



# Synthèse de l'article

*How mycorrhizal associations drive plant population and community biology*

Avril 2020

## Référence

Leho Tedersoo, Mohammad Bahram, Martin Zobel *Science* 367, eaba1223 (2020).  
<https://doi.org/10.1126/science.aba1223>

## Comment les associations mycorrhiziennes orientent les populations végétales et la biologie des communautés ?



Le mycélium des champignons mycorrhiziens transporte le carbone d'origine végétale dans le sol sous forme de sucres, d'acides aminés et de polyols qui sont utilisés par le microbiome de la mycorrhizosphère

## Sommaire

1. Les différents types de mycorhization	2
2. Les mycorhizes sont des éléments déterminants de l'écologie des plantes hôtes	3
2.1. Echanges de nutriments	4
2.2. Communication entre plantes et systèmes d'alertes	5
3. Les mycorhizes comme élément d'explication de la diversité végétale	6
3.1. Dispersion et établissement des communautés végétales	6
3.2. Mécanismes de stabilisation et d'égalisation de la coexistence des plantes	8
4. Les champignons mycorrhiziens régulent la compétition entre plantes	11
4.1. Effets compétitifs des champignons mycorrhiziens sur les plantes	11
4.2. Effets compétitifs des plantes sur les champignons mycorrhiziens	12
4.3. Effets compétitifs des plantes sur les plantes	12
5. Coexistence végétale dans une perspective mycorrhizienne : synthèse	13
6. Besoins de recherche	13
Annexe : Les caractéristiques des différents types de symbiose mycorrhiziennes	15
Bibliographie	18

**Les associations entre les plantes et les champignons symbiotiques - les mycorhizes - sont omniprésentes dans les communautés végétales. Tedersoo *et al.* ont passé en revue les développements récents de la recherche sur les associations mycorhiziennes, révélant la nature complexe et universelle de ces interactions largement invisibles. Des réseaux complexes d'hyphes mycorhiziens relient les systèmes racinaires de chaque plante, régulant le flux de nutriments et les interactions compétitives entre et au sein des espèces végétales, contrôlant l'établissement des semis et, finalement, influençant tous les aspects de l'écologie et de la coexistence des communautés végétales. Les auteurs présentent une synthèse des connaissances les plus récentes sur les associations mycorhiziennes, les interactions plante-plante et la spécialisation écologique et concluent que les associations mycorhiziennes affectent directement ou indirectement la dispersion et la compétition des plantes qui façonnent les populations et les communautés végétales et régulent la coexistence et la diversité des plantes à l'échelle locale.**

L'écologie végétale s'est traditionnellement concentrée sur les réponses des communautés biotiques aux variables abiotiques, les interactions compétitives entre les individus, les effets néfastes des parasites et des agents pathogènes et l'herbivorie aérienne. Les bénéfices des micro-organismes mutualistes tels que les champignons mycorhiziens ne sont pas immédiatement apparents dans les conditions naturelles et, par conséquent, leurs effets sur les populations et les communautés végétales sont moins bien compris. Cependant, au cours des dernières décennies, il est devenu clair que les associations symbiotiques jouaient également des rôles importants pour comprendre l'établissement des populations végétale et la biologie des communautés, y compris les phénomènes de diversification et de coexistence des espèces.

## **1. Les différents types de mycorhization**

Toutes les plantes vasculaires s'associent à des champignons et des bactéries pour constituer un microbiome. Des associations au sein de ce microbiome induisent des spécialisations écologiques qui sont de mieux en mieux comprises et considérées comme les principaux déterminants de la dynamique des populations et des communautés végétales.

Il existe quatre types d'associations plantes – champignons :

- les mycorhizes à arbuscules : elles représentent près de 80 % des espèces végétales dans le monde et sont les plus anciennes (>450 millions d'années) ;
- les ectomycorhizes : encore appelée mycorhizes ectotrophes, elles impliquent des espèces végétales contenant de la lignine (arbres et arbustes) ;
- les mycorhizes éricoïdes : elles associent des plantes de la famille des *Ericaceae* et plusieurs champignons ;
- les mycorhizes des orchidées.

Les plantes à ectomycorhizes bénéficient d'une biomasse hyphale élevée et de l'enveloppement physique des racines qui présentent des avantages protecteurs relativement forts se traduisant par une rétroaction positive des plantes et du sol entraînant des densités de population élevées et, à long terme, le développement d'écosystèmes à faible diversité, potentiellement monodominants.

Dans de nombreux écosystèmes terrestres, trois types de mycorhizes ou plus coexistent, ce qui peut refléter différents mécanismes biologiques.

Ces quatre types d'association ont une histoire évolutive, une anatomie et une écologie distinctes. Des études récentes ont révélé des différences substantielles

entre les types de mycorhizes et plusieurs aspects de la biologie des populations végétales comme l'acquisition des nutriments par les plantes, les échanges de carbone et la capacité de protection contre les agents pathogènes transmis par le sol. Ces différences ont des conséquences à l'échelle mondiale pour la séquestration du carbone du sol et pour l'atténuation de l'azote, la pollution et le réchauffement climatique. De plus, les mycorhizes peuvent influencer l'écologie des communautés par leurs effets différentiels sur les espèces végétales par trois mécanismes principaux : en affectant la dispersion des propagules, l'établissement des plantes et en régulant leur coexistence (cette dernière par le biais de mécanismes de stabilisation et d'égalisation).

*Le tableau en annexe I résume ces différentes propriétés qui sont détaillées dans la suite de la synthèse.*

## **2. Les mycorhizes sont des éléments déterminants de l'écologie des plantes hôtes**

Les associations mycorhiziennes végétales-fongiques en soi et les réseaux d'hyphes interconnectés déterminent, par la synergie, les traits fonctionnels et donc l'écologie des plantes hôtes. L'exemple le plus abouti est la nutrition spécialisée et la dispersion des orchidées.

Les associations mycorhiziennes profitent à la plupart des plantes terrestres en améliorant notamment l'accès aux nutriments et la tolérance au stress abiotique et biotique.

Les champignons mycorhiziens forment des réseaux mycéliens dans le sol, reliant les systèmes racinaires de plantes conspécifiques et hétérospécifiques à divers stades de développement et redistribuant le carbone et les nutriments entre les plantes, améliorant la signalisation souterraine par les plantes et régulant la concurrence (Simard *et al.* 2012. Leake *et al.* 2004). Ces réseaux sont fortement compartimentés par type mycorhizien et, dans une moindre mesure, par la spécificité des associations plantes-champignons.

Ainsi, les champignons mycorhiziens régulent les interactions entre plante par de vastes réseaux qui connectent physiquement des plantes de la même espèce ou d'espèces différentes en sous-sol, permettant le transfert de nutriments et la transmission de signaux phytochimiques (qui améliorent par exemple la tolérance au stress et la lutte contre les ravageurs et pathogènes).

Ils procurent des avantages différentiels en fonction de la mycorhization et, notamment, améliorent, stabilisent et égalisent les accès aux nutriments minéraux du sol, assurent la médiation des interactions des plantes avec le microbiome mutualiste qui fixe l'azote atmosphérique, absorbe le phosphore, produit des vitamines ou protège contre les antagonistes.

La mycorhization influence aussi la dispersion des graines, l'établissement des semis, ainsi que la compétition interspécifique et intraspécifique et donc la diversité végétale. En fonction du type de mycorhize qu'elles développent, les plantes ont aussi une capacité différente d'occupation du sol. Ceci peut entraîner des zones de régénération distinctes, monospécifiques ou diversifiées, ou encore cela peut améliorer la coexistence des différentes communautés qui vont développer des spécificités comme différentes profondeurs d'enracinement, des stratégies diversifiées de recherche de nourriture et de partage des nutriments du sol.

Des questions de recherche subsistent telles que les mécanismes à l'origine des processus de transfert de nutriments entre les plantes *via* les réseaux mycéliens,

des échanges de carbone-nutriments dans l'interface mycorhizienne, ainsi que la reconnaissance et la promotion de la parenté. La compréhension de ces processus permettra d'améliorer les prévisions sur les impacts du changement global et de la pollution sur les processus de végétation et de sol et d'élaborer des technologies pour améliorer les rendements en agriculture et en foresterie.

## 2.1. Echanges de nutriments

Les champignons de tous les types de mycorhizes sont en concurrence pour les nutriments minéraux, mais les différences de nutrition organique permettent un certain niveau de partage des ressources.

### Carbone

Le mycélium des champignons mycorhiziens transporte le carbone d'origine végétale dans le sol sous forme de sucres, d'acides aminés et de polyols qui sont utilisés par le microbiome de la mycorhizosphère (Buée *et al.* 2009, Leake *et al.* 2004). Les individus photosynthétiques de grande taille captent le carbone de l'air et l'échangent contre des nutriments dans les réseaux mycorhiziens souterrains. Ce sont eux qui bénéficient le plus de ces échanges en raison de la quantité de carbone qu'ils synthétisent (Ek *et al.* 1997). Ils contribuent probablement le plus au maintien des réseaux mycorhiziens dans les symbioses à arbuscules et les ectomycorhizes

Outre le maintien de la demande en carbone de nombreuses plantes non photosynthétiques, l'interconnexion des mycéliums transporte le carbone et les macronutriments entre les plantes, ce qui représente 0 à 10% du mouvement net du carbone (Simard *et al.* 2012). En utilisant un marquage isotopique stable du dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) dans une expérience sur le terrain, Klein *et al.* (2016) ont ainsi estimé que 40 % du carbone des racines fines et 4 % du carbone total provenaient d'autres arbres.

Même si le taux de transfert de carbone entre les plantes est relativement faible, il peut être important sur le plan biologique s'il maintient la croissance des plantes du sous-étage ombragé, en particulier des semis au stade de l'établissement initial. Dans les ectomycorhizes, Pickles *et al.* (2017) ont démontré qu'une quantité relativement plus importante de carbone est transféré à des semis parents qu'à des semis non apparentés de *Pseudotsuga menziesii* (une espèce de confères) par des réseaux mycorhiziens. Bien que les mécanismes contrôlant le flux de carbone restent mal connus, ces résultats suggèrent que les plantes sont en mesure de fournir sélectivement à leur progéniture un avantage concurrentiel, ce qui peut réduire l'hétérogénéité génétique des populations végétales, en particulier à petite échelle.

### Azote et phosphore

Les macro et micronutriments se déplacent également entre les plantes (He *et al.* 2003, Munroe *et al.* 2014). Dans les forêts boréales et tempérées, il existe des preuves d'une répartition verticale des niches entre les champignons appartenant à différents types de mycorhizes. Par exemple, les champignons éricoides se spécialisent dans l'absorption de différentes formes de phosphore, tandis que les champignons ectomycorhiziens se répartissent les sources d'azote. Les champignons arbusculaires sont capables de se spécialiser dans les deux nutriments, mais ne peuvent accéder qu'à un sous-ensemble des formes de phosphore disponibles pour les champignons ectomycorhiziens, bien que cela puisse être compensé par un coût carbone plus faible pour les plantes. La perturbation à petite échelle et l'hétérogénéité spatiale des éléments nutritifs du sol peuvent favoriser davantage la coexistence de plantes associées à différents

groupes de champignons. Une telle différenciation de niche entre les types de mycorhizes végétales augmente potentiellement la concurrence au sein des types de mycorhizes, tout en améliorant la coexistence de plantes appartenant à différents types de mycorhizes.

Le transfert d'azote peut être biologiquement pertinent dans les communautés qui comprennent des plantes fixatrices de l'azote de l'air grâce aux nodosités bactériennes. Cependant, certains transferts d'azote inversé de plantes non fixatrices vers des plantes fixatrices (décrit par He *et al.* dès 2003) suggère que les mécanismes déterminant les taux de transfert réels d'azote ne sont pas entièrement compris. Bien que plusieurs autres expériences aient démontré des transferts d'azote ou de phosphore *via* des champignons ectomycorhiziens d'une plante non hôte à une plante hôte, les voies indirectes de transfert de nutriments, par décomposition des racines et des feuilles ou absorption des exsudats racinaires, sont estimées être plus importantes et les champignons arbusculaires et ectomycorhiziens sont supposés jouer généralement un rôle mineur dans le transfert mutuel des nutriments entre les plantes.

Il apparaît que les plantes à mycorhizes à arbuscules orientent leur flux de carbone vers les symbiotes pour favoriser la colonisation des racines par les champignons fournissant le plus de phosphore ou d'azote minéral (Bever 2015). Récemment, le modèle d'échange de carbone contre azote a été étendu à la symbiose ectomycorhizienne. Pour les plantes, les avantages de ces échanges et de la sélection de partenaires sont plus importants dans des conditions où les nutriments sont limités et où le carbone ne l'est pas.

Les travaux de modélisation indiquent que les plantes et les champignons sont en contact de multiples partenaires qui n'ont pas forcément d'accès direct aux ressources limitant leurs performances. Cela permet une sélection de partenaires plus efficaces ou plus spécialisés en matière de nutrition pour optimiser les échanges et explique aussi la perte évolutive rapide de la capacité d'acquisition du carbone du sol dans les champignons mycorhiziens et la dominance des plantes mycorhiziennes dans la plupart des écosystèmes terrestres (Brundrett et Tedersoo 2018). La présence de multiples partenaires potentiels favorise également des symbiotes plus coopératifs et assure une plus grande stabilité dans la symbiose.

Les plantes à mycorhizes éricoïdes établissent une symbiose racinaire avec des groupes fongiques omniprésents qui ont développé des enzymes efficaces pour accéder aux nutriments. Comme certaines plantes non mycorhizées, elles ont ainsi accès à une nutrition minérale optimisée dans des conditions environnementales extrêmes (notamment les milieux pauvres en nutriments ou dans des environnements fortement acides).

## 2.2. Communication entre plantes et systèmes d'alertes

Les champignons mycorhiziens communiquent avec les plantes en utilisant des acides organiques, des composés organiques volatils et des phytohormones pour initier la formation de la symbiose et pour communiquer. Les réseaux ectomycorhiziens et mycorhiziens à arbuscules sont connus pour assurer la transmission de signaux de plante à plante, par exemple des alertes provenant de plantes attaquées par des agents pathogènes ou des herbivores qui induisent chez les individus en bonne santé l'expression de gènes de défense et la production de molécules liées au stress (Gorzalak *et al.* 2015 et Johnson *et al.* 2015), qui conduisent au transfert de signaux *via* les voies de l'acide jasmonique et de l'acide salicylique. Ces systèmes d'alerte peuvent fonctionner au sein des espèces ou à des niveaux taxonomiques supérieurs (Song *et al.* 2015). En plus de fournir des alertes, les champignons ectomycorhiziens et mycorhiziens

à arbuscules interviennent dans la reconnaissance de la parenté des plantes (et potentiellement l'auto-reconnaissance) dans le sol (Pickles *et al.* 2017, File *et al.* 2012), qui est probablement communiquée *via* les exsudats racinaires (Semchenko *et al.* 2014). Les mêmes processus peuvent, en théorie, également se produire par les réseaux éricoïdiens et des orchidées et les interactions à l'intérieur des végétaux.

Dans leur globalité, la signalisation et le transfert de nutriments entre les plantes sont les plus forts entre les parents, ce qui laisse supposer que les plantes adultes peuvent soutenir leur progéniture directe par rapport à d'autres semis s'établissant dans la zone d'enracinement. Au sein d'un même réseau, les plantes de la même espèce, mais non apparentées, ou les plantes d'espèces différentes, ont probablement une communication plus faible et des coûts et avantages plus variables. Les plantes appartenant à différents types de mycorhizes ne sont généralement pas reliées, il est peu probable qu'elles communiquent et le transfert de nutriments ou de carbone n'a lieu que de manière occasionnelle par le parasitisme.

### 3. Les mycorhizes comme élément d'explication de la diversité végétale

Des expériences avec des plantes et des champignons à mycorhizes à arbuscules ont montré que la diversité des champignons dans un réseau mycélien favorisait par synergie la coexistence et la diversité des espèces végétales, par rapport à un système avec une faible diversité de champignons (Van der Heijden *et al.* 1998, Hiiesalu *et al.* 2014, Tedersoo *et al.* 2016). Outre l'augmentation de la complémentarité d'utilisation des ressources, une grande diversité fongique peut améliorer l'échange des nutriments, améliorer l'acquisition globale des nutriments par les plantes et promouvoir la productivité primaire. Les expériences avec les plantes ectomycorhizées n'ont révélé aucun effet de la diversité fongique sur les performances de l'hôte ou les services écosystémiques, malgré certaines preuves de répartition des sources de phosphore organique et une forte complémentarité fonctionnelle entre les espèces fongiques. Cependant, l'absence de tels effets peut être liée à l'étude des semis sur une courte période.

Les différences de diversité végétale entre les habitats dominés par ces deux types de mycorhizes sont aussi liées à la rétroaction plante-sol. Étant donné que les plantes à mycorhizes à arbuscules sont relativement vulnérables aux attaques et accumulent les pathogènes transmis par le sol, il se produit une certaine régulation par ces pathogènes, ce qui contribue à réduire les espèces dominantes et contribue ainsi à la grande diversité végétale dans les communautés dominées par des mycorhizes arbusculaires.

À toutes les échelles géographiques, les communautés végétales dominées par des systèmes ectomycorhizés ont tendance à être moins diversifiées que les communautés dominées par des systèmes arbusculaires. Quatre mécanismes - accès aux nutriments organiques, accumulation de matières organiques et de composés allélopathiques et rétroaction positive entre plantes et sols - agissent en synergie dans les communautés végétales dominées par les plantes ectomycorhizées pour maintenir la monodominance communautaire sur plusieurs générations.

#### 3.1. Dispersion et établissement des communautés végétales

Pour s'établir dans une communauté donnée, les diaspores (élément qui permet d'accomplir la dissémination d'une espèce végétale) doivent d'abord atteindre l'habitat cible. La distribution des plantes est souvent limitée par la dispersion. L'incapacité de l'un ou l'autre partenaire symbiotique à arriver ou à s'établir

dans un habitat donné peut altérer la diversité, ainsi que la composition de type taxonomique et mycorhizien, des communautés végétales. La limitation de la dispersion d'un ou des deux partenaires symbiotiques restreint davantage la distribution des orchidées et des plantes ectomycorhizées que les plantes qui forment les mycorhizes à arbuscules, éricoïdes ou les plantes non mycorhizées.

Un individu végétal doit rencontrer un symbiote fongique pendant la phase d'établissement des semis, c'est d'autant plus important que la plante a une faible capacité photosynthétique (par exemple les orchidées). Lorsque la spécificité de l'hôte des associations est élevée (c'est-à-dire lorsqu'un hôte ne peut s'associer qu'avec un nombre limité de partenaires), la probabilité d'association est plus faible. En règle générale, les plantes qui forment des ectomycorhizes et les orchidées sont plus limitées en partenaires que les plantes qui forment des mycorhizes à arbuscules ou les mycorhizes éricoïdes. Par exemple, les plantes hôtes à ectomycorhizes généralistes ont été des disperseurs postglaciaires plus efficaces que les spécialistes, sans doute en raison du meilleur accès à des symbiotes appropriés dans de nouveaux habitats.

Les principaux vecteurs de dispersion diffèrent également. Presque toutes les plantes à mycorhizes éricoïdes sont dispersées par les animaux ou par le vent, et les orchidées sont dispersées par le vent, mais les plantes à mycorhizes à arbuscules et ectomycorhizes ont développé de multiples stratégies de dispersion. Certains angiospermes, (par exemple toutes les espèces connues d'orchidées) produisent des graines de très petite taille, qui n'ont presque pas de réserves nutritives, mais peuvent se disperser sur de longues distances. Les semis dépendent donc fortement des champignons symbiotiques pendant les premiers stades de croissance. De même, les spores de ptéridophytes (comme les fougères) se dispersent efficacement et les gamétophytes de certaines espèces peuvent être mycohétérotrophes, c'est-à-dire recevoir une grande partie du carbone de champignons symbiotiques spécifique (V. Merckx, *Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi*. Springer, 2013). Parmi ces groupes, la présence de champignons appropriés sur un site cible, ou la codispersion de partenaires, devient une condition préalable au maintien et à l'établissement de populations végétales.

Bien que les champignons produisent des diaspores microscopiques, ils peuvent également être limités en dispersion, notamment les champignons à ectomycorhizes qui ont des aires de distribution limitées, généralement façonnées par celles de leurs hôtes, et ont du mal à coloniser les matrices de végétation dominées par des espèces à mycorhizes à arbuscules ou à mycorhizes éricoïdes.

Inversement, les espèces fongiques saprotrophes à mycorhizes éricoïdes présentent des distributions transcontinentales et leur *inoculum* est présent presque partout. De même, de nombreux taxons fongiques à mycorhizes à arbuscules présentent des distributions presque mondiales malgré leur taille de propagule relativement grande - spores ou fragments de racines colonisés par des hyphes - indiquant une dispersion efficace à longue distance. Contrairement aux spores sexuelles de la plupart des autres champignons, les glomérospores fongiques à mycorhizes à arbuscules peuvent tolérer l'eau de mer pendant plus d'une semaine.

Pour conclure, la limitation de la dispersion est un phénomène écologique courant à la fois chez les plantes mycorhiziennes et les champignons, qui peut affecter l'établissement des plantes avec des associations mycorhiziennes obligatoires. Cette limitation est plus fréquente chez les orchidées et les plantes à ectomycorhizes et constitue donc un facteur majeur pour déterminer le succès d'implantation et les dynamiques des populations de ces plantes.



### 3.2. Mécanismes de stabilisation et d'égalisation de la coexistence des plantes

Les mécanismes de stabilisation de la coexistence entre espèces favorisent les interactions intraspécifiques négatives et un relâchement de la compétition interspécifique en optimisant d'une part le partage des ressources entre les espèces et d'autre part l'herbivorie corrélée positivement à l'abondance des espèces, ce qui entraîne de plus grandes pertes d'espèces communes et rétablit un équilibre avec les espèces plus rares (Chesson 2018). Cependant, la théorie classique de la coexistence ne traite pas des relations mutualistes telles que les mycorhizes. Leur contribution aux mécanismes de stabilisation est décrite ci-après.

#### Rétroaction microbienne négative

La régulation résulte non seulement de la compétition intraspécifique, mais aussi de la présence de pathogènes spécifiques à un hôte donné. Dans des conditions naturelles et expérimentales, les plantes non mycorhizées et à mycorhizes à arbuscules connaissent une rétroaction plus négative de la part de la biodiversité de leurs sols par rapport aux plantes ectomycorhizées, ce qui suggère que les champignons contribuant à ce dernier type d'associations protègent les systèmes racinaires des plantes relativement plus efficacement que les autres. Ainsi, les plantes à mycorhizes à arbuscules accumulent des champignons relativement plus pathogènes dans leur mycorhizosphère.

#### Dépendance à l'abondance

Dans les forêts tempérées et subtropicales, les jeunes arbres et les arbres adultes ectomycorhizés ont tendance à présenter une dépendance positive à l'abondance, ce qui conduit à un regroupement des semis d'arbres ectomycorhizés autour des arbres adultes, tandis que les arbres à mycorhizes à arbuscules présentent une dépendance neutre à la densité, c'est-à-dire, aucun mécanisme qui favoriserait les jeunes arbres à mycorhizes à arbuscules autour des arbres adultes. Au fil du temps, l'agrégation d'individus appartenant à une seule espèce peut conduire à la monodominance (définie comme plus de 60 % de la surface au sol ou des tiges appartenant à une seule espèce), ce qui est un phénomène particulièrement courant dans les communautés végétales ectomycorhizées.

Selon les types mycorhiziens, l'ampleur de la rétroaction négative peut également différer selon le niveau de colonisation des racines par les champignons : ainsi, les espèces végétales avec des taux de croissance et une capacité compétitive élevées ont tendance à présenter une faible colonisation des racines par des champignons à mycorhizes à arbuscules et donc une plus grande rétroaction négative par rapport aux espèces à croissance lente, qui dépendent d'une colonisation mycorhizienne élevée et donc bénéficient des avantages associés.

#### Partenaires exclusifs

Les plantes et les champignons mycorhiziens modifient l'environnement et produisent des niches de régénération spatialement distinctes qui favorisent l'établissement d'espèces végétales avec différents traits fonctionnels. La différenciation des niches à la fois au sein des types mycorhiziens et entre ceux-ci réduit la concurrence interspécifique par rapport à la concurrence intraspécifique et améliore la coexistence en tirant parti des différentes profondeurs d'enracinement, des stratégies de recherche de nourriture et le partage des nutriments du sol. Les partenaires spécialisés peuvent aussi améliorer la coexistence *via* des avantages accrus, par exemple les mécanismes de partage équitable des ressources (appelé aussi « égalisation » et décrit plus bas).

L'exclusivité des partenaires (spécificité d'hôte) est plus fréquente dans les



associations mycohétérotrophes (*Ericaceae* et *Orchidaceae*) où les plantes dépendent fortement de partenaires fongiques spécifiques.

Dans les systèmes d'ectomycorhizes, quelques espèces de champignons (comme *Scleroderma* spp) sont des partenaires exclusifs du Gymnosperme *Gnetum* spp. De même, les espèces végétales ectomycorhizées de *Pinus*, *Alnus* et *Pisonia* hébergent plusieurs espèces fongiques hautement spécifiques.

La nature facultative de la symbiose pour les champignons éricoïdes peut défavoriser la spécificité dans les associations. Chez les champignons à mycorhizes à arbuscules, la spécificité de l'hôte peut faire défaut en raison de l'asexualité et de la présence de multiples noyaux hétérogènes dans les hyphes, ce qui présente un obstacle à l'évolution synchronisée de la spécificité. Bien qu'il n'existe actuellement aucune preuve directe de spécificité du partenaire favorisant la coexistence dans les systèmes mycorhiziens, la spécialisation améliore la coexistence dans le système mutualiste plante-pollinisateur.

### **Mécanismes d'égalisation**

Les mécanismes d'égalisation améliorent les conditions pour les concurrents végétaux les plus faibles *via* les réseaux mycelliens communs. Grâce à des avantages mycorhiziens différentiels, ils réduisent les différences de valeur adaptative entre les espèces et rendent la compétition interspécifique entre les plantes plus équilibrée en stimulant la croissance ou favorisant l'établissement des semis. Ils peuvent donc devenir des mécanismes clés par lesquels la diversité engendre la diversité dans les systèmes mutualistes de champignons mycorhiziens.

La signalisation et l'échange des nutriments peuvent être considérés en partie comme des mécanismes d'égalisation dans les cas où des concurrents inférieurs liés aux réseaux mycorhiziens sont bénéficiaires. La coexistence est renforcée si les mycorhizes bénéficient relativement plus aux espèces compétitrices inférieures qu'aux espèces dominantes à croissance rapide. Des effets d'égalisation de la colonisation mycorhizienne ont été démontrés dans plusieurs systèmes expérimentaux avec des plantes ectomycorhizées et à mycorhizes à arbuscules ; cependant, des phénomènes où les mycorhizes favorisaient les espèces dominantes et entravaient ainsi la coexistence ont aussi été décrit chez des plantes indigènes et envahissantes.

### **Types mycorhiziens mutualistes**

Le bénéfice relatif en termes de croissance de l'association mycorhizienne (et donc la dépendance mycorhizienne) diffère selon les génotypes et les espèces de plantes.

Chez les plantes à mycorhizes à arbuscules, autant pour les espèces pionnières que celles pour qui la symbiose n'est que facultative, il semble que le bénéfice de la mycorhization sur leur croissance soit moins important que pour les taxons qui s'implantent tardivement. Ces différences sont généralement accrues dans les mélanges d'espèces par rapport aux monocultures, entraînant un avantage pour les espèces végétales concurrentes inférieures (si ces espèces sont plus dépendantes des mycorhizes) et favorisant ainsi la coexistence.

Dans les associations mycorhiziennes non spécifiques, la croissance des espèces végétales et leur performance dépend des génotypes et espèces de champignons mycorhiziens.

D'un point de vue écologique, la disponibilité d'un plus grand nombre de génotypes fongiques et d'espèces ayant des avantages complémentaires peut

favoriser la coexistence des espèces végétales et améliorer la productivité des communautés (Bachelot *et al.* 2017).

D'un point de vue évolutif, les partenaires mycorhiziens spécifiques à l'hôte peuvent être considérés comme piégés, car ils ne peuvent interagir efficacement qu'avec un nombre limité d'hôtes congénériques et sont donc obligés d'être très coopératifs pour survivre. Bien que les preuves directes fassent défaut, des partenaires spécifiques peuvent avoir développé des mécanismes de communication et de transfert de nutriments plus efficaces que leurs concurrents généralistes, ce qui peut quelque peu assouplir le coût de la coopération en fournissant des avantages accrus à leurs hôtes. Si ces partenaires sont des compétiteurs supérieurs, comme la plupart des grands arbres des familles des Pinacées et des Fagacées, leurs champignons spécialisés peuvent ainsi favoriser la compétition interspécifique. Inversement, des concurrents inférieurs, comme les espèces *Alnus* et *Salix*, peuvent potentiellement gagner un avantage concurrentiel. Cependant, il n'y a pas encore de preuve que les champignons ectomycorrhiziens, spécifiques ou non, offrent des avantages différentiels.

Des expériences en laboratoire révèlent que des champignons spécialisés peuvent fournir des ressources de plantes non-hôtes à des plantes hôtes, mais l'occurrence et l'importance biologique de ce phénomène doit être vérifié dans des conditions naturelles.

### **Mycohétérotrophie**

Les réseaux mycorhiziens jouent un rôle fondamental dans l'égalisation de la compétition interspécifique des plantes dans les communautés où l'on trouve des mycohétérotrophes. Les plantes totalement ou partiellement mycohétérotrophes acquièrent une partie ou la totalité de leur énergie *via* des champignons mycorhiziens (ectomycorrhiziens ou à mycorhizes à arbuscules) qui eux-mêmes les obtiennent d'individus végétaux dominants. C'est donc plutôt une stratégie de « vol » que de « commerce équitable » qui a évolué parmi les mycohétérotrophes, dans laquelle la spécialisation amène la plante à mieux contrôler une « victime » fongique particulière. Tous les mycohétérotrophes sont petits et à croissance lente et la plupart sont peu abondants ; par conséquent, puiser dans les ressources des arbres nourriciers leur permet de coexister avec des espèces plus compétitives. Même lorsqu'ils sont abondants, rien n'indique actuellement que les mycohétérotrophes drainent du carbone en quantités suffisamment importantes pour endommager les arbres nourriciers.

La plupart des mycohétérotrophes se spécialisent sur une espèce fongique particulière, un groupe restreint d'espèces ou un genre au début de la germination et au stade adulte. Bien qu'il existe des preuves de coévolution entre les plantes et les champignons dans certains genres d'orchidées, des changements brusques de partenaires sont fréquents chez les *Orchidaceae* et les *Ericaceae* mycohétérotrophes. En raison d'associations symbiotiques relativement spécifiques, les mycohétérotrophes, y compris les orchidées, présentent un nombre relativement élevé de races sympatriques qui présentent de faibles taux d'hybridation. Le changement d'associations fongiques ou de pollinisateurs caractérisent les formes de spécialisation les plus courantes et expliquent la diversification ultra-élevés observés chez les *Orchidaceae*.

La séparation des niches biotiques due à l'association avec différents symbiotes fongiques favorise la coexistence de plusieurs espèces d'orchidées. Comme les espèces végétales et fongiques spécialisées peuvent être elles-mêmes menacées par l'extinction de leur partenaire unique, les mycohétérotrophes ont des taux d'extinction historiquement très élevés.

Initialement, la fourniture de carbone par les champignons aux propagules de plantes à petites graines a déclenché la perte de photosynthèse, puis une réduction supplémentaire de la taille des graines et le développement de l'autogamie chez les mycohétérotrophes pour assurer une dispersion optimale. La spécialisation croissante vers les partenaires fongiques et pollinisateurs a conduit à une spécificité écologique élevée et à des taux de diversification accrus des populations et des espèces, qui sous-tendent la richesse élevée et parfois la forte contribution à la diversité végétale à l'échelle locale observée chez les orchidées.

La mycohétérotrophie partielle a longtemps été considérée comme une caractéristique rare de certaines orchidées et plantes éricacées. Cependant, des preuves récentes suggèrent que ce phénomène peut être répandu dans les communautés végétales naturelles et concerner plus de 10 % des espèces végétales. Certaines herbes tolérantes à l'ombrage et créant des symbioses à mycorhizes à arbuscules développent des enroulements d'hyphes plutôt que des arbuscules typiques dans les cellules racinaires. Comme ces herbes poussent lentement, le carbone supplémentaire disponibles dans les réseaux mycéliens en provenance des arbres et des herbes dominantes peut expliquer un mécanisme d'égalisation auparavant non reconnu favorisant la coexistence des plantes.

#### **4. Les champignons mycorhiziens régulent la compétition entre plantes**

L'écologie végétale classique considère la concurrence comme une interférence directe entre les individus avec un impact indirect par l'épuisement des ressources, mais les interactions compétitives réelles sont beaucoup plus complexes en raison de l'implication d'antagonistes et de mutualistes, y compris les différentes guildes mycorhiziennes.

##### **4.1. Effets compétitifs des champignons mycorhiziens sur les plantes**

La disponibilité de nutriments minéraux peut limiter la croissance des plantes et des champignons dans les écosystèmes pauvres en nutriments. Par exemple, dans les écosystèmes majoritairement ectomycorhizés, les nutriments sont immobilisés dans la biomasse fongique pour maintenir les structures mycéliennes et maximiser l'effort reproducteur. Cela peut entraîner une production primaire réduite et une perte d'espèces chez les plantes exigeantes en nutriments, comme les plantes à mycorhizes à arbuscules.

Les interactions compétitives individuelles entre les plantes peuvent aussi être façonnées par des interactions avec des champignons symbiotiques. Par exemple, les champignons à ectomycorhizes réduisent la colonisation des racines par les mycorhizes à arbuscules des herbes voisines et renforcent la domination compétitive des arbres à ectomycorhizes sur les arbres à mycorhizes à arbuscules en favorisant l'accumulation de litière et en limitant l'accès aux nutriments. De même, les champignons formant des mycorhizes à arbuscules ont exacerbé la carence en fer des semis d'Eucalyptus et inhibé leur établissement dans la forêt tropicale australienne dominée par les mycorhizes à arbuscules.

Les champignons à ectomycorhizes ou mycorhizes éricoïdes peuvent réduire la germination et la croissance des plantes non hôtes par le biais d'interactions directes ou d'allélopathie (c'est-à-dire d'interactions biochimiques positives ou négatives). Ce mécanisme n'a pas été mis en évidence chez les champignons formant des mycorhizes à arbuscules. Néanmoins, certaines études ont montré que ces champignons déformaient parfois les tissus racinaires des plantes qui ne forment pas de mycorhizes à arbuscules, gênant le développement et le fonctionnement des racines. Des expériences contrôlées montrent que des

interactions mycorhiziennes incompatibles déclenchent des mécanismes de défense dans les plantes non hôtes et entraînent parfois une perte de carbone pour les champignons en interaction.

#### 4.2. Effets compétitifs des plantes sur les champignons mycorhiziens

En produisant des composés chimiques ou organiques volatiles, les plantes peuvent inhiber les champignons mycorhiziens non compatibles. Les espèces d'*Ericaceae* sont bien connues pour produire une litière de feuilles riche en phénols qui retarde la croissance des champignons mycorhiziens à arbuscules et des champignons ectomycorhiziens. En libérant des composés allélopathiques ou en modifiant la chimie du sol, les arbustes à mycorhizes à arbuscules réduisent la longueur des racines, la colonisation fongique des racines et la richesse fongique des plantes ectomycorhizées. Inversement, les arbres ectomycorhizés peuvent supprimer la colonisation fongique des herbes (mycorhizes à arbuscules) *via* la litière allélopathique ou la compétition nutritive. L'importance relative des composés allélochimiques dans la suppression de la colonisation racinaire d'autres types de mycorhizes reste mal comprise en raison de la conception des expériences, qui manquent généralement de contrôles intraguides (le fait de tester l'impact des allélochimiques sur des individus conspécifiques ou sur d'autres espèces du même type mycorhizien) dans la plupart des expériences.

De nombreuses informations sur les effets de l'allélopathie proviennent d'études sur les plantes envahissantes agressives des familles *Brassicaceae* et *Chenopodiaceae*. Ces groupes peuvent avoir développé une résistance à la mycorhization grâce à une teneur élevée en composés allélochimiques dans leurs racines pour supprimer les champignons arbusculaires et ectomycorhiziens. Par exemple, l'herbe hautement invasive *Alliaria petiolata* produit des composés chimiques qui réduisent considérablement l'abondance locale de champignons et le degré de colonisation d'autres plantes et arbres herbacés (Javaid 2007).

#### 4.3. Effets compétitifs des plantes sur les plantes

La compétition entre les plantes peut être liée au type mycorhizien et à la dépendance mycorhizienne (les avantages fongiques relatifs pour les espèces végétales). Par exemple, les plantes à mycorhizes éricoïdes entreposent des composés chimiques dans la litière qui se décompose lentement, ce qui entrave le développement d'autres plantes. Les champignons éricoïdes à forte capacité saprotrophe rendent les plantes éricacées très compétitives dans les sols acides et pauvres en nutriments. Les champignons à mycorhizes à arbuscules et ectomycorhizes peuvent tous deux protéger leurs plantes hôtes des effets néfastes de certains composés chimiques ou étendre leur impact au-delà de la rhizosphère. En particulier, les champignons à mycorhizes à arbuscules transportent les herbicides et les composés allélochimiques vers les plantes concurrentes, ce qui entrave leur croissance jusqu'à 15 à 20 cm de distance des racines. De tels effets synergiques des plantes et des champignons mycorhiziens dans l'atténuation et la redistribution des composés chimiques peuvent également se produire dans d'autres types de mycorhizes. Dans certaines conditions, les plantes non mycorhizées peuvent également avoir un avantage concurrentiel, car elles ont développé plusieurs stratégies pour éviter la compétition directe des nutriments, telles que l'acquisition de nutriments à partir des sols très pauvres ou la colonisation précoce des habitats pionniers où les concurrents mycorhiziens sont désavantagés, ainsi que la suppression allélopathique des concurrents potentiels.

## 5. Coexistence végétale dans une perspective mycorhizienne : synthèse

Les stratégies d'acquisition des nutriments des plantes et la résistance aux agents pathogènes transmis par le sol dépendent fortement des associations mycorhiziennes. Les partenaires fongiques appartenant à différents types de mycorhizes modifient les conditions locales du sol et génèrent des parcelles d'habitat avec des propriétés différentes, ce qui procurent des avantages ou des inconvénients à des descendants des espèces végétales hôtes et non hôtes (Chen *et al.* 2019, Johnson *et al.* 2018). Les associations à ectomycorhizes ou à mycorhizes éricoïdes acidifient le sol en produisant des déchets difficilement pris en charge, épuisent les nutriments disponibles et produisent des composés allélochimiques, tandis que les systèmes arbusculaires accumulent relativement plus de pathogènes transmis par le sol. Par conséquent, la taille et la spécificité de ces parcelles d'habitat sont fonction des caractéristiques des plantes induites par les associations mycorhiziennes, de la chimie racinaire et foliaire et de la compétition. L'hétérogénéité abiotique et biotique locale qui en résulte crée des niches de régénération spécifiques pour les plantes ayant différents traits fonctionnels, y compris le type mycorhizien. Bien que la plupart des plantes s'établissent de préférence en dehors de la zone d'ombre et de compétition racinaire directe, l'établissement de plantes ectomycorhizées semble d'abord dépendre de la disponibilité de réseaux fongiques communs préétablis. Les orchidées et la plupart des groupes mycohétérotrophes nécessitent la présence d'espèces fongiques spécifiques pour la germination et la croissance des jeunes plants. L'établissement de plantes à mycorhizes à arbuscules a tendance à échouer sous les arbres de la même espèce (Chen *et al.* 2019, Johnson *et al.* 2018) et sous la végétation ectomycorhizées (Kadowaki *et al.* 2018), leur principal créneau de régénération étant sous les plantes à mycorhizes à arbuscules hétérospécifiques.

Pour conclure, la coexistence à l'échelle locale d'espèces végétales impliquées dans différents types de mycorhizes est renforcée par le partage des ressources induit par les mycorhizes. Dans les systèmes ectomycorhizés, la rétroaction positive du sol, l'accumulation de matière organique récalcitrante dans la couche arable et l'accès aux nutriments dans ces couches organiques renforcent la dominance et conduisent à une plus faible diversité par rapport aux systèmes arbusculaires. À l'inverse, la rétroaction négative du sol et les effets mycorhiziens différentiels favorisent la coexistence des plantes à mycorhizes à arbuscules, conduisant à une grande diversité de plantes, de microbes du sol et de la faune.

## 6. Besoins de recherche

Malgré les enseignements de la recherche expérimentale sur les mycorhizes menée pendant plus d'un siècle, on sait relativement peu de choses sur les rôles des champignons mycorhiziens dans la constitution des communautés végétales. Les auteurs identifient trois problèmes majeurs non résolus et des moyens de les résoudre.

### **Incorporation équilibrée de différents types de mycorhizes dans la recherche expérimentale**

La relative facilité de manipulation des plantes herbacées a favorisé l'utilisation de la symbiose arbusculaire comme association mycorhizienne modèle en écologie végétale. Cependant les différences fonctionnelles substantielles entre les plantes et les champignons appartenant à différents types de mycorhizes ne permettent pas la généralisation des modèles basés sur les mycorhizes arbusculaires à d'autres types de mycorhizes. En particulier, les connaissances sur la fonction et l'écologie des associations éricoïdes doivent être améliorées. Pour comprendre le rôle réel des mycorhizes dans la structuration des communautés végétales, il convient de s'intéresser aux systèmes dans lesquels différents types



de mycorhizes sont représentés, tels que les forêts de feuillus tempérées, les arbustes méditerranéens et les forêts tropicales de montagne.

### **Réponse mycorhizienne au changement global**

Les changements globaux et les transformations environnementales rapides (climat, eau, disponibilité des nutriments, invasions biologiques) déclenchent des changements majeurs dans la végétation et son microbiome associé. La modification des environnements abiotiques et biotiques peut modifier les coûts et les avantages des associations mycorhiziennes et modifier l'équilibre concurrentiel entre les types de mycorhizes et les services écosystémiques associés. Des informations sur les capacités de dispersion et les tolérances climatiques des champignons symbiotiques, et les changements potentiels dans la fonctionnalité mycorhizienne, éclaireraient notamment les prévisions sur les effets du changement global sur l'agriculture, la foresterie et la conservation.

### **Rôle du réseau mycélien commun**

Les réseaux mycéliens communs représentent l'une des caractéristiques les plus fascinantes des associations mycorhiziennes. De nombreuses études ont abordé la redistribution du carbone et des nutriments entre les plantes *via* ces réseaux et ont révélé leur rôle vital dans le mode de vie mycohétérotrophique ; pourtant, l'importance écologique des réseaux pour les plantes autotrophes reste fortement discutée. De nouveaux outils tels que les techniques en omiques ; isotopes stables de l'oxygène, potasse ou calcium ; ou les nanoparticules offrent une réelle promesse de suivi du devenir des ressources dans des conditions naturelles. Il a été récemment reconnu que les réseaux mycelliens communs pouvaient transférer des composés allélochimiques et transmettre des signaux entre plantes. Théoriquement, les réseaux d'hyphes pourraient également représenter des voies de transmission de virus, étant donné que plusieurs phytovirus peuvent infecter les champignons. Si cela était vrai, cela représenterait un nouveau mécanisme de stabilisation favorisant la cooccurrence et la diversité des espèces végétales, lorsque les espèces végétales abondantes et à croissance rapide, qui investissent généralement peu dans les systèmes de défense, sont les plus touchées.

synthèse Hélène Soubelet,  
directrice de la FRB

relecture Jean-François Silvain,  
président de la FRB

## ANNEXE : Les caractéristiques des différents types de symbiose mycorhiziennes

Les symbioses mycorhiziennes à arbuscules		
Écologie	Coexistence	Compétition
<p>Spécialisées dans la captation de l'azote et du phosphore, mais ne peuvent accéder qu'à un sous-ensemble des formes de phosphore disponibles pour les champignons ectomycorhiziens, bien que cela puisse être compensé par un coût carbone plus faible pour les plantes.</p> <p>Assurent la transmission de signaux de plante à plante et favorisent l'expression de gènes de défense et la production de molécules liées au stress.</p> <p>Les glomérospores fongiques peuvent tolérer l'eau de mer pendant plus d'une semaine.</p> <p>Sont relativement vulnérables aux attaques et accumulent les pathogènes transmis par le sol, il se produit une certaine régulation par ces pathogènes, ce qui contribue à réduire les espèces dominantes et contribuer ainsi à la grande diversité végétale dans les communautés.</p> <p>Ont développé de multiples stratégies de dispersion et présentent des distributions presque mondiales malgré une taille de propagule relativement grande.</p> <p>Protègent leurs plantes hôtes des effets néfastes de certains composés chimiques.</p> <p>Associations les plus anciennes : &gt;450 millions d'années.</p>	<p>Interviennent dans la reconnaissance de la parenté des plantes (et potentiellement l'auto-reconnaissance).</p> <p>Intensifient la concurrence intraspécifique et atténuent la concurrence interspécifique en favorisant la performance de plantes d'espèces différentes. Dans ces systèmes, la diversité fongique améliore la diversité des plantes et vice versa, en défavorisant les concurrents au sein de la même espèce.</p> <p>Les mécanismes d'égalisation réduisant les différences entre les espèces et rendant la compétition interspécifique entre les plantes plus équilibrée.</p>	<p>Réduisent la longueur des racines, la colonisation fongique des racines et la richesse fongique des plantes ectomycorhizées.</p> <p>Transportent les herbicides et les composés allélochimiques vers les plantes concurrentes, ce qui entrave leur croissance jusqu'à 15 à 20 cm de distance des racines.</p>

### Les symbioses ectomycorhiziennes

Écologie	Coexistence	Compétition
<p>Spécialisées dans les sources d'azote.</p> <p>Offrent une protection substantielle contre les agents pathogènes transmis par le sol en enveloppant les racines et en acidifiant le sol.</p> <p>Assurent la transmission de signaux de plante à plante et favorisent l'expression de gènes de défense et la production de molécules liées au stress.</p> <p>Ont développé de multiples stratégies de dispersion, tout en dépendant de partenaires très spécifiques, ce qui peut limiter leur dispersion.</p> <p>Ont des aires de distribution limitées, généralement façonnées par celles de leurs hôtes et ont du mal à coloniser les matrices de végétation dominées par des espèces à mycorhizes à arbuscules ou à mycorhizes éricoïdes. Ainsi, l'établissement de plantes ectomycorhizées semble dépendre le plus de la disponibilité de réseaux fongiques communs préétablis.</p> <p>La biomasse hyphale élevée et l'enveloppement physique des racines des plantes nourricières protègent leurs plantes hôtes, ce qui se traduit par une rétroaction positive des plantes et du sol entraînant des densités de population élevées et, à long terme, le développement d'écosystèmes à faible diversité, potentiellement monodominants.</p> <p>Protègent leurs plantes hôtes des effets néfastes de certains composés chimiques.</p>	<p>Interviennent dans la reconnaissance de la parenté des plantes (et potentiellement l'auto-reconnaissance).</p> <p>Favorisent le transfert de nutriments vers les semis parents de la plante mycorhizée : ce qui réduit l'hétérogénéité génétique des populations végétales. La suppression des agents pathogènes entraîne une rétroaction positive des plantes et du sol qui favorise l'établissement de semis près des adultes.</p> <p>Ces deux mécanismes entraînent des communautés végétales monodominantes avec une faible diversité de divers groupes d'organismes.</p>	<p>Immobilisent les nutriments dans la biomasse fongique pour maintenir les structures mycéliennes et maximiser l'effort reproducteur, ce qui entraînent une production primaire réduite et une perte d'espèces de plantes exigeantes en nutriments (comme les plantes à mycorhizes à arbuscules).</p> <p>Réduisent la colonisation des racines par les mycorhizes à arbuscules des herbes voisines et renforcent la domination compétitive des arbres à ectomycorhizes sur les arbres à mycorhizes à arbuscules en favorisant l'accumulation de litière et en limitant l'accès aux nutriments.</p> <p>Réduisent la germination et la croissance des plantes non hôtes par le biais d'interactions directes ou d'allélopathie.</p> <p>Les arbres ectomycorhizés peuvent supprimer la colonisation fongique des herbes (mycorhizes à arbuscules) via la litière allélopathique ou la compétition nutritive.</p> <p>Acidifient le sol en produisant des déchets récalcitrants, épuisent les nutriments disponibles et produisent des composés allélochimiques.</p>

### Les symbioses mycorhiziennes éricoïdes

Écologie	Coexistence	Compétition
<p>Spécialisés dans l'absorption de différentes formes de phosphore.</p> <p>Etablissent une symbiose racinaire avec des groupes fongiques omniprésents.</p> <p>Ont des enzymes efficaces pour accéder aux nutriments dans des composés organiques récalcitrants dans des environnements fortement acides et pauvres en nutriments.</p> <p>Sont dispersées par les animaux ou par le vent.</p> <p>Présentent des distributions transcontinentales et leur inoculum est présent presque partout.</p> <p>Peuvent être mycohétérotrophes avec des taux d'extinction historiquement très élevés.</p>	<p>Obtiennent un avantage concurrentiel et de grandes densités de population par allélopathie.</p>	<p>Dépendent fortement de partenaires fongiques spécifiques.</p> <p>Acidifient le sol en produisant des déchets récalcitrants, épuisent les nutriments disponibles et produisent des composés allélochimiques.</p> <p>Réduisent la germination et la croissance des plantes non hôtes par le biais d'interactions directes ou d'allélopathie.</p> <p>Produisent une litière de feuilles riche en phénols et entreposent des composés chimiques dans la litière qui se décompose lentement. Ces deux phénomènes retardent la croissance des champignons mycorhiziens à arbuscules et des champignons ectomycorhiziens.</p>

### Les symbioses mycorhiziennes des orchidées

écologie	Coexistence	Compétition
<p>Sont mycohétérotrophe avec des taux d'extinction historiquement très élevés.</p> <p>Nécessitent la présence d'espèces fongiques spécifiques pour la germination et la croissance des jeunes plants.</p> <p>Produisent des millions de graines de très petite taille dispersées par le vent avec un potentiel de dispersion élevé pour rencontrer des partenaires fongiques compatibles.</p> <p>L'association mycorhizienne permet une nutrition carbonée spécialisée et une grande dispersion.</p>	<p>Les populations et espèces à nutrition carbonée spécialisée ont une spécificité écologique élevée et des taux de diversification accrus.</p> <p>La présence de champignons appropriés sur un site cible ou la codispersion de partenaires devient une condition préalable au maintien et à l'établissement de populations végétales.</p>	

## Bibliographie

M. Buée, W. De Boer, F. Martin, L. van Overbeek, E. Jurkevitch, The rhizosphere zoo: An overview of plant-associated communities of microorganisms, including phages, bacteria, archaea, and fungi, and some of their structuring factors. *Plant Soil* **321**, 189–212 (2009). 10.1007/s11104-009-9991-3

S. W. Simard, K. J. Beiler, M. A. Bingham, J. R. Deslippe, L. J. Philip, F. P. Teste, Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biol. Rev.* **26**, 39–60 (2012). 10.1016/j.fbr.2012.01.001

J. Leake, D. Johnson, D. Donnelly, G. Muckle, L. Boddy, D. Read, Networks of power and influence: The role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can. J. Bot.* **82**, 1016–1045 (2004). 10.1139/b04-060

T. Klein, R. T. L. Siegwolf, C. Körner, Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science* **352**, 342–344 (2016). 10.1126/science.aad6188pmid:27081070

B. J. Pickles, R. Wilhelm, A. K. Asay, A. S. Hahn, S. W. Simard, W. W. Mohn, Transfer of <sup>13</sup>C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytol.* **214**, 400–411 (2017). 10.1111/nph.14325pmid:27870059

X. He, C. Critchley, C. S. Bledsoe, Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Crit. Rev. Plant Sci.* **22**, 531–567 (2003). 10.1080/713608315

J. W. Munroe, M. E. Isaac, N<sub>2</sub>-fixing trees and the transfer of fixed-N for sustainable agroforestry: A review. *Agron. Sustain. Dev.* **34**, 417–427 (2014). 10.1007/s13593-013-0190-5

M. A. Gorzelak, A. K. Asay, B. J. Pickles, S. W. Simard, Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants* **7**, plv050 (2015). 10.1093/aobpla/plv050pmid:25979966

D. Johnson, L. Gilbert, Interplant signalling through hyphal networks. *New Phytol.* **205**, 1448–1453 (2015). 10.1111/nph.13115pmid:25421970

Y. Y. Song, S. W. Simard, A. Carroll, W. W. Mohn, R. S. Zeng, Defoliation of interior Douglas-fir elicits carbon transfer and stress signalling to ponderosa pine neighbors through ectomycorrhizal networks. *Sci. Rep.* **5**, 8495 (2015). 10.1038/srep08495pmid:25683155

A. L. File, J. Klironomos, H. Maherali, S. A. Dudley, Plant kin recognition enhances abundance of symbiotic microbial partner. *Plos One* **7**, e45648 (2012). 10.1371/journal.pone.0045648pmid:23029158

M. Semchenko, S. Saar, A. Lepik, Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytol.* **204**, 631–637 (2014). 10.1111/nph.12930pmid:25039372

H. Ek, S. Andersson, B. Söderström, Carbon and nitrogen flow in silver birch and Norway spruce connected by a common mycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza* **6**, 465–467 (1997).

J. D. Bever, Preferential allocation, physio-evolutionary feedbacks, and the stability and environmental patterns of mutualism between plants and their root symbionts. *New Phytol.* **205**, 1503–1514 (2015). 10.1111/nph.13239pmid:25561086



M. C. Brundrett, L. Tedersoo, Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol.* **220**, 1108–1115 (2018). 10.1111/nph.14976pmid:29355963

P. Chesson, Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *J. Ecol.* **106**, 1773–1794 (2018). 10.1111/1365-2745.13035

B. Bachelot, M. Uriarte, K. L. McGuire, J. Thompson, J. Zimmerman, Arbuscular mycorrhizal fungal diversity and natural enemies promote coexistence of tropical tree species. *Ecology* **98**, 712–720 (2017). 10.1002/ecy.1683pmid:27984646

A. Javid, Allelopathic interactions in mycorrhizal associations. *Allelopathy J.* **20**, 29–42 (2007).

M. G. A. van der Heijden, J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, I. R. Sanders, Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**, 69–72 (1998). 10.1038/239321.

L. Tedersoo, M. Bahram, T. Cajthaml, S. Põlme, I. Hiiesalu, S. Anslan, H. Harend, F. Buegger, K. Pritsch, J. Koricheva, K. Abarenkov, Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent. *ISME J.* **10**, 346–362 (2016). 0.1038/ismej.2015.116pmid:26172210

L. Chen, N. G. Swenson, N. Ji, X. Mi, H. Ren, L. Guo, K. Ma, Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science* **366**, 124–128 (2019). 10.1126/science.aau1361pmid:31604314

D. J. Johnson, K. Clay, R. P. Phillips, Mycorrhizal associations and the spatial structure of an old-growth forest community. *Oecologia* **186**, 195–204 (2018). 10.1007/s00442-017-3987-0pmid:29086005

K. Kadowaki, S. Yamamoto, H. Sato, A. S. Tanabe, A. Hidaka, H. Toju, Mycorrhizal fungi mediate the direction and strength of plant-soil feedbacks differently between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal communities. *Commun. Biol.* **1**, 196 (2018). 10.1038/s42003-018-0201-9pmid:30480098

L. Tedersoo, M. Bahram, T. Cajthaml, S. Põlme, I. Hiiesalu, S. Anslan, H. Harend, F. Buegger, K. Pritsch, J. Koricheva, K. Abarenkov, Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent. *ISME J.* **10**, 346–362 (2016). 0.1038/ismej.2015.116pmid:26172210

L. Chen, N. G. Swenson, N. Ji, X. Mi, H. Ren, L. Guo, K. Ma, Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science* **366**, 124–128 (2019). 10.1126/science.aau1361pmid:31604314

D. J. Johnson, K. Clay, R. P. Phillips, Mycorrhizal associations and the spatial structure of an old-growth forest community. *Oecologia* **186**, 195–204 (2018). 10.1007/s00442-017-3987-0pmid:29086005

K. Kadowaki, S. Yamamoto, H. Sato, A. S. Tanabe, A. Hidaka, H. Toju, Mycorrhizal fungi mediate the direction and strength of plant-soil feedbacks differently between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal communities. *Commun. Biol.* **1**, 196 (2018). 10.1038/s42003-018-0201-9pmid:30480098