules signal entre la plante et le champignon pour stimuler la croissance de l'un vers l'autre. Les BAM sécrètent également dans l'environnement des signaux pour renforcer la germination des spores fongiques et la croissance racinaire. Cela permet d'assurer une croissance suffisante des deux partenaires l'un vers l'autre jusqu'à aboutir à la phase de contact.

De plus, lors de cette phase, le champignon n'ayant pas encore accès au carbone photosynthétique, il doit se développer avec ces propres réserves organiques et/ou développer un mode de vie saprophytique transitoire. Or, les BAM l'aident en lui fournissant du carbone, soit de manière directe, par la production d'acide organiques facilement assimilables par les hyphes fongiques (acide citrique, acide malique) ou bien de manière indirecte via la dégradation de molécules contenues dans l'environnement qui sont toxiques pour le symbiote fongique (3,4,28).



## 4.2. Les endobactéries

Certaines bactéries ont co-évolué avec les champignons et les plantes ont été intégrées à ces espèces.

Au niveau fongique, on retrouve de nombreuses bactéries dans tous les tissus, avec une intégration plus ou moins prononcée selon les espèces et le type de bactéries. Pour l'instant il est difficile de qualifier la relation entre les endobactéries et les champignons, même si leur co-évolution aurait tendance à démontrer un intérêt mutuel et témoignerait d'une relation symbiotique.

Au niveau végétal, des endobactéries permettant de fixer l'azote sont présentes chez certaines familles végétales. Par exemple, chez toutes les Fabacées (légumineuses), on remarque des nodosités racinaires qui contiennent des bactéries. Elles sont équipées d'une nitrogénase permettant de transformer l'azote atmosphérique gazeux en ammonium (forme d'azote utilisable par la plante). Ici, la relation est symbiotique et la plante, en plus de fournir un abri à la bactérie, lui cède une partie de son carbone produit par photosynthèse (3,4,20).

## 4.3. La microfaune mycophage

Une partie non négligeable de la microfaune du sol est mycophage. Ce sont de petits animaux (larves, acariens, nématodes, etc) qui se nourrissent d'hyphes fongiques. Même si les études *in vivo* sont assez compliquées à mener pour déterminer les proportions exactes, leur présence et leur caractère mycophage ont leur importance dans l'établissement d'une mycorhize. Si la microfaune est trop dense dans la rhizosphère cela empêche l'établissement de la mycorhize ou bien cela bloque le transfert de nutriments. Au contraire, lors de la phase de pré-contact, une petite proportion de microfaune mycophage permet de stimuler la croissance des hyphes. Lorsque certains sont endommagés, le champignon doit activer des voies métaboliques pour la synthèse de nouveaux constituants, qui serviront aussi à créer de nouveaux hyphes (3).

#### 4.4. Les pathogènes

Les pathogènes les plus importants pour les racines sont les bactéries *Pseudomonas*, les champignons *Fusarium* et *Rhizoctonia* ou les nématodes *Meloidogyne*. Ils sont présents dans la rhizosphère et par conséquent en compétition directe avec le champignon mycorhizien, pour s'accaparer le terrain et les nutriments présents.

Le champignon mycorhizien peut protéger son partenaire végétal du parasite et inversement. Il existe différentes actions de défense contre les pathogènes (Figure 15).

Tout d'abord, il y a la protection physique fournie par la mycorhize. L'espace racinaire étant déjà occupé, il est plus difficile pour le parasite d'entrer en contact avec la plante, d'autant plus lors d'une ectomycorhize avec un manteau.

Ensuite, lors de la l'ectomycorhize, on remarque la création de cellules à tanins avec des polyphénols. Si le symbiote fongique peut passer outre ce système de défense via un dialogue moléculaire, les pathogènes eux y sont sensibles, ce qui renforce la barrière physique (3,30–33).

On observe également une modification de la rhizosphère en présence de CMA. Les exsudats racinaires sont diminués et de composition différente car ils passent majoritairement par les zones mycorhizés et sont captés par le champignon. Cela a pour effet de sélectionner une microflore différente et plus avantageuse pour le couple plante-champignon (30,31,33).

Avec la mycorhize, se met en place un système de défense appelé MIR pour *Mycorrhizal Induced Resistance*. Ce système ne repose pas sur une activation directe d'un mécanisme de défense, mais correspond plutôt à un système préventif, présent même sans agression extérieure. Cette bioprotection est médiée par l'acide jasmonique qui est présent dans toute la plante, même dans les racines non mycorhizées. Il y aura alors dans la plante une accumulation de facteurs de transcription, de MAP kinases et de composés terpéniques et phénoliques pouvant être augmentés d'un facteur 30 comparé à une plante non mycorhizée. Cette action protectrice peut se mettre en place contre les phytophages de type nématodes, champignons ou bactéries (31,34).

En revanche, tous ces systèmes ne permettent pas une destruction totale des pathogènes pour plusieurs raisons. L'effet peut être diminué s'il n'y a qu'un seul type de mycorhize et un seul champignon associé. Chaque champignon est plus efficace contre un type de pathogène, donc la diversité d'association va augmenter le système de défense. Un agent pathogène fongique peut par exemple avoir un mode de vie partiellement saprophyte et peut survivre même sans accès aux racines. Pour pouvoir jouer un rôle de défense, il faut aussi que le champignon mycorhizien soit présent avant le pathogène, que ce soit pour mettre en place la barrière physique ou pour éviter qu'il ne prolifère trop et qu'il ne puisse plus être détruit (31,33).

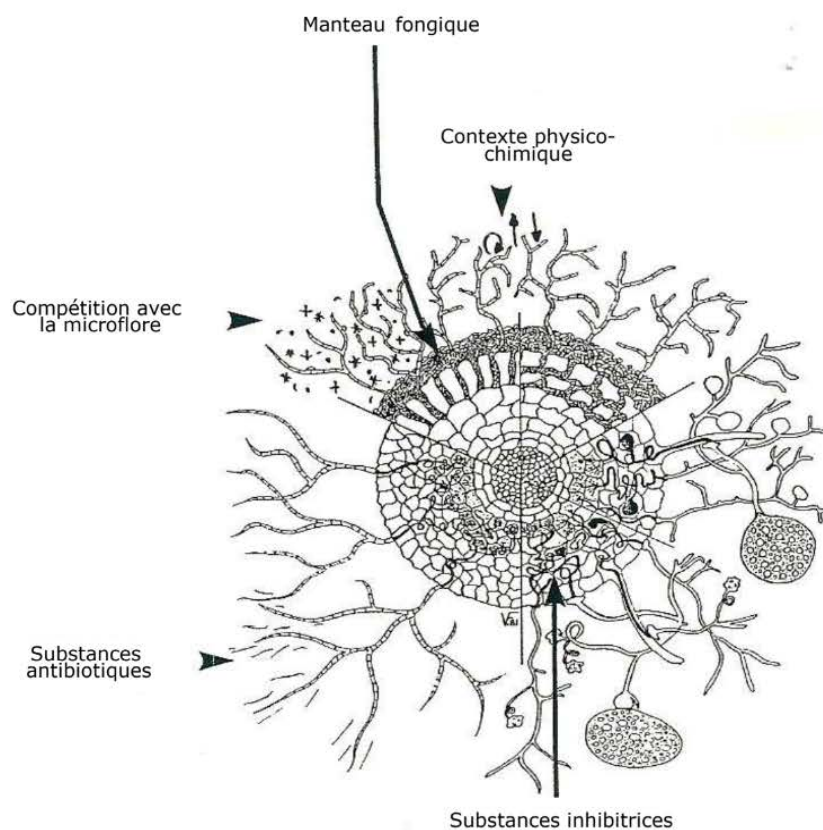


Figure 15- Représentation schématique des diverses protections du champignon mycorhizien (33)

En résumé, la mycorhizosphère fait intervenir plusieurs partenaires, mais tous ne sont pas présents pour participer à l'élaboration de la mycorhize et à l'établissement d'une association vertueuse. La sécrétion de composés organiques par la racine (de l'ordre de 10 à 20% des produits de photosynthèse de la plante) dans son environnement immédiat permet de recruter différents partenaires qui obtiennent ainsi la capacité d'aider à la formation de la mycorhize. Mais cela donne aussi lieu à des conflits et les pathogènes vont cibler cette zone particulièrement nutritive.

## 5. Synthèse sur la mycorhize

On a pu voir que la mycorhize constitue bien une association symbiotique dans laquelle les deux partenaires échangent des nutriments et tirent chacun profit de l'autre. Si l'échange de nutriments constitue le fondement de cette association, on peut voir que les autres apports sont nombreux, que ce soit au niveau de la défense contre les pathogènes ou dans la sélection d'une mycorhizosphère capable d'optimiser au mieux le rendement de chacun des partenaires. Les propriétés démontrées jusqu'alors peuvent constituer un atout de taille dans l'agriculture si on parvient à les utiliser en culture réelle et c'est ce que nous allons voir à présent.

### III. Mycorhize, agriculture et environnement

Pour produire suffisamment de ressources pour nourrir une population mondiale en constante augmentation, l'agriculture s'est tournée vers la production intensive avec pour seul mot d'ordre : le rendement!

Aujourd'hui, la société s'interroge sur notre santé, sur l'impact environnemental ou même économique d'une telle logique. Si les conditions climatiques nous obligent à un changement avec la multiplication des catastrophes naturelles et des conditions de cultures toujours plus difficiles, d'autres paramètres poussent également vers un changement de dogme.

On peut prendre l'exemple du phosphore et du cycle du phosphore (Figure 16) pour se rendre compte de la problématique liée à la gestion de cette ressource.

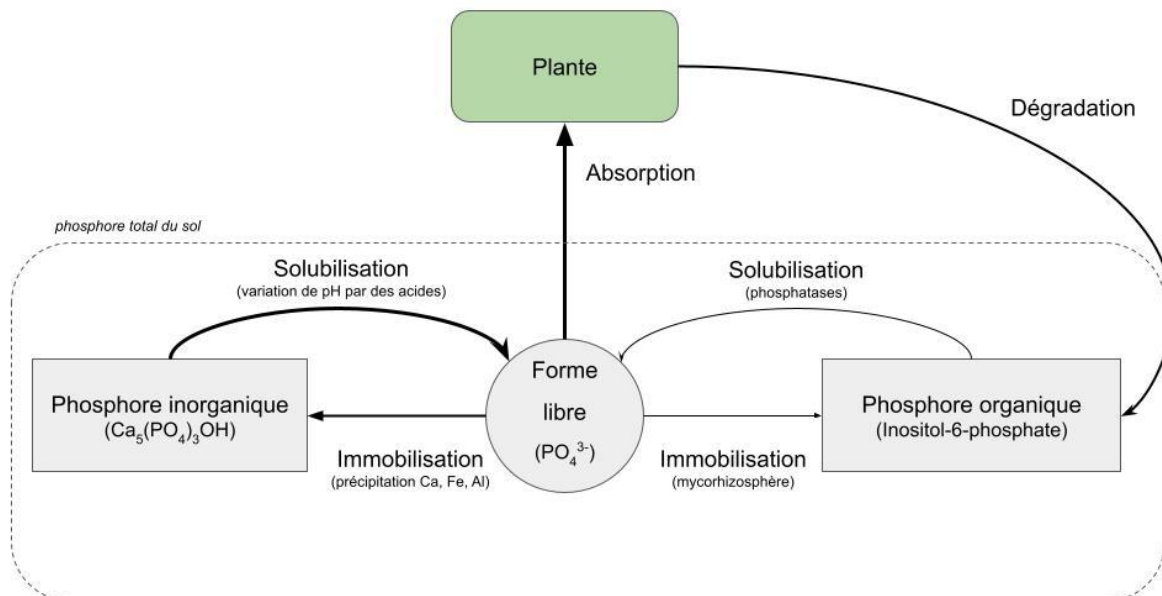


Figure 16- Représentation schématique du cycle du phosphore dans le sol et dans la plante

Cette ressource, indispensable à toutes cultures, est largement utilisée dans les engrais. Comme on l'a déjà vu, seule la forme soluble est assimilable par la plante. Quand on fertilise un champ avec du phosphore, même en solution, seule une partie minime peut être captée directement par la plante, le reste du phosphore se retrouve piégé dans le sol. Ainsi soit il précipite avec du calcium, du fer ou de l'aluminium sous forme inorganique, soit il est utilisé par la faune ou la flore tellurique et il se trouve sous forme d'inositol-6-phosphate, qui forme le pool de phosphore organique. Ces deux formes là sont difficilement mobilisables par la plante sans aide extérieure.

Pour pallier ce phénomène, depuis des dizaines d'années, la solution a été d'augmenter les apports ou les fréquences de pulvérisation pour que la plante obtienne la quantité dont elle a besoin. Il en résulte qu'une grande partie du stock de phosphore mondial se trouve dans nos sols et est inutilisable par les techniques de cultures habituelles. Dans le même temps, les pays en voie de développement manquent d'engrais phosphorés, soit par problème d'approvisionnement avec l'épuisement progressif des mines de phosphore, soit parce que le prix est trop élevé, soumis à une demande en constante hausse.

L'une des solutions consiste à mobiliser ce phosphore déjà présent. Pour ce faire, il faut donc aider la plante à solubiliser les pools de phosphore organique et inorganique. C'est ici qu'intervient la mycorhize. Pour les pays ne disposant pas de moyens financiers suffisants pour acheter des engrais en masse, pour l'agriculture biologique soucieuse de réduire les intrants chimiques ou bien pour la sylviculture cherchant à réduire les coûts de production à cause d'une rentabilité tardive, le recours à la mycorhize avec les capacités remarquables dont elle fait preuve dans ce domaine est une alternative efficace. Nous allons nous attacher, dans cette partie, à détailler les possibles applications de cette théorie à travers plusieurs exemples (3,4,35).

## 1. Horticulture et agriculture intensive : l'exemple du blé

Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde et par conséquent c'est l'une des cibles d'études principales de la recherche pour l'application des nouvelles stratégies de culture. C'est pourquoi nous allons prendre cet exemple pour voir comment se comporte une culture quand on prend en compte le développement de la mycorhize.

### 1.1. Rendement, protection contre les pathogènes et qualité du blé

Les questions qui se posent quant à l'incorporation de la mycorhize dans l'agriculture moderne sont nombreuses mais les principales sont :

- Est-ce que la transposition des résultats de laboratoire sur la mycorhize dans la culture en pleins champs est-elle valable?
- Et si oui, quels sont les résultats en comparaison à l'agriculture conventionnelle?
- Pour quelles utilisations?

Dans la littérature, les réponses ne sont pas unanimes. Il convient donc de faire un tri dans ces informations et voir ce qui peut faire varier les différents résultats observés pour déterminer si les CMA peuvent avoir un intérêt en culture réelle, qu'elle soit biologique ou conventionnelle. Dans ce but, le tableau 2 reprend les différents paramètres pouvant faire varier le résultat d'une étude que nous allons détailler maintenant.

#### 1.1.1. Objet de l'étude

Il faut, dans premier temps, savoir ce que veulent démontrer les auteurs, et à quoi ils ont comparés l'ajout de CMA dans la culture du blé. Dans de nombreuses études la comparaison est faite versus témoin neutre, afin de déterminer si l'effet de la mycorhize est transposable en pleine terre (35–39). Il est également intéressant de comparer cette technique à l'agriculture conventionnelle, mais aussi de voir si elle peut être utilisée dans ce mode de gestion (40).

### 1.1.2. Variété de blé produite

On peut s'intéresser ensuite au choix du blé cultivé. Il a été démontré que les variétés plus anciennes (cultivées avant 1950 et le développement de l'agriculture intensive) sont plus sensibles à la mycorhize que les variétés récentes sélectionnées pour leurs capacités à absorber les engrais plutôt que pour leurs dépendances mycorhiziennes (38,41).

### 1.1.3. Propriétés du sol

Un facteur qui fait grandement varier les résultats de ces études est le type de sol utilisé. Plusieurs paramètres sont à prendre en compte pour caractériser le sol sur lequel une étude se déroule.

Le pH du sol détermine la forme sous laquelle le phosphore inorganique se trouve. Dans un sol alcalin, le phosphore forme des cristaux d'hydroxyapatite avec le calcium. Dans un sol est acide, il se trouve complexé avec du fer et de l'aluminium. Avec l'utilisation des mécanismes que l'on a détaillées dans la partie 3.1.4, le champignon à mycorhize arbusculaire (CMA) peut solubiliser les cristaux d'hydroxyapatite, et permettre un meilleur apport nutritif pour la plante hôte. Alors qu'il n'a pas d'action sur la forme complexée au fer ou à l'aluminium (35).

Il faut également prendre en compte la concentration en phosphore dans le sol. Une concentration trop élevée a tendance à diminuer la capacité de la plante à former des mycorhize. En revanche, un taux trop bas augmente le nombre de mycorhizes, mais sans pour autant que cela augmente la nutrition de la plante (il devient difficile, même pour le CMA de capter du phosphore) (3,30,42).

Le type de CMA présent dans le sol est un paramètre important. Dans des études, ils ont fait le choix de stériliser le champ pour n'être qu'en présence de CMA connus. L'inconvénient est que l'on perd une bonne partie de la mycorhizosphère dans l'opération. L'idéal est donc de travailler sur un champ non traité afin de pouvoir déterminer comment une inoculation de CMA choisi se comporte avec les autres constituants du sol, dont les CMA indigènes car en pratique peu de champs pourront être stérilisés pour recevoir une inoculation (43).



Ensuite, il nous faut considérer l'historique des pratiques de culture ayant eu lieu sur le champ. Les plantes cultivées récemment peuvent faire varier la population de CMA et de microorganismes. Par exemple, une culture de *Brassicaceae* ne forme pas de mycorhize, ce qui entraîne une diminution de la population de CMA dans le sol, les BAM sont remplacées par des bactéries qui peuvent être en concurrence avec le CMA pour la recherche de nutriments et il sera plus dur de former des mycorhize efficaces l'année suivante (3,30,36). Pour les mêmes raisons, on doit également s'intéresser à savoir quel traitement le champ a reçu, tant au niveau des pesticides que du labour. On peut facilement imaginer qu'un champ travaillé en agriculture conventionnelle, ayant reçu des fortes doses de pesticides n'aura pas la même composition qu'un sol travaillé de manière biologique (3,37,39).

Quant au labour, il modifie lui aussi profondément la quantité de CMA indigène. On considère qu'il peut les diminuer jusqu'à 40%, et au contraire se passer de labour permet à un inoculum ajouté l'année passée d'être encore actif pour la culture suivante. Le fait de labourer fait mobiliser le stock profond d'azote et de phosphore présent dans la terre, mais sur le long terme épuise le sol des différentes réserves telluriques. Un champ régulièrement labouré peut donc contenir moins de réserves, mais également être victimes d'une érosion et moins bien retenir l'eau et l'engrais qui lui sont administrés par déstabilisation constante des agrégats du sol (30,37,44).

#### 1.1.4. Conditions climatiques et géographiques

La qualité d'un sol est aussi due aux conditions climatiques. La température et l'hygrométrie font varier le rendement d'une culture, mais également les capacités de formation de mycorhize d'une culture (43).

<b>Facteurs de variabilité</b>	<b>Variables</b>	<b>Conséquences sur les résultats</b>
Objectif de l'étude	Comparaison <i>versus</i> agriculture biologique sans traitement	Démontre la transposition de l'effet des CMA obtenus en labo dans des conditions de terrains
	Comparaison <i>versus</i> agriculture traditionnelle	Démontre si l'emploi de CMA peut remplacer l'utilisation d'engrais
Variété de blé utilisée	Variété récente ou <1950	Les variétés anciennes sont plus sensibles à la mycorhize
Propriétés du sol	pH	Le P <sub>inorganique</sub> est dans des formes différentes selon le pH. <ul style="list-style-type: none"> <li>• pH&lt;7 : complexé avec Fe ou Cu → difficilement mobilisable par les CMA</li> <li>• pH&gt;7 : complexé avec Ca → mobilisable par les CMA</li> </ul>
	[P] dans le sol	Si trop élevé, alors on diminue le taux de mycorhization
	Historique des cultures	Si la culture précédente ne formait pas de mycorhize, on a une baisse des CMA indigènes
	Travail du sol biologique ou conventionnel avant l'étude	Les doses de pesticides employées sont différentes et font varier la composition de la faune et de la flore
	Labour	Si pratiqué, - 40% de CMA Phénomène d'érosion
Conditions climatiques	Hygrométrie et Températures	Selon l'exposition aux intempéries ou à la sécheresse on modifie le rendement observé

Tableau 2- Tableau récapitulatif des différentes variables observés dans les études (35–44)

A la vue du nombre de paramètres qui sont à prendre en compte pour comparer deux études il est difficile de donner une réponse objective aux questions que l'on se pose sur l'intérêt de la mycorhize. Pour voir une tendance se dégager, l'utilisation de méta-analyses permet de passer outre ces variations de paramètres et de ne comparer que des études similaires. C'est ce que nous allons aborder dans les deux paragraphes suivants.

#### 1.1.5. Description d'une méta-analyse comparant les rendements de culture lorsque les CMA sont utilisés ou non

Pellegrino et al., dans leur méta-analyse "*Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of field studies from 1975 to 2013*" de 2015, donnent une conclusion plutôt positive pour l'utilisation des CMA dans l'agriculture. Ici, ne sont prises en compte que des études ayant eu lieu en pleine terre et sans traitement préalable pour se rapprocher au plus près des conditions de cultures normales. Il ressort de cette étude que l'inoculation de CMA permet d'augmenter le rendement en grain de blé de 20%, une augmentation de 12% de la biomasse et une augmentation de 16% en phosphore et de 31% en azote (39). Cela tend à confirmer, en plus des études prises individuellement sur le sujet, les résultats positifs obtenus en laboratoire quant à l'utilisation de la mycorhize. En sa présence, la plante reçoit une meilleure nutrition et voit son rendement augmenter.

#### 1.1.6. Description d'une méta-analyse comparant l'efficacité des CMA dans la productivité du blé et dans l'absorption des nutriments en mode de gestion conventionnelle et biologique

En agriculture conventionnelle, les restrictions sont moins contraignantes que pour l'agriculture biologique et les apports extérieurs sont nombreux. Les problèmes actuels de stock en phosphore, pour des raisons économiques ou géographiques, impliquent de trouver une alternative et il peut donc être intéressant de savoir si la gestion biologique avec son important recours à la mycorhize peut permettre un bon rendement. C'est en ce sens que l'étude de Dai et al. "*Negative and positive contributions of arbuscular mycorrhizal fungal taxa to wheat production and nutrient uptake efficiency in organic and conventional systems in the Canadian prairie*", réalisée en 2014 au Canada est intéressante. En effet, dans cette étude les auteurs ont comparé la productivité et l'absorption de nutriments dans des champs en gestion biologique et d'autres en gestion conventionnelle. Ils ont réalisé l'étude sur 150 sites pour avoir un groupe représentatif, dans lesquels il y avait 78 champs en gestion traditionnelle et 72 en gestion biologique.

Dans cette dernière, la quantité de CMA est sensiblement la même qu'en agriculture conventionnelle, mais ils étaient beaucoup plus diversifiés. Cela peut s'expliquer par l'antériorité des cultures, avec une rotation plus importante en gestion biologique et la mise en place d'une jachère d'été.

Ils ont noté une augmentation de l'absorption de l'azote et du phosphore par le blé 1,8 à 2,3 fois plus importante en gestion biologique par rapport à la gestion conventionnelle. En revanche, l'agriculture conventionnelle permet d'obtenir 1,44 fois plus de biomasse de blé qu'en gestion biologique. Le choix du partenaire fongique est primordial, en effet lorsque les variétés *Glomus* ont été retrouvées majoritaires dans les cultures biologiques cela a entraîné une diminution de rendement.

Il ressort de cette étude la relation positive qui existe entre la quantité de CMA et la biomasse produite par le blé, que ce soit en agriculture biologique ou en agriculture conventionnelle. Elle met aussi en évidence l'importance du choix du partenaire fongique ainsi que la possibilité d'obtenir une nutrition efficace pour la plante sans avoir recours à un engrais (40).

#### 1.1.7. Analyses de deux autres études avec différentes perspectives d'application

Une étude a également regardé les niveaux de productivité en agriculture conventionnelle selon la quantité d'engrais et l'utilisation de CMA.

Il ressort qu'avec une inoculation de CMA, on peut diminuer la dose d'engrais de 25% et obtenir le même rendement qu'à pleine dose. Ce qui représente une économie de 5,38 kg/ha de phosphore et 10,75 kg/ha d'azote (37).

Cette économie potentielle est non négligeable et pourrait étendre la gamme d'application de la mycorhize à l'agriculture conventionnelle si les résultats se confirment lors d'une méta-analyse.

On peut citer une dernière étude pour faire un tour complet sur le rendement du blé avec des CMA. Il s'agit de prendre en compte non pas un inocula de CMA seul mais mélangé avec des PGPR (pour *plant growth promoting rhizobacteria*), bactéries retrouvées dans la rhizosphère assurant à la plante un meilleur développement, un peu à la manière des CMA mais avec des propriétés et mécanismes différents.

Dans l'étude, la fertilisation des sols de manière conventionnelle permet d'augmenter le rendement de 27% par rapport à une culture non fertilisée.

Si la fertilisation est faite de manière biologique avec soit des CMA, soit des PGPR seuls le rendement est 30% supérieur par rapport à une culture non fertilisée.

L'inoculation des deux types d'organismes (PGPR et CMA) de manière concomitante en gestion biologique a permis au blé d'avoir un rendement de 41% supérieur par rapport à une culture non fertilisée.

Finalement, l'utilisation de manière conjointe des différents micro-organismes constituant la mycorhizosphère représente une perspective d'avenir pour remplacer la fertilisation conventionnelle (45).

## 1.2. Qualité du blé

Lorsqu'une gestion biologique du blé, avec inoculation de CMA, est mise en place, le rendement n'est pas toujours au rendez-vous. Au-delà de la biomasse en blé produite, la qualité du grain de blé produit en masse et en qualité nutritive est un paramètre important. Dans la littérature, les études qui comparent la qualité des grains conventionnels et des grains obtenus via une mycorhization tendent majoritairement vers la conclusion que de tout point de vue, la qualité est augmentée via le CMA.

On retrouve dans le grain une plus grande concentration en protéines, en minéraux et en micronutriments. L'augmentation est plus ou moins importante selon les études et les variations des différents paramètres évoqués plus haut. Mais en moyenne, on considère que la valeur nutritive d'une production biologique dans laquelle les CMA sont omniprésents est 12% supérieure à celle d'une production conventionnelle (40).

Pour ce qui est de l'augmentation de poids des grains, aucune valeur quantitative n'est à ce jour adoptée vu les variations trop importantes, en revanche on retrouve régulièrement une corrélation positive entre les CMA et un poids de grain sec plus important. Et ce, même si le poids total du plant est moins important. Ce qui a tendance à montrer une meilleure répartition des nutriments dans les zones d'intérêt de la culture grâce à la mycorhize (3,38,39,41,45,46).

### 1.3. Autres apports des CMA

Les CMA sont souvent étudiés pour leur augmentation des apports nutritifs à la plante hôte avec qui ils forment la mycorhize. Pourtant ce n'est pas la seule action d'intérêt de cette culture. En effet, ils se distinguent par d'autres propriétés intéressantes, certaines sont en lien direct avec la productivité de la plante. D'autres en revanche ne se remarquent pas de suite, mais ont une action non négligeable dans le temps.

#### 1.3.1. Action sur les pathogènes

Les CMA ont une action protectrice de la plante qu'ils mycorhizent via différents mécanismes déjà abordés dans la partie II.4.4. Ces mécanismes sont précieux pour augmenter les défenses naturelles de la plante contre les pathogènes mais ne réussissent pas à les éliminer totalement. C'est pourquoi l'utilisation de pesticides peut être envisagée. Mais les doses nécessaires sont bien moins importantes, ce qui est à la fois plus naturel et plus économique (30,31,33).

Les CMA sont aussi très utiles comme bioaccumulateurs de métaux lourds. Si certains sont présents dans le sol, ils seront captés et stockés dans les hyphes et n'atteindront pas la plante-hôte (47).

Si on a jusqu'à présent vanté les bienfaits des CMA sur les plantes, certaines en revanche ne forment pas de mycorhize et se retrouvent donc en compétition avec les hyphes fongiques. C'est souvent le cas des "mauvaises herbes" présentes dans les cultures. Ces herbes qui s'intercalent dans les cultures diminuent la quantité de nutriments disponibles. La mycorhize peut intervenir pour limiter cette perte en exerçant une pression de sélection trop importante pour ces herbes indésirables qui sont bien moins présentes dans une culture mycorhizée (31,48).

### 1.3.2. Action sur la restriction hydrique et la salinité du sol

L'intérêt de la mycorhize sur le gain de compétitivité en période de sécheresse est un paramètre important avec les changements climatiques qui ont lieu en ce moment et les épisodes de fortes chaleurs qui devraient se multiplier dans le futur.

On remarque que lorsqu'elle est soumise à un stress important, la plante accumule des molécules osmoprotectrices, dont la proline.

Dans une culture mycorhizée, la concentration en proline est limitée contrairement à une culture simple. Le CMA doit réussir, malgré l'état de sécheresse du sol, à trouver suffisamment d'eau pour que la plante ne le ressente pas. C'est également démontré par le fait que la perte en feuille lors de ces périodes est limitée pour les plants mycorhizés (34,49).

La salinité du sol trop importante est responsable d'une baisse de la productivité de plus de 20% des terres irriguées dans le monde. Le CMA parvient à atténuer l'effet de ce stress salin sur la plante par une combinaison d'effets nutritionnels, biochimiques, physiologiques et moléculaires.

Le principal impact qu'a un sol hyper salin sur un végétal est la déshydratation. Or, les hyphes mycorhiziens parviennent, par effet osmotique, à maintenir leur absorption d'eau et ainsi fournir un apport suffisant pour la plante.

Ensuite, une grande concentration en sodium entraîne des perturbations au niveau métabolique. Pour contrer cet effet, les CMA apportent une concentration en potassium assez élevée pour empêcher un déséquilibre ionique et obtenir de cette manière un rapport potassium/sodium équilibré ce qui permet de diminuer l'impact de la salinité du sol.

Enfin, la mycorhize a un impact au niveau de la production des molécules osmoprotectrices végétales. La proline par exemple, est produite de manière plus précoce par la plante, ce qui limite l'impact du sodium (30–32,43,50).

On peut voir dans cette application une grande perspective d'avenir si l'on pouvait arriver à cultiver des sols qui étaient jusque-là considérés comme improductifs.

### 1.3.3. Action sur la stabilité du sol

Le sol agricole est souvent déstabilisé par les labours successifs et est victime d'un phénomène d'érosion. Dans ces champs-là, il y a une fuite des nutriments, des matières organiques et des potentiels fertilisants appliqués. Les CMA vont être utiles de deux manières pour stabiliser le sol. Tout d'abord, de par leur maillage du sol important, ils vont retenir les éléments nutritifs. Ensuite, ils vont créer des macro-agrégations via la production d'une glycoprotéine, la glomaline qui va stabiliser la structure du sol.

L'une des contraintes en l'agriculture biologique est l'absence d'herbicides, pour remédier à cela le recours au labour (manuel ou non) est souvent utilisé. Le problème du labour est qu'il déstabilise le sol. Le CMA peut donc avoir ici double emploi. Le réseau d'hyphes extra-mycorhiziens, couplé à la sécrétion de glomaline stabiliserait le sol, mais aurait aussi pour effet de limiter l'apparition de "mauvaises herbes" donc de diminuer le labour et ainsi de maintenir intacte la colonie de CMA (3,30,31,48).

### 1.4. Point sur la production d'inoculum fongique

L'utilisation de CMA est en plein essor sur les dernières décennies. Pourtant la production de ces derniers n'est pas toujours optimale et le contrôle qualité laisse souvent à désirer. A tel point qu'un durcissement rapide de législation est à prévoir dans les années à venir quant à l'utilisation des micro-organismes en agriculture.

Les CMA sont des biotrophes obligatoires, sans leur plante hôte il ne peuvent pas se développer et il est donc impossible de les séparer pour en faire la culture. Ce qui rend la culture des inoculum très complexe.

Trois modes de productions sont possibles : une production classique (sur substrat, sol ou sable), sans substrat (dans des bains de solutions) ou *in vitro* (en laboratoire).



#### 1.4.1. Production sur substrat

C'est la technique la plus utilisée car la plus simple et ne demandant pas beaucoup de matériel. Dans ce mode de culture, on isole des spores ou un mélange de spores d'intérêts que l'on associe à une plante avec une vie courte et formant des mycorhizes arbusculaires (Figure 17).



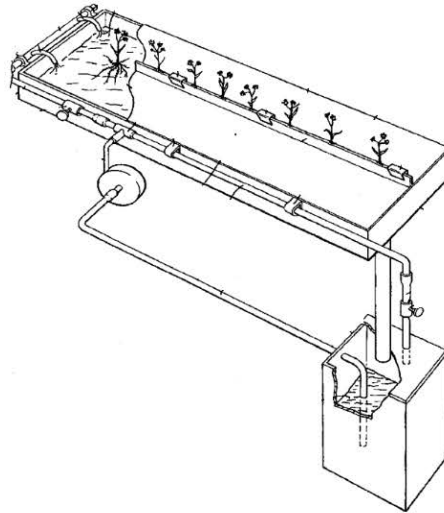
*Figure 17- Photographie d'une culture sur substrat en conteneur avec Allium Porrum (51)*

Le sol de culture est pré-traité pour limiter les contaminations, soit il est stérilisé par vapeur ou par irradiation. L'avantage principal de cette technique est le faible coût de production. Le matériel utilisé n'est pas très technique et ne nécessite pas une main-d'œuvre très qualifiée tout au long du processus de production. De plus, la densité de spores produites est plutôt bonne avec 80 à 100 spores/cm<sup>3</sup>.

Les inconvénients sont nombreux. Le principal étant le risque de contamination par des CMA indigènes et donc une production qui ne garantit pas la pureté de l'inoculum final. La récolte ne peut pas non plus être utilisée directement car des restes de substrat peuvent encore être présents. La production sur substrat nécessite aussi une lutte contre les insectes phytophages et donc l'emploi de pesticides qui peuvent diminuer le rendement et contaminer l'inoculum. Pour faire ce type de production, il faut aussi beaucoup de place, ce qui peut être contraignant.

#### 1.4.2. Production sans substrat

Cette technique repose sur l'utilisation de bain nutritifs en remplacement du substrat. Pour éviter le développement de bactéries qui peut se produire dans un bain de culture statique, des pompes à oxygènes ont été utilisées mais présentes l'inconvénient d'endommager les hyphes (Figure 18).



*Figure 18- Représentation schématique d'un système de production d'inoculum mycorhizien en bain (51)*

Pour résoudre ce problème, un système avec un écoulement de nutriments en continu peut être mis en place ou bien l'utilisation d'aéroponie (brouillard nutritif).

Enlever le substrat de la production permet d'obtenir un inoculum directement utilisable, sans résidus. Le risque de contaminations croisées est diminué mais ne peut être encore certifié. Le fait d'utiliser une solution permet l'ajustement direct des concentrations nutritives en adéquation avec le stade de développement de la plante. Comme on l'a vu, la principale contrainte vient du développement bactérien. En solution, les racines grandissent parfois plus vite que le développement des mycorhizes et donc diminuent le rendement. Le coût des solutions est aussi supérieur aux substrats des cultures classiques.

### 1.4.3. Production *in vitro*

La technique la plus récente, mais aussi la plus coûteuse, repose sur la culture *in vitro*. Elle consiste à déposer des racines excisées sur de la gélose, en présence de CMA pour reproduire le cycle de production de spores. Il est possible aussi de placer la plante à l'extérieur d'une boîte de pétri et de ne laisser que la racine mycorhizée sur la gélose (Figure 19).



Figure 19- Photographie d'une culture d'inoculum fongique in-vitro (51)

Un tel système est plus coûteux à initier, mais une fois mis en place, il peut rester en place très longtemps (plus de douze mois).

L'avantage majeur d'une culture *in vitro* est la certification de ne pas avoir de contamination croisée et d'obtenir un inoculum totalement pur répondant à un contrôle qualité exigeant. On peut également mieux suivre la croissance du système (comptage direct, état nutritionnel, état d'hydratation, etc). C'est le système qui donne le meilleur rendement avec jusqu'à 50 000 spores/boîte.

Comme on peut se douter, la limite de ce système de production est le coût particulièrement élevé. Au-delà du matériel technique il faut aussi une main d'œuvre qualifiée car l'entretien quotidien des boîtes de Petri peut engendrer une contamination de l'inoculum si il est mal fait.

Le système de production des CMA est encore à l'étude pour en réduire les coûts et augmenter la qualité afin de pouvoir démocratiser son utilisation (3,31,51).

## 1.5. Synthèse sur l'application à l'agriculture

La tendance générale est plutôt favorable à l'application de CMA en culture agricole. Elle n'est pourtant pas encore applicable partout et pour tous. Quand on considère le nombre de paramètres à prendre en compte pour une action efficace, les connaissances techniques et le changement de mode de culture nécessaires à son application, on peut facilement imaginer que la généralisation des CMA dans l'agriculture n'est pas pour tout de suite. Pourtant, les formidables propriétés dont les CMA font preuve permettent une réelle économie de ressources naturelles, amènent un accès à de nouvelles terres agricoles, limitent au minimum l'emploi de pesticides et permettent aussi de faire aux périodes de sécheresse. Tous ces points constituent les enjeux du monde agricole de demain, et cette technologie représente une vraie alternative d'avenir.

Si les résultats divergent sur le sujet, le point invariable est un changement constant des paramètres et une incapacité à reproduire des conditions de cultures identiques. Pour pouvoir appliquer les CMA à grande échelle, il faudrait parvenir à analyser toutes les composantes d'un sol pour déterminer le couple CMA/plante hôte optimal. Le problème est le coût des CMA et des analyses par des laboratoires, et le rendement qui n'est pas toujours de suite au rendez-vous. La question se pose donc pour le monde agricole de savoir si on veut continuer une logique de production de masse avec un épuisement des stocks et des sols. Ou bien, si on préfère perdre un peu en quantité, pour obtenir un gain de qualité et une sauvegarde des ressources naturelles afin de maintenir une production pérenne (3,30,32,41).

## 2. Mycosylviculture

La mycosylviculture a pour origine la culture du bois orienté pour la production de champignons comestibles. Jusqu'ici, l'entretien d'une forêt était centré sur la culture du bois, et ce au détriment de la production de champignons. La sylviculture a su évoluer pour se concentrer sur l'étude de l'arbre et du champignon comme une seule et même entité, en partant du postulat que les arbres seuls en forêt n'existent pas. L'idée est donc de prendre en compte la production de champignons et sa forte valeur économique dans ce type de culture. Dans un objectif de compenser les pertes économiques d'une production de bois durable et raisonnée, avec la vente de champignons produits grâce à cette gestion. En effet, la culture des champignons comestibles a toujours été étudiée avec beaucoup d'attention pour la valeur marchande importante qu'ils représentent. Les champignons saprophytes comme le champignon de paris (*Agaricus bisporus*), les pleurotes (*Pleurotus spp.*) ou le shiitake (*Lentinula edodes*) n'a depuis longtemps plus de mystère et s'est démocratisé au point que même des amateurs peuvent en produire directement à la maison. Les basidiomycètes et ascomycètes qui sont eux ectomycorhiziens ont posé beaucoup plus de problèmes. Nous verrons deux exemples pour illustrer cela avec l'histoire de la trufficulture ainsi que la culture du lactaire délicieux.

### 2.1. Trufficulture

La truffe, Ascomycète du genre *Tuber* produisant des sporocarpes souterraines, est une denrée très recherchée pour son odeur caractéristique et sa saveur unique. Les premières truffières françaises et italiennes étaient sauvages, mais l'intérêt grandissant autour de cet "or noir", a fait que de nombreux mycologues se sont penchés sur le sujet pour tenter de construire de véritables truffières commerciales.

La truffe pousse dans des conditions très sélectives sur des sols calcaires, avec de fortes teneurs en eau et ayant un bon ensoleillement. L'hôte préférentiel est le chêne, avec qui elle forme des ectomycorhizes très nombreuses pour assurer son développement de manière optimale. Pour se faire, elle met en place un mécanisme d'exclusion, via la sécrétion de molécules inhibant la croissance des autres champignons proches d'elle. Sur les arbres présentant un bon taux de mycorhizes

apparaît alors une zone sans végétation, dépourvue de micro-organismes concurrentiels, communément appelée “brûlé” (Figure 20). C’est grâce à cette observation que la culture de la truffe a été possible.



*Figure 20- Photographie d'un brûlé truffier (52)*

Nous allons voir dans cette partie différentes techniques de trufficulture qui se sont développées à travers le temps ainsi que l’apport des connaissances sur la mycorhize dans ce domaine. Le tableau 3 reprend les différentes techniques avec leurs avantages et leurs inconvénients.

#### 2.1.1. Culture empirique

La mise en place de la première technique de culture de la truffe a lieu à la fin du XVI<sup>ème</sup> siècle. Malgré des connaissances plus que limitées en terme de mycorhize, le postulat pris était que dans le brûlé, il n’y a que des hyphes fongiques du champignon d’intérêt. Un gland de chêne est alors planté dans cette zone, et lorsqu’un jeune plant pousse, on considère qu’il a dû s’associer à la truffe et on peut donc le repiquer ailleurs avec son symbiote qui le suivra. C’est une technique empirique très simple mais qui a démontré son efficacité. L’entretien de la truffière est ensuite assuré à la main. Il consiste à un léger labour du brûlé, élagage des branches et protection des brûlés avec (technique du paillage) (Figure 21).



*Figure 21- Photographie représentant la récolte de la truffe avant la première guerre mondiale (53)*

Le rendement a été très bon jusqu'en 1914 et cela a permis de fournir de grandes quantités de truffes.

Seulement avec la première guerre mondiale, la trufficulture a été abandonnée au profit des cultures essentielles (blé, maïs, etc) ce qui a entraîné un déclin de production. Après la seconde guerre mondiale en 1945, l'agriculture a changé pour devenir intensive et industrielle. La généralisation de l'emploi des machines a eu un effet négatif sur le rendement avec une terre trop tassée par le poids des engins agricoles là où elle devrait être aérée et n'a pas permis le retour aux taux de production d'antan.

### 2.1.2. Nouvelles techniques

Dans les années 1990, des nouvelles techniques sont apparues pour redonner de l'élan à une trufficulture en déclin. La nouveauté de ces systèmes repose sur l'utilisation de semis mycorhizés. On utilise pour la culture un jeune plant ayant été plongé suffisamment longtemps dans une solution contenant un broyage de truffe et par conséquent une forte concentration en spores.

Deux principales techniques ont été développées: le "système Pallier" ou le "système Tanguy". Puis devant certaines lacunes de ces techniques, la méthode raisonnée de la trufficulture (MRT) a été mise en place.

#### 2.1.2.1. Système Pallier

Dans ce système, les techniques arboricoles classiques sont utilisées. Cela comprend, un élagage régulier et prononcé, un apport de terre régulier, de fertilisants et l'utilisation de pesticides.

Au niveau du travail de la terre, on utilise toutes les machines nouvellement développées pour l'agriculture intensive avec toutes les conséquences déjà évoquées. De plus, le travail du sol se fait partout sur la truffière, même sur le brûlé (Figure 22).



*Figure 22- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système Pallier (53)*

Le gros avantage de cette technique est la précocité des récoltes, qui sont possibles dès 5 à 6 ans. Les tassements de terrains dûs aux machines sont en soit un inconvénients majeurs, mais en plus de cela, elles ont un coût d'achat et d'utilisation très élevés. L'autre défaut de ce système sont les contaminations engendrées par le labour du brûlé. Cette zone aménagée par la truffe pour arriver à se développer correctement est de nouveau soumise à la concurrence de spores extérieures.



#### 2.1.2.2. Système Tanguy

Cette technique est aussi appelée, la trufficulture sur gazon calcaire. Elle est nommée ainsi car une fois que le jeune plant a bien prit, on arrête le travail du sol et seul l'herbe entre les sillons est régulièrement tondue (Figure 23).



*Figure 23- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système Tanguy (53)*

Cette approche permet de limiter grandement les coûts de production, mais aussi les contaminations. En contrepartie, on aura une production tardive (10 à 20 ans) et de mauvaise qualité. Le sol n'étant jamais travaillé, la truffe ne pousse qu'en surface et va subir diverses agressions (gel, sécheresse, insectes et limaces) qui vont diminuer la qualité gustative de la truffe.

### 2.1.2.3. La méthode raisonnée de la trufficulture (MRT)

L'idée dans la MRT est de s'appuyer au maximum sur les connaissances scientifiques que l'on a sur la mycorhize. C'est un compromis entre le système Pallier, "tout terrain" et le système Tanguy "tout prairie". Ici, l'herbe est maintenue entre les sillons mais le travail du sol est perpétré autour de la plantation et permet de limiter les contaminations extérieures. C'est ce qui a permis une vraie évolution avec le travail en profondeur du sol dans le brûlé. Cela a pour bénéfice une meilleure pénétration des eaux de pluie, une aération des sols et des truffes de meilleure qualité car elles poussent plus en profondeur et sont donc mieux protégées (Figure 24).



*Figure 24- Photographie représentant la culture de la truffe dans le système MRT (53)*

L'élagage intensif de l'arbre permet de diminuer les pertes hydriques par le feuillage en été, de laisser passer l'eau et le soleil et enfin de pailler le brûlé. Cette étape de paillage est importante car le mycélium de la truffe ne forme pas seulement des mycorhizes avec son hôte, il a également un comportement saprophyte en périphérie. C'est de cette manière que le brûlé s'agrandit. Le fait de rajouter de la matière morte dessus lui permet d'avoir un apport organique pour sa croissance saprophytique.

<i>Différentes techniques de trufficulture</i>	<b>Empirique</b>	<b>Système Pallier</b>	<b>Système Tanguy</b>	<b>MRT</b>
<b>Type de semis utilisés</b>	Plantation de glands dans un brûlé	Semis mycorhizés via un ascocarpe broyé	Semis mycorhizés via un ascocarpe broyé	Semis mycorhizés via un ascocarpe broyé
<b>Entretien de la plantation</b>	Elagage Paillage du brûlé	Elagage Fertilisants Pesticides	Aucun	Elagage intensif Paillage du brûlé
<b>Travail du sol</b>	A la main (jusqu'à l'agriculture intensive)  Superficiel	Partout, même dans le brûlé  Avec des machines agricoles  Superficiel	Tonte de l'herbe entre les sillons possible	Autour de la plantation, tonte herbe entre les sillons  Engins légers adaptés à la trufficulture  En profondeur
<b>Avantages</b>	Bonne production	Production précoce (5-6 ans)	Naturel, pas d'émission  Coût réduit	Qualité supérieure des truffes produites en profondeur  Rendement précoce (3-4 ans)  Pas de contaminations  Protège de la sécheresse  Pas d'intrants chimiques
<b>Inconvénients</b>	Beaucoup de travail manuel  Si machine agricole, trop de tassement	Coût des machines Tassement du sol Contaminations → pertes de productivité rapide  Truffes de moins bonne qualité	Production tardive (10-20 ans)  Truffe de mauvaise qualité	Nécessite connaissance technique sur la mycorhize

Tableau 3-Tableau récapitulatif des différentes techniques de trufficulture

L'utilisation des connaissances sur la mycorhize, la compréhension de l'origine des contaminations diminuant le rendement ainsi que la participation aux différents modes de vie de la truffe ont permis à la trufficulture de reprendre un nouvel essor. La technique MRT prend en considération les nouvelles préoccupations de l'agriculture, à savoir la diminution de l'utilisation des ressources (peu d'engrais et d'arrosage à utiliser grâce aux paillage), la réduction de pesticides (moins de contaminations et donc moins besoin de désherbants) et des dépenses en énergies fossiles minimisées (machines agricoles, plus légères sur des zones réduites) (3,53–55).

## 2.2. Culture d'autres champignons ectomycorhiziens

La culture des CEM est très complexe, et si la culture de la truffe a montré une certaine réussite, on voit que la méthodologie est en constante évolution pour parvenir à un rendement correct et stable.

Pour ce qui est des CEM épigés, la culture est encore plus difficile. Par exemple, l'un des champignons les plus recherchés par les cueilleurs amateurs, le *Boletus edulis* ou cèpe de bordeaux, est un champignon sur lequel de nombreuses études se sont penchées sans pour autant arriver à une culture stable (56). Si la culture en laboratoire est possible, le transfert en plantation est encore un échec et ses mycorhizes sont remplacées par d'autres champignons. Le cas de la girolle (*Cantharellus cibarius*) est particulier, avec des semis qui produisent des mycorhizes de manières stables, mais sans fructification (57).

Le Lactaire délicieux (*Lactarius deliciosus*) est pour l'instant le seul dont la culture commerciale est possible avec un rendement correct, que nous allons détailler maintenant.

### 2.2.1. Biotope et fructification

Le Lactaire délicieux est un champignon grégaire qui ne pousse qu'avec des *Pinaceae*, dans des climats disparates allant du tempéré frais au méditerranéen. Cette espèce est assez universelle et retrouvée dans de nombreuses forêts du monde, même si il semble qu'elle préfère les sols calcicoles (33).

Pour fructifier le lactaire a besoin de bonnes précipitations, l'idéal étant d'avoir au moins 100 mm. Les températures doivent aussi descendre d'un coup, par exemple passer de 20°C à 14°C en quelques jours.

### 2.2.2. Culture des CEM

La culture du *L.deliciosus* a commencé dans les années 1970 en France avec les travaux de N. Poitou (58). L'inoculation est faite à de jeunes plants de pins. Une première récolte est possible au bout de trois ans, puis perdure annuellement. La culture ne s'est pourtant pas généralisée malgré la fabuleuse avancée que cela représentait.

Ce n'est que récemment, en 2002, en Nouvelle-Zélande que la culture est réellement repartie avec la mise en place d'une méthodologie de mycorhize contrôlée (59). M. Guérin-Laguette résume dans son article de 2021, le processus à suivre pour mettre en place des cultures (Figure 25) (58).

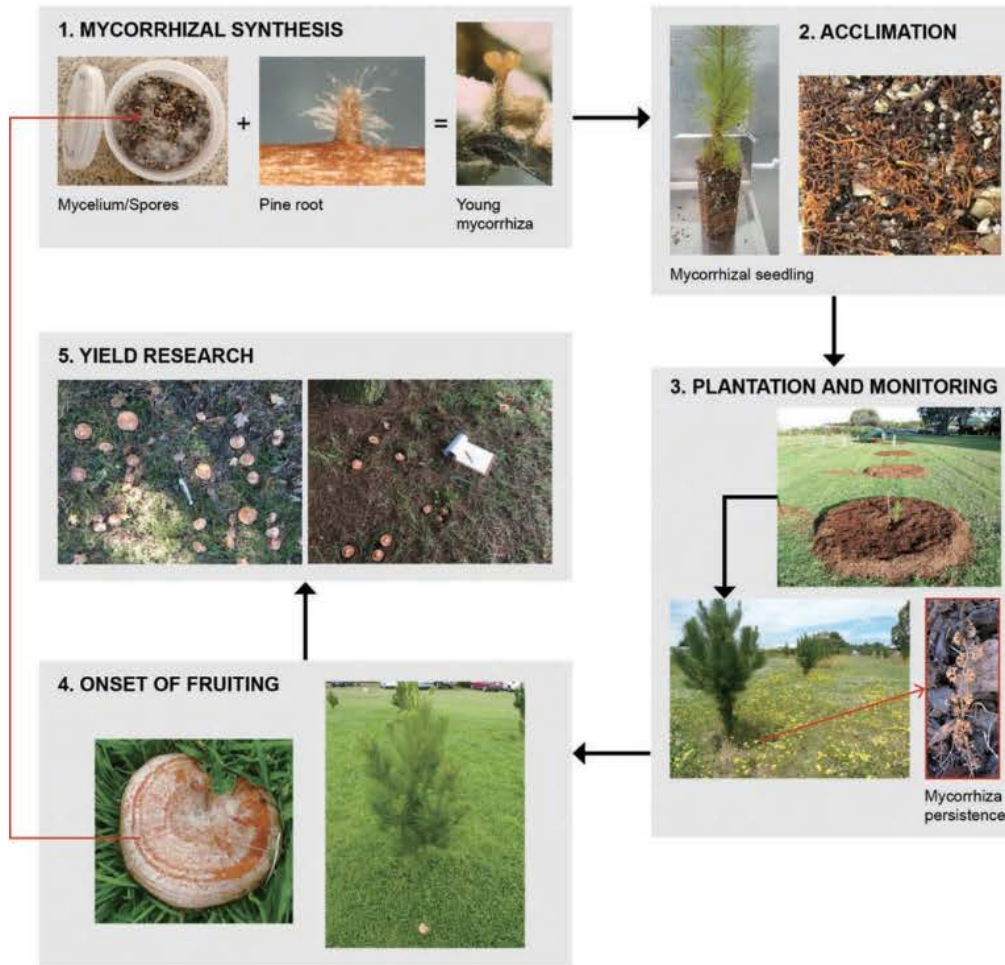


Figure 25- Cycle de culture d'un champignon mycorrhizien comestible. Les cinq étapes sont illustrées à partir de l'exemple de *L.deliciosus* cultivé en association avec *Pinus radiata* (58)

#### 2.2.2.1. Mise en place d'une mycorhize contrôlée

Pour la culture des CEM, la mise en place d'une mycorhize contrôlée permet d'obtenir une qualité et une pureté suffisante pour certifier que la mycorhization a bien eu lieu.

Cette technique nécessite des plants n'ayant pas déjà fait de mycorhize. Pour ce faire, des graines de pins sont récupérées puis désinfectées avec du H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ou du NaClO. La germination est ensuite faite en conditions propres, mais non stériles. C'est-à-dire, que l'on va désinfecter la serre où le semi va pousser, faire une germination sans sol, ne pas mettre d'autres plantes sous les mêmes serres. Cela dans le but de limiter les contaminations par d'autres champignons, en évitant une stérilité totale qui aurait pour effet de créer un choc au jeune plant une fois repiqué en pleine terre.

L'inoculation peut se faire de deux manières, soit par un mycélium végétatif, soit par des spores en suspension avec des avantages et des inconvénients dans les deux méthodes.

Dans le cas où l'on souhaite produire un mycélium végétatif, on récupère de la chair de sporocarpes ou des spores qui seront ensuite cultivés *in vitro*. L'inconvénient, c'est que l'on se place dans des conditions artificielles et souvent la mycorhize établie de cette manière ne tient pas dans le temps et se retrouve remplacée par d'autres champignons (56,58). L'autre méthode est la technique de la "plante-mère" où l'on excise une racine naturellement mycorhizée sur le terrain, que l'on désinfecte avant de la placer sur une gélose. L'avantage du mycélium végétatif c'est que l'on obtient une culture pure, sans contamination. Mais le nombre de manipulations est assez important et a un coût assez élevé.

Dans le cas d'utilisation de spores, il suffit de faire comme pour la truffe et d'utiliser un broyage de fructifications et d'inoculer aux jeunes semis, ce qui dans le cas du *L. deliciosus* a un coût modéré (1 sur la figure 25). En revanche, on ne peut garantir la pureté de l'inoculum avec une telle technique.

#### 2.2.2.2. Acclimatation en pépinière

Ensuite les plants mycorhizés sont transférés en pépinière pendant un à deux ans (2 sur la figure 25).

Le but ici est de multiplier le nombre de mycorhizes avant de transférer définitivement le plant. Le risque d'une contamination n'est pas négligeable, et on a pu observer des contaminations tellement nombreuses dans certaines pépinières que les mycorhizes d'intérêt n'étaient plus présentes à ce stade. Cela peut être dû à la contamination par d'autres plantes assez proches de la zone. Ou bien par des insectes phytophages et mycophages qui, en plus de dégâts via leur mode d'alimentation, vont apporter des spores d'autres champignons dans la pépinière.

#### 2.2.2.3. Repiquage en verger

Dans cette étape, il faut d'abord s'être assuré de la compatibilité du sol avec le couple arbre-champignon au niveau de ces propriétés physico-chimique ainsi que d'une faible teneur en champignons ectomycorhiziens potentiellement concurrents (3 *sur la figure 25*). Il faut avoir mis en place un plan de gestion (méthode d'irrigation, de désherbage), prévoir l'installation d'un brise-vent pour protéger les jeunes plants si besoin, savoir si on a recours au paillage, et avoir déterminé la distance de plantation et la distance avec d'autres vergers aux alentours pour ne pas interférer l'un avec l'autres limiter au plus possible les contaminations (58,59).

#### 2.2.2.4. Premières fructifications

Les premières fructifications peuvent arriver dès la première année selon la méthode d'entretien utilisée (4 *sur la figure 25*). Dans l'étude de Guérin-Laguette de 2013, on remarque que lorsque le paillage est utilisé, dès la première année il est possible d'obtenir des fructifications, avec des arbres dont la croissance est meilleure que ceux qui ne sont pas recouverts. La deuxième année par contre, le rapport s'inverse et quand on a 90% des arbres non recouverts qui produisent des lactaires, on a seulement 65% des arbres paillés qui en ont produit. On peut s'interroger sur l'intérêt de cette technique et pourquoi il y a un changement entre les deux années. La première explication vient du fait que la croissance a été augmentée par une protection physique sur des plants encore fragiles ce qui a permis aux champignons de produire des sporocarpes. Par contre, le paillage a peut-être représenté une barrière physique trop importante et limité ensuite les fructifications l'année suivante. Le compromis serait peut-être l'utilisation du paillage la première année quand les arbres sont plus fragiles et l'arrêter ensuite (58,59).



#### 2.2.2.5. Entretien et optimisations

Comme dit en introduction, l'intérêt de la culture des CEM comestibles est multiple, mais la principale visée est économique, afin de subvenir aux besoins d'une gestion durable de nos forêts. L'idée n'est donc pas de mettre en place des méthodes de cultures intensives, à base de lourdes machines d'agriculture intensive, ni d'abandonner simplement la plantation en "laissant la nature faire". Ici, il est question d'entretenir la plantation avec pour objectif d'optimiser conjointement la productivité des champignons comestibles et de rendement de la ligniculture. Le tout en vue de maintenir la biodiversité et la viabilité de la forêt. Dans ce but, le programme européen "Micosylva" étudie les différentes écophysiologies des CEM pour déterminer les meilleures conditions de cultures et ainsi établir des plans d'entretiens qui permettraient d'atteindre les différents objectifs cités plus haut (33).

La démarche de diagnostic mycosylvicole repose sur plusieurs points:

- **Composition du peuplement** : la diversification des essences de bois est essentielle. Elle permet de sélectionner des variétés pour leurs divers apports (bois de bonne qualité, hôte compatible avec les CEM comestibles, stabilisation du sol) et ainsi diversifier au mieux l'activité de l'exploitation. Chaque essence utilise des ressources différentes des autres, de même chacune abrite des champignons différents qui eux même permettent la mobilisation plus ou moins importante d'une ressource minérale spécifique. Cela permet donc une optimisation de la distribution de la nutrition.
- **Dynamique de croissance des arbres** : Pour obtenir une croissance optimale, des éclaircies peuvent être pratiquées. Cela a pour effet de booster la photosynthèse et la croissance racinaire. De plus, le maintien d'une population d'arbres relativement jeunes permet de maintenir la production d'CEM.
- **L'adaptation au climat** : Il est primordial de planter des essences adaptées au climat local avec des espèces déjà présentes dans des forêts aux alentours. Des outils informatiques ont été créés pour déterminer

l'ensoleillement d'une parcelle ainsi que sa pluviométrie, dans le but d'aider aux choix des essences et des CEM à cultiver.

- **Analyser le type de sol** : Il est nécessaire de déterminer le type de sol sur lequel on se trouve. Sur un sol peu fertile, la croissance du bois peut être limitée, quand celle des champignons non. En effet, dans ce type de parcelles l'arbre a particulièrement besoin de son symbiote fongique avec lequel il va former de nombreuses mycorhizes. On peut donc obtenir une production de champignons importante quand celle du bois peut s'en trouver réduite. Au contraire, sur un sol très fertile, le taux de mycorhization peut être diminué et dans ce cas il vaut mieux axer la culture de la parcelle sur la production de bois qui aura moins de mal à se développer.

Il faut prendre soin de ne pas trop tasser le sol avec l'utilisation de machines agricoles par exemple. Pour cela, la création d'un site de passage tous les 15 à 20 mètres (dans le sens de la pente si présente) permet de limiter les dommages causés à toute la plantation.

- **Les éclaircies** : Elles ont pour effet d'augmenter la température du sol et de faciliter la pénétration des pluies dans le sol. En revanche, il faut que l'éclaircie ne soit pas trop importante pour éviter le risque de dessèchement du sol en été (et surtout en période de canicule). Le détourage est une technique d'éclaircie mise en place dans la démarche mycosylvicole. Elle consiste à faire une éclaircie forte et localisée par le haut pour éliminer la concurrence avec les arbres dits "d'objectifs", c'est-à-dire, ceux dont la valeur commerciale est importante (chêne, frêne ou merisier), sans pour autant dépeupler de toutes les essences secondaires comme le bouleau par exemple. Le but est d'obtenir des arbres vigoureux à croissance rapide et un bois de qualité (tronc bien cylindrique avec des fûts de minimum 150 cm sur six à huit mètres) afin de faire une plus-value plus rapide et plus importante sur la production.

Il faut considérer trois catégories d'arbres dans la plantation. Les arbres "d'objectifs" ou "d'avenir", qui ont un cycle de coupe long (entre 80 et 150 ans), qui produisent du bois d'œuvre. On considère qu'il faut au maximum 60 arbres/ha.

Ensuite, on a les arbres d'accompagnement, dont la fonction va être de stabiliser le milieu, d'apporter de la diversité et leurs champignons mycorhiziens mais surtout une stabilité à la parcelle. On ne les coupe pas, sauf dans le cas où leur houppier dépasse celui d'un arbre d'objectif proche de lui. Pour finir, il y a les arbres de faible valeur économique, avec un cycle de coupe de cinq à huit ans. Ces arbres-là sont surtout présents pour leur apport en symbiote fongique, mais aussi pour diversifier la culture en essences.

- **Gestion de la végétation proche du sol** : Le maintien de la végétation proche du sol est aussi importante. Elle permet d'établir une barrière physique contre le dessèchement. Elle limite la perte en eau en retenant plus d'eau dans la zone lors de précipitations prolongées grâce à ces feuilles et à ces racines. Lors d'une période de sécheresse elle libère également de l'eau sous forme de vapeur qui permet d'humidifier l'atmosphère. Enfin, cette végétation fournit aussi de la matière organique quand par exemple les fougères desséchées tombent au sol.
  
- **Prendre en compte l'apport de la matière organique** : Les producteurs ont tendance à vouloir nettoyer le sol de la plantation comme ils le feraient dans un champ. C'est une erreur car la matière organique morte au sol est cruciale dans le cycle de développement de l'entité arbre-champignon. L'enlever engendre une perte de la biodiversité, une perte dans le stockage et la rétention en eau, une diminution de la source primaire de matière organique et de la protection physique pour la fructification des CEM. Elle permet aussi dans les parcelles très pentues de faire des barrières au sol pour éviter la fuite des branchages et des feuilles qui augmentent naturellement la masse organique disponible (33,60).

### 2.2.3. Rendements

Comme on l'a déjà dit, l'intérêt de la prise en compte des champignons dans la sylviculture est avant tout économique. En effet, on peut espérer des rendements bien supérieurs à ceux atteints avec la production de bois seules, mêmes pour les rendements les plus modestes qui ont été observés (5 sur la figure 25).

En parallèle, le rendement en lactaires délicieux qu'il est possible d'observer avec une gestion optimale est compris entre 100 kg/ha/an et 200 kg/ha/an, selon les conditions climatiques de l'année. Avec un prix de vente du producteur situé entre 3,60 €/kg et 7,20 €/kg selon la qualité des champignons, la vente peut rapporter jusqu'à 1400 €/ha/an. Quand dans le même temps les productions de bois sur une année est de 4 m<sup>3</sup>/ha/an pour un bénéfice de 30 €/ha/an, à moduler selon le type de bois coupé. Il est également possible de diversifier la plantation avec d'autres CEM. En effet, les plantations de truffes se font souvent sous chêne, mais il est également possible de les faire pousser sous pins. Dans ces plantations-là, il a déjà été observé des lactaires délicieux. C'est logique dans le sens où la truffe et le lactaire délicieux possède un symbiote et un biotope commun. On pourrait imaginer une culture où l'on ajouterait la forte valeur économique de la truffe dans des plantations de lactaires délicieux et ainsi obtenir un rendement économique bien plus important, le tout en protégeant la biodiversité et en pratiquant une gestion durable de nos forêts (33,58,61).

### 2.3. Synthèse sur la mycosylviculture

Cette nouvelle approche de la culture du bois, prenant en compte la culture des champignons dans le processus de développement, est une vraie avancée pour le maintien de la biodiversité. L'apport économique d'une culture de champignons comestibles permet de financer une gestion durable de nos forêts ce qui constitue un apport écologique important. Ce nouveau mode de gestion s'appuie sur la diversification des essences d'arbres. On ne sélectionne plus uniquement sur des critères de productivité, mais en prenant compte d'autres facteurs, comme l'apport pour la biodiversité de la faune et la flore locale, la capacité de résistance aux intempéries ou à la sécheresse. Cette diversité d'essences permet également de limiter la propagation des incendies. De plus, lorsque la production de champignons est prise en compte dans la sylviculture, on observe une vitesse de croissance plus importante des arbres. Quand on sait que le nombre de catastrophes naturelles risque d'augmenter avec des tempêtes, des périodes de sécheresses ou des incendies plus importants, pouvoir maintenir une biodiversité et avoir la capacité de reboiser plus rapidement ces territoires constitue un vrai atout.

La demande croissante en champignons mycorhiziens que ce soit pour la médecine, les compléments alimentaires, les cosmétiques ou pour leur fort apport en protéines non animales fait que leur production revêt un intérêt grandissant pour les différents industriels. Le fait de ne pas arriver à les produire en laboratoire, pour cause d'une interface mycorhizienne trop complexe avec de nombreux partenaires à mettre ensemble dans des conditions particulières, met d'autant plus en avant ce mode de culture d'avenir (62).

## Conclusion

Ce travail décrit comment se forme et fonctionne une mycorhize ainsi que les diverses formes qu'elle peut prendre selon le champignon et la plante qui constituent l'association. Cette symbiose peut être utilisée en agriculture à la vue des propriétés intéressantes dont elle fait preuve, tant au niveau du transfert de nutriments avec la plante, que de par sa capacité de lutte contre les pathogènes ou bien encore la résistance accrue à la sécheresse qu'elle procure.

Dans la gestion agricole du blé, lorsqu'elle est prise en compte, la mycorhize peut représenter un véritable atout, elle permet, par exemple, de sauvegarder les ressources naturelles, d'augmenter la qualité des grains de blé tout en limitant les intrants chimiques. Bien-sûr, cela est difficile à mettre en œuvre et il y a encore des points d'améliorations.

L'utilisation de l'association mycorhizienne a déjà fait ses preuves dans deux domaines agricoles et a provoqué de grands changements. En matière de trufficulture, elle a permis de redonner de l'élan à une culture en net déclin et qui, sans la mobilisation de toutes les connaissances acquises sur la mycorhize, aurait sûrement périéclité. En termes de sylviculture, une gestion durable et écoresponsable est onéreuse ce qui limite souvent sa mise en place. L'apport économique de la culture des champignons dans nos forêts pourrait encourager à se tourner vers ce type de gestion. Elle a tellement bouleversée ce domaine que l'on parle maintenant de mycosylviculture.

Les exemples développés dans ce travail ont montré qu'il était possible de changer certaines pratiques agricoles très ancrées dans la tradition avec des résultats probants à l'appui.

Le monde de l'agriculture est vaste et ne se résume pas à ces trois domaines. Les résultats présentés ici ne sont peut-être pas transposables à d'autres céréales, et les deux exemples où la mycorhize a été un moteur de renouveau ne veut pas dire que c'est toujours le cas. La technologie de la mycorhize peut néanmoins se révéler être une aide précieuse dans les prochaines années qui s'annoncent comme décisives pour le climat. Il serait intéressant de mener des travaux sur une diversité de plantes plus importantes, et on peut parier qu'en poursuivant ces recherches, cette technologie pourrait être plus largement utilisée.

Enfin, il serait également pertinent de prendre en compte les différents partenaires de la mycorhizosphère comme les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes, ou de s'appuyer sur le reboisement entre parcelles qui apportent leur cortège de champignons mycorhiziens, et ainsi participer au virage écologique que prend notre société actuellement.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Cavalier-Smith T. Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 12 janv 2010;365(1537):111-32.
2. Courtecuisse R, Duhem B. Guide des champignons de France et d' Europe. Lausanne: Delachaux et Niestlé; 1994. 476 p. (Les guides du naturaliste).
3. Garbaye J. La symbiose mycorhizienne: une association entre les plantes et les champignons. Versailles: Éd. Quae; 2013. (Collection Synthèses).
4. Bâ A, Duponnois R, Diabaté M, Dreyfus B, Garbaye J. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest: Méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité [Internet]. Marseille: IRD Éditions; 2017. Disponible sur: [https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/divers12-09/010052448.pdf](https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers12-09/010052448.pdf)
5. Brundrett M. Mycorrhizas in Natural Ecosystems. In: *Advances in Ecological Research* [Internet]. Elsevier; 1991 [cité 22 juin 2022]. p. 171-313. Disponible sur: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250408600999>
6. Le Lamer AC, Vansteelandt M. S3 UE3.9 Introduction à la biodiversité et à la mycologie. In Faculté de Pharmacie de Toulouse; 2015.
7. Eyssartier G, Roux P. Le guide des champignons: France et Europe. 4e éd. revue et augmentée. Paris: Belin; 2017.
8. Laperriere G. Les champignons forestiers des forêts québécoises : caractériser leur diversité et comprendre leur distribution [Internet] [phd]. [Trois-Rivières]: Université du Québec à Trois-Rivières; 2020 [cité 8 sept 2022]. Disponible sur: <https://depot-e.uqtr.ca/id/eprint/9699/>
9. Alanbaji R. Fungi associated with forest floor litter in northwest Arkansas. *Curr Res Environ Appl Mycol.* 2019;9(1):25-35.
10. Steffen KT, Hatakka A, Hofrichter M. Degradation of Humic Acids by the Litter-Decomposing Basidiomycete *Collybia dryophila*. *Appl Environ Microbiol.* juill 2002;68(7):3442-8.
11. Boulet B, Bussièrès G. Regard nouveau sur la biologie du polypore ponctué : *Fomitiporia punctata* (P. Karsten) Murrill. *Nat Can.* 2018;142(3):59-72.
12. Brundrett MC. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* mai 2002;154(2):275-304.
13. Kumar P, Singh B, Thakur V, Thakur A, Thakur N, Pandey D, et al. Hyper-production of taxol from *Aspergillus fumigatus*, an endophytic fungus isolated from *Taxus* sp. of the Northern Himalayan region. *Biotechnol Rep.* 15 nov 2019;24:e00395.
14. Grünig CR, Queloz V, Sieber TN. Structure of Diversity in Dark Septate Endophytes: From Species to Genes. In: Pirttilä AM, Frank AC, éditeurs. *Endophytes of Forest Trees* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2011 [cité 31 oct 2022]. p. 3-30. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-1599-8\\_1](http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-1599-8_1)
15. Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol Rev.* août 2004;79(3):473-95.
16. Brundrett MC. Understanding the Roles of Multifunctional Mycorrhizal and Endophytic Fungi. In: Schulz BJE, Boyle CJC, Sieber TN, éditeurs. *Microbial Root Endophytes* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2006 [cité 22 juin 2022]. p. 281-98. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/3-540-33526-9\\_16](http://link.springer.com/10.1007/3-540-33526-9_16)
17. Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nat Rev Microbiol.* oct 2008;6(10):763-75.
18. Ditengou FA. Mise en évidence de l'antagonisme hypaphorine / AIA lors du développement de l'ectomycorhize *Pisolithus tinctorius*-*Eucalyptus globulus*. [Internet] [Autre [q-bio.OT]]. [Nancy]: Université Henri Poincaré; 2000. Disponible sur: <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01747501>
19. Jonatto A. La mycorhize : 7 types d'association [Internet]. *Cultiver les champignons.* 2022 [cité 25 nov 2022]. Disponible sur: <https://cultiver-les-champignons.com/mycorhize/>



20. Forges M. Régulation des échanges de nutriments au sein de la mycorhize à arbuscules. [Internet]. 21000 Dijon: UMR Agroécologie 1347 INRA, Agrosup Dijon; 2015 Juin. Report No.: fffhal-02792846f. Disponible sur: <https://hal.inrae.fr/hal-02792846/document>
21. Anderson IC, Cairney JWG. Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier. *FEMS Microbiol Rev.* juill 2007;31(4):388-406.
22. Tedersoo L, Brundrett MC. Evolution of Ectomycorrhizal Symbiosis in Plants. In: Tedersoo L, éditeur. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* [Internet]. Cham: Springer International Publishing; 2017 [cité 22 juin 2022]. p. 407-67. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-56363-3\\_19](http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-56363-3_19)
23. Daguerre Y. Analyse fonctionnelle d'effecteurs fongiques impliqués dans le développement de la symbiose ectomycorhizienne *Laccaria bicolor*-*Populus trichocarpa* [Internet] [phdthesis]. Université de Lorraine; 2013 [cité 26 août 2022]. Disponible sur: <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-02811259>
24. Hamrit HD. Champignons mycorhiziens chez les plantes: structures et rôles. [Internet] [Thesis]. UNIVERSITE MOHAMED BOUDIAF - M'SILA; 2020 [cité 7 nov 2022]. Disponible sur: <http://localhost:8080/xmlui/handle/123456789/20862>
25. Sénéquier-Crozet A, Canard B. Les champignons endophytes: impact sur les écosystèmes et production de molécules d'intérêt thérapeutique. 18 janv 2016;102.
26. Powell JR, Rillig MC. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytol.* déc 2018;220(4):1059-75.
27. Garbaye J, Guehl JM. Le Rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Rev For Fr.* 1997;49(sp):110-20.
28. Tarkka MT, Drigo B, Deveau A. Mycorrhizal microbiomes. *Mycorrhiza.* août 2018;28(5-6):403-9.
29. Diane RIVATON. Étude des champignons mycorhiziens arbusculaires des sols en systèmes de grandes cultures biologiques sans élevage: application à la nutrition phosphatée [Internet]. 2016. Disponible sur: <https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01472700/document>
30. Mustafa G. Protection du blé contre l'oïdium par des champignons mycorhiziens à arbuscules: mécanismes et optimisation [Internet] [These de doctorat]. Littoral; 2015 [cité 12 sept 2022]. Disponible sur: <https://www.theses.fr/2015DUNK0388>
31. Pozo MJ, Jung SC, Martínez-Medina A, López-Ráez JA, Azcón-Aguilar C, Barea JM. Root Allies: Arbuscular Mycorrhizal Fungi Help Plants to Cope with Biotic Stresses. In: Aroca R, éditeur. *Symbiotic Endophytes* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2013 [cité 6 oct 2022]. p. 289-307. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-39317-4\\_15](http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-39317-4_15)
32. Ryan MH, Graham JH. Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytol.* déc 2018;220(4):1092-107.
33. Santos-Silva C, Machado H, Guinberteau J, Rondet J. Diagnostics mycosylvicoles à l'échelle Massif [Internet]. 2011 [cité 11 oct 2022]. Disponible sur: <https://dspace.uevora.pt/rdpc/handle/10174/4059>
34. Sebbane M. Opportunités d'amélioration de la production de blé dur en zone à contrainte hydrique [Internet] [Thesis]. 2022 [cité 16 sept 2022]. Disponible sur: <http://dspace.univ-setif.dz:8888/jspui/handle/123456789/3902>
35. Plassard C, Robin A, Le Cadre E, Marsden C, Trap J, Herrmann L, et al. Améliorer la biodisponibilité du phosphore: comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol. *Innov Agron.* 2015;43:115-38.
36. Tawaha ARM, Khanum S, Imran, Amanullah, Al Tawaha AR, Thangadurai D, et al. Use of mycorrhiza in organic farming. *IOP Conf Ser Earth Environ Sci.* 1 juin 2021;788(1):012167.
37. Sharma MP, Reddy UG, Adholeya A. Response of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Wheat (*Triticum aestivum* L.) Grown Conventionally and on Beds in a Sandy Loam Soil. *Indian J Microbiol.* juill 2011;51(3):384-9.

38. García de León D, Vahter T, Zobel M, Koppel M, Edesi L, Davison J, et al. Different wheat cultivars exhibit variable responses to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi from organic and conventional farms. Wilson RA, éditeur. PLOS ONE. 29 mai 2020;15(5):e0233878.
39. Pellegrino E, Öpik M, Bonari E, Ercoli L. Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. *Soil Biol Biochem.* 1 mai 2015;84:210-7.
40. Dai M, Hamel C, Bainard LD, Arnaud MSt, Grant CA, Lupwayi NZ, et al. Negative and positive contributions of arbuscular mycorrhizal fungal taxa to wheat production and nutrient uptake efficiency in organic and conventional systems in the Canadian prairie. *Soil Biol Biochem.* juill 2014;74:156-66.
41. Ondo OE. Caractérisation d'une collection de variétés anciennes de blé pour leur réponse à la mycorhization et impact sur la qualité du grain [Internet] [phdthesis]. Université de Bourgogne; 2014 [cité 30 sept 2022]. Disponible sur: <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01333203>
42. Smith SE, Manjarrez M, Stonor R, McNeill A, Smith FA. Indigenous arbuscular mycorrhizal (AM) fungi contribute to wheat phosphate uptake in a semi-arid field environment, shown by tracking with radioactive phosphorus. *Appl Soil Ecol.* nov 2015;96:68-74.
43. Zhang S, Lehmann A, Zheng W, You Z, Rillig MC. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: a meta-analysis. *New Phytol.* avr 2019;222(1):543-55.
44. Liu W, Ma K, Wang X, Wang Z, Negrete-Yankelevich S. Effects of no-tillage and biologically-based organic fertilizer on soil arbuscular mycorrhizal fungal communities in winter wheat field. *Appl Soil Ecol.* oct 2022;178:104564.
45. Mäder P, Kaiser F, Adholeya A, Singh R, Uppal HS, Sharma AK, et al. Inoculation of root microorganisms for sustainable wheat–rice and wheat–black gram rotations in India. *Soil Biol Biochem.* 1 mars 2011;43(3):609-19.
46. Pellegrino E, Piazza G, Arduini I, Ercoli L. Field Inoculation of Bread Wheat with *Rhizophagus irregularis* under Organic Farming: Variability in Growth Response and Nutritional Uptake of Eleven Old Genotypes and A Modern Variety. *Agronomy.* mars 2020;10(3):333.
47. Ferrol N, González-Guerrero M, Valderas A, Benabdellah K, Azcón-Aguilar C. Survival strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. *Phytochem Rev.* 21 avr 2009;8(3):551.
48. Rinaudo V, Bàrberi P, Giovannetti M, van der Heijden MGA. Mycorrhizal fungi suppress aggressive agricultural weeds. *Plant Soil.* 1 août 2010;333(1):7-20.
49. Augé RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza.* 1 mai 2001;11(1):3-42.
50. Porcel R, Aroca R, Ruiz-Lozano JM. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron Sustain Dev.* 1 janv 2012;32(1):181-200.
51. IJdo M, Cranenbrouck S, Declerck S. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. *Mycorrhiza.* 1 janv 2011;21(1):1-16.
52. FFT [Internet]. [cité 26 nov 2022]. Disponible sur: <https://www.fft-truffes.fr/fr/truffe-et-trufficulture/histoire-de-la-truffe>
53. Chevalier G, Pargney JC. Empirical or rational truffle cultivation? It is time to choose. *For Syst.* 1 août 2014;23(2):378.
54. Chevalier G, Sourzat P. Soils and Techniques for Cultivating *Tuber melanosporum* and *Tuber aestivum* in Europe. In: Zambonelli A, Bonito GM, éditeurs. *Edible Ectomycorrhizal Mushrooms* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2012 [cité 7 oct 2022]. p. 163-89. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-33823-6\\_10](http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-33823-6_10)
55. Sourzat P, Sourzat P. Truffle cultivation in the south of France: technical progress and prospects. *Rev Mex Micol.* 2017;46:63-72.
56. Endo N, Kawamura F, Kitahara R, Sakuma D, Fukuda M, Yamada A. Synthesis of Japanese *Boletus edulis* ectomycorrhizae with Japanese red pine. *Mycoscience.* 1 sept

2014;55(5):405-16.

57. Wang Y, Chen YL. Recent Advances in Cultivation of Edible Mycorrhizal Mushrooms. In: Solaiman ZM, Abbott LK, Varma A, éditeurs. *Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2014 [cité 12 oct 2022]. p. 375-97. Disponible sur: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-45370-4\\_23](http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-45370-4_23)
58. Guerin-Laguette A. Successes and challenges in the sustainable cultivation of edible mycorrhizal fungi – furthering the dream. *Mycoscience*. 20 janv 2021;62(1):10-28.
59. Guerin-Laguette A, Cummings N, Butler RC, Willows A, Hesom-Williams N, Li S, et al. *Lactarius deliciosus* and *Pinus radiata* in New Zealand: towards the development of innovative gourmet mushroom orchards. *Mycorrhiza*. 1 oct 2014;24(7):511-23.
60. Drolet-Lambany M. Effets de l'éclaircie commerciale dans les plantations d'épinettes sur la productivité des champignons forestiers comestibles [Internet] [masters]. [Rimouski, Québec]: Université du Québec à Rimouski; 2013 [cité 11 oct 2022]. Disponible sur: <https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/946/>
61. Wang D, Zhang JL, Wang Y, Zambonelli A, Hall I, Xiong WP. The cultivation of *Lactarius* with edible mushrooms. *Ital J Mycol*. 15 juill 2021;50:63-77.
62. Pérez-Moreno Jesús, Guerin-Laguette A, Flores Arzú R, Yu FQ. *Mushrooms, humans and nature in a changing world perspectives from ecological, agricultural and social sciences*. Cham: Springer; 2020.

**TITLE :**

MYCORRHIZA APPLICATION EXAMPLES THROUGH WHEAT FARMING, TRUFFLE CULTIVATION AND EDIBLE MUSHROOMS.

**ABSTRACT :**

Today, ecological awareness is almost universal. Moreover, global planet warming is in the foreground for our politicians. In addition to this, they must also deal with an increase in the world population and a scarcity of the various necessary resources. At the same time, research is multiplying to find solutions to these problematics. This is where fungi come into play, in particular through the formation of mycorrhiza with nearly 90% of plants. The application of mycorrhiza, discovered several years ago, is emerging in the agricultural world. It could represent a real revival for many agricultural sectors, but also a credible alternative to modern agricultural techniques. Thus, the mycorrhizal association can be applied to wheat cultivation both in organic management and in conventional one. It also reconciled modern agriculture with the cultivation of truffles. In addition, applying our knowledge of mycorrhiza to our forests would make it possible to produce larger quantities of edible mushrooms. This important economic contribution would offer the possibility of sustainable and ecological forestry management.

**AUTEUR** : DEBRANCHE Yoan

**TITRE** : LA MYCORHIZE : UN ATOUT POUR L'AGRICULTURE ET L'AGROFORESTERIE : EXEMPLE DE LA CULTURE DU BLÉ, DE LA TRUFFE ET DU LACTAIRE DÉLICIEUX

**DIRECTEUR DE THÈSE** : LE LAMER Anne-Cécile

**LIEU ET DATE DE SOUTENANCE** : Faculté des Sciences Pharmaceutiques,  
le 12 décembre 2022

---

**RÉSUMÉ :**

Aujourd'hui, la prise de conscience écologique est universelle. Le réchauffement planétaire est, enfin, un sujet de premier plan pour nos politiques. De plus, ils doivent aussi composer avec une hausse de la population mondiale et une raréfaction des diverses ressources naturelles.

En parallèle, les recherches se multiplient pour trouver des solutions à ces problématiques. C'est ici qu'interviennent les champignons, notamment via la formation de mycorhize avec près de 90% des végétaux. L'application de la mycorhize, découverte il y a plusieurs décennies, est en pleine émergence dans le monde agricole. Elle pourrait représenter un vrai renouveau pour de nombreux secteurs, mais aussi une alternative crédible aux techniques d'agriculture modernes. Ainsi, l'association mycorhizienne peut être appliquée à la culture du blé autant en gestion biologique que dans une gestion conventionnelle. Elle a aussi réconcilié l'agriculture moderne avec la culture de la truffe. Également, l'application de nos connaissances sur la mycorhize à nos forêts permettrait de produire en plus grandes quantités des champignons comestibles. Cet important apport économique offrirait la possibilité d'une gestion durable et écologique à la sylviculture.

---

**Titre et résumé en Anglais** : voir au recto de la dernière page de la thèse

---

**DISCIPLINE administrative** : Mycologie

---

**MOTS-CLÉS** : Mycorhize, champignons, culture du blé, trufficulture, mycosylviculture, gloméromycètes, ascomycètes, basidiomycètes

---

**INTITULE ET ADRESSE DE L'UFR OU DU LABORATOIRE :**

Faculté des Sciences Pharmaceutiques - Université Paul Sabatier, Toulouse III

35 Chemin des Maraîchers 31400 Toulouse