

COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES LORS DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES

PREMIÈRE PARTIE : MÉTHODES D'ÉTUDE, CARACTÉRISATIONS ET FONCTIONNEMENT (REVUE BIBLIOGRAPHIQUE)

CHARLINE HENRY – MARC-ANDRÉ SELOSSE – FRANCK RICHARD –
HERINIAINA RAMANANKIERANA – MARC DUCOUSSO

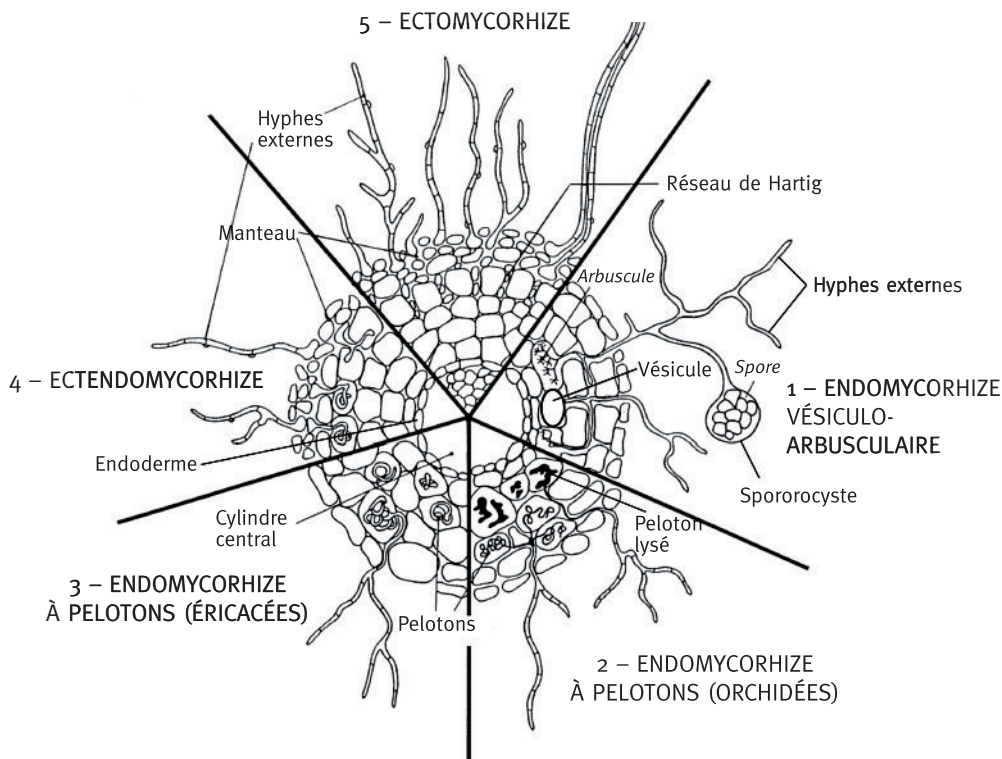
La symbiose mycorhizienne, qui concerne 80 % des espèces de plantes terrestres (Wang et Qiu, 2006), est une association entre un champignon et la racine d'une plante. Cette relation symbiotique est vitale pour les deux partenaires : elle permet des échanges de carbone, de nutriments et d'eau entre les champignons et les plantes par le biais d'un organe symbiotique, la mycorhize (Smith et Read, 2008). Il existe deux principaux types d'organes symbiotiques, l'ectomycorhize (ECM), visible à l'œil nu, où le champignon ne pénètre pas à l'intérieur des cellules racinaires, et la mycorhize à arbuscules (MA) visible au microscope où le mycélium du champignon pénètre à l'intérieur des cellules racinaires (figure 1, p. 126). Dans les régions tempérées, beaucoup d'essences ligneuses sont ectomycorhizées, tandis que certains arbres et la majorité des herbacées et des arbustes forment des MA, une symbiose qui est sans doute apparue dès l'origine des végétaux vasculaires (Selosse et Le Tacon, 2001). Les champignons mycorhiziens (mycéliums qui colonisent plusieurs racines et qui forment des organes reproducteurs) constituent donc un élément essentiel du fonctionnement des écosystèmes.

Lorsqu'une perturbation importante se produit sur un site, elle détruit la biomasse végétale visible mais aussi une part importante des microorganismes du sol dont les champignons mycorhiziens. Cela a été observé lors de glaciations (Jumpponen *et al.*, 2002), d'exploitations minières (Allen et Allen, 1980), d'incendies de forêts (par exemple Kipfer *et al.*, 2011), d'érosion des sols (Mårtensson et Olsson, 2012) ou d'exploitations forestières (Lazaruk *et al.*, 2005). La perturbation est le point de départ du processus de succession végétale qui peut être défini comme « un processus continu de colonisation et d'extinction de populations sur un site » (Bazzaz, 1979). Chez les champignons, le processus de succession a été défini comme la séquence d'occupation d'un même site par différents champignons ou différentes associations de champignons (Rayner et Todd, 1979). On distingue la succession primaire, qui est le développement de l'écosystème sur des surfaces nues où de sévères perturbations ont détruit toutes les activités biologiques (Walker et del Moral, 2003), de la succession secondaire, qui est le processus de rétablissement d'une communauté ressemblant raisonnablement à l'originale après une perturbation temporaire qui n'efface pas tous les effets de la succession qui a précédé (Horn, 1974). Que ce soit lors de successions primaires ou secondaires, les communautés végétales et de champignons mycorhiziens sont étroitement liées et la dynamique de l'une de ces communautés se répercute sur la dynamique de l'autre. La dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est un processus complexe.

FIGURE 1

**LES PRINCIPAUX TYPES MYCORHIZIENS ACTUELS,
AVEC LES PRINCIPALES STRUCTURES FORMÉES
SUR UNE COUPE TRANSVERSALE DE RACINE**

Modifié de Selosse et Le Tacon (2001)



Nous allons ici essayer de décrire ce processus, de le comprendre et enfin de l'utiliser dans des stratégies visant à accélérer les processus de succession qui mèneront à la mise en place d'un peuplement forestier résilient. Le propos est divisé en deux parties. La première décrit la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale ainsi que les moteurs de cette dynamique. Une seconde partie, qui sera publiée dans le numéro 4-2014 de la *Revue forestière française*, montrera les effets de cette dynamique sur le fonctionnement de l'écosystème et les outils qui peuvent être mis en place pour favoriser cette dynamique et accélérer des processus de succession végétale dans des contextes de restauration écologique.

**LES MÉTHODES UTILISÉES POUR ÉTUDIER LA DYNAMIQUE
DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES LORS DE LA SUCCESSION VÉGÉTALE**

Pour étudier la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours du temps, de nombreuses études utilisent des approches expérimentales synchroniques à l'aide de chronoséquences (par exemple Johnson *et al.*, 1991 ; Oehl *et al.*, 2011). Lorsqu'une perturbation se produit à différents moments en divers sites d'écosystèmes comparables, les chercheurs peuvent étudier simultanément

plusieurs stades de succession en comparant entre eux des sites plus ou moins anciennement perturbés. Ceci se présente notamment lors de la fonte et du retrait progressif d'un glacier (par exemple Helm *et al.*, 1994 ; Blaalid *et al.*, 2012), lors de la restauration progressive d'une mine (Gebhardt *et al.*, 2007), lorsque des feux de forêt se produisent à différents moments (par exemple Kipfer *et al.*, 2011), lors de coupes rases de parcelles forestières plus ou moins anciennes (par exemple Kranabetter *et al.*, 2005) ou lors d'abandons de champs plus ou moins anciens (Johnson *et al.*, 1991). Nara *et al.* (2003b) ont profité du ralentissement du développement d'un écosystème avec la baisse de la température pour obtenir différents stades de successions selon un gradient d'altitude après une coulée de lave. Les durées nécessaires au vieillissement d'un peuplement forestier ou à la mise en place des processus de successions végétales sont telles qu'il est pratiquement incontournable d'appréhender la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours du temps par ces approches synchroniques : l'approche diachronique (suivi dans le temps) est impossible. Mais le fait d'inférer la variation dans le temps à partir d'une variation dans l'espace peut introduire des biais. En effet, des paramètres environnementaux comme la composition chimique du sol ou des facteurs climatiques peuvent varier (Jumpponen *et al.*, 2012). Il peut parfois être difficile de savoir si des différences en termes de composition des communautés mycorhiziennes le long d'une chronoséquence sont dues au stade de succession ou à des facteurs environnementaux (Gebhardt *et al.*, 2007). Ce biais est encore plus important lorsqu'un unique peuplement (et donc un seul site) par classe d'âge est pris en compte, comme c'est le cas dans plusieurs études (Visser, 1995 ; Kranabetter *et al.*, 2005 ; Leduc *et al.*, 2013).

Par ailleurs, la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est souvent étudiée par le biais des structures formées lors de la sporulation. Les sporophores (organes porteurs de spores) sont étudiés chez les champignons ECM (par exemple Nara *et al.*, 2003a) tandis que les spores formées dans le sol sont utilisées pour les champignons MA (Johnson *et al.*, 1991). Les études basées sur l'observation des sporophores sont relativement rapides et peuvent être répétées plusieurs fois dans l'année : elles permettent donc de prendre en compte l'évolution au cours du temps de la fructification des espèces ECM qui fructifient de façon épigée et visible à l'œil nu. Cela peut permettre de comprendre les stratégies écologiques de certains champignons. Cependant, l'étude des communautés de sporophores donne des indications limitées sur les communautés souterraines car elles ne permettent de détecter que les espèces qui fructifient au moment de l'étude (Frankland, 1998). Or les échanges de nutriments entre la plante et le champignon se font au niveau de la mycorhize tandis que l'acquisition des nutriments du sol par le champignon se fait par le réseau mycélien du sol. Le problème est le même lorsque les communautés MA sont étudiées par l'observation de leurs spores. En effet, les communautés MA sont plus diversifiées que ce qui peut être observé par un comptage des spores (Smith et Read, 2008). De plus, même s'il fructifie, l'abondance d'un champignon n'est pas nécessairement corrélée à la production de spores (Wu *et al.*, 2007) et de très nombreuses études ont depuis longtemps souligné que les communautés analysées par les sporophores diffèrent qualitativement et quantitativement des communautés hypogées (Gardes et Bruns, 1996). Les études des communautés mycorhiziennes souterraines représentent donc un complément très utile pour comprendre l'influence des champignons mycorhiziens sur la communauté végétale. On peut identifier le champignon colonisant les racines par amplification par la *Polymerase Chain Reaction* (PCR), puis séquençage d'un fragment de l'ADN du champignon (souvent une portion de l'ADN ribosomal appelée ITS), puis comparaison à des banques de données où ce même fragment a été séquençé pour des espèces connues. Cette méthode peut donner des informations pertinentes sur la dynamique des espèces dominantes lors de la succession végétale, mais nécessite un effort d'échantillonnage conséquent. Comme la diversité des communautés mycorhiziennes est souvent très importante, les espèces rares ne sont pas toutes détectées par cette méthode (Kranabetter *et al.*, 2005). Les méthodes de séquençage à haut débit (pyroséquençage, illumina, etc.) permettent maintenant d'analyser rapidement un nombre très important d'échantillons pour un coût néanmoins plus élevé. Les espèces rares sont facilement détectées par

cette méthode, quoiqu'elle crée aussi des artéfacts. Désormais, les progrès réalisés dans les techniques de biologie moléculaire pour l'identification des mycorhizes apportent des informations complémentaires aux études portant uniquement sur les fructifications.

Mais l'identification taxonomique des mycorhizes, quelle que soit la méthode, ne permet pas pour autant de comprendre le rôle fonctionnel du champignon. Un champignon peut même rester présent dans la communauté tout au long de la succession végétale sans pour autant y garder la même fonction. Pourtant on peut supposer que l'évolution des fonctions d'un champignon dans la communauté mycorhizienne telles que son activité enzymatique ou sa capacité à échanger des nutriments avec la plante peut fortement impacter la communauté végétale. Ces changements fonctionnels pourraient se révéler plus pertinents que l'évolution taxonomique de la communauté. Il est aujourd'hui possible de comprendre certaines fonctions des mycorhizes en utilisant la PCR quantitative. Elle permet d'accéder à la partie du génome du champignon qui est réellement transcrite (le transcriptome) et donc aux gènes qui sont exprimés par le champignon. Mais à notre connaissance, aucune étude n'a cherché l'effet du stade de succession végétale sur les fonctions exprimées par les champignons mycorhiziens. Nous nous intéresserons donc dans la suite seulement aux causes et aux conséquences de la dynamique des taxons de champignons mycorhiziens lors de la succession végétale.

Les études portant sur la dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale sont souvent limitées aux horizons de surface du sol. Les échantillons sont collectés à moins de 10 cm de profondeur (Nara *et al.*, 2003b), moins de 20 cm (Twieg *et al.*, 2007) et quelquefois jusqu'à 40 cm (Taylor et Bruns, 1999) mais rarement au-delà. Pourtant, on sait que la présence de mycorhizes de différentes espèces et de mycélium extraracinaire dans le sol dépend de la profondeur (Taylor et Bruns, 1999 ; Genney *et al.*, 2006 ; Anderson *et al.*, 2014). Comme l'abondance des mycorhizes diminue rapidement avec la profondeur (Genney *et al.*, 2006), l'effort d'échantillonnage à mettre en œuvre pour ne détecter qu'une faible diversité supplémentaire est très important. Les conséquences de la succession végétale sur les communautés mycorhiziennes de profondeur restent donc méconnues. Il serait pourtant intéressant d'étudier ce point dans la mesure où les perturbations se produisant en surface n'affectent pas nécessairement de la même façon les communautés mycorhiziennes selon la profondeur. Nous pouvons en effet émettre l'hypothèse que les champignons mycorhiziens présents en profondeur sont mieux protégés de certaines perturbations par l'effet tampon du sol.

LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES AU COURS DE LA SUCCESSION VÉGÉTALE

La dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est caractérisée par une évolution puis une stabilisation de leur diversité, une modification des types mycorhiziens dominants et une spécialisation dans la relation plante-champignon.

Une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité des champignons mycorhiziens lors de la succession végétale jusqu'à la fermeture de la canopée

- *Une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité lors des successions primaires*

De nombreuses études ont montré une augmentation de la richesse spécifique (le nombre d'espèces présentes) et de la diversité (nombre et abondance relative des espèces) lors des successions primaires à partir des sporophores d'ECM (Nara *et al.*, 2003a) et pour les populations identifiées sur les racines, pour les champignons ECM et MA (Nara *et al.*, 2003b ; Blaaid *et al.*, 2012). La situation

est plus complexe dans les cas de successions secondaires où la richesse spécifique et la diversité n'évoluent pas de la même façon.

Lors du vieillissement de peuplements, une augmentation de la richesse spécifique se produit dans les communautés ECM souterraines (Gebhardt *et al.*, 2007) et au-dessus du sol parmi les sporophores (Lu *et al.*, 1999 ; Kranabetter *et al.*, 2005) jusqu'à la fermeture de la canopée (Visser, 1995). Une étude de Smith *et al.* (2002) montre l'importance de la dynamique de fermeture de la canopée dans ce processus. En effet, en comparant plusieurs classes d'âge dans un peuplement de Douglas où la canopée était fermée, on ne constate pas de telle évolution.

En revanche, chez les champignons MA, Johnson *et al.* (1991) n'ont trouvé aucune évolution de la richesse spécifique des spores récoltées lors du passage d'un champ abandonné à un peuplement forestier. En revanche, ils ont mis en évidence l'augmentation de la diversité des spores de champignons MA au cours de la succession végétale, liée à la diminution de l'abondance d'un champignon dominant dans les stades précoces au cours de la succession.

Chez les ECM, la plupart des études ont montré une augmentation de la diversité des sporophores (Gebhardt *et al.*, 2007) et des communautés souterraines (Leduc *et al.*, 2013) lors des successions secondaires avant la fermeture de la canopée. Cependant, après des coupes rases ou des incendies dans des peuplements de Bouleaux et Douglas, il arrive que la diversité des ECM soit similaire dans toutes les classes d'âge (5, 26, 65 et 100 ans ; Twieg *et al.*, 2007).

Finalement, si le schéma est assez clair lors des successions primaires, dans les cas de successions secondaires, l'évolution de richesse spécifique et de la diversité des communautés mycorhiziennes dépend du contexte et ces deux paramètres peuvent ne pas évoluer de la même façon.

- *Le moteur de la dynamique : recrutement et remplacement*

Dans la définition de succession donnée par Bazzaz (1979) : « un processus continu de colonisation et d'extinction des populations d'espèces sur un site », la notion d'extinction implique que des espèces sont remplacées par d'autres au cours du temps. Cependant, en début de succession primaire, le moteur de la dynamique des communautés mycorhiziennes n'est pas le remplacement mais le recrutement de nouvelles espèces. Par exemple, dans les laves du mont Fuji au Japon, les communautés ectomycorhiziennes en début de succession sont exclusivement dominées par *Inocybe lacera*, *Laccaria laccata* ou *Laccaria amethystina*. Dans les stades de succession suivants, ces champignons sont rejoints par de nombreux autres mais restent abondants (Nara *et al.*, 2003b). Sur le front du glacier de Lyman en retrait dans l'État de Washington aux États-Unis, seules quatre espèces ectomycorhiziennes sont présentes dans les zones déglacées depuis moins de 40 ans, dont trois subsistent sur les zones libérées des glaces depuis plus de 70 ans (Jumpponen *et al.*, 2002). Sur le front de retrait du glacier de Morteratsch dans les Alpes centrales suisses, Oehl *et al.* (2011) ont montré que les 28 espèces MA détectées dans la zone la plus proche du front sont également toutes encore présentes dans les sites les plus anciens de la chronoséquence.

En revanche, lors des successions secondaires, les moteurs de la dynamique semblent être non seulement le recrutement de nouvelles espèces mais aussi le remplacement de certaines espèces par d'autres (tableau I, p. 130). Après des feux de forêts, en utilisant le morphotypage et la récolte de sporophores, Visser (1995) a montré que très peu d'espèces présentes dans le peuplement de *Pinus banksiana* six années après le feu ont été complètement remplacées dans le peuplement 122 ans après l'incendie : dans ce cas, le moteur de la dynamique est le recrutement. En revanche, Leduc *et al.* (2013) ont trouvé dans un autre peuplement de cette espèce que les taxons les plus abondants sur les sites les plus jeunes, *Thelephora terrestris* et *Suillus brevipes*, n'apparaissent plus dans le peuplement âgé de 56 ans. En comparant de jeunes peuplements et de vieux peuplements de Douglas, Smith *et al.* (2002) ont montré que les sporophores de 25 espèces n'étaient présents

que dans les jeunes peuplements. Dans ces cas-là, le moteur de la dynamique des communautés mycorhiziennes serait le remplacement. Finalement, le moteur de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est le recrutement dans le cas des successions primaires, alors que, dans les cas de successions secondaires, recrutement et remplacement de certains champignons s'additionnent. Cela pourrait s'expliquer par le fait que lors des successions secondaires, il existe un héritage variable (mycélium, propagules) de la situation précédant la perturbation, alors qu'il n'en existe pas lors des successions primaires. Nous pouvons alors imaginer qu'en début de succession primaire, l'espace et la ressource ne constituent pas des facteurs limitants pour le peu de propagules qui ont résisté à la perturbation. Il n'y a alors pas de compétition entre les individus et aucune espèce ne disparaît dans cette phase. En revanche, lors des successions secondaires, la quantité de propagules viables dans le sol ne constitue pas un facteur aussi limitant et les individus sont en compétition pour l'accès à la ressource. Cela peut conduire à la disparition de certaines espèces au cours du temps. Mais si la notion de présence ou d'absence d'un champignon dans une communauté mycorhizienne est importante, il serait également essentiel de prendre en compte son abondance relative par rapport aux autres champignons mais aussi son rôle fonctionnel dans l'écosystème.

Non plus à l'échelle des succession végétales ou du vieillissement des peuplements, mais à l'échelle du vieillissement d'un arbre, un remplacement rapide des champignons a été montré par Husband *et al.* (2002) sur des semis de *Tetragastris panamensis* en forêt tropicale au Panama. De façon surprenante, les types de champignons MA qui étaient dominants sur les semis qui venaient de germer ont presque tous été remplacés l'année suivante sur les semis survivants par des types de champignons MA rares la première année. Les auteurs proposent deux explications à cette observation. La première est un remplacement des champignons dû aux différentes capacités de colonisation et de persistance des champignons. La deuxième est que seuls les semis associés à des champignons efficaces ont survécu d'une année sur l'autre. Une évolution de la communauté mycorhizienne au cours du temps ne se produit donc pas uniquement à l'échelle d'une succession végétale ou du vieillissement d'un peuplement mais aussi à l'échelle du vieillissement d'un semis.

TABLEAU I Les processus et les moteurs de la dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale

Succession primaire	Succession secondaire
Augmentation de la richesse spécifique	Richesse spécifique : pas de tendance claire (Johnson <i>et al.</i> , 1991 ; Visser, 1995 ; Lu <i>et al.</i> , 1999 ; Kranabetter <i>et al.</i> , 2005 ; Gebhardt <i>et al.</i> , 2007)
Augmentation de la diversité (Helm <i>et al.</i> , 1994 ; Nara <i>et al.</i> , 2003a ; Nara <i>et al.</i> , 2003b ; Oehl <i>et al.</i> , 2011 ; Blaaliid <i>et al.</i> , 2012)	Diversité : pas de tendance claire (Johnson <i>et al.</i> , 1991 ; Gebhardt <i>et al.</i> , 2007 ; Twieg <i>et al.</i> , 2007, Leduc <i>et al.</i> , 2012)
Recrutement progressif de nouveaux champignons (Jumpponen <i>et al.</i> , 2002 ; Nara <i>et al.</i> , 2003b ; Oehl <i>et al.</i> , 2011 ; Wu <i>et al.</i> , 2007)	Recrutement ET remplacement (Visser, 1995 ; Smith <i>et al.</i> , 2002 ; Leduc <i>et al.</i> , 2013)

- *Les champignons de stade tardif succèdent aux champignons de stade précoce alors que les champignons pluristades persistent*

Dans un contexte de succession secondaire, après plantation d'un peuplement mixte de Bouleaux (*Betula pendula* et *Betula pubescens*) sur d'anciens champs cultivés, Mason *et al.* (1982) ont observé une séquence dans l'apparition des sporophores des champignons ectomycorhiziens. Cela les a poussé à introduire les notions de champignons de stade précoce et de stade tardif (Mason *et al.*, 1983). Une séquence dans l'abondance relative de certaines espèces de champignons MA a également été mise en évidence dans une succession après abandon agricole (Johnson *et al.*, 1991). Parmi les 25 espèces observées sur la chronoséquence, 7 et 5 espèces sont respectivement corrélées négativement et positivement au stade de la succession. Dans un peuplement de Douglas, Smith *et al.* (2002) observent que 36 % des sporophores apparaissent seulement dans une classe d'âge. Dix-neuf pour cent des sporophores sont observés seulement dans les peuplements âgés, 7 % dans les peuplements d'âge moyen et 10 % dans les jeunes peuplements. Sur le front du glacier de Lyman, Trowbridge et Jumpponen (2004) ont classé les champignons en quatre groupes selon leur réponse à la couverture de la canopée et à la distance au glacier. Certains champignons paraissent donc spécifiques d'un stade de succession donné.

Mais comme cela a été souligné plus haut, le recrutement de nouvelles espèces est le moteur principal de la dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale. Par conséquent, les champignons présents uniquement en début de succession sont rares et les champignons qui apparaissent en premier sont souvent présents tout au long de la chronoséquence, bien que moins abondants dans les derniers stades de succession. Ces champignons sont qualifiés de pluristades. Dans la chronoséquence, après des feux de forêts dans des peuplements de *Pinus banksiana*, Visser (1995) n'a observé que quelques champignons de stade précoce : on observe alors un recrutement de champignons de stade tardif dans les peuplements matures qui rejoignent les champignons pluristades déjà présents dans les jeunes peuplements. Jumpponen *et al.* (2002) ont observé cinq espèces de champignons de stade tardif qui n'apparaissent que dans la zone libérée des glaces le plus tôt sur le front du glacier de Lyman. Dans des forêts de *Pinus contorta* et de *Tsuga heterophylla*, Kranabetter *et al.* (2005) ont trouvé des sporophores de 12 espèces uniquement dans les peuplements les plus âgés — plus de 85 ans. Un schéma général émerge même parmi les communautés ECM californiennes. En effet, les *Russulaceae*, Thelephorales et *Amanitaceae* ont tendance à dominer les peuplements matures (Taylor et Bruns, 1999). Mais une étude utilisant le séquençage à haut débit sur une chronoséquence d'un front glaciaire en Norvège minimise l'importance du classement des champignons en trois groupes en montrant que 92 % des espèces sont détectées dans au moins trois des stades de la chronoséquence (Blaalid *et al.*, 2012). Dans ce cas, la grande majorité des champignons pourrait être qualifiée de pluristade. Certains auteurs redoutent que les qualificatifs précoce et tardif ne simplifient à outrance les schémas de dynamique des communautés mycorhiziennes au cours du temps alors que ceux-ci sont influencés par de nombreux autres facteurs (Deacon et Fleming, 1993 ; Twieg *et al.*, 2007). En effet, l'utilisation de chronoséquences implique la comparaison d'écosystèmes dont on ne fait que supposer qu'ils sont comparables et de nombreux facteurs non contrôlés peuvent entrer en compte.

Au final, le schéma général ressemble plus à un pur recrutement, c'est-à-dire une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité lors de la succession végétale due à l'établissement progressif de champignons de stade tardif et de la diminution de l'abondance des champignons pluristades jusqu'à la fermeture de la canopée. Même si certains auteurs ont trouvé que la structure et la composition des communautés ECM semblent se stabiliser après la fermeture de la canopée (Visser, 1995 ; Twieg *et al.*, 2007 ; Leduc *et al.*, 2013), davantage d'études sur le comportement des communautés mycorhiziennes avec la succession sont nécessaires pour comprendre les changements dans les communautés mycorhiziennes après la fermeture de la canopée.

Une communauté mycorhizienne d'abord dominée par des MA puis par des ECM

De récentes études montrent que la dispersion des propagules peut être un facteur limitant pour l'établissement des microorganismes (Martiny *et al.*, 2006). On peut alors se demander si la disponibilité en inoculum représente un facteur limitant pour l'établissement des champignons ECM et MA lors de la succession végétale. Comme la plupart des champignons symbiotiques dépendent largement de leur hôte pour réaliser complètement leur cycle biologique, la disponibilité en plante hôte peut représenter un autre facteur limitant le développement des communautés mycorhiziennes lors des successions végétales. Les champignons MA et ECM n'ont pas les mêmes types de propagules (respectivement, grosses spores souterraines transmises par des animaux *versus* petites spores le plus souvent transmises par voie aérienne ou *via* le tube digestif d'animaux) ; de plus, ils colonisent souvent des plantes hôtes différentes. Une limitation de la disponibilité des propagules ou de plantes hôtes après une perturbation peut donc conduire à une séquence dans l'apparition de ces dernières. Après d'importantes perturbations qui détruisent toutes les propagules du sol, les premières plantes pionnières qui recolonisent un site ne sont généralement pas dépendantes de la symbiose mycorhizienne, probablement du fait de l'absence de propagules sur le site (par exemple Oehl *et al.*, 2011). Même des plantes reconnues comme fortement dépendantes de la symbiose MA comme *Epilobium fleischeri* ne sont pas infectées lorsqu'un glacier s'est retiré depuis moins de 6 ans (Oehl *et al.*, 2011). En effet, certaines plantes, même très colonisées habituellement, peuvent se développer au moins un temps sans mycorhizes. Sur un autre front glaciaire, Cázares *et al.* (2005) ont décrit le statut mycorhizien des plantes présentes le long de la chronoséquence. Il n'y a pas de plantes dans les zones libérées des glaces depuis moins de 15 ans. Les plantes qui apparaissent dans les zones libérées depuis 25 ans sont pour la plupart non mycorhiziennes alors que celles se développant sur les zones libérées depuis 35 ans sont associées à des MA de façon facultative.

Dans la zone la plus ancienne de la chronoséquence libérée des glaces depuis 60 ans, les plantes ectomycorhiziennes sont les plus fréquentes. Le changement de statut mycorhizien des communautés de plantes lors de la succession végétale peut être dû à l'apparition de quelques espèces mycorhiziennes facultatives qui tolèrent la mycorhization et favorisent le développement du mycélium nécessaire aux espèces plus dépendantes de la mycorhization (Janos, 1980 ; Kikvidze *et al.*, 2010). Mais une étude sur une zone exposée à l'éruption du mont Usu au Japon où les forêts ont été presque complètement détruites par des dépôts volcaniques montre que les zones très perturbées ne sont pas systématiquement recolonisées par des plantes non mycorhiziennes (Obase *et al.*, 2008). Cinq ans après l'éruption, plus de la moitié des semis des espèces herbacées examinées était infectée par des MA. Toutefois, dans certains cas, cinq ans peuvent être suffisants pour la dispersion des propagules. En effet, selon Allen et Allen (1980), le nombre de spores présentes dans une prairie seulement trois ans après la réhabilitation d'une mine était identique au nombre de spores présentes dans une prairie non perturbée. En revanche, ce n'est pas le cas dans une autre zone réhabilitée depuis seulement deux ans. Comme la zone perturbée par le mont Usu ne couvre que 71 ha, cinq ans ont pu suffire à la colonisation du site par des spores issues de la végétation naturelle périphérique. On peut donc imaginer que si Obase *et al.* (2008) avaient examiné le site trois ou quatre ans plus tôt, ils auraient probablement trouvé uniquement des plantes non mycorhiziennes, sauf s'il y avait des propagules résistantes dans le sol.

Plusieurs études se focalisent sur la succession des types mycorhiziens à l'échelle de la vie de la plante sur des espèces du genre *Eucalyptus*. Chilvers *et al.* (1987) ont réussi à inoculer à la fois des MA et des ECM sur le même système racinaire de semis d'*Eucalyptus dumosa*. À l'échelle de la population d'*Eucalyptus*, ils ont observé une inversion du rapport des racines infectées par des MA ou des ECM (de 3/1 à 1/3) entre 2 et 5 mois alors que la proportion totale de racines mycorhizées demeure la même. Dos Santos *et al.* (2001) ont observé le même schéma dans la succession des types mycorhiziens sur des semis de plusieurs espèces d'*Eucalyptus*. Le rapport entre le

pourcentage de colonisation par des MA et le pourcentage de colonisation par des ECM augmente jusqu'à 45 jours chez toutes les espèces d'*Eucalyptus* testées mais, ensuite, ce rapport diminue et l'infection par des ECM prédomine. Dans des études au champ, la colonisation d'*Eucalyptus dunii* par des MA ou des ECM dépend du statut mycorhizien des végétaux cultivés précédemment (Oliveira *et al.*, 1997). Mais dans tous les cas, les ECM prédominent après 13 mois de culture. Le remplacement des MA par les ECM semble être une règle chez les semis d'*Eucalyptus*. Il serait intéressant de voir si ce schéma perdure chez les arbres adultes et chez d'autres genres capables d'infection double (Chênes, Bouleaux, Peupliers, Saules, Aulnes, etc.).

Une spécialisation de la relation plante-champignon lors de la succession végétale

Plusieurs études ont montré que les champignons mycorhiziens généralistes prédominent en début de succession alors que ce sont les spécialistes qui dominent plus tard dans la succession. Ce pourrait être un effet lié au développement des plantes. Dans une forêt tropicale guinéenne, Diédhiou *et al.* (2010) ont montré que les semis sont associés avec des champignons mycorhiziens généralistes et s'associent davantage avec des champignons spécialistes lorsqu'ils vieillissent. En supposant que les plantes soient capables de choisir leurs partenaires, cette propriété peut avoir été sélectionnée par le bénéfique, pour les plantes, d'utiliser d'abord des champignons nourris par les espèces présentes, puis au contraire, après leur établissement, d'éviter de nourrir des réseaux mycorhiziens partagés avec d'autres plantes (Selosse *et al.*, 2006). Une autre explication peut être que les champignons spécifiques sont plus compétitifs que les champignons généralistes sur une plante hôte donnée et, quoiqu'ils se propagent moins efficacement, ils les remplacent progressivement au cours du temps (Diédhiou *et al.*, 2010). Par ailleurs, les plantes partagent plus de champignons avec d'autres espèces dans les forêts jeunes que dans les plus vieilles (Horton *et al.*, 2005 ; Bennett *et al.*, 2013). Mais il y a des exceptions : dans un peuplement de Douglas et de Bouleaux, les champignons spécifiques dominent dans les peuplements de 5 ans alors que les champignons généralistes dominent dans les peuplements de 65 et 100 ans (Twieg *et al.*, 2007).

Au début d'une succession primaire étudiée par Nara (2006), les espèces ligneuses partagent la majeure partie de leurs communautés mycorhiziennes avec une plante pionnière, *Salix reinii*. Les auteurs suggèrent que les champignons généralistes permettent l'établissement de nouvelles espèces végétales dans les premières phases de succession. Le fait que *Polygonum viviparum*, l'une des premières plantes ECM qui colonisent le front d'un glacier alpin, soit uniquement infectée par des champignons généralistes conforte cette idée (Mühlmann *et al.*, 2008).

Une stabilisation de la diversité mycorhizienne dans les stades de succession avancés

Hormis lors des premiers stades de succession primaire ou secondaire ou dans les environnements régulièrement perturbés, la diversité mycorhizienne reste stable au cours du temps. Bruns (1995) suggère plusieurs explications pour une telle stabilité de la diversité, y compris dans les forêts fortement dominées par une espèce d'arbre où la spécificité des hôtes, les différences de sol, les différences climatiques ou les perturbations à large échelle ne peuvent pas expliquer cette stabilité.

La première explication est que les champignons peuvent coexister même en fin de succession car ils n'utilisent pas les mêmes ressources, séparées dans le temps et dans l'espace (Bruns, 1995 ; Kennedy, 2010) : ils ont des niches différentes. Cette idée est soutenue par Pringle et Bever (2002) qui ont trouvé que les champignons MA pouvaient sporuler à différentes saisons dans une prairie en Caroline du Nord. *Acaulospora colossica* sporule lors de la saison chaude alors que *Gigaspora gigantea* sporule plus fréquemment lors de la saison froide. Dickie *et al.* (2002) soutiennent aussi cette idée de séparation des niches en montrant que la distribution des mycéliums des communautés mycorhiziennes varie fortement selon les 4 horizons de sols étudiés. Cette répartition peut

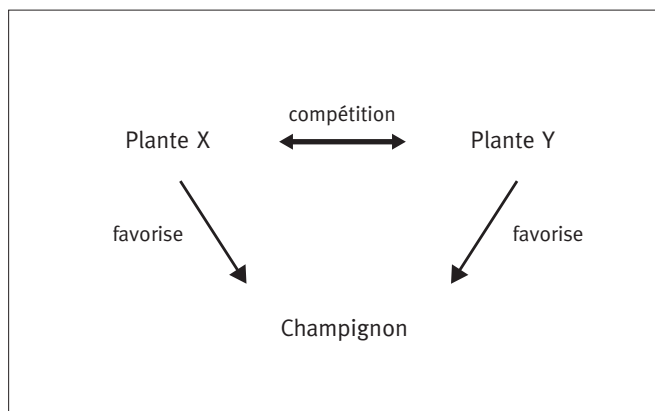
être due aux différentes capacités enzymatiques des champignons ectomycorhiziens et à la diversité des formes de disponibilités des nutriments selon un gradient de profondeur (Bruns, 1995).

La seconde explication est que des perturbations à petite échelle créent de petites ouvertures qui peuvent être colonisées par des champignons de stade précoce. Ainsi, la succession augmente régulièrement la diversité et le système n'atteint jamais l'équilibre (Bruns, 1995).

La troisième hypothèse est que la mortalité des champignons à cause des bactéries du sol, des champignons parasites ou des invertébrés mycophages dépend de leur densité (Bruns, 1995). Dans ce cas, l'augmentation de la population d'une espèce de champignon donnée entraîne une augmentation de l'abondance des prédateurs qui entraîne à son tour une diminution de l'abondance de ce champignon mycorhizien. Ces compétiteurs peuvent se maintenir mais eux-mêmes étant soumis à la même règle, aucune espèce ne domine jamais, même dans le cas d'une même niche écologique partagée. Ceci maintient la diversité au-delà de ce que le nombre de niches écologiques laisse attendre. Une autre rétroaction négative pouvant maintenir la diversité est décrite par Reynolds *et al.* (2003). Comme une plante favorise souvent des champignons MA qui sont plus efficaces sur d'autres plantes (Bever, 2002), l'augmentation de l'abondance d'une espèce de champignon favorisée par la plante X va favoriser la croissance d'une espèce de plante Y qui va entrer en compétition avec la plante X (figure 2, ci-dessous). L'abondance de la plante X va alors diminuer, ce qui va provoquer une diminution de l'abondance de l'espèce de champignon et donc un maintien de la diversité fongique.

FIGURE 2

UNE RÉTROACTION NÉGATIVE ENTRE PLANTES ET CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS



Une autre hypothèse suggérée par Pringle et Bever (2002) est que la coexistence de différentes espèces de champignons MA est facilitée par l'agrégation à très petite échelle des communautés de champignons. Cette agrégation rend la compétition intraspécifique plus probable que la compétition interspécifique et peut donc favoriser le maintien de la diversité fongique.

Enfin, une dernière hypothèse est que la capacité de dormance des spores dans le sol, associée aux fluctuations environnementales qui favorisent le recrutement de différentes espèces selon les années, peut permettre la présence de champignons compétiteurs dans la même communauté mycorhizienne (Kennedy, 2010). Mais, faute d'une approche empirique sérieuse, ces hypothèses restent invérifiées.

LES MOTEURS DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES LORS DE LA SUCCESSION VÉGÉTALE

Nous avons présenté dans la partie précédente les études décrivant la dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale. Les changements s'opérant dans un écosystème au cours de la succession végétale sont nombreux et répartis sur une large échelle de temps. Des études permettent de relever certains facteurs pouvant jouer un rôle important sur la dynamique mycorhizienne. Nous allons d'abord nous focaliser sur le temps qui, en passant, permet l'arrivée de nouvelles propagules et la compétition entre les champignons. Ensuite, nous nous intéresserons à l'influence des changements environnementaux qui se produisent lors de la succession végétale.

Les différences de traits d'histoire de vie entre les espèces de champignons expliquent une partie de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession

Les champignons mycorhiziens n'ont pas tous les mêmes traits d'histoire de vie (il s'agit des caractéristiques qui définissent la probabilité des organismes de survivre à chaque stade de leur vie). Par exemple, les champignons mycorhiziens utilisent différentes stratégies pour l'infection des racines (Hart et Reader, 2002) et peuvent provoquer différents effets sur un hôte donné (Klironomos, 2003). Les grandes échelles de temps des processus de succession permettent aux différences de capacité de dispersion des propagules et de compétitivité entre les espèces de champignons de jouer un rôle important.

- *L'arrivée de champignons produisant d'abondantes propagules lors des premières étapes de succession provoquant un recrutement de nouveaux champignons et favorisant certains d'entre eux*

Comme les fortes perturbations peuvent supprimer les propagules présentes dans le sol, la dispersion des propagules depuis un site voisin non perturbé est très importante pour la colonisation de champignons en début de succession. Les propagules de mycorhizes sont rares ou absentes dans les zones les plus jeunes des chronoséquences (Jumpponen *et al.*, 2002 ; Oehl *et al.*, 2011). Il a été montré que la dispersion des spores durant les successions primaires peut se faire par les cerfs sur une dune de sable (Ashkannejhad et Horton, 2006), par de petits mammifères dans un écosystème aride perturbé et sur un front glaciaire (Warner *et al.*, 1987 ; Jumpponen *et al.*, 2012) et par de petites avalanches, glissements de terrain et écoulements d'eau sur un autre front glaciaire (Jumpponen *et al.*, 2012). Mais le vecteur est le plus souvent le vent (Oehl *et al.*, 2011) qui peut, par exemple, transporter une grande quantité de spores de champignons MA sur deux kilomètres (Warner *et al.*, 1987 ; Allen *et al.*, 1989). La dispersion des propagules peut être rapide (Püschel *et al.*, 2007 ; Blaaid *et al.*, 2012). Ce processus aléatoire peut aboutir à des communautés mycorhiziennes très variées et peu corrélées à l'âge des chronoséquences (Blaaid *et al.*, 2012). Mais plusieurs études récentes ont montré que la dispersion est un facteur limitant pour l'établissement des communautés microbiennes et plus particulièrement pour les communautés ectomycorhiziennes (Peay *et al.*, 2010). Par conséquent, les espèces de champignons de stade précoce qui dominent les premiers stades de succession sont principalement des espèces à forte capacité de dispersion. Oehl *et al.* (2011) ont montré que les spores présentes en début de succession ne sont pas très grosses (entre 80 et 140 μm) et ne sont pas dispersées sous forme d'agrégats. Ces caractéristiques permettent à ces spores d'être facilement transportées par le vent. L'importance de la dispersion des propagules dépend de l'état initial du site juste après la perturbation. Dans les cas de successions secondaires comme par exemple après un feu de forêt, des propagules résistantes qui peuvent demeurer dans le sol plusieurs années en état de dormance constituent souvent la principale source d'inoculum en début de succession (Baar *et al.*, 2002 ; Leduc *et al.*, 2013). Mais toutes les espèces de champignons ne peuvent pas résister à de telles perturbations. Par exemple, les feux ne détruisent que certaines

propagules de la banque du sol et confèrent un avantage aux espèces à propagules résistantes qui dominent alors les premiers stades de succession (Baar *et al.*, 2002 ; Peay *et al.*, 2009). C'est pourquoi différents types de perturbations aboutissent à différentes structures de communautés en début de succession. Twieg *et al.* (2007) ont ainsi montré que les communautés ECM étaient plus riches en espèces et plus diverses après un feu de forêt qu'après une coupe rase.

L'importance de la dispersion des propagules dépend également de la zone entourant le site perturbé. Lorsque la perturbation concerne une petite surface, la zone alentour fournit une grande quantité de propagules (Obase *et al.*, 2008). Mais lorsque les perturbations concernent une grande surface, la colonisation des propagules par dispersion est plus difficile. Sur la large perturbation du front du glacier de Lyman, des études basées sur les sporophores ont montré que seulement 13 des 70 espèces présentes dans la zone alentour colonisaient le front glaciaire (Jumpponen *et al.*, 2012).

- *Des différences de compétitivité entre les champignons*

Lorsque plusieurs champignons mycorhiziens se trouvent sur un même site ou un même système racinaire, la croissance de certains d'entre eux diminue par des mécanismes de compétition (Kennedy, 2010). Cette compétition peut être intraspécifique (Dahlberg et Stenlid, 1990) ou interspécifique (par exemple Kennedy et Bruns, 2005), entre champignons ECM et MA (Chilvers *et al.*, 1987 ; Dos Santos *et al.*, 2001), parmi des champignons ECM (Wu *et al.*, 1999 ; Kennedy et Bruns, 2005) ou parmi des champignons MA (Pearson *et al.*, 1993). Plusieurs espèces de champignons MA peuvent coexister sur la même section du système racinaire mais les structures des différentes espèces sont généralement situées sur différents côtés ou différentes couches de la racine (Bennett et Bever, 2009). Parfois, les champignons entrent en compétition pour la surface racinaire. Cela semble être le cas lorsque le pourcentage combiné des racines infectées atteint un maximum qui pourrait correspondre à la saturation des sites d'infection (Chilvers *et al.*, 1987 ; Dos Santos *et al.*, 2001). Mais Kennedy et Bruns (2005) ont trouvé que plus de la moitié des extrémités racinaires sont inoccupées lors de la compétition entre deux champignons ECM, suggérant une compétition pour un autre facteur limitant tel que l'eau ou les nutriments du sol, ou une réceptivité différentielle de l'hôte. En effet, l'occupation du système racinaire ne reflète pas uniquement la compétition pour les sites d'infection mais révèle aussi la compétition pour l'allocation en carbone par les plantes qui est également potentiellement limitée (Dos Santos *et al.*, 2001). Kennedy et Bruns (2005) ont suggéré deux scénarios pour la compétition entre les champignons mycorhiziens. En supposant que les plantes puissent fournir davantage de carbone aux champignons qui leur sont les plus bénéfiques, les champignons les plus compétitifs seraient alors ceux qui sont les plus bénéfiques à la plante hôte infectée. Cette hypothèse semble validée au moins pour les champignons MA dont les meilleurs pourvoyeurs de sels minéraux semblent recevoir plus de carbone de la plante (et vice-versa, les champignons pourvoient préférentiellement en sels minéraux les plantes qui offrent le plus de carbone) (Kiers *et al.*, 2011 ; Selosse et Rousset, 2011). Mais dans l'hypothèse où les champignons sont capables de contourner le système d'allocation sélectif des plantes, ces dernières pourraient être forcées de s'associer avec les champignons les plus compétitifs, indépendamment des bénéfices nutritionnels que ceux-ci confèrent à la plante. En analysant la compétition entre trois champignons MA, Bennett et Bever (2009) ont montré l'existence d'une corrélation négative entre les bénéfices procurés à la plante et la compétitivité des champignons. La première hypothèse proposée par Kennedy et Bruns (2005) n'est donc pas générale et la compétition peut s'opérer directement entre les champignons, sans intervention de la plante hôte. Dans ce cas, deux types de compétitions sont possibles. On parle de compétition d'exploitation lorsqu'une espèce consomme les ressources au détriment des autres, et de compétition d'interférence dans les cas d'interactions antagonistes directes entre les compétiteurs (Kennedy, 2010). Les champignons mycorhiziens sont en compétition d'exploitation lorsqu'ils essaient d'absorber les nutriments du sol le plus rapidement possible et en compétition d'interférence lorsqu'ils produisent des composés antifongiques pour empêcher d'autres

espèces de se développer au même endroit. Un avantage compétitif significatif est donné aux champignons ECM colonisant les premiers un site ou une racine (Kennedy et Bruns, 2005 ; Kennedy *et al.*, 2009). Mais cet avantage compétitif est souvent limité aux premiers stades de succession. Ensuite, la compétitivité du mycélium devient plus importante que la compétitivité due aux capacités de dispersion (Kennedy, 2010).

Les capacités compétitives des champignons mycorhiziens dépendent de leurs traits d'histoire de vie comme leur capacité de persistance ou d'infection de la racine (Hart *et al.*, 2001) mais aussi du contexte environnemental (Kennedy, 2010). La dynamique de succession des champignons MA peut être due à des différences de capacité de colonisation et de persistance selon les espèces. En effet, la proportion de champignons MA présentant de bonnes capacités de persistance augmente au cours du temps alors que celle des champignons MA présentant de bonnes capacités de colonisation diminue (Hart *et al.*, 2001). Les champignons de stade précoce ont donc de bonnes capacités de colonisation, c'est-à-dire de dispersion et d'infection. Cela entend l'une au moins des caractéristiques suivantes : production de nombreuses spores, faible dormance des spores, germination rapide des spores, croissance rapide du mycélium à la germination et forte demande en ressources. Au contraire, les champignons de stade tardif sont ceux qui ont la capacité de persister sur la racine et se propagent par croissance végétative dans le sol (plus que par spores), dans des conditions de faibles quantités de ressources (Hart *et al.*, 2001). Les changements observés dans la composition en espèces lors de la dynamique des communautés mycorhiziennes semblent refléter l'existence d'une corrélation négative entre les capacités de colonisation et les capacités de persistance, respectivement décroissantes et croissantes au cours de la succession. Sans cette corrélation négative, des espèces qui auraient à la fois de bonnes capacités de colonisation et de bonnes capacités de persistance envahiraient un site (Hart *et al.*, 2001) et sans plus aucun changement au cours de la succession végétale. Peay *et al.* (2007) ont montré que les espèces de champignons qui colonisent les îlots d'arbres isolés à proximité d'une forêt sont celles qui investissent le plus dans des structures de dispersion par rapport aux structures végétatives. Par exemple, *Suillus pungens*, qui est présent dans tous les îlots étudiés représente 43 % des sporophores contre seulement 13 % des mycorhizes prélevées sur les racines tandis que *Russula amoenolens* qui n'est présent que dans les îlots les plus grands (ce qui reflète un stade plus tardif de succession) représente 23 % des sporophores contre 35 % des mycorhizes prélevées sur les racines. Cette observation est un élément qui a permis de confirmer une corrélation négative entre la dispersion et la persistance chez les champignons mycorhiziens, qui constituerait un des moteurs de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession.

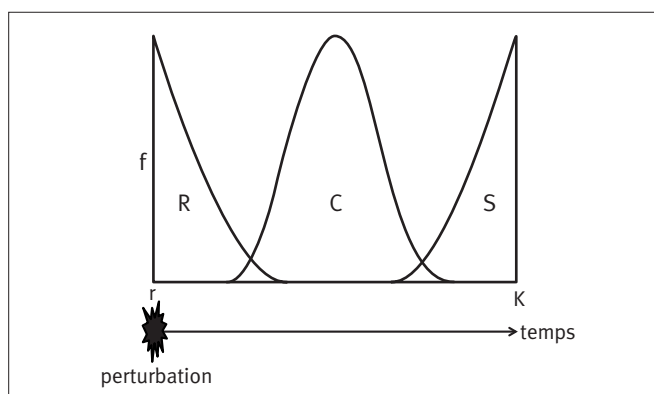
Les champignons de stade précoce différencieraient donc de ceux de stade tardif par une capacité de colonisation plus marquée, mais une persistance moins forte, alors que les champignons pluristades auraient des capacités de colonisation et de persistance intermédiaires. Cette idée est renforcée par des études anciennes montrant que certains champignons de stade tardif ne peuvent pas coloniser une racine si le mycélium n'est pas déjà en interaction avec une autre plante (Fleming, 1983). De plus, contrairement aux champignons de stade précoce, certains champignons de stade tardif ne peuvent pas coloniser de semis si d'autres microbes sont présents dans le sol (Mason *et al.*, 1983). Enfin, l'inoculation par des champignons de stade tardif sur jeunes plantes requiert plus d'inoculum que celle avec des champignons de stade précoce (Deacon *et al.*, 1983).

On pourrait supposer que les champignons à très bonne capacité de colonisation et faible capacité de résistance pourraient persister sur le système racinaire grâce à la « priorité au premier arrivé » décrite par Kennedy et Bruns (2005). Mais comme les radicelles mycorhizées ont une faible durée de vie (de l'ordre d'une année pour *Fagus sylvatica* et *Picea abies* en Europe ; Brunner *et al.*, 2013), les champignons mycorhiziens doivent se propager à partir de leur site initial d'installation (Deacon et Fleming, 1993), et sont donc exposés à la compétition.

- *Le modèle R-C-S peut-il être transposé aux champignons mycorhiziens ?*

La théorie *r-K*, développée par Pianka (1970) propose qu'il existe deux grands types d'organismes développant des stratégies opposées. Les organismes de type *r* ont une faible espérance de vie et allouent beaucoup de ressources à la reproduction. Au contraire, les organismes de type *K* ont une longue espérance de vie et n'allouent que peu de ressources à la reproduction. Plus tard, Grime (1977) améliora ce modèle en proposant trois stratégies différentes permettant aux organismes de se développer sous une des trois contraintes rencontrées en milieu naturel : la compétition, le stress ou la perturbation. Les organismes *R* peuvent se développer dans les environnements perturbés. Ils sont adaptés pour exploiter des conditions favorables temporaires, et produisent souvent beaucoup de propagules — ce qui leur permet d'arriver les premiers après perturbation. Les organismes *C* maximisent leur croissance et peuvent se développer sur des sites sans perturbation ni stress mais avec beaucoup de compétition. Les organismes *S* sont adaptés à résister à des stress tels que la faible luminosité ou des niveaux trophiques faibles — où les organismes de type *R* ou *C* ne se développent pas (figure 3, ci-dessous).

FIGURE 3 **DIAGRAMME DÉCRIVANT LES FRÉQUENCES (f) DES STRATÉGIES R, C ET S LE LONG DU CONTINUUM *r-K* AU COURS DE LA SUCCESSION**
(d'après Grime, 1977)



Chacun de ces traits ne peut être maximisé simultanément car chacun a un coût adaptatif et physiologique. Les corrélations négatives qui structurent la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale ont amené Dighton et Mason (1985) à transposer le concept de stratégies primaires développé par Grime (1977) pour les communautés végétales. Ils suggèrent que l'opposition entre les champignons de stade précoce (croissance rapide, bonnes capacités de colonisation) et les champignons de stade tardif (formation de sporophores abondants et de structures mycéliennes persistantes) est une opposition entre les stratégies décrites par Grime (1977). Last *et al.* (1987) comparent le stress dû au manque de lumière pour les plantes dans les derniers stades de succession au stress dû à l'accumulation de litière récalcitrante pour les champignons. De ce point de vue, les champignons pionniers qui sont adaptés pour coloniser les racines dans des substrats avec peu de litière sont des organismes *R* alors que les champignons de stade tardif qui sont moins prolifiques mais qui peuvent coloniser les racines dans de la litière récalcitrante sont des organismes *S*. Taylor et Bruns (1999) suggèrent aussi que le modèle *R* chez les plantes est bien adapté pour décrire la stratégie des espèces de champignons à propagules résistantes car elles répondent rapidement aux perturbations. Sur le front glaciaire de Lyman, les communautés de champignons ECM sont formées de champignons qui tolèrent des environnements avec de faibles quantités de matière organique et d'azote. Ils sont progressivement remplacés par des champignons

qui profitent de l'augmentation de la quantité de matière organique et d'azote au cours de la succession végétale (Trowbridge et Jumpponen, 2004) : les organismes R sont ici remplacés par des organismes C.

Les stratégies primaires décrites par Grime (1977) semblent donc bien correspondre à la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de laquelle les champignons à bonne capacité de colonisation temporaire d'un milieu sont progressivement remplacés par des champignons résistants aux stress ou à la compétition.

Finalement, un des facteurs responsables des changements se produisant dans les communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale est l'écoulement du temps. Il permet à de nouvelles propagules de rejoindre les propagules résistantes du sol dans les sites perturbés. Les différentes espèces de champignons n'ont pas les mêmes capacités de dispersion. Cela mène à une séquence d'apparition des champignons mycorhiziens au cours de la succession végétale. Ensuite, les ressources telles que les nutriments du sol, l'eau du sol, l'espace racinaire ou l'allocation de carbone par la plante deviennent limitantes et les champignons entrent en compétition ou doivent résister à des stress. La corrélation négative entre la capacité de colonisation et la capacité de persistance induit un changement dans l'abondance relative des champignons mycorhiziens puisque les champignons de stade tardif de la stratégie C ou S remplacent progressivement les champignons de la stratégie R qui diminuent en abondance (les champignons pluristades) ou qui disparaissent (les champignons de stade précoce).

Mais l'écoulement du temps et les corrélations négatives entre les traits biologiques des champignons mycorhiziens ne sont pas les seuls facteurs qui expliquent la dynamique de succession des communautés mycorhiziennes. Les changements environnementaux s'opérant dans l'écosystème lors de la succession végétale constituent également des facteurs déterminants.

Le vieillissement du peuplement et les changements dans les communautés végétales : moteurs de la dynamique mycorhizienne

Au cours de la succession végétale, de nombreux changements se produisent dans l'écosystème. La composition physique et chimique du sol change, les communautés végétales se succèdent, les plantes vieillissent, la densité végétale évolue, la lumière au sol diminue, et les organismes du sol changent. Ces évolutions contribuent à la dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale.

- *Les changements au niveau du sol*

Les propriétés du sol évoluent au cours de la succession végétale (Yarranton et Morrison, 1974 ; Oehl *et al.*, 2011) et du vieillissement des peuplements (Kranabetter *et al.*, 2005). Lors de la succession primaire, il y a d'abord une accumulation de matière organique et une augmentation de la quantité de nutriments minéraux dans le sol (Yarranton et Morrison, 1974). Les fluctuations de l'humidité du sol diminuent également au cours de la succession végétale (Bazzaz, 1979).

Ces changements des propriétés du sol lors de la succession végétale contribuent à la dynamique des communautés mycorhiziennes. La modification du pH semble jouer un rôle important. Ce facteur structure la composition des communautés mycorhiziennes sur un front glaciaire (Blaalid *et al.*, 2012) et la diversité des ECM diminue avec le pH du sol (Lu *et al.*, 1999 ; Kranabetter *et al.*, 2005 ; Aponte *et al.*, 2010) même lorsque le pH n'est pas corrélé avec l'âge de la chronoséquence (Lu *et al.*, 1999). Bien que l'ajout expérimental massif d'azote provoque une diminution à court terme de la richesse spécifique des champignons ECM (Lilleskov *et al.*, 2002), les changements de la disponibilité en azote lors de la succession végétale ne semblent pas expliquer la dynamique mycorhizienne lors de cette succession (Twieg *et al.*, 2009 ; Leduc *et al.*, 2013). En revanche, il a été montré que

la diversité et la composition des communautés mycorhiziennes pouvaient être affectées par la quantité totale d'azote (Leduc *et al.*, 2013) ou par la quantité de phosphore soluble ou sous forme organique (Twieg *et al.*, 2009).

Les communautés mycorhiziennes sont très sensibles aux apports de litière (Baar *et al.*, 1994 ; Conn et Dighton, 2000 ; Yun et Choi, 2002 ; Koide *et al.*, 2008 ; Piotrowski *et al.*, 2008). Elles sont particulièrement affectées par les composés phénoliques (Yun et Choi, 2002 ; Piotrowski *et al.*, 2008) mais aussi par d'autres nutriments de la litière comme le calcium (Aponte *et al.*, 2010). Des changements dans la composition de la litière, son abondance ou son taux de décomposition, peuvent donc contribuer aux changements observés dans les communautés mycorhiziennes. Last *et al.* (1987) ont même suggéré que les champignons ECM ne devaient pas être classés par catégories de stade précoce ou de stade tardif mais par « leur capacité à coloniser les racines dans des sols avec ou sans accumulation de différents types de litière ». Last *et al.* (1987) notent que les champignons mycorhiziens tardifs dépendent fortement de la nature du sol et proposent que ceux-ci soient plus adaptés aux litières récalcitrantes, parfois plus épaisses et mal décomposées, des peuplements âgés : ils montreraient une stratégie de type C. Certains champignons ECM comme *Piloderma fallax* ne se trouvent que dans les vieux peuplements car les débris en décomposition y sont plus abondants que dans les jeunes peuplements (Smith *et al.*, 2000). De plus, comme certains champignons ECM sont capables de dégrader les composés phénoliques (Bödeker *et al.*, 2014) contrairement aux champignons MA, l'augmentation de la concentration en phénols dans la litière lors de la succession végétale pourrait être un des éléments responsables du passage des communautés MA à ECM décrit dans la première partie.

- *Les changements de composition de la communauté végétale*

L'abondance relative des espèces végétales dominantes est également modifiée au cours du processus de succession (Huston et Smith, 1987). Ce changement dans la communauté végétale peut en lui-même provoquer des changements dans les communautés mycorhiziennes souterraines. En effet, en étudiant une prairie en microcosme, Johnson *et al.* (2004) ont montré que la diversité des champignons MA était significativement affectée par la composition floristique du milieu. Il a été montré que la richesse spécifique des champignons mycorhiziens (Wu *et al.*, 2007 ; Dickie, 2007) et leur diversité (Johnson *et al.*, 2004) étaient respectivement positivement corrélées avec la richesse spécifique et la diversité en plantes. Cela souffre cependant d'exceptions (par exemple Richard *et al.*, 2005) qui montrent que d'autres facteurs structurent la diversité. L'ordre d'apparition des plantes dans la communauté végétale joue également un rôle important dans la composition des communautés de champignons MA associées (Hausmann et Hawkes, 2010). La communauté végétale peut affecter les communautés mycorhiziennes de plusieurs façons.

Certains champignons ECM (Richard *et al.*, 2005) et MA (Vandenkoornhuysse *et al.*, 2002) présentent des préférences significatives pour des espèces de plantes hôtes données. Par conséquent, l'apparition de nouvelles espèces de plantes au cours de la succession végétale permet l'apparition de nouveaux champignons mycorhiziens incapables de coloniser les plantes présentes en début de succession. Il est également possible que des espèces de plantes mycorhizées remplacent les espèces de plantes non mycorhizées au cours de la succession comme c'est le cas sur un front glaciaire (Cázares *et al.*, 2005). Cependant, il est difficile de savoir si l'apparition de plantes mycorhizées permet l'établissement de champignons mycorhiziens ou si le processus inverse opère (Hart *et al.*, 2001 ; Cázares *et al.*, 2005).

Par ailleurs, les retours végétaux au sol se font sous la forme de feuilles tombant au sol, mais aussi de racines (intensité, qualité, saisonnalité du transfert de sucres et de vitamines). Les propriétés des plantes ne sont pas les mêmes selon le stade de succession du système. Les taux de photosynthèse, de respiration et le rapport photosynthèse/respiration diminuent au cours de la succession

et les métabolismes ralentissent (Bazzaz, 1979). On peut supposer que ces différences vont affecter la capacité des plantes à fournir du carbone à leurs symbiotes et ainsi contribuer à la dynamique mycorhizienne lors de la succession végétale.

De plus, les différentes espèces de plantes ne restituent pas toutes les mêmes éléments au sol. Un changement de la communauté végétale modifie donc les ressources disponibles pour les micro-organismes du sol (Wardle *et al.*, 2004) et peut influencer les communautés mycorhiziennes. Une augmentation de la diversité végétale dans les premières phases de succession peut aboutir à une diversification des ressources renvoyées au sol (Hooper *et al.*, 2000) et donc à une augmentation du nombre de niches écologiques disponibles pour les champignons mycorhiziens. Mais la présence d'une seule espèce végétale fournissant au sol une grande diversité de ressources peut aussi être déterminante pour la richesse et la diversité des ressources du sol (Hooper *et al.*, 2000) et l'apparition ou la disparition d'une seule espèce de ce type au cours de la succession végétale peut aboutir à d'importants changements dans la communauté mycorhizienne.

- *Les changements en nombre de plantes hôtes et en densité racinaire*

En début de succession primaire, la couverture végétale augmente avec le nombre d'individus (Blaalid *et al.*, 2012) à partir des sites favorables où les plantes se sont établies en priorité (Jumpponen *et al.*, 2012). Sur un front glaciaire, le nombre total d'espèces de champignons augmente significativement le long de la chronoséquence vers les sites les plus anciens alors que le nombre d'espèces par racine reste le même (Blaalid *et al.*, 2012). L'augmentation de la richesse spécifique le long de la chronoséquence est donc certainement liée à l'augmentation du nombre d'individus hôtes sur le site.

Inversement, en forêt tempérée, le vieillissement du peuplement s'accompagne de la diminution du nombre d'arbres par unité de surface (Dahlberg et Stenlid, 1990). Cela peut entraîner la perte des individus de champignons associés aux arbres morts s'ils ne sont pas compétitifs vis-à-vis des champignons mycorhiziens des systèmes racinaires voisins (Dahlberg et Stenlid, 1990).

En outre, l'augmentation du nombre d'individus de plantes et les changements dans la composition des communautés végétales provoquent des changements significatifs de la densité racinaire dans le sol au cours de la succession végétale. Cela peut aussi contribuer à la dynamique des communautés mycorhiziennes dans la mesure où les espèces de champignons mycorhiziens avec des stratégies d'exploration à longue distance (par les spores) ou courte distance (par propagation du mycélium) seront, respectivement, plus abondantes dans des zones à faible et à forte densité racinaire (Peay *et al.*, 2011).

- *Des changements dans l'âge des plantes et dans la vitesse de croissance des plantes*

Le vieillissement des plantes initialement présentes et l'établissement progressif de plantes à longue durée de vie au cours de la succession végétale mènent à une augmentation globale de l'âge des plantes lors de la succession végétale. Or, la concentration en glucose des racines peut augmenter avec le vieillissement d'une plante (Bâ *et al.*, 1994) et il a été montré que certains des champignons mycorhiziens apparaissant en premier sur de jeunes semis d'*Afzelia africana* avaient besoin de moins de ressources carbonées pour se développer que les champignons apparaissant plus tard dans la séquence (Bâ *et al.*, 1994 ; Diédhiou *et al.*, 2004). Le vieillissement des plantes peut donc influencer la structure des communautés mycorhiziennes.

- *Des changements dans la lumière arrivant au sol*

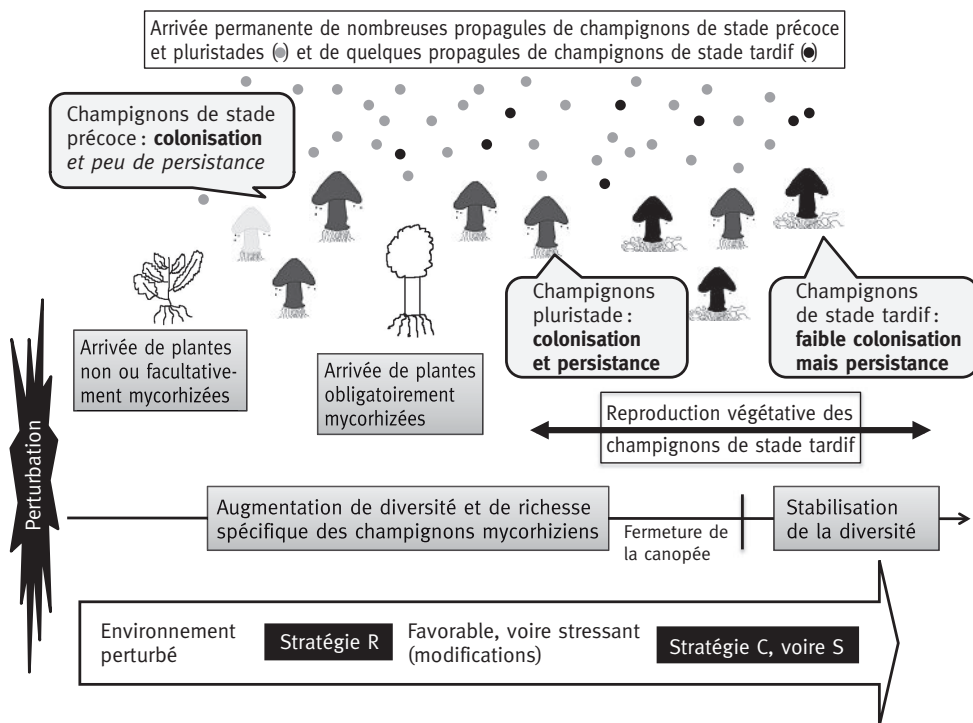
La fermeture progressive de la canopée au cours de la succession végétale entraîne une diminution de l'intensité des longueurs d'onde photosynthétiquement actives et une augmentation de

l'intensité relative des longueurs d'onde dans l'infrarouge de la lumière arrivant au sol (Bazzaz, 1979). Des études ont montré qu'une diminution de l'intensité lumineuse arrivant sur des semis en microcosme menait à une diminution de l'infection mycorhizienne (Whitbeck, 2001 ; Gamage *et al.*, 2004 ; Clark et St. Clair, 2011), mais ces résultats ne sont pas confirmés en champ (Whitbeck, 2001) et contredisent une ancienne étude au cours de laquelle le pourcentage d'infection de *Gigaspora calospora* sur *Allium cepa* était plus faible sous une forte intensité lumineuse (Furlan et Fortin, 1977). Mangan *et al.* (2010) ont montré que, sous de faibles intensités lumineuses, seuls deux des six champignons MA testés sporulaient. De plus, lors des premières étapes du développement racinaire, l'infection mycorhizienne est significativement plus faible sous des lumières riches en infrarouge que sous les autres types de lumière (Niemi *et al.*, 2005). Nous pouvons donc supposer que les espèces de champignons mycorhiziens sont affectées par les changements d'éclairement du sol lors de la succession végétale. Comme les espèces réagissent différemment aux variations de l'intensité et de la qualité de la lumière, ces modifications peuvent contribuer à la dynamique des communautés mycorhiziennes.

- *La dynamique des autres organismes du sol*

Tous les changements dans les propriétés des écosystèmes lors de la succession végétale décrits dans cette partie peuvent aussi influencer les autres organismes du sol. Il existe par exemple une corrélation positive entre la diversité de la litière et la diversité des invertébrés du sol (Wardle, 2006). Bien que l'influence des prédateurs sur la diversité fongique ait rarement été étudiée, on sait

FIGURE 4 DYNAMIQUE ET STRATÉGIE DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS LORS D'UNE SUCCESSION PRIMAIRE



que les organismes qui se nourrissent de champignons ont une préférence pour certaines espèces (Wardle, 2006). Par conséquent, l'évolution des populations des autres organismes du sol lors de la succession végétale peut aussi structurer les communautés mycorhiziennes.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

La dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale est caractérisée par une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité de la communauté mycorhizienne jusqu'à la fermeture de la canopée, due à l'établissement progressif de champignons de stade tardif et la disparition des champignons de stade précoce. Des plantes associées à des champignons MA dominant souvent les premiers stades de succession avant d'être partiellement remplacées par des plantes associées à des champignons ECM et les interactions plantes-champignons se spécialisent. Le simple écoulement du temps, la composition chimique et physique du sol, la composition du couvert végétal, l'âge et la densité des plantes, le taux de couverture de la canopée, et les interactions avec les autres organismes du sol combinés à des différences entre les espèces de champignons mycorhiziens et des corrélations négatives entre les traits biologiques peuvent contribuer à cette dynamique (figure 4, p. 142). Cependant, l'importance relative de chaque facteur reste encore mal comprise.

Nous verrons dans la deuxième partie de cet article que les répercussions de cette dynamique sur le fonctionnement de l'écosystème peuvent être très fortes, et permettent de développer des outils pour favoriser la dynamique de la végétation et orienter des processus de succession végétale notamment dans des contextes de restauration écologique.

Charline HENRY

AgroParisTech
Laboratoire des symbioses tropicales
et méditerranéennes
IRD/INRA/CIRAD/Montpellier SupAgro/ Université
Montpellier II
TA A82/J - Campus international de Baillarguet
F-34398 MONTPELLIER CEDEX 5
(charline.henry@agroparistech.fr)

Marc-André SELOSSE

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Département Systématique et Évolution
UMR 7205 ISYEB
CP 50, 45 rue Buffon
F-75005 PARIS
(ma.selosse@wanadoo.fr)

Franck RICHARD

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER II, CEFE/CNRS
1919 route de Mende
F-34293 MONTPELLIER CEDEX 5
(franck.richard@cefe.cnrs.fr)

Heriniaina RAMANANKIERANA

CENTRE NATIONAL DE RECHERCHES
SUR L'ENVIRONNEMENT
Laboratoire de Microbiologie de l'Environnement
39 rue Rasamimanana Fiadanana
ANTANANARIVO 101 (MADAGASCAR)
(naina.ramanankierana@yahoo.fr)

Marc DUCOUSSO

CIRAD
Laboratoire des symbioses tropicales
et méditerranéennes
IRD/INRA/CIRAD/Montpellier SupAgro/ Université
Montpellier II
TA A82/J - Campus international de Baillarguet
F-34398 MONTPELLIER CEDEX 5
(marc.ducouso@cirad.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (E.), ALLEN (M.). — Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. — *Journal of Applied Ecology*, 17, 1980, pp. 139-147.
- ALLEN (M.), HIPPS (L.), WOOLDRIDGE (G.). — Wind dispersal and subsequent establishment of VA mycorrhizal fungi across a successional arid landscape. — *Landscape Ecology*, 2, 1989, pp. 165-171.
- ANDERSON (I.), GENNEY (D.), ALEXANDER (I.). — Fine-scale diversity and distribution of ectomycorrhizal fungal mycelium in a Scots pine forest. — *New Phytologist*, 201, 2014, pp. 1423-1430.
- APONTE (C.), GARCÍA (L.), MARAÑÓN (T.), GARDES (M.). — Indirect host effect on ectomycorrhizal fungi: Leaf fall and litter quality explain changes in fungal communities on the roots of co-occurring Mediterranean oaks. — *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 2010, pp. 788-796.
- ASHKANNEJHAD (S.), HORTON (T.). — Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, suilloid fungi and deer. — *New Phytologist*, 169, 2006, pp. 345-354.
- BÂ (A.), GARBAYE (J.), MARTIN (F.), DEXHEIMER (J.). — Root soluble carbohydrates of *Azelia africana* Sm. seedlings and modifications of mycorrhiza establishment in response to the excision of cotyledons. — *Mycorrhiza*, 4, 1994, pp. 269-275.
- BAAR (J.), HORTON (T.), KRETZER (A.), BRUNS (T.). — Mycorrhizal colonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a stand-replacing wildfire. — *New Phytologist*, 143, 2002, pp. 409-418.
- BAAR (J.), OZINGA (W.), SWEERS (I.), KUYPER (T.). — Stimulatory and inhibitory effects of needle litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. — *Soil Biology and Biochemistry*, 26, 1994, pp. 1073-1079.
- BAZZAZ (F.). — The physiological ecology of plant succession. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 1979, pp. 351-371.
- BENNETT (A.), BEVER (J.). — Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. — *Oecologia*, 160, 2009, pp. 807-816.
- BENNETT (A.), DANIELL (T.), ÖPIK (M.), DAVISON (J.), MOORA (M.), ZOBEL (M.), SELOSSE (M.-A.), EVANS (D.). — Arbuscular mycorrhizal fungal networks vary throughout the growing season and between successional stages. — *PloS one*, 8, 2013, e83241.
- BEVER (J.). — Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. — *Plant and Soil*, 244, 2002, pp. 281-290.
- BLAALID (R.), CARLSEN (T.), KUMAR (S.), HALVORSEN (R.), UGLAND (K.), FONTANA (G.), KAUSERUD (H.). — Changes in the root-associated fungal communities along a primary succession gradient analysed by 454 pyrosequencing. — *Molecular Ecology*, 21, 2012, pp. 1897-1908.
- BÖDEKER (I.), CLEMMENSEN (K.), DE BOER (W.), MARTIN (F.), OLSON (A.), LINDAHL (B.). — Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. — *New Phytologist*, 203, 2014, pp. 245-256.
- BRUNNER (I.), BAKKER (M.), BJÖRK (R.), HIRANO (Y.), LUKAC (M.), ARANDA (X.), BØRJA (I.), ELDHUSET (T.), HELMISAARI (H.), JOURDAN (C.), KONOPKA (B.), LOPEZ (B.), MIGUEL PÉREZ (C.), PERSSON (H.), OSTONEN (I.). — Fine-root turnover rates of European forests revisited : an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores. — *Plant and Soil*, 362, 2013, pp. 357-372.
- BRUNS (T.). — Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. — *Plant and Soil*, 170, 1995, pp. 63-73.
- CÁZARES (E.), TRAPPE (J.), JUMPPONEN (A.). — Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. — *Mycorrhiza*, 15, 2005, pp. 405-416.
- CHILVERS (G.), LAPEYRIE (F.), HORAN (D.). — Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system. — *New Phytologist*, 107, 1987, pp. 441-448.
- CLARK (A.), ST-CLAIR (S.). — Mycorrhizas and secondary succession in aspen-conifer forests: Light limitation differentially affects a dominant early and late successional species. — *Forest Ecology and Management*, 262, 2011, pp. 203-207.
- CONN (C.), DIGHTON (J.). — Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. — *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 2000, pp. 489-496.
- DAHLBERG (A.), STENLID (J.). — Population structure and dynamics in *Suillus bovinus* as indicated by spatial distribution of fungal clones. — *New Phytologist*, 115, 1990, pp. 487-493.
- DEACON (J.), DONALDSON (S.), LAST (F.). — Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. — *Plant and Soil*, 71, 1983, pp. 257-262.

- DEACON (J.), FLEMING (L.). — Interactions of ectomycorrhizal fungi. In: Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process / M.F. Allen, ed. — London : Chapman and Hall, 1993. — 534 p.
- DICKIE (I.). — Host preference, niches and fungal diversity. — *New Phytologist*, 174, 2007, pp. 230-233.
- DICKIE (I.), XU (B.), KOIDE (R.). — Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. — *New Phytologist*, 156, 2002, pp. 527-535.
- DIÉDHIQ (A.), SELOSSE (M.-A.), GALIANA (A.), DIABATÉ (M.), DREYFUS (B.), BÂ (A.), DE FARIA (S.), BÉNA (G.). — Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. — *Environmental Microbiology*, 12, 2010, pp. 2219-2232.
- DIÉDHIQ (A.), VERPILLOT (F.), GUEYE (O.), DREYFUS (B.), DUPONNOIS (R.), BÂ (A.). — Do concentrations of glucose and fungal inoculum influence the competitiveness of two early-stage ectomycorrhizal fungi in *Azelia africana* seedlings? — *Forest Ecology and Management*, 203, 2004, pp. 187-194.
- DIGHTON (J.), MASON (P.). — Mycorrhizal dynamics during forest tree development. Development biology of higher fungi. — Cambridge, 1985. — pp. 117-139.
- DOS SANTOS (V.), MUCHOVEJ (R.), BORGES (A.), NEVES (J.), KASUYA (M.). — Vesicular-arbuscular-/ecto-mycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. — *Brazilian Journal of Microbiology*, 32, 2001, pp. 81-86.
- FLEMING (L.). — Succession of mycorrhizal fungi on birch: infection of seedlings planted around mature trees. — *Plant and Soil*, 267, 1983, pp. 263-267.
- FRANKLAND (J.). — Fungal succession—unravelling the unpredictable. — *Mycological Research*, 102, 1998, pp. 1-15.
- FURLAN (V.), FORTIN (J.). — Effects of light intensity on the formation of vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. — *New Phytologist*, 79, 1977, pp. 335-340.
- GAMAGE (H.), SINGHAKUMARA (B.), ASHTON (M.). — Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. — *Journal of Tropical Ecology*, 20, 2004, pp. 525-534.
- GARDES (M.), BRUNS (T.). — Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest : above-and below-ground views. — *Canadian Journal of Botany*, 74, 1996, pp. 1572-1583.
- GEBHARDT (S.), NEUBERT (K.), WÖLLECKE (J.), MÜNZENBERGER (B.), HÜTTL (R.). — Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany. — *Mycorrhiza*, 17, 2007, pp. 279-290.
- GENNEY (D.), ANDERSON (I.), ALEXANDER (I.). — Fine-scale distribution of pine ectomycorrhizas and their extramatrical mycelium. — *New Phytologist*, 170, 2006, pp. 381-390.
- GRIME (J.). — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. — *American Naturalist*, 111, 1977, pp. 1169-1194.
- HART (M.), READER (R.). — Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. — *New Phytologist*, 153, 2002, pp. 335-344.
- HART (M.), READER (R.), KLIRONOMOS (J.). — Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. — *Mycologia*, 93, 2001, pp. 1186-1194.
- HAUSMANN (N.), HAWKES (C.). — Order of plant host establishment alters the composition of arbuscular mycorrhizal communities. — *Ecology*, 91, 2010, pp. 2333-2343.
- HELM (D.), ALLEN (E.), TRAPPE (J.). — Mycorrhizal chronosequence near Exit Glacier, Alaska. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 74, 1994, pp. 1496-1506.
- HOOPER (D.), BIGNELL (D.), BROWN (V.), BRUSSAARD (L.), DANGERFIELD (J.), WALL (D.), WARDLE (D.), COLEMA (D.), GILLER (K.), LAVELLE (P.), VAN DER PUTTEN (W.), DE RUITER (P.), RUSEK (J.), SILVER (W.), TIEDJE (J.), WOLTERS (V.). — Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. — *BioScience*, 50, 2000, pp. 1049-1061.
- HORN (H.). — The ecology of secondary succession. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1974, pp. 25-37.
- HORTON (T.), MOLINA (R.), HOOD (K.). — Douglas-fir ectomycorrhizae in 40- and 400-year-old stands: mycobiont availability to late successional western hemlock. — *Mycorrhiza*, 15, 2005, pp. 393-403.
- HUSBAND (R.), HERRE (E.), YOUNG (J.). — Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. — *FEMS Microbiology Ecology*, 42, 2002, pp. 131-136.
- HUSTON (M.), SMITH (T.). — Plant succession: life history and competition. — *American Naturalist*, 130, 1987, pp. 168-198.
- JANOS (D.). — Mycorrhizae influence tropical succession. — *Biotropica*, 12, 1980, pp. 56-64.

- JOHNSON (D.), VANDENKOORNHUYSE (P.), LEAKE (J.), GILBERT (L.), BOOTH (R.), GRIME (J.), YOUNG (J.), READ (D.). — Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. — *New Phytologist*, 161, 2004, pp. 503-515.
- JOHNSON (N.), ZAK (D.), TILMAN (D.), PFLEGER (F.). — Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. — *Oecologia*, 86, 1991, pp. 349-358.
- JUMPPONEN (A.), BROWN (S.), TRAPPE (J.), CÁZARES (E.), STRÖMMER (R.). — Twenty years of research on fungal-plant interactions on Lyman Glacier forefront – lessons learned and questions yet unanswered. — *Fungal Ecology*, 5, 2012, pp. 430-442.
- JUMPPONEN (A.), TRAPPE (J.), CÁZARES (E.). — Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. — *Mycorrhiza*, 12, 2002, pp. 43-49.
- KENNEDY (P.). — Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition : species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. — *New Phytologist*, 187, 2010, pp. 895-910.
- KENNEDY (P.), BRUNS (T.). — Priority effects determine the outcome of ectomycorrhizal competition between two *Rhizopogon* species colonizing *Pinus muricata* seedlings. — *New Phytologist*, 166, 2005, pp. 631-638.
- KENNEDY (P.), PEAY (K.), BRUNS (T.). — Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: are priority effects a rule or an exception? — *Ecology*, 90, 2009, pp. 2098-2107.
- KIERS (E.), DUHAMEL (M.), BEESETTY (Y.), MENSAH (J.), FRANKEN (O.), VERBRUGGEN (E.), FELLBAUM (C.), KOWALCHUK (G.), HART (M.), BAGO (A.), PALMER (T.), WEST (S.), VANDENKOORNHUYSE (P.), JANSAN (J.), BÜCKING (H.). — Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. — *Science*, 333, 2011, pp. 880-882.
- KIKVIDZE (Z.), ARMAS (C.), FUKUDA (K.), MARTINEZ-GARCIA (L.), MIYATA (M.), ODA-TANAKA (A.), PUGNAIRE (F.), WU (B.). — The role of arbuscular mycorrhizae in primary succession: differences and similarities across habitats. — *Web Ecology*, 10, 2010, pp. 50-57.
- KIPFER (T.), MOSER (B.), EGLI (S.), WOHLGEMUTH (T.), GHAZOU (J.). — Ectomycorrhiza succession patterns in *Pinus sylvestris* forests after stand-replacing fire in the Central Alps. — *Oecologia*, 167, 2011, pp. 219-228.
- KLIRONOMOS (J.). — Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. — *Ecology*, 84, 2003, pp. 2292-2301.
- KOIDE (R.), SUOMI (L.), STEVENS (C.), MCCORMICK (L.). — Interactions between needles of *Pinus resinosa* and ectomycorrhizal fungi. — *New Phytologist*, 140, 2008, pp. 539-547.
- KRANABETTER (J.), FRIESEN (J.), GAMMET (S.), KROEGER (P.). — Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock – lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. — *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2005, pp. 1527-1539.
- LAST (F.), DIGHTON (J.), MASON (P.). — Successions of sheathing mycorrhizal fungi. — *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 1987, pp. 157-161.
- LAZARUK (L.), KERNAGHAN (G.), MACDONALD (S.), KHASA (D.). — Effects of partial cutting on the ectomycorrhizae of *Picea glauca* forests in northwestern Alberta. — *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2005, pp. 1442-1454.
- LEDUC (S.), LILLESKOV (E.), HORTON (T.), ROTHSTEIN (D.). — Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests. — *Oecologia*, 172, 2013, pp. 257-269.
- LILLESKOV (E.), FAHEY (T.), HORTON (T.), LOVETT (G.). — Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. — *Ecology*, 83, 2002, pp. 104-115.
- LU (X.), MALAJCZUK (N.), BRUNDRETT (M.), DELL (B.). — Fruiting of putative ectomycorrhizal fungi under blue gum (*Eucalyptus globulus*) plantations of different ages in Western Australia. — *Mycorrhiza*, 8, 1999, pp. 255-261.
- MANGAN (S.), HERRE (E.), BEVER (J.). — Specificity between neotropical tree seedlings and their fungal mutualists leads to plant-soil feedback. — *Ecology*, 91, 2010, pp. 2594-2603.
- MÅRTENSSON (L.-M.), OLSSON (P.). — Reductions in microbial biomass along disturbance gradients in a semi-natural grassland. — *Applied Soil Ecology*, 62, 2012, pp. 8-13.
- MARTINY (J.), BOHANNAN (B.), BROWN (J.), COLWELL (R.), FUHRMAN (J.), GREEN (J.), HORNER-DEVINE (M.), KANE (M.), KRUMINS (J.), KUSKE (C.), MORIN (P.), NAEEM (S.), OVREAS (L.), REYSENBACH (A.-L.), SMITH (V.), STALEY (J.). — Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. — *Nature Reviews. Microbiology*, 4, 2006, pp. 102-112.
- MASON (P.), LAST (F.), PELHAM (J.), INGLEBY (K.). — Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). — *Forest Ecology and Management*, 4, 1982, pp. 19-39.

- MASON (P.), WILSON (J.), LAST (F.), WALKER (C.). — The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. — *Plant and Soil*, 71, 1983, pp. 247-256.
- MÜHLMANN (O.), BACHER (M.), PEINTNER (U.). — *Polygonum viviparum* mycobionts on an alpine primary successional glacier forefront. — *Mycorrhiza*, 18, 2008, pp. 87-95.
- NARA (K.). — Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert. — *New Phytologist*, 171, 2006, pp. 187-197.
- NARA (K.), NAKAYA (H.), HOGETSU (T.). — Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. — *New Phytologist*, 158, 2003a, pp. 193-206.
- NARA (K.), NAKAYA (H.), WU (B.), ZHOU (Z.), HOGETSU (T.). — Underground primary succession of ectomycorrhizal fungi in a volcanic desert on Mount Fuji. — *New Phytologist*, 159, 2003b, pp. 743-756.
- NIEMI (K.), JULKUNEN-TIITTO (R.), TEGELBERG (R.), HÄGGMAN (H.). — Light sources with different spectra affect root and mycorrhiza formation in Scots pine *in vitro*. — *Tree Physiology*, 25, 2005, pp. 123-128.
- OBASE (K.), TAMAI (Y.), YAJIMA (T.), MIYAMOTO (T.). — Mycorrhizal colonization status of plant species established in an exposed area following the 2000 eruption of Mt. Usu, Hokkaido, Japan. — *Landscape and Ecological Engineering*, 4, 2008, pp. 57-61.
- OEHL (F.), SCHNEIDER (D.), SIEVERDING (E.), BURGA (C.). — Succession of arbuscular mycorrhizal communities in the foreland of the retreating Morteratsch glacier in the Central Alps. — *Pedobiologia*, 54, 2011, pp. 321-331.
- OLIVEIRA (V.), SCHMIDT (V.), BELLEI (M.). — Patterns of arbuscular- and ecto- mycorrhizal colonization of *Eucalyptus dunii* in southern Brazil. — *Annals of Forest Science*, 54, 1997, pp. 473-481.
- PEARSON (J.), ABBOTT (L.), JASPER (D.). — Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. — *New Phytologist*, 123, 1993, pp. 93-98.
- PEAY (K.), BRUNS (T.), KENNEDY (P.), BERGEMANN (S.), GARBELOTTO (M.). — A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. — *Ecology Letters*, 10, 2007, pp. 470-480.
- PEAY (K.), GARBELOTTO (M.), BRUNS (T.). — Spore heat resistance plays an important role in disturbance-mediated assemblage shift of ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus muricata* seedlings. — *Journal of Ecology*, 97, 2009, pp. 537-547.
- PEAY (K.), GARBELOTTO (M.), BRUNS (T.). — Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. — *Ecology*, 91, 2010, pp. 3631-3640.
- PEAY (K.), KENNEDY (P.), BRUNS (T.). — Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? — *Fungal Ecology*, 4, 2011, pp. 233-240.
- PIANKA (E.). — on r- and K selection. — *American Naturalist*, 104, 1970, pp. 592-597.
- PIOTROWSKI (J.), MORFORD (S.), RILLIG (M.). — Inhibition of colonization by a native arbuscular mycorrhizal fungal community via *Populus trichocarpa* litter, litter extract, and soluble phenolic compounds. — *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2008, pp. 709-717.
- PRINGLE (A.), BEVER (J.). — Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. — *American Journal of Botany*, 89, 2002, pp. 1439-1446.
- PÜSCHEL (D.), RYDLOVÁ (J.), VOSÁTKA (M.). — The development of arbuscular mycorrhiza in two simulated stages of spoil-bank succession. — *Applied Soil Ecology*, 35, 2007, pp. 363-369.
- RAYNER (A.), TODD (N.). — Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. — *Advances in Botanical Research*, 7, 1979, pp. 333-420.
- REYNOLDS (H.), PACKER (A.), BEVER (J.), CLAY (K.). — Grassroots ecology : plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. — *Ecology*, 84, 2003, pp. 2281-2291.
- RICHARD (F.), MILLOT (S.), GARDES (M.), SELOSSE (M.). — Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. — *New Phytologist*, 166, 2005, pp. 1011-1023.
- SELOSSE (M.-A.), LE TACON (F.). — Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre par les végétaux. — *Année biologique*, 40, 2001, pp. 3-20.
- SELOSSE (M.-A.), RICHARD (F.), HE (X.), SIMARD (S.W.). — Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? — *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 2006, pp. 621-628.
- SELOSSE (M.-A.), ROUSSET (F.). — The plant-fungal marketplace. — *Science*, 333, 2011, pp. 828-829.
- SMITH (J.), MOLINA (R.), HUSO (M.), LARSEN (M.). — Occurrence of *Piloderma fallax* in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. — *Canadian Journal of Botany*, 78, 2000, pp. 995-1001.

- SMITH (J.), MOLINA (R.), HUSO (M.), LUOMA (D.), MCKAY (D.), CASTELLANO (M.), LABEL (T.), VALACHOVIC (Y.). — Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. — *Canadian Journal of Botany*, 80, 2002, pp. 186-204.
- SMITH (S.), READ (D.). — Mycorrhizal symbiosis. — 3rd edition. — London : Academic Press, 2008 — 800 p.
- TAYLOR (D.), BRUNS (T.). — Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest : minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. — *Molecular Ecology*, 8, 1999, pp. 1837-1850.
- TROWBRIDGE (J.), JUMPPONEN (A.). — Fungal colonization of shrub willow roots at the forefront of a receding glacier. — *Mycorrhiza*, 14, 2004, pp. 283-293.
- TWIEG (B.), DURALL (D.), SIMARD (S.). — Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. — *New Phytologist*, 176, 2007, pp. 437-447.
- TWIEG (B.), DURALL (D.), SIMARD (S.), JONES (M.). — Influence of soil nutrients on ectomycorrhizal communities in a chronosequence of mixed temperate forests. — *Mycorrhiza*, 19, 2009, pp. 305-316.
- VANDENKOORNHUYSE (P.), HUSBAND (R.), DANIELL (T.), WATSON (I.), DUCK (J.), FITTER (A.), YOUNG (J.). — Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. — *Molecular Ecology*, 11, 2002, pp. 1555-1564.
- VISSER (S.). — Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. — *New Phytologist*, 129, 1995, pp. 389-401.
- WALKER (L.), DEL MORAL (R.). — Primary succession and ecosystem rehabilitation. — Cambridge University Press, 2003.
- WANG (B.), QIU (Y.-L.). — Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. — *Mycorrhiza*, 16, 2006, pp. 299-363.
- WARDLE (D.). — The influence of biotic interactions on soil biodiversity. — *Ecology Letters*, 9, 2006, pp. 870-886.
- WARDLE (D.), BARDGETT (R.), KLIRONOMOS (J.), SETÄLÄ (H.), VAN DER PUTTEN (W.), WALL (D.). — Ecological linkages between aboveground and belowground biota. — *Science*, 304, 2004, pp. 1629-1633.
- WARNER (N.), ALLEN (M.), MACMAHON (J.). — Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. — *Mycologia*, 79, 1987, pp. 721-730.
- WHITBECK (J.). — Effects of light environment on vesicular-arbuscular mycorrhiza development in *Inga leiocalycina*, a tropical wet forest tree. — *Biotropica*, 33, 2001, pp. 303-311.
- WU (B.), HOGETSU (T.), ISOBE (K.), ISHII (R.). — Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert on the southeast slope of Mount Fuji. — *Mycorrhiza*, 17, 2007, pp. 495-506.
- WU (B.), NARA (K.), HOGETSU (T.). — Competition between ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus densiflora*. — *Mycorrhiza*, 9, 1999, pp. 151-159.
- YARRANTON (G.), MORRISON (R.). — Spatial dynamics of a primary succession : nucleation. — *Journal of Ecology*, 62, 1974, pp. 417-428.
- YUN (K.), CHOI (S.). — Mycorrhizal colonization and plant growth affected by aqueous extract of *Artemisia princeps* var. *orientalis* and two phenolic compounds. — *Journal of Chemical Ecology*, 28, 2002, pp. 353-362.

DÉFINITIONS

Chronoséquence : Ensemble de sites de différents âges partageant les mêmes caractéristiques, mais mis en place à des temps différents, et permettant d'étudier un processus de longue durée par une approche comparative.

Communauté : Ensemble de populations localisées sur un site, interagissant entre elles et avec leur environnement.

Compétition : Interactions entre les organismes pour l'accès aux ressources ou à l'espace. La compétition peut se faire entre des individus d'une même espèce (on parle alors de compétition intraspécifique) ou entre espèces différentes (compétition interspécifique).

Effet de plante nurse : Influence positive d'une plante adulte sur un semis de même espèce ou d'espèce différente.

Facilitation : Toute influence positive d'une espèce sur l'installation ou la survie d'une autre.

Généraliste : Dans cet article, organisme pouvant interagir avec une grande diversité de partenaires symbiotiques.

Microcosme : Reproduction d'un écosystème en miniature dans le but d'en comprendre le fonctionnement.

Mycorhize : Organe symbiotique permettant des échanges de nutriments, d'eau et de carbone entre la racine d'une plante et un champignon du sol.

Niche écologique : Ensemble des conditions environnementales permettant à un organisme de se développer. Le principe d'exclusion de niche laisse attendre que chaque espèce ait une niche au moins en partie unique.

Organismes de stratégie C : Organismes maximisant leur croissance et investissant beaucoup de ressources dans la compétition interspécifique (ex.: arbres forestiers dont les troncs assurent la compétition pour la lumière), et pouvant se développer sur des sites sans perturbation ni stress, mais avec beaucoup de compétiteurs.

Organismes de stratégie R : Organismes pouvant se développer dans les environnements perturbés, qu'ils colonisent rapidement car ils investissent beaucoup de ressources dans leur reproduction et leur dispersion (ex.: plantes pionnières). Ils sont adaptés pour exploiter des conditions favorables temporaires.

Organismes de stratégie S : Organismes adaptés à des stress tels que la faible luminosité, des sols contraignants (ex. plantes halophiles) ou des niveaux trophiques faibles. Peu compétitifs, ils réussissent là où échouent les précédentes stratégies car ils investissent dans des mécanismes de tolérance à ces stress.

PCR (réaction de polymérisation en chaîne) : Technique de biologie moléculaire permettant d'obtenir *in vitro* plusieurs millions d'exemplaires de copie d'un fragment d'ADN à partir d'une petite quantité de copies initiales.

Perturbation : Changement temporaire des conditions environnementales provoquant des modifications de l'écosystème et donc souvent des communautés.

Population : Ensemble des organismes d'une même espèce localisés sur un site, pouvant notamment se reproduire entre eux.

Propagules fongiques : Sources d'inoculum plus ou moins spécialisées permettant la colonisation des racines par les champignons : spores, fragments de mycélium ou de racines infectées, sclérotés...

Recrutement : Arrivée progressive de nouveaux organismes et de nouvelles espèces dans une communauté (par rapport à la succession, c'est un processus cumulatif sans extinction).

Réseau mycorhizien : Mycéliums d'un ou, le plus souvent, plusieurs champignons mycorhiziens reliant les racines de plusieurs plantes entre elles, et formant donc un réseau de partenaires reliant entre elles ces plantes. Peut être le lieu d'entraide indirecte ou directe (transferts de matière).

Résilience : Capacité d'un écosystème à revenir à son état initial après une perturbation.

Spécialiste : Dans cet article, organisme n'interagissant qu'avec une faible diversité de partenaires symbiotiques.

Sporophores : Appareil reproducteur des champignons supérieurs produisant les spores.

Succession : Processus écologique continu de colonisation et d'extinction de populations sur un site (par rapport au recrutement, ce processus se caractérise par des disparitions d'espèces au cours du temps).

Trait d'histoire de vie : Caractéristique qui contribue à définir les mécanismes de survie et de reproduction d'un organisme ou d'une espèce : date et fréquence de reproduction, âge de maturité sexuelle, longévité...

COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORRHIZIENNES LORS DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES. PREMIÈRE PARTIE : MÉTHODES D'ÉTUDE, CARACTÉRISATIONS ET FONCTIONNEMENT (REVUE BIBLIOGRAPHIQUE) [Résumé]

En milieu naturel, les perturbations importantes conduisent à la destruction de la végétation mais aussi des microorganismes du sol comme les champignons mycorrhiziens. Les communautés de plantes et de champignons mycorrhiziens étant interdépendantes, il est important de comprendre la dynamique des communautés mycorrhiziennes au cours des stades des successions de colonisation végétale, qui débouchent sur un couvert forestier. Ces successions s'accompagnent d'une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité de la communauté mycorrhizienne par l'établissement progressif de champignons de stade tardif et la diminution du nombre de champignons pluristades. Les interactions plantes-champignons se spécialisent au cours de la succession végétale ou du vieillissement d'un peuplement. Cette dynamique des communautés mycorrhiziennes s'explique par des différences de traits d'histoire de vie entre les espèces de champignons, mais aussi par une modification des caractéristiques de la communauté végétale et du sol avec le temps.

UNDERSTANDING THE DYNAMICS OF MYCORRHIZAL COMMUNITIES IN PLANT SUCCESSIONS. PART I - STUDY METHODS, CHARACTERISATIONS AND FUNCTION (BIBLIOGRAPHIC REVIEW) [Abstract]

In a natural environment, major disturbances cause the destruction of the vegetation as well as of soil microorganisms such as mycorrhizal fungi. Plant and mycorrhizal fungus communities are interdependent and so it is important to understand the dynamics of mycorrhizal communities during the stages in plant colonisation successions that generate a forest canopy. These successions go along with an increase in the wealth of species and the diversity of the mycorrhizal community through the gradual establishment of late-stage fungi and the decrease in the number of multi-stage fungi. Plant-fungus interactions become specialised as the plant succession runs its course or as the population ages. These dynamics of mycorrhizal communities can be explained by differences in the life history traits between species of fungi, but also by a change in the characteristics of the plant community and the soil over time.
