The cover features a cross-section of the earth. At the top, a small, thin tree with green needles stands on a grassy hill under a clear blue sky. Below the surface, the soil is dark brown. A network of roots is visible, with several prominent, glowing white mycorrhizal structures that look like intricate, web-like or spherical clusters. The title 'LES MYCORRHIZES' is printed in large, bold, yellow letters across the middle of the soil section. Below it, the subtitle 'L'ESSOR DE LA NOUVELLE RÉVOLUTION VERTE' is written in white, underlined letters. In the lower right of the soil section, the text 'Édition revue et augmentée' is printed in white. At the bottom right corner, the publisher's logo 'éditions Quæ' is displayed in white, with 'Quæ' in a larger, stylized font.

J. André Fortin
Christian Plenchette
Yves Piché

LES MYCORRHIZES

L'ESSOR DE LA NOUVELLE RÉVOLUTION VERTE

Édition revue et augmentée

éditions
Quæ

LES MYCORHIZES
L'ESSOR DE LA NOUVELLE RÉVOLUTION VERTE

J. André Fortin
Christian Plenchette
Yves Piché

LES MYCORHIZES

L'ESSOR DE LA NOUVELLE RÉVOLUTION VERTE

Édition revue et augmentée

éditions
Quæ

Nouvelle édition revue et augmentée publiée sous le titre original

Les mycorhizes. L'essor de la nouvelle révolution verte

J. André Fortin, Christian Plenchette et Yves Piché

Copyright 2015, Les Editions Multimondes Inc

Première édition publiée en 2008 sous le titre

Les mycorhizes. La nouvelle révolution verte.

Coédition Éditions Multimondes/Éditions Quæ

Éditions Quæ
C/O Inra
RD 10
78026 Versailles cedex
www.quae.com

ISBN 978-2-7592-2434-0

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

*Rien n'est plus puissant qu'une idée
venue à son temps.*
Victor Hugo

*À Bernard Bélanger,
un entrepreneur de vision qui a compris
avant tous les autres l'intérêt des mycorrhizes
et qui a su traduire une partie de nos rêves
de scientifiques en réalité concrète.*

Remerciements

Nous exprimons d'abord notre gratitude à tous nos étudiants chercheurs dont les travaux nous ont enseigné une bonne partie de ce que nous savons. Plusieurs collègues ont lu le manuscrit et nous ont apporté de nombreux commentaires judicieux tant sur le fond que sur la forme. Il s'agit de Yolande Dalpé, Chantal Hamel, Susan Parent, Marc St-Arnaud et Martin Trépanier. Par ailleurs, la lecture critique de Violaine Margueret a permis d'apporter de nombreuses améliorations au manuscrit et Julie Ferland nous a été d'un grand secours pour la conception de nombreuses figures. Enfin, nous remercions l'équipe de MultiMondes pour l'excellent travail effectué au cours de la démarche d'édition.

Avant-propos

Avant-propos de la deuxième édition

Il y a déjà 7 ans, nous publions *Les mycorhizes: la nouvelle révolution verte*. Chaque mois, depuis ce moment, plus de 200 nouvelles publications scientifiques voient le jour, pour un total approximatif de 12000 nouvelles contributions, provenant de plus de 150 pays. Cette explosion d'information montre jusqu'à quel point ce thème de recherche, d'innovation et de développement est maintenant reconnu comme un phénomène fondamental et universel dans l'évolution et le fonctionnement des plantes et des écosystèmes terrestres. Un des points tournants les plus significatifs vient de l'observation d'un nombre croissant de travaux portant sur l'horticulture, les petites et les grandes cultures agricoles, la foresterie, l'environnement et la réhabilitation des sites affectés par les activités humaines. On doit aussi constater que le rôle et l'utilisation des mycorhizes deviennent une préoccupation de premier ordre dans presque tous les pays de la planète.

À Delhi, en Inde, en janvier 2013, le ministre de la Science et de la Technologie a affirmé, lors de son discours inaugural de la septième Conférence internationale sur les mycorhizes, que l'utilisation des mycorhizes est vitale pour l'Inde et qu'elle le deviendra pour l'humanité tout entière!

Depuis plus de 30 ans, nous sommes convaincus que l'utilisation des connaissances sur les mycorhizes pourra un jour transformer les pratiques horticoles et agronomiques partout dans le monde.

AVENIR DE L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE

La consommation d'aliments biologiques est appelée à se généraliser partout dans le monde. Par exemple, en Californie, un État américain très souvent à l'avant-garde de révolutions technologiques, la majorité des magasins d'alimentation de grandes surfaces offrent préférentiellement des aliments biologiques. Dans cette révolution verte déjà en marche, les mycorhizes sont appelées à jouer un rôle de premier plan notamment pour réduire, sinon éliminer, les engrais chimiques de synthèse et, si on sait s'y prendre, une bonne partie des biocides destinés à repousser les parasites.

En fait, la dédicace que nous adressions à M. Bernard Bélanger, dans la première édition de cet ouvrage, en 2008 : «Un entrepreneur de vision qui a compris avant tous les autres l'intérêt des mycorhizes et qui a su traduire une partie de nos rêves de scientifiques en réalité concrète», semble quelque peu désuète, car les développements actuels dépassent déjà tout ce que nous aurions pu imaginer. La production et l'utilisation des inoculums mycorhiziens réalisées dans son entreprise connaissent un vif succès commercial à l'échelle de centaines de milliers d'hectares et, bientôt, de millions d'hectares. Et, partout dans le monde, des entreprises se lancent sur cette même piste.

Ce développement ne devrait pas nous surprendre puisque la presque totalité des plantes terrestres vivent en symbiose avec leurs champignons mycorhiziens depuis plus 400 millions d'années. Pourtant, tous les concepts et les pratiques agronomiques actuels ont été élaborés et sont appliqués comme si les mycorhizes n'existaient pas. Or, ces dernières sont omniprésentes et affectent profondément et de multiples façons la vie des plantes, incluant la presque totalité des plantes cultivées. Force nous est d'admettre que tous les concepts et les pratiques agricoles doivent être repensés à la lumière du rôle des mycorhizes.

Avant-propos

Avant-propos de la première édition

L'existence et la nature de la symbiose mycorhizienne ont été mises en lumière vers la fin du 19^e siècle, en Allemagne, par Albert Bernhard Frank, et, plus tard en France, par Noël Bernard. Au cours de la première moitié du 20^e siècle, Elias Melin a fait école en Suède en décrivant les ectomycorhizes et en démontrant expérimentalement les relations étroites qui existent entre de nombreuses essences forestières et une large gamme de champignons supérieurs de la forêt, surtout des basidiomycètes, ainsi que quelques ascomycètes. À cette même époque, A.B. Hatch aux États-unis, a mis en évidence le rôle incontestable des champignons ectomycorhiziens dans la nutrition minérale des arbres forestiers. Il faudra cependant attendre le milieu du 20^e siècle pour qu'en Angleterre, à Oxford, John-Laker Harley et son groupe démontrent les mécanismes physiologiques par lesquels les champignons obtiennent leur carbone et leur énergie à partir des racines des arbres qu'ils colonisent. Ils ont également illustré comment les mycorhizes interviennent dans l'absorption des minéraux du sol. À la même époque et dans ce même pays, ce fut au tour de Barbara Mosse de mettre en lumière le rôle des mycorhizes arbusculaires chez une majorité d'espèces végétales du monde, y compris la presque totalité des plantes agricoles. Au début des années 1970, on pouvait déjà dire des symbioses mycorhiziennes qu'elles constituent un phénomène fondamental et universel dans le monde vivant.

Au cours des 35 dernières années, une multitude de travaux ont clairement démontré l'intérêt scientifique et pratique de ces symbioses pour l'ensemble des végétaux du monde entier, que ce soit dans les écosystèmes naturels ou ceux

aménagés par l'homme. Pourtant, en dépit de ces preuves répétées et irréfutables, un grand nombre de praticiens en horticulture, en agriculture, en foresterie et en environnement comprennent encore mal l'importance pratique de ce phénomène. Les pratiques durables dans ces domaines d'application ont pourtant tout à gagner d'une utilisation judicieuse des symbioses mycorhiziennes. Ce retard de perception s'explique sans doute par le fait que les chercheurs travaillant sur les mycorhizes ont pris l'habitude de se parler entre eux, lors de leurs conférences nationales et internationales et dans leurs publications, sans pour autant rendre accessibles les résultats de leurs recherches auprès des usagers potentiels. Plus récemment, la communauté scientifique a commencé à s'ouvrir plus largement aux applications, mais il reste encore beaucoup de chemin à faire.

C'est dans cet esprit que nous avons préparé ce livre, qui vise à la fois à faire comprendre la biologie des mycorhizes dans ce qu'elle a de plus fascinant et à montrer comment en tirer profit dans de très nombreux aspects de la culture des plantes et de leur protection, tout en assurant le maintien des équilibres naturels.

En écrivant ce livre, nous avons pensé aux étudiants et à leurs professeurs, à tous les cycles d'enseignement, en particulier à ceux qui s'intéressent à la biologie, l'horticulture, l'agriculture, la foresterie et l'environnement. Cet ouvrage s'adresse également à tous ceux qui sont impliqués dans la culture des végétaux, la récolte des champignons forestiers comestibles, la culture maraîchère, la production en serre et en pépinière, la production au champ, les grandes cultures, la réfection de la végétation, ainsi qu'au personnel des centres de jardinage. Ce document pourra aussi intéresser les mycologues amateurs qui comprendront mieux la biologie des organismes qui les passionnent et comment on pourrait réaliser la culture de certaines espèces gastronomiques recherchées.

Nous espérons que cet ouvrage contribuera à simplifier et à canaliser l'immense quantité d'information scientifique qui existe et qui continue d'être produite de façon accélérée, afin qu'elle devienne utile aux sociétés d'ici et d'ailleurs.

Table des matières

Avant-propos de la deuxième édition	xi
Avant-propos de la première édition.....	xiii
CHAPITRE 1 La vie en symbiose.....	1
CHAPITRE 2 Les symbioses végétales et leurs structures	5
CHAPITRE 3 Origine des symbioses végétales et leurs rôles dans l'évolution de la vie terrestre.....	29
CHAPITRE 4 Physiologie des mycorhizes.....	39
CHAPITRE 5 Les mycorhizes dans les écosystèmes.....	51
CHAPITRE 6 Biologie des champignons forestiers comestibles	61
CHAPITRE 7 La récolte des champignons forestiers comestibles	71
CHAPITRE 8 Production des inoculum mycorhiziens arbusculaires.....	79
CHAPITRE 9 Les mycorhizes en horticulture.....	91
CHAPITRE 10 Les mycorhizes en agriculture	99
CHAPITRE 11 Production des inoculum ectomycorhiziens.....	127
CHAPITRE 12 Les mycorhizes en foresterie	131
CHAPITRE 13 Les mycorhizes et l'environnement.....	137
CONCLUSION	147
Glossaire	153
Pour en savoir plus.....	157
Index.....	161

La vie en symbiose

L'étude de la vie animale nous amène le plus souvent à constater que les organismes vivants sont en perpétuelle **compétition**¹ pour leur nourriture et leur habitat, directement ou indirectement. Cette compétition pour les ressources, toute simple chez les végétaux, peut se traduire chez les animaux par des relations plus agressives telles que la **prédation**.

En examinant la vie des végétaux supérieurs, on y rencontre également de la compétition, du **parasitisme** et de la prédation, et on pourrait s'arrêter à cette simple constatation. Mais, si nous allons au-delà de cette perception primaire et après plusieurs vérifications, nous découvrons qu'il existe des relations plus harmonieuses chez les plantes et même chez les animaux.

Déjà, par la mise en commun de leurs génomes, certains microorganismes primitifs ont donné naissance aux cellules **eucaryotes**, comme celles qui constituent les champignons, les algues, les plantes et les animaux, ainsi que le corps humain. En effet, les mitochondries de nos cellules, impliquées dans la respiration et la libération de l'énergie provenant de nos aliments, ainsi que les chloroplastes des plantes vertes leur permettant de capter l'énergie solaire par la photosynthèse, sont, dans les deux cas, d'origine symbiotique, entre des bactéries et des cellules primitives (figure 1.1). On constate donc que la **symbiose** a joué un rôle déterminant dans l'évolution des cellules eucaryotes, telles que nous les connaissons aujourd'hui. Ainsi, l'origine des chloroplastes provient de cellules ancestrales qui se nourrissaient d'algues et de bactéries en les phagocytant (voir **phagocytose**). Il existe encore

1. Voir la définition des termes orangés dans le glossaire à la fin du livre.

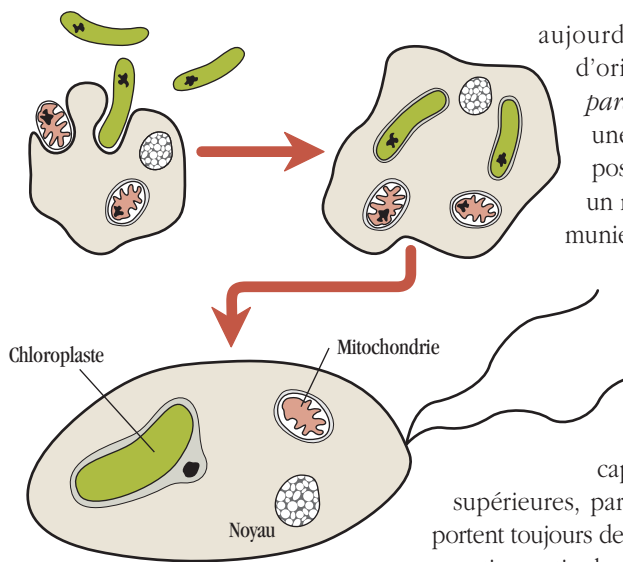


Figure 1.1 – Un protiste ancestral ayant phagocyté des algues cyanophycées (en vert) et des bactéries (en rouge) a vu ces proies se transformer en organelles pour former les chloroplastes et les mitochondries. Chacune de ces organelles conserve un vestige des organismes ancestraux, sous forme d'ADN chloroplastique ou mitochondrial.

aujourd'hui un protozoaire remarquable d'origine plus récente, le *Cyanophora paradoxa*, portant dans son cytoplasme une algue cyanophycée. Ce protozoaire possède son propre code génétique, dans un noyau distinct, et l'algue est également munie de son propre code génétique dans un autre noyau. Lorsque la division cellulaire s'effectue, les deux noyaux se divisent en parallèle. Au cours de la coexistence, l'algue hébergée a perdu une partie de son code génétique, de sorte qu'elle n'a plus la capacité de vivre seule. Chez les plantes supérieures, par exemple l'épinard, les chloroplastes portent toujours des traces de leur origine et on y retrouve une petite partie du code génétique de l'algue ancestrale.

En examinant la vie végétale de ce point de vue, on découvre rapidement que les plantes vertes vivent en collaboration étroite et universelle avec de nombreux microorganismes du sol. On apprend également que plusieurs organismes du sol, le plus souvent invisibles à l'œil nu, ont joué des rôles déterminants dans l'évolution de l'ensemble des plantes supérieures, telles qu'on les connaît aujourd'hui.

Ces organismes interviennent dans la nutrition des plantes, dans l'absorption de l'eau à partir du sol, dans leur protection contre des agents pathogènes et dans leur résistance aux stress environnementaux. Ils jouent également des rôles déterminants dans la composition, la distribution et le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Après une étude approfondie de la question, on en arrive à conclure que les microorganismes utiles sont omniprésents et universels dans la vie des plantes et des écosystèmes. Cela n'est pas le cas pour ceux qui causent des dommages, par parasitisme ou prédation, qui sont restreints à un nombre réduit d'hôtes, et qui provoquent souvent la disparition de leurs espèces hôtes.

Ainsi, le modèle végétal nous montre une face cachée du monde vivant qui s'oppose en bonne partie au modèle animal, du moins tel qu'on nous le propose