

Les arbres sont-ils connectés par les réseaux de champignons mycorhiziens ?

Fiche **QUESTIONS SUR...** n° 02.02.Q12

2018, révisée mai 2026

Francis MARTIN, Marc-André SELOSSE et Jean-Luc PEYRON, membres de l'AAF

Mots clés : racine, hyphes, mycélium, symbiose, réseau, mixotrophie, mycohétérotrophie

Les arbres sont associés à des champignons mycorhiziens : ceux-ci peuvent coloniser plusieurs individus, éventuellement d'espèces différentes en raison de leur faible spécificité ; en conséquence, des réseaux mycorhiziens relient les plantes. Ces réseaux constituent le vecteur de nutrition de certaines plantes de sous-bois, totalement ou partiellement dépendantes des champignons pour leur alimentation carbonée. Des flux de carbone entre arbres ont été mesurés en conditions expérimentales mais leur magnitude et leur signification écologique en forêts naturelles restent débattues. Des travaux, réalisés pour l'instant en laboratoire et en mésocosmes¹, suggèrent que des signaux d'alertes pourraient transiter dans ces réseaux.

Les mycorhizes des arbres forestiers

Dans les forêts boréales et tempérées non perturbées, les racines des grandes essences (pins, épicéa, chênes hêtre) portent généralement des ectomycorhizes qui peuvent être formées par plusieurs centaines d'espèces de champignons basidiomycètes (tels amanites et bolets) et ascomycètes (tels truffes). Morphologiquement, on distingue une racine ectomycorhisée par la présence d'hyphes fongiques, qui sont et des filaments microscopiques de 5 à 100 µm de diamètre constituant l'appareil végétatif du champignon et recouvrant la racine de l'arbre (Fig. 1). Les hyphes² de ce manteau se développent d'une part vers l'intérieur de la racine en s'insinuant entre les cellules du cortex racinaire, d'autre part vers l'extérieur en formant un mycélium (appareil végétatif constitué d'hyphes interconnectés) qui explore le sol. Alors que la croissance des hyphes est limitée vers l'intérieur à la partie périphérique de la racine (pas d'entrée dans les vaisseaux conducteurs des sèves), la croissance vers l'extérieur peut être extrêmement importante : plus de 1 000 mètres de mycélium par mètre de racine, ce qui augmente considérablement le volume de sol prospecté. Ce mycélium peut ainsi mobiliser des éléments minéraux peu mobiles, inaccessibles aux racines de l'arbre-hôte, et les lui fournir sous leur forme initiale ou après les avoir transformés (acides aminés pour l'azote par exemple).



Fig. 1 : Racine d'épicéa ectomycorhisée par le Laccaria améthyste (*Laccaria amethystina*)

L'établissement d'associations symbiotiques mycorhiziennes est une stratégie vitale pour la survie et la croissance des arbres, certains ne poussant même pas sans elles ; les hyphes externes peuvent également entrer en association avec les racines des plantes voisines. Pendant plus d'un siècle, l'étude de la symbiose mycorhizienne a construit la vision d'une association entre *une* plante et *un* champignon uniquement. Des recherches, au laboratoire et sur le terrain, révèlent cependant que ces associations mutualistes établissent des interactions bien au-delà de ces deux partenaires. La symbiose mycorhizienne structure un véritable réseau de plantes et de champignons d'espèces différentes, reliés entre eux : jusqu'à plusieurs centaines d'espèces de champignons par arbre et une vingtaine d'arbres colonisés par un même champignon. Des plantes voisines, même d'espèces différentes, partagent donc des champignons communs (Fig. 2 en page 2). L'exploration des implications fonctionnelles de ces réseaux commence à peine.

¹ Lieux confinés et contrôlés où des paramètres du milieu peuvent être modifiés

² Filament microscopique qui constitue l'appareil végétatif de la plupart des champignons et de certains lichens.

Les réseaux mycorhiziens permettent des flux nutritifs entre plantes

Des expérimentations spécifiques ont permis de montrer que des flux nutritifs importants sont échangés entre plantes ; ils portent sur des composés carbonés et sur d'autres ressources, notamment l'azote, le phosphore et l'eau.

Flux nutritifs carbonés

Dans les années 1990, le marquage³ de très jeunes bouleaux et sapins de Douglas (dont 90 % des racines étaient ectomycorhizées par les mêmes champignons), a été réalisé grâce à un apport de CO₂ enrichi en ¹³C et ¹⁴C respectivement. Ces marquages ont révélé un échange bidirectionnel de carbone entre les deux, avec un flux net en faveur du sapin de Douglas de 10 % à 25 % de sa photosynthèse pour les individus les plus ombragés. Ces résultats ont été largement cités comme preuve d'une coopération nutritive via le réseau ectomycorhizien toutefois il convient de les replacer dans leurs conditions d'obtention : des plantules très jeunes ne sont pas forcément généralisables aux adultes, tandis que la mesure est instantanée et non moyennée sur une année de végétation. Plusieurs des postulats méthodologiques de cette expérience ont depuis été remis en question⁴. Une expérience conduite dans une forêt du Jura suisse sur des peuplements adultes⁵ évaluée à environ 4 % la fraction du carbone photosynthétique d'un arbre transférée vers ses voisins via le réseau mycorhizien commun ; dans ce cas, le bilan net entre arbres de stature comparable est vraisemblablement proche de zéro, chaque arbre donnant autant qu'il reçoit, tandis que peu de carbone passe vers les parties aériennes. L'existence de ces flux carbonés via le réseau

mycorhizien est donc établie, mais leur magnitude en conditions naturelles et leur signification pour le bilan nutritionnel des arbres à l'échelle d'une saison restent débattues.

Flux d'échanges entre plantes d'azote, de phosphore et d'eau

Le réseau mycorhizien permet l'échange d'autres ressources que les composés carbonés entre plantes, comme le démontrent des dispositifs simples où on cultive deux plantes mycorhizées dans un même sol, en séparant leurs racines par une membrane à maille variable. Si la maille est fine (20-40 micromètres), elle laisse passer les hyphes de champignons qui établissent un réseau entre les plantes ; si elle est très fine, seules l'eau et les substances solubles passent à travers la membrane. On injecte ensuite une ressource marquée (¹⁵N, ³³P) à l'une des plantes : si les composés marqués sont transportés à la plante voisine uniquement quand le champignon fait le lien, c'est que le transfert est assuré par le réseau mycélien, et non le sol. On a ainsi pu démontrer des flux d'azote, de phosphate, ou encore d'eau par le réseau mycorhizien⁶.

Le degré de dépendance nutritive au réseau mycorhizien diffère selon les espèces

Des travaux ont démontré que plusieurs espèces d'orchidées et d'éricacées (famille de la bruyère), bien que vertes, sont partiellement nourries par un réseau mycorhizien qui les relie aux arbres voisins ! Elles s'adaptent ainsi à l'ombre des forêts, et complètent leur alimentation photosynthétique en récupérant des composés carbonés des arbres voisins, grâce au réseau mycorhizien, car partageant les mêmes champignons. Cette nutrition mixte – où les molécules carbonées sont à la fois issues de photosynthèse et du réseau mycorhizien – est appelée mixotrophie. La démonstration provient d'une propriété naturelle qui fait l'affaire des scientifiques : les champignons cèdent des ressources carbonées naturellement enrichies en un isotope rare du carbone, le ¹³C, dont l'abondance dans la plante permet donc d'estimer la fraction de la biomasse venue du

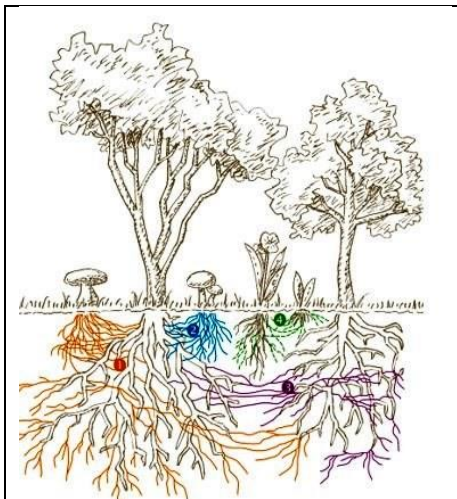


Fig. 2 : Réseaux mycorhiziens en forêt (les filaments des champignons sont représentés par des couleurs différentes selon les espèces et seul un petit nombre d'espèces est dessiné pour des raisons de lisibilité). Les arbres (et quelques plantes herbacées comme des orchidées forestières) sont reliés par des champignons formant des ectomycorhizes comme (3) et (4), bien que certains champignons puissent être spécifiques (2). Les plantes herbacées et certains arbustes partagent des champignons différents (4), produisant des endomycorhizes, et forment un réseau indépendant qui n'est pas décrit dans le texte. Modifié de van der Heijden et al. (2015), *New Phytol.* 205 : 1406.

³ Simard et al

⁴ Karst, Jones et Hoksema, 2023

⁵ Klein et al., 2016

⁶ Motosugi et Terashima, 2008 ; He et al., 2005 Selosse et al. 2006

page 2 Fiche consultable sur le site internet www.academie-agriculture.fr onglet "Publications" puis "Table des matières des documents de l'Encyclopédie".

champignon. Cette fraction, variable, augmente quand les plantes grandissent à l'ombre : elle peut atteindre jusqu'à 90 % du carbone de la plante. Il existe, de façon similaire, un enrichissement en ^{15}N ⁷

Chez certaines orchidées, mixotrophes de surcroît, de fantomatiques mutants blancs ayant perdu toute chlorophylle (Fig. 3) survivent plusieurs années, entièrement nourris par leurs champignons mycorhiziens⁸. Certes, ils produisent moins de graines car les ressources de la photosynthèse leur font défaut, mais ils démontrent le rôle nutritif du réseau pour les espèces mixotrophes, chez qui la photosynthèse devient facultative. De plus, de tels mutants de plantes mixotrophes ont sans doute engendré des espèces sans chlorophylle : ces espèces forestières – totalement non-chlorophylliennes, mais non parasites directes d'autres plantes – sont entièrement nourries par les champignons qui forment des réseaux mycorhiziens : on les dit mycohétérotrophes, telle l'orchidée néottie nid-d'oiseau (*Neottia nidus-avis* ; Fig. 4), ou le monotrope (*Hypopitys monotropa*), une éricacée. Le réseau mycorhizien permet à ces plantes de vivre à l'ombre de nos forêts. Dans les sous-bois tropicaux, sous l'ombre des canopées épaisses, de telles espèces sans chlorophylle abondent, parmi lesquelles des représentants sans chlorophylle des familles de la gentiane ou des polygales par exemple ; elles sont nourries, grâce à des champignons partagés avec les racines des arbres de la canopée. Les arbres y ont gagné la compétition pour la lumière, mais ils sont rattrapés par de plus petites plantes qui, dans leur ombre, utilisent les réseaux mycorhiziens !



Fig. 3 : chez les orchidées forestières mixotrophes, vertes, des individus sans chlorophylle survivent parfois, nourris par le réseau mycorhizien. On voit ici 2 pieds de Céphalanthère pâle (*Cephalanthera damasonium*), vert à gauche (le type habituel de l'espèce) et un dépourvu de chlorophylle à droite (photo P. Pernot.)



Fig. 4 : les plantes mycohétérotrophes forestières sont entièrement nourries par le réseau mycorhizien qui les relie aux arbres. A gauche, le Monotrope ou Sucepin (*Hypopitys monotropa*, une éricacée) ; à droite, la Néottie (*Neottia nidus-avis*, une orchidée). (photo M.-A. Selosse.)

La transmission de signaux d'alerte

Il existe aussi un effet inattendu entre plantes reliées par un réseau mycorhizien : elles pourraient même partager des signaux d'alertes⁹ que n'échangent pas deux plantes voisines n'ayant pas de champignons communs. Dans une plante infectée par un champignon pathogène, ou grignotée par un insecte, des réactions de défense se mettent en place pour limiter l'attaque. Dans certains cas, les plantes proches reliées par un réseau mycorhizien, et vierges de toute attaque, mettent en place des défenses similaires en un à deux jours après l'attaque de leur voisine ! On a pu parler "d'autoroutes de l'information" entre plantes, mais on ignore la nature des signaux, et la façon dont ils transitent dans les hyphes ou à leur surface ; de plus, les hyphes dans le sol constituent plutôt un ensemble de "chemins vicinaux" multiples et petits, même s'ils portent efficacement les informations. S'agit-il d'une ou plusieurs molécule(s) qui circule(nt) ou diffuse(nt) dans ou à la surface des hyphes ? Des dépolarisations le long des hyphes ont même été proposées – mais on ne sait encore rien du mécanisme. Bien plus, ces transmissions de signaux ont été démontrées en pots, ou en mésocosmes (systèmes de blocs de sols élevés en pépinière ou en serre), et leur évaluation dans la nature reste donc à faire. Partant de la nutrition, on arrive à un aspect protecteur des réseaux mycorhiziens, mais il reste du chemin avant de comprendre l'importance exacte de ces rôles pour l'arbre.

La notion de réseau coopératif : ce que la science établit et ce qu'elle n'établit pas encore

Depuis la fin du XX^e siècle, la notion de réseau mycorhizien a connu une popularisation considérable sous l'appellation anglophone de *Wood Wide Web*, véhiculant l'image d'une forêt solidaire où les arbres s'entraident activement via leur réseau fongique commun. Si l'existence de ce réseau et sa capacité à transporter des ressources entre plantes sont démontrées, une analyse systématique de la littérature scientifique publiée sur ce sujet¹⁰ a mis en évidence un biais marqué de citation positive : les études mentionnant des transferts significatifs sont préférentiellement citées, alors que les expériences ayant obtenu des résultats nuls ou ambigus le sont beaucoup moins ; on observe ainsi 40 % de citations erronées concernant les réseaux

⁷ Selosse et Roy, 2012 ; Hynson et al., 2013

⁸ Roy et al., 2013

⁹ Barto et al., 2012

¹⁰ Karst, Jones et Hoeksema

mycorhiziens. En conséquence le consensus apparent autour du rôle « coopératif » des réseaux mycorhiziens entre arbres excède ce que l'ensemble des données disponibles permet de conclure. Ce que l'on peut affirmer avec confiance est plus restreint : les réseaux mycorhiziens constituent le vecteur principal de nutrition carbonée pour les plantes mycohétérotrophes et mixotrophes de sous-bois ; en revanche, leur rôle nutritif entre arbres adultes de même stature reste à démontrer à l'échelle de la forêt. On peut ajouter que – dans certaines conditions en forêts tempérées – on observe un *effet pouponnière* : les mycéliums établis autour des adultes permettent aux germinations d'être plus vite et mieux mycorhizées ; même si cela ne repose pas sur un flux de carbone direct des grands arbres vers les plantules, le mycélium "prépayé" par les adultes est une économie de carbone pour les plantules, qui sont plus riches en azote et en phosphore, voire survivent mieux, au moins dans certaines analyses¹¹. En ce cas, les graines proviennent le plus souvent des arbres surplombants, ainsi peut-on lire cette situation comme un soin maternel.

Sur les causes évolutives de la coopération entre plantes

L'avantage pour une plante d'avertir ou de nourrir des voisines, qui sont aussi ses concurrentes, n'est pas évident, puisque deux voisines sont en compétition pour la lumière ou les ressources du sol.

Début XXI^e, une littérature de vulgarisation a un peu vite conclu à un principe d'entraide entre végétaux. Mais favoriser ses voisines, c'est partager une partie de ses ressources, donc risquer de produire moins de descendants ; mais une telle situation n'est en général pas retenue par la sélection naturelle, qui sélectionne ce qui augmente le nombre de descendants. Pour résoudre ce paradoxe, deux hypothèses sont avancées¹².

Un mécanisme entre plantes de même espèce

C'est la sélection de parentèle, un mécanisme sélectif qui annule le risque d'aider une plante qui n'aiderait pas en retour : si elle est fortement apparentée (par exemple parce que les deux plantes sont issues du même pied-mère voisin), les descendants de l'une seront de toute façon très proches de ceux de l'autre, donc l'entraide aboutit presque aux mêmes descendants. Ce paradoxe est contourné si l'entraide augmente le nombre global des descendants des plantes en interaction. On pense que ce mécanisme pourrait exister entre un arbre-mère et ses descendants autour de lui, et expliquer un effet dit de pouponnière décrit ci-dessus.

Des coopérations par réseau mycorhizien entre espèces différentes

Dans ce cas, on peut envisager que la coopération est contrainte, pour des raisons différentes. Dans les cas où une plante reçoit du carbone ou de l'azote du champignon en grande quantité (comme dans la mixotrophie), il se peut qu'elle soit simplement un parasite du champignon, et donc des autres plantes qui lui sont associées. Il est également envisageable que le champignon – loin d'être un tuyau inerte que suggère implicitement le *Wood Wide Web* – contrôle lui-même les flux de ressources dans le réseau mycorhizien. On peut alors faire l'hypothèse que cette répartition entre plantes voisines a été sélectionnée car le champignon pratiquant de tels échanges lisse la compétition, étant toujours plus assuré d'avoir une plante-ressource car plus de plantes survivent à la compétition. A contrario, un champignon qui laisserait une ou deux plantes gagner la compétition aurait de moins nombreux partenaires, et risquerait plus quand l'un d'entre eux viendrait à mourir. Les réseaux mycorhiziens montrent finalement que la plante n'est pas seule dans son milieu, et qu'une part plus ou moins grande de son fonctionnement et de son évolution dépend de ses champignons mycorhiziens mais aussi des autres plantes avec lesquelles ceux-ci interagissent, donc d'un réseau d'interactions.

• Ce qu'il faut retenir :

Un arbre peut être associé à plusieurs champignons mycorhiziens, et vice versa : il en résulte des réseaux mycorhiziens reliant les arbres entre eux, et à certaines plantes de sous-bois. Des flux de carbone transitent bien par ces réseaux, mais leur magnitude en forêt naturelle et leur impact sur le bilan nutritionnel des arbres adultes reste contesté. Des transferts de signaux d'alertes ont été démontrés au laboratoire et en mésocosme, leur réalité en forêt n'est pas établie. La prudence s'impose sur la signification de ces réseaux comme "entraide entre les arbres."

Pour en savoir plus : Jean Garbaye (2013) La symbiose mycorhizienne. Quae., M.A.Selosse Jamais seul Actes Sud

¹¹ Dickie et al. 2010

¹² Selosse et al., 2006