



LE RÔLE DES MYCORHIZES DANS LA NUTRITION PHOSPHATÉE DES ARBRES FORESTIERS

D. MOUSAIN - Paula MATUMOTO-PINTRO - H. QUIQUAMPOIX

Les associations symbiotiques entre des phanérogames ⁽¹⁾ et certains champignons, qui se rencontrent chez 90 % des taxons végétaux, engendrent deux types principaux d'organes mixtes racine-mycélium :

— Les ectomycorhizes sont caractérisées par la présence d'un manteau fongique qui entoure la racine courte. Simultanément, le mycélium pénètre entre les cellules du cortex racinaire de la plante-hôte, au niveau de la lamelle moyenne, sans jamais traverser la paroi des cellules vivantes. Ce mycélium intercellulaire est dénommé "réseau de Hartig". La morphologie des racines est modifiée par l'infection ectomycorhizienne : les ectomycorhizes ont des formes simples, dichotomes, coralloïdes, pyramidales ou nodulaires. Un réseau mycélien extramatriciel, qui comprend des hyphes individuels, des cordons mycéliens (agrégats ramifiés d'hyphes) et des rhizomorphes (hyphes organisés en canaux) pouvant pénétrer dans le sol sur des distances plus longues que les hyphes individuels, se développe à partir du manteau fongique. Les cordons mycéliens, qui sont capables d'absorber les nutriments par la quasi-totalité de leur surface, jouent donc un rôle essentiel dans les sols pauvres en facilitant l'absorption des ions peu mobiles. Ces cordons augmentent le volume de sol exploité par le système plante-mycorhize qui est économique car la croissance du mycélium dans le sol requiert beaucoup moins d'énergie que la production de racines explorant le même volume de sol (Björkman, 1949). Les ectomycorhizes sont présentes quasi exclusivement sur des espèces ligneuses (*Abietaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*, etc.) qui ne représentent pas plus de 3 % des taxa, mais forment l'essentiel de la couverture ligneuse dans les zones tempérée et boréale du globe. Les champignons ectomycorhiziens appartiennent principalement aux Homobasidiomycètes mais ils comprennent aussi des Ascomycètes et des espèces du genre *Endogone* (*Endogonaceae*, Zygomycètes).

— Les endomycorhizes arbusculaires ne présentent pas de manteau fongique ni de modification morphologique. Le mycélium pénètre entre les cellules du cortex des racines ou franchit les parois de ces cellules en repoussant leur plasmalemme sans le traverser. Ces mycorhizes se caractérisent par la présence constante d'arbuscules intracellulaires qui sont un lieu d'échange entre la plante-hôte et le champignon. Le mycélium intramatriciel est connecté avec un réseau d'hyphes externes dont le développement est souvent considérable (Tisdall et Oades, 1979). Les endomycorhizes arbusculaires sont présentes sur plus de 80 % des taxa, dont un grand nombre d'espèces ligneuses ne formant pas des massifs forestiers (*Cupressaceae*, *Rosaceae*, *Juglandaceae*, *Aceraceae*, etc.). Les champignons qui engendrent ce type de mycorhize appartiennent aux

(1) Phanérogames : végétaux vasculaires.

Zygomycètes (ordre des Glomales). Des ecto- et des endomycorhizes arbusculaires sont parfois simultanément présentes sur un petit nombre d'espèces ligneuses appartenant aux *Salicaceae* (*Populus*,...), *Myrtaceae* (*Eucalyptus*,...), *Juglandaceae* (*Juglans*,...), etc.

Schématiquement, la plante-hôte approvisionne le champignon en glucides et en vitamines. En échange, le champignon absorbe les éléments minéraux et les transfère à la plante-hôte. Ces échanges ont lieu à l'interface formée par la juxtaposition des parois des hyphes et des cellules du cortex des racines, au niveau du réseau de Hartig des ectomycorhizes et à celui des arbuscules des endomycorhizes.

EFFET DE LA MYCORHIZATION SUR LA CROISSANCE ET LA NUTRITION PHOSPHATÉE DE LA PLANTE-HÔTE

Les mycorhizes stimulent généralement la croissance des plantes-hôtes, en particulier dans des sols où la disponibilité en éléments minéraux est faible. Ainsi, la masse de matière fraîche des parties aériennes du Pin maritime est significativement augmentée par l'association avec *Hebeloma cylindrosporum* et *Pisolithus tinctorius* après 10 mois de croissance sur les horizons superficiels de trois types de sols landais. L'augmentation concomitante des teneurs en phosphore et en azote, observée dans les systèmes aériens des pins mycorhizés (tableaux I et II, ci-dessous, d'après Mousain *et al.*, 1979), montre que ceux-ci ont prélevé des quantités plus grandes de ces éléments que les pins non mycorhizés.

La stimulation de croissance des plantes mycorhizées est, en effet, souvent associée à un effet bénéfique des champignons symbiotes sur la nutrition phosphatée des plantes-hôtes (Hatch, 1937 ; Mousain, 1989 ; Bolan, 1991).

Tableau I **Effet des ectomycorhizes sur la croissance des systèmes aériens de *Pinus pinaster* après 10 mois d'expérience en sols landais** (d'après Mousain *et al.*, 1979)

L'expérience s'est déroulée en conditions partiellement contrôlées (serre ; vases de végétation contenant de la terre désinfectée à la vapeur). Les semis de pins maritimes âgés de 3,5 mois sont inoculés ou non par des cultures mycéliennes ou des excisats de racines mycorhizées prélevés dans la nature.

Les terres utilisées proviennent de l'horizon A : 1 - d'un podzol humique ; 2 - d'un sol lessivé de texture limono-sableuse ("boulbène") ; 3a - d'un sol développé sur sable dunaire pauvre en matière organique (teneur : 0,55 % de la terre fine) ; 3b - d'un sol développé sur sable dunaire très pauvre en matière organique (teneur : 0,08 % de la terre fine). Les moyennes sont exprimées en g de matière fraîche par plante et les intervalles de confiance sont indiqués pour $p = 0,05$.

Sol	Témoins sans mycorhizes	Mycorhizes naturelles	<i>Pisolithus tinctorius</i>	<i>Hebeloma cylindrosporum</i>
1	1,4 ± 0,2	3,5 ± 1,2	10,6 ± 1,6	13,5 ± 2,1
2	0,6 ± 0,3	—	7,3 ± 2,6	8,9 ± 1,7
3a	1,4 ± 0,7	3,5 ± 0,5	7,7 ± 0,7	6,9 ± 1,1
3b	1,5 ± 0,3	—	4,6 ± 0,8	3,8 ± 0,4

Tableau II **Influence de la mycorhization sur la teneur en phosphore et en azote des systèmes aériens de *Pinus pinaster* après 10 mois d'expérience sur sable dunaire** (d'après Mousain *et al.*, 1979)

Les conditions expérimentales sont celles du tableau I. La terre de culture provient de l'horizon A d'un sol développé sur sable dunaire pauvre en matière organique (cf. 3a du tableau I).

Les résultats sont exprimés en P % et N % de la matière sèche.

Élément	Témoins sans mycorhizes	Mycorhizes naturelles	<i>Pisolithus tinctorius</i>	<i>Hebeloma cylindrosporum</i>
P total	0,09	0,17	0,21	0,32
N total	1,79	2,19	2,10	2,77

Cet effet pourrait résulter de :

— **l'aptitude des plantes mycorhizées et des mycosymbiotes à utiliser les formes organiques ou minérales du phosphore du sol**, non assimilables par les plantes, en accroissant la taille du pool d'orthophosphate ⁽²⁾ au voisinage de la racine par l'excrétion d'enzymes (phosphatases) dégradant les phosphates organiques, ou par la mise en œuvre de divers mécanismes modifiant les conditions physico-chimiques de la rhizosphère (excrétion de H⁺ ou HCO₃⁻, et d'acides ou d'anions organiques ayant des propriétés complexantes,...) et la présence d'une microflore synergique, solubilisatrice de phosphates minéraux.

— **l'augmentation de l'orthophosphate absorbé par les racines mycorhizées**, qui résulte principalement de l'accroissement du volume de sol exploré par ces systèmes et de la translocation du phosphore du sol vers la racine *via* le réseau mycélien extramatriciel, ainsi que de la présence de transporteurs d'orthophosphate plus efficaces dans les racines mycorhizées que dans les racines non infectées.

— **la capacité des mycosymbiotes à accumuler le phosphore sous une forme mobilisable (polyphosphates ⁽³⁾) et à le transférer à la plante-hôte.**

UTILISATION DES PHOSPHATES ORGANIQUES OU MINÉRAUX PAR LES SYMBIOTES MYCORHIZIENS

L'absorption du phosphore par les racines des plantes se fait essentiellement sous la forme d'orthophosphate (H₂PO₄⁻, HPO₄²⁻, et PO₄³⁻) dont la concentration dans la solution du sol est très faible (un micromolaire = 1μM). Les échanges entre les formes solubles et insolubles de phosphore dans le sol sont lents (figure 1, p. 70). L'absorption de phosphore par les racines étant plus rapide que la diffusion de phosphore dans le sol, il se forme très rapidement une zone d'épuisement autour de la racine (Bhat et Nye, 1973 ; figure 4, p. 74). D'importantes réserves de phosphates, organiques ou minéraux, sont toutefois immobilisées dans le sol (figure 1, p. 70). Parmi elles, les phosphates organiques, représentés par les phosphates d'inositol ⁽⁴⁾, les phospholipides, les acides nucléiques et d'autres formes difficilement identifiables, constituent une fraction très importante du phosphore des horizons superficiels du sol (Anderson, 1967). Les phosphates d'inositol représentent parfois plus de 50 % des phosphates organiques du sol (Dalal, 1977). **Ces phosphates sont susceptibles d'être dégradés par des phosphatases**, enzymes qui catalysent l'hydrolyse de liaisons organiques en libérant de l'orthophosphate.

La carence en phosphore du milieu stimule les activités phosphatases. Ainsi, les activités totales mesurées dans des homogénats mycéliens de *Pisolithus tinctorius* sont multipliées par 15 après 25 jours de culture sur un milieu dépourvu d'orthophosphate (Mousain, 1989) ; cette stimulation concerne les territoires cellulaires directement en contact avec le milieu externe. Elle traduit une adaptation à un environnement limitant en phosphore soluble que l'on rencontre dans la plupart des sols forestiers (Calleja *et al.*, 1980). L'effet de la carence en phosphore soluble est considérablement plus marqué sur les activités phosphatases des *mycelia* de champignons ectomycorhiziens que sur celles des racines de leurs plantes-hôtes (Doumas *et al.*, 1984). Le marquage cytochimique des phosphatases montre une localisation essentiellement à la surface externe des filaments (Lacaze, 1983 ; Dexheimer *et al.*, 1986 ; Mourer *et al.*, 1994). Une variabilité importante, inter- et intraspécifique, est observée dans le niveau des activités phosphatases des champignons ectomycorhiziens (Mousain *et al.*, 1988 ; Meyselle *et al.*, 1991 ; Matumoto-Pintro, 1996) ; cette variabilité pourrait être mise à profit pour sélectionner des associations mycorhiziennes efficaces dans l'utilisation des phosphates organiques du sol.

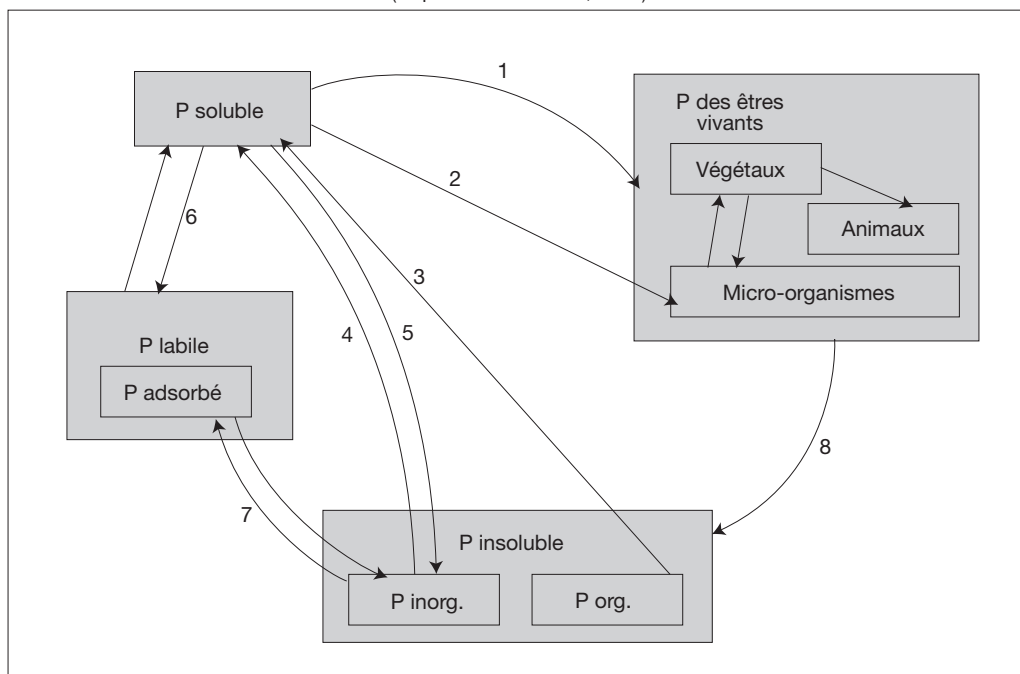
(2) Orthophosphate : phosphore soluble dans l'eau pouvant être sous trois formes ioniques différentes : H₂PO₄⁻, HPO₄²⁻, PO₄³⁻.

(3) Polyphosphates : polymères d'orthophosphate.

(4) Inositol : alcool à groupe polaire cyclique.

Figure 1

LE CYCLE DU PHOSPHORE DANS LE SOL
(d'après Borie et Barea, 1981)



- | | |
|--|---|
| 1. Absorption par les racines | 5. Précipitation (Al, Fe, Ca) et adsorption sur les colloïdes |
| 2. Immobilisation | 6. Équilibre chimique rapide |
| 3. Minéralisation des phosphates organiques par les micro-organismes | 7. Équilibre chimique lent |
| 4. Solubilisation des minéraux phosphatés | 8. Dégradation de la matière organique vivante |

En effet, les activités phosphatases mesurées dans les racines infectées ou à la surface des mycorhizes sont très supérieures à celles des racines non infectées (Williamson et Alexander, 1975 ; Mousain, 1989).

La signification écologique des activités phosphatases des champignons mycorhiziens ne peut toutefois être réellement établie que dans la mesure où elles s'exercent vis-à-vis de phosphates organiques réellement présents dans les sols forestiers, comme les phytates. Deux séries de résultats expérimentaux ont permis cette vérification avec le mycélium de *Pisolithus tinctorius* cultivé *in vitro* :

- La croissance de ce mycélium sur un milieu de culture comportant du phytate de sodium comme source exclusive de phosphore est équivalente à celle obtenue sur orthophosphate (Mousain et Salsac, 1986) ; la carence en orthophosphate du milieu de pré-culture provoque une intense hydrolyse du phytate du milieu (tableau III, p. 71).

- Des activités phytases ont été mesurées dans des conditions standard sur des homogénats de mycelia cultivés sur des milieux soit carencés, soit riches en orthophosphate ; ces activités sont très stimulées par la carence en orthophosphate du milieu (tableau IV, p. 71).

Les activités phosphatases de dix Homobasidiomycètes ont été comparées après culture des *mycelia* sur un milieu carencé en phosphore. Trois isolats ayant des caractéristiques particulières ont été identifiés. Un isolat d'*Hebeloma cylindrosporium* (D3.25.12, INRA Montpellier) se distingue par des activités essentiellement excrétées dans le milieu (Matumoto-Pintro, 1996). En association mycorhizienne avec le Pin laricio de Corse cultivé sur un sol pauvre en phosphore assimilable et enrichi ou non en phytate, cet isolat s'est révélé plus efficace que les autres souches pour stimuler la croissance du Pin, le prélèvement de phosphore par la plante-hôte et les activités phosphatases des racines

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

Tableau III **Orthophosphate (Pi) libre et phosphore total présents dans le milieu avec phytate et phosphore accumulé dans le mycélium de *Pisolithus tinctorius*** (d'après Mousain et Salsac, 1986)

Consécutivement à une pré-culture de 12 jours sur Pi 10 μM ou 1 000 μM , puis à une culture de 14 jours sur phytate, le Pi libre et le P total présents sont déterminés dans 100 ml de milieu. Le P total dosé dans les *mycelia* est la quantité accumulée entre les 13^e et 26^e jours de croissance. Les intervalles de confiance des moyennes de 8 répétitions sont indiqués pour $p = 0,05$. Pour un apport de 100 μmol de P, les quantités de phosphore mobilisées par le mycélium sont respectivement de 62,5 μmol et 20 μmol après des pré-cultures sur 10 et 1 000 μM de Pi.

Pré-culture	P du milieu ($\mu\text{mol P}/100 \text{ ml}$)		P total ($\mu\text{mol P}/\text{thalle}$)
	Pi libre	P total	
Pi 10 μM	41,5 \pm 9,0	80,7 \pm 20,6	21,0 \pm 2,7
Pi 1 000 μM	8,4 \pm 0,9	83,1 \pm 11,8	11,5 \pm 4,1

Tableau IV **Influence d'une carence relative en Pi du milieu sur les activités phosphatases totales de *Pisolithus tinctorius*, après 21 jours** (d'après Mousain et Salsac, 1986)

Les répétitions des mesures sont respectivement au nombre de 5 sur Pi 10 μM et de 4 (PNPPases) et 3 (phytases) sur Pi 1 000 μM . Les intervalles de confiance des moyennes sont indiqués pour $p = 0,05$. Les valeurs entre parenthèses indiquent les rapports des activités entre les deux milieux phosphatés.

Milieu	PNPPases totales	Phytases totales
Pi 10 μM	22,6 \pm 7,0	0,36 \pm 0,10
Pi 1 000 μM	3,5 \pm 1,4	0,4 \pm 0,03
	(6,5)	(9,8)

et du sol rhizosphérique. Cependant, les enzymes excrétées dans le sol se trouvent en présence de nombreuses surfaces adsorbantes. L'activité catalytique de ces phosphatases peut être réduite par suite des interactions électrostatiques ou hydrophobes mises en jeu. La modification de conformation de l'enzyme adsorbée dépend de l'intensité de ces interactions qui peuvent parfois entraîner une inactivation totale de l'enzyme. Néanmoins, les phosphatases excrétées par *Hebeloma cylindrosporum* conservent une activité catalytique importante à l'état adsorbé sur une argile, la montmorillonite. Ces études suggèrent que les activités phosphatases excrétées pourraient représenter un critère pour le choix d'isolats mycorhiziens utilisables en mycorhization contrôlée (Matumoto-Pintro, 1996).

Les mycorhizes paraissent plus efficaces que les racines non infectées pour **solubiliser les phosphates minéraux peu solubles** et absorber l'orthophosphate libéré dans la solution du sol. Ainsi, la croissance et l'accumulation de phosphore dans des semis de *Pinus radiata* sont améliorées par l'inoculation avec *Rhizopogon luteolus* et *Suillus granulatus* et par la fertilisation avec du phosphate naturel (tableau V, p. 72) (Bowen et Theodorou, 1967). La solubilisation des phosphates minéraux complexes résulterait des actions chimiques exercées dans la rhizosphère par les champignons mycorhiziens et les plantes-hôtes : excrétion de H^+ ou de HCO_3^- qui déterminent les valeurs locales du pH, excrétion d'acides ou d'anions organiques possédant des propriétés complexantes, rejet de CO_2 respiratoire.

En effet, l'acidification du milieu augmente la disponibilité en orthophosphate de la rhizosphère ; elle favorise le passage du phosphore sous la forme H_2PO_4^- . Cette forme semble être plus facilement absorbée par les champignons que la forme HPO_4^{2-} (Gillespie et Pope, 1991). L'association du Pin maritime avec *Suillus collinitus* augmente significativement la capacité des racines à excréter des protons dans le milieu (figure 2, p. 72) (Rigou *et al.*, 1995). L'acidification du milieu de culture permet aux plantes mycorhizées d'utiliser des sources phosphatées non directement exploitables par les plantes non infectées (Cumming et Weinstein, 1990). L'importance de l'excrétion des protons dans

Tableau V

**Réponse à la fertilisation phosphatée de semis
de *Pinus radiata* inoculés ou non par des espèces mycorhiziennes**
(d'après Bowen et Theodorou, 1967)

L'expérience a duré 14 mois. Le phosphate naturel a été apporté à la dose de 0,56 g pour 3,5 kg de sol séché à l'air, ce qui correspond approximativement à 376 kg par ha.

OP : pas d'apport de phosphate ; P : apport de phosphate naturel. Pour chacun des deux groupes de données (matière sèche et quantité de P accumulée par plante), les moyennes comportant des lettres identiques en exposant ne sont pas significativement différentes entre elles à $p = 0,05$.

Inoculum	Matière sèche (g/plante)		Quantité de P (mg/plante)	
	OP	P	OP	P
<i>Suillus granulatus</i>	2,15 ^{cd}	4,55 ^a	0,75 ^{cd}	2,61 ^a
<i>Rhizopogon luteolus</i>	2,65 ^c	4,42 ^a	1,10 ^{cd}	1,77 ^b
<i>Suillus luteus</i>	1,45 ^e	3,60 ^b	0,49 ^d	1,79 ^b
<i>Cenococcum graniforme</i>	1,58 ^{de}	3,70 ^b	0,58 ^d	1,42 ^{bc}
Non inoculé	1,65 ^{de}	3,65 ^b	0,58 ^d	1,50 ^b

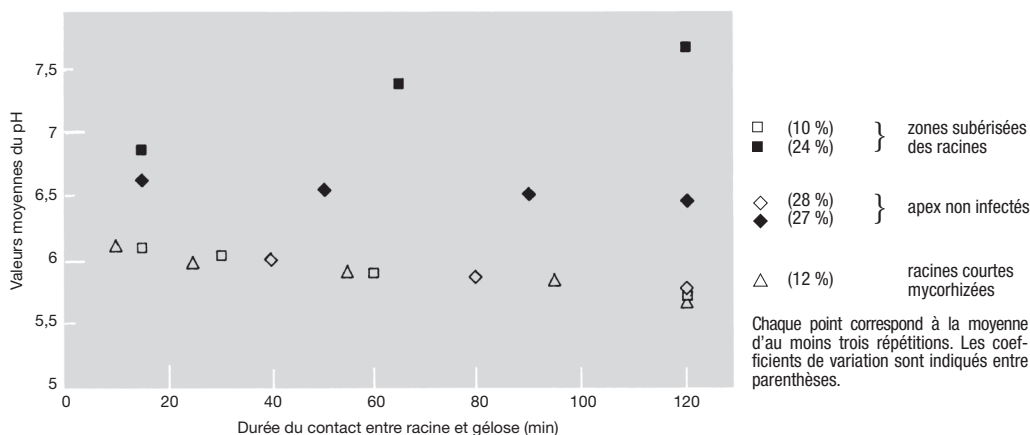
la solubilisation de divers minéraux phosphatés a été montrée sur 10 isolats de champignons ectomycorhiziens cultivés *in vitro* sur milieux ammoniacaux ou nitriques (Lapeyrie *et al.*, 1991). L'acidification peut aussi être associée à une excrétion importante d'acides organiques qui sont aussi des complexants pouvant diminuer la concentration en ions qui interfèrent avec la nutrition phosphatée ou la croissance de la plante. En conditions de milieu carbonaté et nitrique, l'acide oxalique est le principal anion organique excrété par les *mycelia* d'isolats de *Paxillus involutus*, *Suillus collinitus* et *Rhizopogon roseolus*. Dans ces conditions de pH basique et de culture en système clos entraînant une élévation de la pression partielle de CO₂, le gaz carbonique libéré par la respiration joue aussi un rôle important dans l'acidification du milieu (Leprince, 1995).

Enfin, dans l'utilisation de phosphates minéraux par des plantes-hôtes, le rôle synergique des champignons mycorhiziens, joué par des bactéries solubilisatrices de phosphate, a été particulièrement illustré en sols neutres ou basiques (Azcon *et al.*, 1976).

Figure 2 **ÉVOLUTION DU pH À LA SURFACE DES RACINES DE PLANTS DE *PINUS PINASTER*, NON MYCORHIZÉS OU MYCORHIZÉS PAR *SUILLUS COLLINITUS* EN PRÉSENCE DE KNO₃**
(d'après Rigou *et al.*, 1995)

Les mesures de pH sont effectuées par spectrodensitométrie.

Les symboles ouverts concernent les Pins mycorhizés, les symboles pleins étant relatifs aux Pins non mycorhizés.



ABSORPTION DE L'ORTHOPHOSPHATE PAR LES MYCORHIZES ET LE RÉSEAU MYCÉLIEN EXTRAMATRICIEL

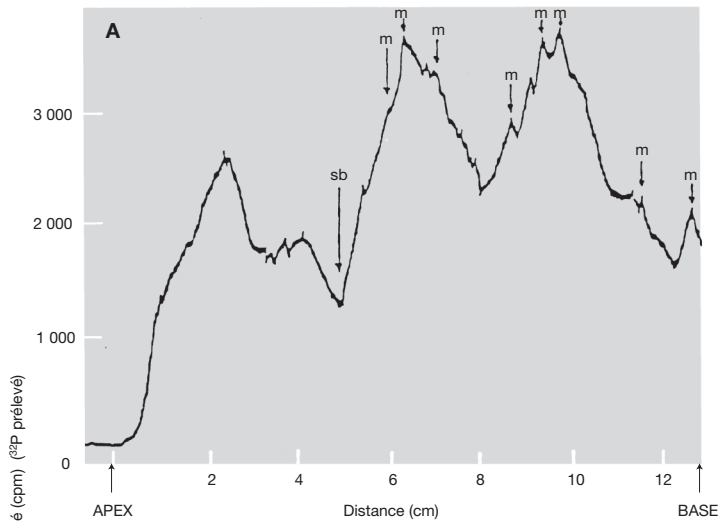
La première démonstration expérimentale de l'absorption d'orthophosphate par les hyphes extramatriciels du champignon et du transfert de phosphore aux différents organes de la plante-hôte a été réalisée par utilisation du ^{32}P sur des pins sylvestres, en conditions axéniques (Melin et Nilsson, 1950). L'étude comparative du prélèvement de phosphore soluble le long de racines de *Pinus radiata* porteuses ou non d'ectomycorhizes a démontré que les ectomycorhizes absorbent plus de phosphore soluble que des racines de même âge non mycorhizées (figure 3, ci-dessous) ; les racines, mycorhizées ou non, présentent un site d'absorption du phosphore en arrière de l'apex, dans la zone

Figure 3 **ABSORPTION DE PHOSPHATE LE LONG DE RACINES DE *PINUS RADIATA* PORTEUSES OU NON DE MYCORHIZES**
(d'après Bowen, 1968)

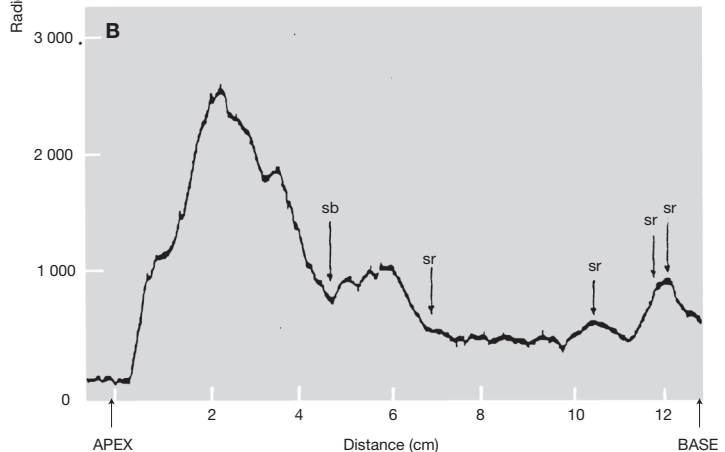
Les racines ont été immergées pendant 15 min. dans une solution de $\text{KH}_2^{32}\text{PO}_4$ 5 μM contenant aussi Ca SO_4 0,5 mM. La mesure de radioactivité du ^{32}P a été réalisée par une technique de balayage automatique (Bowen et Rovira, 1967).

Les pics d'absorption se situent en arrière de l'apex de la racine en croissance, aux points d'émergence des mycorhizes (m) et des racines courtes non infectées (sr). sb : début de subérisation.

A - Racines porteuses de mycorhizes



B - Racines non infectées



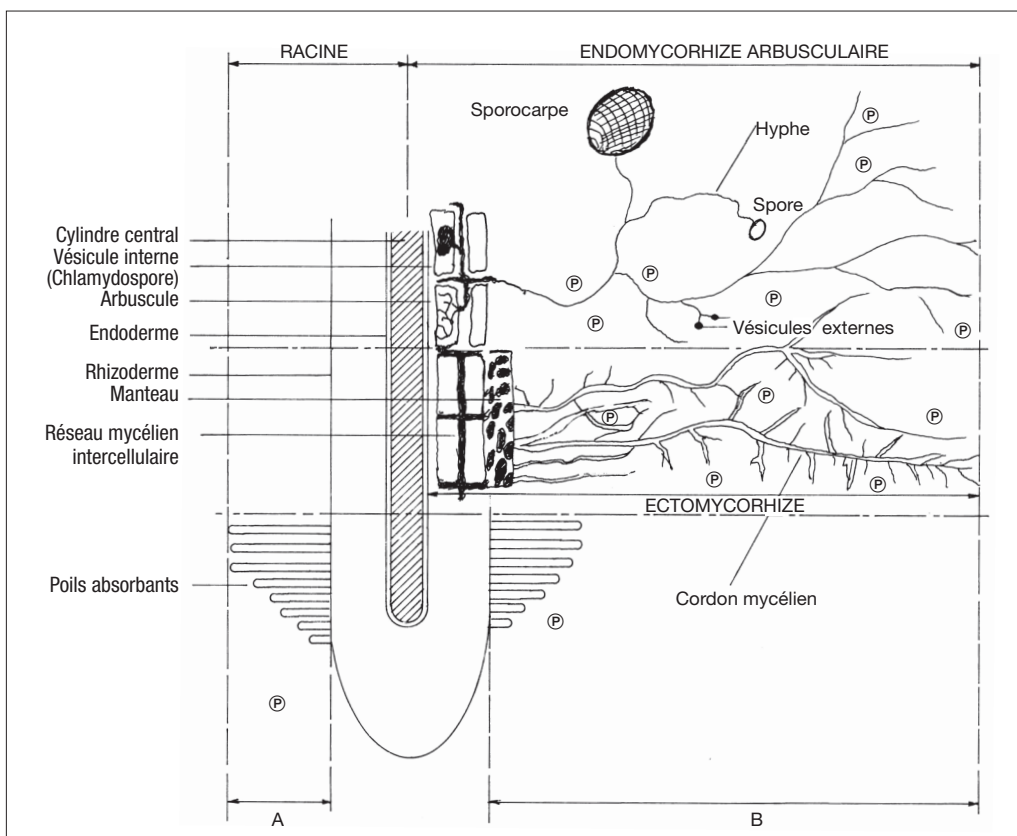
d'élongation cellulaire ; dans les racines non mycorhizées, les quantités de phosphore soluble prélevées décroissent rapidement lorsqu'on s'éloigne de l'apex ; les zones subérisées ne permettent qu'une absorption limitée ; par contre, les racines mycorhizées présentent, en arrière de l'apex, plusieurs sites importants d'absorption, ce qui conduit à l'accumulation de grandes quantités de phosphore (figure 3, p. 73) (Bowen, 1968). Des résultats comparables ont été obtenus avec des endomycorhizes arbusculaires (Bowen *et al.*, 1975). La surface absorbante est susceptible d'être augmentée par l'accroissement du diamètre des racines consécutivement à l'infection mycorhizienne et par l'extension des hyphes extramatriciels et des cordons mycéliens ou des rhizomorphes dans le sol (Bowen, 1968). En effet, les systèmes mycorhiziens peuvent posséder un réseau mycélien extramatriciel explorant des zones éloignées de plus de 10 cm des racines et beaucoup plus efficace que les poils absorbants pour prélever les ions (figure 4, ci-dessous). **La plante mycorhizée est capable, par conséquent, de mieux exploiter le phosphate du sol, au-delà de la zone d'épuisement de la racine (Plenchette, 1982).**

Figure 4 **EXTENSION DE LA ZONE D'ÉPUISEMENT DU PHOSPHORE AUTOUR DES MYCORHIZES**
(d'après Plenchette *et al.*, 1982)

A - Zone d'épuisement du phosphore de la racine (1 mm)

B - Zone d'exploration de la mycorhize (jusqu'à plusieurs dizaines de cm)

Ⓟ ions phosphates



L'augmentation des quantités d'orthophosphate absorbé par les racines mycorhizées pourrait aussi relever de la **présence de transporteurs membranaires d'orthophosphate plus efficaces** dans les racines mycorhizées que dans les racines non infectées (Beever et Burns, 1980). Les résultats de Pacheco et Cambraia (1992) suggèrent que l'accroissement des quantités de phosphore absorbé par des plants de *Pinus caribaea* ectomycorhizés avec *Pisolithus tinctorius* est dû à l'augmentation du nombre des sites d'absorption et de l'affinité de ces sites pour le phosphore. Les jeunes mycorhizes de *Picea sitchensis* associé à *Tylospora fibrillosa* possèdent deux systèmes d'absorption du phosphore, l'un à faible et l'autre à forte affinité, au contraire des mycorhizes plus âgées qui ne présentent que le système à forte affinité (Cairney et Alexander, 1992). L'identification d'un ADN complémentaire qui code un transporteur transmembranaire de phosphate dans le champignon endomycorhizogène arbusculaire *Glomus versiforme*, et dont l'expression est localisée sur les hyphes externes de ce champignon (sites initiaux du prélèvement de phosphore à partir du sol), permettra l'étude des mécanismes moléculaires de l'absorption et du transfert de phosphore depuis le sol jusqu'à la plante-hôte *via* le champignon (Harrison et van Buuren, 1995).

ACCUMULATION DE PHOSPHORE DANS LES MYCORHIZES ET TRANSFERT À LA PLANTE-HÔTE

Dans un système expérimental comprenant des pins sylvestres dont les racines sont connectées à un mycélium qui forme à la fois des ectomycorhizes, des proliférations mycéliennes denses et des cordons mycéliens, le phosphore est transféré aux mycorhizes par les cordons ou les proliférations mycéliennes sur des distances au moins égales à 40 cm (Finlay et Read, 1986). Il existe une conduction symplasmique ⁽⁵⁾ importante dans les hyphes mycéliens ; les flux de phosphore calculés dans les cordons mycéliens de ce système expérimental varient entre 0,2 et 1,2 nanomole de phosphore/cm²/s [ces valeurs sont proches de celles observées par Pearson et Tinker (1975) sur des hyphes de champignons endomycorhizogènes arbusculaires]. Toujours dans ce système, lorsque le phosphore est fourni à des racines non infectées, aucun marquage n'est révélé dans le mycélium des mycorhizes du même pin : le transport du phosphore est donc unidirectionnel, du mycélium vers les racines (Finlay et Read, 1986).

La majeure partie (80-90 %) du phosphore absorbé est accumulée dans le manteau des ectomycorhizes, mais 10-20 % passent continuellement dans les cellules de l'hôte, sous forme d'orthophosphate, par l'intermédiaire de l'apoplasme mixte (cellules du cortex des racines-mycélium) ; le manteau fongique peut doubler sa teneur en phosphore en 24 heures (Harley, 1978). Le phosphore est accumulé essentiellement dans les vacuoles des hyphes du manteau ; il est incorporé dans des granules métachromatiques qui ont été mis en évidence dans les mycorhizes de plusieurs espèces ligneuses (Ashford *et al.*, 1975 ; Strullu *et al.*, 1981,...). Par microanalyse, il a été démontré que ces granules sont riches, non seulement en phosphore, mais aussi en cations minéraux et organiques (arginine) (Strullu *et al.*, 1981 ; Ashford *et al.*, 1986). Des données cytochimiques et biochimiques [incorporation de ³²P, analyse chimique des fractions, résonance magnétique nucléaire (RMN) du ³¹P] indiquent que le mycélium des champignons mycorhiziens est caractérisé par l'existence dans le compartiment vacuolaire de polyanions non diffusibles, rattachés aux polyphosphates (figure 5, p. 76). Ces polymères sont associés à des cations (Ca²⁺, K⁺, Mg²⁺) qui contribuent à l'équilibre des charges intravacuolaires. L'incubation des ectomycorhizes de Hêtre dans des solutions diluées de KH₂PO₄ induit une augmentation du nombre et de la taille des granules vacuolaires (Chilvers et Harley, 1980) ainsi que de la teneur en phosphore de ces granules (Strullu *et al.*, 1983). Le mycélium de *Pisolithus tinctorius* cultivé *in vitro* accumule des polyphosphates solubles en fonction de la concentration en orthophosphate externe à partir de 0,25 millimolaire (Mousain, 1989). Les polyphosphates sont surtout présents dans les *mycelia* âgés de *Paxillus involutus* ; ils représentent 10 à

(5) Symplasmique : qui se rapporte au symplasme ou ensemble des cytoplasmes reliés par des cordons ou plasmodesmes.

Figure 5

**SPECTRES OBTENUS PAR SPECTROSCOPIE DE RMN DU ^{31}P
SUR DES RACINES DE BOULEAU CULTIVÉ *IN VITRO***
(d'après Grellier *et al.*, 1989)

A - Racine de Bouleau non mycorhizé

B - Mycorhizes de Bouleau par *Paxillus involutus*

La présence de polyphosphates (PolyP) est observée uniquement dans les mycorhizes

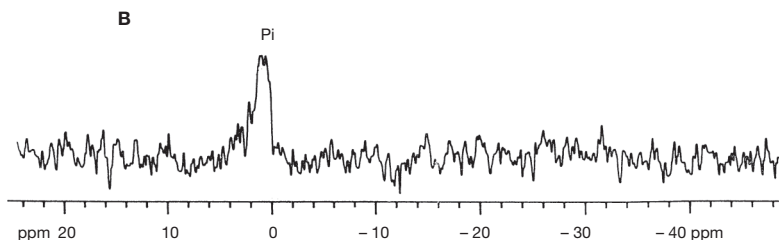
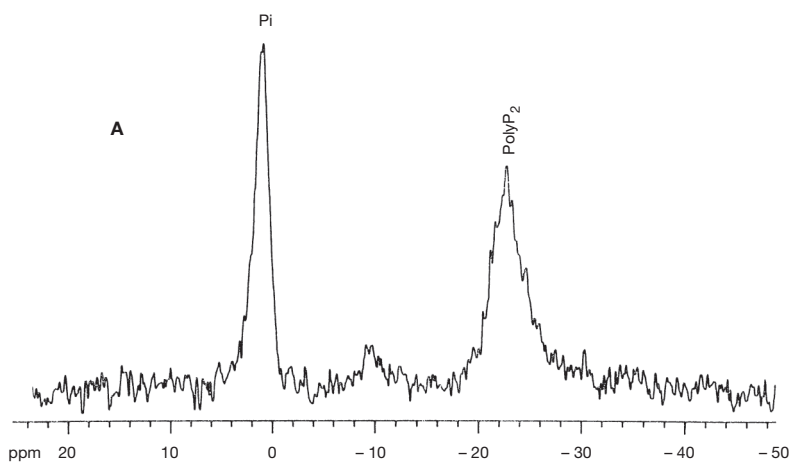
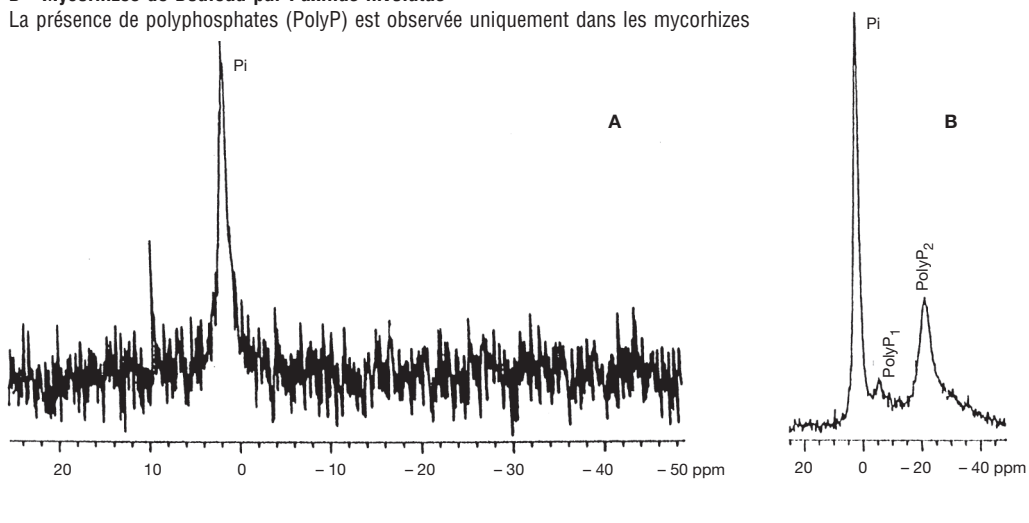


Figure 6

**SPECTRES OBTENUS
PAR SPECTROSCOPIE
DE RMN DU ^{31}P
SUR DES MYCELIA DE
*PISOLITHUS TINCTORIUS***
(d'après Tillard
et al., 1989)

**A - Mycelia cultivés
pendant 69 jours
en présence de Pi 1 mM**

**B - Mycelia cultivés
pendant 23 jours
en présence de Pi 1 mM,
puis pendant 46 jours
sur milieu sans Pi**

Pi : orthophosphate
intracellulaire

PolyP2 : phosphore
non terminal des chaînes
de polyphosphates

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

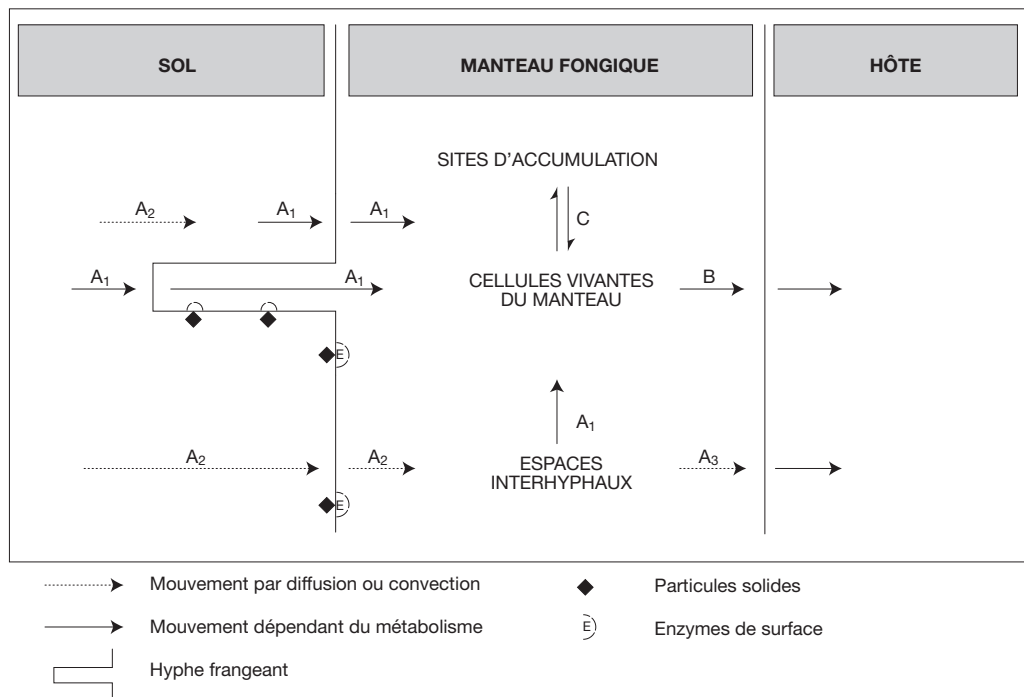
40 % du phosphate soluble détecté par résonance magnétique nucléaire dans les ectomycorhizes formées *in vitro* par cette espèce sur le Bouleau (Grellier *et al.*, 1989) ; ces résultats sont comparables aux valeurs obtenues par d'autres auteurs pour des mycorhizes naturelles. **Ces polyphosphates constituent une réserve de phosphore mobilisable** dans le manteau des ectomycorhizes (Harley et Mc Cready, 1981), comme dans les *mycelia* de *Pisolithus tinctorius* (Tillard *et al.*, 1989) et de *Suillus bovinus* (Gerlitz et Werk, 1994). Une carence en phosphore du milieu externe entraîne une mobilisation du phosphore des polyphosphates qui disparaissent alors que le pool d'orthophosphate intracellulaire se maintient (figure 6, p. 76). Cette mobilisation est vraisemblablement due à l'exaltation d'activités phosphatases vacuolaires non spécifiques, voire d'activités polyphosphatases vacuolaires spécifiques (Tillard *et al.*, 1989).

L'aptitude des champignons ectomycorhiziens à accumuler des polyphosphates et à transférer vers la plante-hôte le phosphore ainsi mis en réserve pourrait représenter un critère de sélection de souches mycorhizogènes efficaces.

Les processus de transfert du phosphore de la solution du sol vers la plante-hôte à travers le manteau fongique des ectomycorhizes sont illustrés dans la figure 7 (ci-dessous) :

— La voie A_1 correspond à une **absorption active** à partir de la solution du sol par les hyphes extramatriciels et au transport jusqu'au manteau. Ce mouvement est accompli dans le symplasme du manteau (Harley et Smith, 1983). Le phosphore s'accumule dans les cellules vivantes du manteau (C) et un transfert régulier se produit aussi vers les cellules de l'hôte (B). Aux concentrations en orthophosphate dans le milieu extérieur proches de celui des conditions naturelles, la majeure partie du phosphate absorbé est accumulée dans le manteau sous forme d'orthophosphate et de

Figure 7 **DIAGRAMME REPRÉSENTATIF DU TRANSFERT DE L'ORTHOPHOSPHATE DEPUIS LE SOL JUSQU' AUX CELLULES CORTICALES DE L'HÔTE PAR L'INTERMÉDIAIRE DU MANTEAU FONGIQUE DES ECTOMYCORHIZES** (d'après Harley et Smith, 1983)



polyphosphates. Lorsque les conditions externes deviennent limitantes, le phosphore accumulé peut être mobilisé par un processus inverse de C et migrer vers l'hôte (B) sous forme d'orthophosphate (Harley et Brierley, 1955).

— La voie A_2 correspond à un **mouvement par diffusion ou flux de masse** à partir de la solution externe, dans les espaces interhyphaux. Le transfert du phosphore se poursuit par passage dans les hyphes vivants du manteau (A_1) ou par diffusion jusqu'aux cellules de l'hôte (A_3).

Le transfert du phosphore dans les cellules de l'hôte est un mouvement rapide dans une première phase puis plus lent ; chez les mycorhizes de Hêtre, par exemple, un tiers environ du phosphore accumulé dans le manteau est transféré dans les tissus centraux de la mycorhize après 24 heures. Ce transfert est un processus sensible aux facteurs dont dépend le métabolisme (température, concentration en O_2 du milieu,...) (Harley et Brierley, 1955).

Lorsque le phosphore est disponible dans le milieu, l'accumulation du phosphore dans le manteau des ectomycorhizes est suivie d'un transfert continu, mais relativement lent, dans les tissus de l'hôte ; quand l'apport externe de phosphate disparaît, un transfert s'opère à partir du phosphore accumulé dans le manteau (Morrison, 1957).

À l'interface mycélium-cellule corticale racinaire, les plasmalemmes des deux symbiotes sont séparés par un espace apoplasmique composé d'une double paroi (fongique et racinaire) (Strullu, 1982). Dans les ectomycorhizes, le transfert de phosphore par cette interface dépend des différences de concentration de part et d'autre des membranes. La synthèse et la dégradation des polyphosphates dans les vacuoles des hyphes jouent très probablement un rôle dans le contrôle de la concentration en orthophosphate du cytoplasme fongique (Woolhouse, 1975). Ce transfert est aussi associé à des gradients de potentiel électrique et de pH créés par les activités ATPases membranaires (Harley et Smith, 1983). L'activité ATPase plasmalemmique a été mise en évidence par cytochimie dans les ectomycorhizes de l'association *Pinus sylvestris/Laccaria laccata* : l'activité ATPase est associée au plasmalemme des hyphes du réseau de Hartig et à celui des cellules corticales vivantes en contact avec ces hyphes ; elle est aussi présente dans les hyphes du manteau et ceux du réseau extramatriciel mais absente dans les cellules corticales en dégénérescence (Lei et Dexheimer, 1988).

CONCLUSIONS

Les mycorhizes apparaissent comme des sites privilégiés d'absorption et d'accumulation de phosphore. Les phosphatases des mycosymbiotes jouent un rôle dans la mobilisation du phosphore interne des hyphes mycéliens et dans le recyclage du phosphore immobilisé dans le sol sous forme organique par hydrolyse des esters phosphorylés ; le phosphore des composés organiques peu solubles passe ainsi sous forme d'orthophosphate. De ce point de vue, la capacité de certaines espèces mycorhiziennes à excréter dans la rhizosphère des quantités importantes d'enzymes pouvant libérer le phosphore des phosphates organiques (phosphates d'inositol) constituerait un avantage considérable. L'orthophosphate ainsi libéré passe dans la solution du sol ou à l'état adsorbé sur les argiles et la matière organique du sol. Les champignons mycorhiziens et les rhizobactéries associées jouent aussi d'autres rôles (excrétion de H^+ ou HCO_3^- , d'acides ou d'anions organiques complexants et de CO_2 respiratoire) susceptibles de favoriser la solubilisation de phosphates minéraux peu solubles en libérant aussi de l'orthophosphate dans la solution du sol. L'absorption de cet orthophosphate est favorisée par l'accroissement de la surface absorbante des complexes mycorhiziens qui résulte du développement du réseau mycélien extramatriciel dans le sol. L'augmentation des quantités de phosphore absorbées par les racines mycorhizées dépendrait aussi de la présence de transporteurs d'orthophosphate plus efficaces dans les racines mycorhizées que dans les racines non infectées. Enfin, de nombreux champignons ont la capacité de mettre en

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

réserve du phosphore sous une forme mobilisable et de le transférer à la plante-hôte ; ce transfert dépend des facteurs qui ont un rôle dans le métabolisme général et de l'efficacité des systèmes de transport du phosphate. Ces différentes aptitudes pourraient constituer des critères de sélection des souches mycorhiziennes.

D. MOUSAIN
Laboratoire de Recherches sur les Symbiotes des Racines
INRA-ENSA.M
2, place Viala
F-34060 MONTPELLIER CEDEX 1

Paula MATUMOTO-PINTRO
Departamento de Agronomia
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGA
Av. Colombo, 5790
Cep 87020-900 MARINGA-PARANA (BRÉSIL)

H. QUIQUAMPOIX
UFR de Science du Sol
INRA-ENSA.M
2, place Viala
F-34060 MONTPELLIER CEDEX 1

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G.). — Nucleic acids, derivatives, and organic phosphates. *In*: Soil Biochemistry, 1 / A.D. Mc Laren, G.H. Peterson Eds. — New-York: Marcel Dekker, 1967. — pp. 67-90.
- ASHFORD (A.E.), LING LEE (M.), CHILVERS (G.A.). — Polyphosphate in eucalypt mycorrhizas: a cytochemical demonstration. — *New Phytol.*, vol. 74, 1975, pp. 447-453.
- ASHFORD (A.E.), PETERSON (R.L.), DWARTE (D.), CHILVERS (G.A.). — Polyphosphate granules in eucalypt mycorrhizas: determination by energy dispersive X-ray microanalysis. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 64, 1986, pp. 677-687.
- AZCON (R.), BAREA (J.M.), HAYMAN (D.S.). — Utilization of rock phosphate in alkaline soil by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria. — *Soil Biol. Biochem.*, vol. 8, 1976, pp. 135-138.
- BEEVER (R.E.), BURNS (D.J.W.). — Phosphorus uptake, storage and utilization by fungi. — *Adv. Bot. Res.*, vol. 8, 1980, pp. 127-219.
- BHAT (K.K.S.), NYE (P.H.). — Diffusion of phosphate to plants roots. I. Quantitative autoradiography of the depletion zone. — *Plant and Soil*, vol. 38, 1973, pp. 161-175.
- BJÖRKMANN (E.). — The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. — *Sven. Bot. Tidskr.*, vol. 43, 1949, p. 223.
- BOLAN (N.S.). — A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. — *Plant and Soil*, vol. 134, 1991, pp. 189-207.
- BORIE (F.), BAREA (J.M.). — Ciclo del fósforo: I. Formas del elemento en los suelos y su disponibilidad para plantas y microorganismos. — *An. Edafol. Agrobiol.*, vol. 40, 1981, pp. 2351-2364.
- BOWEN (G.D.). — Phosphate uptake by mycorrhizas and uninfected roots of *Pinus radiata* in relation to root distribution. — *Transactions of the 9th International Congress of Soil Science Society (Adelaide)*, vol. 2, 1968, pp. 219-228.
- BOWEN (G.D.), BEVEGE (D.I.), MOSSE (B.). — Phosphate physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *In*: Endomycorrhizas / F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker Eds. — London: Academic Press, 1975. — pp. 241-260.
- BOWEN (G.D.), THEODOROU (C.). — Studies on phosphate uptake by mycorrhizas. — *Proceedings of the 14th IUFRO Symposium*, vol. 5, 1967, pp. 116-138.
- CAIRNEY (J.W.G.), ALEXANDER (I.J.). — A study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong) Carr.] ectomycorrhizas. III. Phosphate absorption and transfer in ageing *Picea sitchensis*/*Tylospora fibrillosa* (Burt.) Donk ectomycorrhizas. — *New Phytol.*, vol. 122, 1992, pp. 159-164.
- CALLEJA (M.), MOUSAIN (D.), LECOUVREUR (B.), AUZAC (J. d'). — Influence de la carence phosphatée sur les activités phosphatases acides de trois champignons mycorhiziens: *Hebeloma edurum* Metrod., *Suillus granulatus* (L. ex Fr.) O. Kuntze et *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch. — *Physiologie végétale*, vol. 18, 1980, pp. 489-504.

- CHILVERS (G.A.), HARLEY (J.L.). — Visualization of phosphate accumulation in beech mycorrhizas. — *New Phytol.*, vol. 84, 1980, pp. 319-326.
- CUMMING (J.R.), WEINSTEIN (L.H.). — Utilization of Al PO_4 as a phosphorus source by ectomycorrhizal *Pinus rigida* Mill. seedlings. — *New Phytol.*, vol. 116, 1990, pp. 99-106.
- DALAL (R.C.). — Soil organic phosphorus. — *Advance in Agronomy*, vol. 29, 1977, pp. 83-117.
- DEXHEIMER (J.), AUBERT-DUFRESNE (M.P.), GÉRARD (J.), LE TACON (F.), MOUSAIN (D.). — Étude de la localisation structurale des activités phosphatases acides dans deux types d'ectomycorhizes : *Pinus nigra nigricans/Hebeloma crustuliniforme* et *Pinus pinaster/Pisolithus tinctorius*. — *Bulletin de la Société botanique de France*, vol. 103, *Lettres Botaniques*, n° 4-5, 1986, pp. 343-352.
- DOUMAS (P.), COUPÉ (M.), AUZAC (J. d'). — Comparaison de l'effet de la carence en phosphate sur les activités phosphatases racinaires chez deux espèces du genre *Pinus* (*P. halepensis* et *P. pinaster*). — *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, série III, vol. 299, n° 2, 1984, pp. 39-44.
- FINLAY (R.D.), READ (D.J.). — The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. II. The uptake and distribution of phosphorus by mycelial strands interconnecting host plants. — *New Phytol.*, vol. 103, 1986, pp. 157-165.
- GERLITZ (T.G.M.), WERK (W.B.). — Investigations on phosphate uptake and polyphosphate metabolism by mycorrhized and nonmycorrhized roots of beech and pine as investigated by *in vivo* ^{31}P -NMR. — *Mycorrhiza*, vol. 4, 1994, pp. 207-214.
- GILLESPIE (A.R.), POPE (P.E.). — Consequences of rhizosphere acidification on delivery and uptake kinetics of soil phosphorus. — *Tree Physiology*, vol. 8, 1991, pp. 195-204.
- GRELLIER (B.), STRULLU (D.G.), MARTIN (F.), RENAUDIN (S.). — Synthesis *in vitro*, microanalysis and ^{31}P -NMR study of metachromatic granules in birch mycorrhizas. — *New Phytol.*, vol. 112, 1989, pp. 49-54.
- HARLEY (J.L.). — Ectomycorrhizas as nutrient absorbing organs. — *Proc. R. Soc. London B.*, vol. 203, 1978, pp. 1-21.
- HARLEY (J.L.), BRIERLEY (J.K.). — The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of beech. VIII. Active transport of ^{32}P from fungus to host during uptake. — *New Phytol.*, vol. 54, 1955, pp. 296-301.
- HARLEY (J.L.), MC CREADY (C.C.). — Phosphate accumulation in *Fagus* mycorrhizas. — *New Phytol.*, vol. 89, 1981, pp. 75-80.
- HARLEY (J.L.), SMITH (S.E.). — *Mycorrhizal symbiosis*. — London, New-York : Academic Press, 1983.
- HARRISON (M.J.), VAN BUUREN (M.L.). — A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. — *Nature*, vol. 378, 1995, pp. 626-629.
- HATCH (A.B.). — The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. — *Black Rock For. Bull.*, vol. 6, 1937, pp. 1-168.
- LACAZE (B.). — Localisation cytochimique des activités phosphatases acides de champignons mycorrhiziens développés sur milieu complet ou carencé en phosphate. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 61, 1983, pp. 1411-1414.
- LAPEYRIE (F.), RANGER (J.), VAIRELLES (D.). — Phosphate-solubilizing activity of ectomycorrhizal fungi *in vitro*. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 69, 1991, pp. 342-346.
- LEI (J.), DEXHEIMER (J.). — Ultrastructure localization of ATPase activity in the *Pinus sylvestris/Laccaria laccata* ectomycorrhizal association. — *New Phytol.*, vol. 108, 1988, pp. 329-334.
- LEPRINCE (F.). — Mécanismes mis en œuvre par différents champignons ectomycorhiziens dans la mobilisation du phosphore. — Montpellier : École nationale supérieure agronomique, 1995 (Thèse Doctorat, spécialité Sciences agronomiques).
- MATUMOTO-PINTRO (P.). — Rôle des phosphatases dans l'utilisation du phosphore organique par les champignons ectomycorhiziens et leurs associations avec le Pin laricio de Corse. Influence des surfaces adsorbantes sur l'activité des phosphatases. — Montpellier : École nationale supérieure agronomique, 1996 (Thèse Doctorat, spécialité Sciences agronomiques).
- MELIN (E.), NILSSON (H.). — Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. — *Physiol. Plant.*, vol. 3, 1950, pp. 88-92.
- MEYSELLE (J.P.), GAY (G.), DEBAUD (J.-C.). — Intraspecific genetic variation of acid phosphatase activity in monokaryotic and dikaryotic populations of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporium*. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 69, 1991, pp. 808-813.
- MORRISON (T.M.). — Mycorrhiza and phosphorus uptake. — *Nature*, vol. 179, n° 4566, 1957, pp. 907-908.
- MOURER (M.), PARGNEY (J.-C.), MOUSAIN (D.). — Cytolocalisation des phosphatases acides d'*Hebeloma cylindrosporium* chez le champignon isolé ou en association avec *Pinus pinaster*. — *Acta bot. Gallica*, vol. 141, n° 4, 1994, pp. 503-506.
- MOUSAIN (D.). — Étude de la nutrition phosphatée de symbiotes ectomycorhiziens. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 1989 (Thèse de Doctorat d'État en Sciences).
- MOUSAIN (D.), BOUSQUET (N.), POLARD (C.). — Comparaison des activités phosphatases d'Homobasidiomycètes ectomycorhiziens en culture *in vitro*. — *European Journal of Forest Pathology*, vol. 18, 1988, pp. 299-309.
- MOUSAIN (D.), POITOU (N.), DELMAS (J.). — La Symbiose mycorrhizienne : résultats obtenus avec l'*Hebeloma cylindrosporium* et le *Pisolithus tinctorius*, et perspectives d'application agronomique. In : Mushroom Science X (Part I), Proceedings of the 10th International Congress on the Science and Cultivation of Edible Fungi (France, juin 1978) / J. Delmas Ed. . — Bourges : Tardy Quercy SA., 1979. — pp. 949-956.
- MOUSAIN (D.), SALSAC (L.). — Utilisation du phytate et activités phosphatases acides chez *Pisolithus tinctorius*, basidiomycète mycorrhizien. — *Physiologie végétale*, vol. 24, n° 2, 1986, pp. 193-200.
- PACHECO (S.), CAMBRAIA (J.). — Phosphorus uptake by mycorrhizal and nonmycorrhizal *Pinus* roots. — *Revista de Microbiologia*, vol. 23, n° 4, 1992, pp. 260-263.

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

- PEARSON (V.), TINKER (P.B.). — Measurement of phosphorus fluxes in the external hyphae of endomycorrhizae. *In* : Endomycorrhizas / F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker Eds. . — London, New-York : Academic Press, 1975. — pp. 277-288.
- PLENCHETTE (C.). — Les Endomycorhizes à vésicules et arbuscules (VA) : un potentiel à exploiter en agriculture. — *Phytoprotection*, vol. 63, n° 2, 1982, pp. 86-108.
- RIGOU (L.), MIGNARD (E.), PLASSARD (C.), ARVIEU (J.-C.), RÉMY (J.-C.). — Influence of ectomycorrhizal infection on the rhizosphere pH around roots of maritime pine (*Pinus pinaster* Soland. *in* Ait.). — *New Phytol.*, vol. 130, 1995, pp. 141-147.
- STRULLU (D.G.). — Les Mycorhizes. I. L'association mycorhizienne. — *Comptes rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 68, n° 5, 1982, pp. 344-360.
- STRULLU (D.G.), GOURRET (J.-P.), GARREC (J.-P.). — Microanalyse des granules vacuolaires des ectomycorhizes, endomycorhizes et endomycorhizes. — *Physiologie végétale*, vol. 19, 1981, pp. 367-378.
- STRULLU (D.G.), HARLEY (J.L.), GOURRET (J.-P.), GARREC (J.-P.). — A note on the relative phosphorus and calcium contents of metachromatic granules in *Fagus mycorrhiza*. — *New Phytol.*, vol. 94, 1983, pp. 89-94.
- TILLARD (P.), BOUSQUET (N.), MOUSAIN (D.), MARTIN (F.), SALSAC (L.). — Polyphosphatase activities in the soluble fraction of mycelial homogenates of *Pisolithus tinctorius*. — *Agriculture, Ecosystem and Environment*, vol. 28, 1989, pp. 525-528.
- TISDALL (J.M.), OADES (J.M.). — Stabilization of soil aggregates by the root segments of rye grass. — *Aust. J. Soil Res.*, vol. 17, 1979, pp. 429-441.
- WILLIAMSON (B.), ALEXANDER (I.J.). — Acid phosphatases localized in the sheath of beech mycorrhiza. — *Soil Biol. Biochem.*, vol. 7, 1975, pp. 195-198.
- WOOLHOUSE (H.W.). — Membrane structure and transport problems considered in relation to phosphorus and carbohydrate movements and the regulation of endotrophic mycorrhizal associations. *In* : Endomycorrhizas / F.E. Sanders, B. Mosse, P.B. Tinker Eds. . — London : Academic Press, 1975. — pp. 209-241.

LE RÔLE DES MYCORHIZES DANS LA NUTRITION PHOSPHATÉE DES ARBRES FORESTIERS (Résumé)

Après l'exposé de généralités sur les associations mycorhiziennes des arbres forestiers, les principaux mécanismes de l'effet positif de mycorhizes sur la nutrition phosphatée de ces arbres sont illustrés. L'accroissement de la taille du pool d'orthophosphate de la rhizosphère, qui résulte de l'utilisation des formes organiques ou minérales du phosphore du sol par les symbiotes, est fréquemment invoqué. Cette capacité est due à l'excrétion d'enzymes (phosphatases) qui dégradent les phosphates organiques ou à une modification des conditions physico-chimiques de la rhizosphère par les symbiotes et à la présence d'une microflore synergique, solubilisatrice de phosphates minéraux. L'augmentation de l'orthophosphate absorbé par les racines mycorhizées est le mécanisme le mieux établi. Elle résulte essentiellement de l'accroissement du volume de sol exploré et du rôle du réseau mycélien extramatriciel dans la translocation du phosphore du sol jusqu'à la racine, ainsi que de la présence de transporteurs d'orthophosphate plus efficaces dans les racines mycorhizées que dans les racines non infectées. La capacité des mycosymbiotes à constituer une réserve de phosphore mobilisable (polyphosphates solubles) et à transférer à la plante-hôte suivant divers processus est également très importante pour la stimulation de la nutrition phosphatée.

THE ROLE OF MYCORRHIZAE IN PHOSPHATE NUTRITION OF FOREST TREES (Abstract)

Following a general description of mycorrhizal associations in forest trees, the main mechanisms responsible for positive effects of mycorrhizae on phosphate nutrition of these trees are illustrated. An increase in size of the orthophosphate pool of the rhizosphere arising from the utilization of organic or mineral phosphates in soil by the symbionts is often reported. Enzyme excretion (phosphatases) which break down organic phosphates, a modification in the physico-chemical conditions of the rhizosphere induced by the symbionts and the presence of synergistic microflora that solubilizes mineral phosphates are thought to explain this ability. The most documented mechanism is increased orthophosphate uptake by the mycorrhizal roots. It essentially arises from exploration of greater soil volumes and from the role played by the mycelial network in translocating the phosphorus from the soil to the root together with the presence of more efficient orthophosphate carriers in mycorrhizal roots as compared to uninoculated ones. Mycosymbionts' capacity to store absorbable phosphorus (soluble polyphosphates) and to transfer it to the host plant through a variety of processes is also very important in the stimulation of phosphate nutrition.