



LE RÔLE DES ECTOMYCORHIZES DANS L'UTILISATION DE L'EAU PAR LES ARBRES FORESTIERS

J. GARBAYE - J.-M. GUEHL

La disponibilité de l'eau est le premier facteur de l'environnement qui limite la production forestière. Or, les associations ectomycorhiziennes, qui impliquent des modifications profondes des caractéristiques structurales et fonctionnelles des racines, sont *a priori* susceptibles de modifier l'efficacité d'acquisition et d'utilisation de l'eau par les arbres. C'est pourquoi de nombreuses expériences ont été réalisées en conditions contrôlées pour évaluer la contribution des champignons ectomycorhiziens à l'alimentation hydrique des arbres. Pour des raisons techniques évidentes, la plupart de ces expériences ont porté sur des jeunes plants cultivés en conteneurs. Leur principe général est de comparer le comportement hydrique (prélèvement d'eau, transpiration, potentiel hydrique interne, turgescence, conductivité hydraulique, etc.) de plants inoculés artificiellement ou naturellement mycorhizés à celui de plants artificiellement maintenus sans mycorhizes. Plus rarement, des plants associés à différents champignons sont comparés entre eux. Certaines expériences ont porté sur l'utilisation de l'eau en conditions non limitantes mais, le plus souvent, l'accent est mis sur la sécheresse, en reproduisant les conditions de pénurie auxquelles est périodiquement soumis tout peuplement forestier dans la nature.

Il se dégage une tendance générale de l'ensemble de ces travaux expérimentaux : les plants mycorhizés valorisent mieux l'eau absorbée (en terme de développement, de croissance et de production de biomasse) et sont plus tolérants à la sécheresse ; surtout on observe des différences d'efficacité très marquées entre espèces de champignons et entre plusieurs souches d'une même espèce. C'est ce dernier constat qui porte le plus de signification écologique puisque, dans la nature, il n'existe pas d'arbres non mycorhizés. Les résultats obtenus sont également extrêmement variables en fonction du couple arbre-champignon utilisé ; cela n'a rien d'étonnant du fait de la grande diversité des plantes-hôtes utilisées — feuillus ou conifères — et de la morphologie des champignons ectomycorhiziens.

Le but de cet article est de tenter de comprendre comment la symbiose ectomycorhizienne module l'utilisation de l'eau par les arbres et les peuplements et d'en examiner les conséquences pour la conservation et la gestion des forêts.

RAPPEL DU FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE DU SYSTÈME SOL-ARBRE-ATMOSPHÈRE

Comme chez toutes les plantes vasculaires terrestres, l'eau nécessaire aux processus vitaux des arbres forestiers est puisée dans le sol par les racines et la plus grande partie est évaporée (transpirée) dans l'atmosphère à travers les stomates des feuilles après avoir transité par les vaisseaux ligneux des racines, du tronc et des branches sous forme de sève brute. Une très faible proportion seulement de cette eau est incorporée à la biomasse ou redistribuée dans les différents organes de l'arbre sous forme de sève élaborée.

L'arbre fonctionne donc grossièrement comme une mèche conduisant l'eau du sol vers l'atmosphère, la force motrice du flux étant la différence de potentiel de l'eau entre le sol (négatif) et l'atmosphère (très fortement négatif). La figure 1 (ci-dessous) illustre ce mécanisme et le fait que l'arbre assure l'interface avec les deux milieux grâce à des organes spécialisés, les feuilles et les racines fines. Dans les deux cas, ces organes développent une grande surface de contact (forme plate des feuilles et ramification des racines accrue par les filaments des champignons symbiotiques), sont très actifs métaboliquement et de courte durée de vie (comme les feuilles, les racines fines sont caduques et se renouvellent souvent).

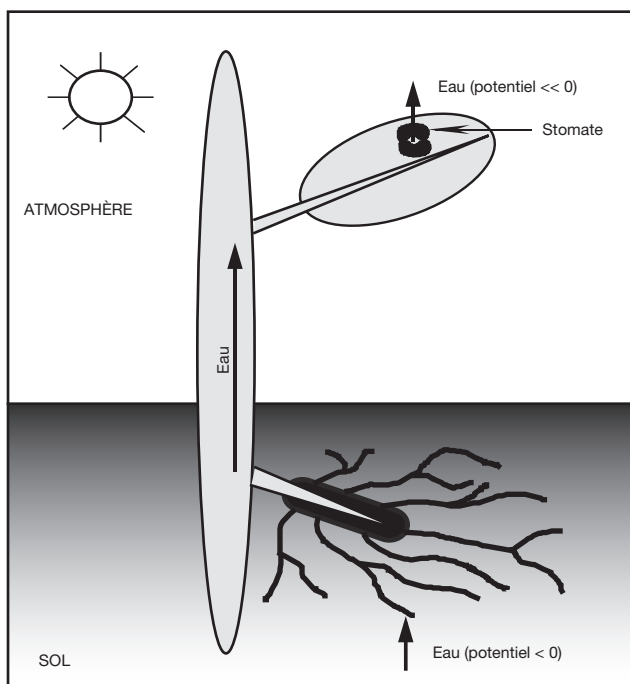


Figure 1
**REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE
DU FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE
DU SYSTÈME
SOL-ARBRE-ATMOSPHÈRE**

Le gradient de potentiel entre le sol (négatif) et l'atmosphère (très négatif) est à l'origine du mouvement de l'eau à travers l'arbre.

Lorsque le sol se dessèche, son eau, contenue dans des pores de plus en plus fins, devient difficilement extractible par les racines. À la limite, le flux cesse et l'arbre ne peut plus renouveler son eau ; il flétrit et éventuellement meurt. De nombreux mécanismes entrent cependant en jeu bien avant cette issue fatale pour réguler le flux d'eau et retarder le flétrissement, avec des réponses plus ou moins rapides ; ils sont présentés ici dans l'ordre approximatif où ils se manifestent :

1. La régulation stomatique. Les stomates (petites ouvertures généralement à la face inférieure des feuilles qui permettent les échanges gazeux avec l'atmosphère) se ferment de plus en plus et limitent la transpiration (court terme, réversible).
2. La réduction de croissance des feuilles, limitant l'accroissement de la surface transpirante (moyen terme, réversible).

3. La régulation osmotique. La synthèse accélérée de certains métabolites et leur accumulation dans les cellules contribue à maintenir la turgescence des tissus et donc à permettre les fonctions physiologiques qui assurent la croissance de l'arbre (court et moyen terme, réversible).
4. La défoliation. Pour certaines essences comme le Bouleau, c'est un moyen radical de limiter la surface foliaire évaporante en cas de sécheresse prolongée (moyen terme, mais lentement réversible).
5. La croissance et le renouvellement accéléré des racines fines de façon à explorer de nouvelles régions du sol contenant encore de l'eau, alors que la croissance des parties aériennes a déjà cessé. C'est le mécanisme le moins bien connu.
6. L'embolie. Lorsque l'eau commence à manquer, la tension (pression négative) dans les vaisseaux du bois devient telle que des bulles d'air se forment, bloquant localement la circulation de la sève et réduisant le flux total (court terme, irréversible). Lorsque la régulation stomatique n'est pas assez efficace, l'embolie tend à augmenter encore la tension de l'eau dans le bois ; il peut en résulter un phénomène d'emballage de l'embolie, aboutissant à une perte totale et irréversible de conductivité hydraulique.

LE CHAMPIGNON À L'INTERFACE SOL-ARBRE : EFFET DIRECT SUR L'ABSORPTION DE L'EAU

Le système racinaire des arbres à ectomycorhizes présente une morphologie particulière très hiérarchisée (photo 1, p. 113) : des racines longues plus ou moins ramifiées s'allongent par des apex en croissance continue ("bouts blancs") et portent des racines courtes à croissance limitée à quelques millimètres qui seules sont le siège de la symbiose ectomycorhizienne. Les racines longues croissent radialement et sont recouvertes d'une écorce subérisée alors que les racines courtes ne développent aucune structure secondaire ou corticale. L'eau est essentiellement absorbée au niveau des bouts blancs et des racines courtes mycorhizées ou non ; comme les ectomycorhizes sont réparties tout le long des racines longues et sont beaucoup plus nombreuses que les bouts blancs, elles contribuent très majoritairement au prélèvement de l'eau. Cependant, lorsque l'eau est facilement disponible dans le sol, que la demande transpiratoire existe et que les apex et les ectomycorhizes sont temporairement inactifs (par exemple en été à la suite d'une sécheresse sévère interrompue par une forte pluie), il peut arriver que l'absorption par les parties subérisées soit significative (George et Marschner, 1995).

La photo 2 (p. 113) (coupe transversale d'une ectomycorhize) montre que les tissus de la racine courte sont complètement isolés du sol par le manteau fongique qui l'engaine. La situation semble donc paradoxale : une grande part de l'eau absorbée par l'arbre est due à des organes (les racines courtes) qui ne sont pas en contact direct avec le sol. L'explication est naturellement que l'eau transite par le champignon ; ceci explique déjà en partie pourquoi la symbiose ectomycorhizienne joue un rôle-clé dans l'alimentation en eau des arbres.

Mais le champignon n'est pas réduit au seul manteau et à ses extensions intercellulaires dans le cortex de la racine (photo 2, p. 113) : il en émane de nombreux filaments (les hyphes mycéliennes) qui explorent le sol à grande distance de la racine (de quelques centimètres à plusieurs décimètres selon le sol, l'espèce de champignon et l'état physiologique du couple symbiotique). La photo 3 (p. 113) illustre ce mycélium externe dans le cas d'un jeune semis. Ceci a deux conséquences d'ordre purement géométrique : l'état symbiotique permet à chaque racine courte d'explorer un volume de sol considérablement plus grand et d'avoir accès à des pores du sol beaucoup plus petits (le diamètre d'une hyphe fongique est d'environ 2-5 μm , contre 100-500 μm pour une racine courte). Comme la force capillaire qui retient l'eau à la phase solide du sol est inversement proportionnelle au diamètre des pores, la capacité qu'a le champignon d'accéder à la porosité fine est un avantage décisif lorsque l'eau devient rare et ne subsiste que dans ce compartiment du sol.



Photo 1 **Racines fines d'un arbre à ectomycorhizes (jeune plant de Pin).**

On voit les racines longues relativement sombres à l'exception de leurs extrémités en élévation ; elles portent un très grand nombre de petites racines courtes qui sont le siège de la symbiose. Dans ce cas particulier, les ectomycorhizes sont blanches, ce qui les rend particulièrement visibles. Photo INRA

Photo 2 **Coupe transversale d'une ectomycorhize.**

Le champignon (petites cellules) forme une couche continue qui isole du sol les tissus de la racine (grosses cellules).

Photo INRA

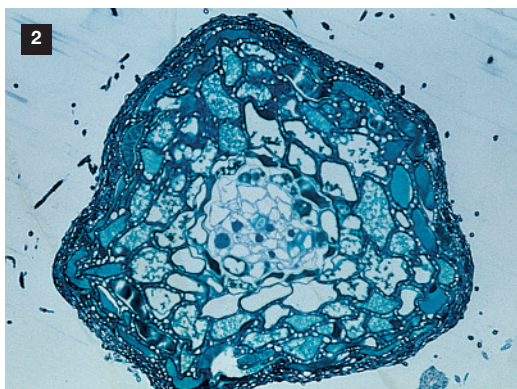


Photo 3 **Racines et mycélium associé dans le cas d'un jeune semis de Hêtre cultivé dans un conteneur à paroi transparente.**

Sur le fond très très sombre du sol, on voit les racines plus claires qui n'occupent qu'un volume restreint dans la partie supérieure du conteneur, les ectomycorhizes blanches et le mycélium externe du champignon (surtout visible dans le bas de la photo) qui colonise la quasi-totalité du sol. Photo FINLAY

Photo 4 **Ectomycorhize de *Cenococcum geophilum*.**

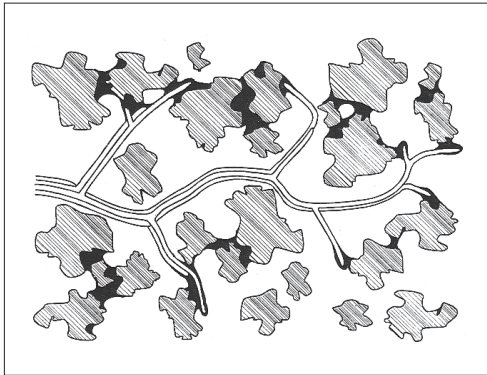
Au centre de la photo, la mycorhize de *C. geophilum* est noire avec de grosses hyphes externes. Elle voisine avec des mycorhizes blanches à manteau lisse (à droite sur la photo).

Photo INRA

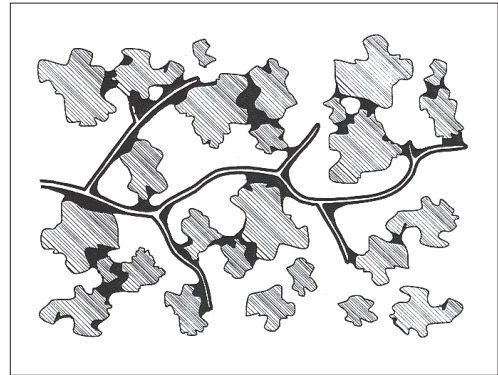


Cependant, pour que ce système soit pleinement efficace, il faut que le mycélium permette la conduction passive de l'eau depuis ses extrémités distales jusqu'à la racine grâce au gradient de potentiel entre le sol et la plante. Les stratégies diffèrent beaucoup d'un champignon à l'autre, par le biais d'une grande diversité dans les propriétés de surface des hyphes et dans leur organisation au sein du sol. Agerer (1991) et Unestam et Sun (1995) proposent une typologie morphologique et fonctionnelle du mycélium externe des champignons ectomycorhiziens, avec deux types principaux qui sont schématisés sur la figure 2 (ci-dessous).

Figure 2 **DEUX STRATÉGIES D'EXPLOITATION DE L'EAU D'UN SOL EN VOIE DE DESSÈCHEMENT PAR LE MYCÉLIUM EXTERNE DES ECTOMYCORHIZES**



A - Des hyphes individuelles à paroi hydrophile assurent la continuité du film d'eau capillaire entre les microagrégats du sol.



B - Des cordons d'hyphes hydrophobes conduisent l'eau comme des tuyaux étanches ; seules les extrémités hydrophiles ont une fonction d'absorption.

Le premier type est caractérisé par des hyphes individuelles ou peu agrégées, à surface hydrophile, capables d'absorber l'eau sur toute leur longueur et revêtues d'un film liquide lorsque le sol n'est pas trop sec. Garbaye *et al.* (1993) ont montré que la conduction se fait alors par ce film capillaire à l'extérieur des hyphes, comme dans une mèche. Les hyphes formant un réseau dense, elles sont en contact avec tous les microagrégats du sol entre lesquels elles forment des ponts et c'est la conductivité du sol tout entier au voisinage de la mycorhize qui est ainsi augmentée. Ce type de stratégie, surtout efficace dans les sols relativement humides, concerne un assez petit nombre de champignons tels que *Hebeloma* spp., *Laccaria* spp., *Tuber* spp., *Cenococcum geophilum* ou *Thelephora terrestris*.

Le deuxième type, au contraire, est caractérisé par des hyphes hydrophobes (c'est-à-dire non mouillables) sur toute leur longueur à l'exception des extrémités ; ces hyphes sont agrégées en cordons plus ou moins structurés (figure 3, ci-dessous) qui se ramifient dans les zones du sol les

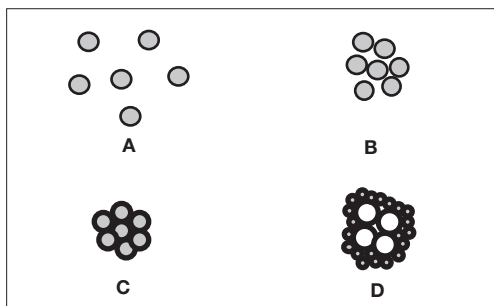


Figure 3

TYPES D'ORGANISATION DES CORDONS MYCÉLIENS

A : mycélium diffus composé d'hyphes individuelles.

B : hyphes réunies en mèches lâches.

C : cordon mycélien formé d'hyphes semblables entre elles étroitement agrégées.

D : rhizomorphe constitué de grosses hyphes centrales vides conduisant l'eau et d'un cortex de petites hyphes vivantes.

Les traits fins représentent les parois hydrophiles et les traits gras les parois hydrophobes.

plus riches en eau et en éléments nutritifs et conduisent l'eau par voie interne. Beaucoup de ces champignons forment des cordons extrêmement différenciés, pourvus de véritables vaisseaux centraux (grosses hyphes vides aux cloisons résorbées) entourés d'un cortex d'hyphes plus petites à paroi hydrophobe assurant l'étanchéité. Les cordons sont alors dits "rhizomorphes" du fait de leur ressemblance avec des racines. Les champignons ectomycorhiziens présentant ce mode de conduction de l'eau sont très nombreux ; parmi les plus typiques et les plus communs dans les forêts françaises, citons *Boletus* spp., *Suillus* spp., *Paxillus* spp., *Scleroderma* sp., *Rhizopogon* spp., *Cortinarius* spp. ou certains *Lactarius* spp.. Brownlee *et al.* (1983) puis Lamhamedi *et al.* (1992) ont démontré expérimentalement leur rôle décisif dans la fourniture d'eau aux arbres, surtout en conditions de sécheresse car ils explorent alors les microsites encore humides et transfèrent efficacement l'eau aux racines.

Dans les deux cas (hyphes individuelles hydrophiles ou cordons hydrophobes), le mycélium externe des ectomycorhizes permet de maintenir le contact lorsque la sécheresse s'installe et que la racine et les agrégats du sol se décollent en diminuant de volume du fait de la perte d'eau (Reid, 1978). Enfin, indépendamment de leur aptitude à accéder à la source, les champignons sont souvent capables d'extraire de l'eau à très bas potentiel (c'est-à-dire très liée à la phase solide du sol), bien en deçà des possibilités de la racine seule (Brown, 1990). Il a d'ailleurs été montré expérimentalement par Boyle et Hellenbrand (1991) sur *Picea mariana* et par Neves Machado (1995) sur *Eucalyptus globulus* que l'efficacité d'une souche fongique à fournir l'eau aux semis en condition de sécheresse était corrélée à sa capacité à croître à bas potentiel hydrique en culture pure *in vitro*. Par contre, aucune corrélation n'a été trouvée entre le fait qu'un champignon forme des rhizomorphes et ses performances comme symbiote à bas potentiel hydrique.

Un paramètre physique important décrivant le transfert de l'eau est la conductivité hydraulique du système sol-plante, c'est-à-dire le rapport du flux traversant la plante à la différence de potentiel hydrique entre le sol et la plante ; c'est en quelque sorte une mesure globale de l'efficacité du système conducteur constitué par la chaîne sol-mycélium-manteau-racine-tissus conducteurs de la plante. Des mesures réalisées sur des plants de Douglas (Coleman *et al.*, 1990 ; Guehl *et al.*, 1992) montrent de grandes différences d'efficacité entre espèces de champignons à cet égard ; le nombre de cas étudiés est cependant trop faible pour que l'on puisse en tirer des règles générales, en particulier en ce qui concerne une éventuelle relation entre la morphologie du mycélium externe et la conductivité de l'ensemble symbiotique. Cependant, il semble qu'un système racinaire normalement mycorhizé, comme c'est le cas dans la nature, a en général une conductivité plus faible que celui d'une plante artificiellement maintenue dépourvue de champignon associé.

L'existence d'un manteau fongique dense couvrant complètement les racines courtes absorbantes a souvent été interprétée comme pouvant protéger le système racinaire du dessèchement, soit en ralentissant la diffusion de l'eau sortant de la mycorhize (ceci étant en accord avec la plus forte résistance hydraulique mentionnée plus haut), soit en constituant une réserve d'eau comme dans les lichens. Cependant, à ce jour, les résultats expérimentaux tendant à confirmer cette hypothèse ne concernent que le champignon Ascomycète *Cenococcum geophilum* (photo 4, p. 113), il est vrai très répandu et particulièrement abondant dans les sols secs ou pendant les périodes de déficit hydrique (Pigott, 1982 ; Villeneuve *et al.*, 1991 ; Neves Machado, 1995). L'aptitude de *Cenococcum geophilum* à former des mycorhizes est stimulée à bas potentiel hydrique, et ses mycorhizes restent vivantes dans ces conditions, alors même que la plupart des autres ectomycorhizes meurent. Même si *Cenococcum geophilum* n'est pas particulièrement efficace pour extraire l'eau du sol pendant les périodes de sécheresse — il ne forme pas de cordons et son mycélium externe hydrophile est peu développé —, il permet à l'arbre de profiter immédiatement du retour de l'humidité, sans attendre la régénération de nouvelles racines absorbantes et la formation de mycorhizes par les autres champignons. De façon plus générale, le cas de *Cenococcum geophilum* attire l'attention sur un autre caractère des champignons ectomycorhiziens qui conditionne leur contribution effective à l'alimentation en eau des arbres : leur capacité à survivre et à coloniser les racines même en condition de sécheresse. Neves Machado (1995) a montré que ces deux caractères étaient étroitement liés.

Pour résumer, l'avantage le plus évident et le plus significatif que le champignon apporte à l'arbre pour le prélèvement de l'eau du sol est sa capacité d'exploiter des ressources inaccessibles à la racine seule, soit du fait de la localisation de cette eau, soit de son potentiel. Par contre, la symbiose ne réduit pas, voire augmente, la résistance au transfert de l'eau vers l'arbre, et la question de l'effet de la symbiose sur la résistance des racines à la dessiccation reste ouverte.

LE CHAMPIGNON PARTIE INTÉGRANTE DE L'ARBRE : EFFETS INDIRECTS SUR LA RÉGULATION HYDRIQUE

Nous avons vu que l'arbre disposait de plusieurs mécanismes permettant d'ajuster son potentiel hydrique interne malgré les fluctuations des conditions extérieures. Les champignons ectomycorhiziens, intimement associés aux tissus du végétal au niveau des racines, contribuent indirectement à cette régulation en modifiant la nutrition minérale de l'arbre ou son équilibre hormonal.

Le rôle considérable joué par les champignons ectomycorhiziens dans la nutrition minérale des arbres est développé par Mousain et par Plassard *et al.* dans ce même numéro de la *Revue forestière française*, pp. 67 et 82. L'effet du statut minéral des plantes — essentiellement pour ce qui est du phosphore et du potassium — sur leur comportement hydrique est par ailleurs bien connu. Le premier mécanisme par lequel la symbiose est favorable à la régulation hydrique des arbres est donc son effet sur leur nutrition minérale : si un champignon est particulièrement efficace pour la fourniture de phosphore (élément-clé des métabolismes énergétiques impliqués dans les ajustements actifs) ou de potassium (impliqué dans les changements osmotiques rapides), il permettra indirectement à l'arbre de mieux gérer l'eau. Dans beaucoup d'expériences, on remarque d'ailleurs que la fertilisation phosphatée a le même effet que l'inoculation ectomycorhizienne pour améliorer le comportement hydrique de jeunes plants (Guehl et Garbaye, 1990 ; Coleman *et al.*, 1990).

Toujours dans ce même numéro de la *Revue forestière française*, p. 99, Karabaghli *et al.* montrent à quel point les champignons ectomycorhiziens, qui ont co-évolué avec les arbres, les ont imités en produisant une gamme de substances analogues — en structure comme en effet physiologique — aux régulateurs de croissance végétaux (aussi appelés hormones végétales, ou substances de croissance). La symbiose contribue donc, à partir des racines, à déterminer les concentrations en régulateurs dans l'arbre entier, jusqu'aux feuilles qui sont le siège de la régulation stomatique. Il est en effet avéré que le signal hydraulique n'explique pas tout dans cette régulation et que des signaux chimiques émis par les racines soumises au dessèchement sont aussi impliqués ; les médiateurs ne sont pas identifiés, mais les meilleurs candidats des recherches actuelles sont l'acide abscissique et les cytokinines (Davies *et al.*, 1994). Or, de nombreux résultats expérimentaux montrent que de tels effets des mycorhizes sur les stomates existent bien (Augé et Duan, 1991 ; Druger et Schonbeck, 1992) et que les mêmes médiateurs semblent être impliqués.

La régulation osmotique, qui permet de maintenir la turgescence des tissus par accumulation de solutés, est un autre moyen pour la plante de résister à la réduction de la ressource hydrique ; elle dépend également de la nutrition minérale et des facteurs de croissance. En ce qui concerne le rôle des associés fongiques dans ces phénomènes, Guehl *et al.* (1992), Garbaye *et al.* (1993) et Waringer *et al.* (1994) ont démontré que le champignon ectomycorhizien *Laccaria laccata* conférait aux plants de Douglas soumis à un dessèchement progressif du sol une régulation osmotique plus efficace que *Thelephora terrestris*.

En résumé, le champignon ectomycorhizien, partie intégrante de la racine, contribue à l'ensemble des mécanismes dont l'arbre dispose pour réguler son état hydrique. Le champignon agit par l'intermédiaire de la nutrition minérale et par la production de substances de croissance.

LE CHAMPIGNON CONSOMMATEUR DE CARBONE : BILAN DE LA SYMBIOSE ET EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU

Le champignon symbiotique, incapable de photosynthèse, reçoit de l'arbre le carbone nécessaire à sa croissance sous forme de sucres. La symbiose peut donc s'interpréter en terme de bilan, et il est prévisible que le bénéfice qu'en retire la plante pour sa croissance sera d'autant plus grand que le champignon détourne moins de sucres ou que les "services" qu'il procure en retour (éléments minéraux, eau, protection contre les pathogènes, etc.) seront importants par rapport à la quantité de carbone consommée. En ce qui concerne l'eau, un paramètre rend bien compte du rendement global du système sol-champignon-arbre : l'efficacité photosynthétique d'utilisation de l'eau, définie comme le rapport pour un intervalle de temps donné du carbone fixé dans la biomasse (activité photosynthétique nette) à la quantité d'eau transpirée (déterminée par la conductance stomatique des feuilles). Il est en effet important de souligner que photosynthèse et fonctionnement hydrique sont forcément étroitement liés puisque les stomates contrôlent à la fois l'entrée du gaz carbonique dans les feuilles et la sortie de l'eau.

Guehl et Garbaye (1990) et Guehl *et al.* (1990) ont montré avec des semis de conifères cultivés en conditions hydriques non limitantes que la mycorhization augmentait à la fois la photosynthèse nette et la transpiration mais que le rapport des deux — c'est-à-dire l'efficacité photosynthétique d'utilisation de l'eau précédemment définie — était plus élevé chez les plants mycorhizés. Ceci traduit, pour une même quantité d'eau consommée, une plus forte allocation de carbone à l'arbre en dépit de la part attribuée au champignon. Les différents champignons étudiés n'ont pas la même efficacité à cet égard ; par exemple, *Laccaria laccata* est plus favorable que *Thelephora terrestris*. Les mêmes auteurs ont également montré que l'augmentation de la photosynthèse était en partie due à l'amélioration de la nutrition phosphatée procurée par le champignon.

Dosskey *et al.* (1991) ont élargi cette approche au cas d'un cycle de dessèchement ; ils proposent l'interprétation suivante des phénomènes constatés : en l'absence d'effets nutritionnels et d'effet direct du champignon sur l'absorption de l'eau, la photosynthèse nette et la conductance stomatique sont corrélées avec la proportion du carbone fixé qui est exportée vers le champignon. Une forte demande en carbone de la part du champignon stimule la photosynthèse et les stomates répondent en s'ouvrant, indépendamment de la régulation stomatique due à la contrainte hydrique.

Enfin, l'augmentation rapide de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère constatée depuis le siècle dernier a conduit à s'interroger sur la réponse des plantes à un tel bouleversement. Cette augmentation tend à stimuler la photosynthèse et à modifier les flux de carbone dans les plantes et dans les écosystèmes. En ce qui concerne les arbres forestiers et leurs ectomycorhizes, la question essentielle est de savoir comment sera réparti, entre les champignons et les arbres, le surplus de carbone fixé par la photosynthèse. Les premiers résultats que nous avons obtenus montrent que l'augmentation de la concentration du gaz carbonique atmosphérique modifie le statut mycorhizien des arbres et leur capacité d'acquisition de l'eau lors du dessèchement du sol (Guehl *et al.*, non publié). Cependant, ces résultats ont été obtenus dans des systèmes très simplifiés avec des symbioses monospécifiques ; il reste à évaluer l'importance du phénomène à l'aide d'expérimentations plus complexes mettant en œuvre des écosystèmes reconstitués avec différents champignons symbiotiques en compétition.

Pour résumer, il apparaît donc que la régulation de la "compétition" pour le carbone entre les deux partenaires de l'association, c'est-à-dire la répartition des photosynthétats, est au centre de tout le fonctionnement symbiotique des arbres à ectomycorhizes. L'utilisation de l'eau en est particulièrement affectée mais la complexité des interactions en jeu n'a pas encore permis de dégager des règles générales.

CONCLUSIONS : SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE ET CONSÉQUENCES POUR LA GESTION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

L'ensemble des faits que nous venons d'évoquer montrent que la symbiose ectomycorhizienne fait partie des structures développées lors de l'évolution des plantes terrestres pour utiliser au mieux des ressources hydriques limitées, en complément des adaptations propres à l'arbre que sont la cuticule, les tissus conducteurs et les stomates (pour une discussion plus approfondie sur ce sujet, lire l'article de Le Tacon et Selosse sur lequel s'ouvre ce numéro spécial de la *Revue forestière française*).

Nous avons également souligné la grande diversité des mécanismes impliqués dans la contribution du champignon au statut hydrique de l'arbre, depuis l'accès aux ressources jusqu'aux régulations stomatique et osmotique. Comme ces mécanismes peuvent coexister chez un même champignon et comme un même arbre est généralement associé à un grand nombre de champignons — on parle de **complexe mycorhizien** —, c'est la complémentarité fonctionnelle de différents symbiotes qui procure aux arbres souplesse et flexibilité pour s'adapter en permanence aux conditions environnementales fluctuantes. Par exemple, un champignon comme *Laccaria laccata* est performant pour valoriser l'eau à potentiel peu négatif grâce à son mycélium hydrophile diffus et son effet hormonal sur l'efficacité photosynthétique de l'eau. Puis, si le sol s'assèche, le relais est pris par des champignons à rhizomorphes comme *Rhizopogon* spp., *Scleroderma* spp. ou *Paxillus involutus* qui extraient plus efficacement l'eau à distance et la conduisent sans déperdition à la racine ; mais, dans le même temps, *Laccaria laccata* joue encore un rôle en contribuant à la régulation osmotique. Enfin, la sécheresse s'accroissant, seules les mycorhizes dues à *Cenococcum geophilum* survivent et permettront à l'arbre de reconstituer rapidement son stock d'eau lors de la première pluie. Ce scénario hypothétique n'a en réalité jamais été vérifié expérimentalement, même si les rôles individuels prêtés aux différents acteurs sont avérés ; son mérite est cependant de mettre en lumière les implications fonctionnelles et écologiques de la grande biodiversité fongique des forêts présentée par Guinberteau dans ce même numéro spécial, p. 25.

Les implications pratiques des connaissances que nous avons passées en revue doivent s'envisager à deux niveaux très différents de la gestion des écosystèmes forestiers productifs : la création de nouveaux peuplements par plantation (boisement de terres non forestières ou régénération artificielle) et la conduite des peuplements déjà installés dans le but d'optimiser la production de bois.

L'inoculation ectomycorhizienne au stade de la pépinière est une technique en développement rapide dans plusieurs pays — dont la France — pour améliorer la reprise et la croissance initiale des plantations sans interventions lourdes ou polluantes en forêt (voir la troisième partie de ce numéro spécial). Cette pratique de la mycorhization contrôlée repose sur la sélection de souches fongiques particulièrement performantes selon un critère dominant : la stimulation de croissance des plants en forêt. Les tentatives pour alléger ce criblage en conditions réelles par des tests de laboratoire portant sur des composantes connues de l'efficacité globale (production de phosphatases, de protéases, d'auxine, d'antibiotiques, etc.) n'ont jusqu'à présent jamais abouti faute de corrélation avérée entre le résultat des tests et la performance au champ. Ce n'est qu'avec le comportement du mycélium vis-à-vis de l'eau que des espoirs semblent permis à la suite des travaux déjà cités de Boyle et Hellenbrand (1991), de Lamhamedi *et al.* (1992) et de Neves Machado (1995). On remarquera cependant que cette approche de la mycorhization contrôlée par la sélection et l'introduction d'une souche performante unique est en contradiction avec l'avantage fonctionnel de la diversité des symbiotes évoqué plus haut, sauf si on suppose que la souche sélectionnée cumule à elle seule toutes les propriétés favorables — ce qui est peu probable. Il y a à cela une raison technique simple : on ne maîtrise pas l'inoculation de plus d'une souche à la fois pour reconstituer des complexes mycorhiziens comme dans les conditions naturelles ; c'est de façon aléatoire et non contrôlée que des champignons contaminants ou indigènes du site de plantation complèteront

la souche introduite. Il est certain cependant que de telles préoccupations vont peser de plus en plus dans la stratégie de sélection de souche des programmes de mycorhization contrôlée.

La gestion à plus long terme de l'efficacité hydrique des complexes ectomycorhiziens dans les peuplements établis est une tout autre question, particulièrement d'actualité en Europe depuis que l'accélération récente de la croissance des forêts a été démontrée (Spiecker *et al.*, 1996). Cette tendance est attribuée à un changement climatique global dont une composante à moyen terme serait l'aggravation des épisodes secs dans les régions tempérées. La conjonction de besoins en eau croissants et d'une ressource en diminution pose évidemment le problème de la stabilité des écosystèmes forestiers, qui dépend donc plus que jamais de tous les mécanismes de tolérance à la sécheresse et d'utilisation optimale de l'eau dont disposent les arbres et auxquels contribue la symbiose ectomycorhizienne.

Comme il n'est naturellement pas question de modifier radicalement les communautés fongiques de forêts entières par inoculation et substitution de souche, et que l'augmentation concomitante de la teneur de l'atmosphère en gaz carbonique complique le problème et rend toute prévision impossible, la meilleure sauvegarde dont nous disposons est de tirer parti au maximum de la biodiversité déjà évoquée plusieurs fois : toute pratique sylvicole favorisant la diversité des symbiotes sera de fait la garantie indirecte d'une meilleure gestion de l'eau. Parmi ces pratiques favorables, citons le mélange d'essences multipliant les hôtes potentiels, le mélange d'âges neutralisant les effets appauvrissants de la succession des cortèges fongiques, et une densité de peuplement modérée optimisant l'utilisation individuelle de l'énergie lumineuse.

J. GARBAYE

Équipe de Microbiologie forestière
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

J.-M. GUEHL

Équipe de Bioclimatologie
et Écophysiologie
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

BIBLIOGRAPHIE

- AUGÉ (R.M.), DUAN (X.). — Mycorrhizal and non-hydraulic root signals of soil drying. — *Plant Physiology*, vol. 97, 1991, pp. 821-824.
- AGERER (R.). — Characterization of ectomycorrhizas. — *Methods in Microbiology*, vol. 23, 1991, pp. 21-30.
- BOYLE (C.D.), HELLENBRAND (K.E.). — Assessment of the effect of ectomycorrhizal fungi on drought tolerance of conifer seedlings. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 69, 1991, pp. 1764-1771.
- BROWN (A.D.). — Microbial water stress physiology : principles and perspectives. — London : John Wiley and Sons, 1990. — 313 p.
- BROWNLEE (C.), DUDDRIDGE (J.A.), MALIBARI (A.), READ (D.J.). — The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. — *Plant and Soil*, vol. 71, 1983, pp. 433-443.
- COLEMAN (M.D.), BLEDSOE (C.), SMIT (B.A.). — Root hydraulic conductivity and xylem sap levels of zeatin riboside and abscisic acid in ectomycorrhizal Douglas fir seedlings. — *New Phytologist*, vol. 115, 1990, pp. 275-284.
- DAVIS (W.J.), TARDIEU (F.), TREJO (C.L.). — How do chemical signals work in plants that grow in drying soil ? — *Plant Physiology*, vol. 104, 1994, pp. 309-314.
- DOSSKEY (M.G.), BOERSMA (L.), LINDERMAN (R.G.). — Role of the photosynthate demand of ectomycorrhizas in the response of Douglas fir seedlings to drying soil. — *New Phytologist*, vol. 117, 1991, pp. 327-334.

- DRUGER (U.), SCHONBECK (F.). — Effect of vesicular arbuscular mycorrhizal infection on transpiration, photosynthesis and growth of flax (*Linum usitatissimum* L.) in relation to cytokinin levels. — *Plant Physiology*, vol. 141, 1992, pp. 40-48.
- GARBAYE (J.), ELTROP (L.), GEORGE (E.), GUEHL (J.-M.), VETTERLEIN (D.), WARTINGER (A.), SUN (Y.P.), UNESTAM (T.). — Drought stress and ectomycorrhizas. II- Plant water relations. — Neuvième Conférence nord-américaine sur les mycorhizes, Guelph (Ontario, Canada), 1993. — p. 62.
- GUEHL (J.-M.), GARBAYE (J.). — The effect of ectomycorrhizal status on carbon dioxide assimilation capacity, water-use efficiency and response to transplanting in seedlings of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 21, 1990, pp. 551-563.
- GUEHL (J.-M.), GARBAYE (J.), WARTINGER (A.M.). — The effects of ectomycorrhizal status on plant-water relations and sensitivity of leaf gas exchange to soil drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. In : *Mycorrhizas in Ecosystems* / D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter, I.J. Alexander Eds. — Cambridge : CAB International, 1992. — pp. 323-332.
- GUEHL (J.-M.), MOUSAIN (D.), FALCONNET (G.), GRUEZ (J.). — Growth, carbon dioxide assimilation capacity and water-use efficiency of *Pinus pinea* L. seedlings inoculated with different ectomycorrhizal fungi. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, 1990, pp. 91-100.
- GEORGE (E.), MARSCHNER (H.). — Nutrient and water uptake by roots of forest trees. — *Zeitschrift für Pflanzen-ernährung und Bodenkunde*, vol. 159, 1995, pp. 11-21.
- LAMHAMED (M.S.), BERNIER (P.Y.), FORTIN (J.A.). — Hydraulic conductance and soil water potential at the soil-root interface of *Pinus pinaster* seedlings inoculated with different dicaryons of *Pisolithus* sp. — *Tree Physiology*, vol. 10, 1992, pp. 231-244.
- NEVES MACHADO (M.H.). — La Mycorhization contrôlée d'*Eucalyptus globulus* au Portugal et l'effet de la sécheresse sur la symbiose ectomycorhizienne chez cette essence. — Nancy : Université de Nancy I, 1995. — 154 p. (Thèse de Doctorat).
- PIGOTT (C.D.). — Survival of mycorrhizas formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. — *New Phytologist*, vol. 92, 1982, pp. 513-517.
- REID (C.P.P.). — Mycorrhizae and water stress. In : *Comptes-rendus du Symposium Physiologie des Racines et Symbioses* / A. Riedacker et J. Gagnaire-Michard Éd. — Nancy : INRA, 1978. — pp. 392-408.
- SMITH (S.E.), READ (D.J.). — *Mycorrhizal Symbiosis*. — London : Academic Press, 1997. — 605 p.
- SPIECKER (H.), MIELIKÄINEN (K.), KÖHL (M.), SKOVSGAARD (J.). — *Growth Trends in European Forests*. — Berlin : Springer Verlag, 1996. — 372 p.
- UNESTAM (T.), SUN (Y.P.). — Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. — *Mycorrhiza*, vol. 5, 1995, pp. 301-311.
- VILLENEUVE (N.), LE TACON (F.), BOUCHARD (D.). — Survival of inoculated *Laccaria bicolor* in competition with native ectomycorrhizal fungi and effect on the growth of outplanted Douglas-fir seedlings. — *Plant and Soil*, vol. 135, 1991, pp. 95-107.
- WARTINGER (A.M.), BURLETT (M.), GUEHL (J.-M.), GARBAYE (J.). — Contribution of *Laccaria laccata* ectomycorrhizas to osmotic adjustment of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) under drought stress. — *Comptes-rendus du Quatrième Symposium Européen sur les Mycorhizes*, Grenade (Espagne), 1994. — p. 213.

LE RÔLE DES ECTOMYCORHIZES DANS L'UTILISATION DE L'EAU PAR LES ARBRES FORESTIERS (Résumé)

De nombreux résultats expérimentaux portant sur des semis et des jeunes arbres montrent que les plants mycorhizés valorisent mieux l'eau (en termes de développement, de croissance et d'accumulation de biomasse) et sont plus résistants à la sécheresse que les plants non mycorhizés. En outre, les souches de champignons diffèrent fortement de ce point de vue. Plusieurs mécanismes contribuent à cette amélioration : effet direct sur l'absorption de l'eau grâce à diverses stratégies d'exploration du sol par le mycélium, effet indirect à travers la modification de la régulation hydrique de l'arbre, ou changements dans l'efficacité d'utilisation de l'eau lors de la photosynthèse. La discussion porte sur la signification écologique de ces faits et sur leurs conséquences pour la gestion forestière.

THE ROLE OF ECTOMYCORRHIZAE IN FOREST TREE WATER-USE (Abstract)

According to the findings of several experiments on seedlings and young trees, mycorrhizal plants make better use of water (in terms of development, growth and accumulated biomass) and are more drought-tolerant than non-mycorrhizal ones. Moreover, fungal strains differ widely in this respect. Several mechanisms are involved — a direct effect on water uptake through various strategies of soil exploration by the mycelium, an indirect effect through the modification of water status regulation by the tree and changes in the water-use efficiency of photosynthetic carbon. The ecological relevance of these facts are discussed together with their consequences on forest management.