

COMMENT VARIENT LES COMMUNAUTÉS D'ESPÈCES DE CHAMPIGNONS ?

Benoît Richard

Université de Rouen, Unité Etude et Compréhension de la Biodiversité (Ecodiv)

Variations des communautés de champignons dans le réseau RENECOFOR : résultats d'une initiative pionnière

Benoit Richard
12 octobre 2017, Beaune

Remerciements...

- Office National des Forêts: M. Nicolas, V. Boulanger
- INRA: J.L Dupouey, M. Buée
- ECODIV: M. Aubert, L. Vincenot
- SOCIÉTÉ MYCOLOGIQUE DE FRANCE: R. Courtecuisse, O. Daillant, L'ensemble des Mycologues

Contexte général

- Diversité(s) & Fonctionnement des Écosystèmes
 - Relations bien établies pour le fonctionnement et les services délivrés
 - Quelles réponses vis-à-vis des changements globaux ?

→ Diversité(s) = Valeurs **indicatrices** et **prédictives** !

MEAs, 2005 ; Chapin III et al. 2000, Hooper et al., 2005

Champignons & Fonctionnement des Écosystèmes

- Des rôles fondamentaux pour la stabilité et le fonctionnement !

Services écosystémiques

Processus et Fonctions :

- Cycles biogéochimiques décomposition et dynamique matière organique
- Recyclage des nutriments capture et dynamique, biodisponibilité
- Structuration du sol

Thanks to PENICILLIN (le Roi Come Here !)

Merci de m'avoir invité à présenter quelques résultats sur les champignons ; résultats d'une initiative « pionnière » voulue par l'ONF (RENECOFOR) et menée avec le laboratoire Ecodiv de l'université de Rouen et l'INRA Nancy, en partenariat avec l'Observatoire mycologique et la Société mycologique de France.

Je remercie d'emblée toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à ce travail.

Cette étude s'inscrit dans un contexte général

La biodiversité a un lien direct avec le fonctionnement des écosystèmes, c'est une relation qui est bien établie depuis une quinzaine d'années maintenant. La diversité pilote un certain nombre de processus et de fonctionnements qui eux-mêmes ont un lien direct avec la fourniture de services écosystémiques dont les sociétés humaines peuvent tirer bénéfice. La grande question actuellement, c'est d'anticiper ce que vont être les réponses de la diversité vis-à-vis des changements globaux et, en sous-jacent, les effets sur le fonctionnement des écosystèmes. Les activités anthropiques agissent sur les facteurs environnementaux qui eux-mêmes influent sur la diversité et ainsi de suite : processus, fonctionnement et services écosystémiques. Dans ces circonstances, la diversité a une réelle valeur indicatrice et prédictive vis-à-vis de ces changements.

Faisons un focus sur les champignons : ils font partie des micro-organismes, ce sont des acteurs fondamentaux du sol, ils sont présents dans la plupart des écosystèmes et ils y tiennent un rôle essentiel pour la stabilité et le fonctionnement.

Prenons les processus et fonctions-clés : les champignons interviennent dans les cycles biogéochimiques en participant à la dynamique de la matière organique (décomposition notamment) ; ils interviennent dans le recyclage des nutriments, leur remise à disposition vis-à-vis des autres organismes ; ils ont aussi un rôle dans la structuration des sols et j'en passe. De ces fonctions découlent des services écosystémiques comme la production de bois, la régulation des pathogènes (cf. la pénicilline), ou encore des services récréatifs voire alimentaires pour certains...



Photo : Luc Croisé, ONF

Champignons & Fonctionnement des Écosystèmes

25 ANS RENECOFOR

- Des rôles fondamentaux pour la stabilité et le fonctionnement !
→ un groupe **très diversifié et mal connu**

Diversité morphologie



Diversité écologique

Parasite



Saprophyte



Symbiotique



Hawksworth, 2001; Hibbert, 2011
Sources Photos: Mycoedu.fr

4

Champignons & Fonctionnement des Écosystèmes

25 ANS RENECOFOR

- Des rôles fondamentaux pour la stabilité et le fonctionnement !
→ un groupe **très diversifié et mal connu**

Diversité morphologie



Diversité écologique

Parasite



Saprophyte



Symbiotique



Diversité spécifique

- 80 000 à 120 000 esp.
- 1.5 à 5 M esp. estimées
- 1200 esp. décrites / an
- **6% connu et 4000 ans pour décrire la totalité !**

Hawksworth, 2001; Hibbert, 2011
Sources Photos: Mycoedu.fr

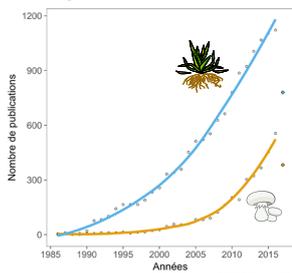
6

Champignons & Fonctionnement des Écosystèmes

25 ANS RENECOFOR

- Des rôles fondamentaux pour la stabilité et le fonctionnement !
→ un groupe **très diversifié et mal connu**

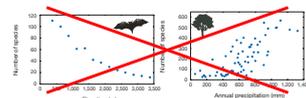
Écologie des communautés



→ Peu étudié en comparaison d'autres groupes

- ≈ 13.700 publications **Flore**
- ≈ 3.700 publications **Champignons**

→ Patrons de distribution contrastés en comparaison d'autres organismes



Gaston, 2000

7

RENECOFOR & les Champignons

25 ANS RENECOFOR

- Initiative lancée par l'ONF en 1996
→ Initiative **pionnière et originale !**



- Deux campagnes d'inventaires
 - 12 placettes entre 1996 et 1998
 - 45 placettes entre 2003 et 2007

→ Une publication « Livre Jaune » en 2002



→ 57 placettes; 58 mycologues et 765 inventaires

Les champignons : groupe fondamental, divers, et méconnu

Les champignons ont donc un rôle fondamental dans l'écosystème, mais paradoxalement c'est un groupe qui est assez mal connu. La cause principale, c'est que c'est un groupe extrêmement diversifié.

Diversité de morphologie : ça va des champignons microscopiques, unicellulaires, à des formes spectaculaires ou plus familières, voire suggestives, avec un sporocarp (l'appareil de fructification du champignon) à pied et chapeau.

Diversité des modes de vie, aussi, ou diversité écologique, avec des champignons qui parasitent d'autres organismes, des champignons qui se nourrissent de la décomposition (des saprophytes) et également des champignons symbiotiques qui vivent en association avec d'autres organismes.

Diversité spécifique ou taxonomique, enfin : il y aurait environ 80 000 à 120 000 espèces décrites à ce jour pour un total estimé de 1,5 à 5 millions d'espèces, avec un taux actuel de description de l'ordre de 1 200 espèces nouvelles décrites par an (surtout grâce aux méthodes taxonomiques moléculaires qui apportent une grande résolution). Autrement dit nous ne connaissons que 6% environ de la diversité des champignons et, au rythme actuel, il nous faudrait 4 000 ans pour la décrire en totalité. Patience...

Les champignons sont mal connus aussi en termes d'écologie des communautés. J'ai essayé de comparer le nombre de publications annuelles relatives à l'écologie des communautés pour la flore, d'une part, et les champignons, d'autre part, en faisant une recherche avec une combinaison de mots clés dans les bases de données scientifiques, sans faire de distinction entre « petits papiers » et « gros papiers ». Ce qu'on observe (graphique de gauche), c'est que depuis 1985, il y a eu environ 14 000 publications relatives à l'écologie des communautés pour la flore, alors que dans le même temps il n'y en a eu que 4 000 environ pour les champignons, avec une nette amélioration depuis les années 2000, grâce notamment aux techniques moléculaires.

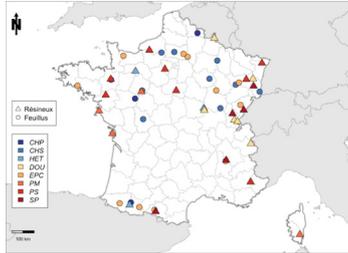
Autre chose : les patrons de distribution des micro-organismes tels que les champignons contrastent souvent avec ce qui est bien établi chez d'autres organismes, notamment les relations entre le nombre d'espèces et certaines variables environnementales comme l'altitude ou encore les précipitations annuelles.

RENECOFOR et les champignons - Méthode

Dans sa volonté de compléter les mesures sur les placettes, l'ONF a initié en 1996 un partenariat avec la Société mycologique de France et l'Observatoire mycologique, pour l'inventaire des champignons. C'est une initiative qu'on peut qualifier de pionnière et originale, au sens où elle signe une démarche inédite —et forcément très exploratoire— pour ce groupe méconnu. Ainsi deux campagnes d'inventaire ont eu lieu. Un premier test a été fait sur 12 placettes entre 1996 et 1998 et a fait l'objet d'une publication (analyse méthodologique et statistique) dans la série des « livres jaunes » de RENECOFOR en 2002. Sur cette base, la campagne d'inventaire a été reconduite entre 2003 et 2007 sur un groupe de placettes plus étendu, soit sur 45 autres placettes. Au final, 57 placettes ont donc fait l'objet d'inventaires mycologiques impliquant 58 mycologues pour un total de 765 inventaires (cf. méthode ; j'y reviens).

RENECOFOR & les Champignons

- Initiative lancée par l'ONF en 1996
→ Initiative **pionnière** et **originale** !
- Un ensemble de placettes conséquent !

25 ANS
RENECOFOR

- Large gamme de contextes écologiques
- Climatique (précipitations, altitude, latitude,...)
 - Conditions édaphiques (type de sol, paramètres physico-chimiques,...)
 - Peuplement & Essences

9

RENECOFOR & les Champignons

- Initiative lancée par l'ONF en 1996
→ Initiative **pionnière** et **originale** !
- Inventaires des macromycètes (sporocarpes, app. Fructification éphémère > 1 cm)



- Échantillonnages répétés 12 fois minimum (4 relevés sur 3 années consécutives)

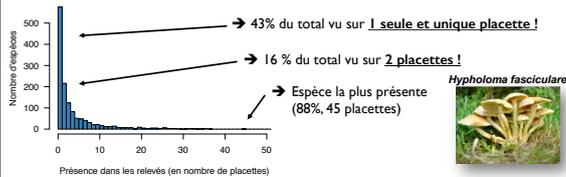
- Difficultés rencontrées :
 - Absence de référentiel taxonomique
 - Travail important d'uniformisation depuis 2005 (J.L Dupouey)
- Analyses des données en Janvier 2014 (postdoc ONF-Univ. Rouen)



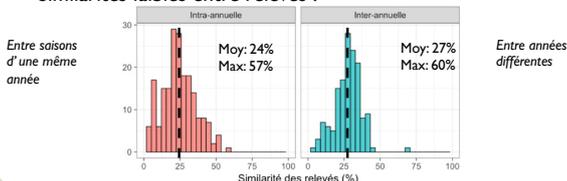
10

Quelques résultats généraux...

- 1604 espèces recensées (dont 1352 Basidiomycètes)



- Similarités faibles entre relevés :



11

Cela ne concerne donc pas toutes les placettes du réseau, bien sûr, mais ça constitue un ensemble conséquent, qui permet notamment de croiser les relevés mycologiques avec les données d'autres variables mesurées dans le réseau RENECOFOR. On peut ainsi tester des hypothèses (écologie des communautés) dans de larges gammes de contextes écologiques, climatiques, biogéographiques, édaphiques et surtout de peuplements et d'essences.

La méthode d'inventaire se base surtout sur l'observation macroscopique des champignons au niveau de leur appareil de fructification. Je rappelle que l'appareil de fructification n'est pas l'élément de base du champignon (c'est le mycélium) et qu'il est généralement éphémère : selon les espèces, sa durée va de quelques heures à quelques semaines, sauf chez les espèces dites pérennes. Pour faire face à cette difficulté les échantillonnages ont été répétés plusieurs fois avec un minimum de 12 visites sur 3 années consécutives (soit 4 visites par an). Les inventaires ont surtout porté sur les basidiomycètes et des ascomycètes, deux groupes principaux de champignons.

À l'issue des inventaires, on s'est d'abord heurté, pour la saisie des données, à l'absence de référentiel taxonomique (ça a été corrigé depuis, grâce notamment à un gros travail de Régis Courtecuisse). Du coup, les relevés effectués sur RENECOFOR, ont nécessité un long travail de mise en forme des données, réalisé par Jean-Luc Dupouey entre 2005 et 2012, et la phase d'analyse a commencé seulement en janvier 2014 dans le cadre d'un post-doc ONF/Université de Rouen.

Quelques résultats généraux

Les résultats de cette première analyse sont très descriptifs, pas du tout mécanistiques. Je vais commencer par deux résultats qui illustrent bien le fait que les champignons sont un groupe difficile.

Sur l'ensemble des inventaires, on a une diversité totale de 1 600 espèces environ, dont 1 300 environ chez les basidiomycètes, le groupe le mieux décrit et le plus souvent rencontré par les mycologues. Ce qui est assez frappant, c'est d'abord la distribution très déséquilibrée du nombre d'espèces en fonction de leur présence dans les placettes. On constate que 43% de ces 1 600 espèces n'ont été vues que sur une seule et unique placette, ce qui est assez important, et que 16% des espèces ont été vues sur deux placettes ; l'espèce la plus présente a été vue sur 45 placettes, soit 88% des placettes finalement retenues pour l'analyse (cf. fréquence minimale des relevés et disponibilité des données environnementales).

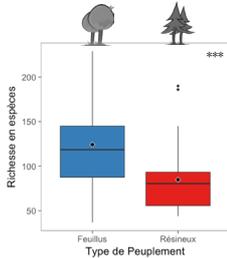
L'autre résultat frappant concerne la similarité des relevés, c'est-à-dire le % d'espèces communes entre répétitions de relevés. La similarité varie de 0 à 100. Le calcul a été fait entre les différentes saisons d'une même année (graphe de gauche) et entre les années d'échantillonnage, toutes saisons confondues (graphe de droite). Ce qui ressort de ces histogrammes de distribution des valeurs, c'est par exemple que d'une saison à l'autre, sur une placette donnée, on peut retrouver entre 0 et 57% d'espèces identiques (en abscisse), avec une moyenne de 24%. La similarité moyenne intra-année est donc de 24% et elle est de 27% pour l'inter-années, ce qui est relativement faible et signifie qu'au contraire les trois quarts des espèces sont des espèces qu'on voit peu souvent.

Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

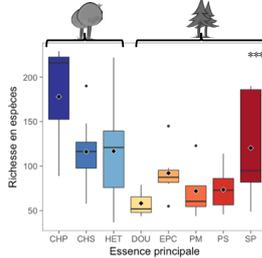
25 ANS RENECOFOR

- En terme de Richesses (= nombre d'espèces)

→ Type de Peuplement



→ Essence principale



- Différences Feuillus / Résineux

- CHP : le plus riche !
- HET & SP : les plus variables !
- DOU : le moins riche

13

Malgré ces deux résultats assez décourageants, on arrive à détecter des patrons de variations à l'échelle du réseau RENECOFOR en prenant la totalité des placettes. En termes de **richesse spécifique**, tout d'abord. Pour commencer, nous avons tout bêtement cherché s'il y a une différence selon le type de peuplement, résineux ou feuillu, et on observe que la richesse en espèces est plus importante chez les feuillus (en bleu) que chez les résineux (en rouge).

En zoomant un peu plus, on peut voir des différences selon l'essence principale, avec des variations qui diffèrent d'une espèce à l'autre. Par exemple, le chêne pédonculé est celui qui abrite la plus grande richesse en espèces de champignons alors que le hêtre ou le sapin pectiné présentent les richesses les plus variables. Noter que c'est le Douglas qui abrite la plus faible diversité.

Ensuite nous avons cherché quels étaient les facteurs environnementaux susceptibles d'influencer cette richesse. Le premier constat, c'est l'absence de relations avec les variables climatiques ou biogéographiques, contrairement à ce qu'on observe traditionnellement chez d'autres groupes. Ici, pas de relation avec la latitude ou l'altitude, ni avec les variables de peuplement comme la surface terrière et l'âge. Toutefois, on observe une relation avec le C/N (graphe du bas) : la richesse en espèces de champignons diminue quand le rapport C/N augmente dans les sols. C'est un patron qui est assez bien décrit chez les micro-organismes à des échelles un peu plus larges.

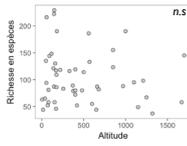
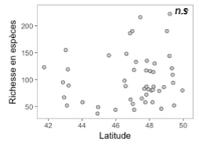
Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

25 ANS RENECOFOR

- En terme de Richesses (= nombre d'espèces)

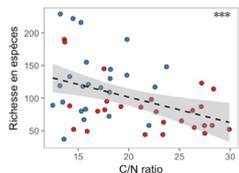
Quels facteurs ?

→ Absence de relations avec les variables climatiques (ex: Latitude et Altitude)



→ Pas d'effets variables peuplement (ex: Surface terrière et Âge)

→ Reliée au ratio C/N



- Patron bien décrit chez les microorganismes sur des échelles globales !

14

Maintenant si on s'intéresse plutôt à la **composition en espèces**, c'est-à-dire à leur identité dans les communautés, on observe également un effet du type de peuplement. Pour ceux qui ne sont pas familiers de ce type de représentation, sachez que les points représentent les placettes et que leurs positions relatives correspondent à leur composition en champignons. La taille des ellipses représente la variabilité en espèces dans ces placettes. Donc ici on discrimine relativement bien les peuplements de feuillus et de résineux sur la base de leur composition en champignons, avec des diversités relativement peu variables sous feuillus et plus importantes sous résineux.

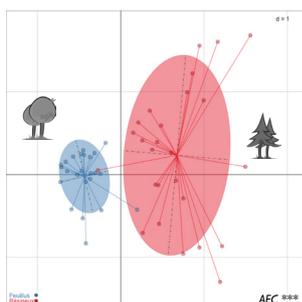
Là encore, si on zoome, on discrimine assez bien les essences principales : le chêne avec des compositions très peu variables, contrairement aux pins et même au sapin, et le Douglas au centre, en position intermédiaire entre peuplements de résineux et peuplements de feuillus. On pourrait dire que, sous Douglas, la composition en champignons est un peu mixte, et que de ce point de vue c'est le plus feuillu des résineux.

Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

25 ANS RENECOFOR

- En terme de Composition (= identité des espèces)

→ (i) Effet du Type de Peuplement



Peuplement « Feuillus/Résineux: »
→ Facteur principal

- Diversités écologiques :
- Feuillus: faible, & peu variables
 - Résineux: forte & très variables

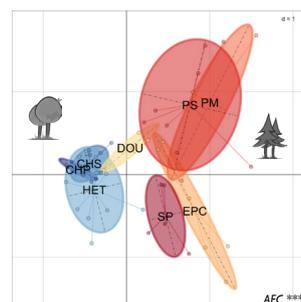
15

Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

25 ANS RENECOFOR

- En terme de Composition (= identité des espèces)

→ (ii) Effet des Essences Principales



Peuplement « Feuillus/Résineux: »
→ Facteur principal

- Diversités écologiques :
- Feuillus: faible, & peu variables
 - Résineux: forte & très variables

→ Discrimination entre les Essences principales :

- Chêne: peu variables
- Sapin & Pin
- Douglas : composition « mixte »

16

Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

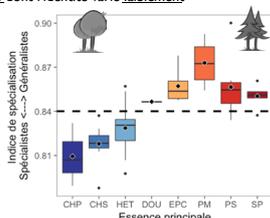
25 ANS RENECOFOR

• En terme de Composition... en Espèces « Généralistes ou Spécialistes »

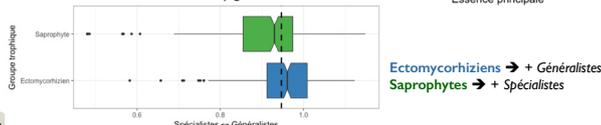
- Généralistes = observée avec beaucoup d'espèces dont l'identité varie fortement
- Spécialistes = observée avec peu d'espèces dont l'identité varie faiblement

→ Indice moyen selon la composition des espèces dans placettes :

- Placettes Riches = contiennent + spécialistes
- Feuillus: ++ spécialistes
- Résineux: ++ généralistes
- DOU : les moins spécialistes Feuillus et les moins généralistes des résineux



→ Selon le mode de vie des Champignons :



Ectomycorhiziens → + Généralistes
Saprophytes → + Spécialistes

17

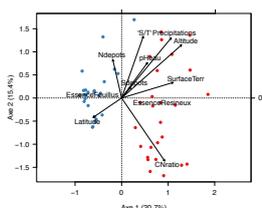
Variations à l'échelle du réseau RENECOFOR...

25 ANS RENECOFOR

• En terme de Composition... sous l'influence de quels (autres) facteurs ?

- Parmi l'ensemble des facteurs testés :

→ Importance des Facteurs locaux **édaphiques, peuplement & biogéographiques**



+ Type Résineux/Feuillus
Taux saturation S/T
Altitude
Précipitations moy. annuelles
pH sol
Latitude
Dépôts atm. Soufre
C/N ratio
Surface terrière
Dépôts atm. N

Ensuite nous avons essayé de préciser le caractère généraliste ou spécialiste des espèces, à l'aide d'un indice qui ne fait pas d'a priori sur les variables environnementales, et qui caractérise le généralisme ou spécialisme des espèces sur la base de leurs présences mutuelles : une espèce généraliste est plutôt observée avec beaucoup d'espèces dont l'identité change souvent, tandis qu'une espèce spécialiste se retrouve avec peu d'espèces, toujours les mêmes. En calculant un indice moyen pour les différentes essences, on constate, ce qui est assez commun (avec peut-être un artefact d'analyse), que les espèces sont beaucoup plus spécialistes sous peuplements feuillus, et plus généralistes sous résineux. Noter là encore la position intermédiaire du Douglas, avec les espèces les moins spécialistes de feuillus et les moins généralistes de résineux. En examinant les modes de vie des champignons, on peut distinguer que les ectomycorhiziens sont en moyenne plus généralistes que les saprophytes qui, eux, sont plus spécialistes.

Enfin nous avons cherché à savoir, grâce au set de facteurs disponibles sur RENECOFOR, si la composition varie avec d'autres facteurs environnementaux. La représentation est complexe, mais sachez que le processus de sélection de variables par analyse statistique met en évidence l'importance des facteurs locaux édaphiques et de peuplement et certaines variables biogéographiques. Soit par ordre d'importance décroissante : un effet principal du type résineux/feuillus, mais aussi un effet du taux de saturation des sols (S/T), de l'altitude, des précipitations annuelles moyennes, du pH, de la latitude, des dépôts soufrés, du C/N, de la surface terrière et des dépôts azotés.

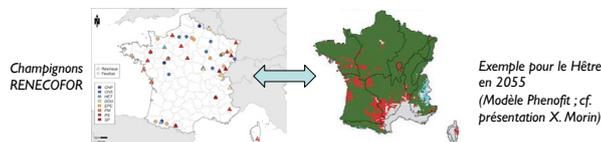
Pour conclure...

Les champignons sont un groupe assez difficile, et les inventaires sur sporocarpes ne sont pas la meilleure méthode pour évaluer la diversité. Mais, utilisée sur de larges échelles, elle permet quand même de voir des variations. Nous avons mis en évidence un effet principal du type de peuplement et des essences sur la richesse spécifique et la composition des communautés. J'insiste sur le fait que ces résultats sont bien plus que de simples listes d'espèces : c'est une base pour suivre la réponse des communautés. En soulignant l'importance des facteurs locaux, ils apportent des outils de réflexion pour la gestion et le choix des essences, en contexte de changements climatiques. À ce propos, j'ai choisi d'illustrer, pour les perspectives du réseau, le fait qu'il y a un « trou » dans le dispositif pour le suivi des champignons et que peut-être il serait bon de le compléter avec des sites où il y a des disparitions potentielles d'espèce (j'ai mis un exemple de de prédiction pour le hêtre, sans chercher à promouvoir un type de modèle).

Pour conclure...

25 ANS RENECOFOR

- Un groupe difficile... mais des variations à large échelle !
 - Avec des inventaires sur sporocarpes
 - Type de Peuplement & les Essences principales → Facteur principal
 - Variations de Richesses & Compositions (→ potentiels indicateurs ?)
- Bien plus que de « simples » listes d'espèces...
 - Base pour suivre la réponse des communautés de champignons
 - Importance des facteurs locaux → gestion et choix des essences ?
 - Importance des facteurs climatiques (précipitations & dépôts S & N)



19

Pour conclure...

25 ANS RENECOFOR

- Quel est l'apport original de RENECOFOR dans ces résultats ?
 - Cette étude est elle-même **originale** !
 - Mycologues, Scientifiques & Gestionnaires
 - Constituer un **jeu de données rare**...
 - (i) Sur les Champignons (ii) avec plusieurs groupes trophiques
 - Tester des hypothèses dans des contextes écologiques variés
- Effet « Essence ou Peuplement » reconnu mais souvent peu testé, à la fois :
 - sur des échelles spatiales larges (> échelles régionales)
 - avec une diversité d'essence importante (> 5 essences)
 - et Saprophytes & Mycorhiziens ensemble !

Quel est l'apport original de RENECOFOR dans ces résultats ? De fait, c'est l'étude elle-même qui est originale en associant le travail des mycologues, des scientifiques et des gestionnaires, tout ça pour constituer un jeu de données plutôt rare en écologie des champignons. Un jeu de données qui couvre plusieurs groupes trophiques et qui permet de tester différentes hypothèses dans des contextes écologiques variés. En survolant la bibliographie, j'ai pu constater que l'effet essence et peuplement est assez bien décrit, mais qu'il est souvent peu testé dans ces trois dimensions à la fois : large échelle spatiale, diversité d'essences importante (plus de 5, incluant des résineux et feuillus), groupes trophiques contrastés (saprophytes et mycorhiziens ensemble).

Merci de votre attention.