

L'eau, le sol et les champignons



À l'occasion du Forum Mycorium 2020 organisé par le Collectif Mycorhizes, l'agroécologue Hervé Covès a été invité à présenter les relations entre l'eau, le sol et les champignons.

Cette intervention a été une occasion d'exposer comment les écosystèmes et les agrosystèmes tirent profit des champignons pour se développer et comment ces liens ouvrent des voies de résilience pour la foresterie et l'agriculture et le vivant en général.

Toutes les illustrations et leurs légendes, les encadrés et les annexes ont été ajoutés au verbatim de la visioconférence par le transcripteur.

La vidéo peut être regardée sur la chaîne YouTube du « Collectif mycorhizes via le lien suivant : <https://www.youtube.com/watch?v=WxpNyNnj980&t=39s>

Table des matières

Introduction.....	3
Les champignons et l'eau.....	3
Bactéries, Archae et champignons.....	3
Champignons et colonisation des terres émergées.....	4
Les champignons : premières racines des plantes ?.....	5
Les autoroutes fongiques.....	6
Zones d'hyperfluidité.....	7
Connexion avec les zone humide (rivières, mares.....)	7
Échanges et coopérations entre plantes et champignons.....	8
Gestion du froid de l'hydromorphie et de l'aridité par les champignons.....	9
Annexe.....	21

Introduction

Bonjour à tous déjà bonjour à toutes les personnes qui sont sur le site et toutes les personnes qui nous suivent avec vers de terre reproduction.

J'ai quelque chose de très très important à vous dire c'est que la vie est belle et que les champignons nous aident à la rendre beaucoup plus belle quelquefois. Je ne parle pas de champignons hallucinogènes, je parle des champignons dans leur ensemble.

Les champignons et l'eau

Nous allons essayer de voir en quoi les champignons sont liés à l'eau, nous relient en permanence au milieu aqueux et vont même jusqu'à faire venir à eux cette eau de plein de façons différentes.

En fait c'est un sujet dont je parle depuis fort longtemps, mais par petites bribes, par petits éléments séparés, mais mettre bout à bout tous ces petits éléments pourrait peut-être nous donner quelques inspirations dans la façon de gérer ou d'accompagner ce réchauffement climatique.

On dit que les champignons sont bons pour l'eau, mais plein de forêts se meurent aujourd'hui. Il y a des tas de difficultés. On a vu avec les plantes qui poussent sur les lieux calcinés qu'il y a des champignons spécifiques de ces lieux qui peuvent remettre en marche des écosystèmes.

Bactéries, Archae et champignons

Pour introduire le propos, revenons sur l'histoire des champignons qui est très intimement liée à l'histoire de la vie. En fait, le monde vivant et tout l'arbre phylogénétique du vivant est issu de quelques-uns les Archées, qu'on ne sait pas trop comment classifier et qui s'est divisé de façon assez précoce en deux grandes catégories :

- d'un côté tout le monde des bactéries, tous ces petits organismes unicellulaires minuscules qui lorsqu'ils trouvent une forme d'énergie, de nourriture commencent à se développer en masse ;
- d'un autre côté, certaines de ces Archae, ces « bactéries » se sont réunies en filaments et ont commencé à s'organiser pour faire des réseaux et mettre en lien finalement les masses de bactéries.

Les champignons seraient nés un petit peu là-dedans et entre les interactions qu'il y a entre ces bactéries qui grossissent, qui grandissent, qui prennent de la place.

Entre ces deux pôles à émergé la totalité de l'arbre phylogénétique du vivant. Ainsi, de façon primordiale, tout être vivant se retrouve relié à ces deux grands pôles d'interaction.



Les archées représente un groupe diversifié de procaryotes, largement répandus dans la nature. Le cycle des nutriments végétaux, tels que le carbone, l'azote et le soufre, nécessite l'activité de micro-organismes qui convertissent ces éléments en formes facilement assimilables par les plantes. Ces microorganismes, généralement présents dans le sol et l'eau, comprennent à la fois des organismes procaryotes du domaine des bactéries et des archées, qui jouent un rôle important dans le cycle des nutriments. Avec les eucaryotes, auxquels appartiennent les protistes, les champignons, les plantes et les animaux, les archées constituent l'un des trois domaines du vivant. Les archées sont apparentées aux bactéries et aux eucaryotes et, à certains égards, semblent être plus proches des eucaryotes.

Dans notre organisme, on est toujours associé à un certain nombre de bactéries : celles de notre peau, de notre appareil digestif, on est également relié à des champignons comme les levures qu'on retrouve aussi dans notre appareil digestif, ainsi que toutes celles de tous les petits champignons qu'on peut avoir sur notre peau qui par moments peuvent aussi pathogènes, mais pas que...

Champignons et colonisation des terres émergées

Au moment de l'évolution de la vie, il y a eu à un moment assez intéressant à explorer. C'est celui où le monde du végétal a commencé à coloniser l'air. Au départ, tout le monde végétal, toutes les plantes étaient aquatiques et vivaient dans l'eau. Mais, vous savez comment ça se passe quand on est au bord de l'eau, au bord de la mer : de temps en temps, par les marées, par les vagues, par les tempêtes, des débris navals se retrouvaient sur les côtes. De la même façon, le long des rivières, chaque fois qu'il y avait une crue, chaque fois qu'il y avait eu un débordement, une partie d'organismes aquatiques se retrouvaient échoués sur les rivages sur les berges.

On peut imaginer qu'assez rapidement cette quantité de biomasse qui n'était plus dans l'eau a commencé à s'accumuler jusqu'à ce que justement les champignons organisés en réseaux commencent à essayer d'explorer ces milieux organiques pour faire revenir dans l'eau tous les nutriments qu'ils pouvaient décomposer sur les rivages ou sur les berges.

Le champignon sort donc de l'eau, va sur les berges de la rivière, décompose la matière organique qui l'a fait venir et, en fait, c'est dans ces amas de matières organiques et de champignons que les plantes ont commencé à évoluer.

Les champignons : premières racines des plantes ?

Certains vont même jusqu'à dire que les champignons préexistaient dans les zones à l'air libre avant les plantes commencent à imposer leur façon de fonctionner, et que les quelques plantes qui sont arrivées là-bas, ont en fait très tôt développé des systèmes relationnels avec les champignons, peut-être au début de façon un petit peu parasitique ou peut-être pas ; on n'en sait rien. Mais le fait est que, lorsque l'on regarde les fossiles des lycopodes du carbonifère, des arbres qui pouvaient mesurer 30 à 35 mètres de haut, on ne voit pas de racines. Par contre, on observe à la base des troncs des lycopodes des espèces de structures qu'aujourd'hui on a tendance à rapprocher des mycorhizes, c'est-à-dire des organites qui permettent de faire la connexion entre une plante et un champignon.



Fossile de lycopode

Finalement des champignons ont donc probablement été les premiers système racinaire des plantes et le système racinaire a probablement évolué, ou pas, vers une optimisation de cette relation par la suite. Même si ce n'est pas entièrement vrai, c'est intéressant d'observer les champignons comme quelque chose qui vient avant les plantes et les plantes, comme des organismes qui se sont organisés et pour s'adapter le mieux possible aux champignons.

D'ailleurs, dans la pratique presque toutes les plantes sont mycorhizés. Presque toutes les plantes vivent en relation avec des champignons - champignons donc mycorhiziens – mais comme le disait l'autre intervenant tout à l'heure, il y a également d'autres champignons dont certaines morilles, les actinomycètes, et beaucoup d'autres champignons d'ailleurs qui sont juste endophytiques, qui vivent à l'intérieur des plantes sans pour autant établir des relations mycorhiziennes avec des plantes, sans pour autant que l'on puisse voir des petits organites dans ou autour des racines qui puisse permettre de faire des échanges.

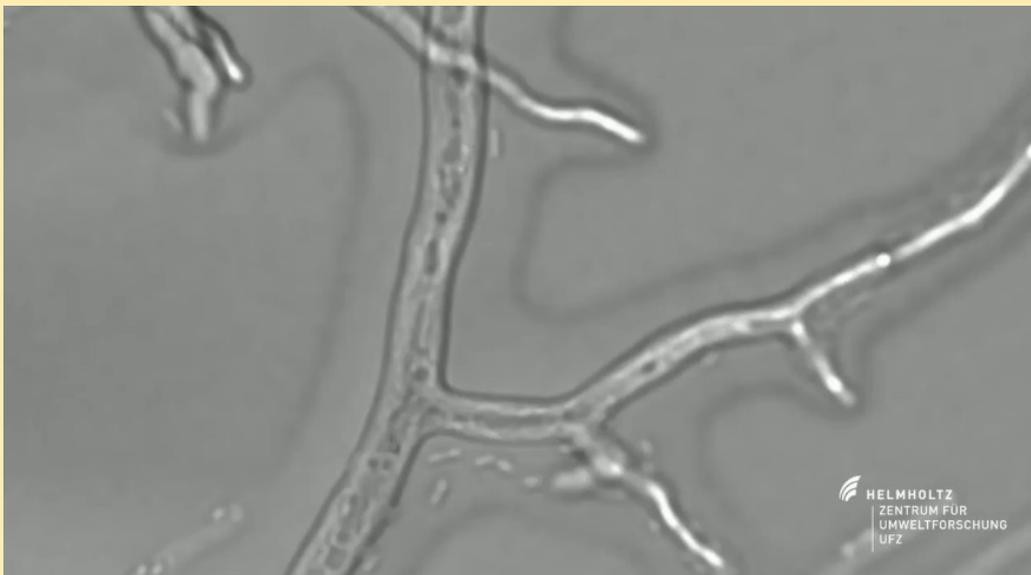
Les champignons colonisent les racines des plantes car les racines des plantes sont poreuses et donc ouvertes aux champignons.

Les autoroutes fongiques

Je vais vous présenter un petit film qui montre comment fonctionne un champignon dans son environnement.

Le titre du film de quelques minutes présenté par Hervé Covès est « *Bacteria on the 'Fungal Highway': Pseudomonas putida moving along hyphae of Cunninghamella elegans* » : « Bactéries sur l'« autoroute fongique ». *Active movement of motile Pseudomonas putida bacteria in liquid films surrounding hyphae of the fungus Cunninghamella elegans, overgrowing the surface of Potato Dextrose Agar.* (« *Pseudomonas putida* se déplaçant le long des hyphes de *Cunninghamella elegans*. Mouvement actif des bactéries motiles *Pseudomonas putida* dans les films liquides entourant les hyphes du champignon *Cunninghamella elegans*, recouvrant la surface d'une gélose dextrose-pomme de terre. »

Ce film dont on peut voir une image ci dessous est accessible par le lien consigné en note de bas de page.¹



Le film montre un *Cunninghamella* qui est un champignon qui décompose du bois, et qui lui n'est pas du tout mycorhizien, cultivés dans de la gélose, dans une lame microscopique et on voit des *Pseudomonas* qui sont des bactéries très commune du sol et qui sont d'ailleurs fixatrices d'azoté que par moments. On les voit circuler, à l'intérieur du mycélium qui est très fin – 4 à 5 microns de diamètre – et autour on voit une zone aqueuse. Et dans cette zone hydratée circulent des bactéries, des nutriments, de l'eau, absolument tout ce que le sol peut contenir.

1 <https://www.youtube.com/watch?v=AnsYh6511Ic>

Références académiques sur les autoroute fongiques : Stefanie Kohlmeier, Theo H. M. Smits, Roseanne M. Ford, Christophe Keel, Hauke Harms, and Lukas Y. Wick, « Taking the fungal highway: Mobilization of pollutant-degrading bacteria by fungi », . *Environmental Science & Technology* 39, 4640-4646 (2005). Tom Berthold, Florian Centler, Thomas Hübschmann, Rita Remer, Martin Thullner, Hauke Harms, and Lukas Y. Wick, « Mycelia as a focal point for horizontal gene transfer among soil bacteria », . *Scientific Reports* 6, article number: 36390 (2016)

Zones d'hyperfluidité

Dans cette narration des champignons saprophytes qui décomposent du bois qui décomposent de la matière organique échoué sur le bord du rivage, on voit que la surface du champignon est hydrophile c'est-à-dire qu'elle va former ces grands manchon d'eau qui vont partir de la rivière, des points d'eau pour rejoindre les endroits où il y a de la matière organique à décomposer. L'eau qui est autour de ses mycéliums de champignons à plein de propriétés tout à fait extraordinaires liées probablement à l'hyperfluidité qu'elle acquiert dans certaines conditions, et puis peut être aussi à des formes de de capillarité. C'est assez étonnant.



Hyphes mycéliens et leurs zone d'hyperfluidité

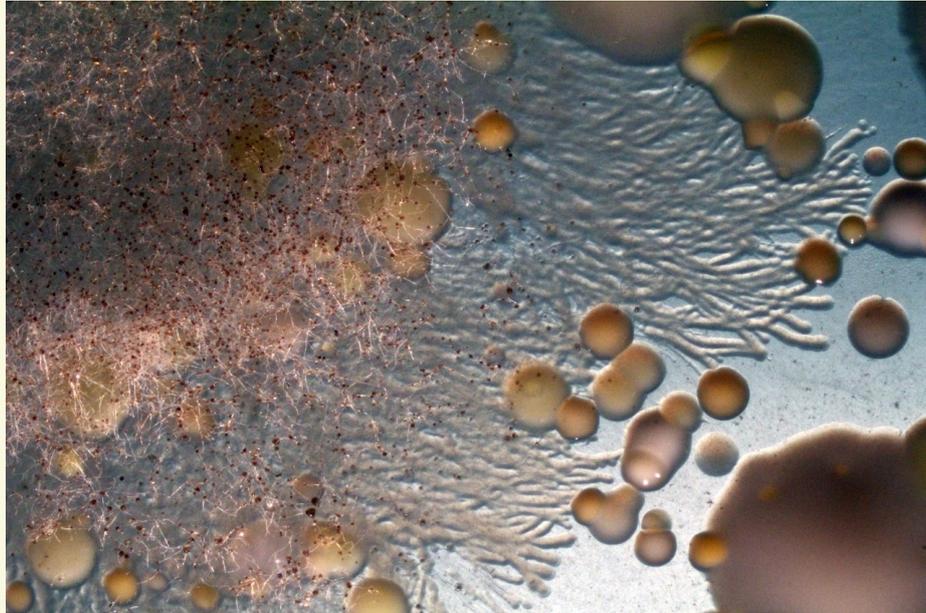
Connexion avec les zone humide (rivières, mares...)

Une des conséquences de ces choses là est qu'après la pluie, le sol des forêts est tout de suite sec. Ce n'est pas parce que les plantes absorbent l'eau, c'est simplement parce que les zones de capillarité et d'hyperfluidité qu'il y a autour des mycéliums de champignons vont se gorger d'eau instantanément sur toute la profondeur du profil de sol.

Et si vous avez des racines qui descendent à un mètre, deux mètres, quelquefois quatre mètres, toute l'eau se retrouve répartie dans cette immense éponge que constituent les champignons.

De la même façon, lorsqu'on a des arbres sur une ripisylve, lorsque je suis au bord d'une ripisylve, c'est-à-dire d'une forêt qui borde une rivière et que les plants des arbres sont pleines de champignons mycorhiziens ou que du bois morts accumulés par là nourrit toute une quantité de champignons qui décomposent du bois, ces champignons vont agir comme par une espèce succion pour attirer l'eau de la rivière pour la mettre sur les berges.

Les berges vont être ainsi, plus ou moins alimentées en eau et les champignons et être les architectes et les ingénieurs de cette migration de l'eau des rivières des fossés et même quelquefois de petites mares, jusque dans toutes les zones environnantes. Ce qui va permettre la répartition de cette eau dans le milieu, c'est que les champignons soient bien alimentés



Les zones d'hyperfluidité des mycorhizes à arbuscules sont appelées « Bacterial highway » :
« autoroutes des bactéries » par les scientifiques anglophones qui les ont décrits »

Avec l'émergence des champignons archaïques qui ont commencé à coloniser les bords des cours d'eau et des végétaux qui sont venues se mettre dessus, pour avoir de l'eau, les plantes ont bien évidemment commencé à établir des relations de plus en plus intimes avec les champignons parce qu'ils sont les grands experts dans la circulation de l'eau. Et donc ces relations intimes leur ont permis de se déployer.

Échanges et coopérations entre plantes et champignons

Vous savez que se développe ce que l'on nourrit. Un arbre ou une plante, presque toutes les plantes vont arriver à dépenser 20 % de leur sève pour arriver à alimenter des champignons mycorhiziens. C'est assez énorme 20%, et quand elles vont mal, elle peuvent même en donner beaucoup plus, jusqu'à 40 %.

Elles vont dépenser 40 % de leur sève parce que par les champignons viendront beaucoup plus de substances, de nutriments ou d'autres choses qui pourront permettre aux plantes de mieux s'en sortir en cas de difficultés. Voilà des choses qui sont très belles. Les champignons sont les grands maîtres de cette coopération car ils font des liens, ils mettent en réseau.

Voilà donc notre rivière, notre forêt, notre eau qui va être tout doucement pompée, et des plantes qui sont autour vont commencer à bénéficier également de cette eau, parce qu'elle vous voyez, il y a quelque chose de surprenant dans le monde des champignons.

Quand on étudie la génétique des champignons, on extrait ce qu'il y a à l'intérieur du mycélium donc les noyaux, les cellules pour essayer de les qualifier. Mais lorsque l'on prend conscience que le champignon vit dans un milieu, que d'ailleurs ils digèrent très souvent, et de cette zone d'hyperfluidité autour des mycélium, on en arrive très vite au constat que tous les champignons partagent le même appareil digestif qui est le sol dans lequel il se trouve.

Ainsi, lorsque la zone d'hyperfluidité qui se trouve autour des mycéliums d'un champignon va rencontrer la zone hyperfluidité d'un autre champignon, tous les contenus de ces différentes zones aqueuses vont se mélanger et vont même migrer des endroits où elles sont le plus concentrées vers les endroits où elles sont le moins concentrés.

À un endroit où elles sont moins concentrées, il suffit qu'une petite plante à l'ombre de grands arbres commence à se développer et à consommer un petit peu plus les nutriments contenus dans le secteur pour créer un puits, un vide dans lequel les nutriments vont affluer pour continuer à nourrir la petite plante. C'est quelque chose d'assez étonnant.

Quand on est au bord de l'eau, les plantes poussent mieux. Ça tout le monde l'a remarqué, mais au fur et à mesure que l'on s'éloigne, ont commencé à apparaître peut-être un petit peu plus de problèmes.

Gestion du froid, de l'hydromorphie et de l'aridité : champignons ectomycorhiziens et endomycorhiziens

Quand on s'éloigne de l'eau, on observe en fait deux grandes façons d'aborder ces problèmes.

Dans les milieux qui sont relativement compliqué, soit parce qu'il fait très froid, soit parce qu'il y a des alternances de chaud et froid, ou dans des zones où les milieux sont complètement noyés, parce que les hivers peuvent être très pluvieux, on va se retrouver avec des catégories de champignons plutôt ectomycorhiziens, c'est-à-dire qu'ils vont vivre autour des racines et qui se comporter un petit peu en parasites au moment où le milieu devient un petit peu trop froid ou un petit peu trop noyé.

En fait en hiver quand il fait froid, ces champignons ectomycorhiziens vont souvent manger les radicelles de leurs hôtes en pour pouvoir se développer. Ce sont des champignons qui n'aime pas tellement l'humidité mais qui ont l'habitude de traîner dans des milieux qui sont somme toute assez humides.

Je crois que Marc-André Selosse va faire une conférence dans les heures qui viennent sur les problématiques de tanin ; il vous expliquera donc dans le détail comment est-ce que des plantes utilisent cette façon dont les champignons les digèrent pour recycler leurs tanins, recycler leurs déchets et permettre de remettre en circuit les nutriments.

Quand les milieux sont beaucoup plus secs, c'est plus du tout les mêmes types de champignons qui interviennent sur les racines. Ça a été un peu cartographié sur toute la planète. (voir encadré infra)

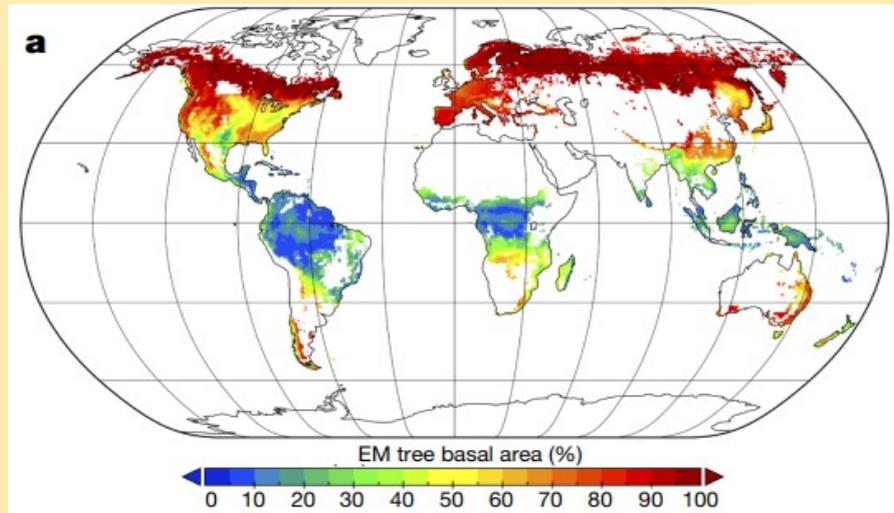
Dans les milieux plus secs et plus arides on a beaucoup plus affaire à ce qu'on appelle des champignons endomycorhiziens (zones bleues et vertes sur la carte ci-dessous), c'est-à-dire qu'ils vont vivre à l'intérieur de la racine. Ils vont même s'y trouver tellement bien, qu'ils vont y faire leurs réserves ; ils vont y mettre des petites vésicules dans lequel ils vont stocker l'excédent de nourriture qu'ils ont réussi à capter pendant certains moments pour pouvoir se redévelopper dans les milieux lorsque ces milieux vont devenir plus arides plus sec où il y aura à moins de nutriments. Ils vont vivre en étroite collaboration avec les plantes et comme ils vivent dans des milieux où souvent il n'y a pas ni froid ni d'excès d'eau, ces champignons vont avoir tendance à prendre le dessus et à bien se développer.

Pour qu'apparaissent les champignons endomycorhiziens, il ne faut pas qu'il y ait de froid et d'excès d'eau en même temps. Dans les zones tropicales humides, on a aussi beaucoup de champignons endomycorhiziens. C'est la conjonction du froid et de l'excès d'eau qui va induire le développement des champignons ectomycorhiziens. Ça explique en partie pourquoi nos forêts meurent aujourd'hui.

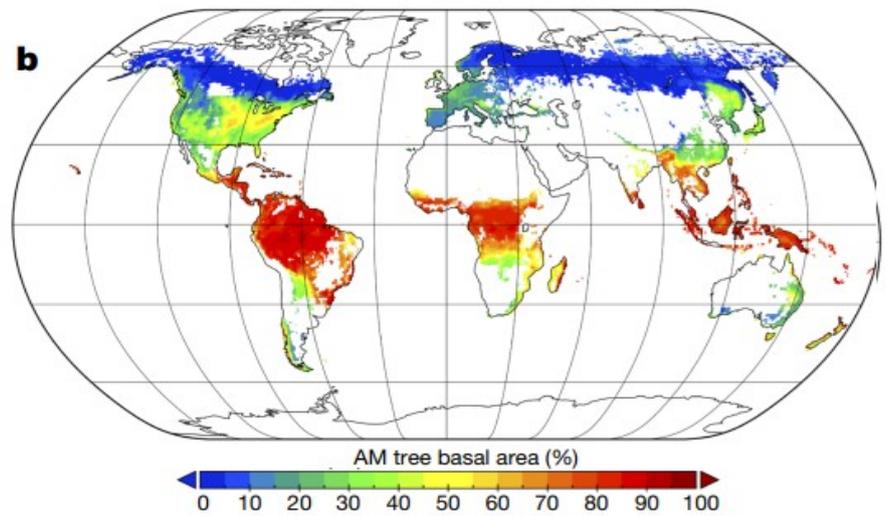
État symbiotique des arbres forestiers

Cartes du pourcentage de la surface terrière des arbres pour les guildes symbiotiques

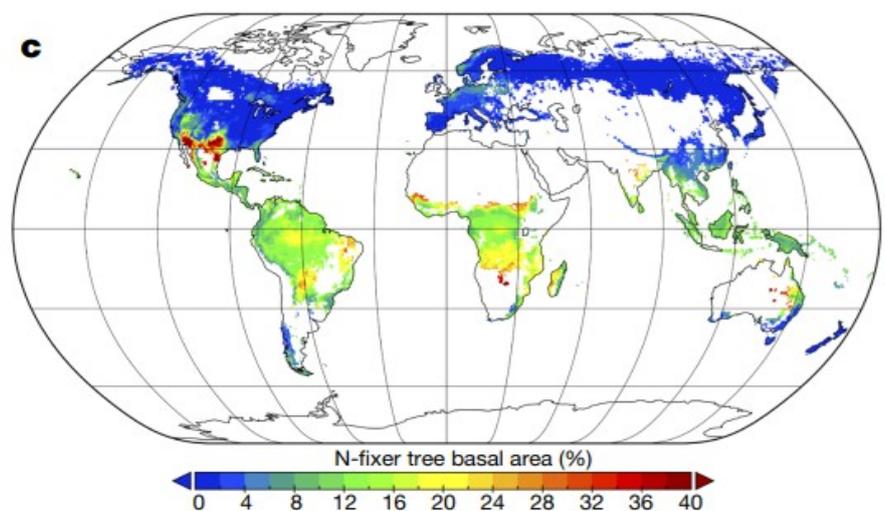
Pourcentage de la biomasse des arbres associée avec des champignons ectomycorhiziens



Pourcentage de la biomasse des arbres associée avec des champignons endomycorhiziens, mycorhiziennes arbusculaires



Pourcentage de la biomasse associée à des bactéries fixatrices d'azote .



Source : Steidinger, et al. (2019). Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. * Nature, 569 (7756), 404–408. *Les contrôles climatiques de la décomposition déterminent la biogéographie mondiale des symbioses entre les forêts et les arbres ».

Mycorhizes, zone d'hyperfluidité et hydratation des plantes

Quelquefois ces champignons et leurs zones d'hyperfluidité sont capables de faire remonter de l'eau des grandes profondeurs des nappes phréatiques. On arrive à voir sous des arbres qui plongent à vingt mètres de profondeur, avec leurs petits pivot. Le pivot c'est une petite racine très très fine qui apparaît quand un arbre germe de graines et qui va descendre, descendre, descendre dans le sol, jusqu'à ce qu'elle rencontre un obstacle définitif. Si c'est un petit obstacle qu'elle peut contourner aval contourner va continuer de descendre. Ce pivot donc va être aussi complètement entouré d'un manchon de champignons et de leur zone d'hyperfluidité et donc il va mettre en relation la profondeur du sol avec la surface habitée si bien que la plante bénéficiera de l'eau de la nappe profonde.

Grotte du Bosc, à Saint-Antonin Noble-Val (France). À côté des stalactites, on voit un chevelu racinaire brun qui sort du plafond. En arrivant dans la cavité remplie d'un air saturé en humidité, les racines développent un chevelu caractéristique. L'arbre dont on voit les racines pousse 20 m. plus haut. (photo : Pierre Thomas)



Un poirier qui pousse dans une zone très aride, comme une garrigue n'émettra que quelques feuilles pendant un deux trois quatre ans jusqu'à ce que son pivot soit descendu suffisamment profondément. Dès que pivot sera descendu assez profondément pour pouvoir alimenter correctement en eau la plante, l'arbre commencera à se développer de façon importante et développera à ce moment-là un système racinaire très superficielle qui finalement sur un vieil arbre va représenter 99% du système racinaire, le pivot n'étant qu'un tout petit truc qui va qui va descendre en profondeur et permettre justement le démarrage de la croissance d'un arbre.

Ce qui caractérisent toutes ces plantes dont les racines pivots vont leur permettre de vivre dans des milieux qui peuvent être soumis à une grande aridité est qu'elles sont endomycorhiziennes avec des types de champignons très particuliers or dans les forêts d'Europe quelles sont les plantes qui vont être ectomycorhiziennes et celle qui vont être endomycorhiziennes ?

Alors, il y a plein d'exception, la nature fourmis de plein de de variance mais ce qu'on a quand même remarqué en France, c'est que tous les grands arbres du cœur de la forêt les hêtres les chênes quasiment tous les conifères, les charmes, les noisetiers sont des plantes ectomycorhiziennes dont les champignons sont autour et donc adaptés au froid et à l'excès d'eau simultanément.

Les plantes de la famille des Rosaceae – les sorbiers, les cormiers, les aubépines, les prunelliers, les ronces – sont des plantes plutôt endomycorhiziennes. Or dans notre façon de gérer les forêts d'entretenir les sous-bois « pour qu'il n'y ait pas de concurrence » en fait on empêche aussi par ce

biais là ces champignons endomycorhiziens de vivre et de pouvoir alimenter en eau des nappes les zone d'hyperfluidité ou les mycéliums.

Par ailleurs, si dans nos forêts on avait un petit peu plus d'arbres fruitiers probablement qu'elle mourrait beaucoup moins vite qu'aujourd'hui.

Tout ça peut faire réfléchir à différentes voies d'exploration à réintroduire dans nos massifs forestiers un petit peu plus de ces plantes endomycorhiziennes pour faire le pari de la compensation hydrique dont vont être capables ces plantes-là. Ce que l'on constate souvent c'est que tous nos peuplements un petit peu trop spécialisés sont les plus fragiles et ceux qui meurent en premier. Dans les peuplements plus diversifiés on constate un petit peu plus de résilience.



Forêt du Haut-Rhin en France touchée par la sécheresse en juillet 2019. Photo : Frederick Florin / AFP

J'espère que des gestionnaires forestiers vont nous entendre et qu'il iront explorer le monde fongique et trouver quelques clés de compréhension de la mortalité des forêts aujourd'hui.

Mais on pourrait aussi transposer, la compréhension des phénomènes fongique au niveau de l'agriculture si ces plantes endomycorhiziennes et notamment celles qui font des pivots qui vont descendre en profondeur sont capables de faire remonter de l'eau, n'aurait-on pas intérêt à les associer à nos cultures pour avoir accès un petit peu plus à l'eau ? Très certainement, et le grand mouvement que l'on rencontre aujourd'hui autour de l'agroforesterie illustre justement cette observation que dans de nombreux cas la cohabitation entre des plantes cultivées et les arbres s'avère plutôt positive. On cultive donc des arbres et des plantes agricoles traditionnelles simultanément pour qu'elles créent des associations, des symbioses qui puissent permettre de mieux résister au réchauffement climatique.

Les champignons ont plein de choses à nous apprendre sur les façons dont il faut venir l'eau jusqu'à eux, mais ce n'est pas tout parce que les champignons ont plein d'astuces dans leurs besaces si j'ose dire.

Champignons et décomposition du bois

Les morilles sont quelquefois symbiotiques, elles vivent en symbiose avec les arbres mais à d'autres moments elles sont saprophytiques, c'est-à-dire qu'elles vont décomposer du bois. Une morille qui serait connectée à un arbre, bénéficierait de 20 % de la sève de cet arbre tout au long de l'année, mais qu'est ce qu'il va se passer dans les moments où le temps commence à devenir un petit peu sec ? La morille ne va plus bénéficier de la photosynthèse de l'arbre, parce que l'arbre étant en difficulté va l'arrêter un petit peu. Par contre la morille va commencer à décomposer le bois mort dans la forêt et elle n'a pas besoin de beaucoup d'eau pour ça parce que des champignons ont inventé quelque chose d'extraordinaire : le canon à protons il envoie des protons H^+ dans le milieu qui fait exploser les molécules très très complexes de bois de lignine et de cellulose, pour ensuite les assimiler ce que les bactéries ne savent pas bien faire parce qu'elles ne fonctionnent et que sous un mode enzymatique c'est-à-dire en ayant des grosses molécules qui viennent se fixer sur des morceaux à digérer et couper le morceau qui les intéresse pour ensuite les digérer.

Comme les molécules de bois de lignine sont très très complexes, on n'a pas beaucoup d'enzymes dans la nature susceptibles de décomposer le bois. C'est ce que les champignons font en faisant exploser tout ça pour que les enzymes puissent ensuite le décomposer. C'est pour ça que les champignons sont des champions dans la décomposition du bois et qu'il font ça avec presque pas d'azote d'ailleurs.² Ils ont besoin de protons qu'ils trouvent ces protons ils trouvent ça dans le « pipi » des plantes : les plantes relarguent de l'acide carbonique par leurs racines HCO_3^- , c'est du gaz carbonique avec un proton dessus, et ce proton elles le prennent et le relarguent dans l'eau ; elles prennent ce proton là pour le relarguer dans l'environnement. Un problème devient ainsi une solution et ceci permet de digérer du bois. Ce bois digéré c'est quoi ? Ce sont des sucres. Le bois est un polymère de sucre étanchéifié par les déchets des plantes, c'est-à-dire tous les tanins. Et quand ces polymères de sucre se trouvent décomposés par des champignons, comme la morille, ça va remettre en solution des sucres dans la zone d'hyperfluidité, et ces sucres vont pouvoir être absorbés directement par les plantes.

Autrement dit, *dans les zones tempérées*, pendant toute la phase de printemps, d'automne, d'hiver, l'arbre nourrit généreusement son champignon alors qu'en été l'arbre va bénéficier des sucres issus de la dégradation du bois pour pouvoir pousser, mais en utilisant beaucoup moins d'eau, parce que pour faire sa photosynthèse il va avoir besoin de beaucoup d'eau et la photosynthèse ça fait des sucres. Là, il aura accès directement à des sucres.

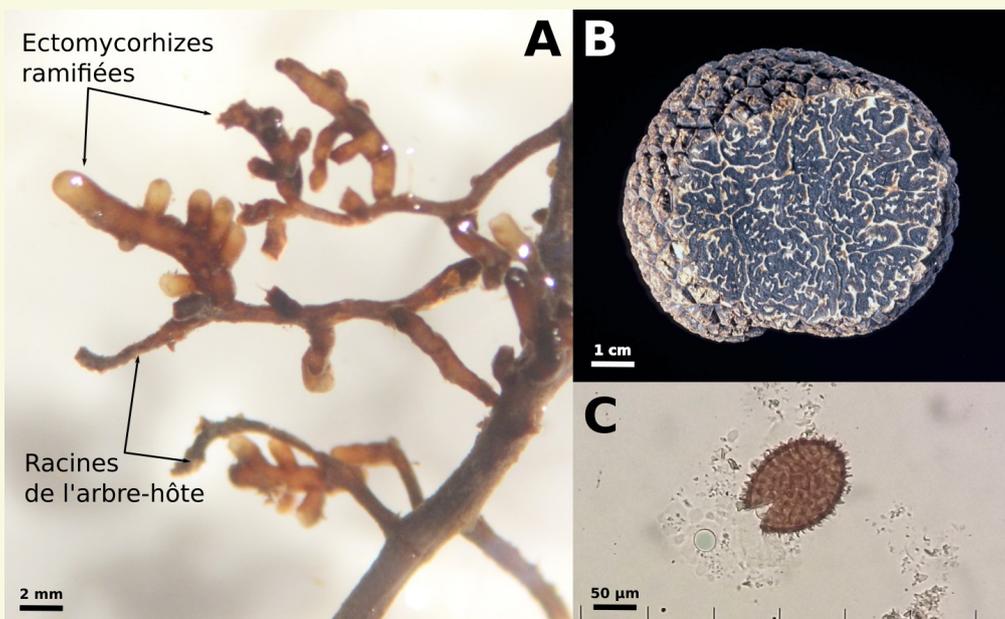
Des études très très intéressantes qui ont été faites montrent que quelquefois une plante va être alimentée à 5% 10% 15% 20% et même, sur certaines phases de leur vie, presque essentiellement par des sucres produits soit par d'autres plantes soit par la décomposition des plantes et par des sucres contenus dans le bois qui retournent dans les plantes. Ce phénomène permet aussi pendant ces périodes de sécheresses et canicules de continuer à faire pousser des plantes avec beaucoup moins d'eau puisque les sucres sont déjà formés ; ce n'est pas comme si les plantes devaient refaire elles-mêmes la photosynthèse. Il s'agit d'un rapport de 1 à 30 : les plantes ont besoin de 30 fois moins d'eau pour faire la même quantité de biomasse que sa part de champignons qui décomposent le bois. Cela n'est bien sûr possible que sur des petits laps de temps, pendant les périodes les plus difficiles, les plus chaudes et les plus sèches, mais c'est encore quelque chose d'extraordinaire.

2 Les champignons lignivores – terme signifiant littéralement « qui se nourrit du bois » – sont appelés scientifiquement champignons saprotrophes lignicoles, saproxyliques ou lignolytiques. Leur mode d'alimentation est appelé absorbotrophie.

Morilles et truffes

Les morilles sont des champignons qui font des ectomycorhizes, et dans les ascomycètes, il y a d'autres champignons comme les truffes qui font des ectomycorhizes. Et par rapport à la théorie selon laquelle les ectomycorhizes ne sont pas tellement adaptés à la sécheresse, il y a des exceptions et dans les ascomycètes on en connaît beaucoup. Des champignons sont capables de vivre dans des milieux d'une aridité extrême : la truffe pousse sur des causses calcaires où il n'y a pas d'eau ; la morille arrive à pousser juste après un incendie dans des endroits où la réalité du milieu est imposée par la force des flammes. Et bien dans ces milieux-là ces champignons vont être en fait capable de rebâtir des écosystèmes. Il ne faut pas être trop catégorique dans les façons de penser : même chez des ectomycorhiziens, il y a des champignons qui peuvent être aussi de fabuleux ingénieurs pour ramener de l'eau à la plante.

La truffe est un cas d'école sur les façons dont les sols se reconstituent. Après d'énormes cataclysmes : un feu, un éboulement, la terre qui a été remuée par des gros bulldozer... le premier et un des rares champignons qui arrive à vivre dans ces milieux-là et dans les zones arides c'est la truffe. Ce champignon a besoin très très peu d'eau pour se développer. Les arbres qui sont en périphérie de ces zones qui ont été fortement perturbés ont quelques racines qui passeront en dessous et ses racines vont avoir accès à peu de choses parce que le milieu est très aride.

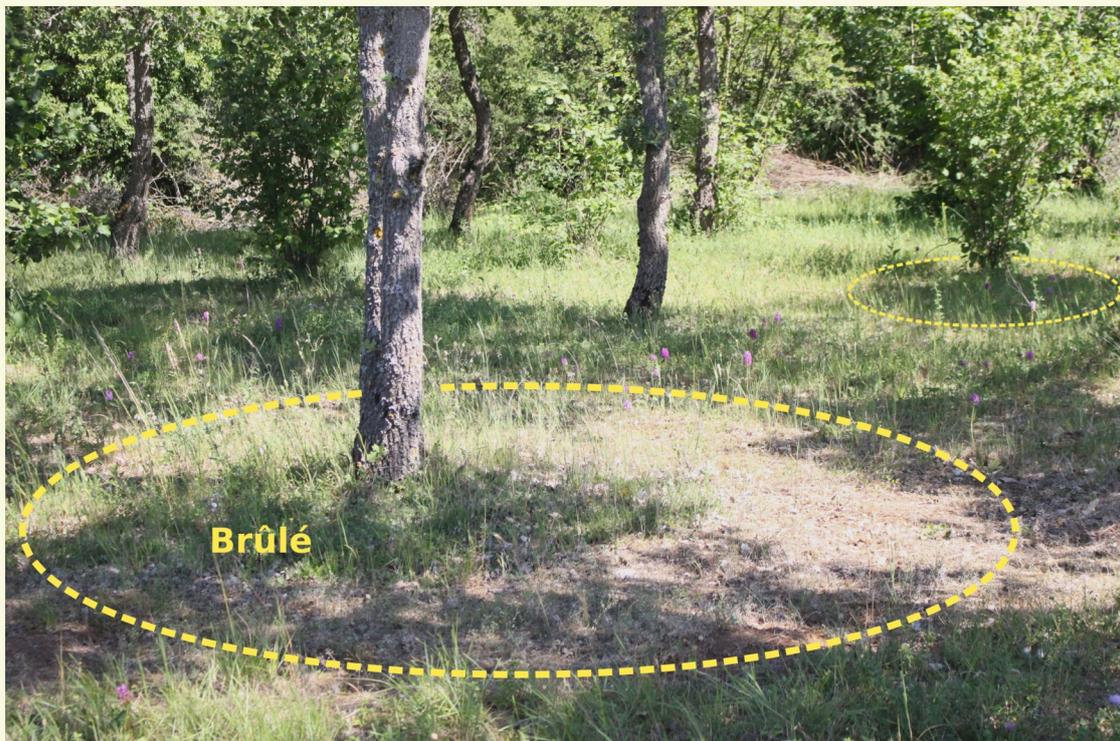


Truffe noire, *Tuber melanosporum* (A) ectomycorhizes de *Tuber melanosporum* sur racine de noisetier, observées à la loupe binoculaire (photo Laure Schneider-Maunoury), (B) ascocarpe de *Tuber melanosporum* (photo François Le Tacon), (C) spore de *Tuber melanosporum* observée à la loupe binoculaire (photo Laure Schneider-Maunoury).³

Champignon ectomycorhizien, la Truffe établit avec les racines d'un arbre-hôte une interaction étroite dont chaque partenaire bénéficie. Le mycélium vivant dans le sol, constitué d'hyphes haploïdes, forme autour des jeunes racines de l'arbre un manteau et pénètre entre les cellules corticales, établissant ainsi une zone de protection et d'échanges (Fig. 1A). Les hyphes mycéliens, plus fins que les racines et capables d'explorer un grand volume de sol, captent eau et minéraux qu'ils transfèrent à l'arbre. Celui-ci fournit en retour des molécules carbonées issues de la photosynthèse, telles que des sucres ou des lipides. La symbiose ectomycorhizienne permet en outre une protection mutuelle accrue des deux partenaires.

3 <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/champignons/les-secrets-de-la-reproduction-de-la-truffe-du-perigord-bientot-perces-a>

La truffe a une stratégie bien à elle : elle va se connecter à l'arbre ; quelquefois l'arbre va lui donner beaucoup beaucoup de sève 25, 30, jusqu'à 40 % dans les cas où dans une certaine mesure, elle se comporterait presque comme un parasite, mais elle va produire une quantité de mycélium invraisemblable tellement dense tellement importante qu'il n'y plus de place pour tout le reste et le sol qui ne devait être constitué que de quelques racines d'arbres de toute la matière minérale que constitue le sol devient du mycélium de truffes c'est ce qui fait les fameux brûlés qui entourent les arbres qui portent des truffes. Mais ce mycélium, il va être plein d'eau ; c'est une vraie éponge il va absorber l'eau et en plus il va être capable d'absorber l'eau dans des anfractuosités du sol et même des cailloux aux endroits où les racines n'ont pas du tout accès. En créant de la fraîcheur dans le sous-sol plein d'animaux vont être attirés par ces lieux là : des petits animalcules des petits collembolles des petits vers de terre des petits carabes..., enfin plein de petites bestioles qui vivent dans des sols et toutes ces petites bestioles vont augmenter la biomasse du sol.



Brûlé au pied d'un chêne truffier

La végétation est rase, peu dense et moins diversifiée qu'à l'extérieur du brûlé, et témoigne de la présence d'ectomycorhizes sur les racines de l'arbre. Source : Planet Vie.

Quelque chose de surprenant, c'est qu'il y a autant de vie dans un seul truffier que dans une forêt alors qu'on est dans un milieu d'une extrême aridité. La truffe agit comme un aimant elle attire à elle plein de petites bestioles plein d'animaux qui eux en venant vivre ici pour ici pour y manger, vont aussi y laisser leurs excréments et aussi y mourir vont commencer à enrichir le sol d'une richesse de nutriments extraordinaire et c'est le tout premier élément qui va permettre au sol de se reconstituer et à la forêt de venir à cet endroit là. Partout où la terre le peut, elle appelle un arbre et c'est ce que font ensemble le chêne truffier et la truffe pour permettre à la forêt de progresser.

Chose étonnante, le tour du brûlé fonctionnera d'autant mieux qu'on aura des champignons endomycorhiziens qui aime beaucoup l'aridité qui supporte les canicules des sécheresses à répétition. Ces champignons là vont justement probablement permettre l'accès à l'eau. Imaginez un petit prunellier, un petit cerisier de Sainte Lucie où un petit poirier sauvage qui va pousser à cet

endroit là il aura un pivot de champignons mycorhiziens qui va permettre de faire remonter l'eau des profondeurs jusqu'à la périphérie du brûlé. et dans quelques travaux que nous avons réalisés nous avons pu démontrer que l'abondance de ces champignons endomycorhiziens va être le principal facteur explicatif du calibre des truffes donc du fait que les truffes se développent bien.

Champignons et attraction de la microfaune

Si je prends cet exemple, c'est pour dire que dans cette symbiose entre les arbres et les champignons, les champignons ont une fonction très importante qui est aussi de nourrir la microfaune du sol. Dans un sol qui ne serait plus très vivant, comme les champignons se développent, ils vont permettre, ils vont attirer par la masse alimentaire qu'ils vont représenter, ils vont permettre d'attirer à eux toute la microfaune que la forêt produit que des arbres savent produire.

Toutes ces petites bestioles, tout ce qui fait qu'un seul et vivant va sortir de la forêt pour aller explorer des zones sèches, des zones arides, des zones compliquées dans lesquelles normalement ils ne vont pas trop vivre parce qu'il n'y a pas suffisamment de couverts végétaux, pas suffisamment on plantes, en été ça sèche voir même ça brûle et donc c'est tous ces petits animaux ont besoin de refuge pour passer les moments difficiles. Ces refuges sont dans la forêt et, dès qu'ils le peuvent, ils vont rejoindre les champignons qui vivent aussi à l'extérieur de la forêt pour pouvoir s'en nourrir et par là même constituer des sols, constituer des réserves d'eau dans ses sols et permettre à la forêt de progresser.

Vous voyez la vie est belle , la vie est étonnante.

Tout fonctionne ensemble, tout est lié. Les champignons, les plantes et la vie du sol constituent une espèce de trame vivante sur laquelle toute la vie repose. Sur toute la planète, il y a plein de lieux pleins d'endroits où ça fonctionne plutôt bien malgré l'aridité et on voit par endroits des déserts reverdir, on voit par endroits tout le contraire aussi, des zones d'une grande richesse biologique partir en fumée.

Relier les oasis

Aujourd'hui on a peut-être à réfléchir aux façons de mettre en lien ces lieux où la vie progresse et c'est ces lieux où la ville se déprime. Aller vers plus de vie c'est peut-être essayer d'organiser la mise en relation des lieux où il y a beaucoup de vie vers les lieux où il y a moins de vie.

Dans l'histoire de la terre des déserts sont très souvent apparus. Les premiers grands déserts sont apparus après des périodes glaciaires. Après la grande glaciation il y a douze mille ans, la fonte des glaces laisse derrière elle une terre absolument nue vierge. Le vent va commencer à apporter des spores de champignons, des graines de plantes pionnières qui vont commencer à coloniser ces secteurs là et puis les animaux vont venir pour explorer des pâturages de nouveaux pâturages qui se forment et puis peut-être que quelques, chasseurs quelques prédateurs vont venir suivre ces animaux-là.

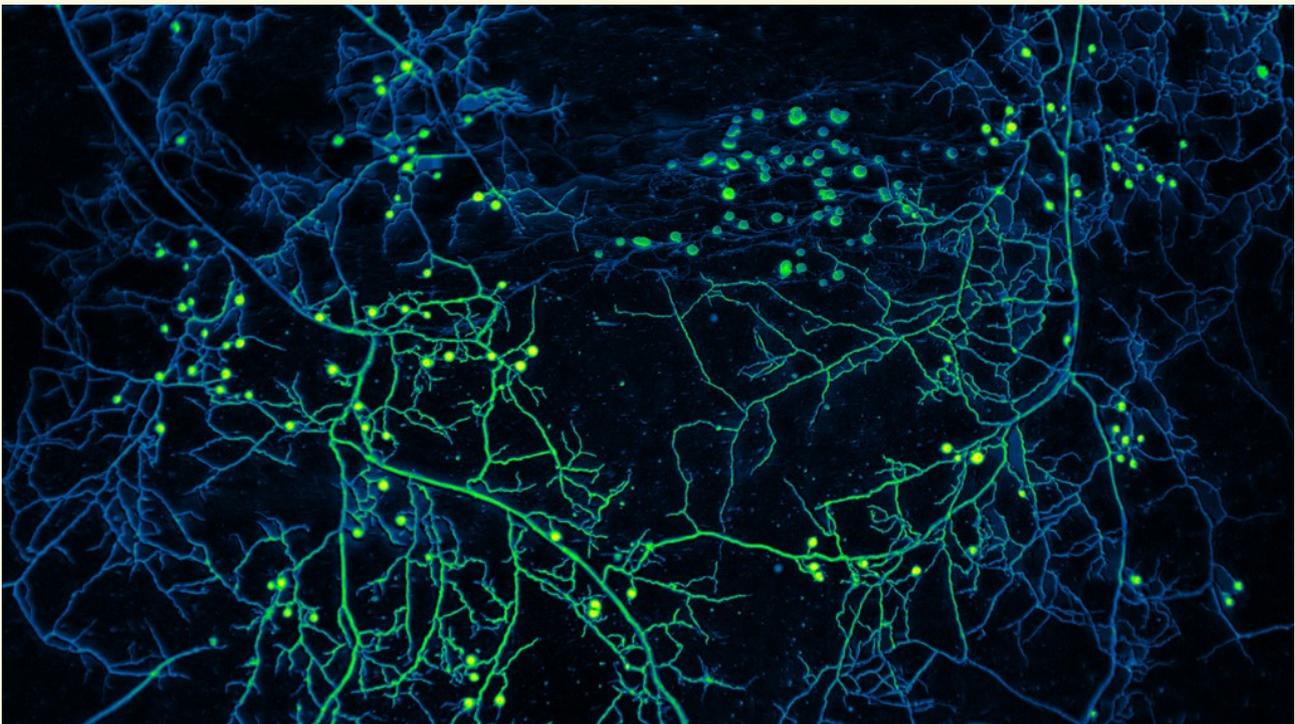
Lorsque Homo sapiens il y a six à douze mille ans a commencé à explorer les zones nordiques, il est venu avec dans sa besace peut-être quelques graines de plantes qu'il consommait quelques graines de fruits qu'il aimait bien, et puis surtout il est venu avec de la poussière sous ses pieds, il est venu avec des spores de champignons il est venu avec les microbiotes associés à chacune des plantes qu'il a transporté avec lui et il a commencé à construire un écosystème qui est devenu de plus en

plus favorable à son développement. La nature procède de la même façon pour tous les êtres vivants.

Quand on laisse une forêt avec des vaches à l'intérieur, la forêt se fait de plus en plus herbeuse, il est va de même avec des moutons et, si on les laisse faire un petit peu trop longtemps, même les arbres ne pousseront plus au bout d'un moment et lorsqu'ils mourront de leur belle mort, toute une forêt se transformera en prairie parce que ces animaux mangent de l'herbe. Les milieux évoluent en permanence pour être de plus en plus adaptés aux êtres qui y vivent et Homo sapiens n'a pas dérogé à la règle.

Trame cultivée endomycorhizienne, et trame sauvage ectomycorhizienne

Nous sommes arrivés dans tous les écosystèmes avec nos fruits, nos arbres fruitiers, des cerises au printemps, des prunes, peut-être des pêches ou des abricots en été, des pommes et des poires en automne, et des noix et des châtaignes en hiver. On a porté tous ses fruits, on a apporté tout ce cortège de plantes et en même temps et on permis le développement d'une certaine trame mycorhizienne dans le sol. Ce qui est étonnant c'est que notre trame cultivée est essentiellement composée de *Glomus*, un de ces champignons endomycorhiziens. La trame sauvage, la trame de la forêt est, elle, principalement composée de champignons ectomycorhiziens dont on apprécie particulièrement certains comme les morilles, les ceps, les girolles enfin des trompettes de la mort, tous ces champignons à chapeau que nous aimons tellement manger ce sont des champignons ectomycorhiziens, et donc on a fait coexister deux milieux : un milieu endomycorhiziens, celui de nos jardins, celui de nos fermes, celui de zones dans lesquelles nous vivons est un milieu à ectomycorhizes qui est celui de la nature sauvage. Et aujourd'hui finalement une des solutions à ce changement climatique serait peut-être d'arriver à faire interconnecter ses deux milieux l'un dans l'autre.



Réseau mycélien haute résolution | Image : ©Loreto Oyarte Galvez

Stratégies de connexion et résilience au réchauffement climatique

Je m'explique. Bien sûr, dans les zones ouvertes on peut commencer à y mettre beaucoup plus d'arbres et d'arbres fruitiers notamment de toutes ces plantes endomycorhiziennes qui sont susceptibles de mieux s'adapter au réchauffement climatique à choisir prioritairement dans celles que nous avons déjà chez nous et peut-être aussi un petit peu dans celles qui sont un tout petit peu plus au sud de chez nous d'ailleurs ça c'est déjà inscrits dans le cœur des gens.

Pourquoi est-ce que soudainement tout le monde aime agrumes les paliers les arbres les oliviers les âmes méditerranéennes c'est déjà dans nos cœurs ça cette ouverture aux plantes qui viennent du sud nous sommes déjà ouverts à accueillir ces grandes migrations du sud, ces grandes migrations végétales et animales qui vont suivre du sud pour rééquilibrer nos écosystèmes. Mais la même façon il va peut-être falloir que dans nos forêts nous faisons aussi des corridors des différentes façons de champignons endomycorhiziens avec plus de fruitiers plus de diversité plus de types de plantes différentes qui vont être capables de se soutenir mutuellement pour trouver plus de résilience et donc plus d'adaptation au réchauffement climatique.

Et donc dans les plantes avec lesquels les arbres nos forêts savent déjà vivre parce que ça fait douze mille ans qui vivent ensemble au moins dans nos lisières ce sont toutes ces rosacées toutes ces plantes de lisières qu'il va peut-être falloir à veiller à ce qu'elles aient une plus grande résonance dans nos massifs forestiers

Finalement ces forêts vont se mettre aussi à produire des fruits ; ces fruits vont attirer de plus en plus d'oiseaux, de plus en plus d'animaux il y a des fruits pour presque toute l'année fruit de printemps comme les cerises, fruits d'été comme les pêches, les abricots et les prunes fruits d'automne comme les pommes, les poires, les noix, et les nashis, fruits d'hiver avec tous ces fruits à coques, tous ces fruits qui permettent d'avoir une forme d'abondance et de nous nourrir, mais également de nourrir un grand nombre d'animaux dans les écosystèmes.

Chaque fois qu'on veillera à la diversité des plantes, on verra en même temps sans même s'en rendre compte à la diversité des trames mycorhiziennes qui nous accompagnent. On ne peut pas prévoir ce qui se passera demain par contre ce que l'on peut imaginer c'est que plus on aura de champignons mycorhiziens différents dans nos sols plus on aura de bactéries différentes, de microorganismes différents, plus il sera facile aux plantes qui vivent dans ces milieux-là de s'adapter et par là même de nous aussi nous adapter à ces milieux là. C'est donc vraiment vers la diversité que nous devrions orienter nos choix et nos actions.

La vie est belle, la vie est merveilleuse et aujourd'hui on aurait peut-être une mission, une nouvelle mission à apprendre, à accomplir qui est celle de juste faire confiance au monde des champignons, au monde des plantes, pour nous aider à résoudre ses problèmes de réchauffement climatique.

Souvent on a l'impression qu'il va nous falloir faire des choses énormes, pour aider la nature sauver la nature. Aujourd'hui ma conviction la plus profonde c'est que c'est la nature qui va nous sauver, qu'elle a en elle tout ce dont on peut avoir besoin pour créer des écosystèmes tout à fait généreux malgré ce réchauffement climatique.

Qu'est ce qui fait qu'un jour un terrain, un lieu, une région, un pays évolue vers un désert alors qu'à la même latitude avec à peu près les mêmes conditions climatiques, un autre pays est resté verdoyant généreux ? Lorsqu'un champignon pousse, il y a un moment où il va faire son

carpophore, ce merveilleux carpophore que quelquefois on mange. On sait qu'un carpophore va émettre des spores et il se trouve que les spores des champignons sont profondément hydrofuges comme si elle avait peur de l'eau. Les champignons sortent du sol et émettent d'autant plus de spores quand il fait très humide. Les spores vont être émises au moment où il y a le plus d'humidité dans l'air et notamment quand les orages se préparent. C'est à ce moment-là que les champignons émettent le plus de spores. Et quand l'orage se prépare, le chapeau du champignon transpire et va commencer à créer une espèce de petit courant d'air qui va commencer à tirer les spores en suspension autour du champignon est un petit peu au dessus ; le moindre courant d'air le moindre petit vent on va commencer à les diffuser sur de grandes hauteurs et lorsqu'une petite goutte d'eau va venir percuter ce nuage de spores la petite goutte d'eau qui est parfaitement aérodynamique va chasser les spores qui vont être avoir tendance à se mettre derrière la goutte d'eau et à remonter dans un petit vortex dans la turbulence de la goutte d'eau, et à remonter la pluie pour arriver dans les nuages et lorsque les spores se retrouvent dans les nuages et soudainement elles redeviennent hydrophile et deviennent des points de condensation autour desquels la pluie se forme, et vous voyez la pluie retomber 3, 4, 5 kilomètres plus loin pas très loin de l'endroit où les spores a été émise pour ensuite refaire un autre cycle de 4 km, 5 km. Finalement, les pluies vont d'être de plus en plus abondante dans de plus en plus abondante. Étant plus abondante il va y avoir de plus en plus de feuilles, de plus en plus d'arbres qui vont transpirer de plus en plus, et faire qu'il y a de plus en plus de pluie et les grands magiciens du fait que cette eau tombe, ce sont justement les champignons à chapeau, des champignons ectomycorhiziens ceux qui n'aiment pas l'aridité.

Et



c'est ça qui est extraordinaire : le champignon endomycorhizien va permettre la circulation de l'eau, la remonter des profondeurs et le champignon ectomycorhizien va permettre de générer de la pluie. En fait les deux types d'arbres sont importants : un pour faire venir l'eau de la rivière jusqu'à lui, et l'autre pour faire venir des nuages jusqu'à lui et dans la diversité de nos forêts dans la diversité de nos agrosystèmes dans la diversité des lieux dans lesquels nous allons vivre aujourd'hui nous avons choix de planter des arbres, une grande diversité qui fera qu'on aura de plus en plus d'eau ou non.

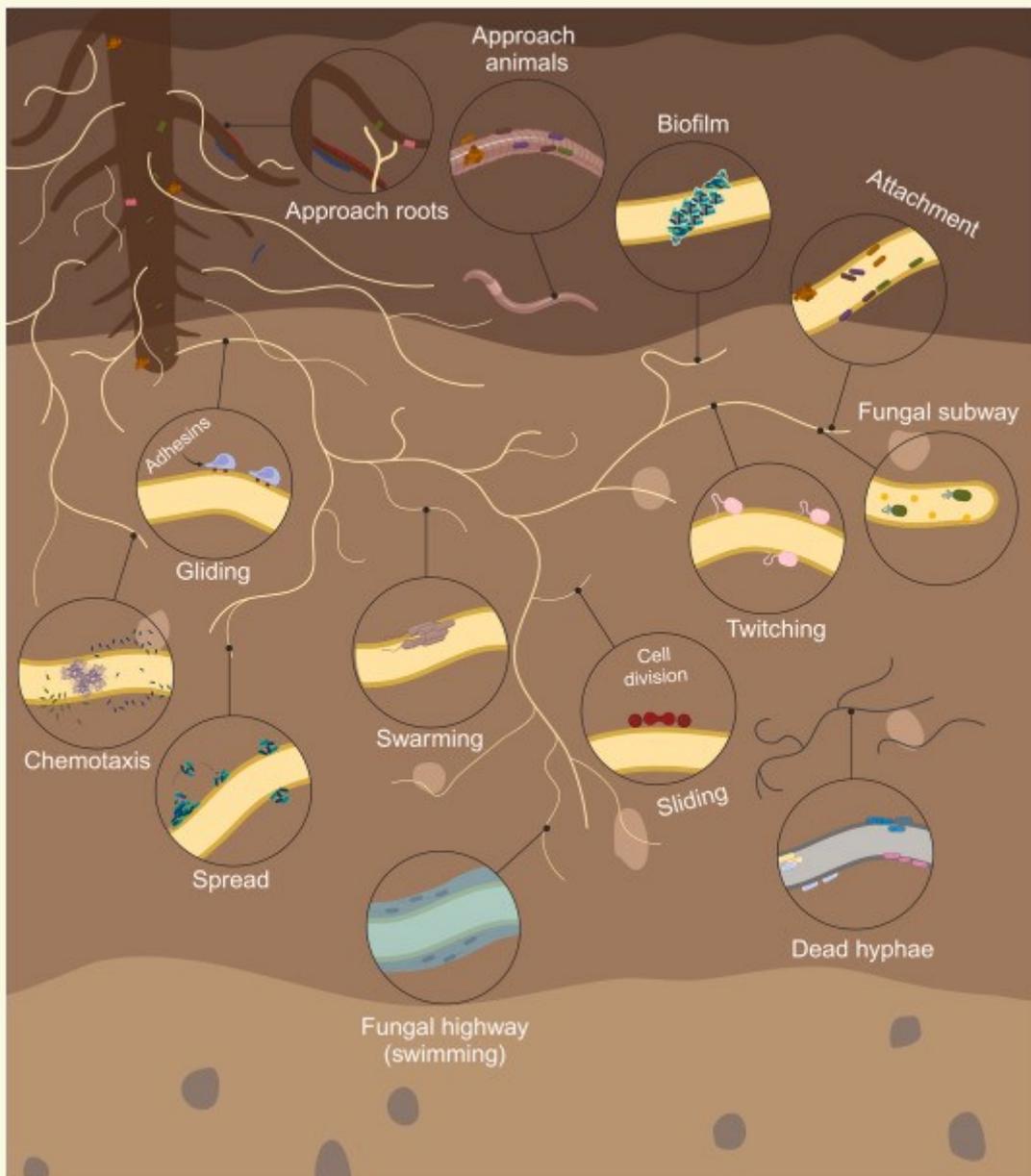
Vous connaissez tous cette histoire de l'homme qui plantait des arbres. Il plante des arbres et la pluie et les sources reviennent. Le problème aujourd'hui c'est que personne n'y croit cette histoire. Pourtant il y a des tas de gens sur la planète qui le font ou qui l'ont fait avec des résultats tout à fait surprenant.

Aujourd'hui en plantant des arbres, non seulement on aura de l'ombre, des températures plus clémentes, au lieu d'avoir des canicules, mais on aura en plus des champignons, ces champignons

qui feront tomber de la pluie ou feront venir à eux l'eau des rivières où l'eau des nappes phréatiques.

Voilà, la vie est belle, la vie est extraordinaire et les champignons, ces petits filaments qui viennent de la nuit des temps de l'apparition de la vie sur terre ces petits champignons ou un rôle absolument primordial, important à jouer là-dedans et j'espère que ce petit entretien vous aura permis de mieux les aimer, de mieux les apprécier, de bien penser que chaque fois que vous récolter des champignons vous contribuez aussi à la dissémination de leur spores, et en faisant cela vous permettez aussi à la vie d'être de plus en plus belle.

Annexe



Présentation schématique du microbiome de l'hyphosphère des champignons mycorhiziens à arbuscules citant différentes niches procaryotes et les modalités de la motilité bactérienne vers et le long des hyphes (hyphes vivants en jaune, hyphes morts en gris, hyphes recouverts d'une pellicule d'eau en bleu). **Source :** « **Arbuscular mycorrhizal fungal highways – What, how and why?** » Caroline Krug Vieira, Matheus Nicoletti Marascalchi, Martin Rozmoš, Oldřich Benada, Valeriia Belova, Jan Jansa. *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 202, March 2025, 109702

Glossaire des termes figurant sur l'image liés aux mouvements des bactéries le long des hyphes fongiques

Pour simplifier, les termes « bactérie » et « bactérien » désigne dans le texte suivant, à la fois les bactéries au sens strict et les archées.

Approach : « Approche »

Les cellules bactériennes se rapprochent des surfaces fongiques, soit activement, soit par le biais d'un transport médié par d'autres organismes, tels que les racines des plantes et les vers de terre (Yang et van Elsas, 2018). La mobilité des bactéries médiée par les protistes reste largement inexpliquée.

Attachment : « Fixation »

Certaines cellules bactériennes se fixent à la surface des hyphes fongiques. Les principaux facteurs sont les zones de surface riches en nutriments fongiques, telles que celles que l'on trouve dans la région apicale (Yang et van Elsas, 2018).

Biofilm formation : « Formation de biofilm »

Le biofilm est une structure formée de couches organisées de bactéries intégrées dans une matrice polymérique extracellulaire et associées à une surface solide, une seule couche étant en contact direct avec le substrat, ou en floccs, qui sont des biofilms mobiles qui se forment en l'absence de tout substrat (Flemming et al., 2016). La vie en biofilm peut augmenter la résistance bactérienne aux stress biotiques et abiotiques, favoriser la répartition et la spécialisation du travail, et fournir des ressources/nutriments à tous les membres de la communauté du biofilm (Flemming et al., 2016 ; Guennoc et al., 2018).

Chemotaxis : « Chimiotaxie »

Déplacement d'une cellule ou d'un organisme en fonction de la présence de substances chimiques dans son environnement. Ce mouvement peut être une attraction vers un chimioattractant ou une répulsion par un chimiorépulsant (Yang et al., 2015).

Fungal highways : « Autoroutes fongiques »

Les bactéries ont une affinité physique avec les hyphes fongiques. Des films d'eau continus se formant le long des hyphes fongiques pourraient faciliter la dispersion bactérienne (Kohlmeier et al., 2005 ; Jiang et al., 2021).

Fungal subways : « Métros fongiques »

Mouvement lors de la croissance fongique ou dispersion spatiale des bactéries à l'intérieur de la cellule fongique (Kohlmeier et al., 2005 ; Simon et al., 2017).

Gliding (adventurous-motility) : « Glissade (motilité aventureuse) »

Prédomine dans les cellules isolées et les bactéries se déplacent en douceur sur les surfaces sans l'aide de flagelles ou de pili (filaments protéiques qui se trouvent à la surface de certaines bactéries). Le mouvement est rendu possible par des adhésines qui se fixent au substrat et se déplacent sur toute la longueur de la cellule (Henrichsen, 1972 ; Wadhwa et Berg, 2022).

Sliding : « Glissement »

Les bactéries se propagent passivement à partir d'un point d'inoculation en utilisant des molécules de surface autoproduites qui réduisent la friction entre la cellule et le substrat (Henrichsen, 1972 ; Shrout, 2015).

Spread : « Propagation »

Parallèlement à l'augmentation de la densité bactérienne due à la croissance, les niveaux de nutriments disponibles localement diminuent, ce qui entraîne une concurrence accrue entre les cellules. Certaines cellules peuvent quitter le microsite d'origine et se disperser le long des hyphes fongiques. La détection et le mouvement vers les exsudats fongiques ou d'autres déclencheurs (chimiotaxie) peuvent jouer un rôle important (Yang et van Elsas, 2018).

Swarming : « Essaimage »

Mouvement rapide et collectif des bactéries. Il diffère de la nage, car la motilité est observée lorsque des bactéries flagellées se développent sur une surface solide humide et riche en nutriments (Henrichsen, 1972 ; Wadhwa et Berg, 2022). Le groupe bactérien se déplace rapidement à la surface et, combiné à la croissance cellulaire, il en résulte une expansion rapide de la colonie (Jeckel et al., 2019 ; Wadhwa et Berg, 2022).

Swimming : « Nage »

La motilité par nage est un mode de déplacement bactérien produit par l'action des flagelles, mais contrairement à la motilité par essaimage, elle se produit lorsque des cellules individuelles se déplacent dans des environnements liquides (Henrichsen, 1972 ; Wadhwa et Berg, 2022).

Twitching / Social-motility : « Contraction (motilité sociale)

Les cellules ne se déplacent efficacement qu'à des densités cellulaires élevées (translocation de groupe) et ce mouvement dépend de l'extension et de la rétraction des appendices pili de type IV (Liu et al., 2001 ; Wadhwa et Berg, 2022).