



# Les mycorhizes

## Des alliés dans l'alimentation et la protection des plantes

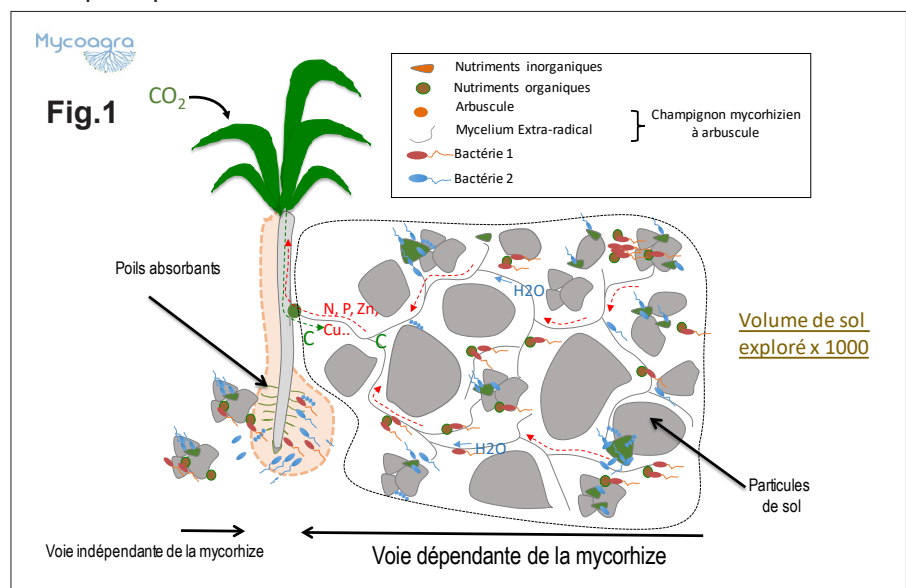
### 1. La majorité des plantes et des cultures a besoin des mycorhizes

Les champignons, déjà présents il y a 450 millions d'années, ont permis aux premières formes végétales issues des océans de coloniser le milieu terrestre, en assurant leur nutrition minérale quand elles n'avaient pas encore de racines. Puis au cours de l'évolution, les systèmes racinaires ont évolué avec les champignons et cette association mutualiste s'est organisée et diversifiée sous la forme de mycorhizes (pénétration du mycélium fongique dans les racines), la plante fournissant les composés carbonés (jusqu'à 30 % des sucres produits par la photosynthèse) et le champignon, l'eau et les éléments minéraux. La mycorhization s'est donc avérée tellement importante pour les plantes qu'elle concerne aujourd'hui 95% des végétaux.

La forme filamenteuse du mycélium du champignon, dix fois plus fine que les plus petites racines, est particulièrement adaptée à l'exploration de grands volumes de substrats. Comme un hyphes de champignon a un rayon dix fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface/volume est cent fois plus grand. Il faut donc cent fois moins de volume et donc de matériel biologique pour créer une même surface d'absorption. Les mycorhizes permettent l'exploration d'un volume mille fois plus important que les racines (Fig.1).

La plante économise donc énormément d'énergie en s'associant aux champignons. En retour, celle-ci fournit au champignon des produits carbonés (glucose, fructose), provenant de la photosynthèse (les champignons n'ont pas d'activité photosynthétique), essentiels à son développement.

Il est rare de trouver dans la nature une plante non mycorhizée, y compris parmi les plantes de culture. Dans les écosystèmes terrestres, plusieurs types de mycorhizes sont distingués en fonction de la structure de l'interaction et des partenaires fongiques et végétaux impliqués. Les endomycorhizes (champignons pénétrant dans les cellules corticales racinaires) sont observées sur environ 80% des familles de plantes vasculaires, contre 5% pour les ectomycorhizes (champignons ne pénétrant pas dans les cellules racinaires). Les champignons formant les ectomycorhizes sont des Basidiomycètes, comme la chanterelle, ou des Ascomycètes, comme la truffe. Parmi les endomycorhizes, la



© PE Courty - INRA Dijon

forme la plus répandue est la mycorhize à arbuscules (CMA) (Fig.2).

**C'est cette famille qui intéresse le monde agricole car elle concerne la plupart des plantes agricoles, horticoles et ornementales, en allant des plantes aromatiques aux arbres fruitiers en passant par les**

**céréales et les légumineuses.** Seules les familles des brassicacées (colza, navette, chou...) et des chénopodiacées (betteraves, épinards...) ne sont pas mycorhizées. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) sont des symbiotes obligatoires, qui ont besoin de s'associer aux racines des plantes pour se développer. Ils existent dans le sol sous forme de spores et/ou d'un réseau de filaments mycéliens très fins. Cette association va entraîner des modifications physiologiques jouant sur la santé et la diversité des plantes. Environ 300 espèces de Gloméromycètes sont connues à l'heure actuelle. Comme ces familles sont en symbiose avec 200 000 espèces de plantes, les champignons mycorhiziens peuvent relier plusieurs plantes entre elles au travers de réseaux communs mycorhiziens.

Les CMA possèdent plusieurs centaines de noyaux par spore qui sont certainement à l'origine de leur extraordinaire faculté d'adaptation et de résilience grâce à leur polymorphisme génétique. C'est une des explications de leur présence dans quasiment tous les milieux où il y a de la végétation (on trouve des spores d'endomycorhizes dans les sables du désert).

## 2. Les services rendus aux plantes par les champignons mycorhiziens à arbuscules

- **La biofertilisation.** Les CMA sont impliqués dans l'amélioration de la nutrition des plantes en éléments minéraux (N, P, K, oligoéléments...) du sol. Grâce à des transporteurs et des enzymes spécifiques,

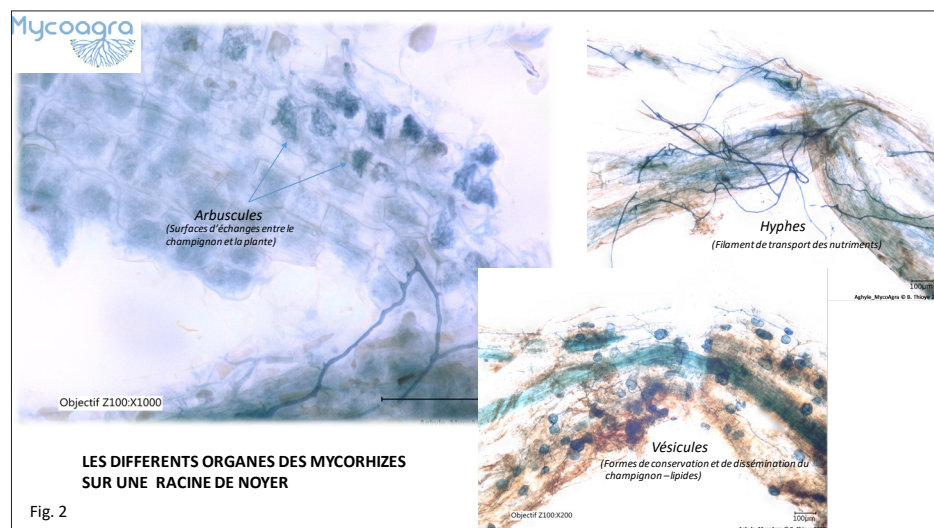


Fig. 2

les CMA extraient plus efficacement que la plante, et sur un volume de sol beaucoup plus important, les nutriments du sol. Ceux-ci sont acheminés vers la plante par le réseau mycélien et pénètrent ainsi dans les tissus par le système vasculaire xylémien au niveau de l'interface constituée par la mycorhize.

**Les plantes endomycorhizées ont une croissance et une vigueur plus importantes (Fig.3) que celles qui ne bénéficient pas de cette symbiose et sont par conséquent plus résistantes aux agressions biotiques et abiotiques de leur environnement.** La nutrition azotée des plantes est améliorée par



Fig. 3

la mycorhization du fait de la capacité de cette symbiose fongique d'explorer un grand volume de sol et de transférer des formes d'azote organique (acides aminés) difficilement utilisables par les racines seules. L'apport en oligo-éléments (Cu, Zn, Mn) est également facilité et renforce les dispositifs de défense de la plante tout en concourant à ses qualités nutritives.

Mais le nutriment majeur, dont la fourniture est assurée exclusivement par la symbiose mycorhizienne en association avec des bactéries,

est le phosphore. Cet élément clef de la constitution et du fonctionnement des êtres vivants (membranes, acides nucléiques, énergisation, métabolisme de base) est indispensable à la vie cellulaire à tel point que c'est un des premiers engrais dont la nécessité fut reconnue pour les plantes.

Depuis des millénaires les chinois utilisaient les broyats d'os pour améliorer les cultures, et au moyen âge en Europe les cimetières furent une source d'approvisionnement en phosphore. Mais si les sols des pays tropicaux souffrent d'une réelle rareté de phosphore qui est le facteur limitant pour la production agricole, les terres des pays tempérés (riches) regorgent de phosphore accumulé par des décennies d'apports massifs de phosphore minéral mais peu utilisable par des plantes mal adaptées. En raison du fait qu'il est indispensable à la vie, et d'une consommation mondiale qui pourrait dépasser les ressources disponibles avant une cinquantaine d'années, le caractère de plus en plus indispensable du phosphore pour nourrir l'humanité en fait une ressource stratégique au même titre que le pétrole.

Très peu mobile dans les sols, le phosphore est rapidement rétrogradé et difficilement disponible du fait de sa forte liaison aux argiles, aux calcaires en sols basiques ou aux oxydes de fer et d'aluminium en sol acides et par ses formes organiques très stables (phytates). Les orthophosphates (seule forme minérale assimilable par les plantes) sont présents à très faible concentration dans la solution du sol et sont l'un des principaux facteurs qui limitent la distribution et la croissance des plantes.

**Seules les endomycorhizes en association avec des bactéries ont les moyens d'extraire le phosphore par des enzymes (phosphatases), des acides organiques (citrate, oxalate, malate) ou la libération de protons, et grâce à des transporteurs spécifiques de le conduire jusqu'aux racines de la plante.** S'il n'y avait pas ce réseau mycorhizien, le seul système racinaire de la plante aurait rapidement épuisé sa zone d'approvisionnement en phosphore (1 à 2 mm autour des poils absorbants). Le maïs, les céréales, le pommier, le noyer, la vigne et en fait la plupart des cultures (sauf les brassicacés – colza, chou... - et les chénopodiacés – betterave, épinard) sont dépendants des réseaux mycorhiziens pour leur alimentation lorsque celle-ci ne provient pas d'apports exogènes sous forme d'engrais.

En effet, la plante investie une partie de sa pho-

tosynthèse pour entretenir son réseau mycorhizien. Cette dépense n'a plus lieu d'être lorsqu'il y a apport d'engrais phosphaté minéral, type super phosphate, capté à seulement 15% par les racines de la plante, les 85% restant étant rétrogradés dans les sols. La plante n'entretient donc pas de réseau mycorhizien, et cette déconnection est problématique car elle ne permet pas de bénéficier des autres services assurés par les mycorhizes (résistance au stress hydrique, protection contre les pathogènes, amélioration qualitative...) et rend les cultures plus fragiles et dépendantes des intrants extérieurs.

Il faut souligner que les cultivars modernes de maïs, blé et autres plantes naturellement mycorhizées, sélectionnés sur les seuls critères de rendement en conditions optimales de fertilisation minérale ont perdu leur capacité à former des mycorhizes, ce qui augmente leur vulnérabilité. Deux groupes de plantes sont fortement dépendants de la mycorhization : les légumineuses (pois, féverole, luzerne, trèfle, haricots...) et les alliées (poireaux, ails...). Les racines des poireaux, des ails, des oignons sont trop grosses pour bien explorer les sols et ont absolument besoin des filaments mycéliens qui les prolongent pour s'alimenter. Le poireau est d'ailleurs une plante indicatrice de la présence de mycorhizes.

Les légumineuses sont également dépendantes des mycorhizes car elles ont besoin d'un approvisionnement important en phosphore pour réaliser la fixation d'azote par les bactéries de leurs nodosités (rhizobium), très coûteuse en énergie. Le champignon optimise l'activité de la bactérie en exploitant plus efficacement le phosphore du sol et en retour la bactérie procure de l'azote en quantité à la plante qui assimile davantage de carbone atmosphérique, puisque l'azote est un facteur limitant de la photosynthèse (chlorophylle). Ce carbone transformé en sucres va augmenter l'activité des mycorhizes (Jean Garbaye - la symbiose mycorhizienne - 2015).

#### • La protection contre les stress hydrique

L'eau est le premier facteur limitant pour la croissance des plantes dans les agroécosystèmes continentaux et ce facteur de production va devenir de plus en plus contraignant du fait du réchauffement climatique.

Le sol, du fait de ses composantes colloïdales (argile et matière organique) et de sa structure microporeuse, retient très activement l'eau et limite fortement sa disponibilité pour les organismes vivants et les racines des plantes no-





- Déclenchement d'une résistance systémique de la plante, induite par les mycorhizes, qui la prépare à se défendre par la synthèse de molécules toxiques (polyphénols, alcaloïdes), d'enzymes de défense (protéases, chitinases), de barrières de protection dans la paroi (callose) qui empêchent la progression du pathogène.

• **La biostabilisation des sols.** Les CMA forment un important réseau de filaments mycéliens pouvant atteindre 30 mètres par gramme de sol. Ce réseau apporte une contribution importante à la structure et aux propriétés physiques des sols qui est très favorable aux cultures. En effet, les filaments mycéliens lient ensemble les particules minérales et organiques pour former des micro-agrégats stables entre lesquels s'établit une porosité permettant la rétention de l'eau et la circulation des gaz qui sont indispensables au fonctionnement des racines (Garbaye 2015). Cette action est renforcée par la sécrétion d'une glycoprotéine (protéine avec sucre fixé), la glomaline, agissant comme une « colle » qui assure la stabilité des agrégats. La glomaline supporte les hautes températures et son caractère hydrophobe lui permet de résister à la dégradation par les micro-organismes. Ces propriétés font de cette glyco-protéine un composant majeur de la fraction organique des sols où les formations végétales sont dominées par des espèces à endomycorhizes arbusculaires (Garbaye 2015). Les chercheurs considèrent que la glomaline peut représenter jusqu'à 1/3 du carbone des sols, ce qui fait des champignons endomycorhiziens à arbuscules des acteurs essentiels de stockage du carbone dans les sols.

• **Production végétale de meilleure qualité pour la santé humaine.** Les champignons endomycorhiziens ont un effet sur la qualité des productions agricoles comme il ressort de recherches faites sur un certain nombre de plantes. Chez les arbres fruitiers, les CMA induisent une floraison et une fructification précoces (Sohn et al. 2003) et améliorent la qualité des produits végétaux (Bona et al. 2014). On observe une amélioration de la qualité des fruits de plantes maraichères telles que l'artichaut (Ceccarelli et al. 2010), la fraise (Castellanos-Morales et al. 2010), le melon (Copetta et al. 2010) et la tomate (Salvioli et al. 2012), mais aussi des grains de céréales comme le maïs (Berta et al. 2014), en lien avec une augmentation des concentrations en antioxydants (ex. anthocyanes) ou en sucres induits par les mycorhizes.

### 3. Importance des réseaux communs mycorhiziens dans le biocontrôle des cultures

Les champignons mycorhiziens, parce qu'ils ont une faible spécificité d'hôte, peuvent interconnecter des espèces différentes entre elles et favoriser des échanges de nutriments ou de signaux. Les champignons mycorhiziens à arbuscules forment ainsi des Réseaux Mycéliens Communs (RMC) de plusieurs mètres par gramme de sol selon les espèces. Cette proximité, établie entre plantes par l'intermédiaire des champignons symbiotiques, a été mise à jour grâce à l'identification moléculaire des individus, par marqueurs ADN, simultanément pour la plante et pour le champignon associés, dans de nombreuses études de végétation (forêt tempérée, prairies).

C'est donc vraisemblablement la règle dans toute formation végétale. On a ainsi montré que les RMC influencent la germination des plantes (Dickie et al. 2002), leur survie, leur physiologie, leur croissance et leur défense (Wu, Teste, Babikova, 2009). Les RMC sont également une source d'inoculum fongique. En effet les racines des plantes en germination se greffent sur les RMC existants ce qui leur permet d'acquérir rapidement des éléments nutritifs dans le sol pour la croissance des parties racinaires et aériennes, et assurer ainsi leur survie (Teste et al. 2009). Cette communication inter-plante via les champignons mycorhiziens nous conduit à repenser notre compréhension des interactions multitrophiques dans la nature.

**Les RMC pourraient être valorisés et utilisés en tant que boîte à outils essentielle à une agriculture durable.**

### 4. Les relations bénéfiques entre rhizobactéries et mycorhizes

Les rhizobactéries sont des micro-organismes qui vivent à proximité des racines des plantes et leurs sont étroitement inféodées par l'alimentation qu'elles en reçoivent à partir des exsudats (sucres, acides aminés, acides gras, vitamines...) diffusés par les racines. Les plantes entretiennent ainsi à leur avantage ces populations de bactéries pour l'effet protecteur qu'elles assurent (sécrétion d'antibiotiques contre les pathogènes, captation de fer ou de phosphate facilitée, induction de résistance

systemique de la plante...). Les espèces bactériennes majeures représentées dans la rhizosphère des plantes appartiennent aux genres *Azotobacter* (fixateur libre d'azote), *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobia* (fixateur symbiotique d'azote des légumineuses). **Il est aujourd'hui reconnu que la présence de ces rhizobactéries est avantageuse pour les champignons endomycorhiziens et que ces deux populations de micro-organismes entretiennent des relations réciproques et bénéfiques qui profitent en dernier lieu à la plante.**

Effets bénéfiques de cette co-existence pour les cultures :

- La tomate : amélioration de la croissance (Vosatka et al. 1992), de la nutrition phosphatée (Gamalero et al. 2004), de la concentration en antioxydants et en lycopes (Ordookthani et Zare 2011), et une meilleure tolérance aux nématodes (Liu et al. 2012).
- La fraise : amélioration de la concentration en anthocyanes (Todeschini et al. 2018), en sucre, en vitamines et en acides mais aussi sur le rendement et la taille des fruits (Bona et al. 2014).
- Le maïs : amélioration du contenu en amidon (Berta et al. 2014).
- Le pois chiche : amélioration de la nutrition (Tavasolee et al. 2013).
- Le pommier : réduction des maladies racinaires (Dohroo et Sharma 2012).

## 5. Pratiques agricoles favorables aux mycorhizes

La symbiose mycorhizienne est, on l'a vu, très bénéfique pour les cultures. Mais les pratiques agricoles conventionnelles qui utilisent des variétés peu dépendantes des mycorhizes, avec un travail intensif du sol, et l'utilisation massive d'engrais minéraux (notamment les phosphates), de fongicides et d'herbicides ont un impact certain sur la présence et l'activité de ces champignons.

Le labour, en retournant le sol, disperse les spores des champignons et les met hors de portée des racines des plantes. Les pratiques de pulvérisation (herse-rotative) détruisent les réseaux mycéliens en même temps que les agrégats de sol, base de leur stabilité. Tout le bénéfice des réseaux communs mycorhiziens pour le démarrage des cultures est alors perdu et le recours aux intrants extérieurs est d'autant plus nécessaire. On a montré que les apports

d'engrais minéraux et notamment les phosphates sont défavorables aux symbioses mycorhiziennes car la plante, qui investit jusqu'à 20% de sa photosynthèse dans la fourniture de carbone aux champignons, interrompt cette relation qui ne lui est plus nécessaire. Elle perd en même temps les autres services rendus par les mycorhizes et devient plus fragile et plus dépendante des produits de synthèse. À l'inverse, un apport d'engrais organique à minéralisation lente peut stimuler les CMA (Gianinazzi et al. 2010). Les herbicides détruisent la flore spontanée colonisée par les endomycorhizes et inhibent le développement du mycélium et la germination des spores. Ils diminuent ainsi le potentiel mycorhizien des sols au détriment de tous les effets positifs des mycorhizes sur les cultures. Les fongicides sont également dommageables aux mycorhizes et une étude a montré que sur 19 des principales matières actives de fongicides, 11 réduisent significativement la colonisation mycorhizienne des cultures qui sont traitées, notamment lorsque le produit touche le sol.

Les programmes de sélection et d'amélioration génétique des plantes ignorent complètement la contribution de la symbiose mycorhizienne au rendement final des cultures. La sélection est faite pour des systèmes de cultures à haut niveau d'intrants qui minimisent ou annulent la formation des mycorhizes. Les variétés qui ressortent de ces programmes sont non seulement très peu dépendantes de la symbiose mais irréversiblement incapables d'en bénéficier si elles sont cultivées en réduction d'intrants (Garbaye 2015). Les recherches ont ainsi montré que sur 11 variétés de blé sélectionnées après 1975 une seule était mycorhizée, alors que sur 11 variétés anciennes, 8 étaient colonisées par les mycorhizes (Hetrick et al. 1995). Tout est donc une question de compromis et il est nécessaire de prendre en compte les services rendus par les réseaux mycorhiziens aux cultures, pour mettre en œuvre des processus de transition agronomique qui les favorisent dans les pratiques culturales. Parmi les éléments forts qui sont à développer pour entretenir la symbiose mycorhizienne il y a :

- Le non retournement ou pulvérisation du sol (la fissuration pour décompacter est moins dommageable) pour éviter de détruire les réseaux mycorhiziens
- La fertilisation organique plutôt que minérale qui permet d'entretenir les communautés bactériennes auxiliaires des mycorhizes tout

en évitant que la plante cesse d'alimenter ces champignons nécessaire pour transférer azote et phosphore organique

- La couverture maximale des sols et notamment la pratique des couverts végétaux en interculture qui permettent de maintenir en activité les réseaux mycorhiziens
- L'introduction maximale de légumineuses dans les rotations car ces plantes sont mycorrhizogènes et assurent également ce service en plus de celui de la fixation d'azote
- La limitation des brassicacées (colza, radis, moutarde...) dans les rotations ou les intercultures car ces espèces ne sont pas mycorhizées et diminuent la présence des réseaux dans les sols. Pour compenser ces effets négatifs, il faut planter ces espèces en association avec des légumineuses comme le colza semé avec des lentilles, gesse, fénugrec ou les mélanges de couverts végétaux avec légumineuses dominantes
- L'utilisation de semences issues de variétés anciennes mycorhizées, sélectionnées dans des sols à haut potentiel mycorrhizogène et produites en condition de réduction d'intrants

## 6. Mycoagra

Pour intégrer les symbioses mycorhiziennes dans les réflexions et les pratiques agronomiques favorables aux sols, la Chambre d'agriculture de Dordogne en relation avec un ensemble de partenaires scientifiques (INRA, Muséum d'Histoire Naturelle, Institut Unilasalle, CTIFL, Station de la Noix de Creysse) a mis en œuvre le projet MYCOAGRA destiné à étudier le statut mycorhizien d'une culture pérenne comme le noyer et d'une culture annuelle comme le maïs. Ces deux productions sont très représentées dans le bassin Dordogne, Lot, Corrèze et peuvent être considérées comme des cultures pilotes en pratiques innovantes où certaines pratiques agronomiques favorisant la vie des sols et notamment les micro-organismes se développent. Ainsi, cinq modalités de culture ont été analysées par rapport à leur incidence sur les communautés mycorhiziennes pour évaluer les pratiques favorables à ces communautés.

- Noyers en culture conventionnelle avec intrants chimiques (engrais minéraux, herbicides)
- Noyers en culture biologique avec fertilisation organique seule

• Noyers en culture conventionnelle et biologique avec couverts végétaux dédiés à base de légumineuses implantés en inter-rang après récolte

• Noyers en plantation en association avec maïs en interrang

• Maïs avec semence traitées par fongicide de contact à large spectre et semences non traitées

### **Techniques d'identification des mycorhizes**

#### **• Identification par analyses biomoléculaires**

Les progrès considérables réalisés depuis le début des années 2000 en biologie moléculaire, et l'expertise mondiale acquise par l'INRA de Dijon, partenaire de Mycoagra, dans l'étude des endomycorhizes à arbuscules par l'analyse ADN, ont permis l'identification rapide et exhaustive des espèces de champignons présentes selon les différentes modalités. L'analyse est faite à partir de l'extraction d'ADN issu des échantillons de racines de noyers, de maïs et de couverts associé selon les différentes modalités. Après amplification des molécules d'ADN, des amorces universelles vont permettre de repérer des séquences de motifs moléculaires portant l'information génétique propre à chaque espèce, à lire ces motifs et à les comparer à des bases de données en libre accès et qui contiennent les séquences d'un très grand nombre d'espèces déjà connues.

#### **• Identification par coloration**

Ce mode d'observation a été utilisé en complément de l'analyse moléculaire pour évaluer les taux de colonisation et l'intensité des échanges. Il a été également présenté comme un dispositif facile à acquérir par les agriculteurs qui souhaitent avoir un outil de caractérisation de mycorhizes dans leurs cultures. Basé sur la coloration et l'observation à l'aide d'un microscope, du mycélium et des organes d'échanges (arbuscules) et de réserves (vésicules) du champignon présent dans les racines, il peut donner les premiers indicateurs de présence de mycorhizes avec des éléments d'évaluation concernant les taux de colonisation et l'intensité des échanges. Il ne permet pas l'identification des espèces mais est un outil intéressant pour évaluer la mycorhization en fonction des pratiques culturales.



## Les résultats obtenus

### • Un nombre important de mycorhizes identifiées

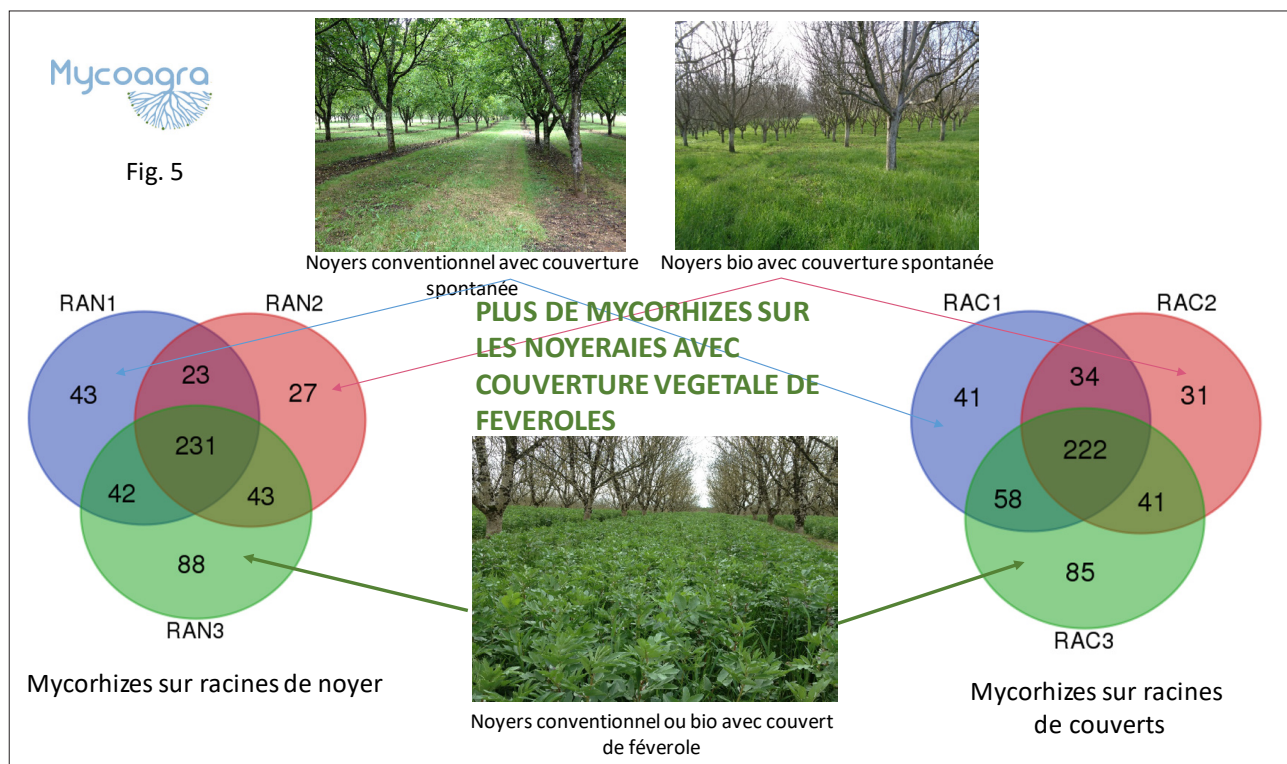
C'est la première donnée majeure du programme de Mycoagra qui a été fournie. 520 Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTUs) d'endomycorhizes ont été identifiées par séquençage ADN sur les racines de l'ensemble des plantes échantillonnées (noyers, maïs, couverts végétaux). L'analyse moléculaire permet en effet de repérer toutes les espèces ou souches présentes sur les milieux étudiés. Les OTUs sont des souches d'endomycorhizes très proches par leur génome (97% d'homologie) et qui sont séquencées grâce à des amorces universelles propres à leur groupe. Hors, il n'existe actuellement dans les banques de données que 250 espèces répertoriées par culture et observation morphologique différenciée de leur spores ou d'autres caractéristiques extérieures. Cette analyse fine et exhaustive permise par le séquençage ADN montre la grande richesse et diversité du microbiote de la rhizosphère des cultures étudiées dans l'ensemble des modalités présentes. Certains genres de champignons et leur souches sont prédominants comme *Glomus* et *Rhizophagus*, tandis que d'autres se retrouvent en proportion plus faible comme *Septoglomus* et *Funneliformis*, mais tous ont un rôle à jouer dans la symbiose avec la plante.

### • Impact des modes de conduite sur la mycorhization (Fig.5)

- Les noyeraies conduite en mode convention-

nel avec fertilisation minérale et désherbage sur le rang sont moins mycorhizées que celle conduite en bio avec fertilisation organique et désherbage mécanique : plus faible intensité de mycorhization et d'abondance arbusculaire. Ces noyeraies conventionnelles et bio ne bénéficient pas en outre d'une couverture végétale dédiée à base de féverole de fin octobre à fin avril, mais d'une couverture spontanée à base de graminées principalement et d'espèces endémiques (pissenlit, pâquerette, renoncule...) indicatrices de sols compactés.

- Par contre les noyeraies conduite en conventionnel ou en bio mais avec un couvert végétal dédié à base de féverole (150 kg/ha) de fin Octobre à fin avril (6 mois) présentent une intensité de mycorhization deux fois plus élevées que dans les modalités sans couvert de légumineuses et une abondance arbusculaire deux (conventionnel) à quatre fois plus élevée (bio). Cette observation est renforcée par l'analyse moléculaire des espèces présentes selon les modalités. En effet la comparaison des espèces de mycorhizes présentes sur les racines des noyers montrent qu'il y a deux fois plus d'espèces présentes lorsqu'il y a un couvert de féverole en conventionnel ou bio que lorsqu'il n'y en a pas. De même, les racines de féveroles présentent deux fois plus d'espèces d'endomycorhizes que les racines de couverts à base de graminées ou de flore spontanée. Cette constatation illustre bien l'importance que peut avoir l'utilisation de légumineuses dans les systèmes de cultures pour favoriser la présence et





l'action des mycorhizes.

- Les couverts végétaux à base de légumineuses sont des relais de mycorhization des cultures.

L'analyse des taux de mycorhization de toutes les espèces en mélange dans les couverts végétaux aussi bien que celles répertoriées dans les enherbements naturels des parcelles liées à l'étude, montre que la féverole est l'espèce présentant le meilleur taux de mycorhization; elle est dite hautement mycorhizotrophe (plante compagne qui aide à la mycorhization d'autres plantes). On peut avancer l'hypothèse suivante sur le relais mycorhizien assuré par la féverole : en période hivernale, les noyers ralentissent leur photosynthèse. Cela freine les flux de sucres dans les vaisseaux de la plante et vers les champignons symbiotiques, qui se retrouvent de fait beaucoup moins sollicités. Dans ces conditions, le maintien des champignons mycorhiziens sous forme d'hyphes est compromis. Les féveroles qui sont actives pendant l'hiver, maintiennent leurs populations endomycorhiziennes en fonctionnement. Celles-ci sont alors actives pour coloniser directement le noyer sans perte de temps, à sa reprise de végétation au printemps, lui permettant ainsi de bénéficier de cette symbiose immédiatement.

#### • Association noyers – maïs et services rendus par les mycorhizes (Fig. 6)

La modalité agroforesterie de noyers en plantation (de 1an à 6 ans) avec maïs en interculture a été également étudié par rapport au statut mycorhizien des deux plantes et aux interactions favorables produites grâce à cette symbiose. Cette pratique d'une culture annuelle dans une plantation de noyers est intéressante économiquement car elle permet de rentabiliser le coût de la plantation et la période de croissance sans production. L'objectif des observations est de mieux comprendre comment les mycorhizes agissent sur les deux cultures.

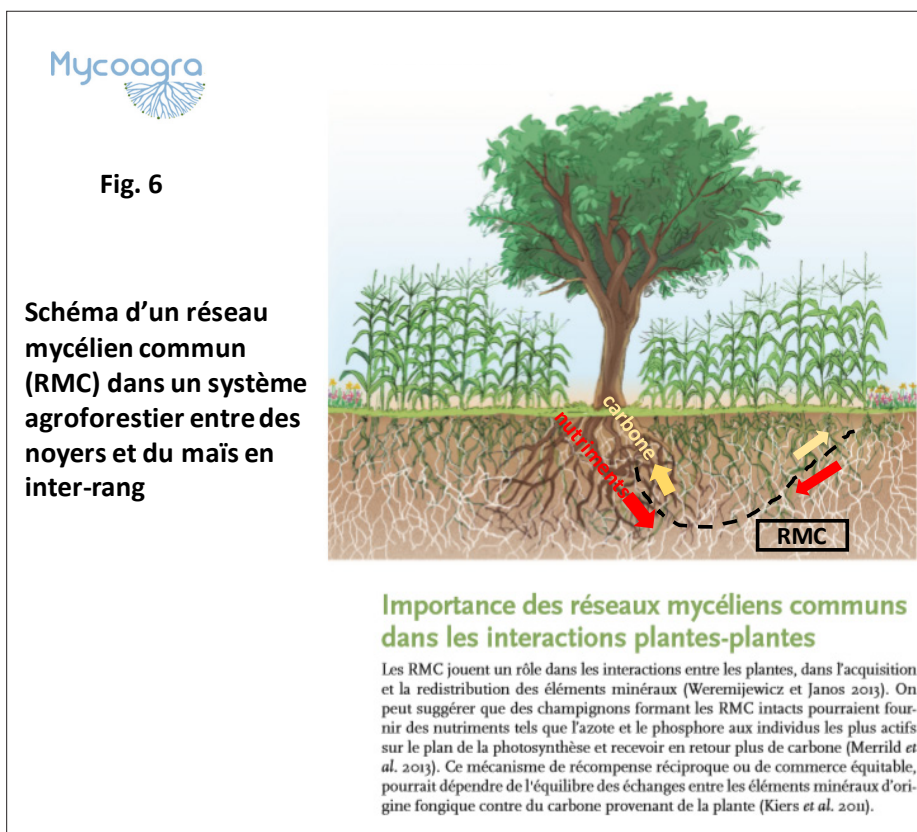
La diversité des espèces d'endomycorhizes associées aux racines de

noyers et de maïs ainsi que la contribution du carbone des plantes dans la construction du réseau commun mycorhizien n'ont jamais été évaluée en conditions réelles de cultures. Pour cela, nous avons utilisé des noyers (*Juglans nigra* L., plante en C3) et du maïs (*Zea maïs* L., plante en C4), qui affichent des ratios nettement différents de carbone 13/carbone 12, pour suivre la fourniture de carbone par les plantes aux endomycorhizes. Les mesures ont été faites dans une plantation de noyers de variété Fernette de 1 an, sur la station expérimentale de Creysse (Lot) dans laquelle 8 rangs de maïs ont été implantés en mai 2018. Des pièges à mycorhizes ont été disposés à 15 cm de profondeur entre les rangs de noyers et les deux rangs les plus proches de maïs pour recueillir le mycélium fongique et mesurer les taux de carbone 13 et carbone 12. La diversité des CMA a été déterminée par analyses moléculaires. Les résultats obtenus sont les suivants :

- 93 Unités Taxonomiques Opérationnelles de CMA appartenant toutes à la famille des Glomérales ont été séquencées.

- La plupart de ces OTUs étaient communes aux deux plantes et une OTU du genre *Glomus* sp (cluster1) regroupait 33% (maïs) et 22% (noyer) de toutes les séquences isolées sur l'ensemble des systèmes racinaires maïs et noyer.

- Pour savoir s'il y avait une connexion permise par ces OTUs entre les noyers et le maïs, les



valeurs de carbone13 ont été mesurées dans les feuilles de noyers, de maïs, ainsi que dans le mycélium. Ces mesures ont montré que le mycélium recevait à la fois du carbone des noyers et du maïs, et le fait que l'un des OTUs les plus prédominants ait été détecté dans les systèmes de racines des deux plantes permet d'émettre l'hypothèse de la présence d'un Réseau Commun Mycorhizien entre ces plantes. Ce réseau assure la fourniture de carbone d'une plante à l'autre, et donne une preuve d'un lien physiologique entre une culture pérenne (le noyer) et une culture annuelle (le maïs) en association mutualiste grâce aux mycorhizes.

• **Impact du traitement des semences sur les mycorhizes** (Fig.7)

L'étude de l'impact du traitement des semences de maïs avec un fongicide (Thirame) sur la colonisation mycorhizienne de la plante a été également étudiée. La comparaison de racines de maïs issues de semences non traitées avec celles issues de semences traitées a montré une différence significative de mycorhization. Les semences non traitées présentaient une fréquence de mycorhization (90%/25%) quatre fois plus élevées que les semences traitées et une intensité arbusculaire de la partie mycorhizée (60%/15%) également quatre fois plus élevées.

Le maïs est une plante dépendante de la mycorhization et qui peut bénéficier des multiples services rendus par cette symbiose pourvu que celle-ci soit possible. Or la sélection des variétés

portant sur les seuls critères de réponse à la fertilisation minérale, dans des conditions de culture optimales en intrants (travail du sol, azote et phosphore non limitant, irrigation...) ne favorisent pas les mycorhizes. Le traitement des semences est un obstacle de plus à leur présence comme le montre notre étude. Pour favoriser la résilience de cultures comme le maïs, aux problèmes de stress hydrique et d'adaptation aux changements climatiques, il est sans doute nécessaire de mieux prendre en compte les symbioses mycorhiziennes dans les processus de sélection et dans les modes de cultures.

**6. Les mycorhizes s'inscrivent dans les processus de transition agroécologique** (Fig.8, page 11)

Les mycorhizes s'inscrivent comme des vecteurs puissants dans le cadre de la transition agro-écologiques des pratiques agricoles (M. Chave, V. Angeon - INRA Guadeloupe 2019). Elles regroupent en effet un ensemble de propriétés favorables aux plantes en général et aux cultures en particulier qui doivent être prises en compte pour promouvoir les approches agronomiques fondées sur la biodiversité et l'intensification des interactions agro-écologiques.

Sur les aspects biologiques et agronomiques, les mycorhizes sont essentielles pour :

- Favoriser les apports de nutriments et notamment les plus sensibles pour les cultures comme

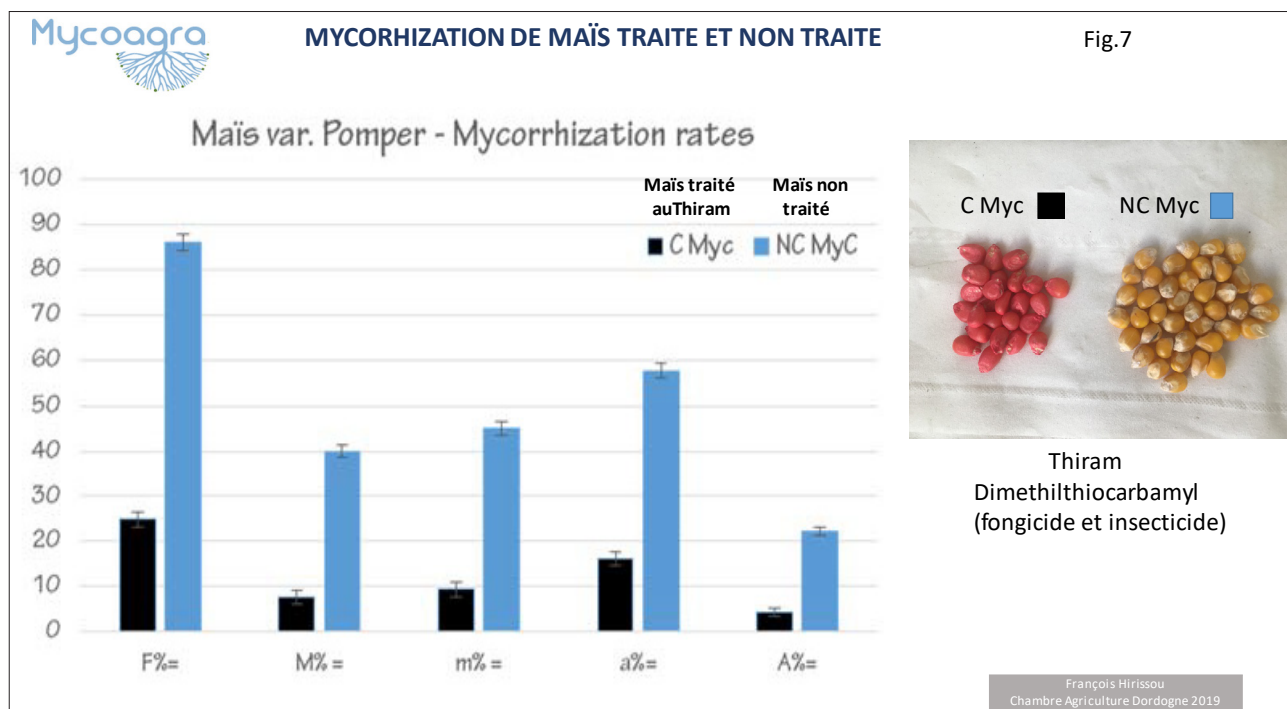
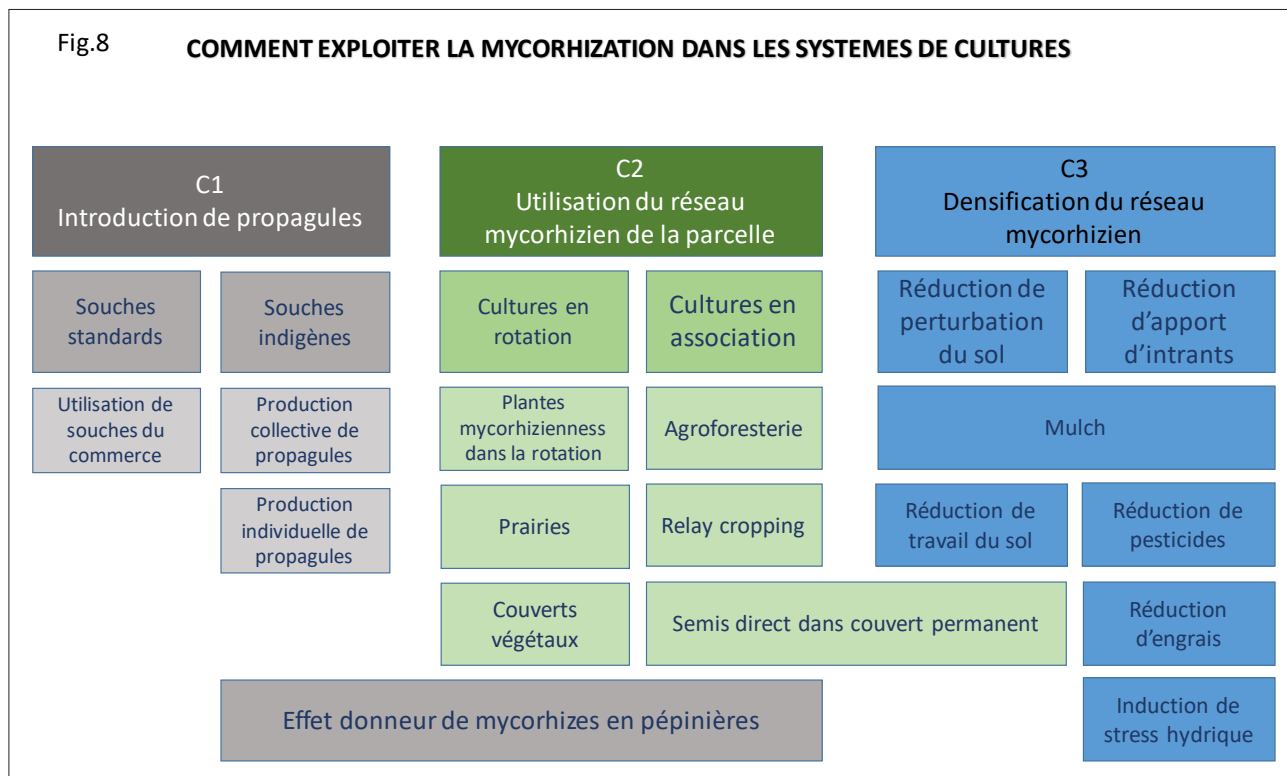


Fig.8

## COMMENT EXPLOITER LA MYCORHIZATION DANS LES SYSTEMES DE CULTURES



© M. Chave V. Angeon - INRA - Guadeloupe - 2019

le phosphore ou les oligoéléments peu mobiles (Zn, Mn, B...).

- Intervenir dans les réponses au stress hydrique en situation de sécheresse amenée à se reproduire régulièrement dans le futur.

- Participer aux dispositifs de résistance des plantes par leurs actions antagonistes vis-à-vis des champignons pathogènes et par l'interaction avec des micro-organismes favorables.

- Être des acteurs majeurs de production et stockage de carbone dans les sols par la synthèse de glomaline et la participation à la genèse et la stabilité des agrégats, unités de base dans le fonctionnement biologique de ces sols.

Dans les processus de reconception des systèmes de culture, les mycorhizes peuvent être des « outils » très intéressants, car leur prise en compte dans les orientations agro-écologiques répond aux cinq principes incontournables à mettre en œuvre :

**1) Solutions multiples.** Les agrosystèmes basés sur la biodiversité doivent explorer une gamme de propositions et de concepts, et les solutions issues de la prise en compte des mycorhizes sont multiples et comportent notamment :

- L'utilisation des réseaux mycorhiziens des parcelles par la pratiques de cultures mycorhizogènes (légumineuses) et notamment des couverts végétaux, et leur diversification dans le temps (rotations, relay cropping).

- La densification de ces réseaux mycorhiziens par la réduction de travail du sol et le semis direct sous couverts, la fertilisation organique, l'arrêt progressif d'utilisation d'intrants nocifs aux mycorhizes (fongicides, herbicides...).

- L'introduction de propagules du commerce à partir de souches standards ou la multiplication et l'exploitation des souches naturelles des parcelles = cultiver ses mycorhizes.

**2) Raisonnement systémique.** La diversité des solutions disponibles avec les mycorhizes, en interaction avec l'ensemble du microbiote de la rhizosphère ne s'additionne pas mais se multiplie ! C'est tout l'enjeu des relations multiples au cœur des systèmes complexes et qui sont le fondement de l'agroécologie. Il est nécessaire d'adopter un raisonnement systémique pour gérer des solutions multi-objectif et intégrées. À ce titre l'utilisation des réseaux mycorhiziens et leur densification doivent être mise en œuvre avec les combinaisons presque infini de cultures seules ou en associations, de plantes mycorhizogènes, de succession dans le temps, de modes d'interventions mécaniques, de recyclage organique, d'action de biocontrôle, etc.

**3) Approche spécifique au site.** Parmi la variété des solutions, les agriculteurs doivent avoir la possibilité d'établir leurs propres compromis, en s'appuyant sur leurs savoirs, ainsi que sur les produits et technologies disponibles (Meynard et al. 2012). Une telle conception



admet l'agroécologie comme étant intrinsèquement inclusive car, considérant les points de vue des agriculteurs, leurs connaissances et leur expertise impliquent une reconnaissance majeure de leur place et de leur rôle dans les processus de prise de décision (Wezel et Soldat 2009). Là encore, la prise en compte des symbioses mycorhiziennes, dans toute l'étendue de leur interaction avec les autres composantes du système sol et pratiques culturales, est très productive pour accompagner le changement.

**4) Impulsion vers un changement transformateur.** La construction de nouveaux systèmes de cultures fondés sur l'exploitation maximale de la biodiversité fonctionnelle des sols se fait à travers l'expérimentation et les comparaisons de situations agronomiques. De ce fait les agriculteurs s'approprient de nouvelles solutions et développent des actions

pragmatiques sur leurs parcelles. La gestion des réseaux mycorhiziens des sols est une des portes d'entrée essentielle vers ces actions amenant au changement et mettant en œuvre des dispositifs expérimentaux entre agriculteurs.

**5) Une dynamique d'amélioration continue.** Ces quatre démarches impliquent une évaluation permanente et un réglage des pratiques (Duru et al. 2015). Elles placent les agriculteurs dans une dynamique d'amélioration continue qui s'appuie sur l'acquisition de savoirs agronomiques de nature fonctionnelle qui constituent l'un des fondements de l'action : « Je sais comment agir parce que je sais comment cela marche ». Les symbioses mycorhiziennes peuvent participer à cette dynamique et renforcer les pratiques mises en œuvre dans la transition agroécologique de l'agriculture.

---

Article rédigé par François HIRISSOU,  
chargé de mission en agronomie

Tél. 05 53 26 60 80

francois.hirissou@dordogne.chambagri.fr

---



dordogne.chambre-agriculture.fr

Pôle Interconsulaire (PIC)  
295 boulevard des Saveurs - Cré@Vallée Nord  
COULOUNIEIX-CHAMBIERS

Adresse postale  
CS 10250 - 24060 PÉRIGUEUX CEDEX 9

Tél. 05 53 35 88 88  
accueil@dordogne.chambagri.fr

Nos partenaires financiers :



« Soutien aux actions de développement de l'agriculture biologique en Nouvelle-Aquitaine »

