



# Le rôle des communautés d'ectomycorhizes dans les processus écosystémiques en forêt

**Jean Garbaye**

Centre de recherche forestière de l'INRA à Nancy





Photo  
S. Egli  
(WSL Zürich)

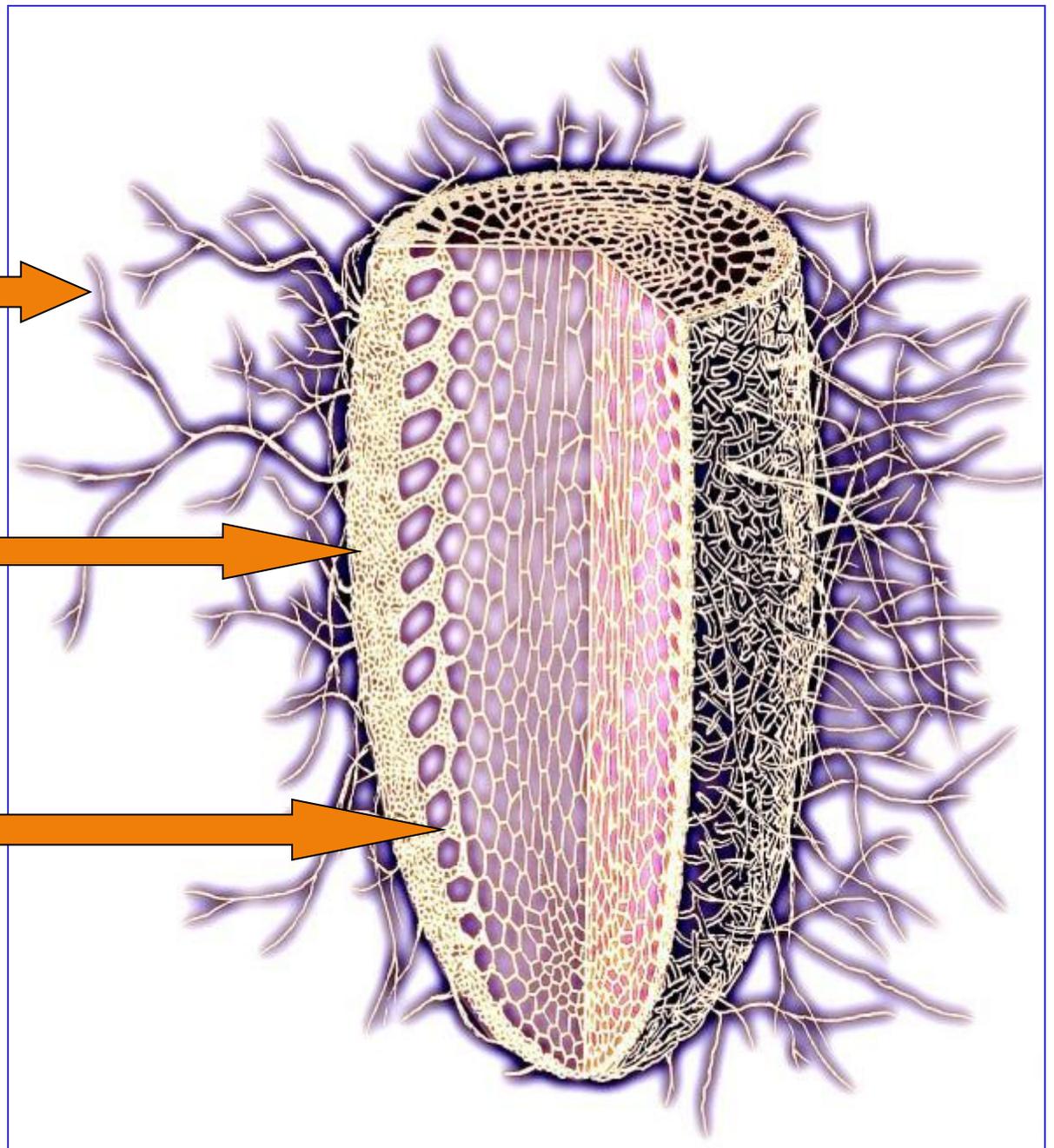
**Mycelium  
externe**



**Manteau  
fongique**

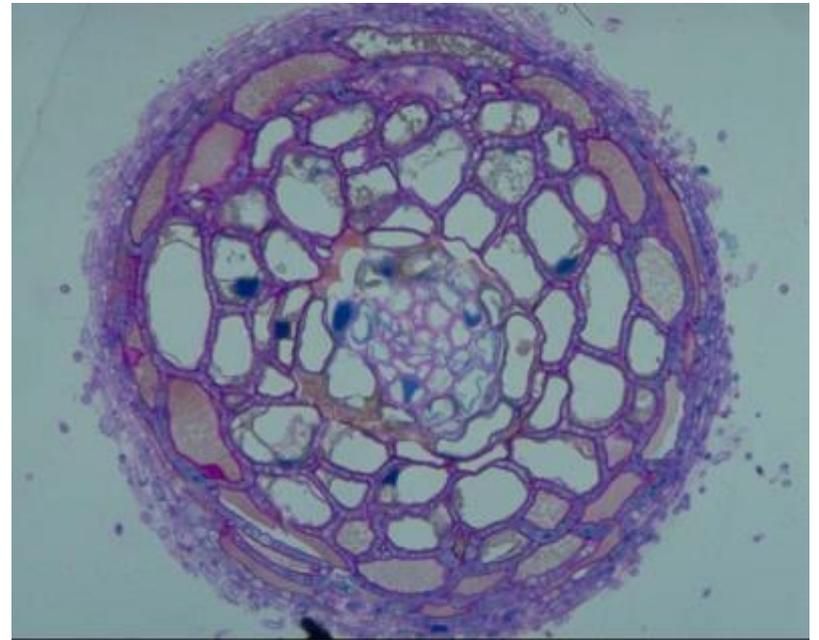


**Réseau  
de Hartig**





**Interfaces, surfaces...**



# Un « arbre » est une entité vivante composite

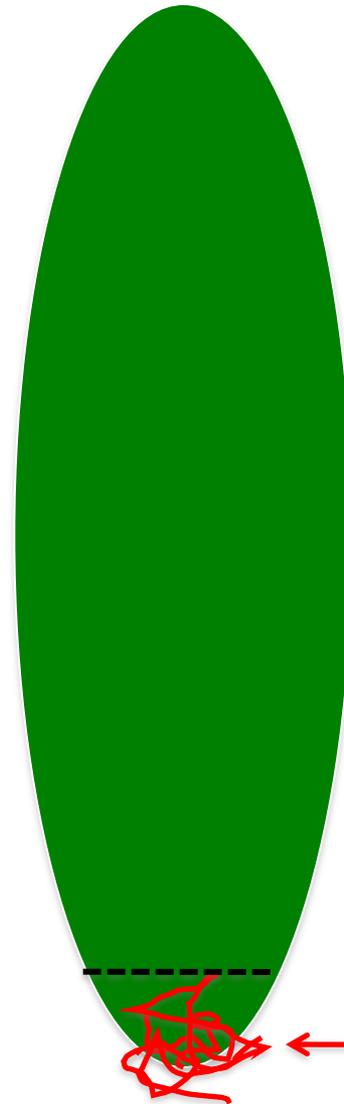
**5 000** kg/ha  
de champignons  
ectomycorhiziens

**600** kg de renouvellement  
annuel

**1/3** biomasse microbienne  
totale du sol

**25-35** % respiration totale  
du sol (tissus racinaires : 15%)

*D'après Högberg et al. 2002 et 2008,  
Wallander et al. 2001 et 2004.*

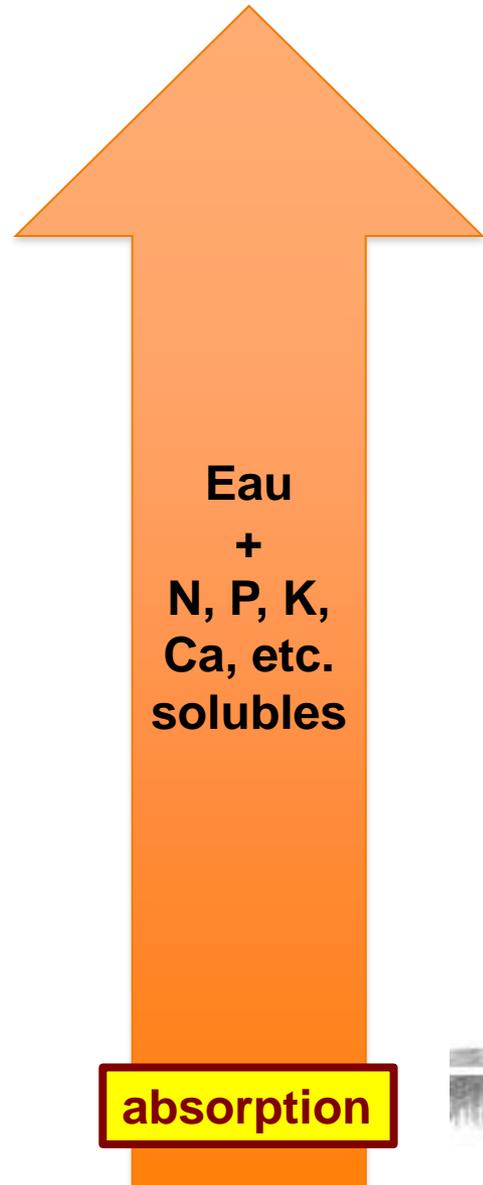


**Végétal :**  
environ 1/3 des  
photoassimilats  
consommés par  
les symbiontes

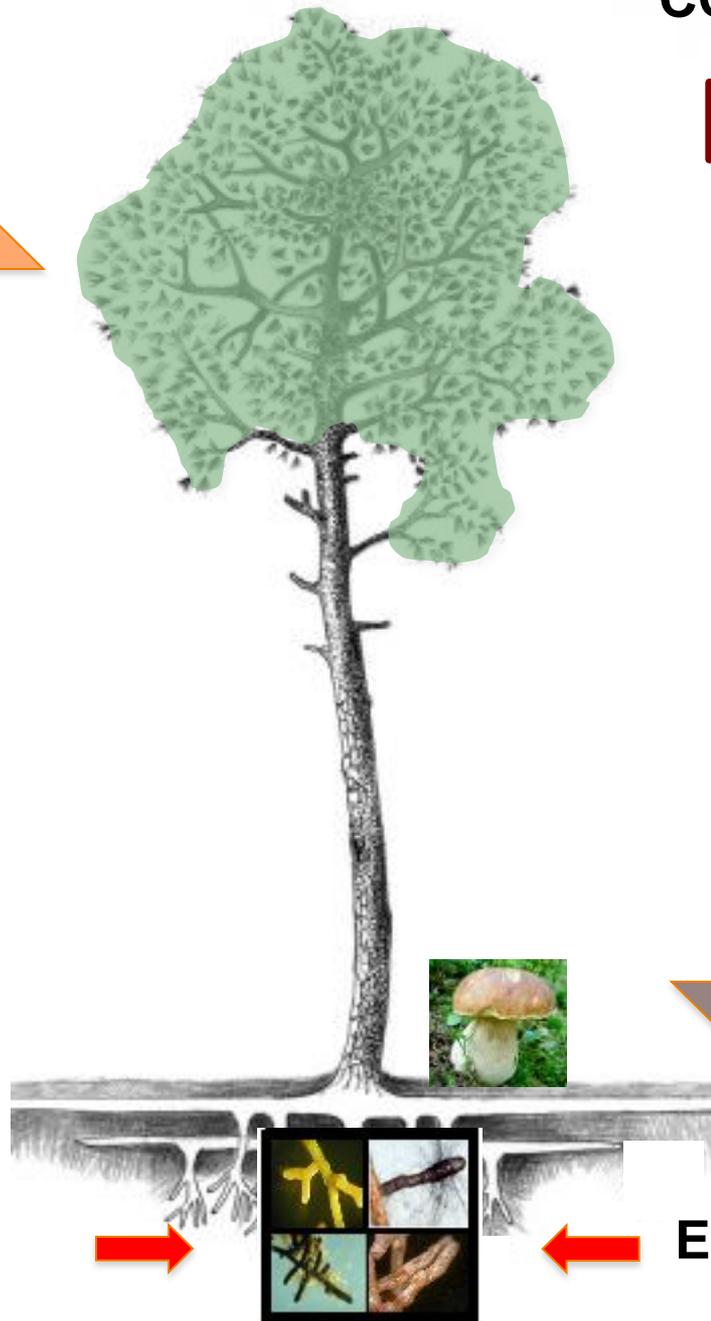
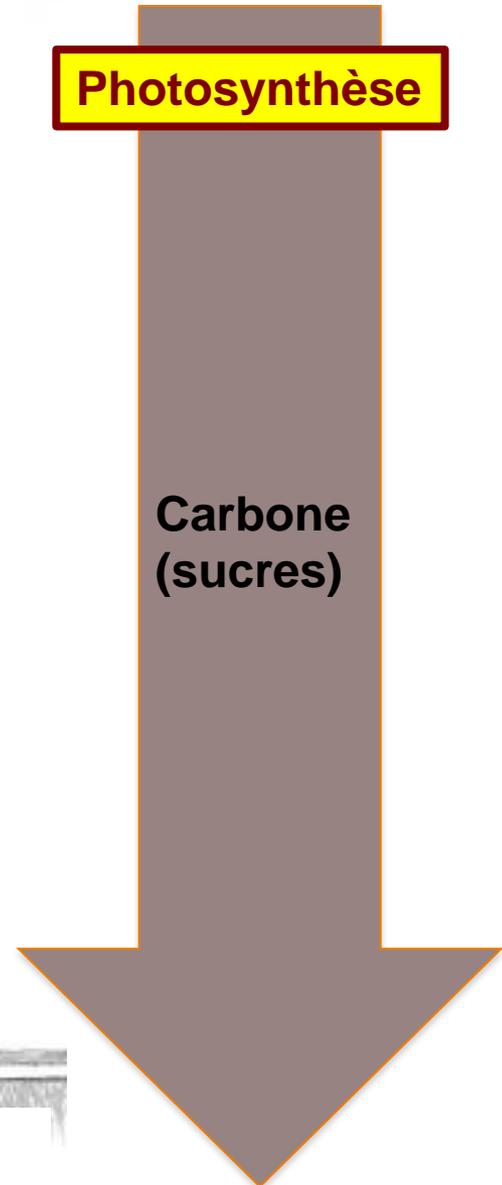
**Champignons :**  
10 à 40 % de la biomasse  
des racines fines  
(déterminé par analyse d'image  
ou dosage chitine, ergostérol,  
16:1 $\omega$ 5)

Atmosphère

CO<sub>2</sub> atmosphérique



**Photosynthèse**



**absorption**

Solution du sol

Exsudats racinaires

**ARBRE**

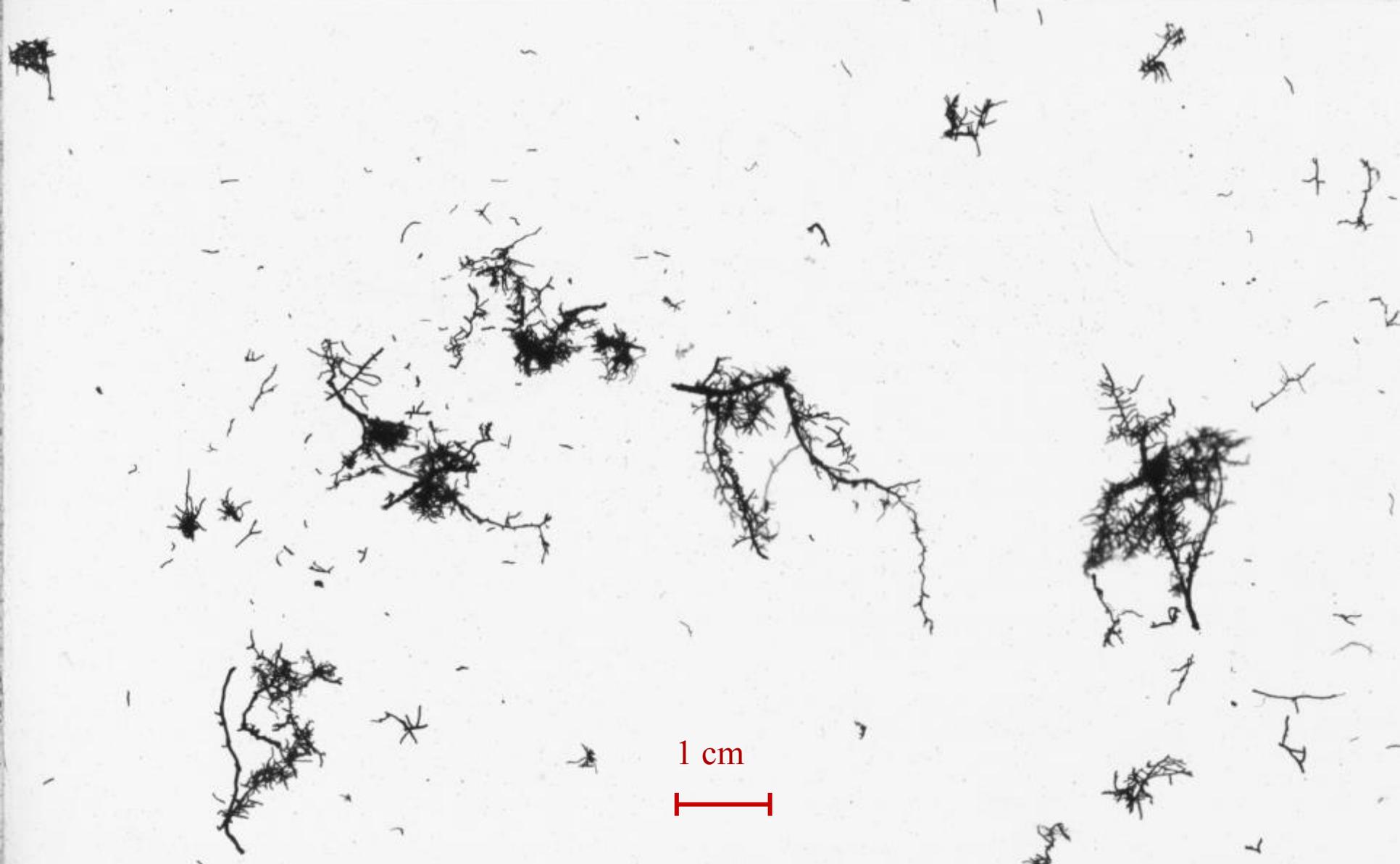
**CHAMPIGNON**



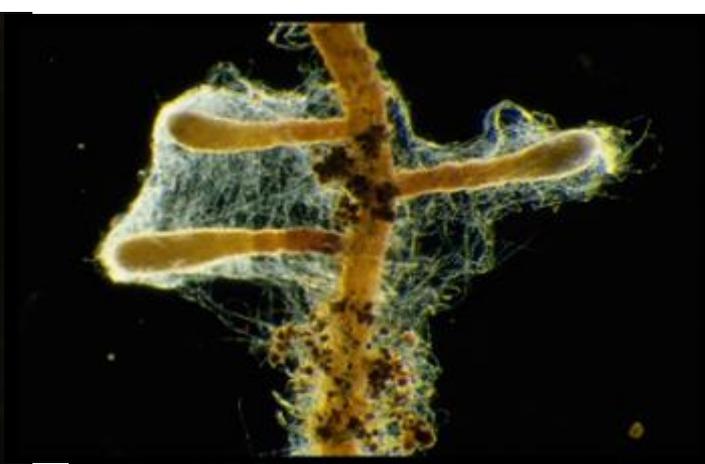
**SUCRES**

**MINÉRAUX DU SOL**

Adapted from Dirk Radecker



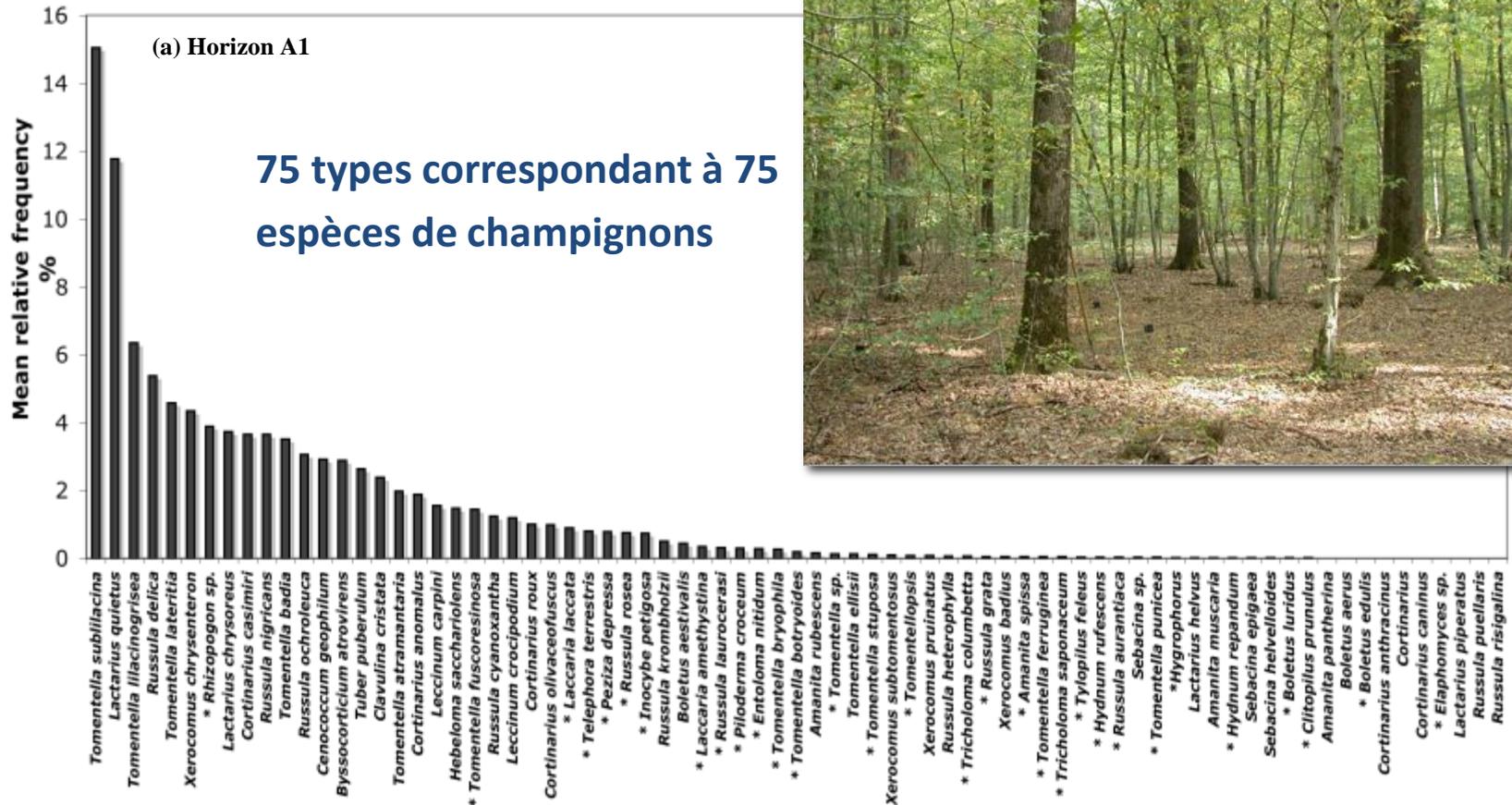
**Totalité des racines fines dans un cylindre de 70 ml d'un sol de chênaie :  
13 cm de longueur et 769 ectomycorhizes (plus d'une par cm<sup>3</sup>)**





# Diversité des ectomycorhizes dans une chênaie de 110 ans sur le Plateau Lorrain

(Courty *et al.*, 2008)



## Les champignons ectomycorhiziens contribuent de multiples façon à la nutrition des arbres :

- **exploration** d'un grand volume de sol
- **accès** aux pores les plus fins
- **solubilisation** des éléments nutritifs
- **conduction** de l'eau et des éléments nutritifs à grande distance
- **redistribution** des ressources du sol entre les arbres
- **protection** des racines contre les parasites

**MAIS** : diversité spécifique => diversité de fonction

## Ectomycorhizes et cycle de l'eau

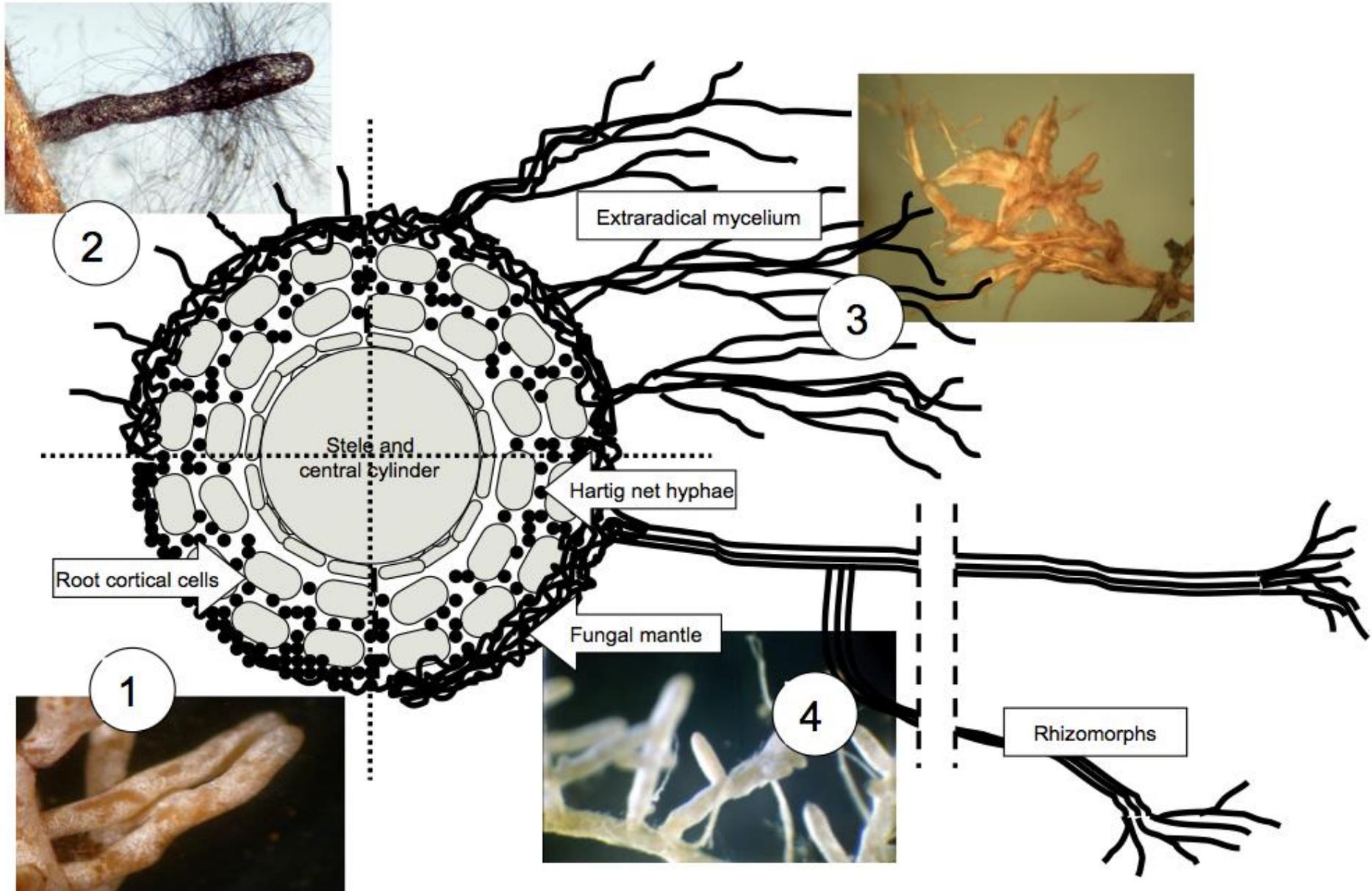
Eau = facteur limitant de la production forestière

Eau = moteur de la photosynthèse

Eau = vecteur de toutes les autres ressources nutritives du sol



**Photo  
J.-L. Churin  
(INRA Nancy)**



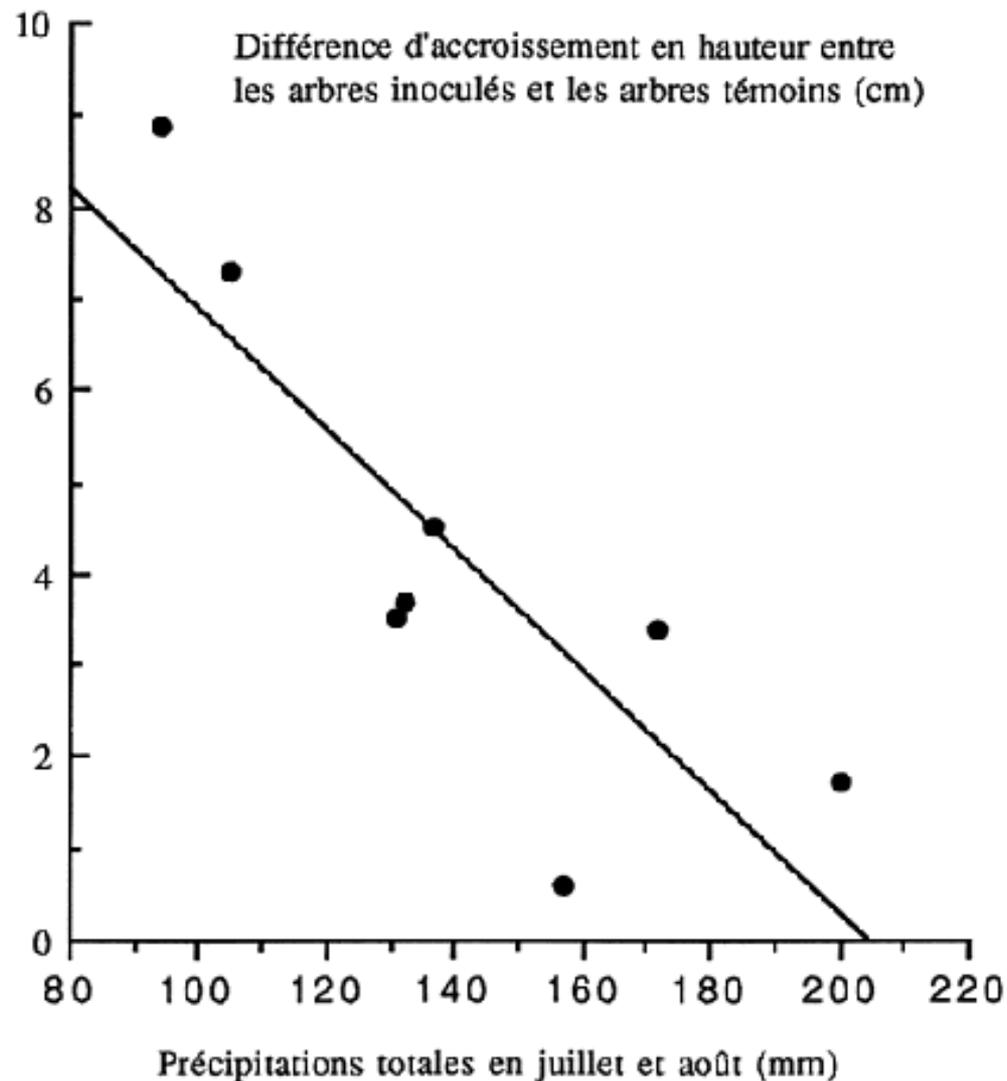
Et : surface hydrophile vs surface hydrophobe...

## Plantation de chêne sur les terrasses de la Moselle

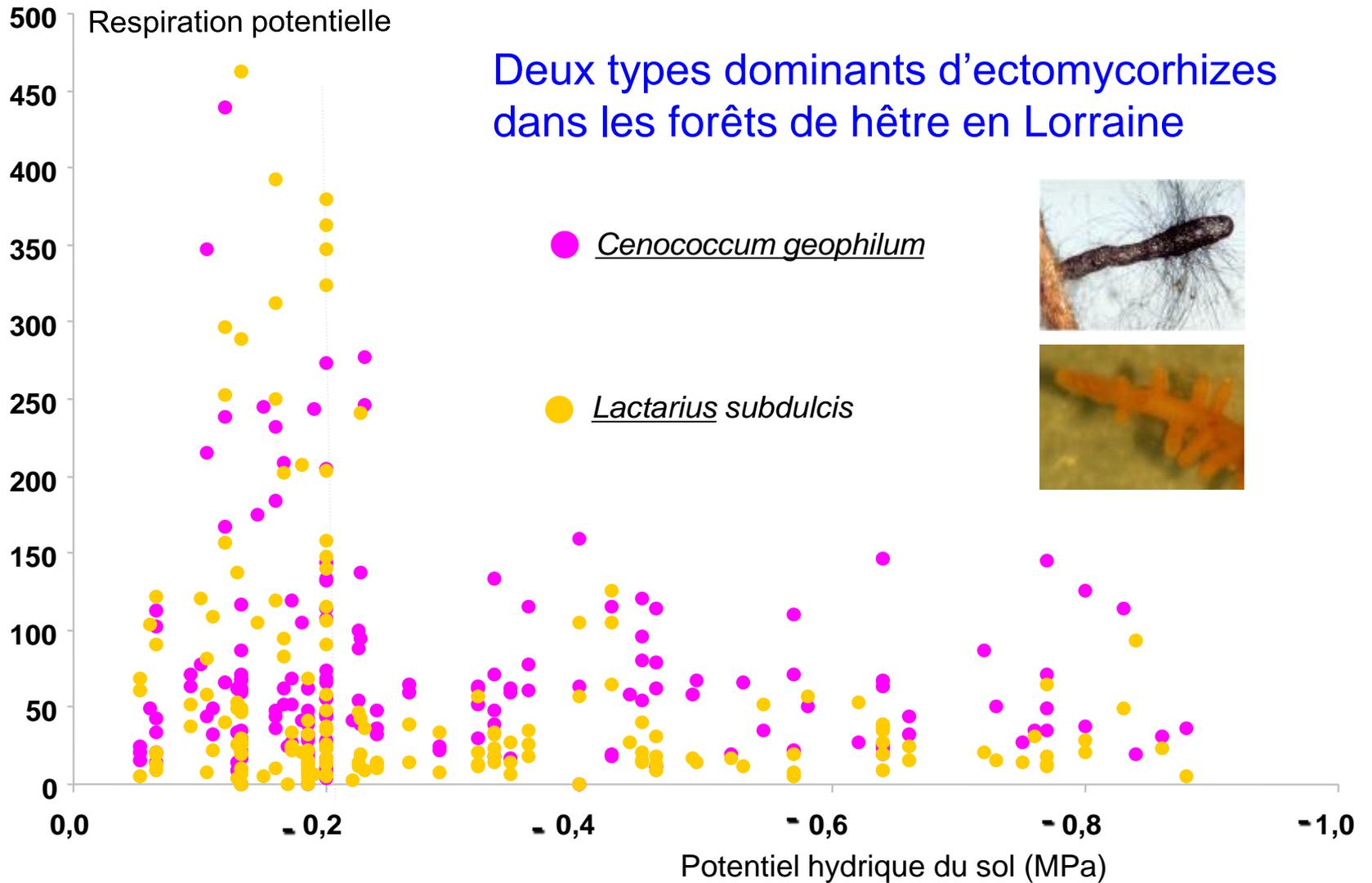
Corrélation négative entre les précipitations estivales et l'effet des ectomycorhizes de *Paxillus involutus* sur la croissance des plants



## BOUXIÈRES

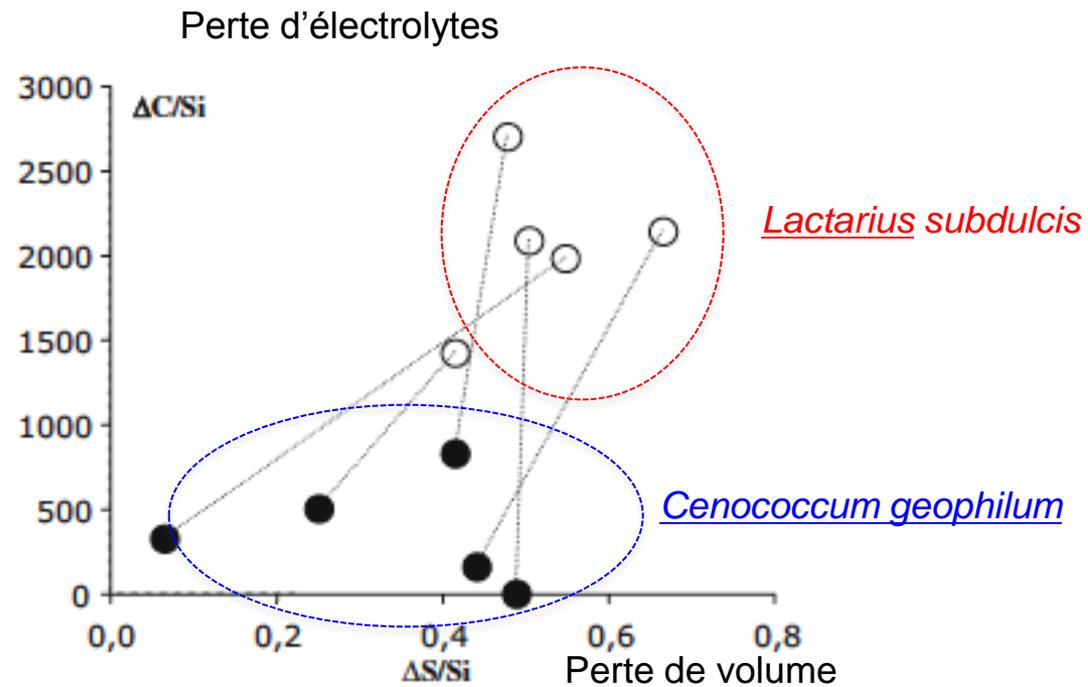


D'après Garbaye et Churin (*Forest Ecology and Management* 1997)



D'après Jany et al., 2002

**Les mêmes, *in vitro***  
(dessèchement en atmosphère à humidité contrôlée)



## Ectomycorhizes et cycle du carbone

**Comme les décomposeurs stricts (pourritures blanche, brune ou molle) mais à un moindre degré, les champignons ectomycorhiziens sécrètent une large gamme d'enzymes (solubles ou pariétales) qui dégradent les macromolécules de la matière organique du sol en petites molécules solubles absorbables et métabolisables par les plantes et les microbes.**

Exemples d'enzymes impliquées: cellulases, hemicellulases, chitinases, enzymes lignolytiques

## Trois conséquences:

- les champignons ectomycorhiziens ne dépendent pas totalement des photosynthétats de leurs arbres hôtes pour leurs besoins en carbone (*Cullings et al., 2008* : défoliation expérimentale => stimulation des activités enzymatiques des symbiotes fongiques)
- la sécrétion d'enzymes cellulolytiques par les symbiotes fongiques est exacerbée quand les chênes reprennent leur croissance cambiale au printemps alors qu'ils n'ont pas encore de feuilles (*Courty et al., 2007*).
- les champignons ectomycorhiziens peuvent même transférer une partie de ce carbone hétérotrophe vers l'arbre hôte (*Bréda et al., 2013* : traçage isotopique  $^{13}\text{C}$ ), de la même façon que chez les plantes mycohétérotrophes et mixotrophes.

## Acquisition du carbone par les plantes du sous-bois



***Lathraea squamaria***  
(a-chlorophyllienne,  
**parasite** directe)



***Monotropa hypopithys***  
(a-chlorophyllienne,  
**mycohétérotrophe**)



***Neottia nidus-avis***  
(a-chlorophyllienne,  
**mycohétérotrophe**)



***Cephalanthera longifolia***  
(verte, "**mixotrophe**")

D'après Abadie *et al.*, Can. J. Bot. 2006

# Courty et al., SBB 39 (2007) 1655-1663



Soil Biology & Biochemistry 39 (2007) 1655–1663

Soil Biology &  
Biochemistry

www.elsevier.com/locate/soilbio

Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break

Pierre-Emmanuel Courty<sup>a,\*</sup>, Nathalie Bréda<sup>b</sup>, Jean Garbaye<sup>a</sup>

<sup>a</sup>INRA Nancy, Laboratoire Interactions Arbres/Microorganismes, UMR 1136 INRA/UHP Route d'annance, F-54280 Champenoux, France

<sup>b</sup>INRA Nancy, UMR 1137 INRA/UHP Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F-54280 Champenoux, France

Received 26 August 2006; received in revised form 11 January 2007; accepted 17 January 2007

Available online 26 February 2007



# Bréda et al., SBB 58 (2013) 136-139



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Soil Biology & Biochemistry

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/soilbio](http://www.elsevier.com/locate/soilbio)



Short communication

Isotopic evidence in adult oak trees of a mixotrophic lifestyle during spring reactivation

Nathalie Bréda<sup>a</sup>, Pascale Maillard<sup>a</sup>, Pierre Montpied<sup>a</sup>, Claude Bréchet<sup>a</sup>, Jean Garbaye<sup>b</sup>, Pierre-Emmanuel Courty<sup>c,\*</sup>

<sup>a</sup>INRA Nancy, UMR 1137 INRA/UHP Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F-54280 Champenoux, France

<sup>b</sup>INRA Nancy, UMR 1136 INRA/UHP Interactions Arbres/Microorganismes, F-54280 Champenoux, France

<sup>c</sup>Botanical Institute, University of Basel, CH-4056 Basel, Switzerland

## Ectomycorhizes et stockage du carbone

*Dans une hêtraie en Allemagne :*

Composés carbonés solubles spécifiques des champignons (arabitol, mannitol et tréhalose) : de l'ordre de 20 % de la masse sèche des racines fines mycorhizées, Multiplié par deux en condition de sécheresse.

Composés carbonés solubles non spécifiques des champignons (glucose, fructose et saccharose) : de l'ordre de 10 % de la masse sèche des racines fines mycorhizées, ne varie pas en condition de sécheresse.

***D'après Shi et al., 2002***

# Mobilisation des éléments nutritifs à partir de la matière organique du sol (1)

## Mobilisation de l'azote

- composés contenant de l'azote : protéines, nucléotides, chitine, polypeptides complexés avec des polyphénols
- enzymes les plus étudiées : protéases
- les champignons ectomycorhiziens utilisent les résidus d'acides aminés
- Une grande proportion de l'azote assimilé est transféré à l'arbre hôte
- la sécrétion d'enzymes protéolytiques est réprimée par l'ammonium et régulée par le pH
- les polyphénol oxydases (par exemple les laccases) "nettoient" les protéines avant l'action des protéases

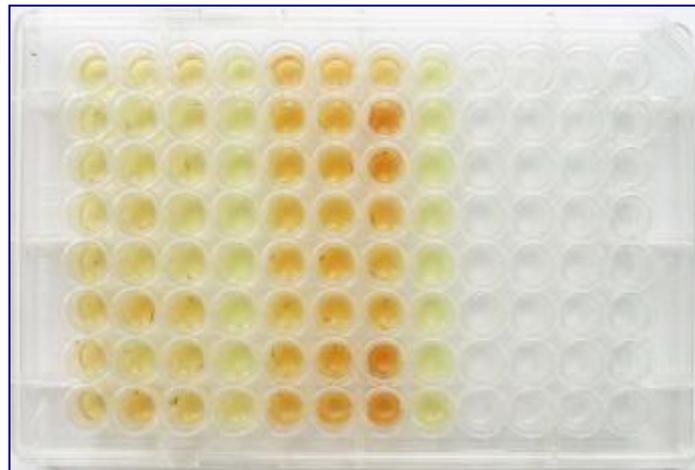
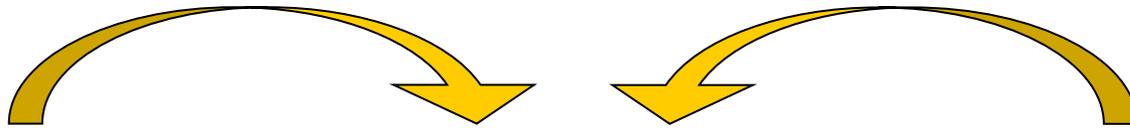
## Mobilisation des éléments nutritifs à partir de la matière organique du sol (2)

### Mobilisation du phosphore

- la matière organique est la principale source de phosphore dans les sols forestiers.
- composés contenant du phosphore : phosphate d'inositol, phytates, nucleotides, phospholipides.
- les phosphatases (les plus étudiées : phosphomonoesterases) libèrent des ions orthophosphate, la seule forme de phosphore absorbée par les microbes et par les plantes.
- la secretion de phosphatases par les champignons ectomycorhiziens est réprimée par le phosphore inorganique.
- l'optimum de pH pour l'activité phosphatase est proche de celui pour la croissance des champignons du sol.
- les champignons ectomycorhiziens contribuent autant à l'activité phosphatase du sol que les champignons décomposeurs stricts.

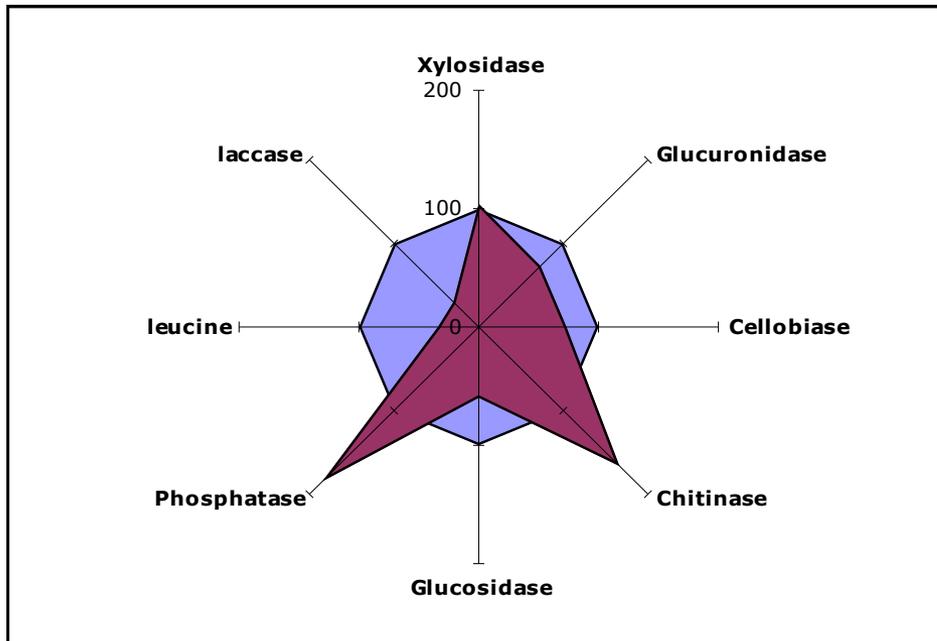
# Mesure des activités enzymatiques secrétées par les ectomycorhizes

Fluorimétrie et colorimétrie à haut débit en plaques de microtitration (Courty *et al.*, 2005 ; Pritsch *et al.*, 2011)



## Profil d'activité enzymatique des ectomycorhizes

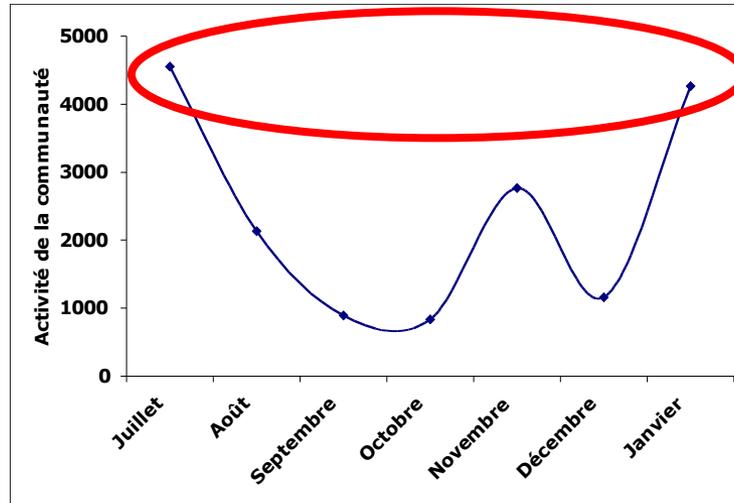
Au niveau d'une population



Au niveau de la communauté

$\Sigma$  (activité x abondance)

## Forêt de chênes : activité chitinase de la communauté

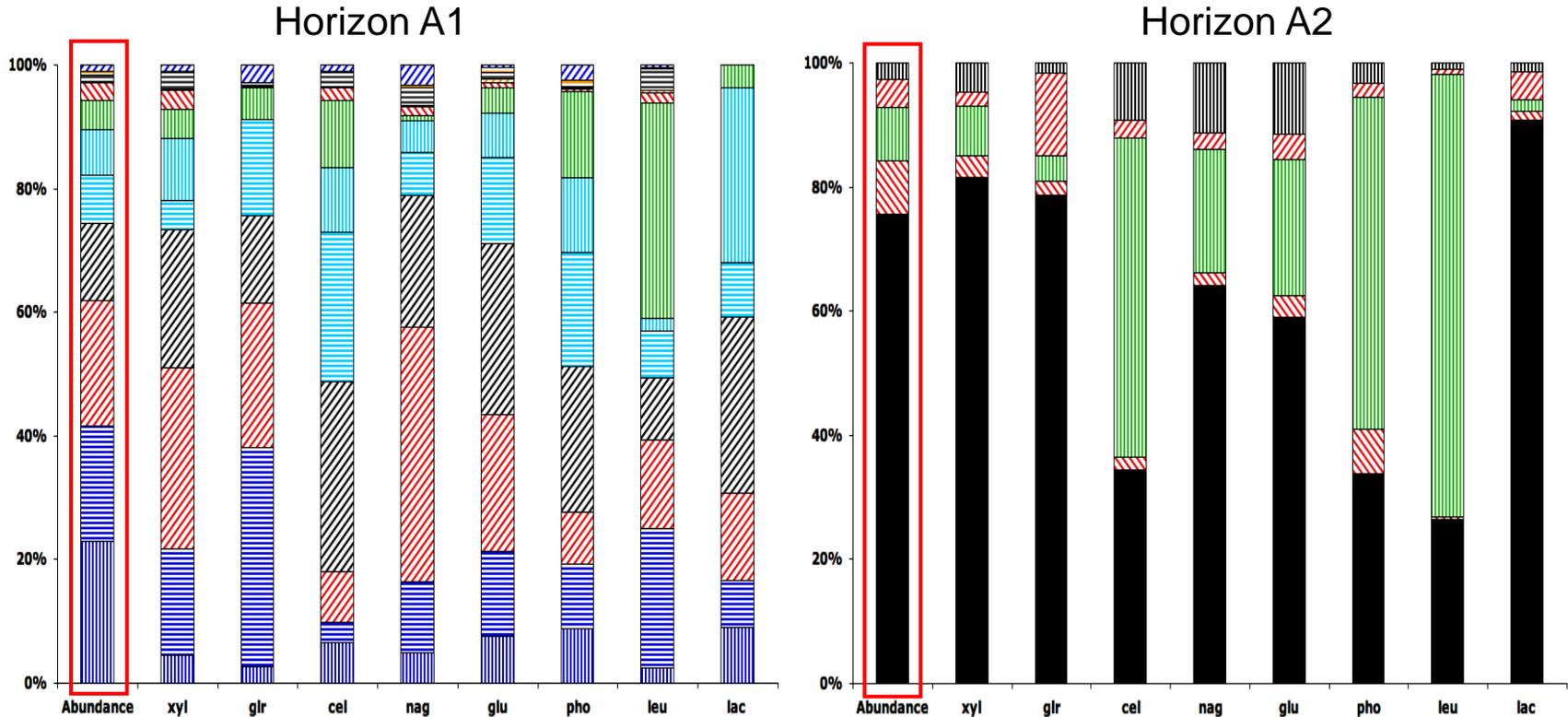


**Lactarius quietus** 40 %  
*Leccinum crocipodium* 16 %  
*Xerocomus chrysenteron* 10 %  
*Russula* sp 2 10 %

*Lactarius quietus* 5 %  
*Tomentella* sp 1 12 %  
*Clavulina cristata* 22 %  
**Russula** sp 1 43 %

# Forêt de chênes : abondance relative et contribution de chaque type d'ectomycorhize

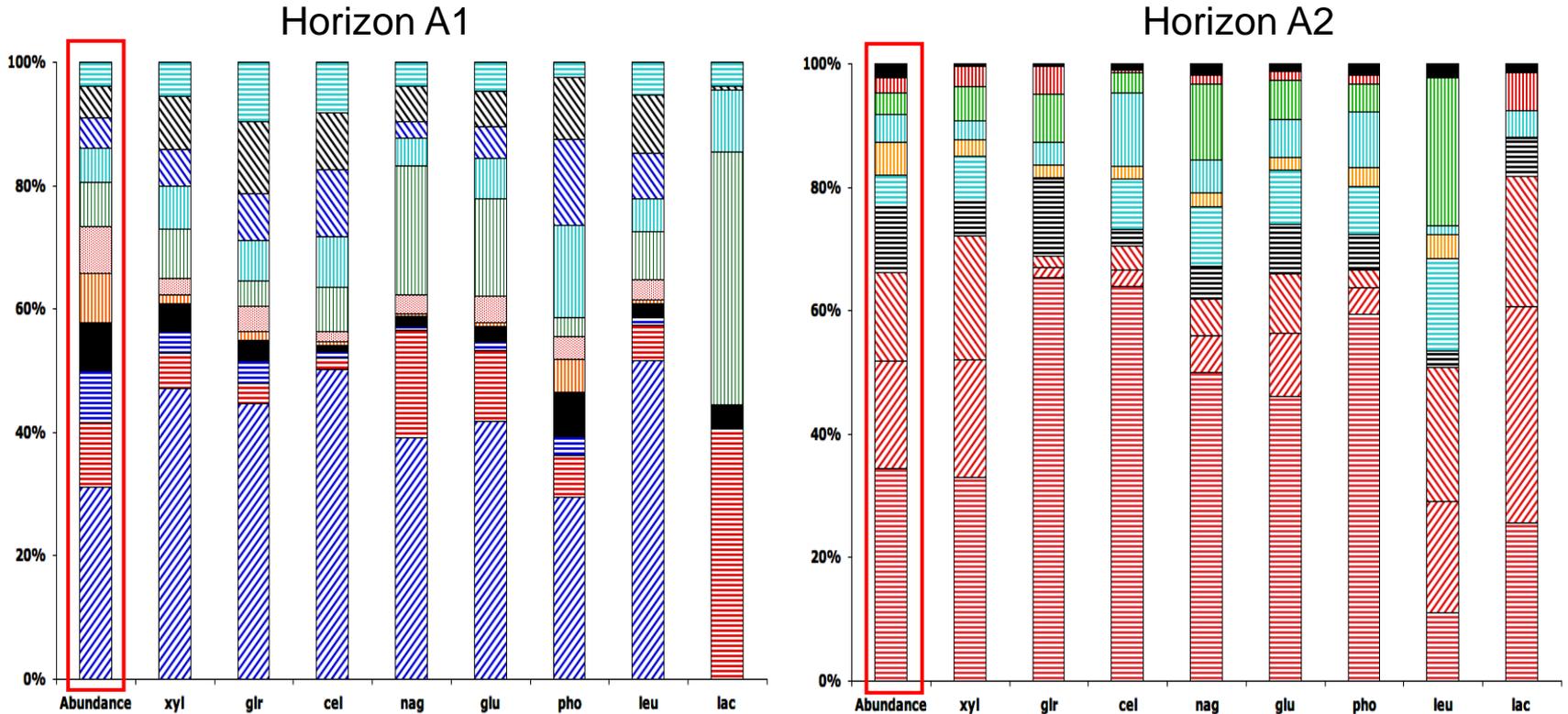
aux activités enzymatiques sécrétées de la communauté en avril 2005  
 (activité x abondance)<sub>espèce</sub> /  $\sum$  (activité x abondance)<sub>espèce</sub> x 100 (d'après Courty et al., 2010)



- **Cenococcum geophilum**
- ▨ **Hebeloma sacchariolens**
- ▤ **Cortinarius sp2**
- ▧ **Russula krombholzii**
- ▩ **Tomentella fuscocinerea**
- **Xerocomus chrysenteron**
- **Tuber puberulum**
- ▬ **Piloderma croceum**
- ▭ **Lactarius chrysoreus**
- ▮ **Lactarius quietus**
- ▯ **Russula sp1**
- ▰ **Russula cyanoxantha**
- ▱ **Russula nigricans**
- ▲ **Tomentella lilacinogrisea**
- △ **Tomentella sublicacina**
- ▴ **Byssocorticium atrovirens**
- ▵ **Claculina cristata**
- ▶ **Cortinarius anomalus**
- ▷ **Cortinarius sp1**

# Forêt de chênes : abondance relative et contribution de chaque type d'ectomycorhize

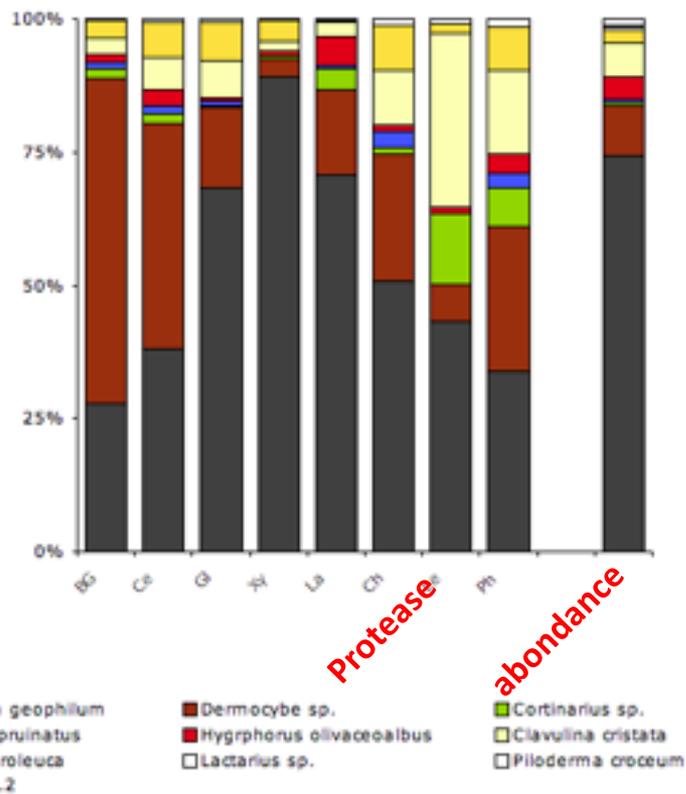
aux activités enzymatiques sécrétées de la communauté en juin 2005  
 (activité x abondance)<sub>espèce</sub> /  $\sum$  (activité x abondance)<sub>espèce</sub> x 100 (d'après Courty et al., 2010)



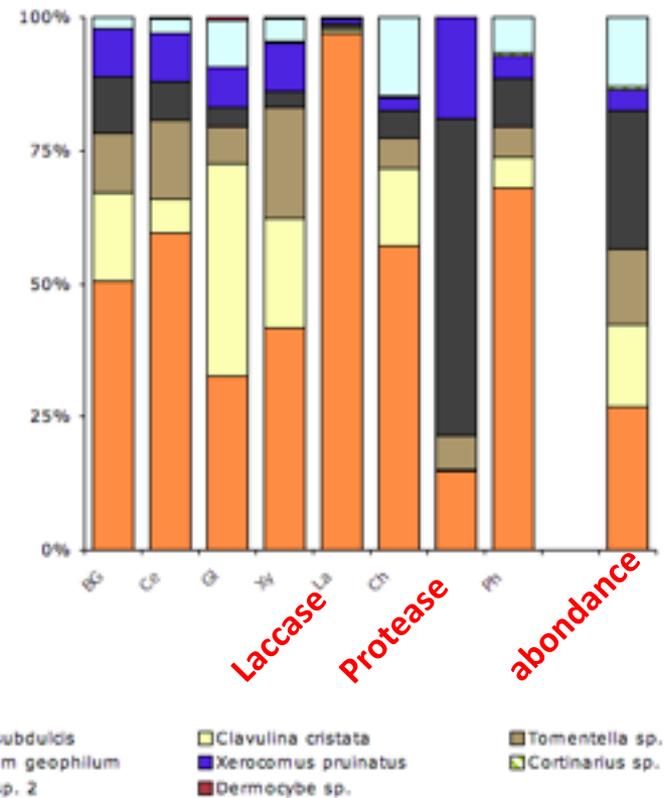
- |                                  |                               |                                    |                                 |
|----------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| ■ <b>Cenococcum geophilum</b>    | ▨ <b>Tuber puberulum</b>      | ▤ <b>Byssocorticium atrovirens</b> | ▧ <b>Claculina cristata</b>     |
| ▩ <b>Hebeloma sacchariolens</b>  | ▧ <b>Piloderma croceum</b>    | ▨ <b>Cortinarius anomalus</b>      | ▩ <b>Cortinarius sp1</b>        |
| ▨ <b>Cortinarius sp2</b>         | ▨ <b>Lactarius chrysoreus</b> | ▨ <b>Lactarius quietus</b>         | ▨ <b>Russula ochroleuca</b>     |
| ▨ <b>Russula krombholzii</b>     | ▨ <b>Russula sp1</b>          | ▨ <b>Russula cyanoxantha</b>       | ▨ <b>Russula nigricans</b>      |
| ▨ <b>Tomentella fuscocinerea</b> | ▨ <b>Tomentella sp2</b>       | ▨ <b>Tomentella lilacinogrisea</b> | ▨ <b>Tomentella sublicacina</b> |
| ▨ <b>Xerocomus chrysenteron</b>  |                               |                                    |                                 |

## Contribution des espèces à l'activité totale de la communauté (expérience de chaulage en hêtraie, d'après Rineau et al., 2009)

### Placeau témoin



### Placeau chaulé



**Exemples de spécialisation  
dans les forêts feuillues du nord-est de la France :**

**Activité hivernale :** *Clavulina cristata*, *Laccaria amethystina*

**Résistance à la sécheresse :** *Cenococcum geophilum*

**Adaptation aux contraintes :** Ascomycètes (*Tuber* spp., *C. geophilum*)

**Activité laccase :** Russulacées (*Russula* spp., *Lactarius* spp.)

**Activité protéase :** Boletacées (*Xerocomus* spp., *Boletus* spp.)

# Réponse de la communauté des ectomycorhizes aux perturbations environnementales : projet FUNDIV

Approche expérimentale (manipulation d'écosystème)  
dans douze sites en France, Italie, Suisse et Allemagne



Facteur	Essence	Région
Eau (exclusion)	Chêne vert	Languedoc
Eau (irrigation)	Pin sylvestre	Valais
Irrigation x phosphore	Pin maritime	Landes
Chaulage	Hêtre et épicéa	Vosges
Fertilisation azotée	Epicéa	Alpes
Tassement du sol	Hêtre	Rhénanie
Pollution ozone	Epicéa	Bavière
Défoliation oïdium	Chêne rouvre	Sologne
Substitution d'essence	Hêtre	Morvan
Dépérissement	Chêne pédonculé	Vénétie
Bois mort	Chêne rouvre	Lorraine
Agriculture ancienne	Chêne rouvre	Bourbonnais



# Conclusion et questions sur les activités enzymatiques sécrétées par les communautés d'ectomycorhizes

- **toutes les activités mesurées suivent un cycle saisonnier**

*=> quel est le facteur déterminant : la phénologie de l'arbre, le pédoclimat ou la compétition entre espèces?*

- **il y a des types d'ectomycorhizes spécialistes ou généralistes**

*=> ces traits sont-ils stables? des groupes fonctionnels existent-ils?*

- **la contribution d'une population d'ectomycorhizes donnée à l'activité totale de la communauté varie dans le temps**

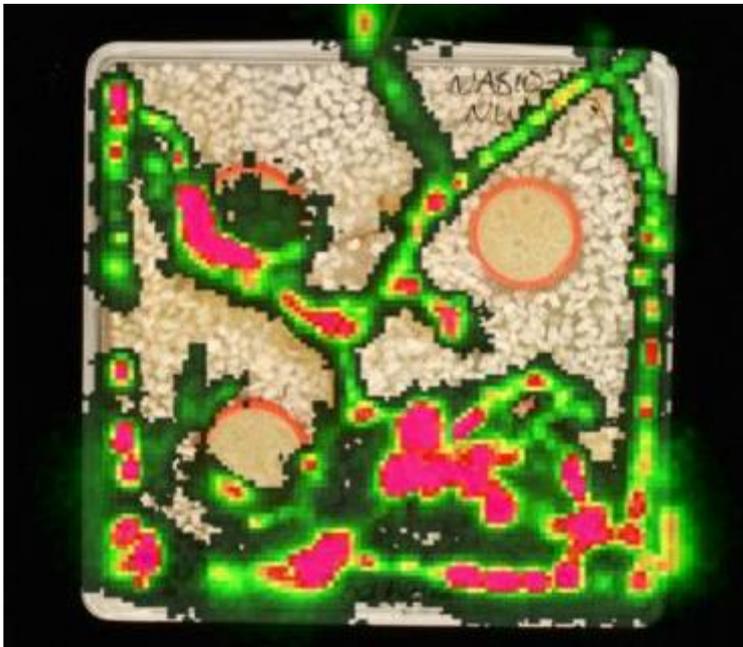
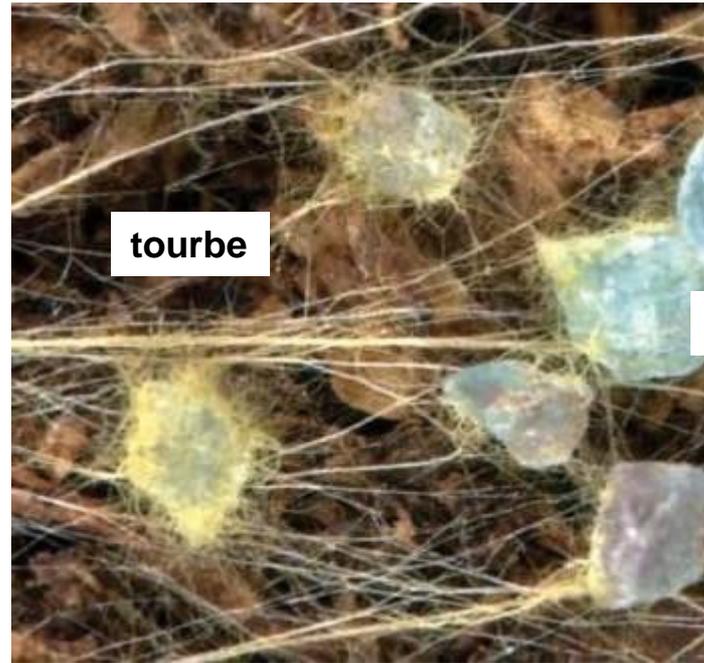
*=> quels sont les facteurs environnementaux qui déterminent ces changements?*

- **différentes populations d'ectomycorhizes se relayent pour accomplir une fonction donnée (redondance vs complémentarité fonctionnelle, résilience)**

*=> quel est le lien entre la diversité des ectomycorhizes et cette homéostasie?*

## Mobilisation des éléments nutritifs à partir des minéraux du sol

- les organismes du sol (y compris les champignons ectomycorhiziens) accélèrent la dissolution des minéraux (altération) par divers métabolites sécrétés : protons, acides organiques de faible masse moléculaire, siderophores, polysaccharides
- deux principaux mécanismes : acidolyse (impliquant  $H^+$ ) et complexolyse (impliquant des acides organiques ou des siderophores comme agents complexants des métaux).
- principaux acides organiques complexants : oxalique, citrique, malonique, formique, acétique, succinique.
- les siderophores fongiques (tous de la famille des hydroxamates, comme le ferrichrome ou laferricrocine) sont spécialisés dans la complexation et la mobilisation du fer.
- le résultat de l'altération des minéraux est la mobilisation de  $PO_4^{3-}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $K^+$ , etc.

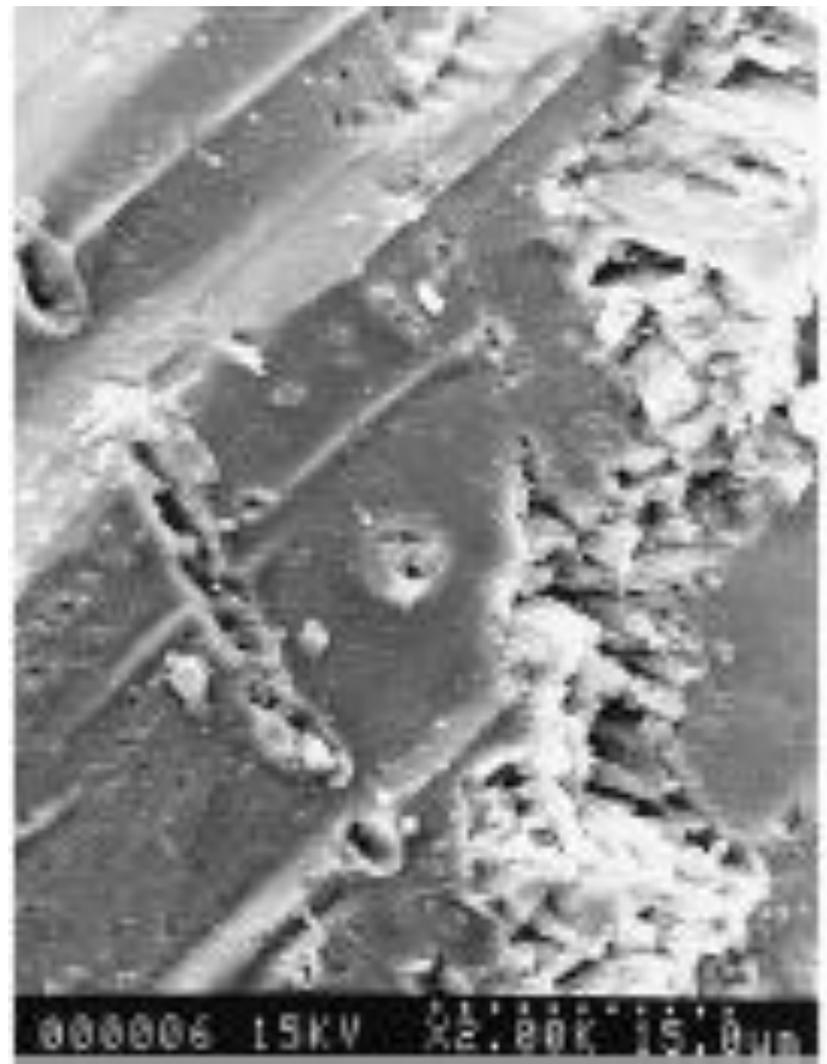
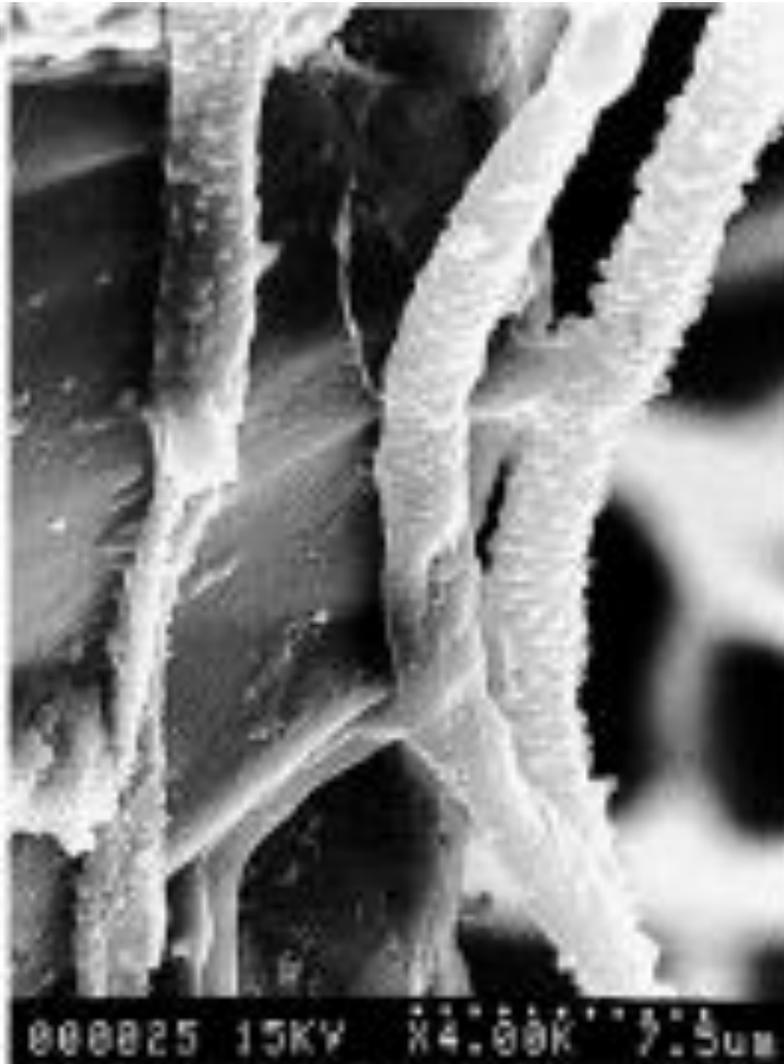


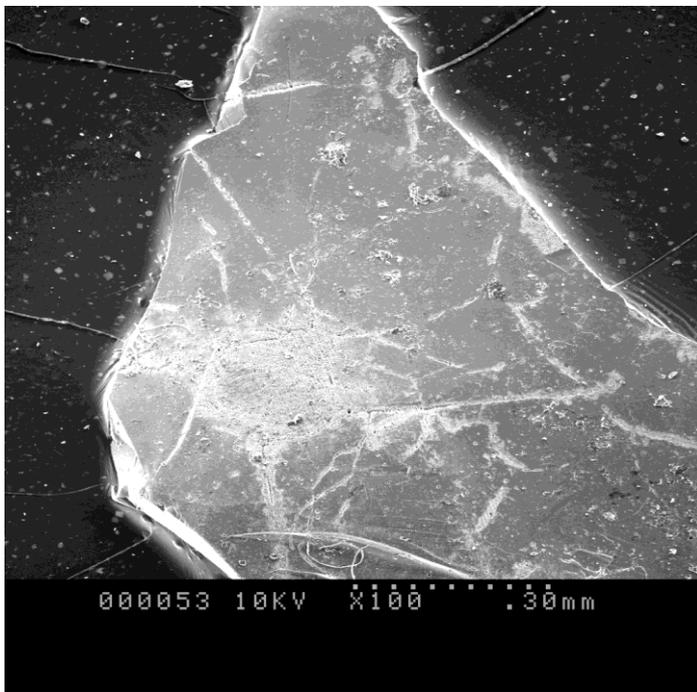
***Paxillus involutus* et  
*Pinus sylvestris* in vitro**

**Photos Mark Smits (Université  
de Hasselt, Belgique)**

## Minéral test (plagioclase) *in situ*

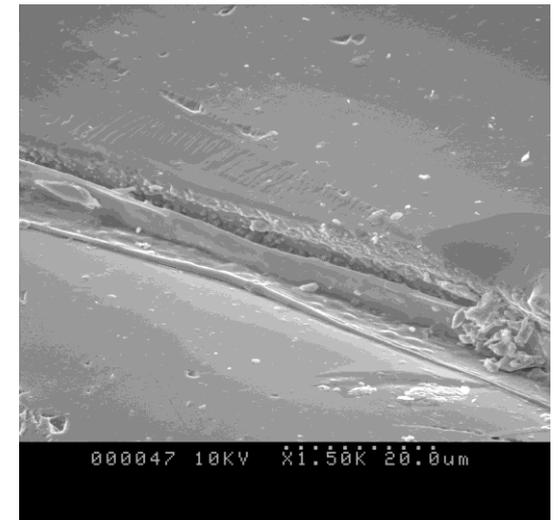
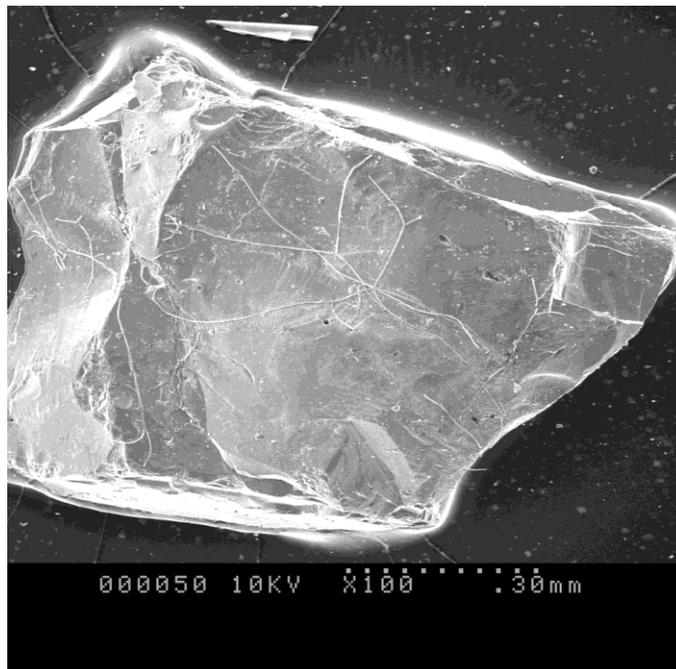
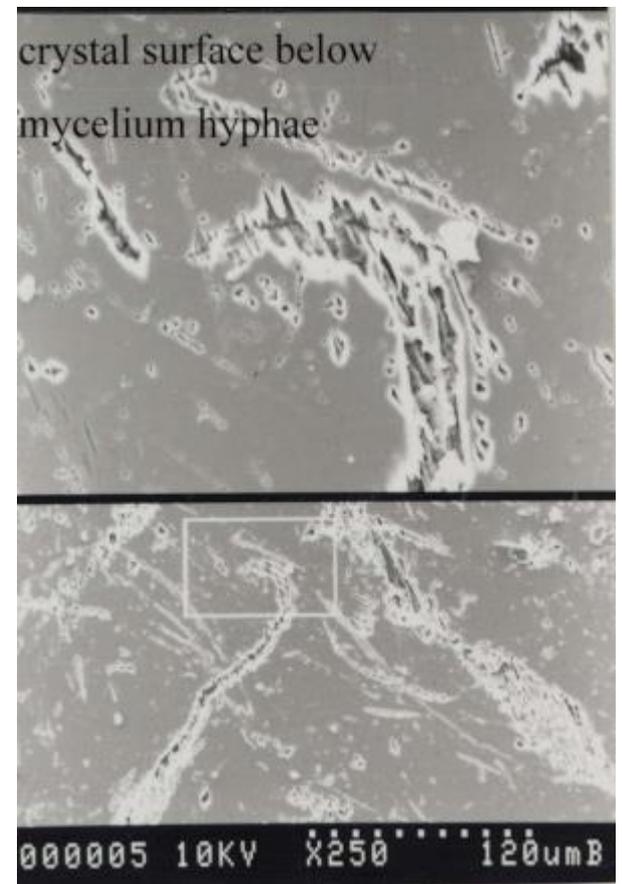
From Augusto *et al*, *Geoderma*, 2000





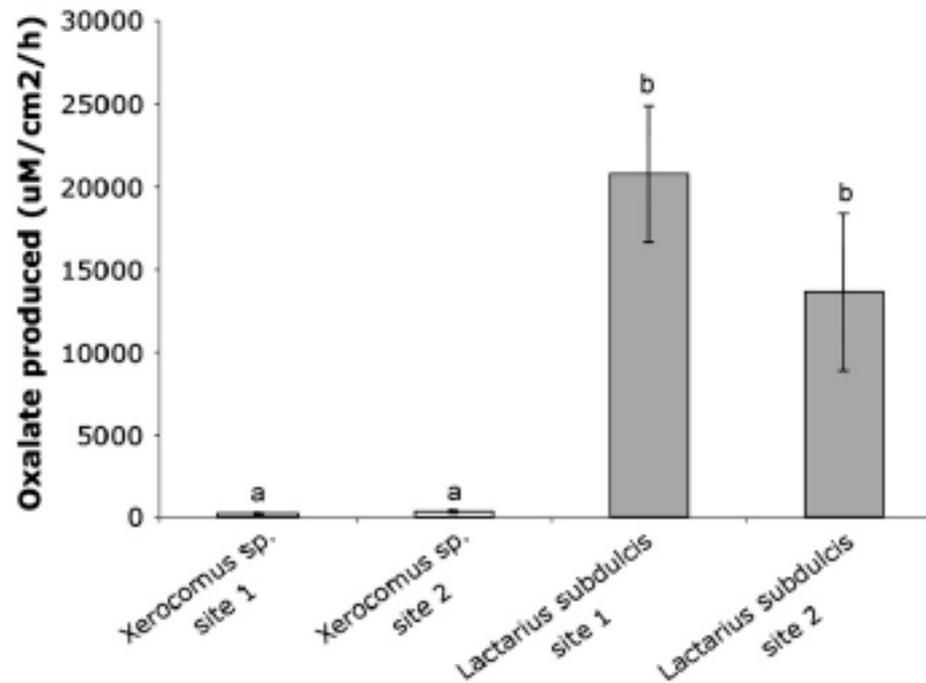
## Minéral test (apatite) *In situ*

Photos  
Marie-Pierre  
Turpault  
(INRA Nancy)



## Sécrétion potentielle *in vitro* d'oxalate par deux types d'ectomycorhizes dans deux forêts de hêtre

(d'après Rineau et al., 2008)



**Interconnexion des arbres d'un peuplement  
à travers le réseau mycélien commun**  
(le 'Wood-Wide Web' de Simard *et al.*, Nature, 1997)

Entre racines d'un même arbre

Entre arbres de la même espèce

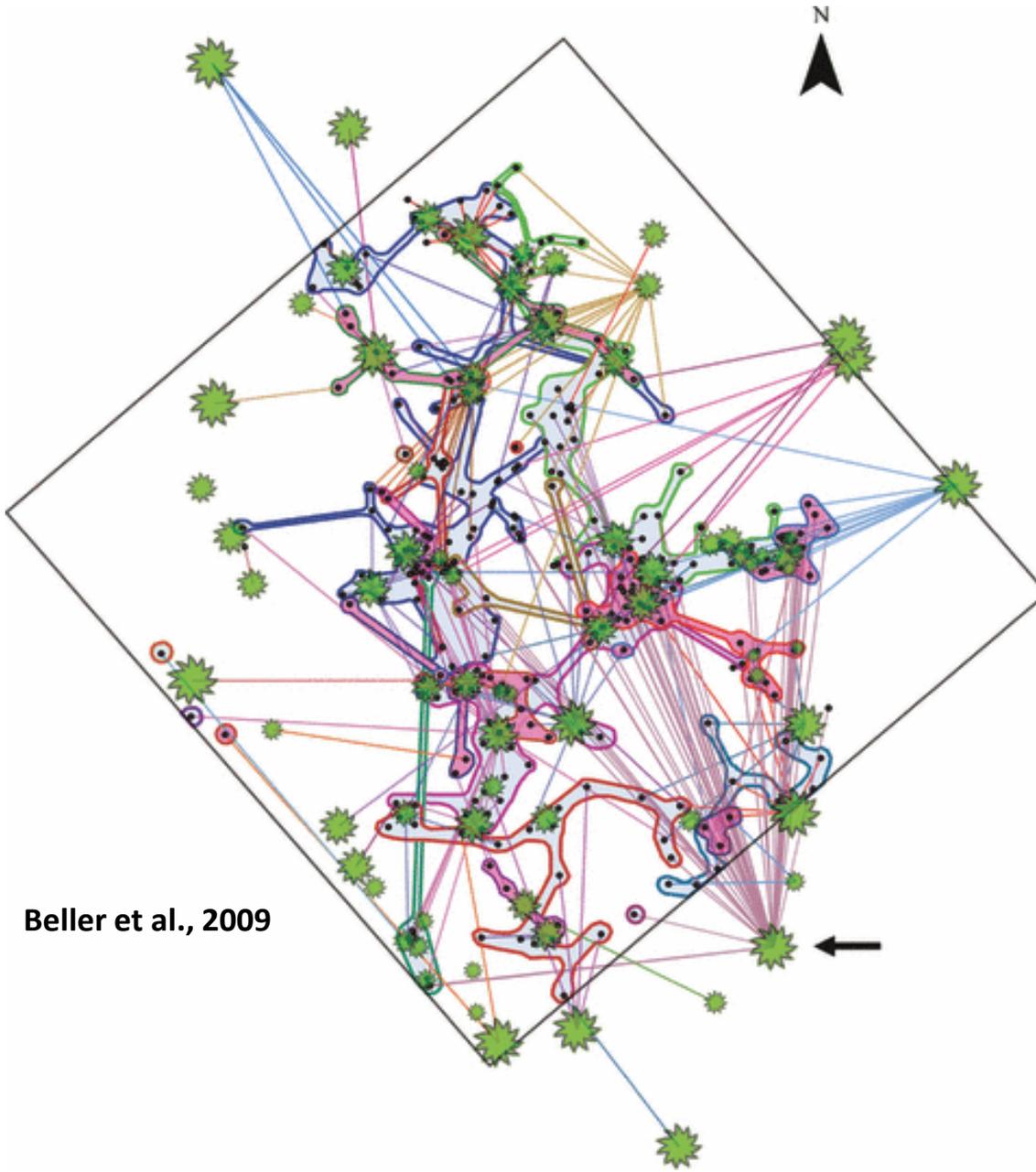
Entre arbres d'espèces différentes

Contribution à la stabilité structurale du sol



*Redistribution des ressources du sol,*  
*Redistribution des photosynthétats*

## Un réseau ectomycorhizien



Un seul *genet* de champignon peut former des ectomycorhizes avec plusieurs arbres

⇒ les éléments nutritifs peuvent circuler d'un arbre à l'autre

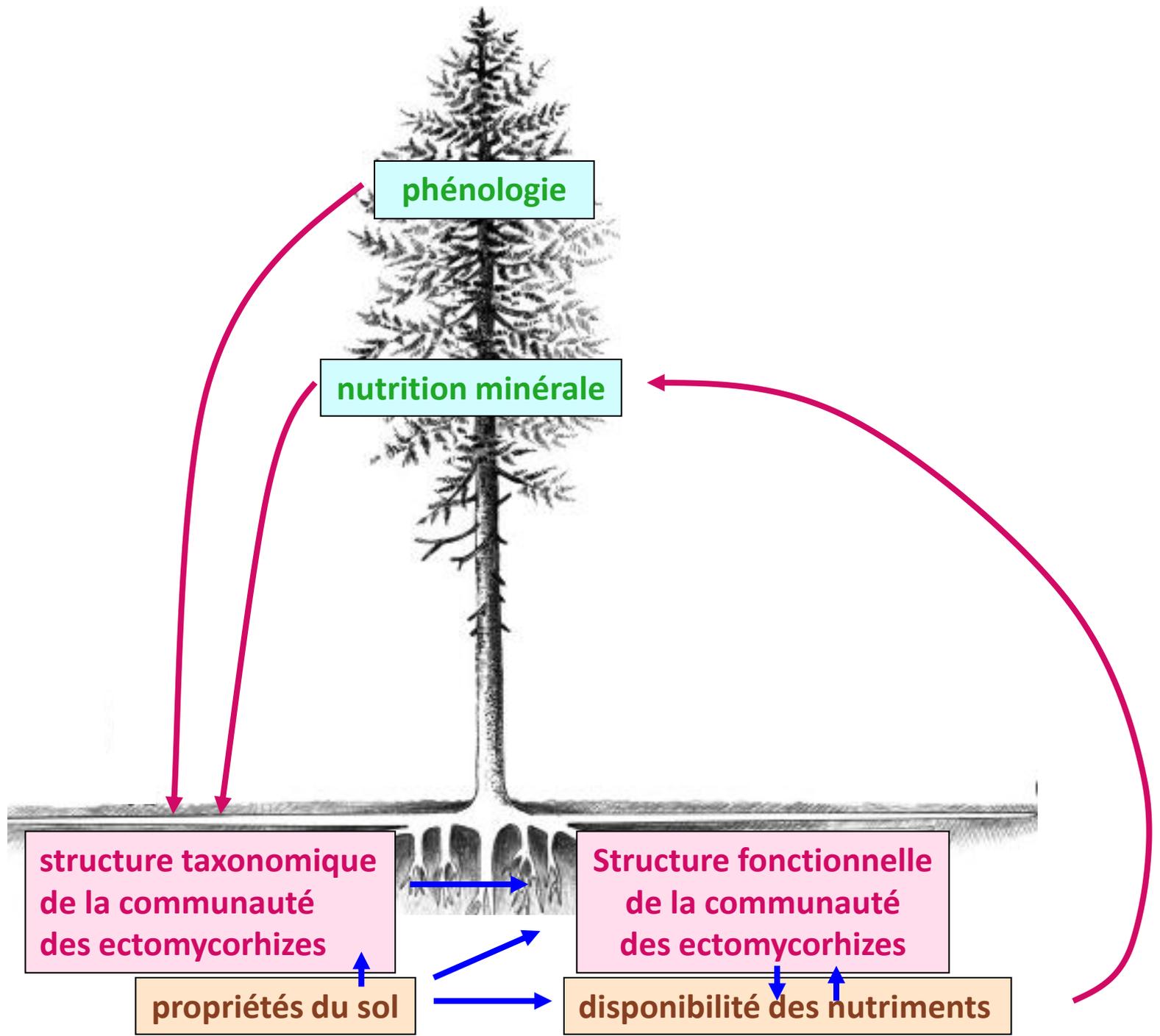
⇒ ceci a été démontré pour le carbone et pour le phosphore grâce à des traceurs isotopiques stable ( $^{13}\text{C}$ ) ou radioactifs ( $^{32}\text{P}$ )

**Ceci remet en cause les concepts de l'écologie des communautés végétales : il faut tenir compte d'interactions mutualistes en plus des relations de compétition.**

Beller et al., 2009



I hate to be the one to tell you this,  
but he is intimate with dozens of us



phénologie

nutrition minérale

structure taxonomique  
de la communauté  
des ectomycorhizes

Structure fonctionnelle  
de la communauté  
des ectomycorhizes

propriétés du sol

disponibilité des nutriments



## **Mycorhization contrôlée des plantations forestières**

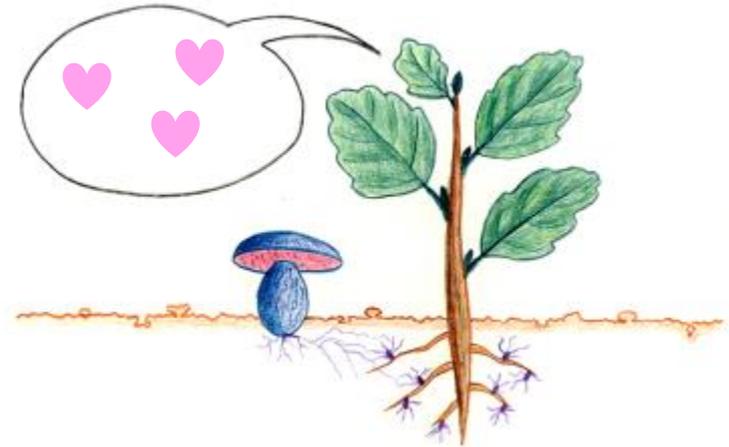


**Une nouvelle façon de voir la forêt :  
le peuplement d'arbres est indissociable  
de la communauté des  
champignons ectomycorhiziens**

❑ on a souvent besoin d'un plus petit que soi :

❑ des conséquences immédiates pour la gestion forestière :

- *préservation de la diversité*
- *indicateurs de perturbations environnementales*
- ☒ — *champignons comestibles*
- *mycorhization contrôlée des plantations*



## Conséquences pratiques :

### importance de la veille mycologique et urgence d'une symbiose forestiers-mycologues

- ❑ les sporocarpes sont des indicateurs imparfaits
  - => besoin de laboratoires de service pratiquant en routine l'inventaire des ectomycorhizes
  
- ❑ relation biodiversité fongique et santé des forêts
  - => intérêt de respecter et d'accroître la diversité fongique, en particulier des champignons ectomycorhiziens

## Conséquences scientifiques : quelques questions pour la recherche

- qu'est-ce qui détermine la structure fonctionnelle d'une communauté d'ectomycorhizes et ses variations dans le temps?
- y a-t-il dans les communautés d'ectomycorhizes des groupes fonctionnels « pivots » stables dans le temps?
- quelle est l'importance fonctionnelle des espèces rares de champignons ectomycorhiziens?
- comment quantifier séparément la contribution des différents acteurs de l'écosystème sol forestier (racines, champignons symbiotiques et saprotrophes, bactéries)? Est-ce d'ailleurs pertinent de les considérer séparément?
- les quantités de carbone transférées aux arbres par les champignons ectomycorhiziens sont-elles significatives et décisive pour la stabilité du peuplement?
- les flux de matière au sein des réseaux ectomycorhiziens sont-ils passifs (déterminés par des différences de concentration entre « sources » et « puits »), ou y a-t-il des mécanismes actifs de type « égoïste » ou « altruiste »?
- quelles vont être les conséquences du réchauffement global sur le fonctionnement des communautés d'ectomycorhizes et la santé des forêts boréales et tempérées?
- etc...

# Courty *et al.*, *Soil Biology & Biochemistry*, 2010

Soil Biology & Biochemistry 42 (2010) 679–698



Contents lists available at ScienceDirect

Soil Biology & Biochemistry

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/soilbio](http://www.elsevier.com/locate/soilbio)



## Review

### The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts

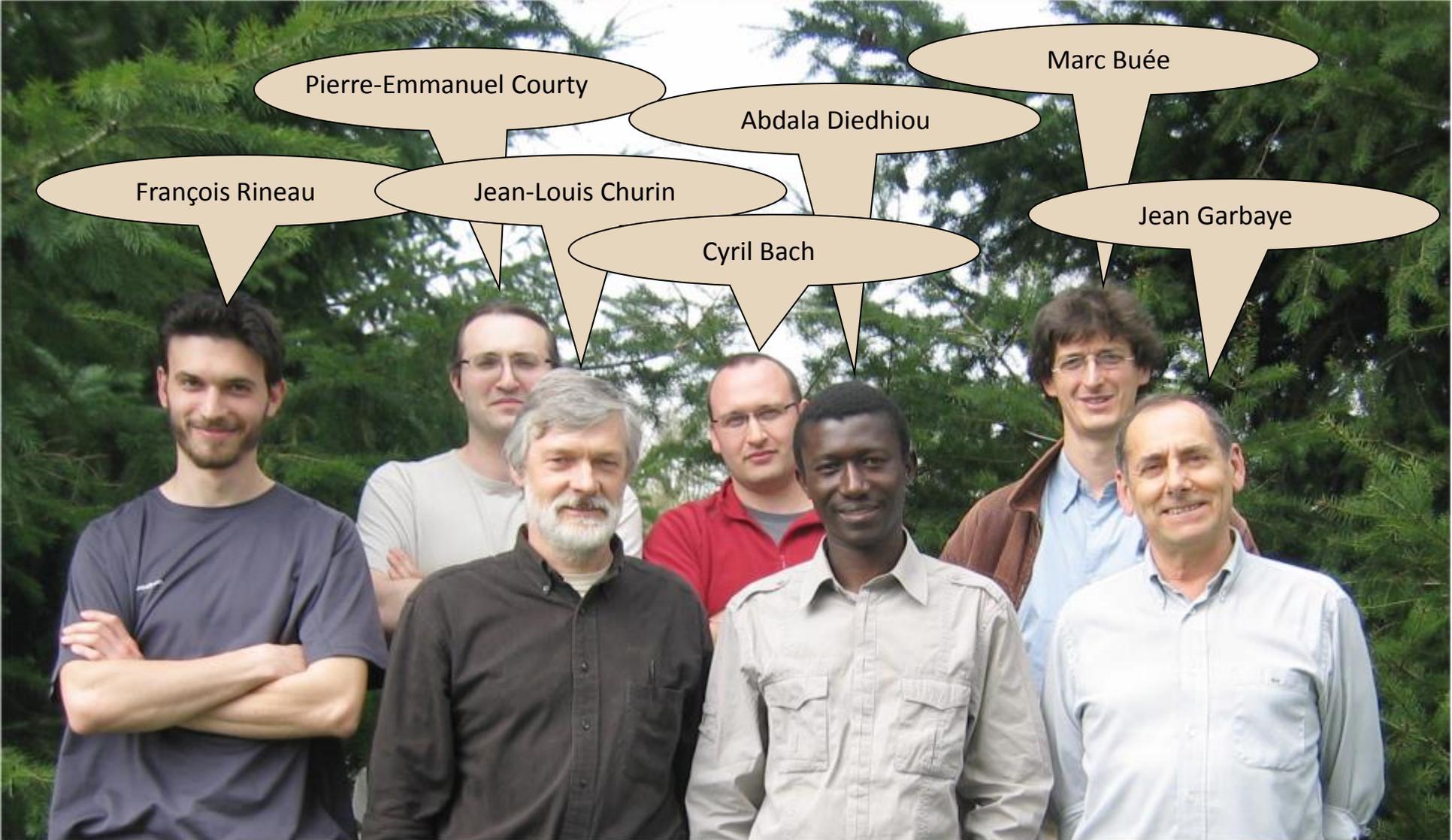
Pierre-Emmanuel Courty<sup>a,b</sup>, Marc Buée<sup>a</sup>, Abdala Gamby Diedhiou<sup>a</sup>, Pascale Frey-Klett<sup>a</sup>,  
François Le Tacon<sup>a</sup>, François Rineau<sup>a,c</sup>, Marie-Pierre Turpault<sup>d</sup>, Stéphane Uroz<sup>a,d</sup>, Jean Garbaye<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR 1136 Interactions Arbres-Microorganismes, 54280 Champenoux, France

<sup>b</sup> Botanical Institute, University of Basel, 4056 Basel, Switzerland

<sup>c</sup> Department of Microbial Ecology, Ecology Building, Lund University, SE-223 62 Lund, Sweden

<sup>d</sup> INRA, UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux, France



Pierre-Emmanuel Courty

Marc Buée

François Rineau

Abdala Diedhiou

Jean-Louis Churin

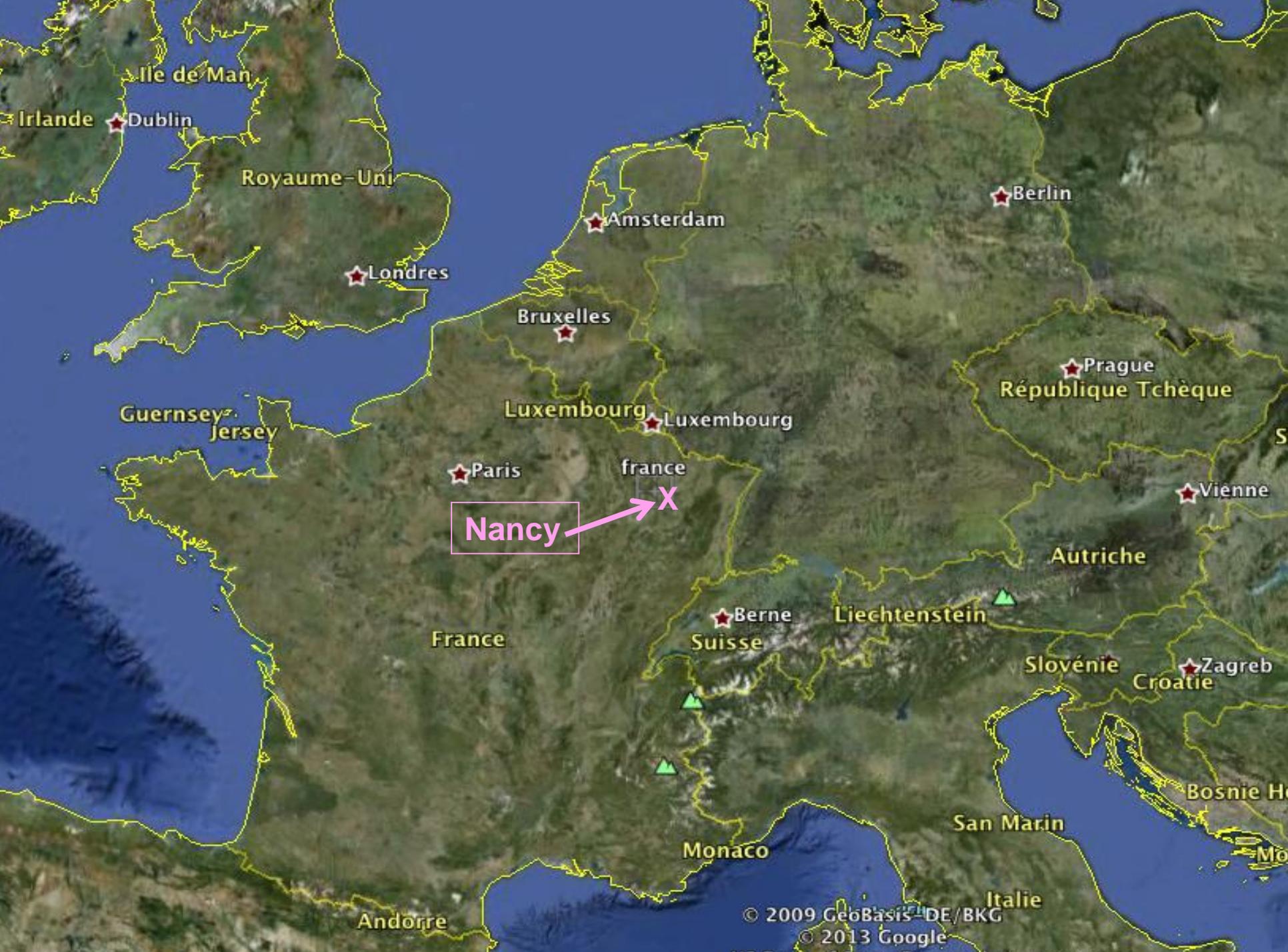
Cyril Bach

Jean Garbaye



Equipe diversité fonctionnelle  
des communautés d'ectomycorhizes





Nancy





## Centre INRA de Nancy-Champenoux



