

## LES MYCORHIZES A VESICULES ET ARBUSCULES CHEZ LA VIGNE

Andrea SCHUBERT

Cattedra di Viticoltura dell'Università,  
Via Giuria 15, 10126 Torino (Italie)

L'étude des mycorhizes, associations symbiotiques décrites et ainsi appelées la première fois il y a exactement 100 ans par le botaniste allemand B. FRANK, s'est beaucoup développée ces dernières années, en raison de leur influence sur la nutrition minérale de la plante hôte. On dispose maintenant d'assez de connaissances sur les mycorhizes de la vigne, ce qui permet d'entrer dans la phase d'étude expérimentale de leur utilisation en viticulture.

A l'exception des observations de BLAICH (1977), qui a décrit la formation d'une structure semblable à une ectomycorhize sur racines de *Vitis riparia*, l'association mycorhizienne observée chez la vigne est toujours du type à vésicules et arbuscules (VA), comme chez la plupart des plantes cultivées.

### ECOLOGIE DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS

Les espèces fongiques qui forment des mycorhizes VA appartiennent à la famille des *Endogonaceae* (*Engonales*, *Zygomycotina*) et sont regroupées dans les genres *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glaziella*, *Glomus* et *Sclerocystis*. La reproduction sexuée de ces champignons n'est pas connue et, par conséquent, leur identification est faite surtout au moyen de leurs spores végétatives (chlamydo-spores ou azygo-spores) qui se trouvent dans le sol, souvent dans de petits sporocarpes, de diamètre compris entre 300  $\mu\text{m}$  et quelques mm ; l'identification, d'après le mycélium intraracinaire, est possible seulement au niveau du genre. Dans les vignobles les spores de beaucoup d'espèces ont été repérées, mais la formation de mycorhizes sur les racines de la vigne a été établie seulement avec *Glomus constrictum*, *G. fasciculatum*, *G. macrocarpum* et *Sclerocystis sinuosa* (MENGE et al., 1983), *Glomus monosporum* et *G. occultum* (SCHUBERT et CRAVERO, 1985). Comme pour bien d'autres cas, ces espèces ne sont pas spécifiques de la vigne, mais forment des mycorhizes avec beaucoup de plantes, ligneuses ou herbacées.

La formation de mycorhizes chez la vigne a été observée en Australie (POSSINGHAM et GROOT-OBBINK, 1971), aux Etats-Unis (DEAL et *al.*, 1972 ; MENGE et *al.*, 1983) et en Europe (HAYMAN et *al.*, 1976 ; GEBBING et *al.*, 1977 ; SCHUBERT et CRAVERO, 1985). A l'intérieur du genre *Vitis* des mycorhizes ont été observées sur toutes les variétés étudiées, c'est-à-dire sur des cv. de *V. vinifera* et de *V. labrusca*, sur des porte-greffes et sur des hybrides producteurs.

### MORPHOLOGIE DE LA MYCORHIZE

Les mycorhizes se forment dans le parenchyme cortical des racines en structure primaire ; comme le champignon ne pénètre jamais dans le cylindre central, sur les racines plus vieilles on peut voir du mycélium extra-racinaire, quelquefois des hyphes internes, mais jamais de vraies mycorhizes.

Les hyphes des symbiotes VA se développent dans le sol à partir d'une racine infectée ou d'une spore ; leur croissance est limitée en l'absence d'un hôte et ainsi les spores germées *in vitro* donnent lieu à un mycélium dont la croissance s'arrête bientôt, quelle que soit la solution gélosée utilisée. Au point de rencontre avec une racine de vigne réceptive, l'hyphe forme une structure aplatie qui fonctionne comme appressorium, permettant la pénétration du mycélium dans le parenchyme cortical. Après avoir franchi le rhizoderme, le mycélium s'enfonce dans le parenchyme en formant, dans les cellules qu'il traverse, des structures enroulées sur elles-mêmes, non ramifiées, dites pelotons, qui, dans le cas de mycorhizes VA, se trouvent seulement chez quelques espèces, dont la vigne.

Dans les couches moyennes du parenchyme les hyphes courent dans les espaces intercellulaires et forment, à l'intérieur des cellules adjacentes, des structures en forme d'arbrisseau, dites arbuscules, constituées par un « tronc » et des « branches », qui se ramifient dichotomiquement, en devenant progressivement plus fines. Les arbuscules sont le siège des échanges de solutés entre le champignon et son hôte ; ils restent fonctionnels pendant quelques jours après leur formation, puis commencent à se dégrader et sont réabsorbés par le cytoplasme de la cellule-hôte (BONFANTE-FASOLO, 1978).

Dans la racine, le champignon forme aussi des vésicules de 30-100  $\mu$ m, inter ou intracellulaires, contenant des granules de glycogène et des globules lipidiques ; ces structures sont, chez la vigne, très abondantes dans des racines vieilles ou en voie de dégradation, ce qui suggère qu'elles puissent se comporter comme des organes de quiescence (Figure 1).

### PHYSIOLOGIE DE LA MYCORHIZE

Les études effectuées sur nombre d'espèces végétales ont montré que

l'association entre plante et champignon est caractérisée par un transfert de glucides en faveur du champignon et d'éléments minéraux dans la direction opposée.

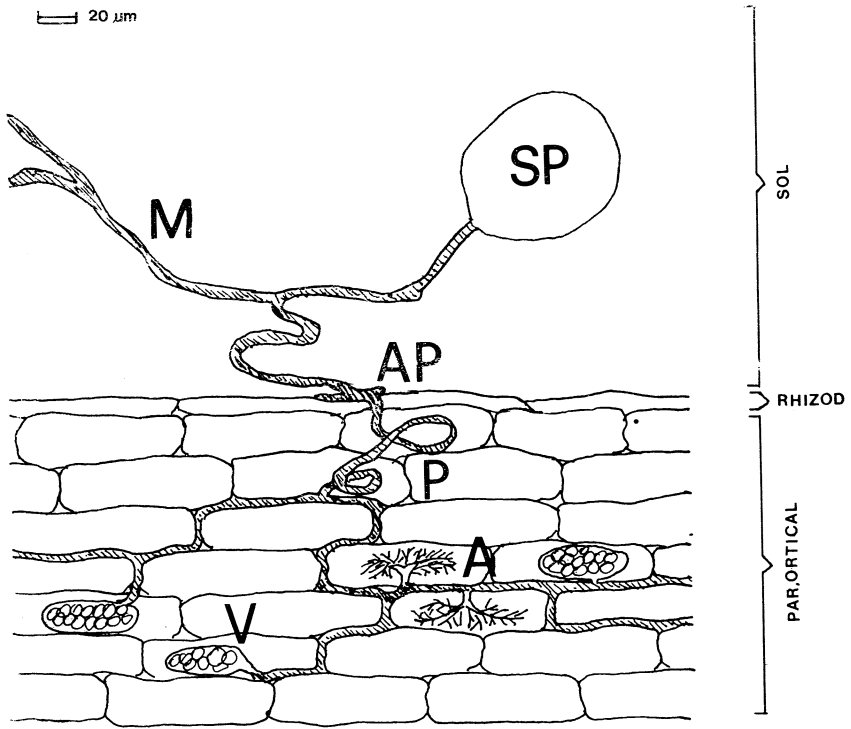


Fig. 1. — Représentation schématique d'une mycorhize VA dans une racine de vigne.  
 A = arbuscule, AP = appressorium, M = mycélium extraracinaire, P = peloton,  
 SP = spore, V = vésicule.

Le symbiote mycorhizien est capable d'absorber les solutés du sol et de les céder à la plante par les arbuscules. Pour la vigne, de nombreux travaux ont établi que des plantes — issues de semis ou de boutures racinées — en sol pauvre en phosphore contiennent, après inoculation avec un symbiote VA, plus de phosphore que les témoins non mycorhizés (POSSINGHAM et GROOT-OBINK, 1971 ; GEBBING et *al.*, 1977). Le mécanisme de ce phénomène est connu en partie seulement par des études effectuées sur d'autres espèces ; on a ainsi observé que des granules de polyphosphate peuvent être accumulés dans les vacuoles des hyphes extra et intraracinaires, ce qui a suggéré la possibilité d'un transport le long du mycélium par l'action des mouvements cytoplasmiques. Dans des racines mycorhizées de vigne, dont la concentration en phosphore était plus élevée par rapport aux racines non infectées, BÄRTSCHI et GARREC (1980) ont démon-

tré, par microanalyse aux rayons X, que l'excès de phosphore était retenu en grande partie dans les hyphes intraracinaires.

Dans les racines mycorhizées de plantes herbacées on a pu déceler des phosphatases alcalines, abondantes en particulier dans les cellules occupées par des arbuscules, ce qui a conduit à formuler l'hypothèse que ces enzymes puissent jouer un rôle dans le passage du phosphore du champignon à la plante (GIANINAZZI-PEARSON et GIANINAZZI, 1978).

Beaucoup de recherches (effectuées sur des espèces autres que la vigne) ont montré que les formes de phosphates du sol utilisées par le champignon VA sont celles dont la plante peut profiter ; le champignon arrive à extraire plus d'anions phosphoriques du terrain grâce à sa capacité d'explorer très minutieusement le sol avec des hyphes à une distance qui peut arriver à plusieurs centimètres de la racine. Cette modalité d'action peut expliquer pourquoi les mycorhizes intensifient l'absorption d'un ion peu mobile dans les sols, tandis que leur influence sur l'alimentation en d'autres substances minérales (azote, potasse, etc...) est bien moins évidente (HARLEY et SMITH, 1983).

Les mécanismes réglant le passage des glucides de la plante au champignon sont assez peu connus ; on a estimé à environ 10 p. 100 la fraction des produits de la photosynthèse que le champignon demande à son hôte. La forme de transfert n'a pas été déterminée, on sait seulement que le champignon accumule des réserves sous forme de lipides (dans le mycélium, les vésicules et les spores) et de glycogène.

Récemment, on a découvert la capacité du champignon d'influer aussi sur le métabolisme de l'hôte par des voies non nutritives, comme par exemple par la production de phytohormones (ALLEN *et al.*, 1980).

### **INFLUENCE DE LA MYCORHIZE SUR LA CROISSANCE DE LA PLANTE HOTE**

Beaucoup de travaux classiques ont montré que l'influence de la mycorhize sur la nutrition de l'hôte se traduit, dans la plupart des cas, par une croissance végétative plus rapide, par comparaison aux témoins non inoculés. Un tel phénomène se passe plus facilement en sol stérile, où la concurrence des endophytes indigènes est absente ; toutefois, même en sols non stérilisés, l'inoculation artificielle peut produire les mêmes effets si le champignon introduit a un potentiel infectieux plus élevé que celui des symbiotes présents dans le sol, ce qui permet d'obtenir une infection plus étendue dans un temps plus bref et, par conséquent, une croissance plus rapide par rapport aux témoins.

Dans le cas de la vigne, cet effet de croissance a été bien observé et les résultats obtenus montrent que l'inoculation peut comporter une

augmentation de la croissance qui, en sol stérile, peut être supérieure à 100 p. 100 (POSSIGHAM et GROOT-OBINK, 1971). Comme pour beaucoup d'autres espèces l'effet de croissance se réduit si la teneur en phosphore du sol est augmentée jusqu'à disparaître en terrains très fertiles (GEBBING et *al.*, 1971).

### APPLICATIONS DE LA MYCORHIZATION ARTIFICIELLE DANS LA CULTURE DE LA VIGNE

Etant donné leur capacité d'influencer sur la nutrition et la croissance de l'hôte, les mycorhizes VA ont été l'objet ces quinze dernières années d'un grand intérêt en vue de leur application agronomique. En viticulture aussi l'introduction artificielle d'un inoculum mycorhizien dans le sol peut être intéressante, surtout dans les cas suivants :

- sols où la population des champignons a été détruite, par exemple par fumigation ;
- sols qui n'ont pas été traités par fumigation, si des endophytes plus efficaces que les endophytes indigènes sont sélectionnés ;
- travail de propagation, où une bonne croissance végétative dans un temps limité est très importante.

La fumigation du sol entraîne un arrêt très marqué de l'activité microbienne, y compris celle des champignons mycorhiziens ; sur des cultures fort dépendantes de la présence des symbiotes pour l'absorption du phosphore, cela peut être la cause d'une réduction de la croissance. On a pu montrer que le « stunting » produit par la fumigation avec bromure de méthyle sur la variété « Zinfandel » pouvait être éliminé par l'introduction dans le sol d'un inoculum mycorhizien, avec une augmentation de la production de 66 p. 100. Dans un autre vignoble, après 15 mois, même dans les parcelles traitées par fumigation, les endophytes indigènes avaient réussi à se développer au même niveau que ceux introduits, mais au 19<sup>e</sup> mois après la plantation les plantes inoculées montraient encore une croissance végétative de 13 p. 100 supérieure à celles sur sol traité par fumigation (MENGE et *al.*, 1983).

Tous les sols viticoles étudiés jusqu'à présent du point de vue des mycorhizes contiennent des populations de champignons mycorhizogènes qui sont trop souvent capables de favoriser l'absorption du phosphore. On a cherché, par conséquent, à sélectionner des souches fongiques plus actives que les souches indigènes, en comparant des souches isolées dans des localités différentes. Pour ce qui concerne la vigne, on a confronté expérimentalement trois souches indigènes de sols viticoles avec d'autres d'origine différente ; une des souches « introduites » a produit un effet de croissance significativement supérieur à celui des souches indigènes

nant 7ppm de phosphore assimilable, la comparaison de 5 endophytes inoculés sur des semis de « Kober 5BB » a entraîné, après neuf semaines de croissance, une augmentation du poids sec par rapport au témoin non inoculé, significativement différente si aucune fertilisation phosphatée n'avait été faite ; les différences sont devenues plus réduites et non significatives en sol enrichi en phosphore (Figure 2) (données S. CAMMARATA).

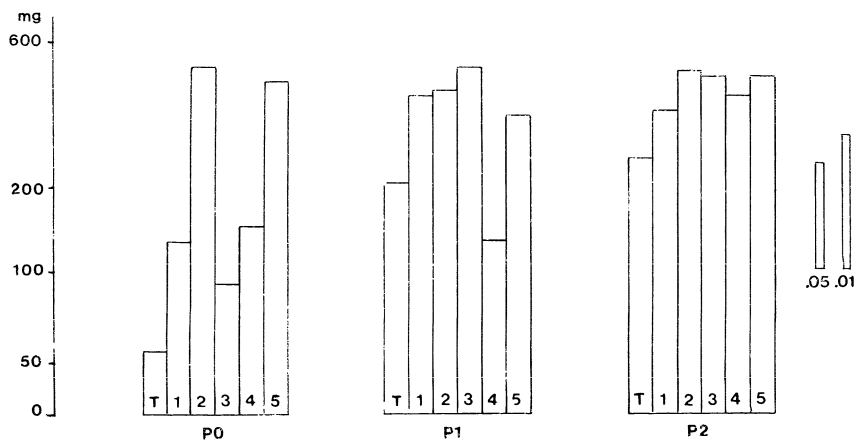


Fig. 2. — Poids sec de semis de « 420A » cultivés en pots en sol fertilisé (P0) ou enrichi avec 40 ppm (P1) ou 80 ppm (P2) de P en forme de  $\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ .

T = témoin non inoculé ; 1-5 = traitements d'inoculation avec différents endophytes VA (1 = *Glomus clarum*, 2 = *G. versiforme*, 3 = *Glomus sp.* souche «E3», 4 = *G. caledonium*, 5 = *G. mosseae*).

Dans la partie droite de la figure sont reportées les D.M.S. à  $P = .05$  et  $P = .01$ .

Jusqu'à maintenant il n'est pas possible de manipuler le génome des champignons et, par conséquent, la sélection s'applique seulement aux souches isolées dans la nature. Plus tard, les manipulations génétiques ouvriront des nouvelles possibilités dans ce domaine.

L'inoculation de mycorhizes lors de la propagation de la vigne peut se faire soit en pépinière, soit en pot. Dans les deux cas, l'intérêt d'obtenir une croissance végétative importante peut justifier le coût élevé de l'inoculation, qui serait plus difficilement rentable en plein champ. L'inoculation de greffés-soudés racinés lors de leur plantation en pépinière peut être effectuée avec du sol infecté, en utilisant dans ce but la machine planteuse avec de simples modifications, comme cela a été fait lors d'un essai en cours à CANELLI (Italie). Dans le cas de la propagation en pots, la mycorhization pourrait être aisément effectuée et la plantation en pots favoriserait le développement du champignon, ce qui donnerait tout de suite à la plante les avantages que les endophytes naturels pourraient lui offrir seulement après un délai important.

## RESUME

La présence de mycorhizes à vésicules et arbuscules (VA) est très répandue dans les vignobles. Le symbiote fongique peut influencer positivement l'absorption de phosphate et par conséquent la croissance de la plante. Les données expérimentales relevées jusqu'à présent permettent d'envisager l'application artificielle des mycorhizes VA dans quelques domaines de la viticulture.

## SUMMARY

Vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizae are widespread in vineyards. Their structures allow an improved phosphate nutrition and consequently an enhanced growth of the vine, specially in P-deficient soils.

Experimental results obtained up to now show the interest in the use of artificially introduced VA mycorrhizae in some areas of viticultural practice.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Anwesenheit von Pilzkulturen in Bläschenoder Astform (-VA) ist sehr gelaueufig in den Weinbergen. Dieser Pilzsymbiote kann positiv die Phosphatabsorption beeinflussen und damit fo'glich den Wachstum der Pflanze.

Die bisher erhaltenen experimentellen Ergebnisse erlauben es, die kuenstliche Anwendung von Pilzkulturen (-VA) in einigen Weinanbaugebieten ins Auge zu fassen.

## RESUMEN

En los viñedos se encuentran frecuentemente hongos asociados a las raíces de las cepas, como las micorrizas « VA », caracterizadas por formas muy particulares. Esta masa activa puede favorecer la ingestión por la cepa de fosfato, cuyo efecto es el crecimiento de la planta. Los datos conseguidos hasta ahora permiten pensar en un uso racional de las micorrizas « VA » en ciertos aspectos de la viticultura.

## RIASSUNTO

La presenza di micorrize vescicolo-arbuscolari (VA) è comune nella generalità dei vigneti. Le strutture fungine permettono un miglioramento dell'assorbimento di fosforo, in particolare in terreni che ne sono carenti, e di conseguenza un incremento di crescita della pianta. I risultati sperimentali disponibili fanno prevedere un interesse pratico, in alcune aree della viticoltura, dell'uso di micorrize VA introdotte artificialmente.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN M.F., MOORE T.S. et CHRISTIANSEN M., 1980. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increase in the host plant. *Can. J. Bot.*, **58**, 371-380.

- BARTSCHI H. et GARREC J.P., 1980. Etude comparative de la répartition cytologique de quelques éléments minéraux dans l'écorce de racines saines et d'endomycorhizes de *Vitis vinifera* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **290**, 919-922.
- BLAICH R., 1977. Versuche zur künstliche Mykorrhizabildung bei *Vitis riparia*. *Vitis*, **16**, 32-37.
- BONFANTE-FASOLO P., 1978. Some ultrastructural features of the vesicular-arbuscular mycorrhiza in the grapevine. *Vitis*, **17**, 386-395.
- DEAL D.R., BOOTHROYD C.W et MAI W.F., 1972. Replanting of vineyards and its relationship to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Phytopathol.*, **62**, 172-175.
- GEBBING H., SCHWAB A. et ALLEWELDT G., 1977. Mykorrhiza der Rebe. *Vitis*, **16**, 279-285.
- GIANINAZZI-PEARSON V. et GIANINAZZI S., 1978. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. Soluble alkaline phosphatase specific to mycorrhizal infection in onion roots. *Phys. Pl. Path.*, **12**, 45-53.
- HARLEY J.L. et SMITH S.E., 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- HAYMAN D.S., BAREA J.M. et AZCON R., 1976. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Southern Spain : its distribution in crops growing in soil of different fertility. *Phytopath. medit.*, **15**, 1-6.
- KISSLER J.J. et HEMSTREET C.L., 1983. Interaction between mycorrhizal fungi, soil fumigation and growth of grapes in California. *Am. J. Enol. Vitic.*, **34**, 117-121.
- POSSIGHAM J.V. et GROOT-OBINK J., 1971. Endotrophic mycorrhiza and the nutrition of grape vines. *Vitis*, **10**, 120-130.
- SCHUBERT A. et CAMMARATA S., 1985. Effect of inoculation with different endophytes on growth and P nutrition of grapevine plants grown in pots. 1st. European Congress on Mycorrhizae, Dijon (F), 1-8/7/85.
- SHUBERT A. et CRAVERO M.C., 1985. Occurrence and infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in north-western Italy vineyards. *Vitis*, **24**, 129-138.