

COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES LORS DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES

DEUXIÈME PARTIE : POTENTIALITÉ D'APPLICATIONS À LA RESTAURATION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (REVUE BIBLIOGRAPHIQUE)

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

La première partie de cet article publié dans un précédent numéro de la *Revue forestière française* (Henry *et al.*, 2014) a montré les caractéristiques et les moteurs de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale. Celle-ci s'accompagne d'une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité de la communauté mycorhizienne par l'établissement progressif de champignons de stade tardif et la diminution de la part relative de champignons de stade précoce et pluristades. Les interactions plantes-champignons se spécialisent au cours de la succession végétale. Cette dynamique des communautés mycorhiziennes est expliquée 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 avec le temps. Inversement, cette dynamique fongique se répercute sur le fonctionnement de l'écosystème forestier et nous allons voir que la compréhension de cette dynamique peut permettre de développer des outils pour accélérer la restauration écologique de milieux dégradés.

LES CONSÉQUENCES DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES SUR LES PLANTES

Une forte spécificité d'association entre les organismes du sol et les plantes rend les communautés aériennes et souterraines interdépendantes (Wardle *et al.*, 2004). Jumpponen *et al.* (2002) suggèrent que la dynamique des communautés mycorhiziennes est une conséquence de la dynamique végétale, tandis que Cázares *et al.* (2005) suggèrent que c'en est une cause : le plus probable est que ces dynamiques se développent dans une interaction réciproque. Nonobstant, la dynamique mycorhizienne a des conséquences considérables sur les autres composantes de l'écosystème, notamment les plantes.

Conséquences des modifications des réseaux mycorhiziens sur la stabilité de la communauté végétale

Comme cela a déjà été souligné, les champignons mycorhiziens spécialistes (associés à une ou peu d'espèces) ont tendance à remplacer les généralistes (associés à un large spectre de partenaires)

lors du vieillissement d'un peuplement. Cette évolution peut avoir des conséquences sur la structure des réseaux mycorhiziens et, de là, sur la stabilité de la communauté végétale. La notion de réseaux mycorhiziens est une utile approche intégrative de la symbiose comme un lien entre de nombreux partenaires. Les réseaux peuvent être représentés par des traits reliant les partenaires symbiotiques en interaction (figure 1, ci-dessous). En analysant les communautés mycorhiziennes arbusculaires (MA) dans des forêts de différents âges, Bennett *et al.* (2013) ont mis en évidence un remplacement des champignons MA généralistes par des spécialistes au cours du vieillissement, ce qui provoque une diminution de la proportion de liens entre partenaires dans le réseau.

FIGURE 1
RÉSEAU MYCORHIZIEN BIPARTITE
MONTRANT LES INTERACTIONS ENTRE LES ESPÈCES
DE PLANTES (à gauche)
ET LES ESPÈCES DE CHAMPIGNONS (à droite)
(d'après Martos *et al.*, 2012)



peut conserver sa capacité à retrouver rapidement un fonctionnement normal après une perturbation, c'est-à-dire sa résilience.

Cependant, cette étude sur la dynamique de la structure des réseaux mycorhiziens lors du vieillissement des peuplements ne prend en compte que les réseaux mycorhiziens potentiels. En effet, lorsqu'on revient au niveau individuel, le fait que deux espèces de plantes distinctes puissent être infectées par la même espèce de champignon mycorhizien ne signifie pas systématiquement que deux individus de chacune de ces espèces partagent toujours un même mycélium de ce champignon. Il serait intéressant de savoir quelles espèces sont réellement reliées dans un tel système. De plus, il serait intéressant de prendre en compte une approche plus quantitative de la structure du réseau, soit à partir des fréquences d'infection (nombre de racines colonisées par un champignon), soit à partir des échanges (quantité de carbone passant de la plante au champignon ou quantité de minéraux passant du champignon à la plante). Mais ces données restent difficiles à acquérir. Il serait intéressant en particulier de suivre l'évolution du poids des interactions durant la succession.

On considère, pour des raisons théoriques qui recourent les observations de terrain, que les réseaux mutualistes sont plus stables dans l'évolution lorsque, de chaque côté de l'interaction, les espèces spécialistes interagissent avec des espèces qui, de l'autre côté de l'interaction, sont elles-mêmes en interaction avec des généralistes (Bascompte et Jordano, 2007). Il a en effet été montré sur plusieurs types de réseaux mutualistes comme celui liant animaux pollinisateurs et plantes (Bascompte et Jordano, 2007) ou celui liant plantes et champignons MA (Chagnon *et al.*, 2012 ; Montesinos-Navarro *et al.*, 2012), que les champignons spécialistes ont tendance à interagir avec des plantes qui, elles, interagissent avec des partenaires généralistes. De cette façon, en cas de perturbation, les spécialistes peuvent persister dans le système car, malgré leur spécialisation, ils présentent la même dépendance à la perte d'un habitat que les généralistes dont ils dépendent, et qui sont eux-mêmes plus stables car ils ne dépendent pas d'un seul partenaire (Bascompte et Jordano, 2007). Par conséquent, l'augmentation de la proportion de spécialistes dans les réseaux mycorhiziens lors du vieillissement du peuplement et la diminution de la proportion de liens réalisés dans le réseau ne déstabilisent pas nécessairement l'écosystème. Bien au contraire, celui-ci

Le recrutement de nouveaux champignons mycorhiziens lors de la succession impacte la communauté végétale

La dynamique des communautés mycorhiziennes lors de la succession végétale peut affecter la communauté végétale notamment car toutes les plantes n'ont pas la même réponse à l'infection mycorhizienne. De plus la dépendance des plantes aux mycorhizes varie dans un continuum allant de l'état non mycorhizien à des états mycorhiziens facultatifs ou obligatoires. Les espèces végétales réagissent donc de façon variable à l'infection mycorhizienne, notamment en fonction du champignon impliqué dans la symbiose et des paramètres environnementaux. Cela est illustré par Klironomos (2003) qui montre que la réponse d'une plante peut être négative, positive ou neutre, selon le champignon mycorhizien et qu'un champignon peut promouvoir ou ralentir la croissance de sa plante hôte. Reynolds *et al.* (2003) distinguent la spécificité d'association entre la plante et le champignon et la spécificité de réponse physiologique de la plante au champignon, spécificités qui jouent tous les deux un rôle clé pour le fonctionnement de l'écosystème.

Plusieurs études ont testé l'effet d'une augmentation de la diversité des champignons mycorhiziens sur les communautés végétales et leur évolution. Ainsi, dans une savane aux États-Unis, Landis *et al.* (2004) ont montré que les richesses spécifiques en plantes et en champignons MA étaient corrélées positivement. Toutefois, les richesses spécifiques des plantes et des champignons MA étaient aussi corrélées à la texture du sol et à la teneur en azote. Dans ces conditions, il est impossible de conclure sur un lien causal entre ces richesses spécifiques, et des études en microcosmes deviennent nécessaires. Van der Heijden *et al.* (1998) ont ainsi montré en microcosmes que la biodiversité et la productivité des plantes augmentaient avec la richesse spécifique des champignons MA. Ils supposent que l'augmentation de la richesse spécifique des champignons MA accroît la probabilité d'avoir une espèce fongique efficace pour chaque plante, et aussi la diversité des ressources du sol exploitées. Une diminution de la concentration du phosphore du sol et une augmentation de la teneur en phosphore des tissus végétaux suggèrent que l'augmentation de la productivité observée est due à une exploitation plus efficace du phosphore du sol lorsque la diversité mycorhizienne augmente. Cette idée est confortée par Johnson *et al.* (2004) qui montrent que la teneur en phosphore des tissus et la diversité des champignons MA sont corrélées positivement sur des cultures expérimentales installées sur prairies calcaires non fertilisées. En faisant varier la richesse spécifique des champignons MA et des plantes hôtes présentes dans la reproduction d'un écosystème prairial avec différentes concentrations en phosphore, Vogelsang *et al.* (2006) ont montré que l'augmentation de la richesse en champignons MA promeut la diversité et la productivité des plantes associées. Toutefois, l'effet de la richesse spécifique des champignons MA est faible par rapport à l'effet des champignons MA pris séparément, indiquant qu'en augmentant la diversité, on augmente surtout la probabilité d'avoir un champignon utile à une espèce de plante donnée.

En revanche, une étude de Smith *et al.* (1999) sur un écosystème prairial pourrait contredire partiellement les autres, en révélant que la suppression des champignons MA par l'application d'un fongicide provoquait une augmentation de la diversité et de la richesse spécifique des plantes. Cependant, cela était uniquement dû à une diminution de l'abondance des plantes très dépendantes de la mycorhization au profit de celles peu ou pas dépendantes de la symbiose mycorhizienne. Par conséquent, cette étude ne contredit pas celle de Van der Heijden *et al.* (1998) qui observent d'ailleurs dans une de leurs expérimentations où l'espèce dominant l'assemblage est faiblement dépendante de la mycorhization que la productivité des plantes n'augmentait pas avec l'apport de champignons MA. Par ailleurs, en étudiant un gradient de diversité de champignons ectomycorhiziens allant de 1 à 8 espèces, Jonsson *et al.* (2001) ont montré que l'influence de la diversité fongique sur la productivité des plantes pouvait être positive, négative ou neutre selon le contexte. Une augmentation de la diversité ectomycorhizienne sur un substrat peu fertile provoque une augmentation de la croissance de *Betula pendula* alors que cela n'a aucun effet sur les substrats fertiles. Et lorsque

l'effet de ce gradient de diversité est testé sur *Pinus sylvestris*, l'augmentation de la diversité ectomycorhizienne provoque une diminution de la productivité de la plante sur substrat fertile et n'a aucun effet sur les substrats pauvres. Les différences de réponses à l'infection mycorhizienne parmi les plantes déterminent donc la coexistence entre plantes et les espèces auxquelles les champignons mycorhiziens fournissent des nutriments (Van der Heijden *et al.*, 2003).

Finalement, l'augmentation du nombre d'espèces de champignons mycorhiziens au cours de la succession végétale a d'importantes conséquences sur la diversité et la productivité de la communauté végétale. Ces conséquences dépendent de la réponse des plantes à l'infection mycorhizienne, qui peut elle-même dépendre du contexte environnemental. La diversité de la communauté végétale augmente lorsque des espèces végétales peu abondantes répondent à l'infection mycorhizienne des nouvelles espèces de champignons plus favorablement que les espèces végétales dominantes de la communauté (Urcelay et Diaz, 2003). Il y a une augmentation de la productivité du système lorsque les espèces végétales abondantes répondent positivement à l'infection par les nouvelles espèces de champignons mycorhiziens. En revanche dans les autres cas, une augmentation de la richesse spécifique de la communauté mycorhizienne peut provoquer une diminution de la productivité ou de la diversité de la communauté végétale. L'effet, bien réel, dépend donc des cas.

Une augmentation du nombre d'espèces de champignons mycorhiziens peut permettre aux plantes d'utiliser des nutriments inaccessibles auparavant et de créer ainsi de nouvelles niches pour les plantes et d'augmenter leur diversité. Ainsi, l'augmentation du nombre d'espèces mycorhiziennes au cours de la succession peut aussi conduire à une augmentation de la diversité végétale par une partition des ressources plus importante (Reynolds *et al.*, 2003).

La dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession contribue ainsi à déterminer le cortège des plantes sur un site. Il a en effet été suggéré que l'existence de guildes de plantes de saison froide et de saison chaude dans une prairie de Caroline du Nord dépendait de la coexistence de guildes de champignons de saison froide et de saison chaude sur le site (Pringle et Bever, 2002). Par ailleurs, dans une forêt de Guyane dominée par *Dicymbe corymbosa*, les racelles ectomycorhiziennes et le mycélium permettent la formation d'un épais matelas d'humus suspendu entre les tiges de *Dicymbe corymbosa* et permettent le recyclage direct de l'azote et du phosphore contenus dans la matière organique de la litière (Henkel, 2003). De plus, les réseaux mycorhiziens confèreraient un avantage aux semis de *Dicymbe corymbosa* (McGuire, 2007) : en effet, les semis qui ont accès au réseau ectomycorhizien déjà nourri par la canopée ont une meilleure croissance, plus de feuilles et un meilleur taux de survie que les semis qui ne font pas partie du réseau. Dans de tels cas, l'apparition de certains champignons dans l'écosystème au cours de la succession végétale peut promouvoir le développement d'une unique espèce.

Cependant, comme il n'a jamais été montré que certains taxons de champignons MA ont des fonctions spécifiques et qu'il y a une forte diversité intraspécifique, les effets de la dynamique des communautés mycorhiziennes sur la communauté végétale ne peuvent pas être prédites sur la seule base de la composition en espèces de cette communauté (Van der Heijden et Scheublin, 2007). L'évolution de la diversité fonctionnelle des communautés mycorhiziennes serait sans doute un meilleur indicateur du fonctionnement de l'écosystème que ne l'est l'évolution de la diversité taxonomique (Reiss *et al.*, 2009). Mais si des outils existent pour les champignons ectomycorhiziens, comme l'estimation des activités enzymatiques des racines colonisées et couvertes de champignon (Pritsch *et al.*, 2004), ils sont rarement utilisés ; en sorte que la diversité fonctionnelle reste difficile à estimer en routine.

Les rétroactions entre les communautés

La réponse des plantes à la colonisation mycorhizienne ne résulte pas toujours d'un effet direct. En effet, une modification de la composition de la communauté mycorhizienne peut affecter la

croissance d'une plante, en modifiant la croissance d'une plante compétitrice (Bever, 2003). Dans une prairie semi-aride où la colonisation mycorhizienne MA a été réduite par l'application d'un fongicide *in situ*, O'Connor *et al.* (2002) ont trouvé que, bien que *Vittadinia gracilis* et *Velleia arguta* aient chacune une réponse positive à l'infection, leur croissance en mélange *in situ* n'a pas été affectée par la réduction de l'infection mycorhizienne. Cela est probablement dû au fait que l'écosystème est dominé par *Medicago minima*, une autre plante répondant positivement à la mycorhization. De ce fait, bien que *Vittadinia gracilis* et *Velleia arguta* aient été affectées par la réduction de la symbiose mycorhizienne, cela a été contrebalancé par la réduction de la compétitivité de *Medicago minima*. Au final, *Vittadinia gracilis* et *Velleia arguta* n'ont pas été affectées par l'application du fongicide. L'important pour une plante n'est donc pas uniquement sa réponse directe à l'infection mycorhizienne mais surtout les différences de réponses par rapport aux compétiteurs qui interviennent *via* les rétroactions positives ou négatives.

On parle de rétroaction positive lorsqu'une espèce de plante influence la communauté du sol d'une façon qui la favorise (favorisation des organismes symbiotiques plus forte que celle des pathogènes), et de rétroaction négative (favorisation des pathogènes plus forte que celle des organismes symbiotiques) lorsqu'une plante est de moins en moins performante dans un sol où elle a poussé auparavant (Bardgett *et al.*, 2005). L'effet peut aussi être indirect : par exemple, une plante qui favorise un champignon qui, lui-même, favorise une plante en compétition avec la première provoque une rétroaction négative (Pringle et Bever, 2002). Mangan *et al.* (2010) ont mis en évidence une rétroaction positive sur des semis de la plante tropicale *Apeiba aspera* qui se développent mieux dans un sol dans lequel des individus d'*Apeiba aspera* avaient déjà poussé que dans un sol dans lequel des individus de *Luehea seemannii* avaient préalablement poussé.

Les rétroactions négatives permettent de conserver une forte diversité de champignons mycorhiziens dans le système (Henry *et al.*, 2014) mais elles permettent aussi la coexistence de plantes compétitrices entre elles qui se seraient exclues sans ces rétroactions négatives (Bever, 2003). Bien qu'aucune démonstration empirique n'existe, on peut supposer que si un champignon mycorhizien, principalement associé à une espèce de plante X, favorise plus la croissance d'une espèce Y que l'espèce X, une augmentation de l'abondance de la plante X va provoquer indirectement une augmentation de l'abondance de l'espèce de plante Y. Cela peut même provoquer une diminution de l'abondance de l'espèce X par compétition (Bever, 2003). Ainsi, les rétroactions positives peuvent être considérées comme des forces qui rendent le système plus homogène, alors que les rétroactions négatives sont des forces qui le diversifient (Reynolds *et al.*, 2003).

Les conséquences de la dynamique des communautés mycorhiziennes sur le processus de succession végétale

Si Bever (2003) donne beaucoup d'importance aux interactions avec les compétiteurs pour les rétroactions, Reynolds *et al.* (2003) se focalisent sur le rôle des pathogènes et des mutualistes. Ils suggèrent que les rétroactions positives prédominantes dans les premiers stades de succession sont progressivement remplacées par des rétroactions négatives dues à l'augmentation de la densité d'hôtes et aux modifications des facteurs abiotiques de l'environnement qui favorisent les pathogènes. En tant que forces qui diversifient le système, ces rétroactions négatives seraient le moteur du remplacement d'espèces végétales par d'autres dans les stades de succession avancés. Toutefois, les communautés végétales peuvent atteindre un état plus stable au stade climacique si les rétroactions positives redeviennent plus importantes que les rétroactions négatives ou si ces dernières disparaissent. Kardol *et al.* (2006) ont montré expérimentalement que la direction des rétroactions changeait effectivement au cours de la succession végétale, mais de façon opposée à ce que Reynolds *et al.* (2003) avaient supposé. Ils ont fait pousser en microcosmes un mélange de 12 espèces de plantes caractéristiques de trois stades de succession. Après une première période

de croissance, la biomasse aérienne a été mesurée pour chaque espèce et les sols ont été réinstallés avec les mêmes mélanges d'espèces que précédemment. La comparaison de la performance des plantes entre la première et la deuxième période de croissance est ensuite utilisée pour déterminer l'effet de rétroaction du sol. Les plantes pionnières avaient une biomasse aérienne plus faible lors de la deuxième phase de croissance que lors de la première, tandis qu'il n'y avait pas de différences entre les deux phases de croissance pour les plantes de milieu de succession et que les espèces de fin de succession avaient une croissance plus élevée lors de la deuxième phase de croissance. Kardol *et al.* (2006) ont conclu que les rétroactions sont d'abord négatives puis positives au cours de la succession. Mais le scénario testé n'est pas très réaliste vu la présence simultanée, et en proportions égales, d'espèces pionnières et d'espèces de fin de succession — ce qui est rarement observé dans la nature. Cette expérience nous permet de conclure qu'un mélange d'espèces caractéristiques de trois stades de succession différents favorise une communauté microbienne du sol favorable au développement des plantes des stades de successions tardifs, mais sans indiquer quelles sont les espèces qui favorisent cette dynamique. En effet, nous ne pouvons parler de rétroaction positive pour les plantes de fin de succession que si le changement de communauté microbienne est dû à la présence de ces espèces de fin de succession dans le système. Pour connaître les espèces responsables de la dynamique microbienne du sol, il aurait été intéressant de tester séparément chaque type de plantes.

Des études récentes ont testé l'influence d'une inoculation à partir de sols de différents stades de succession sur la croissance des plantes. Bien que les communautés MA changent dans les trois stades de succession testés, Sikes *et al.* (2012) n'ont trouvé aucun effet de l'origine de l'inoculum sur la croissance de toutes les plantes testées. Au contraire, Uibopuu *et al.* (2012) ont montré des différences de croissance en réponse à l'inoculation de quelques espèces de sous-étage en fonction de l'origine de l'inoculum. Parmi les huit espèces testées, certaines ont montré une réponse positive à l'inoculation par du sol provenant respectivement de forêts anciennes (deux espèces) et de jeunes forêts (une espèce). Mais les autres espèces testées n'ont pas répondu à l'inoculation. Donc si la dynamique des communautés mycorhiziennes peut être un moteur de la succession végétale, cela ne concerne que quelques espèces. Cependant, un impact sur quelques espèces particulièrement abondantes peut avoir d'importantes conséquences et influencer le processus de succession végétale.

Par ailleurs, la vitesse d'arrivée de nouvelles propagules de mycorhizes après une perturbation joue un rôle important dans les successions végétales en milieu tropical (Janos, 1980). En cas d'arrivée rapide de nouvelles propagules fongiques ou de la persistance d'anciennes propagules de la banque du sol, les plantes mycorhiziennes facultatives vont être infectées et la population de champignons mycorhiziens va augmenter. Ensuite, les plantes mycorhizées de façon obligatoire vont s'installer. Si l'arrivée de nouvelles propagules est trop lente, alors les espèces non mycorhiziennes, plus compétitives que les espèces mycorhiziennes facultatives en absence de champignons mycorhiziens, vont s'installer et bloquer plus ou moins longuement le développement d'une communauté mycorhizienne sur le site.

De la même façon, il a été suggéré que la présence de champignons mycorhiziens était très importante pour le processus de succession sur le front glaciaire de Lyman. Les *Pinaceae* et *Salix* spp. dominent sur le front grâce à la formation de mycorhizes (Cázares *et al.*, 2005). Le développement des communautés ectomycorhiziennes sur ces arbustes pionniers peut ensuite faciliter l'installation d'autres plantes dépendant de champignons mycorhiziens, comme cela a été montré dans le désert volcanique du mont Fuji (Nara et Hogetsu, 2004). Mais les champignons ectomycorhiziens présents sur les espèces pionnières pourraient ne pas toujours être compatibles avec les autres plantes. Dans ce cas, les plantes des stades de succession tardifs devraient attendre l'arrivée de propagules compatibles (Nara, 2006).

CONNAÎTRE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS MYCORHIZIENNES POUR ACCÉLÉRER LA RESTAURATION ÉCOLOGIQUE

Nous avons vu précédemment que les débuts de succession sont caractérisés par une infection mycorhizienne faible et même parfois absente. L'abondance et la diversité des champignons mycorhiziens augmentent au cours de la succession végétale et se répercutent sur la composition, la productivité et la diversité de la communauté végétale.

Les perturbations d'origine humaine sur les écosystèmes naturels sont de plus en plus fréquentes et de plus en plus importantes. Aujourd'hui, la prise de conscience du caractère limité des ressources naturelles, alors que les services écosystémiques associés sont essentiels, conduit les hommes à restaurer les écosystèmes endommagés. Bien que ceux-ci soient souvent naturellement restaurés par le processus de succession végétale, le processus naturel est généralement très lent. Pourtant, on souhaite profiter rapidement des services fournis par les écosystèmes restaurés : il faut donc accélérer la restauration écologique.

Les connaissances acquises sur la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale rendent théoriquement possible le développement d'outils qui permettent d'accélérer la restauration écologique en manipulant les communautés mycorhiziennes par inoculation directe de champignons mycorhiziens ou par l'utilisation de plantes nurses.

L'inoculation de champignons mycorhiziens : accélérer la succession chez les champignons pour accélérer la restauration écologique

- *L'inoculation de champignons mycorhiziens améliore la croissance et la survie des plantes*

L'inoculation de champignons mycorhiziens consiste à introduire une grande quantité de propagules mycorhiziennes actives dans le sol, idéalement en l'absence de compétiteurs (stérilisation préalable). L'inoculation de semis provoque souvent une augmentation de la croissance de la plante (Duponnois *et al.*, 2005 ; Ramanankierana *et al.*, 2007 ; Ouahmane *et al.*, 2007 ; Wu *et al.*, 2009 ; Duponnois *et al.*, 2011 ; Zhang *et al.*, 2011). Par exemple, lors de l'expérimentation du reboisement d'un site semi-aride au Sénégal, la biomasse en bois des tiges d'*Acacia holosericea* inoculées a doublé par rapport aux tiges non inoculées après deux ans de plantation (Duponnois *et al.*, 2005). Selosse *et al.* (2000) ont pu montrer, 8 ans après transplantation, une augmentation de 60 % du volume de bois des plants de Douglas inoculés avec des Laccaires par rapport aux plants mycorhizés naturellement. Un meilleur taux de survie après la transplantation des plants inoculés est également souvent observé (Duponnois *et al.*, 2005 ; Zhang *et al.*, 2011). Lorsqu'ils ont transplanté des semis de *Leymus chinensis* de 30 jours dans un sol nu, salé et alcalin, Zhang *et al.* (2011) ont trouvé un taux de survie la première année de 85 % pour les semis inoculés contre 53 % pour les semis non inoculés. Sur des Légumineuses, les champignons MA inoculés peuvent également entrer en synergie avec les bactéries du genre *Rhizobium* fixatrices d'azote, aboutissant à une augmentation de l'absorption d'azote, de phosphore et de potassium (Requena *et al.*, 2001 ; Wu *et al.*, 2009).

- *Une inoculation plus efficace lorsqu'elle est réalisée avec des champignons indigènes*

L'inoculation des semis peut se faire par des champignons provenant du site, ou par un inoculum commercial exotique qui ne contient souvent qu'un faible nombre de taxons (Schwartz *et al.*, 2006). L'inoculation avec des champignons indigènes est souvent plus efficace (Requena *et al.*, 2001 ; Rowe *et al.*, 2007 ; Williams *et al.*, 2012) et permet surtout d'éviter l'introduction de champignons exotiques qui risquent d'impacter directement les communautés de champignons initialement présentes et indirectement la composition de la communauté végétale (Schwartz *et al.*, 2006). En effet, les champignons introduits peuvent persister plus de dix ans après l'inoculation (Selosse *et al.*, 2000)

Requena *et al.* (2001) ont comparé la réponse de plantes inoculées avec des champignons MA indigènes, inoculées avec un champignon exotique ou non inoculées dans un écosystème méditerranéen en voie de désertification. Les plantes inoculées avec le champignon exotique étaient les plus grandes après un an de culture, mais ce sont les plantes inoculées avec les champignons indigènes qui étaient les plus grandes après trois ans de culture. Après cinq ans de culture, il n'y avait plus de différence entre les plantes inoculées avec le champignon exotique et les plantes non inoculées. Les plantes inoculées avec les champignons indigènes étaient deux fois plus grandes que les autres. Cela peut être interprété comme le résultat d'une coévolution locale aboutissant à une meilleure compatibilité entre espèces coévoluées. En Nouvelle-Zélande, Williams *et al.* (2012) ont trouvé qu'après deux saisons, des tiges de *Podocarpus cunninghamii*, inoculées avec du sol provenant de peuplements de cette espèce néozélandaise ou inoculées avec des espèces de champignons MA isolés en Nouvelle-Zélande, ont un meilleur taux de survie que des tiges inoculées avec un inoculum commercial. Mais attention, même si l'espèce de champignon introduite est déjà présente dans le milieu, l'introduction d'un génotype différent pourrait provoquer une compétition avec les génotypes initialement présents et modifier la diversité fonctionnelle associée aux communautés fongiques (Schwartz *et al.*, 2006).

L'utilisation d'un inoculum indigène plutôt qu'exotique fait entrer l'écosystème dans le processus naturel de succession, en évitant l'attente de l'arrivée des propagules fongiques qui peut être longue lorsque les perturbations sont fortes et couvrent une large surface. En mettant directement en contact les propagules fongiques et les racines des plantes, les champignons à faible capacité de dispersion qui ne sont habituellement rencontrés que dans les stades de succession tardifs peuvent apparaître en début de succession. Cependant, ces champignons doivent avoir une bonne capacité d'infection. La corrélation négative entre la capacité de colonisation et la capacité de persistance décrite dans Henry *et al.* (2014) doit donc être prise en compte. Pour l'inoculation, il ne faut pas choisir des champignons qui auraient de très bonnes capacités de persistance mais de mauvaises capacités d'infection. C'est pourquoi le choix des champignons à inoculer doit prendre en compte le positionnement naturel des champignons dans les processus de succession (Dighton et Mason, 1985 ; Frankland, 1998).

- *L'inoculation de champignons mycorhiziens initie le processus de succession*

La capacité du sol à initier de nouvelles formes d'infection est meilleure dans la rhizosphère des plants lorsqu'ils ont été inoculés avant d'être transplantés (Requena *et al.*, 2001 ; Duponnois *et al.*, 2005 ; Duponnois *et al.*, 2011) et l'inoculation provoque une augmentation significative de l'activité enzymatique microbienne (Duponnois *et al.*, 2011). Requena *et al.* (2001) ont suggéré que cela représentait les premières étapes pour la restauration d'un écosystème.

Par ailleurs, l'inoculation par des champignons ectomycorhiziens naturels provoque généralement une augmentation de la biomasse racinaire. Le système racinaire explore ainsi davantage de sol et cela peut entraîner une multiplication des propagules MA indigènes (Duponnois *et al.*, 2005) et accélérer la succession.

- *Utiliser l'inoculation mycorhizienne pour accélérer la restauration écologique*

L'accélération des processus de succession peut favoriser la restauration écologique des sites dégradés. C'est pourquoi l'inoculation de semis a souvent été testée dans des projets de restauration écologique, dans des écosystèmes désertiques (Requena *et al.*, 2001 ; Bashan *et al.*, 2012), sur des sols salés et alcalins (Zhang *et al.*, 2011), sur des prairies de bord de route dégradées (White *et al.*, 2008), sur des substrats miniers (Wu *et al.*, 2009) et dans des projets de reboisement (Duponnois *et al.*, 2005 ; Duponnois *et al.*, 2007 ; Williams *et al.*, 2012). Bien que les résultats soient souvent prometteurs au vu de la croissance des plantes et de l'activité microbienne du sol, il a été montré que le recours à l'inoculation n'est pas toujours utile dans les projets de restauration écologique.

En testant l'effet de l'inoculation de champignons MA pour restaurer une prairie dans le Minnesota, White *et al.* (2008) ont trouvé que, bien qu'après 15 mois de croissance la colonisation mycorrhizienne fût plus importante chez les plants inoculés, cette différence disparaissait 27 mois après la plantation. Ils ont suggéré que la recolonisation par les propagules résistantes du sol était rapide et limitait donc la durée de l'effet positif de l'inoculation. Étant donné la difficulté de mise en place et le coût élevé de l'inoculation mycorrhizienne, ce procédé doit donc être réservé aux écosystèmes dégradés où l'activité microbienne a été fortement altérée et où la dispersion naturelle de propagules fongiques est lente du fait de la taille de la perturbation ou des conditions climatiques.

L'utilisation des plantes nurses : favoriser un processus naturel pour accélérer la succession chez les champignons et les plantes

L'inoculation des semis par des champignons mycorrhiziens a prouvé son efficacité pour la restauration écologique, au moins à court terme. Mais l'inoculation de champignons mycorrhiziens est difficile et coûteuse à mettre en place à grande échelle et ne permet d'introduire qu'un nombre limité d'espèces. L'utilisation de l'effet facilitateur entre les plantes constitue une alternative pour manipuler favorablement l'infection mycorrhizienne.

- *L'effet facilitateur entre plantes dans les écosystèmes*

La facilitation est définie comme toute influence positive d'une espèce sur une autre (Walker et del Moral, 2003). Les interactions entre les plantes prises en compte lors de la succession végétale ont longtemps été limitées aux relations de compétition. Mais aujourd'hui, on porte de plus en plus d'intérêt aux mécanismes de facilitation (Brooker *et al.*, 2008). Les mécanismes de compétition et de facilitation ne sont pas incompatibles dans la nature, et ces deux types de mécanismes peuvent se produire dans la même communauté, voire entre les mêmes individus (Callaway et Walker, 1997 ; figure 2, p. 686). La résultante de ces mécanismes donne la nature et la force de l'interaction (Padilla et Pugnaire, 2006). La nature de l'interaction peut évoluer avec l'intensité des stress abiotiques, avec des interactions indirectes avec d'autres plantes, et avec le stade de développement et la physiologie des espèces (Callaway et Walker, 1997). Par exemple, de nombreuses expériences suggèrent que la facilitation a davantage de chances de prédominer lorsque les bénéficiaires sont jeunes et petits (Callaway et Walker, 1997).

Toute réduction d'un stress sévère par des voisins favorise probablement davantage la croissance que la compétition pour les ressources ne la diminue (Callaway et Walker, 1997). Nous pouvons donc supposer que la facilitation est plus répandue dans les environnements stressants. Cette hypothèse a été débattue dans de nombreuses études (par exemple, Anthelme et Michalet, 2009 ; Dohn *et al.*, 2013 ; Bakker *et al.*, 2013). Par conséquent, la facilitation peut être très importante lors de successions primaires (Walker et del Moral, 2003).

Étant donné que la facilitation semble plus prononcée en début de succession primaire et lorsque les bénéficiaires sont jeunes et petits, l'effet de plante nurse, c'est-à-dire l'influence positive d'une plante adulte sur un semis de même espèce ou d'espèce différente (Niering *et al.*, 1963), peut jouer un rôle important dans le processus de succession. Dans le cas d'une favorisation entre espèces différentes, cela peut être valorisé pour restaurer des écosystèmes dégradés [voir Padilla et Pugnaire (2006) pour une synthèse sur l'utilisation des plantes nurses dans la restauration écologique des écosystèmes dégradés].

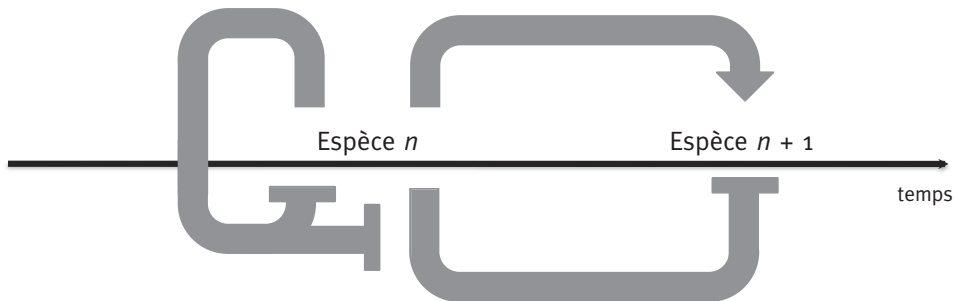
Dans une méta-analyse de l'utilisation d'arbustes en tant que plantes nurses pour la restauration de forêts dégradées, Gómez-Aparicio *et al.* (2005) reprochent aux forestiers de couper les arbustes établis ou ayant résisté à la perturbation avant la plantation d'arbres car ils ont trouvé un effet facilitateur pour 11 espèces d'arbres plantés sous 16 espèces d'arbustes différentes dans de

nombreuses situations géographiques. Mais, dans les écosystèmes très dégradés, les plantes nurses peuvent avoir disparu elles-mêmes et leur réintroduction constitue alors une possible première étape pour la restauration (Brooker *et al.*, 2008). Le choix de la ou des meilleures plantes nurses est une décision importante dans les projets de restauration (Padilla et Pugnaire, 2006). Or elles peuvent notamment être choisies pour leur capacité à améliorer le potentiel d'infection mycorhizienne du sol.

FIGURE 2 LA SUCCESSION EST UN PROCESSUS ÉCOLOGIQUE OÙ DES ESPÈCES APPARAISSENT PUIS DISPARAISSENT SUCCESSIVEMENT

Lorsqu'une espèce végétale $n + 1$ remplace une espèce végétale n dans la succession, trois mécanismes agissent : l'un en freinant (compétition : inhibition et priorité au premier établi) et les deux autres en permettant la transition (levée d'inhibition et facilitation)

1 - Facilitation : modification du milieu biotique ou abiotique par n , qui devient alors plus favorable à $n + 1$, par exemple par l'implantation et la nutrition de champignons mycorhiziens qui aident $n + 1$ à s'installer ; ceci catalyse la succession.



2 - Levée d'inhibition : l'arrivée de n favorise ses pathogènes, qui (pour les plus spécifiques) n'entravent pas nécessairement $n + 1$: ce déclin relatif de vigueur limite la compétition en rétroagissant négativement sur n . Les champignons mycorhiziens de n qui sont relativement plus bénéfiques pour $n + 1$ entrent dans ce mécanisme.

3 - Compétition (ou inhibition) : n et $n + 1$ sont en compétition pour l'espace, les ressources... Ce mécanisme profite évidemment au premier occupant et bloque, au début au moins, la succession.

- Les plantes nurses peuvent favoriser la colonisation mycorhizienne des plantes cibles de l'aménagement et accélérer ainsi la restauration écologique

Certaines espèces végétales favorisent particulièrement la capacité d'infection par les champignons mycorhiziens qu'elles nourrissent et peuvent donc jouer le rôle de plantes nurses pour des plantes cibles de la réhabilitation. En testant la capacité de *Lavandula* spp. et de *Thymus satureioides* à jouer le rôle de plante nurse, Ouahmane *et al.* (2006a) ont trouvé que le nombre moyen de propagules contenues dans 100 grammes de sol sec était de 7,82 pour les sols nus, 179,7 pour les sols prélevés sous *Lavandula dentata* et 244,5 pour les sols prélevés sous *Lavandula stoechas* et *Thymus satureioides*. Dans des forêts méditerranéennes menacées, Azcón-Aguilar *et al.* (2003) ont trouvé que *Retama sphaerocarpa* et *Olea europaea* ont une meilleure capacité que *Rhamnus lycioides* et *Pistacia lentiscus* à favoriser le développement de propagules mycorhiziennes MA. Il existe deux types de mycorhizes à arbuscules : « Paris » et « Arum », qui présentent des traits extraracinaires différents. Les auteurs expliquent la différence observée par les différences de type mycorhizien associées aux plantes. En effet *Retama sphaerocarpa* et *Olea europaea* forment des MA

de type « Paris » qui favorisent le développement intraracinaire du champignon alors que *Rhizoglyphus* *lyciooides* et *Pistacia lentiscus* forment des mycorhizes de type « Arum » qui privilégient le développement extraracinaire et la sporulation.

D'autre part, les semis d'une espèce donnée peuvent partager une grande partie de leur communauté mycorhizienne avec des adultes d'une autre espèce. Horton *et al.* (1999) ont montré que les ectomycorhizes associées à *Arctostaphylos* spp. contribuaient à l'établissement des semis de *Pseudotsuga menziesii*. Similairement dans nos régions, une autre éricacée, *Arbutus unedo*, semblerait faciliter l'apparition du Chêne vert sur substrat acide (Richard *et al.*, 2005). Dans une prairie du Minnesota, Dickie *et al.* (2004) ont trouvé que, parmi les huit champignons ectomycorhiziens associées à *Helianthemum bicknellii*, une herbacée pérenne plutôt pionnière, sept étaient également associées à *Quercus*. Dans une forêt de l'ouest des États-Unis, l'arbre pionnier *Arbutus menziesii* est associé à une communauté mycorhizienne similaire à celles associées aux autres arbres qui arrivent plus tard au cours de la succession suivant une perturbation (Kennedy *et al.*, 2012). Ces espèces qui se rétablissent rapidement après une perturbation peuvent donc jouer un rôle important lors de la régénération des forêts en nourrissant des mycorhizes qui peuvent ensuite coloniser les autres espèces.

Lorsque deux individus végétaux sont infectés par la même espèce de champignon mycorhizien, on peut émettre l'hypothèse qu'ils sont en partie colonisés par les mêmes mycéliums, et qu'ils sont donc physiquement reliés par un réseau mycorhizien commun. Des transferts de carbone peuvent se produire *via* ce réseau, souvent de façon bidirectionnelle mais avec un flux net en faveur d'une plante (Lerat *et al.*, 2002 ; Selosse *et al.*, 2006). Dans le cas général, un effet facilitateur peut également se produire en faveur d'une plante si elle fournit moins de carbone que les autres au réseau mycorhizien partagé (Selosse *et al.*, 2006). De cette façon, le coût de la symbiose est supporté principalement par la plante nurse. Dans la mesure où la forte abondance des pathogènes à proximité des adultes de la même espèce peut annuler l'effet positif du réseau mycorhizien partagé (Selosse *et al.*, 2006), il est plus probable que l'effet facilitateur existe entre des plantes de différentes espèces et il est important de choisir une plante nurse qui partage des mycorhizes mais pas de pathogènes avec la plante cible.

La capacité d'une plante à jouer le rôle de nurse en améliorant l'infection du sol et en favorisant l'infection des semis par des champignons mycorhiziens partagés ne dépend pas toujours de l'établissement d'un réseau mycorhizien commun. En effet, Malcová *et al.* (2001) n'ont pas trouvé de baisse de croissance des semis lorsque les connections mycéliennes entre ces semis et les plantes nurses étaient perturbées. La forte croissance des semis serait donc soutenue, non pas par des transferts de nutriments entre les adultes et les semis, mais par la forte disponibilité en inoculum.

Des germinations de graines ont été testées en microcosme, dans des sols collectés sous des plantes connues pour améliorer la capacité d'infection du sol (Ouahmane *et al.*, 2006b ; Baohanta *et al.*, 2012). Les résultats ont montré une meilleure colonisation mycorhizienne des racines et une meilleure croissance pour les semis ayant poussé dans ces sols que pour les semis ayant poussé dans des sols prélevés loin de ces plantes.

La culture simultanée d'une plante cible et d'une plante nurse a été testée en microcosme (Ouahmane *et al.*, 2006b ; Baohanta *et al.*, 2012) et en champ (Duponnois *et al.*, 2011) où elle a donné des résultats prometteurs. Dans le haut Atlas marocain, une expérimentation au champ a permis de tester l'effet de la culture simultanée d'une plante connue pour améliorer la capacité d'infection du sol et des semis de *Cupressus atlantica*. Quatre semis de *Lavandula stoechas* étaient plantés à une distance de 15 cm autour de chaque semis de *Cupressus atlantica*. Trois ans après la plantation, cette double culture aboutit à un plus grand réseau mycélien, une activité microbienne totale plus importante, une meilleure absorption de l'azote et de phosphore et une meilleure croissance de *Cupressus atlantica*.

Les espèces cibles présentaient le même taux d'infection MA en coculture que lorsqu'elles avaient été activement inoculées en pépinière (Ouahmane *et al.*, 2006b ; Duponnois *et al.*, 2011).

Finalement, tout comme l'inoculation des semis par des champignons mycorhiziens indigènes, la coculture entre une plante cible et une plante nurse accélère le recrutement de champignons locaux. En effet, la plante nurse n'introduit pas de nouveaux champignons mycorhiziens dans la communauté et ne remplace donc pas l'étape de la dispersion des propagules mais accélère leur installation et leur multiplication. Par conséquent, contrairement à l'inoculation de champignons mycorhiziens, la plante nurse ne peut que favoriser l'établissement de champignons à propagules résistantes ou à bonnes capacités de dispersion qui sont capables d'infecter à la fois la plante nurse et la plante cible. Il est donc important de choisir une plante nurse naturellement associée à une communauté végétale et mycorhizienne similaire à celle de la plante cible sur le site. L'utilisation de la plante nurse initie un processus qui est plus proche de la succession naturelle que ne l'est le recours à l'inoculation.

La coculture est plus facile à appliquer à large échelle que l'inoculation de champignons mycorhiziens. Elle peut être mise en œuvre dans les projets de restauration écologique pour rétablir l'activité microbienne du sol. La principale difficulté consiste à choisir l'espèce nurse la mieux adaptée à l'espèce cible et au site à restaurer. L'utilisation de plantes nurses peut également être pertinente pour rétablir une végétation naturelle après des plantations d'espèces exotiques. Il a été montré que la plante nurse *Leptolena bojeriana* réduisait l'effet négatif des espèces exotiques *Eucalyptus camaldulensis* et *Pinus patula* sur l'activité des microorganismes du sol en facilitant l'établissement d'ectomycorrhizes à Madagascar (Baohanta *et al.*, 2012). La croissance de l'espèce endémique *Uapaca bojeri* a été améliorée lors d'une coculture avec cette plante nurse.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale se répercute sur la composition, la diversité, la productivité et la stabilité de la communauté végétale. Les réseaux mycorhiziens évoluent et peuvent modifier la résilience de l'écosystème. Le recrutement progressif de nouveaux champignons peut augmenter la diversité et la productivité de la communauté végétale directement, ou par l'intermédiaire de rétroactions. Certaines étapes de la dynamique des communautés mycorhiziennes peuvent être accélérées. Le recours à l'inoculation contrôlée permet d'éviter l'étape de dispersion des propagules tandis que l'utilisation de plantes nurses permet d'accélérer la multiplication de propagules initialement présentes, et de surcroît locales. En accélérant la dynamique des communautés mycorhiziennes, ces outils permettent d'accélérer le processus de restauration des écosystèmes dégradés.

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

(henry.charline@yahoo.fr)

Franck RICHARD

Université de Montpellier II, CEFE/CNRS

1919 route de Mende

F-34293 MONTPELLIER CEDEX 5

(frank.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.ducoussou@cirad.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)

BIBLIOGRAPHIE

- ANTHELME (F.), MICHALET (R.). — Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). — *Basic and Applied Ecology*, 10, 2009, pp. 437-446.
- AZCÓN-AGUILAR (C.), PALENZUELA (J.), ROLDÁN (A.), BAUTISTA (S.), VALLEJO (R.), BAREA (J.). — Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. — *Applied Soil Ecology*, 22, 2003, pp. 29-37.
- BAKKER (E.), DOBRESCU (I.), STRAILE (D.), HOLMGREN (M.). — Testing the stress gradient hypothesis in herbivore communities facilitation peaks at intermediate nutrient levels. — *Ecology*, 94, 2013, pp. 1776-1784.
- BAOHANTA (R.), THIOULOUSE (J.), RAMANANKIERANA (H.), PRIN (Y.), RASOLOMAMPANINA (R.), BAUDOIN (E.), RAKOTOARIMANGA (N.), GALIANA (A.), RANDRIAMBANONA (H.), LEBRUN (M.), DUPONNOIS (R.). — Restoring native forest ecosystems after exotic tree plantation in Madagascar : combination of the local ectotrophic species *Leptolena bojeriana* and *Uapaca bojeri* mitigates the negative influence of the exotic species *Eucalyptus camaldulensis*. — *Biological Invasions*, 14, 2012, pp. 2407-2421.
- BARDGETT (R.), BOWMAN (W.), KAUFMANN (R.), SCHMIDT (S.). — A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. — *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 2005, pp. 634-641.
- BASCOMPTE (J.), JORDANO (P.). — Plant-Animal Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 2007, pp. 567-593.
- BASHAN (Y.), SALAZAR (B.), MORENO (M.), LOPEZ (B.), LINDERMAN (R.). — Restoration of eroded soil in the Sonoran Desert with native leguminous trees using plant growth-promoting microorganisms and limited amounts of compost and water. — *Journal of Environmental Management*, 102, 2012, pp. 26-36.
- 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.). — Soil community feedback and the coexistence of competitors : conceptual frameworks and empirical tests. — *New Phytologist*, 157, 2003, pp. 465-473.
- BROOKER (R.), MAESTRE (F.), CALLAWAY (R.), LORTIE (C.), CAVIERES (L.), KUNSTLER (G.), LIANCOURT (P.), TIELBÖRGER (K.), TRAVIS (J.), ANTHELME (F.), ARMAS (C.), COLL (L.), CORCKET (E.), DELZON (S.), FOREY (S.), KIKVIDZE (Z.), OLOFSSON (J.), PUGNAIRE (F.), QUIROZ (C.), SACCONI (P.), SCHIFFERS (K.), SEIFAN (M.), TOUZARD (B.), MICHALET (R.). — Facilitation in plant communities : the past, the present, and the future. — *Journal of Ecology*, 96, 2008, pp. 18-34.
- CALLAWAY (R.), WALKER (L.). — Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities. — *Ecology*, 78, 1997, pp. 1958-1965.
- 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.

- CHAGNON (P.), BRADLEY (R.), KLIRONOMOS (J.). — Using ecological network theory to evaluate the causes and consequences of arbuscular mycorrhizal community structure. — *New Phytologist*, 194, 2012, pp. 307-312.
- DICKIE (I.), GUZA (R.), KRAZEWSKI (S.), REICH (P.). — Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. — *New Phytologist*, 164, 2004, pp. 375-382.
- DIGHTON (J.), MASON (P.). — Mycorrhizal dynamics during forest tree development. Development biology of higher fungi. — Cambridge, 1985. — pp. 117-139.
- DOHN (J.), DEMBÉLÉ (F.), KAREMBÉ (M.), MOUSTAKAS (A.), AMÉVOR (K.A.), HANAN (N.P.). — Tree effects on grass growth in savannas : competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. — *Journal of Ecology*, 101, 2013, pp. 202-209.
- DUPONNOIS (R.), FOUNOUNE (H.), MASSE (D.), PONTANIER (R.). — Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semiarid site in Senegal : growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. — *Forest Ecology and Management*, 207, 2005, pp. 351-362.
- DUPONNOIS (R.), OUAHMANE (L.), KANE (A.), THIOULOUSE (J.), HAFIDI (M.), BOUMEZZOUGH (A.), PRIN (Y.), BAUDOIN (E.), GALIANA (A.), DREYFUS (B.). — Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus* seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. — *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 2011, pp. 2160-2168.
- DUPONNOIS (R.), PLENCHETTE (C.), PRIN (Y.), DUCOUSSO (M.), KISA (M.), BÂ (A.M.), GALIANA (A.). — Use of mycorrhizal inoculation to improve reforestation process with Australian *Acacia* in Sahelian ecozones. — *Ecological Engineering*, 29, 2007, pp. 105-112.
- FRANKLAND (J.). — Fungal succession-unravelling the unpredictable. — *Mycological Research*, 102, 1998, pp. 1-15.
- GÓMEZ-APARICIO (L.), GÓMEZ (J.), ZAMORA (R.), BOETTINGER (J.). — Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. — *Journal of Vegetation Science*, 16, 2005, pp. 191-198.
- HENKEL (T.W.). — Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (*Caesalpinaceae*) from Guyana. — *Journal of Tropical Ecology*, 19, 2003, pp. 417-437.
- HENRY (C.), SELOSSE (M.-A.), RICHARD (F.), RAMANANKIERANA (H.), DUCOUSSO (M.). — Comprendre la dynamique des communautés mycorrhiziennes lors des successions végétales. Première partie : méthodes d'études, caractérisations et fonctionnement (revue bibliographique). — *Revue forestière française*, vol. LXVI, n° 2, 2014, pp. 125-150.
- HORTON (T.), BRUNS (T.), PARKER (V.). — Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. — *Canadian Journal of Botany*, 77, 1999, pp. 93-102.
- 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.
- JONSSON (L.), NILSSON (M.), WARDLE (D.), ZACKRISSON (O.). — Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. — *Oikos*, 93, 2001, pp. 353-364.
- 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.
- KARDOL (P.), BEZEMER (T.), VAN DER PUTTEN (W.). — Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. — *Ecology Letters*, 9, 2006, pp. 1080-1088.
- KENNEDY (P.), SMITH (D.), HORTON (T.), MOLINA (R.). — *Arbutus menziesii* (*Ericaceae*) facilitates regeneration dynamics in mixed evergreen forests by promoting mycorrhizal fungal diversity and host connectivity. — *American Journal of Botany*, 99, 2012, pp. 1691-1701.
- KLIRONOMOS (J.). — Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. — *Ecology*, 84, 2003, pp. 2292-2301.
- LANDIS (F.), GARGAS (A.), GIVNISH (T.). — Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. — *New Phytologist*, 164, 2004, pp. 493-504.
- LERAT (S.), GAUCI (R.), CATFORD (J.), VIERHEILIG (H.), PICHÉ (Y.), LAPOINTE (L.). — ¹⁴C transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple saplings via arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands. — *Oecologia*, 132, 2002, pp. 181-187.
- MALCOVÁ (R.), ALBRECHTOVÁ (J.), VOSÁTKA (M.). — The role of the extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi on the establishment and growth of *Calamagrostis epigejos* in industrial waste substrates. — *Applied Soil Ecology*, 18, 2001, pp. 129-142.
- 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.

- MARTOS (F.), MUNOZ (F.), PAILLER (T.), KOTTKE (I.), GONNEAU (C.), SELOSSE (M.-A.). — The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. — *Molecular Ecology*, 21, 2012, pp. 5098-5109.
- MCGUIRE (K.). — Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. — *Ecology*, 88, 2007, pp. 567-574.
- MONTESINOS-NAVARRO (A.), SEGARRA-MORAGUES (J.), VALIENTE-BANUET (A.), VERDÚ (M.). — The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. — *New Phytologist*, 194, 2012, pp. 536-547.
- 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.), HOGETSU (T.). — Ectomycorrhizal fungi on established shrubs facilitate subsequent seedling establishment of successional plant species. — *Ecology*, 85, 2004, pp. 1700-1707.
- NIERING (W.), WHITTAKER (R.), LOWE (C.). — The saguaro : a population in relation to environment. — *Science*, 142, 1963, pp. 15-23.
- O'CONNOR (P.), SMITH (S.), SMITH (F.). — Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. — *New Phytologist*, 154, 2002, pp. 209-218.
- OUAHMANE (L.), DUPONNOIS (R.), HAFIDI (M.), KISA (M.), BOUMEZOUCH (A.), THIOULOUSE (J.), PLENCHETTE (C.). — Some Mediterranean plant species (*Lavandula* spp. and *Thymus satureioides*) act as potential "plant nurses" for the early growth of *Cupressus atlantica*. — *Plant Ecology*, 185, 2006a, pp. 123-134.
- OUAHMANE (L.), HAFIDI (M.), PLENCHETTE (C.), KISA (M.), BOUMEZOUCH (A.), THIOULOUSE (J.), DUPONNOIS (R.). — *Lavandula* species as accompanying plants in *Cupressus* replanting strategies : Effect on plant growth, mycorrhizal soil infectivity and soil microbial catabolic diversity. — *Applied Soil Ecology*, 34, 2006b, pp. 190-199.
- OUAHMANE (L.), HAFIDI (M.), THIOULOUSE (J.), DUCOUSSO (M.), KISA (M.), PRIN (Y.), GALIANA (A.), BOUMEZOUCH (A.), DUPONNOIS (R.). — Improvement of *Cupressus atlantica* Gaussen growth by inoculation with native arbuscular mycorrhizal fungi. — *Journal of Applied Microbiology*, 103, 2007, pp. 683-690.
- PADILLA (F.), PUGNAIRE (F.). — The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. — *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 2006, pp. 196-202.
- 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.
- PRITSCH (K.), RAIDL (S.), MARKSTEINER (E.), BLASCHKE (H.), AGERER (R.), SCHLOTTER (M.), HARTMANN (A.). — A rapid and highly sensitive method for measuring enzyme activities in single mycorrhizal tips using 4-methylumbelliferone-labelled fluorogenic substrates in a microplate system. — *Journal of Microbiological Methods*, 58, 2004, pp. 233-241.
- RAMANANKIERANA (N.), DUCOUSSO (M.), RAKOTOARIMANGA (N.), PRIN (Y.), THIOULOUSE (J.), RANDRIANJOHANY (E.), RAMAROSON (L.), KISA (M.), GALIANA (A.), DUPONNOIS (R.). — Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L. (*Euphorbiaceae*) : sporophore diversity, patterns of root colonization, and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. — *Mycorrhiza*, 17, 2007, pp. 195-208.
- REISS (J.), BRIDLE (J.), MONTOYA (J.), WOODWARD (G.). — Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. — *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 2009, pp. 505-514.
- REQUENA (N.), PEREZ-SOLIS (E.), AZCON-AGUILAR (C.), JEFFRIES (P.), BAREA (J.). — Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. — *Applied and Environmental Microbiology*, 67, 2001, pp. 495-498.
- 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.
- ROWE (H.), BROWN (C.), CLAASSEN (V.). — Comparisons of mycorrhizal responsiveness with field soil and commercial inoculum for six native montane species and *Bromus tectorum*. — *Restoration Ecology*, 15, 2007, pp. 44-52.
- SCHWARTZ (M.), HOEKSEMA (J.), GEHRING (C.), JOHNSON (N.), KLIRONOMOS (J.), ABBOTT (L.), PRINGLE (A.). — The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. — *Ecology Letters*, 9, 2006, pp. 501-515.
- SELOSSE (M.-A.), BOUCHARD (D.), MARTIN (F.), LE TACON (F.). — Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) several years after nursery inoculation. — *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 2000, pp. 360-371.

- SELOSSE (M.-A.), RICHARD (F.), HE (X.), SIMARD (S.). — Mycorrhizal networks : des liaisons dangereuses ? — *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 2006, pp. 621-628.
- SIKES (B.), MAHERALI (H.), KLIRONOMOS (J.). — Arbuscular mycorrhizal fungal communities change among three stages of primary sand dune succession but do not alter plant growth. — *Oikos*, 2012, pp. 1-10.
- SMITH (M.), HARTNETT (D.), WILSON (G.). — Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. — *Oecologia*, 121, 1999, pp. 574-582.
- UIBOPUU (A.), MOORA (M.), ÖPIK (M.), ZOBEL (M.). — Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. — *Plant and Soil*, 356, 2012, pp. 331-339.
- URCELAY (C.), DIAZ (S.). — The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. — *Ecology Letters*, 6, 2003, pp. 388-391.
- VAN DER HEIJDEN (M.), KLIRONOMOS (J.), URSIC (M.), MOUTOGLIS (P.), STREITWOLF-ENGEL (R.), BOLLER (T.), WIEMKEN (A.), SANDERS (I.). — Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. — *Nature*, 396, 1998, pp. 69-72.
- VAN DER HEIJDEN (M.), SCHEUBLIN (T.). — Functional traits in mycorrhizal ecology : their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. — *New Phytologist*, 174, 2007, pp. 244-250.
- VAN DER HEIJDEN (M.), WIEMKEN (A.), SANDERS (I.). — Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. — *New Phytologist*, 157, 2003, pp. 569-578.
- VOGELSANG (K.), REYNOLDS (H.), BEVER (J.). — Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. — *New Phytologist*, 172, 2006, pp. 554-562.
- WALKER (L.R.), DEL MORAL (R.). — Primary succession and ecosystem rehabilitation. — Cambridge University Press, 2003.
- 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.
- WHITE (J.-A.), TALLAKSEN (J.), CHARVAT (I.). — The effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation at a roadside prairie restoration site. — *Mycologia*, 100, 2008, pp. 6-11.
- WILLIAMS (A.), NORTON (D.), RIDGWAY (H.). — Different arbuscular mycorrhizal inoculants affect the growth and survival of *Podocarpus cunninghamii* restoration plantings in the Mackenzie Basin, New Zealand. — *New Zealand Journal of Botany*, 2012, pp. 1-7.
- WU (F.), BI (Y.), WONG (M.). — Dual inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus and rhizobium to facilitate the growth of Alfalfa on coal mine substrates. — *Journal of Plant Nutrition*, 32, 2009, pp. 755-771.
- ZHANG (Y.), WANG (P.), YANG (Y.), BI (Q.), TIAN (S.), SHI (X.). — Arbuscular mycorrhizal fungi improve reestablishment of *Leymus chinensis* in bare saline-alkaline soil : Implication on vegetation restoration of extremely degraded land. — *Journal of Arid Environments*, 75, 2011, pp. 773-778.

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. DEUXIÈME PARTIE : POTENTIALITÉ D'APPLICATIONS À LA RESTAURATION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (REVUE BIBLIOGRAPHIQUE) [Résumé]

La dynamique de la communauté mycorrhizienne au cours de la succession végétale se traduit par une augmentation de la richesse spécifique et de la diversité de la communauté due à l'établissement progressif de champignons de stade tardif et à la diminution du nombre de champignons pluristades. Cela provoque notamment une modification de la structure des réseaux mycorrhiziens qui impacte directement la stabilité de la communauté végétale et des peuplements forestiers. Du fait de la spécificité de certaines interactions, le recrutement de nouveaux champignons influence, directement ou après des rétroactions, la diversité et la productivité de la communauté végétale. La prise en compte de la dynamique naturelle de la communauté mycorrhizienne avec la succession végétale permet d'accélérer le processus de restauration écologique par l'inoculation de champignons appropriés ou par l'apport d'une communauté mycorrhizienne adaptés à l'aide de plantes nurses.

UNDERSTANDING THE DYNAMICS OF MYCORRHIZAL COMMUNITIES IN PLANT SUCCESSIONS. PART 2: POTENTIAL FOR APPLICATION TO FOREST ECOSYSTEM REMEDIATION [BIBLIOGRAPHIC REVIEW] [Abstract]

The dynamics of mycorrhizal communities during the stages of the plant colonisation successions leads to 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. This brings about, amongst other things, a modification in the structure of the mycorrhizal networks, which has a direct impact on the stability of the plant community and on forest stands. Due to the specialisation of some interactions, the recruitment of new fungi has either direct or feedback effects on the diversity and productivity of the plant community. By taking into account the natural dynamics of the mycorrhizal community, the process of ecological remediation can be speeded up by inoculating the appropriate fungi or introducing suitable mycorrhizal communities by means of nurse plants.
