

ACADÉMIE D'ORLÉANS-TOURS
UNIVERSITÉ DE TOURS

FACULTÉ DE PHARMACIE « Philippe-Maupas »

Année 2024-2025

N° 50

THÈSE D'EXERCICE
pour le
DIPLOME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE
Par Marie GUIBLIN
PRÉSENTÉE ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE 10 juillet 2025

Comment le changement climatique impacte-t-il la vie des mycètes ?

JURY

Président :

- M. **LANOUE Arnaud**, Directeur de thèse, Maître de Conférence, Université de Tours

Membres :

- Mme. **BIRER-WILLIAMS Caroline**, Maître de Conférence, Université de Tours
- M. **DESFORGES Guillaume**, Pharmacien d'officine, remplaçant
- Mme. **BRETEAU Aude**, Pharmacienne d'officine, Vineuil

ANNEE : 2024 - 2025

Directeur : Pr Denys BRAND

Directeur Adjoint : M. Matthieu JUSTE

Assesseurs : M. Gildas PRIE, Mme Mélanie BOUVIN PLEY, Mme Emilie ALLARD-VANNIER, M. Bruno GIRAudeau, Mme Claire POUPLARD, Mme Audrey OUDIN, Mme GERMON Stéphanie

ENSEIGNANTS

16 PROFESSEURS D'UNIVERSITÉ

ALLARD-VANNIER	Emilie	PHARMACIE GALENIQUE
ALLOUCHI	Hassan	CHIMIE PHYSIQUE
BOUDESOCQUE-DELAYE	Leslie	PHARMACOGNOSIE
BRAND	Denys	MICROBIOLOGIE
BRAIBANT	Martine	MICROBIOLOGIE
CHEVALIER	Stéphane	BIOCHIMIE GENERALE & BIOTHERAPIE
CHOURPA	Igor	CHIMIE ANALYTIQUE
CLASTRE	Marc	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
DIMIER-POISSON	Isabelle	PARASITOLOGIE & MYCOLOGIE MEDICALES, IMMUNITE ANTI-
ENGUEHARD-GUEIFFIER	Cécile	CHIMIE THERAPEUTIQUE
MAHEO	Karine	PHYSIOLOGIE
MAUPOIL-DAVID	Veronique	PHARMACOLOGIE
MUNNIER	Émilie	PHARMACIE GALENIQUE
TAUBER	Clovis	BIOPHYSIQUE & BIOINFORMATIQUE
VELGE-ROUSSEL	Florence	IMMUNOLOGIE PARASITAIRE
VIAUD-MASSUARD	Marie-Claude	CHIMIE ORGANIQUE

6 PROFESSEURS D'UNIVERSITÉ ET PRATICIENS HOSPITALIERS

ANTIER	Daniel	PHARMACIE CLINIQUE
ARLICOT	Nicolas	BIOPHYSIQUE & BIOINFORMATIQUE
EMOND	Patrick	BIOPHYSIQUE & BIOINFORMATIQUE
GIRAudeau	Bruno	SANTÉ PUBLIQUE, BIostatistique & ÉPIDÉMIologie
LANOTTE	Philippe	MICROBIOLOGIE
POUPLARD	Claire	HEMATOLOGIE

2 PROFESSEURS ÉMERITES

BARIN	Francis	MICROBIOLOGIE
THIBault	Gilles	IMMUNOLOGIE

33 MAITRES DE CONFÉRENCES

AUBREY	Nicolas	BIOCHIMIE GENERALE & BIOTHERAPIE
BESSON	Pierre	PHYSIOLOGIE
BIRER-WILLIAMS	Caroline	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
BONNIER (disponibilité)	Franck	CHIMIE ANALYTIQUE
BORDY	Romain	PHARMACOLOGIE & TOXICOLOGIE
BOUVIN-PLEY	Mélanie	MICROBIOLOGIE
BREDELOUX	Pierre	PHARMACOLOGIE
DAVID	Stéphanie	PHARMACIE GALENIQUE
DEBIERRE-GROCKIEGO	Françoise	PARASITOLOGIE & MYCOLOGIE MEDICALES, IMMUNITE ANTI-INfectieuse
DELAYE	Pierre - Olivier	CHIMIE THERAPEUTIQUE
DENEVAULT	Caroline	CHIMIE THERAPEUTIQUE
DOUZIECH-EYROLLES	Laurence	Affaire réglementaire et management de la qualité

DUMAS	Jean-François	BIOCHIMIE GENERALE ET BIOTHERAPIE
GERMON	Stéphanie	PARASITOLOGIE & MYCOLOGIE MEDICALES, IMMUNITE ANTI-INFECTIEUSE
GLEVAREC	Gaëlle	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
HERVE-AUBERT	Katel	CHIMIE ANALYTIQUE
JUSTE	Matthieu	PARASITOLOGIE & MYCOLOGIE MEDICALES, IMMUNITE ANTI-INFECTIEUSE
LAJOIE	Laurie	IMMUNOLOGIE
LANOUE	Arnaud	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
MARC	Jillian	BIOMOLECULES ET BIOTECHNOLOGIES VEGETALES
MAVEL	Sylvie	CHIMIE THERAPEUTIQUE
LOUDIN	Audrey	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
POUPET	Cyril	BIOLOGIE CELLULAIRE & BIOCHIMIE VEGETALE
PASQUALIN	Côme	PHARMACOLOGIE
PRIE	Gildas	CHIMIE ORGANIQUE
SAHLI	Ramla	PHARMACOGNOSIE
SIEROCKI	Pierre	CHIMIE ORGANIQUE
SOUCE	Martin	CHIMIE ANALYTIQUE
VERCOUILLIE	Johnny	BIOPHYSIQUE & BIOINFORMATIQUE
VERGER	Alexis	PHARMACIE GALENIQUE
VERGOTE	Jackie	AFFAIRE REGLEMENTAIRE ET MANAGEMENT DE LA QUALITE
VIERRON	Emilie	SANTÉ PUBLIQUE, BIostatistique & ÉPIDÉMIOLOGIE
ZHANG	Bei-Li	PHARMACOLOGIE

1 MAST

CAMUS GABRIEL	Mathilde	<i>Filière Officine</i>
---------------	----------	-------------------------

5 MAITRES DE CONFÉRENCES ET PRATICIENS HOSPITALIERS

FOUCAULT-FRUCHARD	Laura	PHARMACIE CLINIQUE
FOUCAULT	Amélie	HEMATOLOGIE
MARLET	Julien	MICROBIOLOGIE
POUPIN	Pierre	SANTÉ PUBLIQUE, BIostatistique & ÉPIDÉMIOLOGIE
VEYRAT DUREBEX	Charlotte	BIOCHIMIE CLINIQUE

3 AHU (Assistant Hospitalier Universitaire)

BOULARD	Pierre	IMMUNOLOGIE
DOUEZ	Emmanuel	PHARMACIE GALENIQUE
TULOUP	Vianney	PHARMACIE CLINIQUE

1 PRAG

WALTERS-GALOPIN	Susan	ANGLAIS
-----------------	-------	---------

1 CONTRAT D'ENSEIGNEMENT

GERBIER	Soledad	ANGLAIS
---------	---------	---------

3 CHARGÉS DE RECHERCHE

EPARDAUD	Mathieu	INRAE
MEVELEC	Marie-Noëlle	INRAE
MOIRE	Nathalie	INRAE



SERMENT DE GALIEN

En présence des Maîtres de la Faculté, je fais le serment :

D'honorer ceux qui m'ont instruit(e) dans les préceptes de mon art et de leur témoigner ma reconnaissance en restant fidèle aux principes qui m'ont été enseignés et d'actualiser mes connaissances ;

D'exercer, dans l'intérêt de la santé publique, ma profession avec conscience et de respecter non seulement la législation en vigueur, mais aussi les règles de Déontologie, de l'honneur, de la probité et du désintéressement ;

De ne jamais oublier ma responsabilité et mes devoirs envers la personne humaine et sa dignité ;

En aucun cas, je ne consentirai à utiliser mes connaissances et mon état pour corrompre les mœurs et favoriser des actes criminels ;

De ne dévoiler à personne les secrets qui m'auraient été confiés ou dont j'aurais eu connaissance dans l'exercice de ma profession ;

De faire preuve de loyauté et de solidarité envers mes collègues pharmaciens ;

De coopérer avec les autres professionnels de santé ;

Que les Hommes m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses. Que je sois couvert(e) d'opprobre et méprisé(e) de mes confrères si j'y manque.

Date : 10 juillet 2025

L'étudiant Marie GUIBLIN

Le Doyen de la Faculté

Professeur Denys BRAND

REMERCIEMENTS

A Monsieur Arnaud Lanoue, mon directeur de thèse et président du jury,

Je tiens à remercier dans un premier temps Monsieur Arnaud Lanoue, merci d'avoir dirigé ma thèse. Merci pour vos conseils et votre implication tout au long de cette thèse. Merci de votre disponibilité et de votre enseignement à la faculté qui m'a donnée envie d'approfondir mes connaissances dans la mycologie

A Madame Caroline BIRER-WILLIAMS, membre du jury,

Merci de votre intérêt porté à mon sujet de thèse, à votre présence pendant les TP de mycologie et votre bonne humeur.

A Monsieur Guillaume DESFORGES, membre du jury,

Merci d'avoir toujours été là que ce soit aujourd'hui pour la relecture et correction de ma thèse mais aussi dès mes premières années de fac à travers des périodes de révisions et des rires.

A Madame Aude BRETEAU, membre du jury,

Merci de partager avec moi cette passion champignon. Merci aussi d'avoir été ma maman corpo, d'être toujours disponible et à l'écoute. Merci d'être toi.

Je vous remercie pour l'intérêt et le temps porté à ma thèse.

A ma mère, Nathalie GUIBLIN et à ma tante Bénédicte LANTOINE

Merci d'avoir relu mon manuscrit autant de fois qu'il y a eu de versions, de m'avoir aidée à reformuler, retravaillé la mise en page et évincer mes fautes d'orthographe.

A ma famille,

A ma sœur, Julie, à mon père Benoit. À mes grands-parents Packy, Nany, Mamie et Papi. A mes oncles et tantes, mes cousines et mon cousin. Qui m'ont toujours soutenue et cru en moi dans ce long parcours que sont les études de pharmacie.

A la corpo,

Qu'aurais-je fait sans vous ? Merci de m'avoir accueillie et de toute la rigueur que ça m'a apportée mais aussi les fous rires et le soutien dans toutes les épreuves de la vie.

A Swann,

Merci d'avoir toujours su me rassurer avant les examens, de m'avoir épaulée à travers les années. Merci de ta présence et ta patience. Je t'aime.

Sommaire

Liste des figures	7
Liste des abréviations	9
Introduction.....	10
1. Généralités.....	11
1.1. Les mycètes	11
1.1.1. Définitions.....	11
1.1.2. Rôles des mycètes dans les écosystèmes	14
1.2. Changement climatique.....	27
1.2.1. Le climat.....	27
1.2.2. Types de climats.....	34
1.2.3. Réchauffement climatique global	41
2. Impact du changement climatique sur les mycètes dans le monde.....	46
2.1. Impact sur les saprotrophes du sol.....	50
2.2. Impact sur les ectomycorhizes	55
2.3. Impact sur les mycètes pathogènes	59
2.4. Impact sur les mycètes comestibles	62
2.5. Impact sur les mycètes associés aux lichens	64
3. Impact du changement climatique sur les mycètes en Europe.....	66
3.1. La croissance des macromycètes en Europe	66
3.2. Impact du changement climatique sur les mycètes européens.....	69
3.2.1. Impact du changement climatique sur les mycètes par région	69
3.2.2. Impact du changement climatique sur les mycètes selon leur rôle.....	75
3.2.3. Impact indirect du changement climatique sur les mycètes via les arbres	82
4. Impact du changement climatique sur les mycètes en France	84
4.1. Le climat français métropolitain	84
4.2. Changement climatique en France métropolitaine	85
4.3. Impact du changement climatique sur les mycètes de France.....	88
4.3.1. Impact sur la phénologie des mycètes du bassin méditerranéen.....	89
4.3.2. Impact sur les mycètes pathogènes.....	94
4.3.3. Impact sur les autres espèces	98
5. Conclusions	102
5.1. Protection des mycètes	103
5.2. Rôle du pharmacien d'officine	105

Liste des figures

Figure 1 - Arbre phylogénétique des mycètes.....	11
Figure 2 - Le cycle de vie d'un champignon basidiomycète	12
Figure 3 - Structure des hyphes	13
Figure 4 – Endomycorhize et Mycorhize d'orchidée.....	15
Figure 5 – Ectomycorhize.....	16
Figure 6 - Mycorhize éricoïde	16
Figure 7 - Le cycle du carbone	21
Figure 8 - Quantité de carbone stockée selon les types de mycorhizes.....	22
Figure 9 - Schéma des différents types de mycoremédiation.....	24
Figure 10 - Composition de l'atmosphère en pourcentage	27
Figure 11 - Fonctionnement de l'effet de serre	28
Figure 12 - Schéma du cycle de l'eau.....	29
Figure 13 - Schémas de l'impact du rayonnement solaire selon les saisons	30
Figure 14 - Schéma des vents selon les semestres.....	32
Figure 15 - Schéma représentant les zones climatiques selon le degré de latitude par rapport à l'équateur	34
Figure 16 - Carte des différents climats planétaires.....	40
Figure 17 - Anomalies de température moyenne des terres et mers du monde.....	41
Figure 18 - Variation El Niño et La Niña depuis les années 1900.....	42
Figure 19 - Projection des taux émis de CO ₂ , CH ₄ et N ₂ O selon les scénarios de RCP	44
Figure 20 - Prédiction des émissions de CO ₂ post énergies fossiles.....	45
Figure 21 - Liste de Rouge internationale des mycètes	46
Figure 22 - Menaces à la vie des macromycètes répertoriés sur la Liste Rouge internationale.....	47
Figure 23 - Menace pour la survie des Basidiomycètes	49
Figure 24 - Menace pour la survie des Ascomycètes	49
Figure 26 - Schéma du cycle de l'azote dans les sols (47,48).....	53
Figure 25 - Taux de mycètes décomposeurs du sol selon la température	51
Figure 27 - <i>Hypholoma fasciculare</i>	55
Figure 28 - <i>Paxillus involutus</i>	56
Figure 29 - Interaction CO ₂ - plante - température – MEc.....	57
Figure 30 - Schéma du changement d'association MA-plantes	58
Figure 31 - <i>Tricholoma matsutake</i>	63
Figure 32 - Facteurs influant la pousse des lichens par importance.....	64
Figure 33 - Différence à la moyenne de pousse automnale Européenne en jour selon la latitude à une altitude de 0m au dessus du niveau de la mer.....	66
Figure 34 - Différence à la moyenne pousse automnale Européenne en jour selon altitude...	67
Figure 35 - Différence à la moyenne de pousse printanière Européenne en jour selon à gauche la latitude et à droite l'altitude	67

Figure 36 - <i>Morchella esculenta</i>	69
Figure 37 - <i>Morchella elata</i>	69
Figure 38 - Proportion d'espèces pour lesquelles la période de fructification a changé entre 1970 et 2007	70
Figure 39 - Différence de date de pousse en jour entre 1950 et 2009 chez les espèces de Russules	71
Figure 40 - <i>Boletus edulis</i>	73
Figure 41 - Lichens utilisés dans la surveillance du taux d'azote atmosphérique au RU	80
Figure 42 - Carte de de position de polluants azotés au Royaume Uni	81
Figure 43 - Différences entre les cernes de croissance	82
Figure 44 - Types de climats français	84
Figure 45 - Correspondance entre le réchauffement planétaire et réchauffement de France	85
Figure 46- Températures moyennes annuelles de France et leur écart référence 1900-1930	85
Figure 47 - Température annuelle moyenne en France et les projections à venir	86
Figure 48 - Prédications des changements des températures moyennes en France en hiver ...	86
Figure 49 - Prédications des changements des températures moyennes en France en été	87
Figure 50 - Niveau des nappes phréatiques entre le 01 septembre 2022 et le 31 avril 2023 et le 01 janvier 2024 et le 31 décembre 2024	88
Figure 51 - Morphologie des macromycètes	89
Figure 52 - <i>Tuber melanosporum</i> ou Truffe noire	90
Figure 53 – Œuf de <i>Phallus impudicus</i> ou Satyre puant, représentant des Phallacées	90
Figure 54 - <i>Lycoperdon perlatum</i> ou Vesse de loup, représentant des Lycoperdacées	90
Figure 55 - Sites de cueillette dans l'étude du bassin méditerranéen français	91
Figure 56 - Répartition du chêne vert (en a)) et du hêtre (en b)) en 2007 et leur projection de répartition en 2100 des suites du changement climatique	99
Figure 57 - Zones climatiques française à venir	100

Liste des abréviations

Dans l'ordre alphabétique

C	: Carbone
CO₂	: Dioxyde de carbone
EW	: Earlywood (Bois Initial)
GES	: Gaz à effet de serre
HAP	: Hydrocarbures aromatiques polycycliques
LW	: Latewood (Bois final)
MA	: Mycorhizes arbusculaires
MEc	: Ectomycorhizes
NDVI	: Normalized Difference Vegetation Index (Indice de végétation par différence normalisée)
N	: Azote
ONF	: Office National des Forêts
pH	: Potentiel hydrogène
RCP	: Representative Concentration Pathways (trajectoire représentative de concentration)
TRACC	: Trajectoire de Réchauffement de Référence pour l'Adaptation au Changement Climatique

Introduction

Au cours du cursus pour devenir pharmacien d'officine, l'étude des mycètes est au programme de la filière officinale. A la faculté Philippe Maupas de Tours, nous avons la chance d'aborder cet apprentissage sur des spécimens frais. Cela permet à la fois une connaissance plus approfondie des espèces locales mais aussi un suivi dans leur évolution dans le temps.

Un commentaire formulé par Mr Lanoue, enseignant la mycologie officinale, lors d'une sortie en cinquième année m'avait particulièrement marquée. Il l'avait alors mentionné en passant : « Cette espèce, avant ne poussait que dans le sud de la France, depuis quelques années elle est observable en Touraine parce que le climat devient plus doux ». Cette remarque avait éveillé ma curiosité.

Les changements climatiques, nous le savons, ont un impact sur les espèces végétales et animales. Cependant les mycètes, ou champignons, sont un règne à part, distinct des règnes animal et végétal. Ils peuvent être macro comme microscopiques, leurs rôles sont multiples, souvent liés à d'autres espèces terrestres. Il est donc légitime de se poser la question, qu'en est-il de l'impact du réchauffement climatique sur les espèces fongiques ? Leur existence est-elle également touchée ? Si oui, de quelle manière et quelles en sont les conséquences ?

Ce manuscrit vise à dresser un état des connaissances actuelles sur le sujet. Au cours de mes recherches il m'a paru pertinent de considérer l'impact de ces changements sur le monde fongique d'abord de manière globale puis en allant vers des zones géographiques plus précises. En effet les études réalisées à ce sujet se situent à l'échelle internationale et parfois des phénomènes observés à grande échelle sont visibles à plus petite échelle. C'est pourquoi nous allons d'abord recenser les impacts du changement climatique sur la vie des mycètes d'abord à l'échelle mondiale, puis Européenne et enfin en France métropolitaine.

Mais avant toute chose, il est essentiel de définir ce que l'on entend par règne fongique et par climat. Une fois ces notions clarifiées, nous pourrons présenter brièvement l'état du climat actuel, les changements observés et leurs conséquences à l'échelle mondiale, avant de s'intéresser à leurs impacts sur le monde fongique.

1. Généralités

Les mycètes (ou champignons) représentent le deuxième plus grand groupe d'organismes terrestres en nombre d'individu, après les insectes. Ils présentent une grande diversité écologique, morphologique, phylogénétique et sont distribués de manière ubiquitaire sur les terres émergées comme dans les milieux aquatiques. On estime qu'il en existerait entre 2,2 et 3,8 millions d'espèces différentes. (1) Les espèces fongiques parasitiques d'importance médicale responsables de mycoses ne sont pas abordées ici.

1.1. Les mycètes

1.1.1. Définitions

À l'heure actuelle, la classification des mycètes est toujours en cours de redéfinition grâce à l'évolution des nouvelles techniques d'identification phylogénétique moléculaire. Cette technique consiste à relever les différentes mutations entre les génomes des espèces étudiées. En effet l'évolution se fait grâce à des mutations successives, moins il y en a de différentes entre deux espèces plus celles-ci sont proches sur le plan évolutif. Grâce à cela on définit plusieurs groupes. Les familles de Basidiomycota et Ascomycota, représentant les macromycètes, sont caractérisées par un stade dicaryotique (leurs cellules possèdent deux noyaux) (2). Les autres groupes fongiques sont majoritairement constitués de micromycètes, des champignons microscopiques. (Figure 1)

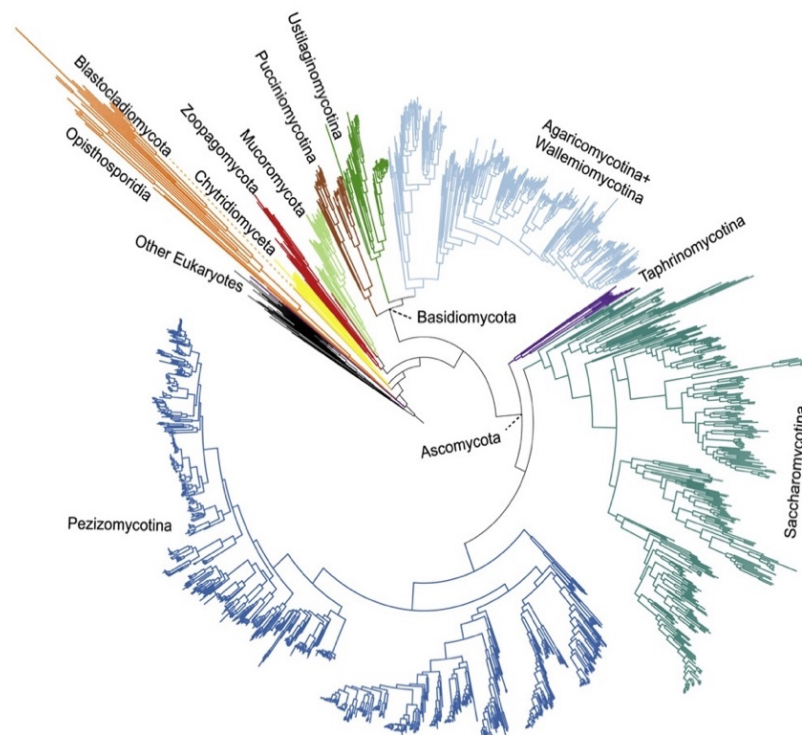


Figure 1 - Arbre phylogénétique des mycètes (2)

Les macromycètes appartiennent au groupe des Eumycètes. Leurs structures de fructification, appelées sporophores, sont visible à l'œil nu. C'est souvent à ces structures que l'on fait référence lorsqu'on utilise le terme « champignons » dans le langage courant, mais elles ne représentent en réalité qu'une petite partie de l'organisme macromycète et ne perdurent qu'une dizaine de jours. (3)

Les macromycètes sont des thallophytes, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas de tissus différenciés comme les feuilles ou les tiges des plantes. Leur appareil végétatif (ou thalle), appelé mycélium, est composé de cellules indifférenciées formant des filaments souterrains : les hyphes. Il se développe grâce à une croissance apicale de ces hyphes (4). Les filaments, qui le composent, finissent par bourgeonner et donner un primordium. C'est un moment de transition avant la formation du sporophore, où le mycélium continue de croître mais de façon plus dense jusqu'à la formation d'un sporophore. (5) Une fois émergé du sol, les spores formées au niveau de l'hyménium vont être répandues (par voie aérienne le plus souvent) pour produire un nouveau mycélium. (Figure 2)

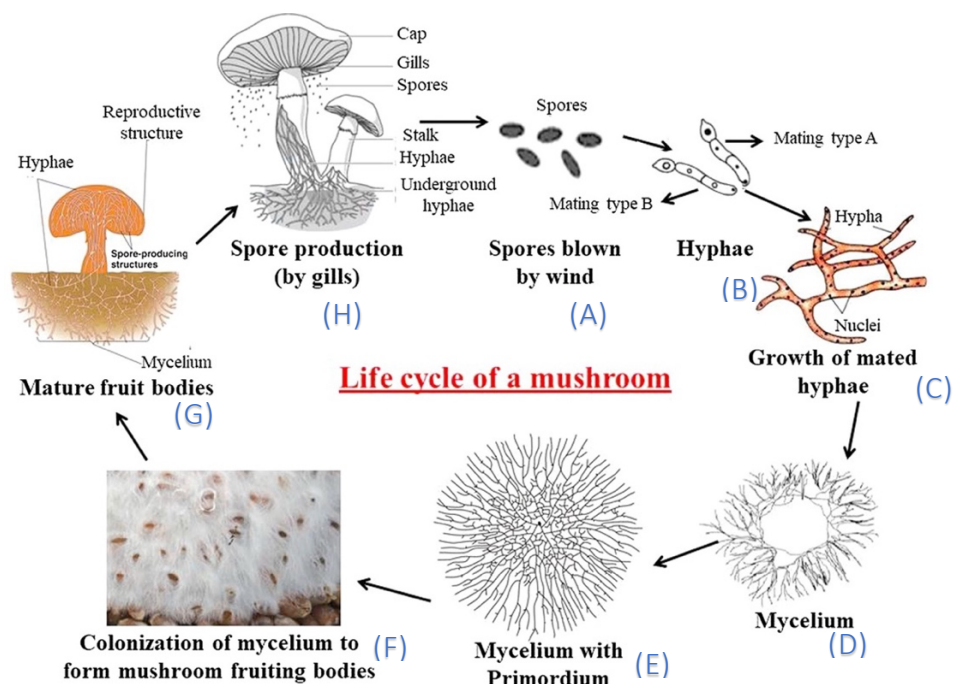


Figure 2 - Le cycle de vie d'un champignon basidiomycète
(6)

- (A) : La dispersion des spores par le vent,
- (B) : Les hyphes et leur reproduction type sexuel A et type B
- (C) : Les hyphes complètement formées
- (D) : Le mycélium
- (E) : Le mycélium primordium
- (F) : La colonisation du mycélium pour donner le sporophore
- (G) : Le sporophore mature ; on voit qu'il est fait d'hyphes car c'est un thallophyte
- (H) : La production et libération des spores par les lamelles

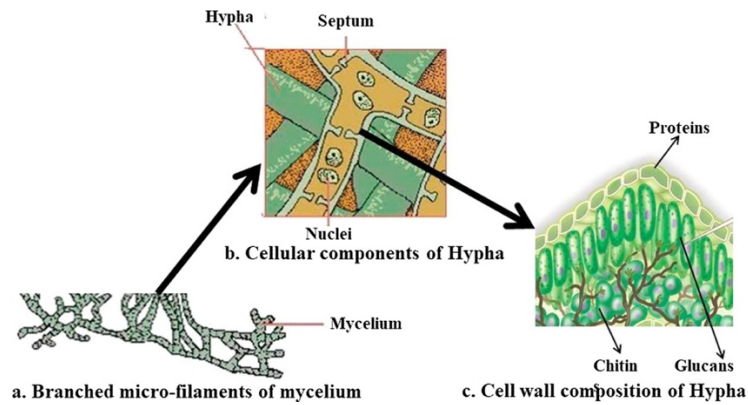


Figure 3 - Structure des hyphes

(6)

- a. Le mycélium sous forme de microfilaments à embranchements
- b. Zoom sur les hyphes et leur composition
- c. Composition de la paroi des hyphes

Les cellules des mycètes comme les cellules animales sont hétérotrophes pour le carbone, elles le dégradent de la matière organique grâce à des enzymes afin de l'utiliser comme source d'énergie, et possèdent une paroi riche en chitine. Celle-ci leur confère une meilleure résistance. (Figure 3) (7) Les micromycètes quant à eux se différencient des macromycètes par l'absence de fructification visible à l'œil nu. Ils ont cependant les mêmes caractéristiques que les macromycètes.

1.1.2. Rôles des mycètes dans les écosystèmes

Les rôles des macromycètes dans l'environnement sont multiples et s'exercent en interaction étroite avec d'autres formes de vie, que ce soit à leur avantage ou à leur détriment. Nous allons les découvrir ci-après et comprendre leur importance dans la vie terrestre.

1.1.1.1 Les saprotrophes

Les mycètes saprotrophes se nourrissent de matière organique animale ou végétale, morte ou en décomposition, parfois en favorisant le processus de décomposition par invasion via leur mycélium. En effet, pour leur croissance les mycètes ont besoin de certains éléments chimiques tels que le calcium, le fer, le zinc. Ils ont également besoin d'acide gras et sucres (7). Ces éléments sont obtenus via la décomposition de matière organique.

Il existe plusieurs groupes d'espèces de mycètes saprotrophes, classés en fonction du processus de dégradation. Certains désagrègent de la litière des forêts, d'autres du bois mort ou encore des excréments. (8) Ainsi les mycètes saprotrophes constituent un maillon essentiel dans le cycle du carbone.

Les espèces comme *Coprinopsis comatus* (Coprin chevelu), *Auricularia auricula-judae* (Oreille de Judas) et *Psilocybe coprophila* (Psilocybe coprophile) sont toutes saprophytes. Le premier des litières, le second du bois mort et le dernier des excréments.

1.1.1.2 Les formes symbiotiques

Les symbioses sont une association biologique dans laquelle les différentes espèces impliquées tirent bénéfice l'une de l'autre. Les mycètes interagissent avec plusieurs autres organismes, notamment les racines des plantes à système vasculaire et des algues ou bactéries. Il en résulte différentes symbioses que nous allons détailler ci-dessous.

- **Les mycorhizes**

La première symbiose que nous allons explorer est celle qui associe les champignons aux racines de plantes, elle s'appelle mycorhize. Il existe plusieurs types :

- Les mycorhizes arbusculaires ou endomycorhizes (MA) : c'est le type le plus répandu. Le mycélium se développe dans la racine même de la plante. Cela concerne 78% des familles de plantes vasculaires. (Figure 4) (8–10)

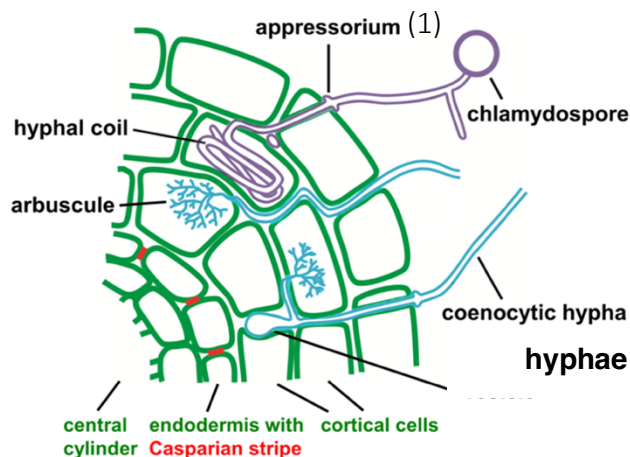


Figure 4 – Endomycorhize et Mycorhize d'orchidée
(11) © M.Piepenbring, CC BY-SA

En vert et rouge : les structures de la racine

Ecrit en noir : les structures du champignon

En bleu : endomycorhize

En violet : mycorhize d'orchidée

(1) : structure permettant à une spore d'adhérer à la surface de la cellule de la plante pour y appliquer une pression et y passer à travers pour mettre en place la mycorhize.

- Les ectomycorhizes (MEc) : Elles se développent via une interface intercellulaire, au niveau de l'apoplasme (extérieur de la membrane plasmique végétale), autour de la racine et sont faites d'un réseau d'hyphes ramifiées.

Cela donne un aspect de manchon qui entoure la racine sans pénétrer réellement l'intérieur des cellules. Elles ne concernent que 2% des espèces végétales et sont souvent retrouvées dans des climats tempérés. C'est le cas par exemple des racines de hêtre associées aux *Laccaria amethystina* (Laccaire améthyste). (Figure 5)

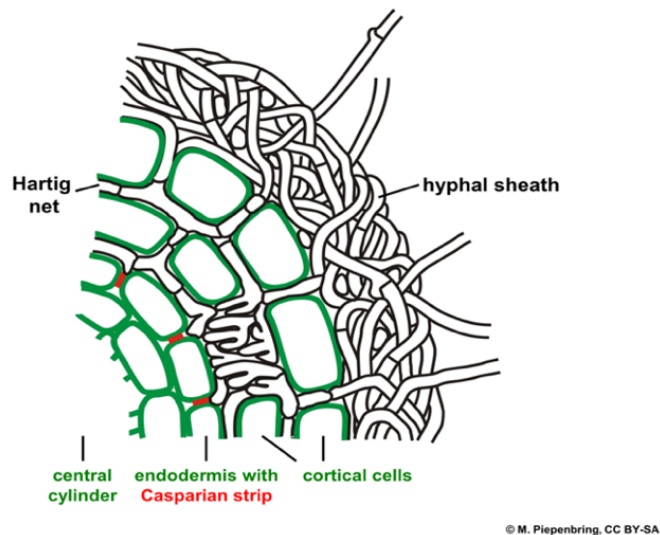


Figure 5 – Ectomycorhize

- Les mycorhizes éricoïdes : elles sont en symbiose avec les plantes de la famille des Ericaceae (dont les genres principaux sont Erica, Vaccinium, Gaultheria en autres) ainsi qu'avec certains autres macromycètes. Elles se développent par un enroulement des hyphes à l'intérieur des cellules racinaires. C'est le cas des racines de myrtilliers associées aux *Pezoloma ericae*. (Figure 6)

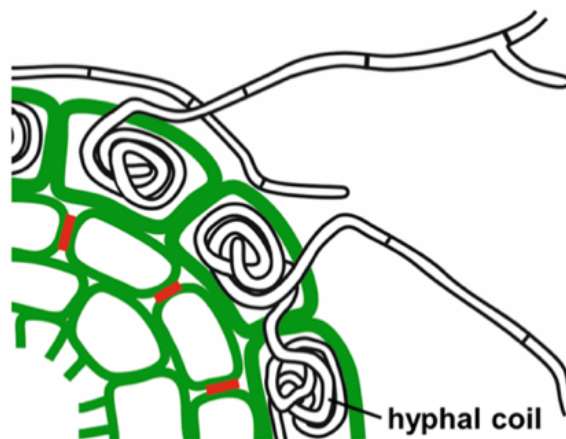


Figure 6 - Mycorhize éricoïde
(11) © M. Piepenbring, CC BY-SA

- Les mycorhizes d'orchidées : enroulement intracellulaires (pelotons) dans le cortex racinaire d'orchidée (Figure 4).

De manière générale, ces symbioses permettent aux racines végétales d'avoir un accès facilité à l'azote du sol, au phosphore et à l'eau pour les racines végétales. Il en résulte une meilleure nutrition qui favorise la croissance des plantes mycorhizées. On observe également une résistance accrue aux phytopathogènes des racines mycorhizées, à la sécheresse et aux métaux lourds qui sont filtrés par les hyphes. Il a été montré que dans le cas de MA, on observait une production de fleurs en plus grand nombre et de plus grande taille. Cela augmente la production de pollen et génère un nectar en plus grande quantité et plus sucré. En retour, la plante mycorhizée fournit au champignon les composés carbonés issus de sa photosynthèse sous forme assimilable. (8–10)

- **Les formes lichéniques**

Le deuxième type de symbiose est celui entre les mycètes et des organismes autotrophes tels que les cyanobactéries ou les algues. Il s'agit des lichens.

A la différence des plantes, les lichens n'ont pas de système vasculaire ou conducteur. L'eau et les nutriments sont captés directement dans l'environnement et non redistribués à partir d'un seul endroit. La symbiose permet aux mycètes d'obtenir, grâce aux cyanobactéries ou aux algues, des nutriments assimilables tels que l'azote et des glucides. En retour, ces derniers reçoivent une protection et des nutriments comme des sels minéraux. Les lichens sont un très bon marqueur de pollution car ils absorbent les polluants atmosphériques. (cf 3.2.2.4.) (12)

Ces lichens jouent un rôle important dans l'assimilation de l'eau et des précipitations en forêt. Ils contribuent donc au cycle de l'eau. (cf 1.2.1) (8)

1.1.1.3 Les parasites

Contrairement à la symbiose, le parasitisme est une interaction entre deux espèces où seul l'une des deux tire des bénéfices. On le nomme « parasite », l'autre organisme est appelé espèce hôte, lui fournit les ressources nécessaires à sa croissance et sa reproduction du parasite, sans en tirer aucun avantage.

Il existe plusieurs types de parasites spécifiques aux macromycètes :

- Le biotrophisme : le mycète se nourrit aux dépens de l'hôte mais ne le tue pas, c'est le cas de *Puccinia graminis* qui parasite les plantes céréalières. Aussi appelé rouille noire.
- Le nécrotrophisme : il tue l'hôte pour se nourrir, c'est le cas de *Gaeumannomyces graminis* parasite des plantes graminées et responsable du piétin-échaudage.
- L'hémibiotrophisme : il peut passer de biotrophie à nécrotrophie en fonction de l'état de son hôte. C'est le cas de *Guignardia bidwellii*, parasite des vignes responsable de la pourriture noire. (13)

Le parasitisme fongique provoque des dégâts majeurs sur les plantes cultivées ; lorsque son développement n'est pas contrôlé, de plus la présence de mycotoxines peut rendre les denrées alimentaires impropres à la consommation et à la vente. Cependant, il peut aussi avoir des effets positifs en éliminant les individus malades ou affaiblis d'une population végétale et permettent donc un renouvellement des générations. (8)

1.1.1.4 Rôle sur la fertilité et la qualité des sols (9)

En pédologie, le sol est la couche superficielle de la croûte terrestre située à l'interface entre la lithosphère (l'enveloppe rigide de la surface de la Terre) et l'atmosphère. La santé du sol dépend à la fois de sa fertilité, sa structure physique et son activité biologique. La fertilité représente la capacité du sol à pouvoir fournir les nutriments essentiels à la pousse des plantes. La qualité du sol quant à elle est sa capacité à fonctionner correctement dans un écosystème donné afin de permettre un maintien correct de la productivité, de la qualité environnementale et de la santé des plantes et animaux qui y résident. (14) Les mycètes influent sur ces deux facteurs par leurs nombreuses interactions avec le sol. Ceux-ci peuvent être classés en trois catégories fonctionnelles : les contrôleurs biologiques, les régulateurs d'écosystèmes et les décomposeurs.

Les régulateurs d'écosystèmes sont responsables de la formation structurale du sol et de la modification de l'habitat d'autres organismes. C'est ce que l'on appelle la régulation de la dynamique des processus physiologiques du sol. C'est le cas par exemple de *Hymenoscyphus ericae* impliqué dans des mycorhizes éricoïdes et qui dégrade la lignine (15).

Les contrôleurs biologiques peuvent, quant à eux, réguler les maladies, les nuisibles et la croissance des autres organismes. Cela permet de garder un sol en bonne santé où les espèces végétales sont protégées des organismes pathogènes et peuvent mieux pousser. Cela est réalisé par des espèces comme de *Trichoderma sp.* qui sont utilisées comme antagoniste des *Armillaria mellea* dans les infections racinaires à ces dernières (16,17).

Dans le cas de la santé des sols agricoles, certains mycètes ont la capacité de dégrader les cellules d'autres champignons pathogènes et donc de les éliminer. Ils contribuent ainsi à réguler les maladies fongiques du sol sans avoir à utiliser des fongicides qui tueraient les champignons au cœur des associations bénéfiques telles que les mycorhizes tels que *Funneliformis mosseae*, qui protège les pieds de tomates de *Pseudomonas syringae*. (18) La présence de mycorhizes arbusculaires dans ces sols permet aussi d'obtenir des populations de plantes plus résistantes et une plus grande production.

Dans les prairies, les mycètes jouent un rôle positif majoritairement grâce à leur activité de décomposeurs de matière organique et biochimique. Cependant, ils peuvent avoir un effet négatif sur la biodiversité des prairies par leur sécrétion d'enzymes, de composés organiques et de polysaccharides dans le sol.

Dans les forêts, la présence d'ectomycorhizes permet de maintenir la biodiversité de la masse microbienne (champignons et bactéries) du sol, elle-même importante pour sa santé et sa fertilité. En effet la présence des mycètes dans ces sols favorise une meilleure rétention de l'eau et une bonne qualité nutritionnelle de sa litière pour les microorganismes y résidant ce qui permet une plus grande diversité de ces derniers qui participent à diverses fonctions essentielles du sol.

Certains mycètes sont cependant nocifs pour les forêts notamment les pathogènes et parasites des arbres. Ces derniers colonisent les arbres et par nécrotrophisme les éliminent ce qui impacte la santé des sols des forêts qui sont moins peuplées. Les champignons de l'espèce de *Heterobasidion annosum*, parasites des bouleaux et conifères et induisant la maladie du rond en sont un bon exemple. (9)

1.1.1.5 Rôle dans le cycle du carbone dans les sols

Le cycle du carbone est un cycle biogéochimique intervenant entre plusieurs types de réservoirs et représentant un échange d'éléments chimiques.

Le carbone est présent sur Terre dans quatre grands réservoirs et sous différentes formes :

- Dans l'atmosphère sous forme de dioxyde de carbone (CO_2) gazeux
- Dans l'eau sous forme de CO_2 dissout
- Dans la lithosphère sous forme de roches carbonées
- Dans la biosphère sous forme de matière organique

Il y a des échanges entre ces réservoirs, qui en principe, sont à l'équilibre pour que la quantité de carbone totale sur Terre reste égale et que seule la répartition entre eux varie. Ces échanges sont réalisés par la végétation par exemple qui en réalisant la photosynthèse consomme du CO_2 sous forme gazeuse mais le produit sous forme de matière organique qui lui sera utilisé par la masse microbienne du sol comme source de carbone. L'équilibre entre les réservoirs est important car le CO_2 est un gaz à effet de serre (GES). Son augmentation sous forme gazeuse dans l'atmosphère est corrélée à une augmentation de la température moyenne de la planète. (Figure 7) (19,20)

The global carbon cycle

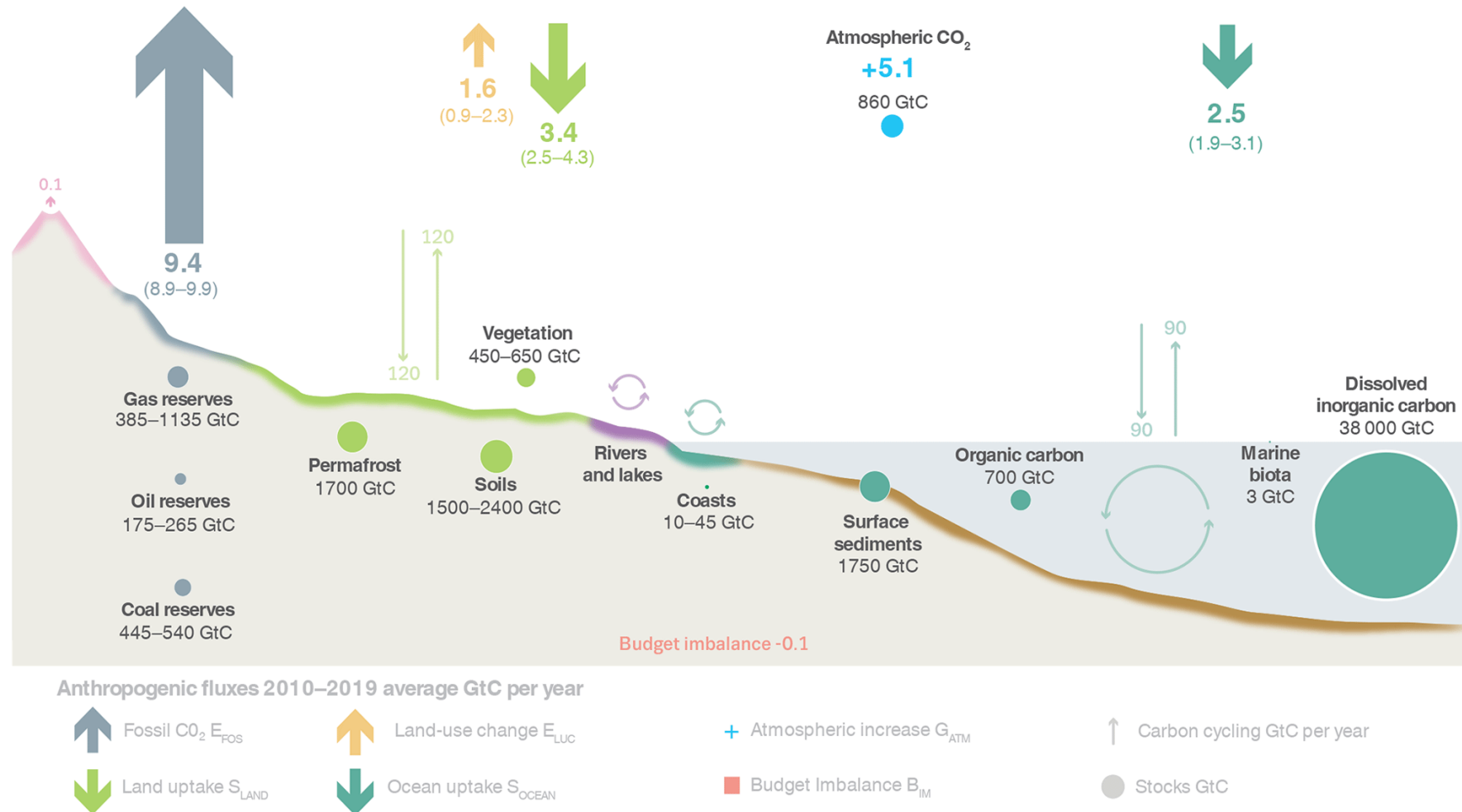


Figure 7 - Le cycle du carbone

Ce schéma représente les échanges entre les différents réservoirs de carbone sur Terre de 2010 à 2019. Il montre qu'actuellement ces échanges contribuent à augmenter la proportion de CO₂ dans l'atmosphère et qu'ils ne sont pas à l'équilibre dû à des perturbations anthropogéniques (19)

Les mycètes ont un rôle crucial dans le cycle du carbone. Ceux dont les hyphes sont impliqués dans les mycorhizes arbusculaires permettent d'augmenter la séquestration du carbone dans le sol par deux moyens : en redirigeant le carbone utilisé dans la respiration, ou en formant des agrégats et en les maintenant. Ces agrégats protègent le carbone de la dégradation par les microbes du sol et donc permettent une meilleure séquestration du carbone. Cela permet également une plus grande stabilité du sol. (21)

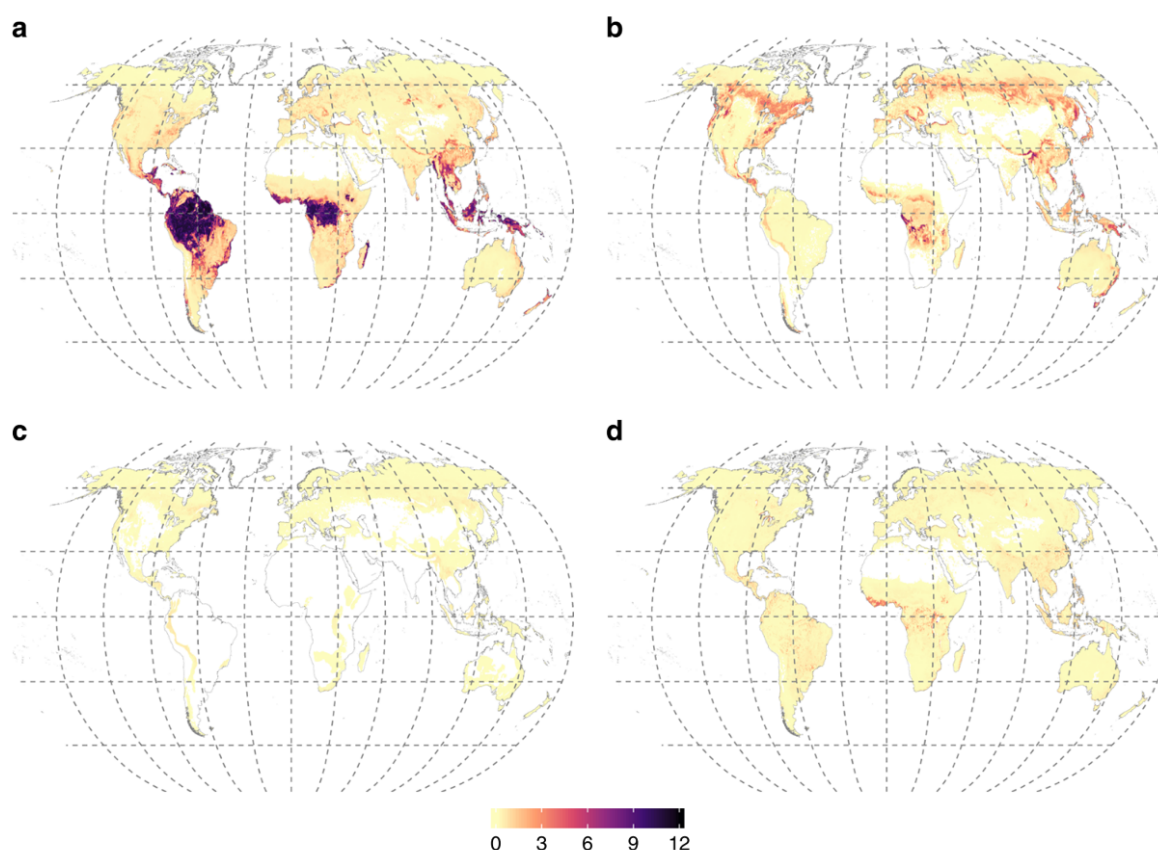


Figure 8 - Quantité de carbone stockée selon les types de mycorhizes

a. Mycorhizes arbusculaires 241 ± 15

b. Ectomycorrhizes 100 ± 17

c. Mycorhizes éricoides 7 ± 1.8

d. Plantes non mycorhizées 29 ± 5.5 en GT (en moyenne avec intervalle de confiance de 90%)
(22)

Sur la Figure 8 il est représenté la quantité de carbone stocké dans les puits de carbone grâce aux mycorhizes. On peut constater que tous les types de mycorhizes contribuent à ce stockage. Sur la partie *d.* de cette figure, il est représenté la masse stockée grâce à des plantes non mycorhizées. Les mycorhizes représentant le plus de stockage sont celles arbusculaires, comme décrit plus tôt, ces dernières représentent 78% des mycorhizes. On peut voir sur cette figure qu'elles sont très présentes le long de l'équateur dans des milieux à climat chauds, humides et à température constante tandis que les autres sont plus présentes dans l'hémisphère nord.

Grâce aux données disponibles, on peut estimer un stockage d'environ 348 GT grâce aux champignons en symbiose mycorhizienne tandis que les plantes non mycorhizées représentent environ 29 GT. Une différence très importante est notable et cela montre l'importance de protéger les plantes mycorhizées et leur environnement pour ne pas perdre les puits de carbone du monde.

1.1.1.6 Rôle dans la dépollution du sol

De nos jours de nombreux sols sont contaminés, notamment par des hydrocarbures de la famille des aromatiques polycycliques (HAP), des pesticides et des éléments traces métalliques. Les solutions pour traiter ces pollutions restent limitées à ce jour. Parmi elles, les méthodes de bioremédiation, reposant sur l'action de souches fongiques biologiques par bioremédiation grâce aux plantes et aux micro-organismes apparaissent comme les plus écologiques et prometteuses. (8)

Parmi les méthodes de bioremédiation les plus prometteuses figure la mycoremédiation. Certaines espèces de macromycètes sont capables de bio-absorber les métaux toxiques qu'elles accumulent dans les cellules de leur sporophore. Ce mécanisme bien qu'efficace pour la dépollution des sols, se fait au détriment de leur reproduction et croissance. Le sporophore devenu impropre à la consommation agit alors comme un réservoir biologique des polluants. (9,23)

La mycoremédiation des sols se fait grâce à des processus distincts (8) (Figure 9) :

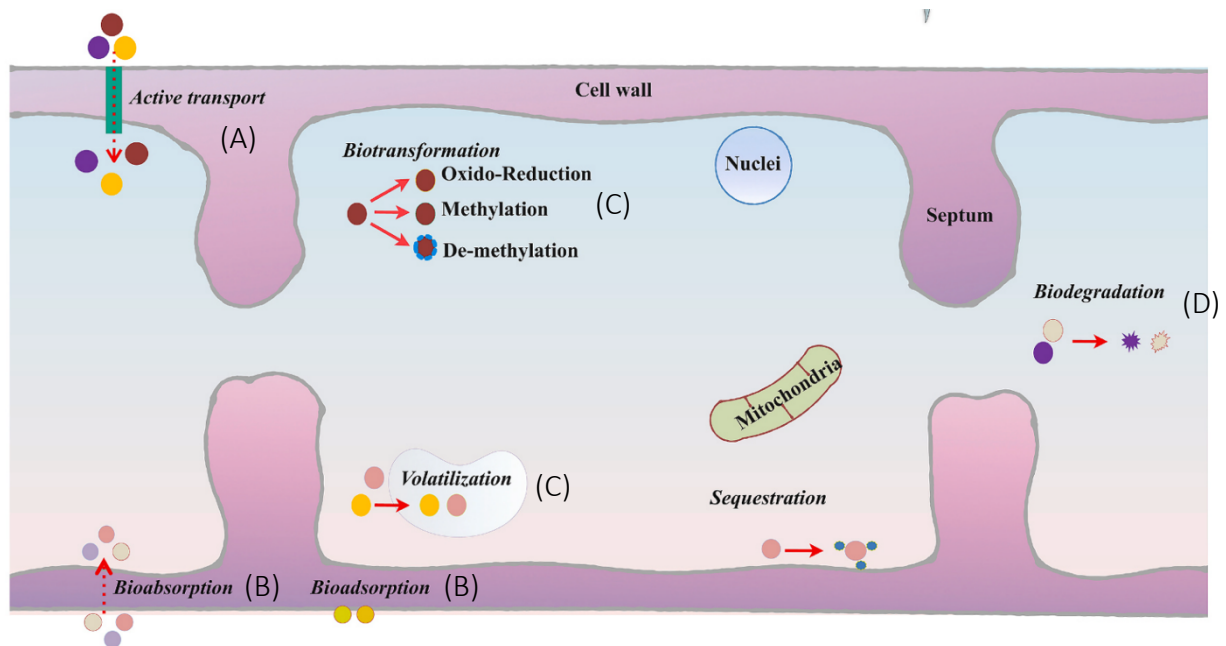


Figure 9 - Schéma des différents types de mycoremédiation (24)

(A) : Bioaccumulation

(B) : Biosorption

(C) : Bioconversion

(D) : Biodégradation

- La biodégradation : ce sont les enzymes catalytiques des mycètes qui provoquent une dégradation des molécules organiques. Ce processus n'est efficace que sur les HAP et pesticides.
- La biosorption : il s'agit d'une phase d'adsorption passive par le champignon. Elle est conditionnée notamment par le pH, la température, la matière organique, l'âge du mycète et la nature des anions et cations. Elle s'opère sur les polluants métalliques car elle est dépendante des charges des ions. Les cations métalliques peuvent être adsorbés par effets électrostatiques sur des groupements de la paroi cellulaire ou former des chélates avec les groupements aminés des parois mycéliennes. Elle peut également se faire via l'absorption passive de molécules à travers la paroi de la cellule du mycète. La biosorption est réalisée par des mycètes vivants ou morts. (23)
- La bioaccumulation : c'est un processus actif, propre aux mycètes vivants qui consiste en un transport et une accumulation des polluants dans les cellules, qui peuvent ensuite être intégré au métabolisme fongique.
- La bioconversion : elle se fait par culture des mycètes d'intérêt et permet de transformer les déchets organiques et contaminants en produits valorisables tels que des biomatériaux ou des sources d'énergie.
- La séquestration : implique la synthèse d'un complexe chélaté intracellulaire. Elle fait suite à la bioaccumulation et permet le stockage des polluant dans des vacuoles intracellulaires.
- La volatilisation : incluse dans le processus de biotransformation mais est réalisée par un processus différent donc séparée sur le schéma. (24)

Les champignons sont également capables de dégrader les éléments plastiques ce qui pourrait aider dans la remédiation des sols et des eaux contaminées. En effet plus de 200 espèces fongiques capables de dégrader les microplastiques ont été identifiées. Celles-ci font parties des Famille d'Ascomycètes, Basidiomycètes et Mucoromycètes couvrant ainsi une grande diversité d'habitat et de conditions environnementales. Les plastiques pourraient donc être dégradés à grande échelle et de manière respectueuse de l'environnement.

Chaque classe de mycètes est spécialisée dans la dégradation de types spécifiques de polymères couvrant les sept types de plastiques synthétiques les plus utilisés dans le monde. Le polytéréphtalate d'éthylène (PET), le polyéthylène haute densité (HDPE), le polychlorure de vinyle (PVC), le polyéthylène basse densité (LDPE), le polypropylène (PP), le polystyrène (PS) et d'autres plastiques comme l'acrylique, les polycarbonates, l'acide polylactique (PLA), les fibres et le nylon. Ces plastiques synthétiques considérés comme non biodégradables, pourraient être dégradés par certaines espèces fongiques, ce qui positionne les mycètes comme une solution innovante pour remédier les eaux et sols pollués. (25,26)

Nous avons vu lors de cette partie que les mycètes vivent en communauté avec beaucoup d'autres espèces, notamment végétales. Cette interaction avec leur environnement proche est menacée par le changement climatique. Nous allons voir dans la partie qui suit ce qu'est le changement climatique afin de mieux comprendre son impact sur les champignons.

1.2. Changement climatique

Le changement climatique est un terme que l'on rencontre beaucoup. Pour le comprendre, nous allons d'abord définir le climat terrestre avant d'aborder ce qu'il est réellement.

1.2.1. Le climat

Le climat terrestre dépend de l'équilibre entre l'énergie solaire reçue et celle renvoyée par rayonnement de la Terre vers l'espace.

L'atmosphère terrestre (Figure 10) est composée de plusieurs éléments notamment de vapeur d'eau, de diazote, de dioxygène, d'argon et de CO₂.

Gas name	Percentage (%)
Nitrogen	78.084
Oxygen	20.946
Argon	0.934
Carbon dioxide	0.0389
Neon	0.00182
Helium	0.000524
Methane	0.00015

Figure 10 - Composition de l'atmosphère en pourcentage (20)

L'atmosphère terrestre joue un double rôle :

- D'une part, elle protège les êtres vivants des rayonnements solaires nocifs.
- D'autre part, elle retient l'énergie émise par la Terre pour en renvoyer une partie vers le sol afin de maintenir une température acceptable. C'est ce que l'on appelle l'effet de serre.

La quantité d'énergie incidente du soleil est partiellement absorbée avant d'arriver sur Terre grâce à l'oxygène et l'ozone de la haute atmosphère, à la vapeur d'eau et au gaz carbonique de basse atmosphère. La quantité d'énergie restante atteignant la surface terrestre va être partiellement réfléchiée et ce en fonction de la couleur de la matière sur laquelle elle arrive. C'est ce qu'on appelle l'albédo : plus la couleur est claire plus elle renvoie la lumière, plus elle est foncée plus elle absorbe la lumière et donc de l'énergie.

La quantité d'énergie émise par le soleil arrivant sur la Terre réchauffe alors la surface du sol. Lorsque celui-ci est chauffé il émet de l'énergie sous forme de rayonnement électromagnétique, principalement dans le domaine de l'infrarouge. Ces infrarouges sont en partie renvoyés vers l'atmosphère, où ils sont absorbés puis réémis par les gaz à effet de serre. Ensuite, par effet de serre, l'atmosphère renvoie la majorité de ces infrarouges vers la Terre qui se réchauffe. (Figure 11)

Aujourd'hui la notion de « gaz à effet de serre » (GES) a une connotation plutôt négative. En réalité, les gaz à effet de serre sont indispensables pour la vie sur Terre car ils permettent de maintenir une température compatible avec la vie. C'est leur quantité en constante accroissement qui est nocive car elle emprisonne trop de chaleur sous l'atmosphère et cela fait monter la température globale de la Terre. (27)

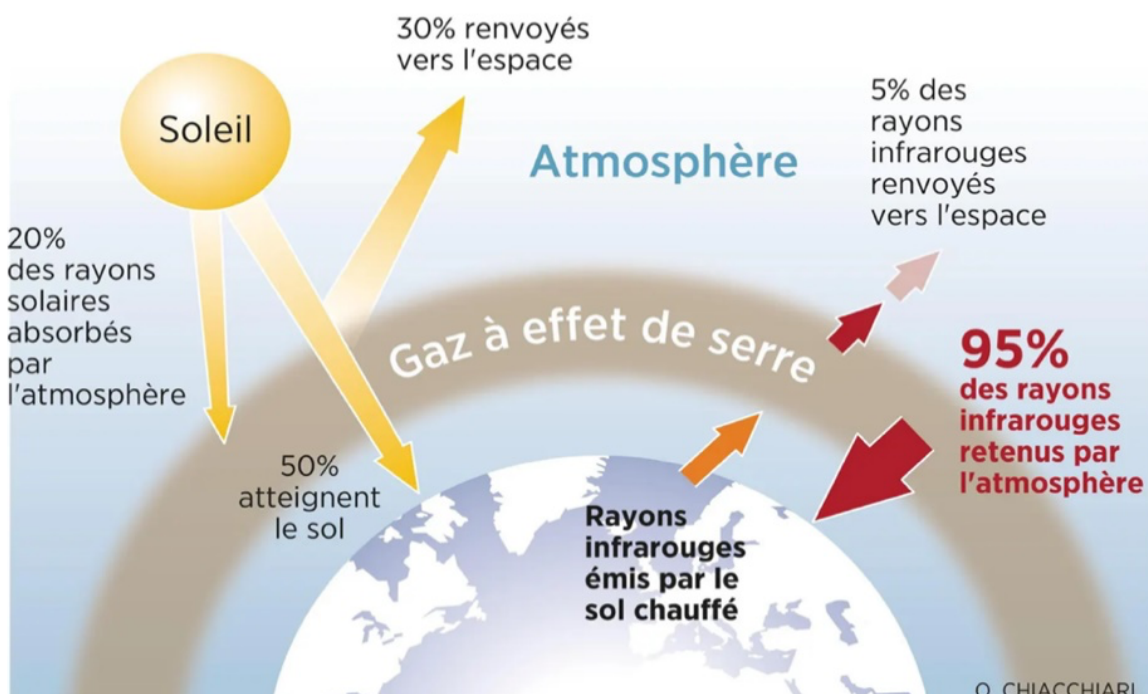


Figure 11 - Fonctionnement de l'effet de serre (27)

Le climat dépend donc des GES notamment le CO₂ produit par le cycle du carbone mais aussi, et en grande partie, de vapeur d'eau qui elle est produite grâce au cycle de l'eau.

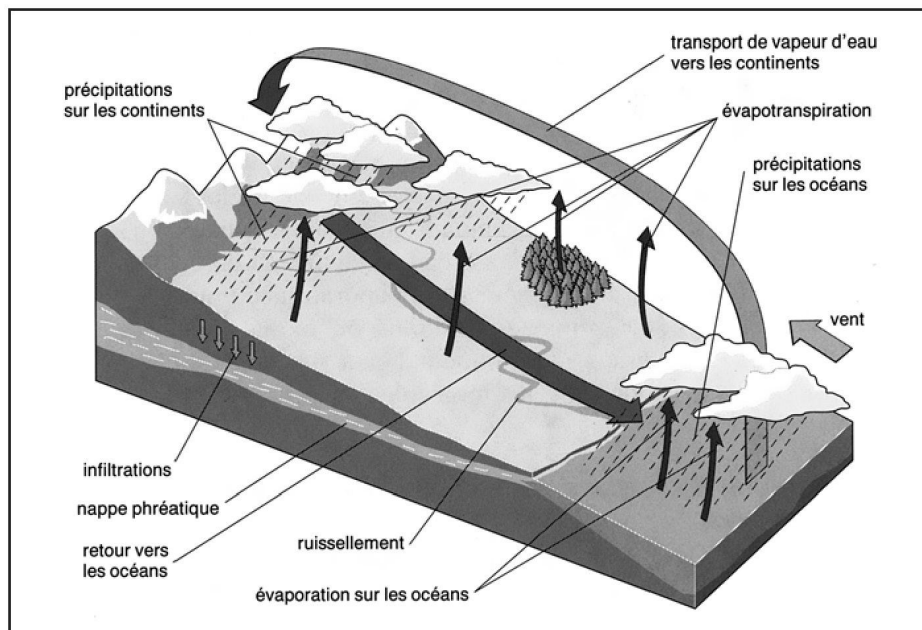


Figure 12 - Schéma du cycle de l'eau (28)

La Figure 12 nous permet de constater que le cycle de l'eau est un cycle fermé. En effet la quantité globale d'eau sur Terre reste constante mais sa répartition varie entre les réservoirs. La végétation y joue un rôle important par l'évapotranspiration.

Cette transpiration des végétaux vient de l'eau stockée dans le sol et le sous-sol. Elle dépend également de l'humidité de l'atmosphère, plus celle-ci est importante, moins il y a d'évapotranspiration. L'humidité de l'air, quant à elle, dépend de la pression atmosphérique et de la température. Plus elle est élevée, plus l'humidité est grande.

En conclusion, la vapeur d'eau est le principal gaz à effet de serre naturel. Son rôle dans le réchauffement climatique est souvent indirect, car elle agit comme un amplificateur : plus la température augmente (notamment à cause du CO_2 et d'autres GES), plus l'évaporation augmente, ce qui accroît la quantité de vapeur d'eau dans l'atmosphère, renforçant ainsi l'effet de serre.

Un autre phénomène entre en jeu dans le climat de la Terre : c'est l'inclinaison et la forme sphérique de la planète. Les rayonnements incidents du soleil sur le globe se font à un angle différent selon les endroits considérés. De ce fait, certaines zones de la planète reçoivent moins de rayonnement que d'autres et donc il y fait moins chaud. Cette différence de température entre les zones est plus marquée en hiver, période à laquelle l'axe terrestre est davantage décalé par rapport à son orbite. (Figure 13) L'écart de températures entre les zones crée des différences de pression atmosphérique ce qui crée des mouvements d'airs. L'air plus chaud remonte tandis que l'air froid descend, un courant se crée alors entre ces deux zones de pressions et donnant naissance aux vents.

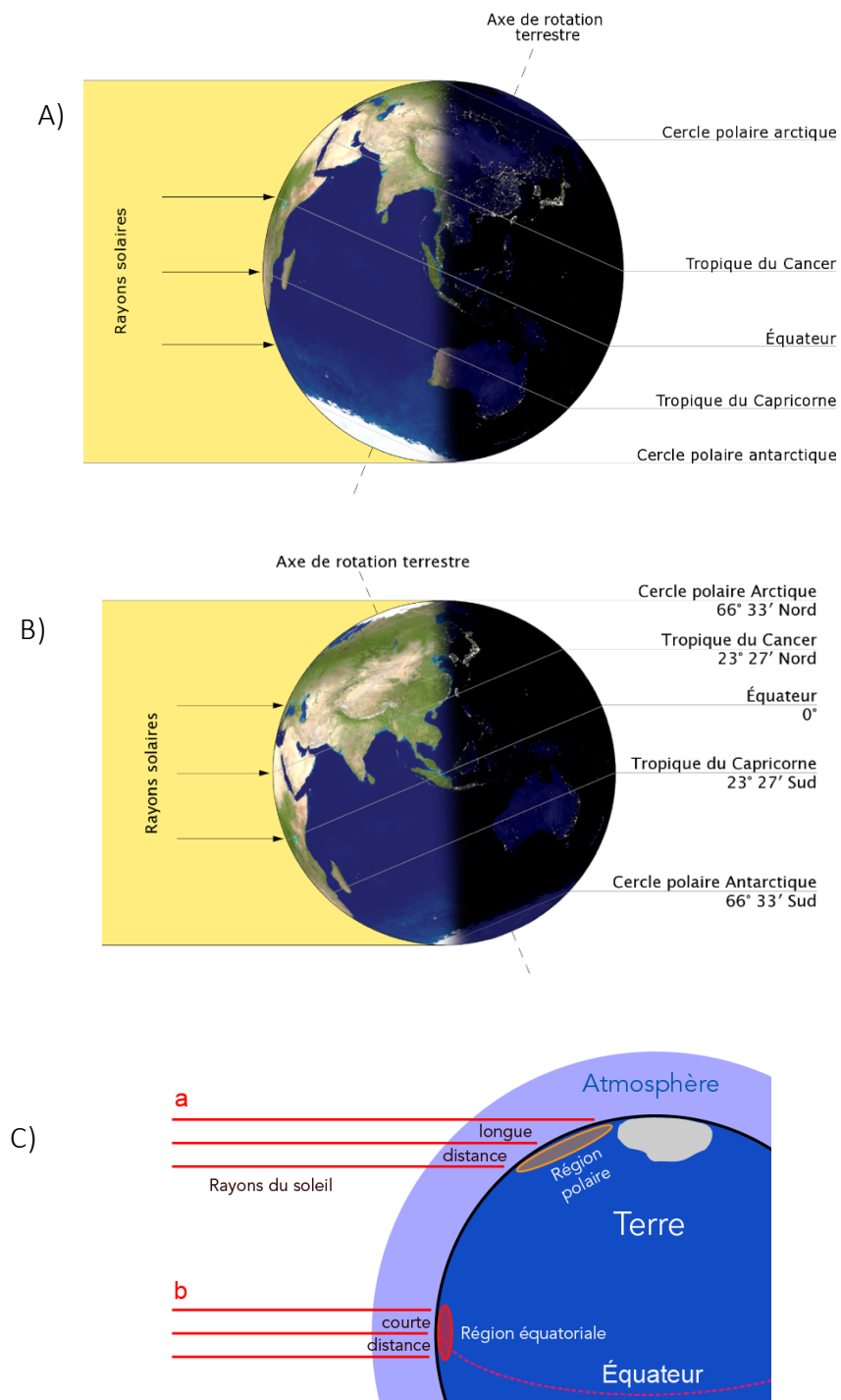


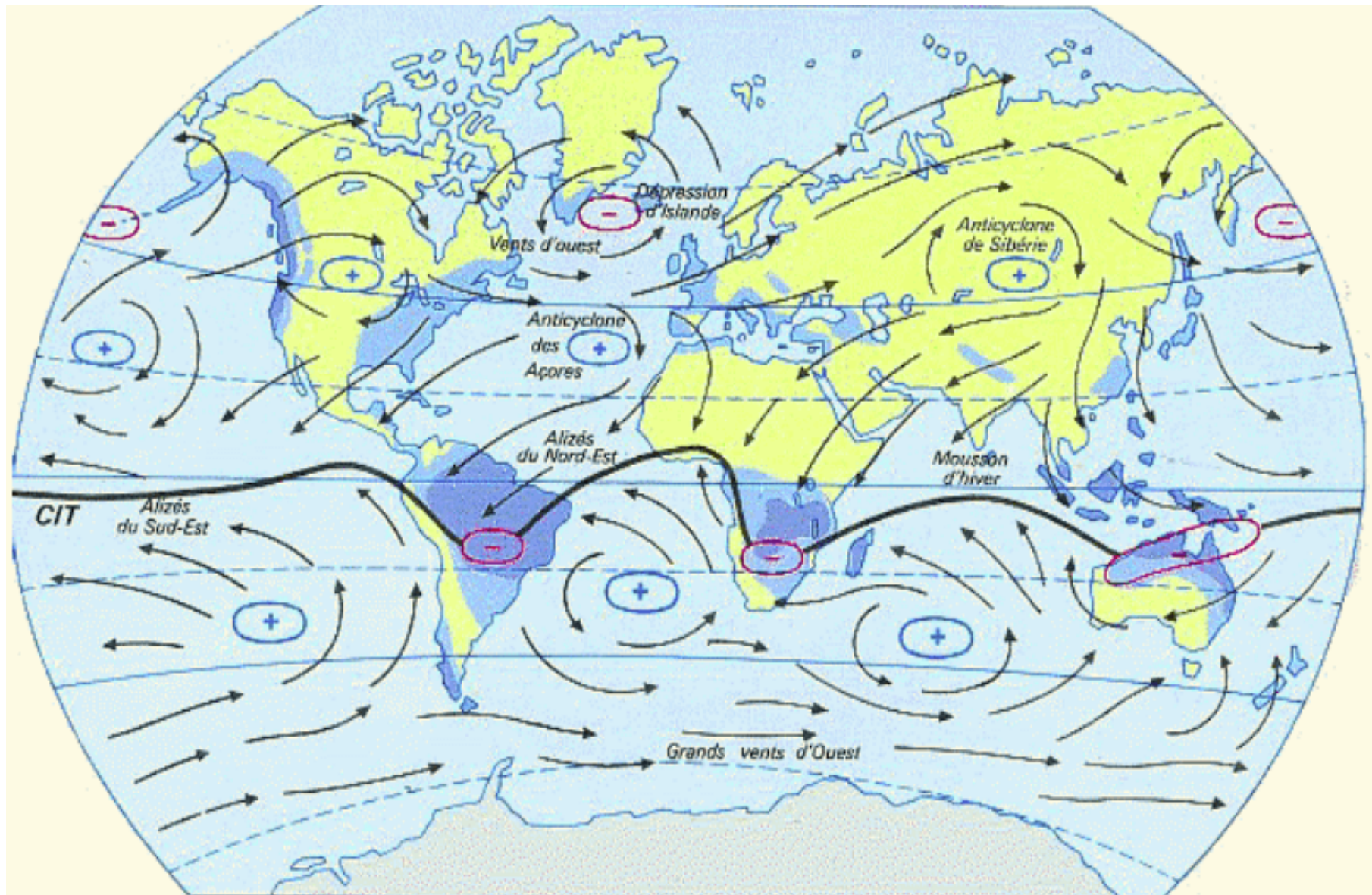
Figure 13 - Schémas de l'impact du rayonnement solaire selon les saisons

A) Solstice d'été

B) Solstice d'hiver

C) Surface d'un rayon incident à l'équateur vs au cercle arctique à l'équinoxe (printemps et automne, l'axe terrestre est aligné à celui du soleil) (29–31)

Plus le réchauffement du sol est intense et rapide, plus la différence de température entre les zones est importante et plus les vents s'accroissent. C'est le cas des océans où lorsque que le réchauffement de la surface de l'eau est trop rapide un cyclone se forme.



Circulation atmosphérique générale - Janvier

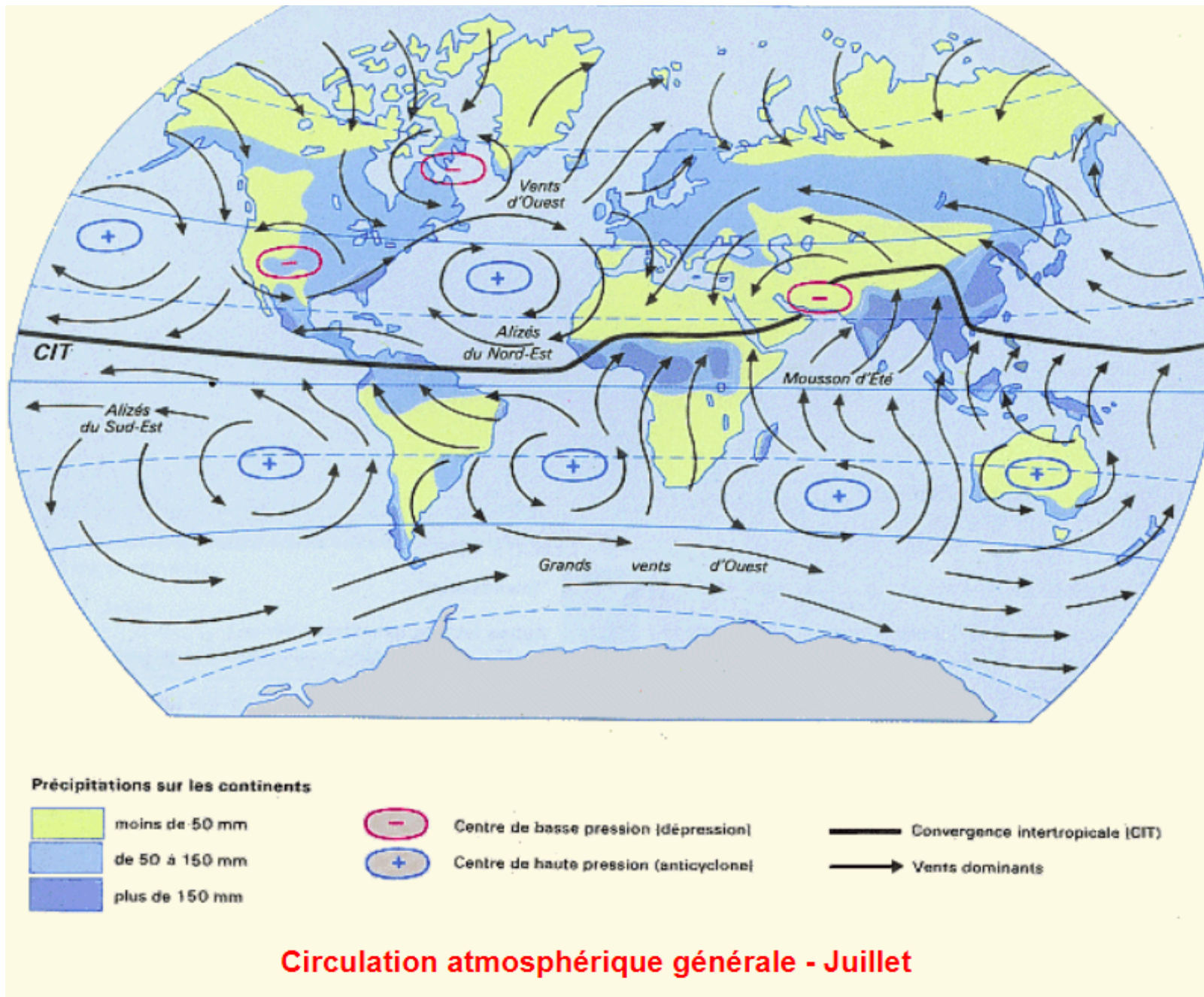


Figure 14 - Schéma des vents selon les semestres (28,32)

Dans le sud-est du Pacifique, un phénomène appelé *El Niño* a lieu durant l'été austral (été de l'hémisphère sud, soit avril à novembre). À cette période, le niveau des eaux est plus élevé que la normale le long des côtes de l'Équateur, du Pérou et du nord du Chili. Cela se produit lors de l'accroissement des températures de l'est de l'océan. Quand un épisode d'*El Niño* se produit, la différence de pression entre l'est et l'ouest est moins importante ; les vents d'est (alizés) sont donc moins forts et l'océan est moins brassé. Les eaux froides remontent donc moins à la surface, l'atmosphère au-dessus de ces eaux se réchauffe et devient plus instable. Plus la température monte, plus le différentiel de pression est important et donc le risque d'inondation augmente.

Il existe un phénomène réponse appelé *La Niña* qui apparaît lorsque les eaux sont plus froides que la normale dans le centre du Pacifique. Dans cette zone, en temps normal, il y a un anticyclone (Figure 14) mais souvent, après une période *El Niño*, cet anticyclone est perturbé par des vents plus forts venant de l'est qui brassent les eaux qui, ainsi, refroidissent. Le phénomène *La Niña* se produit alors, les eaux froides causent une différence de température de l'atmosphère au-dessus d'elles provoquant une recrudescence de typhons dans l'ouest de l'océan Pacifique. On peut considérer ce phénomène comme une réaction de l'atmosphère pour revenir à son état d'équilibre après la perturbation engendrée par *El Niño*. (28)

Dans un contexte de réchauffement climatique, ces phénomènes pourraient devenir plus fréquents et plus intenses, accentuant ainsi les événements climatiques extrêmes.

1.2.2. Types de climats

Plusieurs types de climats existent sur Terre, ils sont classés en fonction de la température, la pression atmosphériques, les précipitations, l'ensoleillement, l'humidité et les vents d'une région définie. Comme vu précédemment cela dépend beaucoup de la latitude. (Figure 15)

Pôle Nord		60		30		0		30		60		Pôle Sud		
8	7	6	5	4	3	2	1	2	3	4	5	6	7	8
Précipitations éparses en toutes saisons	Précipitations en toutes saisons	Pluie en hiver Sec en été	Pluie légère en hiver	Sec en toutes saisons	Pluie légère en été	Pluie d'été Sécheresse d'hiver	Pluie en toutes saisons	Pluie d'été Sécheresse d'hiver	Pluie légère en été	Sec en toutes saisons	Pluie légère en hiver	Pluie en hiver Sec en été	Précipitations en toutes saisons	Précipitations éparses en toutes saisons

Figure 15 - Schéma représentant les zones climatiques selon le degré de latitude par rapport à l'équateur (28)

1.2.2.1 Chauds et humides

Les climats chauds et humides sont retrouvés dans la zone intertropicale. Ils ont des températures relativement élevées et de faible amplitude thermique. La température moyenne du mois le plus froid est de 15°C (la température moyenne de la Terre). Le total des précipitation annuelles et leur répartition permet de distinguer deux types de climats :

- Équatorial : les températures y sont régulièrement chaudes et peu variables (en moyenne 27°C) avec une humidité quasi permanente. Les vents y sont souvent faibles et sans direction prédominante. Les pluies, plutôt sous forme d'averse en après-midi, amènent plus d'eau que l'évapotranspiration n'en fait perdre. Les précipitations annuelles varient entre 1500 et 2500mm, la majeure partie étant concentrée sur une période de 9 à 10 mois, avec une saison sèche plus courte de 1 à 3 mois.

- Tropical : il est caractérisé par l'alternance entre une saison sèche et une saison humide. Les saisons sèches peuvent être courtes, 3 à 4 mois, ou longue. Lorsqu'elle est longue, elle se divise en deux périodes. Une moins chaude, pendant l'hiver de l'hémisphère, où les nuits sont plus longues et le soleil plus bas sur l'horizon. Pendant cette période les températures sont comprises entre 25 et 35°C. Il suit alors une saison sèche et torride où les températures peuvent dépasser les 40°C. Après la saison sèche vient la saison des pluies. Les précipitations varient beaucoup selon les régions allant de 500mm à 2500mm. Ces variations entre le taux de précipitations amènent à une subdivision des types de climats tropicaux. Les tropicaux humides où la saison des pluies dure 7 à 10 mois et les tropicaux secs où c'est l'inverse. Des vents appelés alizés soufflent vers le sud-ouest depuis le nord-est dans l'hémisphère Nord et inversement dans l'hémisphère Sud. Ils influencent le climat, provoquant soit des moussons lorsqu'ils ont circulé longtemps au-dessus des océans soit des tempêtes de sable lorsqu'ils sont secs. (28)

1.2.2.2 Arides

Les climats arides sont secs en permanence, cela entraîne une pénurie d'eau. Ils peuvent être arides chauds continentaux, littoraux ou à hiver froid. Les zones arides et chaudes continentales, sont le plus souvent retrouvées dans la zone (sub)tropicale, notamment dans les déserts où les températures sont très élevées en journée et froides la nuit voire sous zéro en hiver. Les zones arides littorales, se trouvent sur l'ouest des continents baignés par des eaux fraîches. Ces dernières refroidissent l'air qui se trouve au-dessus empêchant ainsi l'air chaud et sec de descendre. Il n'y a alors pas de précipitations qui se forment sauf si l'eau qui les borde se réchauffe. Enfin les zones arides à hiver froid sont des régions continentales qui sont à l'abri des masses d'air humides, soit parce qu'elles sont loin des océans soit parce qu'elles sont entourées de hauts massifs qui les bloquent. Le froid hivernal varie selon la latitude, il fait plus froid à haute latitudes. (28)

1.2.2.3 De montagne

Comme la pression atmosphérique et la densité de l'air diminuent avec l'altitude, le rayonnement solaire qui arrive en altitude est plus important qu'au niveau de la mer même si la latitude est la même. Pour la même raison les températures diminuent de 0,7°C quand l'altitude augmente de 100m. Selon les latitudes le point 0°C n'est pas à la même altitude. À l'équateur il est entre 4500 et 5000m, aux moyennes latitudes à 2700 à 3000m et au niveau du cercle polaire vers 300 à 600m.

Dans le premier cas, les variations thermiques sont faibles, les journées sont chaudes et les nuits fraîches mais on retrouve peu de variation thermique entre les versants car le soleil est haut. Pour les moyennes latitudes, une grande amplitude thermique est constatable et pour les hautes latitudes il fait froid en permanence.

Dans tous les cas la faune et la flore varient en fonction de l'altitude et y est adaptée. Les vents sont plus fort aux sommets que dans la vallée.

Les précipitations voient leur fréquence et intensité augmenter en fonction de la hauteur des reliefs qui imposent une ascendance des masses d'air. Cependant la croissance du taux de précipitations a un seuil maximal de précipitations qui est variable selon les régions. A moyennes latitudes dans les régions continentales, les versants exposés à l'ouest reçoivent plus de précipitation que ceux exposés à l'est car ces derniers sont à l'abri du vent. De la même manière les précipitations neigeuses sont plus importantes du côté des versants humides que des versants secs. Dans les régions intertropicales, le phénomène est comparable : les moussons sont plus abondantes de ces versants exposés aux flux humides que des versants protégés. (28)

1.2.2.4 A hiver froid des moyennes latitudes

Ces zones ont une saison hivernale marquée avec une amplitude thermique annuelle plus grande que l'amplitude thermique journalière moyenne. Ils sont subdivisés en trois types selon la répartition saisonnière des précipitations :

- **Climat dit « chinois »** ou subtropical des façades orientales, à pluies d'été. Les températures hivernales y sont fraîches avec des coups de froids et l'été y est chaud et très pluvieux. Les amplitudes thermiques annuelles sont donc très grandes. Les précipitations sont comprises entre 1000 et 1500mm par an.

- **Climat « méditerranéen »** ou subtropical des façades occidentales et du pourtour méditerranéen à sécheresse estivale. De manière générale on y trouve un hiver doux et pluvieux mais la période estivale est chaude et peu arrosée. La température annuelle moyenne est supérieure à 15°C et pendant l'hiver il y a la plus grande variabilité thermique. A l'année on observe en moyenne 300 à 1200mm de précipitations et le plus souvent sous forme d'averse. En fonction de la localisation de la zone observée par rapport au bassin méditerranéen, on peut dégrader ce climat en sous-types. Une **dégradation océanique** à l'ouest, chaleur estivale moins marquée, amplitude thermique annuelle modérée (entre 8 et 12°C), saison sèche réduite et précipitation plus abondantes et étalées entre l'automne et le printemps. Une **dégradation continentale**, vers l'intérieur de l'Espagne et le nord-est du bassin, les hivers sont plus froids, les étés plus chauds et moins arides, l'amplitude thermique annuelle est plus marquée (entre 15 et 20°C). Enfin, une **dégradation aride** dans le sud-ouest du bassin, près des déserts tropicaux, les hivers sont assez frais et les étés assez chauds avec une longue saison sèche.

- **Climat « tempéré océanique »** ou océanique des façades occidentales, tempéré par les masses d'air venues de l'océan. Dans ces zones l'hiver est généralement doux avec de la neige ou du gel que rarement. L'été y est frais par rapport aux climats des mêmes latitudes et il y a peu de journée très chaude. L'amplitude thermique annuelle est faible (entre 5 et 12°C). Les précipitations sont plus importantes au Nord qu'au Sud de la zone climatique. La saison fraîche est la plus arrosée, mais il y a peu de mois sans précipitations. Les vents sont majoritairement d'ouest et apportent un air marin sur les côtés occidentaux des continents. (28)

1.2.2.5 A hiver rude des moyennes latitudes

Comme les zones précédentes la saison hivernale est bien marquée mais elle est aussi plus froide en moyenne que dans les zones des latitudes équivalente. Le mois le plus froid est en moyenne en dessous de -3°C. Ce froid hivernal permet de dégager deux sous types de climats :

- **Tempéré froid ou « continental »** : L'hiver les températures moyennes y sont inférieures à 0°C pendant 3 à 4 mois avec des périodes de réchauffement et des périodes de grand froid. On y trouve beaucoup de neige permanente. Le printemps est court et les températures augmentent pour donner lieu à un été où les températures sont supérieures à 15-20°C. L'amplitude thermique de ces zones est donc très importante (entre 17 et 30°C). Les précipitations sont majoritaires à l'été.
- **Hypercontinental** : L'hiver y est plus long et plus rude, les températures moyennes sont en dessous de 0°C de novembre à mars voire, pour les plus hautes latitudes, d'octobre à mai. Même si l'été y est court il peut être assez chaud. L'amplitude thermique de ces zones est la plus importante, entre 38 et 62°C, sur des localisations précise elle peut même dépasser les 100°C. Pour ce qui est des précipitations, elles sont concentrées majoritairement à l'été et varient de 200 à 500mm. (28)

1.2.2.6 Polaires

Le froid y est très intense toute l'année et les précipitations sont minimales. Le climat polaire est divisé en plusieurs sous zones :

- **Polaire continentales** ou englacées : Dans l'hémisphère Nord février est le mois le plus froid, en moyenne -37°C, dans l'hémisphère Sud c'est août. Ces zones ont une faible amplitude thermique, entre 15 et 20°C. Elles reçoivent très peu de précipitations en l'hiver à cause de hautes pressions atmosphériques et d'un air très sec. En l'été l'humidité s'accumule un peu plus dans l'air grâce à la fonte de la surface englacée mais il y a tout de même très peu de précipitations, entre 50 et 70mm par an.
- **Centre des inlandsis** : Région la plus froide où toutes les moyennes mensuelles sont inférieures à 0°C. Les précipitations ne sont jamais sous forme d'eau liquide et sont très faibles.

- **Arctique continental** : On y trouve 8 mois de températures négatives et l'été les températures restent en dessous de 10°C. Les précipitations sont majoritaires en été mais restent faibles.
- **Polaire océanique** : On y retrouve le même hiver que dans les zones polaires continentales cependant les précipitations sont plus importantes surtout en été lors de la fonte des glaces et neiges. Elles varient entre 300 et 500mm par an.
- **Subpolaire océanique** : Les hivers y sont moins froids et les précipitations plus abondantes, entre 500 et 1500mm par an. (28)

Ces climats sont placés sur la carte de la Figure 16 ci-après.

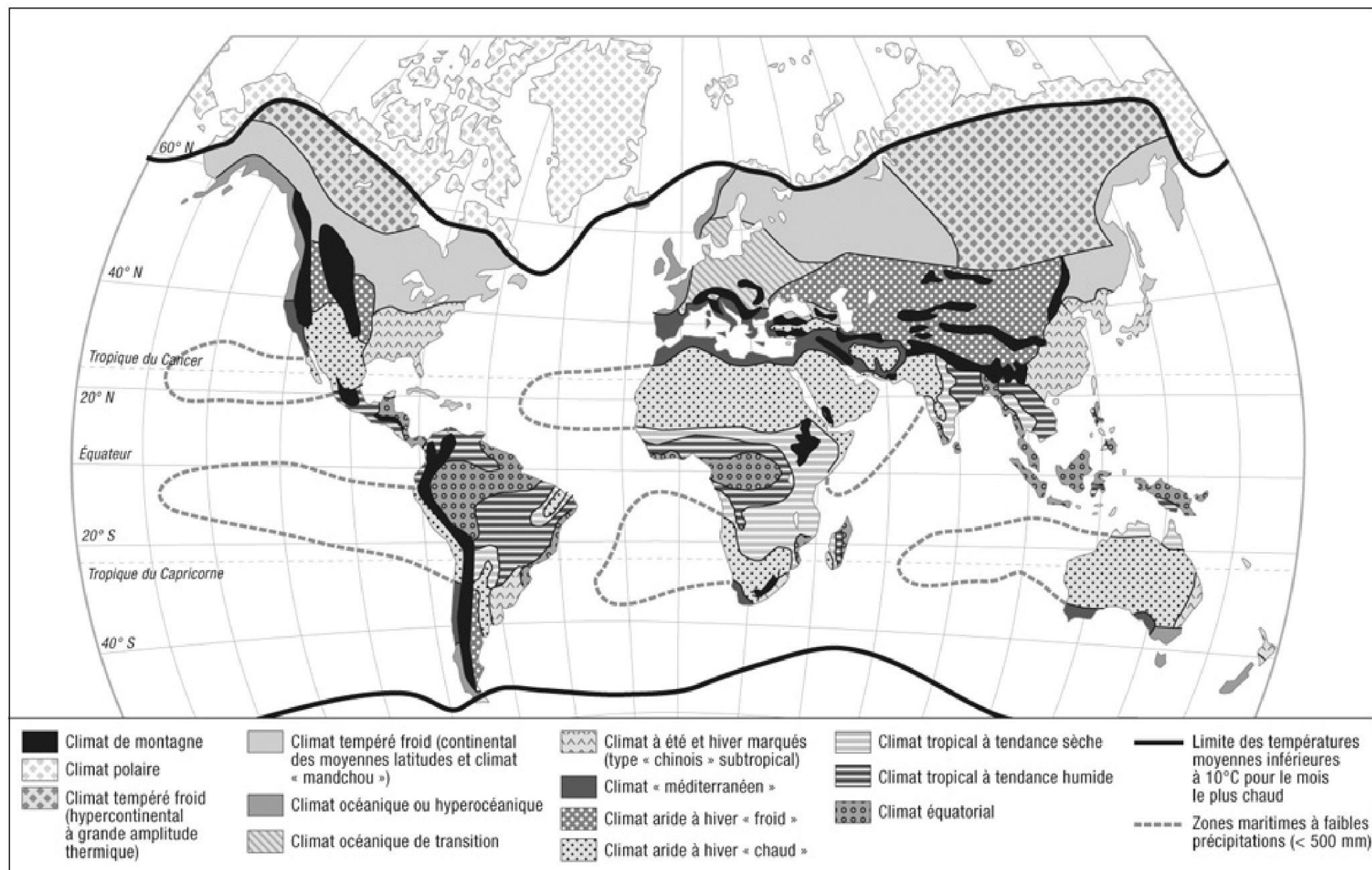


Figure 16 - Carte des différents climats planétaires (28)

1.2.3. Réchauffement climatique global

Dans les études climatiques, la température de l'air au sol est le marqueur référence pour le suivi du réchauffement du climat. Sur le graphique ci-dessous (Figure 17) produit par la National Oceanic and Atmospheric Agency (NOAA), on peut visualiser les anomalies de la température moyenne des terres et des mers du monde entre 1850, soit le début de la révolution industrielle pétrolière, et 2024. On remarque que, depuis le milieu des années 70, la température moyenne est en forte augmentation, cela correspond à la « troisième révolution industrielle » soit la révolution informatique. On peut donc penser que le développement de technologies plus poussées et son utilisation à grande échelle par l'Homme a un impact significatif sur le réchauffement planétaire.

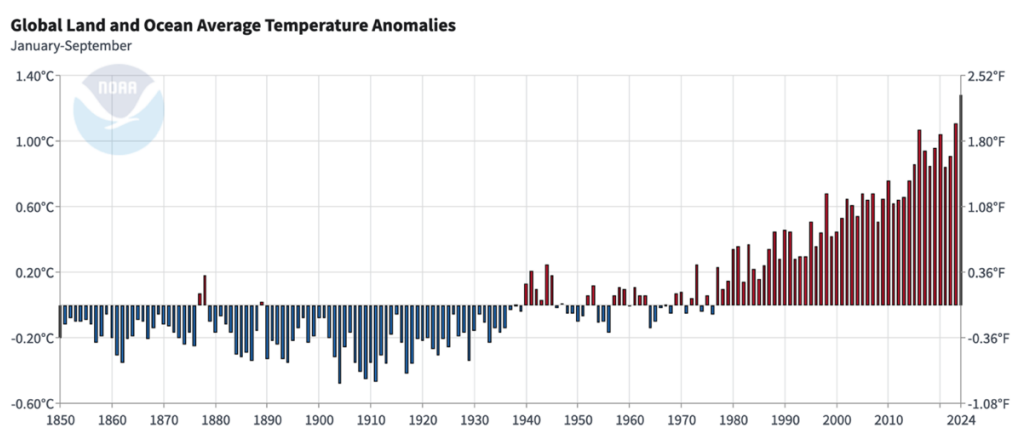


Figure 17 - Anomalies de température moyenne des terres et mers du monde (33)

Comme mentionné précédemment, l'effet de serre naturel est nécessaire à la vie sur Terre. Cependant, les activités humaines intensifient ce phénomène en augmentant la concentration de GES dans l'atmosphère. Les gaz responsables de cet effet de serre additionnel ne sont pas exactement les mêmes que ceux impliqués dans l'effet naturel.

En effet, dans l'effet de serre naturel, la vapeur d'eau est le principal gaz en cause, responsable de près de la moitié du phénomène. Cependant, elle ne s'accumule pas dans l'atmosphère et retombe sous forme de pluie dans le cycle de l'eau. En revanche, les GES émis par l'activité humaine persistent dans l'atmosphère. Le CO₂ est le gaz le plus contributeur au réchauffement climatique, il représente 53% des parts de l'effet de serre additionnel. D'autres gaz comme le méthane, l'ozone troposphérique, les gaz fluorés et le protoxyde d'azote jouent également un rôle dans en restant dans l'atmosphère.

Sur la Figure 11, nous pouvons voir que les GES contribuent à la redirection vers le sol de 95% des rayons infrarouges émis par la surface terrestre. Plus le sol se réchauffe, plus la quantité des rayons renvoyés vers la Terre par les GES est importante et donc plus la température augmente. C'est un cercle vicieux dans le contexte du réchauffement climatique.

Le réchauffement des sols n'est pas la seule conséquence du réchauffement climatique. En effet on peut également observer une élévation du niveau des mers, une acidification des océans, une fonte des calottes glaciaires, une baisse des rendements agricoles notamment à cause de vagues de chaleurs et cela depuis les années 80 (Figure 17) et enfin des sécheresses et incendies de forêts. (34)

Il est suspecté que les phénomènes *El Niño* et *La Niña* s'intensifient depuis quelques années à cause de la quantité de GES réchauffant l'atmosphère et par association les surfaces océaniques. On peut constater sur la Figure 18 ci-dessous que les oscillations se font plus fortes depuis les années 60. (35)

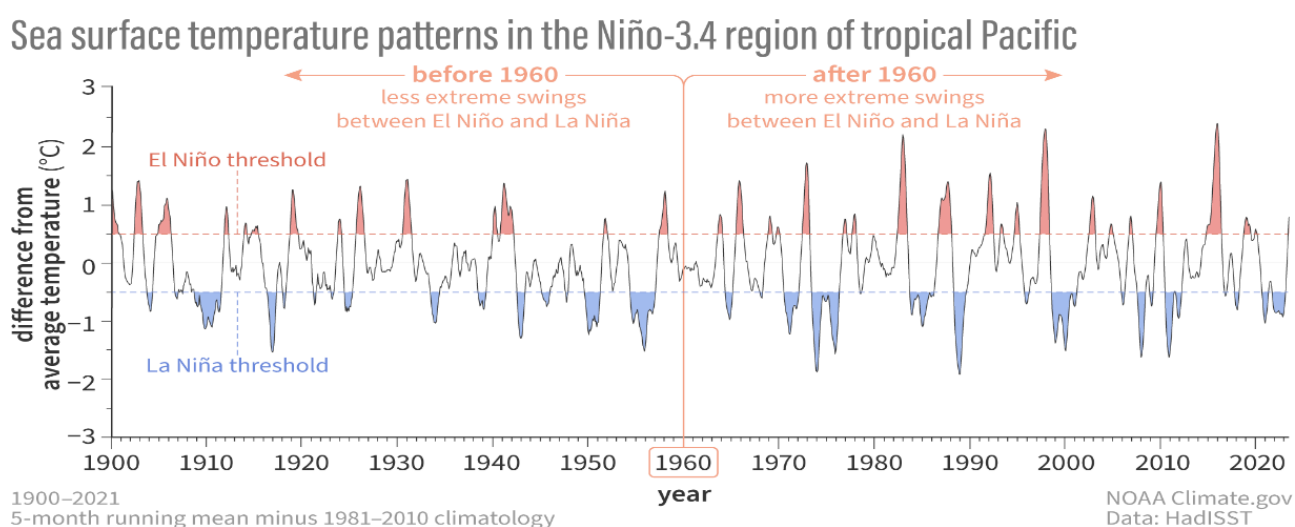


Figure 18 - Variation *El Niño* et *La Niña* depuis les années 1900 (35)

Selon le cycle de l'eau, plus la température de la surface des océans augmente, plus l'évaporation est importante. Il y a alors plus de vapeur d'eau dans l'atmosphère, ce qui renforce l'effet de serre. Cela réchauffe à la fois les sols et les océans contribuant encore à une augmentation de vapeur d'eau dans l'air et une augmentation de la température globale. Cela provoque aussi un assèchement des sols car l'eau évaporée se retrouve plus dans l'air que dans le sol. D'après la Figure 12, on peut donc constater un déséquilibre entre les réservoirs « air » et « terre » du cycle de l'eau. (34)

L'augmentation de la vapeur d'eau dans l'air favorise aussi une formation plus importante de nuages ce qui intensifie les précipitations. De plus, même si la hausse des températures est un phénomène global, celle-ci n'est pas homogène. En effet dans certaines régions elle est plus rapide, cela est dû à l'inclinaison du globe mais aussi à l'effet albédo. Cette disparité de températures entre les zones du globe perturbe les vents. Les changements de températures entraînent des changements de pression modifiant la répartition des zones de dépressions et anticyclones sur Terre. Les vents peuvent alors changer de direction ce qui affecte la répartition des nuages. Cette dernière peut être inhomogène ce qui peut accentuer les sécheresses dans certaines zones ou au contraire le taux de précipitations dans d'autres. (34)

Le réchauffement et l'assèchement des sols augmentent les risques d'incendies de forêt. Ces feux sont donc dû au réchauffement climatique mais malheureusement ils y contribuent également. Les forêts sont des structures dites « puits de carbone » car elles séquestrent dans leur sol le carbone excédentaire de leur photosynthèse. Lorsqu'elles brûlent, non seulement le puits de carbone est détruit mais la combustion du bois relâche d'importantes quantités CO_2 dans l'air et donc contribue à l'émission de GES renforçant alors l'effet de serre et le réchauffement climatique. (34,36)

Des limites planétaires nécessaires à la survie de l'Homme ont été définies, elles sont au nombre de neuf :

- Le changement climat,
- L'érosion de la biodiversité,
- Perturbation des cycles biogéochimiques (d'azote et de phosphore),
- Appauvrissement de la couche d'ozone,
- Acidifications des océans,
- La consommation raisonnée d'eau à l'échelle mondiale,
- Changement de l'usage des sols,
- Charge en aérosols atmosphériques

À l'heure du réchauffement climatique certaines de ses limites sont proches ou déjà dépassées. (37)

Afin d'estimer les futures concentrations de CO₂, des modèles de changement climatiques ont été créés par les scientifiques dont le RCP (Representative Concentration Pathways). Quatre scénarios sont envisagés du forçage radiatif, c'est-à-dire le déséquilibre énergétique entre l'énergie reçue par la Terre et celle qu'elle renvoie, du plus optimiste au plus pessimiste (Figure 19) :

- RCP2.6 : scénario optimiste. Les concentrations atteignent leur maximum vers 2050 à 3W/m² de forçage radiatif (le déséquilibre de la balance énergétique radiative vu en Figure 11) puis une baisse des concentrations à 2,6W/m² en 2100.
- RCP4.5 : scénario intermédiaire. Une stabilisation à 4,5W/m² de forçage radiatif après 2100.
- RCP6 scénario conservateur : une stabilisation à 6W/m² de forçage radiatif après 2100 avec peu d'efforts pour réduire les émissions.
- RCP8.5 : scénario pessimiste : une augmentation des concentrations à 8,5W/m² en 2100 avec une forte augmentation des émissions, notamment liées à l'usage intensif des énergies fossiles. (38)

Ces scénarios permettent notamment de créer des modèles d'études pour les climats, la population et l'impact du changement climatiques dans le futur et ce sur la même base.

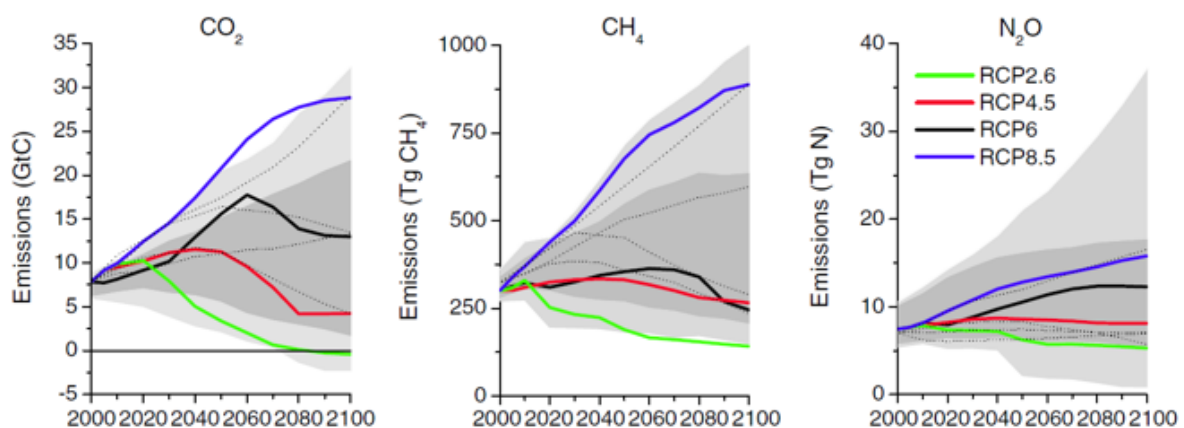


Figure 19 - Projection des taux émis de CO₂, CH₄ et N₂O selon les différents scénarios de RCP (38)

Même s'il est difficile de savoir quel scénario est le plus probable, une étude a montré que la quantité limitée d'énergie fossile sera un facteur de minimisation et que le scénario 8.5 n'arrivera surement pas.

La courbe noire sur la Figure 20 montre les projections des émissions attendues après la consommation totale des énergies fossiles. Cependant il est compliqué de prévoir quel sera le coût en énergie des futures énergies renouvelables. Ce scénario reste donc hypothétique.

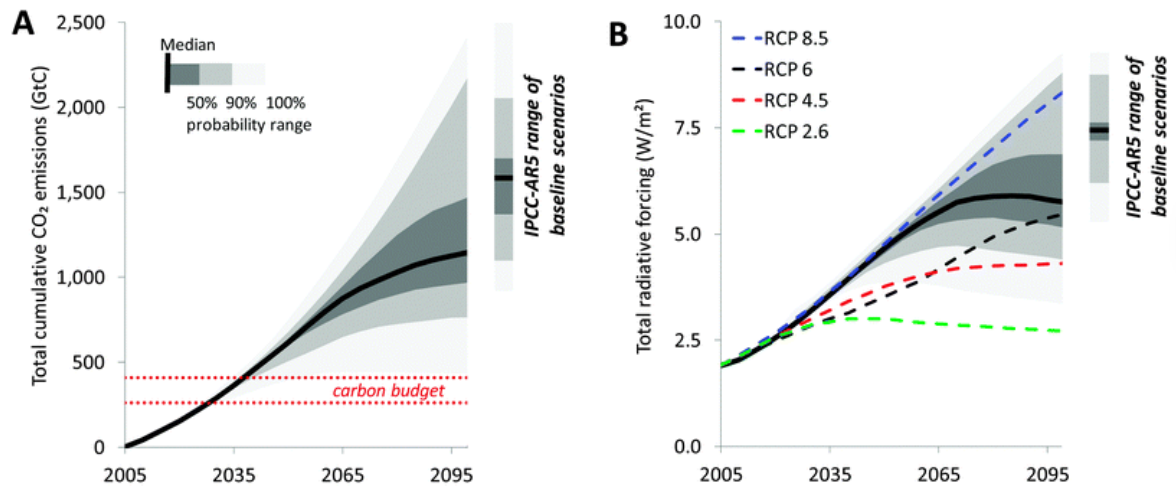


Figure 20 - Prédiction des émissions de CO₂ post énergies fossiles (39)

Dans cette première partie nous avons pu décrire les bases de la vie des mycètes, ainsi que la notion de climat et son changement récent, nous allons maintenant aborder l'interaction de ces deux facteurs.

2. Impact du changement climatique sur les mycètes dans le monde

Il y a peu de données répertoriées pour le suivi des espèces de champignons en danger. La Liste Rouge de l'UICN (*Union Internationale pour la Conservation de la Nature*) a inclus deux espèces de champignons lichénisés en 2003, puis deux autres en 2006. Ce n'est, qu'à partir de 2014, qu'un véritable suivi a été mis en place. Cette liste existe pourtant depuis 1964 pour les espèces animales et végétales. (12) Sur le site de UICN, il est possible d'afficher la Liste Rouge des espèces et ses statistiques. En 2025, 1300 espèces y sont référencées. Elles sont issues des familles de Basidiomycètes (pour 85,15% soit 1107 espèces) et des Ascomycètes (pour 14,85% soit 193 espèces) leur habitat est, dans 99% des espèces recensées, terrestre. Parmi toutes les espèces décrites, 48 sont classées en danger critique de disparition, 129 en voie de disparition et 234 vulnérables. (Figure 21)

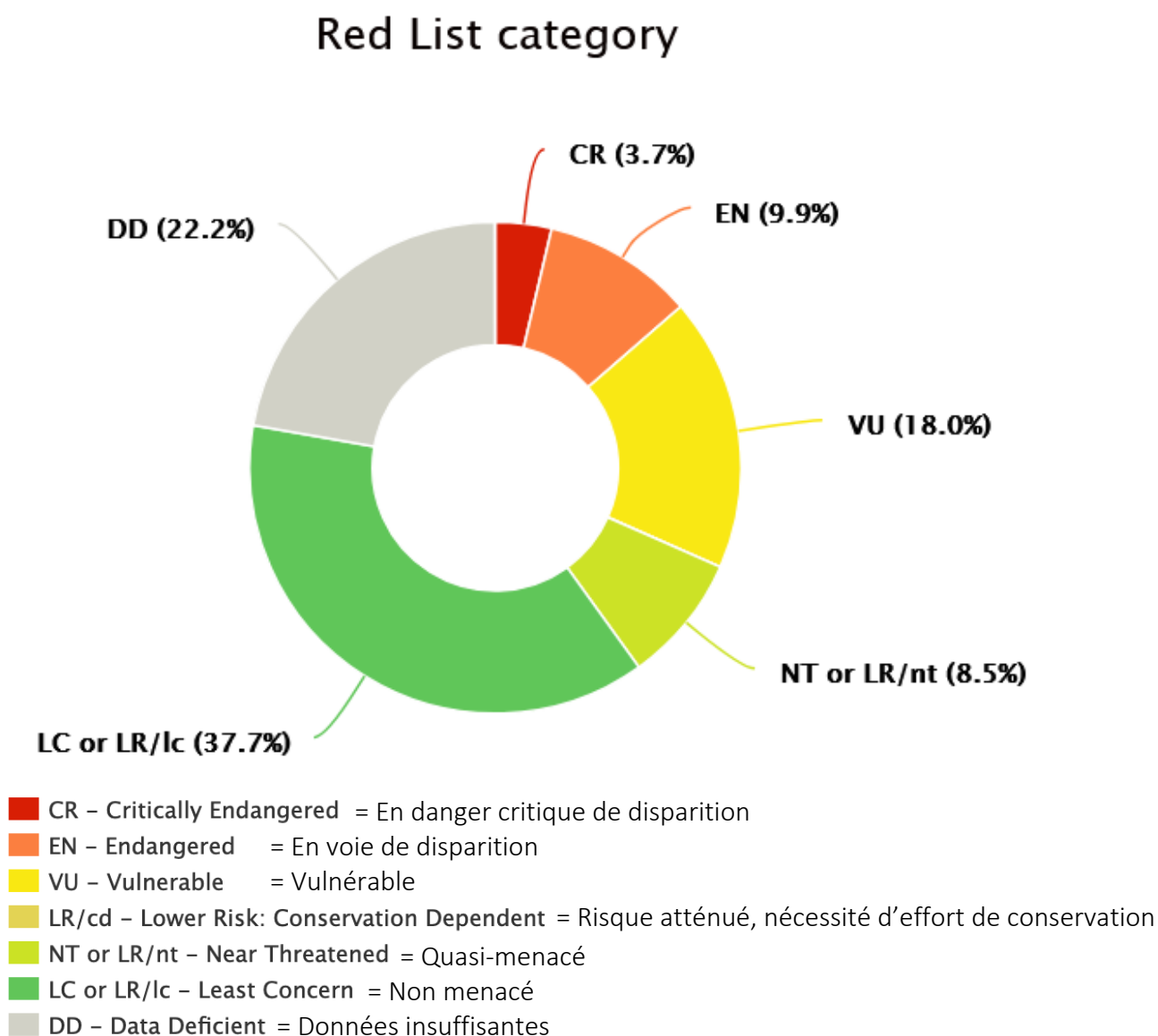


Figure 21 - Liste de Rouge internationale des mycètes (40)

Les menaces associées au risque de disparition des espèces sont classifiées par catégories. Celles retrouvées sous les numéros **11.1.** et **11.2.** du graphique ci-dessous (Figure 22) représente les menaces de l'ordre du changement climatique. Sur celui-ci, on constate que sont répertoriées en 5^{ème} position les menaces liées au changement et à l'altération de leur habitat et en 7^{ème} position les menaces liées à la sécheresse. (40) Cependant, il est important de noter, qu'en 3^{ème} position il y a l'augmentation du nombre de feu. Cela inclus les incendies (in)volontaires créés par l'Homme mais également ceux d'ordre naturels dont les risques, comme nous l'avons vu plus tôt, sont augmentés à cause du changement climatique.

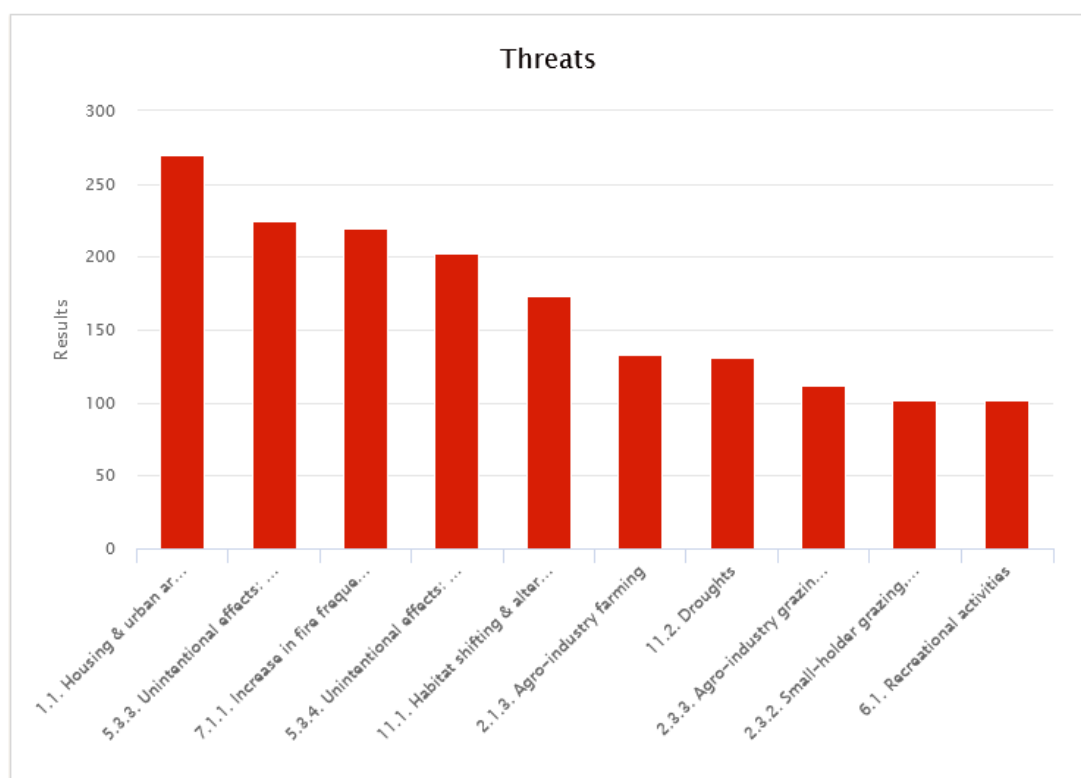


Figure 22 - Menaces à la vie des macromycètes répertoriés sur la Liste Rouge internationale

1.1 Zones de logement et urbanisation

5.3.3 Effets non intentionnels résultant de l'exploitation du bois et sa récolte à grande échelle

7.1.1 Augmentation de la fréquence et de l'intensité des feux

5.3.4 Effets non intentionnels résultant de l'exploitation du bois et sa récolte à petite échelle

11.1 Changement et altération de l'habitat naturel

2.1.3 Agriculture pour l'industrie agroalimentaire

11.2 Sécheresse

2.3.3 Broutage des mammifères issus de l'industrie agroalimentaire

2.3.2 Broutage des animaux issus de fermes de taille modeste

6.1 Activité récréationnelle

(40)

La plus grande menace pour leur survie sont dus aux zones de logement et à l'urbanisation des territoires, qui ont un impact direct sur les zones de vie des champignons à cause de la construction des bâtiments.

En deuxième place on retrouve l'exploitation forestière et la récolte du bois à grande échelle, en effet cette dernière à un grand impact sur la vie des champignons à deux niveaux :

- Pour les mycorhizes, l'abattage de l'arbre hôte laisse le champignon mycorhizien seul et sans ressource, il risque de ne pas survivre ou se réassocier avec un hôte moins prolifique pour lui (cf 2.2 *Impact sur les ectomycorhizes*)
- Pour les champignons saprotrophes, l'abattage des arbres implique une quantité moindre de litière à dégrader et une moins bonne survie pour leurs espèces. (cf 2.1 *Impact sur les saprotrophes du sol*)

Il est important de noter que ces données se basent sur 1300 espèces sur les 150 000 décrites. La plupart des groupes de mycètes microscopiques ne sont pas représentés dans cette classification des menaces car leur suivi est insuffisant. Il est primordial de mesurer l'importance de la classification et le suivi de la population des espèces de mycètes pour leur protection à venir. (12)

Sur le site de l'UICN on peut également constater que malgré des similarités dans les menaces pour la survie des espèces, une légère différence est constatable entre les basidiomycètes (Figure 23) et les ascomycètes (Figure 24).

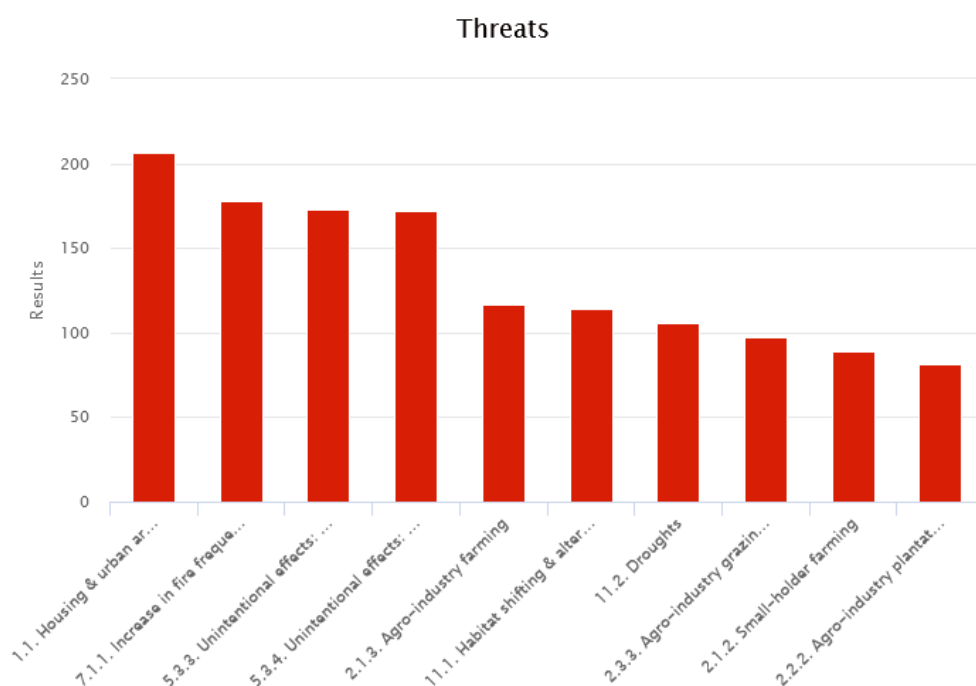


Figure 23 - Menace pour la survie des Basidiomycètes

Traduction des premiers éléments voir Figure 22

2.1.2 Activités agricole de petite échelle

2.2.2 Plantation destinées à l'agroalimentaire (40)

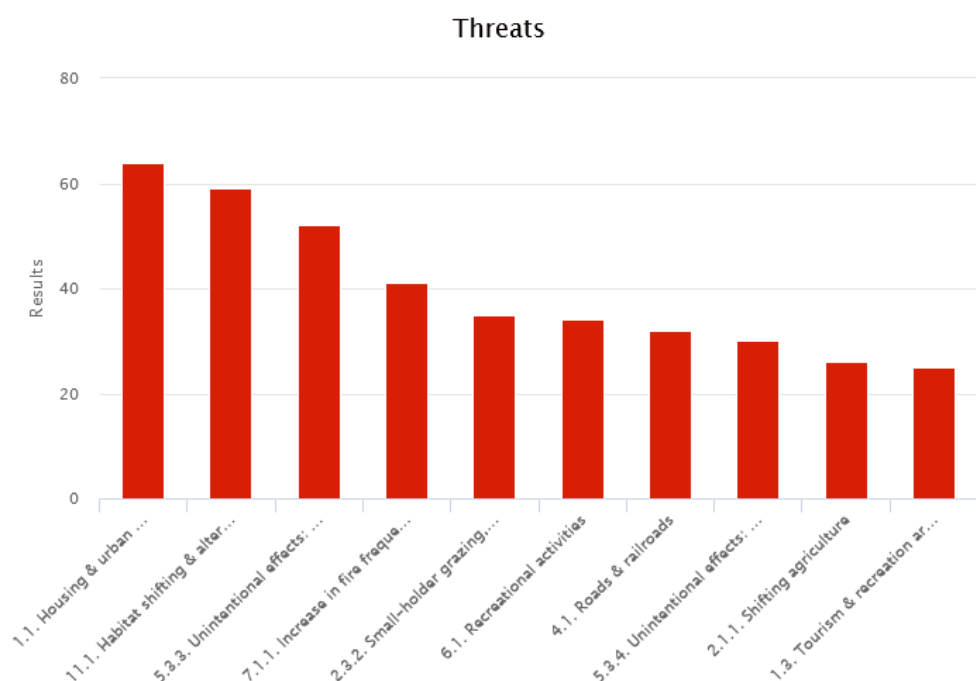


Figure 24 - Menace pour la survie des Ascomycètes

Traduction des premiers éléments voir Figure 22

4.1 Routes et chemins de fer

2.1.1 Changements dans l'agriculture

1.3 Tourisme et zones d'activités touristiques (40)

Cela peut s'expliquer par la différence entre les habitats et caractéristiques morphologiques entre les ascomycètes et les basidiomycètes. Les premiers sont plus primitifs dans leur évolution (Figure 1), avec un hyménium souvent exposé et une petite taille contrairement aux seconds qui ont une structure plus robuste et plus visible avec des hyméniums cachés sous chapeau voire complètement protégés de l'extérieur comme c'est le cas pour les espèces comme *Lycoperdon sp.* De plus les ascomycètes représentent environ 65% de la diversité fongique, ils ont un très grand polymorphisme ce qui amène à les retrouver dans beaucoup d'autres environnements et les expose à des risques plus variés que les basidiomycètes. Enfin dans la liste de UICN seules 193 espèces d'ascomycètes sont recensées contre 1107 pour les basidiomycètes, ce qui rend l'analyse des données moins robuste. (40,41)

Précédemment, nous avons vu que les mycètes ont divers rôles et que cela impacte leur répartition terrestre. S'ils sont adaptés aux différentes conditions climatiques, ils sont aussi soumis aux changements climatiques. Par conséquent, le changement climatique les affecte de manière différente selon leur mode de vie.

2.1. Impact sur les saprotrophes du sol

Dans une étude publiée en 2022, il a été étudié 235 prélèvements de sol de 18 pays couvrant 9 types de climats où 1804 champignons saprotrophes ont été identifiés. Dans cette étude 15 paramètres pouvant influencer la pousse de ces champignons ont d'abord été étudiés. Celui avec le plus d'influence, et ce de manière significative, a été identifié comme la température moyenne à l'année. (42) Lorsque la température annuelle moyenne change, il y a une répercussion sur leur répartition et quantité : si celle-ci augmente, leur quantité diminue. La température annuelle moyenne n'est pas la seule variable affectant les champignons saprotrophes du sol, la quantité de carbone dans le sol, le pH et le pourcentage argile/vase jouent également un rôle important. Dans le cas de décomposeurs du sol présents en zone aride, la température joue un rôle majeur. Il existe également une forte corrélation entre la température, et le taux de précipitations et l'humidité de l'air ; ce qui impacte également la répartition de ces mycètes puisque les zones arides sont particulièrement affectées. Enfin, la présence d'eau dans le sol favorise une meilleure fragmentation de la matière organique morte, facilitant ainsi l'action de ces décomposeurs.

L'impact de la température sur le développement des champignons n'est pas linéaire, en effet il a été observé des seuils critiques de température (42). Lorsque ces seuils de température sont dépassés, la quantité de décomposeurs tend à diminuer. Ceci est dû à une déplétion en carbone dans le sol, les ressources nécessaires à leur survie sont alors moins disponibles. Ces températures seuils dépendent du type de zones géographiques étudiées, globalement au-delà de 22,41°C en moyenne à l'année au sol et 8,86°C à l'année dans l'air, on observe une diminution de la population des mycètes décomposeurs du sol. (Figure 25) La différence des températures moyennes observées entre le taux de carbone du sol et les mycètes décomposeurs peut s'expliquer par le fait que dans l'étude, les autres organismes tels que les insectes, impliqués dans la respiration du sol n'ont pas été pris en compte dans cette étude.

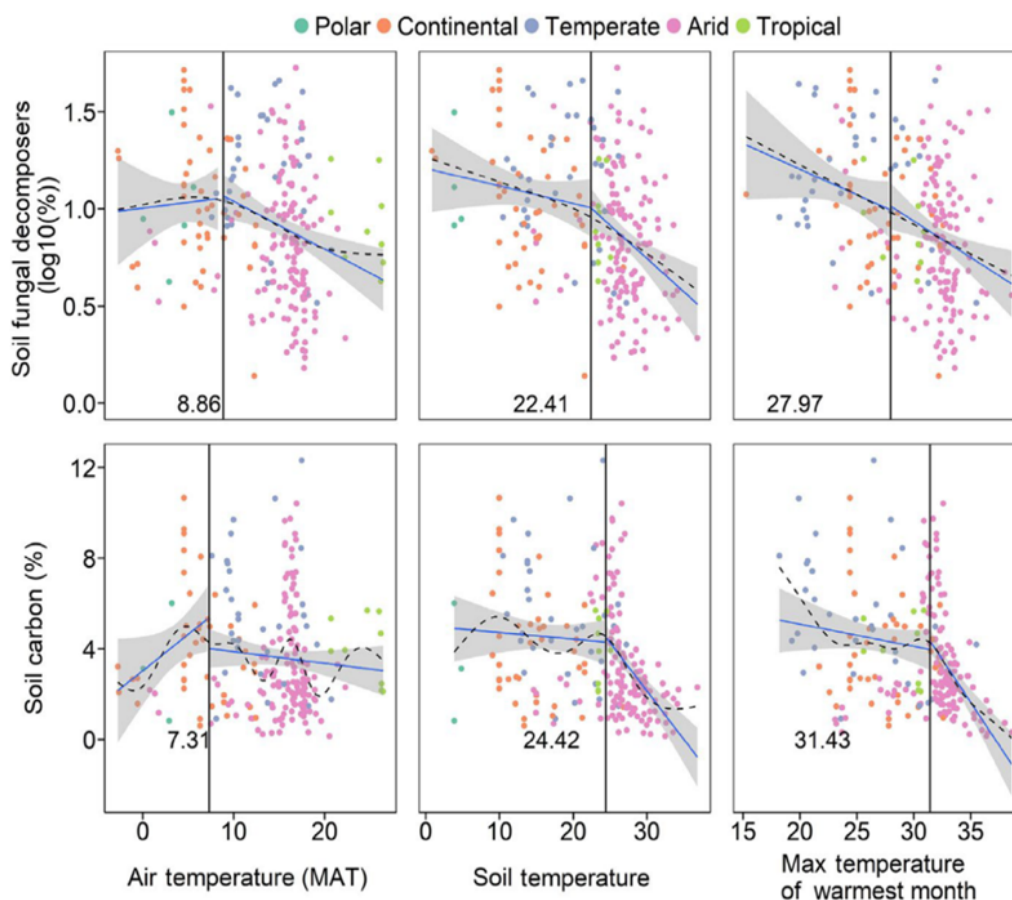


Figure 25 - Taux de mycètes décomposeurs du sol selon la température
(42)

Air temperature = température de l'air à 1m du sol, Soil temperature = température de la surface du sol, Max temperature of warmest month = température maximale du mois le plus chaud. Toutes les températures sont en °C

Parallèlement, il n'y a pas de corrélation retrouvée entre l'élévation de la température moyenne dans les régions froides. Dans les régions humides une légère augmentation de la population des saprotrophes est observable mais elle n'est pas significative. (42,43)

Une étude publiée en 2018 ayant eu lieu dans les tourbières boréales, des habitats considérés comme froids et humides, a observé sur 18 mois des champignons ubiquitaires de ces zones en leur appliquant les conditions météorologiques attendues à la suite du changement climatique (réchauffement, taux augmenté de CO₂ atmosphérique, niveau piézométrique abaissé). Il y a été démontré qu'une légère augmentation des températures et un climat légèrement plus sec favorisait à court terme (15 mois d'exposition (44)) l'activité et la diversité des champignons saprotrophes. (45) Cependant, cette hausse des températures n'est pas le seul facteur susceptible d'impacter les tourbières. En effet, en parallèle de l'augmentation des températures ainsi que le taux de CO₂ va également augmenter et l'abaissement du niveau piézométrique (c'est-à-dire la distance entre la surface du sol et le niveau de la nappe phréatique) vont également impacter la vie des mycètes qui y résident. Ces changements vont par conséquent amener à un changement de la composition végétale, notamment un remplacement progressif des mousses, par des plantes à système vasculaire. Ce changement va favoriser le développement des saprotrophes, des endophytes et des mycètes mycorhiziens au détriment des mycètes associés aux mousses et des espèces aquatiques.

La croissance de décomposeurs est favorisée mais également homogénéisée par tranche de température. Par exemple à +4°C, les décomposeurs de cellulose sont les plus retrouvés dans les couches peu profondes de sol. A +8°C, ce sont les décomposeurs de lignocellulose qui prédominent. Les décomposeurs de cellulose colonisent donc plus rapidement les tourbières. Une suractivité de ces mycètes peut altérer la composition des litières notamment en les saturant en azote. De plus, ces champignons ont tendance à survivre à +8°C en plus grande quantité et dans les sols plus profonds. Les décomposeurs de cellulose sont donc plus prévalents que les reste des décomposeurs malgré une température plus élevée. On les retrouve en revanche à d'autres endroits. (45)

La décomposition des litières de la forêt est dépendante de plusieurs facteurs dont le ratio Carbone/Azote. Un haut ratio C : N se produit lorsque la concentration de Carbone du sol augmente (résultant de l'augmentation des concentrations de CO₂ atmosphérique qui est respiré par les plantes et stocké dans les puits de carbone). Un haut taux d'azote dans les litières, donc un ratio C : N moindre, se produit lorsqu'un excédent de matière organique y est présent. Cela permet une très bonne dégradation des produits riches en cellulose, principale molécule composante du bois. Cependant, la dégradation de lignine, principale molécule composante du système vasculaire des plantes est alors limitée. Aussi, l'azote peut causer une production de mélanoidines qui sont toxiques pour les décomposeurs de lignines. Cela peut résulter en un défaut de décomposition de la matière organique morte. (46) Comme on peut le constater sur la Figure 26, celle-ci produit du N₂O et des NO_x par un phénomène appelé dénitrification réalisé par les bactéries du sol. Comme vu en 1.2.1 *Le climat*, l'atmosphère est composée à 98% d'azote et d'oxygène.

Le NO_2 est donc un gaz responsable de l'effet de serre naturel. Plus il y a d'azote dans les litières des forêts plus il y a de dénitrification, on observe alors une augmentation du taux de NO_2 dans l'air et *in fine* une augmentation de l'effet de serre.

Un autre phénomène est observable sur cette figure : la lixiviation (*leaching*). C'est le lavage du nitrate du sol vers les eaux souterraines par un processus de percolation. De même, plus le taux d'azote dans les litières est élevé, plus les eaux souterraines sont contaminées. Enfin, les sols deviennent moins fertiles car le NO_3 contribue à la neutralité des sols et son lavage rend les sols acides. (47)

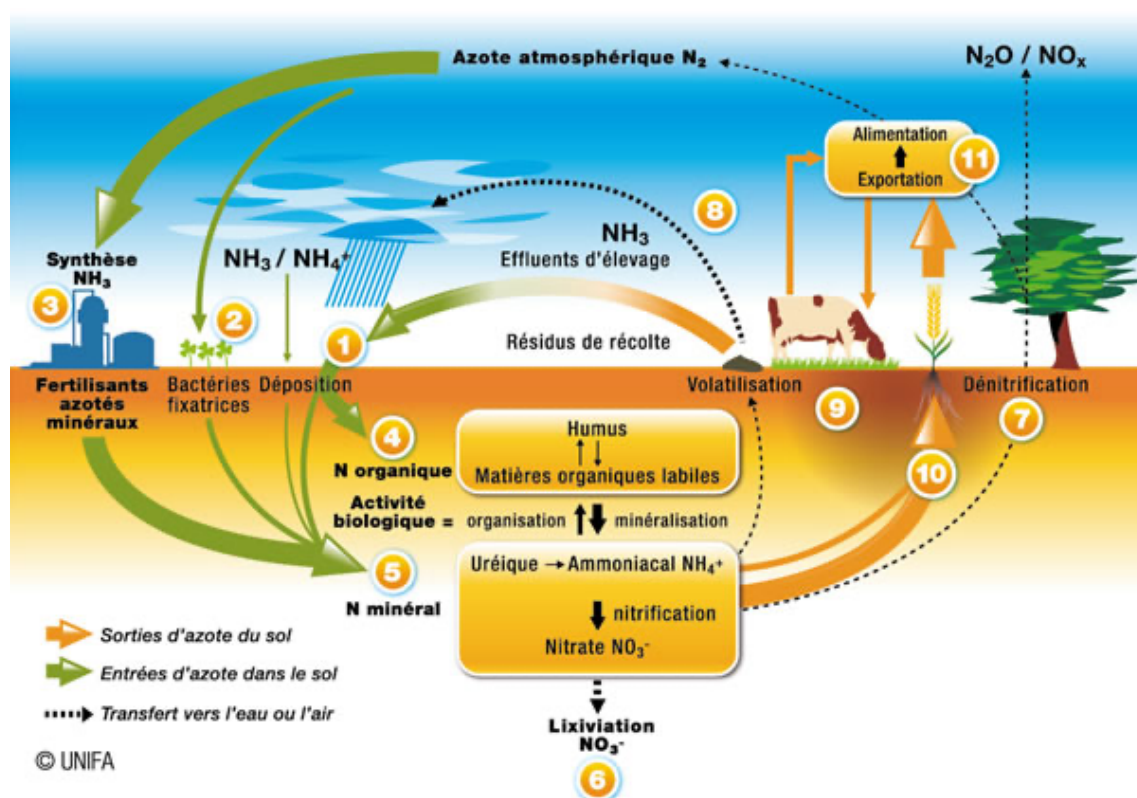


Figure 26 - Schéma du cycle de l'azote dans les sols (47,48)

1. recyclage d'éléments nutritifs contenus dans les matières organiques
2. procaryotes réduisant l'azote sous forme recombinée assimilable
3. synthèse d'ammoniac fertilisateur à partir de diazote atmosphérique et d'eau
4. bactéries transformant l'azote minéral en matière organique
5. nitrification par les bactéries transformant l'ammonium en nitrate
6. lixiviation du nitrate qui est entraîné profondément dans le sol (majoritairement en hiver)
7. dénitrification par les micro-organismes en manque d'oxygène donnant du diazote gazeux, du protoxyde d'azote et des oxydes d'azotes relâchés dans l'atmosphère
8. hydrolyse de l'urée par les enzymes du sol qui la convertisse en ammonium et CO_2
9. assimilation de l'ammonium par les racines (plus lente que celle du nitrate)
10. assimilation du nitrate par les plantes pour qui il sert d'engrais
11. récolte

Il est important de noter que ces champignons interagissent aussi énormément avec les autres micro-organismes présents dans le sol. C'est le cas notamment d'invertébrés tels que des nématodes et de méso-invertébrés comme les acariens. Ceux-ci consomment les hyphes qui ont un ratio C : N plus bas que les racines des plantes et qui représente donc une meilleure source nutritive pour eux. Cette consommation des filaments mycéliens permet de stimuler la croissance du mycélium lorsqu'il est faible. Cependant, s'il est trop intensif, il peut réduire la biomasse de mycélium. Certains macro-invertébrés, comme les mille-pattes, consomment l'entièreté de la structure et font donc disparaître le champignon.

Comme vu précédemment, le ratio C : N de la litière du sol joue un rôle important sur le type de dégradation qui s'y opère. Lorsque ce ratio C : N est élevé, les champignons saprotrophes ayant une affinité pour la lignine s'en trouvent alors diminués dans ces sols. La qualité de la litière du sol serait aussi moins bonne et les invertébrés préféreraient se nourrir des mycètes présents ayant un meilleur ratio C : N.

Une compétition peut également survenir entre les espèces. Lorsque deux mycéliums se rencontrent sous terre, le plus compétitif peut supplanter l'autre pour devenir le décomposeur dominant de la forêt. Une élévation de la température pourrait contribuer à renforcer une espèce habituellement moins compétitive en stimulant plus son activité au point de remplacer l'espèce dominante. Ce changement de dominance peut altérer le processus de décomposition de la litière car les mêmes enzymes de dégradations qui sont produites ne seront plus les mêmes.

Une étude réalisée en 2012 a examiné les impacts potentiels des changements climatiques sur l'interaction entre les saprotrophes et les invertébrés se nourrissant de leurs hyphes ; Avec l'élévation des températures, la population de ces invertébrés devrait voir leur population augmenter. Leur présence en plus grand nombre pourrait freiner ce changement de population en maintenant une pression sur les plus faibles en mangeant leurs hyphes. En revanche, certains champignons semblent répondre positivement à ce genre de stimulation en augmentant leur croissance. Dans cette étude c'est le cas de *Hypholoma fasciculare* (Figure 27), une espèce mortelle pour l'Homme, dont la croissance à la suite d'une prédation par des nématodes se ferait plutôt sur des intensités faibles à modérées de consommation des hyphes. Sa croissance se voit fortement augmentée ce qui peut poser un problème de santé publique si des personnes non informées de sa toxicité en consomment. (49)



Figure 27 - *Hypholoma fasciculare* (50)

D'une manière générale et d'après les projections actuelles sur les climats à venir, il est supposé que le changement climatique aurait tendance à favoriser les champignons saprotrophes et leur expansion. (25)

2.2. Impact sur les ectomycorhizes

Parmi les neuf limites planétaires nécessaires à la survie de l'Homme (cf 1.2.1), cinq ont également un impact sur les mycètes impliqués dans les mycorhizes ectotrophes (MEc) : le climat, la biodiversité, le cycle de l'azote et du phosphore, l'occupation des terres et la pollution chimique et atmosphérique.

Bien que vivant majoritairement sous terre, les mycorhizes ectotrophes sont affectés par la pollution atmosphérique. En effet, la libération de CO₂ dans l'air due aux activités humaines entraîne un enrichissement de l'air en carbone. Sa concentration a augmenté de 48% depuis la révolution industrielle et exerce une influence sur le cycle de carbone et les forêts en tant que puit de carbone.

Avec ce surplus de CO₂ dans l'air, la croissance des arbres est stimulée. (Figure 29) En premier lieu, cela améliore la capacité de la forêt à agir comme puit de carbone. Cependant, comme il y a une augmentation de photosynthèse, il y a davantage de production de ressources par la plante. Elle en alloue alors plus à ses symbiotes. Ces ressources carbonées pour les MEc permet une meilleure croissance et reproduction de certaines espèces, notamment *Paxillus involutus* (espèce mortelle pour l'Homme, Figure 28), qui a poussée 4,8 fois plus dans les forêts tempérées américaines, alors que certaines ont vu leur population diminuer ou rester stable.

Pour les espèces proliférant mieux sous un taux de CO₂ plus élevé, leur stratégie d'exploration évolue, au lieu de se limiter à une exploration à courte à moyenne distance (les hyphes restant proches des racines) elles adoptent un mode d'exploration par contact. C'est-à-dire que le mycète crée des structures complexes et réalise une expansion directe et loin de la racine pour absorber davantage de nutriments.



Figure 28 - *Paxillus involutus* (51)

Ce phénomène pourrait avoir un impact sur la diversité de la population des mycorhizes ectotrophes. Les plantes privilégieraient alors les espèces les plus résistantes pour pouvoir conserver un maximum de leurs propres ressources et les espèces nécessitant moins de carbone seraient diminuées car moins prolifiques. L'excès de CO₂ non séquestré par les arbres peut être respiré par les champignons mycorhiziens à ectomycorhizes demandeuses en carbone et contribuera à un rétrocontrôle positif sur l'augmentation du CO₂ atmosphérique. (37)

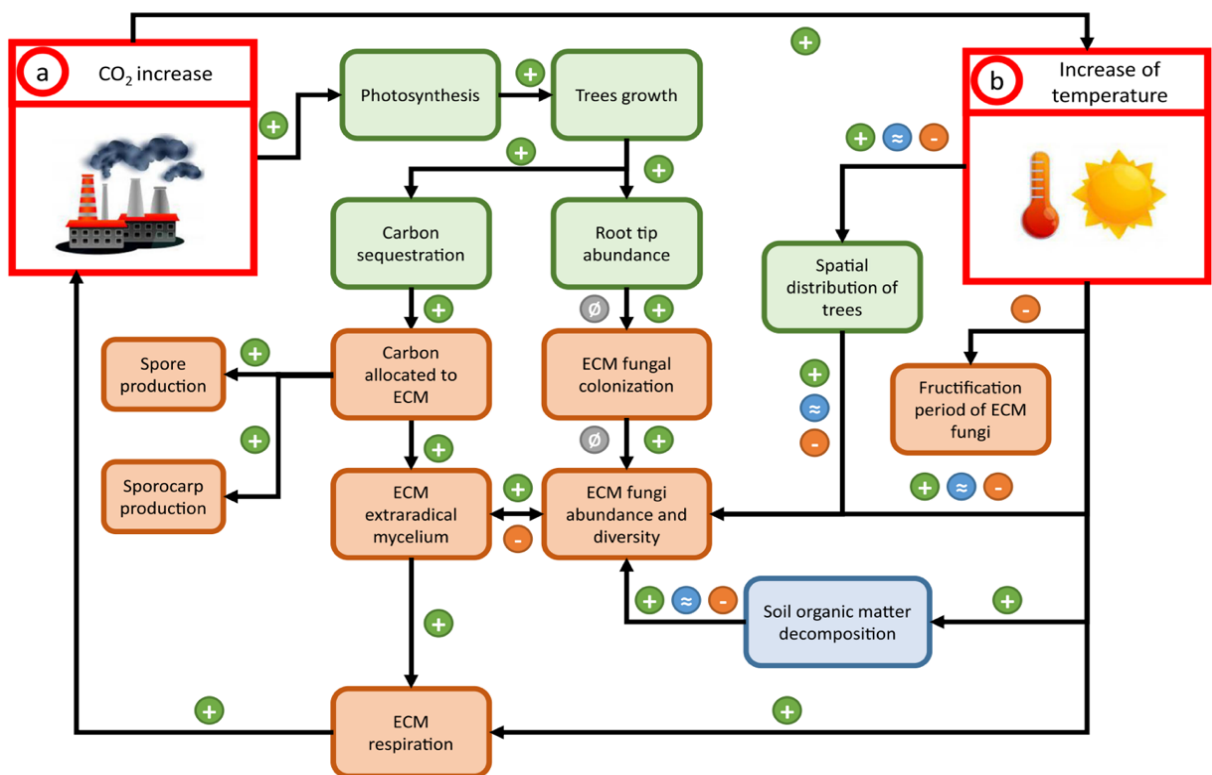


Figure 29 - Interaction CO₂ - plante - température – MEC (37)

(+) marque une augmentation, ≈ marque une stabilité, (-) marque un déclin et ∅ une absence de corrélation.
Plusieurs signes sont associés car cela dépend des espèces.

Le surplus de CO₂ dans l'atmosphère entraîne une augmentation de l'effet de serre ce qui fait grimper la température moyenne de la Terre. Dans les forêts boréales par exemple, on observe une augmentation de 1,5°C depuis le XX^{ème} siècle et il est supposé qu'elles pourraient encore se réchauffer de 4 à 6°C durant le siècle à venir. Ces changements affecteront la population des MEC ne modifiant la répartition de leurs hôtes, qui ne vont plus pousser dans les mêmes forêts.

Cette redistribution des hôtes peut avoir plusieurs conséquences (Figure 30) :

- Un défaut d'association d'un symbiote qui se retrouverait sans hôte, impactant ses chances de survie.
- Un hôte qui se retrouve sans symbiote et qui serait moins résistant face aux pathogènes et la sécheresse.
- De mauvaises associations hôte-symbiote qui n'interagiront plus de manière optimale.

La température affectant la vitesse de décomposition de la matière organique, elle modifie ainsi le cycle du carbone dans le sol et affecte la respiration hétérotrophe des mycètes. Certaines espèces seront favorisées grâce à une activité enzymatique plus efficace au détriment d'autres moins adaptées. On observera également un changement au profit de certaines activités enzymatiques dominantes ainsi que dans la phénologie des espèces restantes. Cependant ces effets liés à la température seront fortement dépendants des espèces concernées. (10,37)

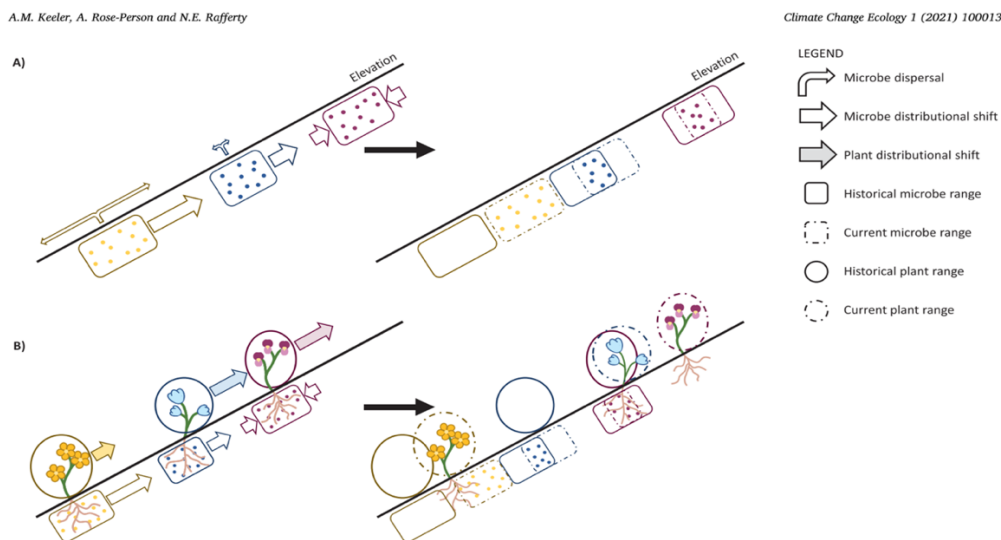


Figure 30 - Schéma du changement d'association MA-plantes
(10)

- A) Le changement de la répartition des microbes du sol en lien avec différents scénarios comme un décalage à la fois de leur élévation géographique mais aussi un changement de leur zone d'action
- B) l'association actuelle MA-plantes et différents scénarios de décalage de répartition de la plante et de son association avec son symbiote de base

Dans les tourbières boréales, pour les mycètes associés aux racines, une augmentation modérée de la température semble favoriser la croissance des endophytes et de mycorhizes impliquant des basidiomycètes ; alors qu'une augmentation de la température plus marquée favorise les mycorhizes d'ascomycètes. (37) A noter que, les taux d'exsudats phénoliques provenant des racines des plantes de la matrice du sol dans lesquels les espèces de mycètes poussent sont dépendants des saisons et sont augmentés lorsque la température augmente. (10) Ce changement dans la population type de mycète serait lié à cette variation des exsudats. En effet, leur augmentation fournit une plus grande part de carbone labile, ce qui affecte son utilisation par les mycètes mycorhiziens. Ces conclusions ont été tirées lors d'expériences en laboratoire sur des modèles prédictifs des climats futurs. Si les observations sur les terrains sont, à l'heure actuelle, proche de ce qui a été conclu de manière expérimentale, le climat n'est pas encore le même que celui utilisé pendant les recherches. Cependant, dans ces régions, on

observe une augmentation du nombre de plantes à système vasculaire et par association une augmentation des symbiotes racinaires dont les mycètes mycorhiziens.

Le paysage des tourbières boréales est donc amené à changer, passant majoritairement de mousses et champignons aquatiques à des espèces résistantes à la sécheresse et la chaleur. Il y aura donc un impact la diversité des espèces de la tourbière créant un risque de compétition entre les espèces de mycètes. De plus, la modification des espèces végétales pourrait perturber l'interaction inter-espèce. L'homogénéisation de la population des mycètes pourrait entraîner une augmentation du taux d'utilisation du carbone par ces organismes intensifiant leur respiration hétérotrophe. Ce qui relâcherait davantage de CO₂ dans l'air, contribuant ainsi à l'aggravation du réchauffement climatique. (10,37,45)

2.3. Impact sur les mycètes pathogènes

En temps normal, la croissance des mycètes est stoppée par une température maximale au-delà de laquelle leur développement s'arrête. Cette limite thermique constitue une barrière naturelle contre la contamination des mammifères par les champignons pathogènes. Toutefois certains peuvent développer une tolérance à la chaleur. Les changements climatiques, en induisant un stress thermique (c'est-à-dire une température élevée proche de celle de leur seuil maximal de croissance) favorisent l'adaptation des champignons pathogènes à des conditions plus chaudes, les rendant résistants, à terme, aux températures corporelles des mammifères. Cela augmenterait ainsi le risque d'infections fongiques chez ces derniers. Il a été remarqué aux États-Unis, que depuis la révolution industrielle, la température moyenne du corps humain a baissé de 0.03°C par décennie de naissance. Il est supposé que le confort de vie actuel ne nécessite plus un métabolisme aussi élevé qu'auparavant et par conséquent la température du corps baisse. Cette baisse associée à l'augmentation de la résistance à la chaleur par les mycètes pathogènes pourrait faire coïncider la température optimale hôte-pathogène plus rapidement que la simple adaptation causée par le changement climatique. (25)

En plus de cette adaptation, certains champignons ont la capacité de se développer sur des sols pollués par des métaux lourds, contenant des isotopes radioactifs, ou simplement acides. Aussi, la contamination des eaux destinées à la consommation par des polluants industriels a été associée à une augmentation des risques d'infection par des maladies fongiques. En effet, les mycètes pathogènes pour l'Homme ont tendance à proliférer dans ces eaux riches, notamment, en nitrates et en fer. (25) Cette contamination est également liée à la présence de microplastiques que certains champignons sont capables de dégrader efficacement. (cf 1.1.1.6 *Rôle dans la dépollution du sol*) La présence de ces matières plastiques dans l'eau pourrait ainsi favoriser la croissance de mycètes pathogènes capables de les dégrader, augmentant ainsi le risque d'infections.

Les eaux sont aussi contaminées par des produits de traitements agricoles, notamment des fongicides. Cette contamination pourrait favoriser le développement d'une résistance chez les mycètes pathogènes. Ce phénomène pose un double problème :

- Pour l'agriculture : Les pathogènes des plantes pourraient devenir résistants aux traitements fongicides, les rendant inefficaces.
- Pour la santé humaine : Les antifongiques actuellement en développement pour un usage médical partagent des mécanismes d'action similaires avec certains fongicides agricoles. Par conséquent, des champignons pathogènes pour l'Homme pourraient développer une résistance aux traitements médicaux avant même leur mise sur le marché. (25)

L'augmentation de la température est également responsable d'un repliement des spores sur elles-mêmes et, de ce fait, les rend plus facilement transportable par voie aérienne. Ce repliement réduit leur taille, facilitant leur pénétration en profondeur dans les poumons, comme c'est le cas des souches responsables d'aspergilloses. (25)

La dispersion des champignons pathogènes est facilitée par de nombreux vecteurs, tant anthropiques que naturels. Les déplacements humains en voiture ou à pied, les constructions, les activités industrielles forestières, ainsi que les éléments naturels comme l'eau et le vent, peuvent disperser les souches pathogènes de champignons sur de plus grandes distances. Par ailleurs, leur résistance croissante à la chaleur suggère également une augmentation potentielle des infections fongiques chez les mammifères, y compris l'Homme à l'avenir.

Certaines espèces de champignons pathogènes sont déjà impliquées dans divers cas préoccupants. Chez l'Homme, des infections de type zoonotiques ont été observées notamment via des champignons transmis par des oiseaux. Dans le règne animal, ils sont responsables d'une mortalité importante chez les amphibiens en Australie, Amérique du Sud et Afrique. Enfin, plusieurs espèces fongiques infectent des plantes, en particulier des céréales destinées à la consommation, ce qui pourrait impacter la sécurité alimentaire humaine. (52)

De plus, les changements climatiques et catastrophes naturelles peuvent permettre une meilleure dispersion des agents pathogènes comme les spores, et permettre une grande extension de leur territoire infectieux. Trois grands axes ont été identifiés : les blessures traumatiques suites aux catastrophes, la dispersion des spores, les répercussions après une catastrophe naturelle.

Pour ce qui est des blessures traumatiques constituent un autre point d'entrée pour les spores fongiques, elles peuvent être contaminées par des spores lors de leur survenue et amener à des infections des tissus mous de la peau. Elles sont aussi responsables d'un engorgement des systèmes de santé et pourraient alors mener à des erreurs de diagnostics d'infection fongique ou tout simplement ne pas être diagnostiquées du tout.

La dispersion des spores est augmentée par les vents forts et la destruction des infrastructures humaines ; ce qui peut augmenter le risque d'infection par inhalation. Les feux de forêts et les éruptions volcaniques peuvent relâcher des particules contenant ces spores et les transporter sur de longues distances vers des populations où les souches sont inconnues, exposant ainsi de nouvelles populations.

Enfin, les répercussions de ces catastrophes naturelles sur la prolifération des champignons pathogènes sont multiples. L'humidité élevée dans l'air et le sol favorise la sporulation et la croissance des espèces pathogènes. Les habitations abimées lors d'inondation peuvent être infectées par des souches qui se logent dans les murs et/ou sols et provoquent des infections. Les tsunamis peuvent contaminer des sols avec des mycètes pathogènes présents dans l'eau et infecter les poumons de personnes qui auraient été immergées ou ayant involontairement ingéré de l'eau. Ces catastrophes peuvent également endommager les structures de soins, contaminer le matériel nécessaire aux soins et provoquer des infections nosocomiales. (25)

Les risques liés à la prolifération des champignons pathogènes sont donc multiples. D'abord, la sécurité alimentaire humaine est menacée directement par l'infection des plantes destinées à la consommation, mais aussi indirectement quand ces ressources sont cultivées pour nourrir le bétail. Ensuite, la santé humaine et animale est en péril en raison de la contamination par des souches pathogènes encore intraitables. Enfin ces agents infectieux représentent également une menace pour la biodiversité, si le champignon contaminant est mortel et qu'il y a peu d'individus dans la population infectée, un risque d'extinction d'espèce peut survenir. (25,52)

2.4. Impact sur les mycètes comestibles

Les champignons comestibles appartiennent le plus souvent au groupe des Ectomycorhizes (MEc). Ils produisent un sporophore, la partie comestible. Ces champignons ont de nombreux usages mais leur comestibilité permet de nourrir de manière durable une population rurale et nécessiteuse et de réduire leur déficit en protéine et micronutriments.

Si la consommation de champignons existe depuis des millénaires, elle est de nos jours bien plus importante. L'exportation d'espèces recherchées, telle que la truffe, a augmenté de 4 fois entre les années 2000 et 2017. De manière générale, l'échange d'espèces comestibles a augmenté de 3 fois pendant cette période. Cela représente donc aussi un grand marché économique estimé en 2017 à 5 milliards USD. (1)

Pour certains pays comme la Nouvelle Zélande, la culture de certains champignons tel que le *Lactaire délicieux* se fait dans des pinèdes. La culture des pins mycorhizés avec *Lactarius deliciosus* est maîtrisée et permet de mitiger les effets du changement climatique en créant un puits de carbone. Cela permet également une agriculture de produits comestibles respectueuse de l'environnement puisqu'elle crée un habitat pour les animaux sauvages, une source de nourriture de qualité et l'exploitation de plusieurs espèces à la fois.

Il est possible d'implanter différentes associations arbres–champignons qui donnent toutes les deux des produits comestibles. Au Mexique par exemple, 130 combinaisons d'arbres natifs avec des champignons ectomycorhiziens comestibles ont été trouvées. Cependant, le changement climatique menace ces systèmes. Les modifications du régime des pluies et l'augmentation des pathogènes forestiers, a fait décliner la population de certaines espèces de champignons comestibles.

Pour la croissance des champignons dépend d'un équilibre précis en humidité ; un manque d'humidité nuit à la rétention d'eau et entraîne le fonctionnement enzymatique ; à l'inverse un excès d'eau compromet la diffusion d'oxygène et le drainage de CO₂. La température joue également un rôle dans cet équilibre. Lorsqu'elle est plus froide, le métabolisme est ralenti donc un excès d'eau dans l'air est moins délétère pour la pousse. Une température élevée combinée à un excès d'humidité est problématique car le métabolisme est accéléré mais le drainage en CO₂ est ralenti.

Il est difficile d'évaluer à l'échelle mondiale l'impact du changement climatique sur la pousse des champignons, en particulier les espèces comestibles. Des études sont réalisées, mais souvent à l'échelle d'un pays voire d'une région. De plus, la comparaison est difficile à faire car les méthodes employées ne sont pas toujours les mêmes et la répartition géographique fait qu'une espèce peut être très affectée à un endroit du globe et pas du tout à un autre. Cette variabilité rend difficile la formulation de tendances globales fiables concernant l'effet du climat sur les champignons comestibles.

Deux exemples ont été relevés dans une étude parue en 2013 sur l'effet des variations climatiques sur la fructification des champignons (54) . Il s'agit d'une étude de bases de données qui compile et met en parallèle différentes études sur des terrains géographiques différents pour mettre en lumière des schémas récurrents :

- Le premier exemple concerne la Chine, où les conditions climatiques influencent fortement la production de *Tricholoma matsutake* (Figure 31), un champignon comestible de grande valeur. Une augmentation des températures et des précipitations au mois d'août, augmente la quantité des récoltes. En revanche, une température élevée en juin ou une forte humidité entre novembre et mai de l'année précédente entraînent une diminution des récoltes. (54,55)
- En Alaska, sur les basidiocarpes (sporophore de basidiomycètes) il a été observé qu'une augmentation des précipitations en juin de l'année en cours et en mai de l'année précédente permet une plus grande récolte. (54)

Ces observations, spécifiques à certaines régions et certaines espèces, montrent que la production de sporophores est influencée par les conditions climatiques, parfois jusqu'à un an avant leur apparition. On suppose que cette sensibilité décalée dans le temps est due à la nécessité pour le mycélium d'accumuler suffisamment de ressources au cours de l'année précédente la fructification, afin de produire un sporophore au moment opportun. (54)



Figure 31 - *Tricholoma matsutake* (56)

2.5. Impact sur les mycètes associés aux lichens

Les espèces de lichéniques des sols ont, comme les autres symbiotes et plantes, dépendent de conditions climatiques spécifiques pour survivre. Leur répartition est impactée par le climat, la topographie, les propriétés du sol ainsi que par la présence ou l'absence de certaines espèces de plantes vascularisées. En effet, les plantes vascularisées peuvent influencer non seulement la symbiose des lichens par leurs effets sur les propriétés du sol mais aussi entrer en compétition pour les ressources nécessaires à leur croissance. Deux autres facteurs influent sur leur vie : les températures et les précipitations. Ces derniers jouent un rôle dans la diversification des espèces de lichens.

Les conditions des sols (dont la texture, le pH et les nutriments disponibles) nécessaires à la pousse des lichens sont différentes selon les régions et espèces. De plus, les lichens pourraient eux-mêmes influencer les propriétés du sol sur lequel ils poussent. Enfin, la quantité de litière présente au sol pourrait réduire la lumière qui y arrive et donc diminuer la surface habitable par les lichens.

L'aridité générale et le pH influent beaucoup sur leur pousse : plus le sol est aride, moins ils poussent et plus le pH est basique, plus ils poussent. (Figure 32) (57)

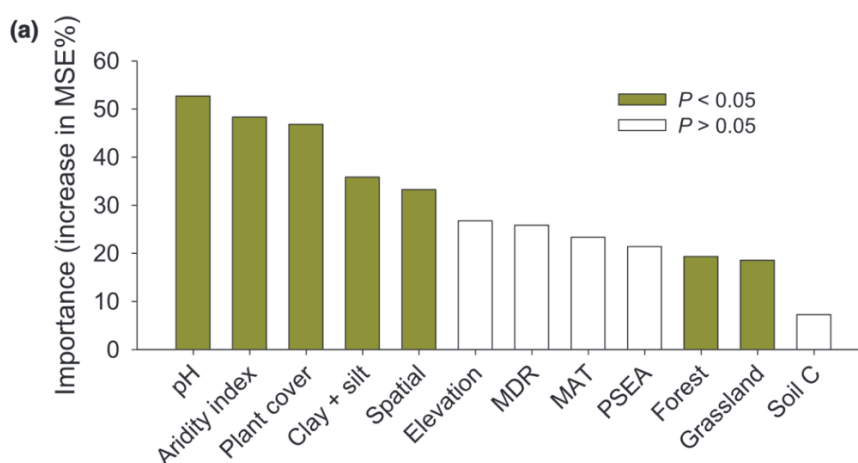


Figure 32 - Facteurs influant la pousse des lichens par importance (57)

Dans le cas des lichens épiphytes (poussant sur les arbres), leur développement dépend étroitement de la santé et de la présence de leur hôte. Ils sont également extrêmement sensibles à la pollution de l'air. En temps normal, l'aridité, la température et la localisation géographique font varier leur résistance individuelle et ce lors de micro-variations du climat. Toutefois, dans le contexte actuel de changements climatiques globaux, ces variations sont désormais d'ordre macro-climatiques affectant la majorité des lichens.

Dans les forêts matures, on observe une diversité d'espèces de lichens épiphytes moins nombreuse mais plus résistante aux macro-variations climatiques. Elles font donc un effet tampon face aux variations climatiques et permettent la conservation de certaines espèces moins résistantes en leur créant des micro-environnements. A l'échelle locale, dans les vieilles forêts, on trouve des variations de température, humidité, lumière mais aussi différentes litières, troncs et embranchements qui permettent ces micro-habitats. La conservation de ces forêts anciennes s'avère essentiel pour la protection des lichens menacés par les macro-variations climatiques. (58)

Comme vu précédemment, les lichens peuvent résulter d'une symbiose entre une cyanobactérie et/ou une algue. Les lichens épiphytes associés à des cyanobactéries, nécessitent la présence d'eau pour réaliser une photosynthèse à rendement positif ; là où ceux dépendant des algues ne nécessitent que de la vapeur d'eau. Cependant, pour ces deux types de lichens, leur photosynthèse peut diminuer si l'environnement est trop humide puisque cela empêche une bonne diffusion de CO₂ jusqu'aux cellules du photobionte.

On observe une plus grande tolérance des lichens épiphytes à cyanobactéries face à ce phénomène car ils sont adaptés à l'eau sous forme liquide. Bien que les lichens épiphytes montrent une bonne capacité à s'adapter aux variations climatiques saisonnière, il est possible qu'à long terme un changement de symbiote soit nécessaire pour la survie du champignon impliqué et donc une perte de l'espèce. La capacité d'adaptation d'une espèce lichénique est tributaire de son mode de reproduction. (13,58) En effet, les lichens peuvent avoir une reproduction sexuée ou asexuée. La reproduction de type asexuée permet un brassage génétique moindre car la scissiparité (méthode de reproduction où l'organisme se divise en deux) donne un clone. La reproduction sexuée n'implique que le champignon du symbiote et permet, quant à elle, un brassage génétique et donc une meilleure chance de mutation favorable à l'évolution de la résistance aux changements climatiques. Elle résulte en des spores qui peuvent se disperser plus loin mais qui nécessite une nouvelle association pour créer un nouveau symbiote. Celle asexuée permet au lichen de croître et s'étendre sans ce brassage, cela le rend plus vulnérable face aux changements de son environnement. (59)

Les lichens contenant des cyanobactéries peuvent fixer sont capables de fixer l'azote atmosphérique à condition que leur apport en nutriment soit suffisant pour compenser le taux d'azote présent dans leur thalle (appareil végétatif). Chez les lichens avec un plus grand thalle, la capacité à fixer l'azote est augmentée. La capacité de fixation est en revanche contrainte par la température et la teneur en eau du thalle. Plus la sécheresse augmente, moins le lichen peut fixer de l'azote. (58)

3. Impact du changement climatique sur les mycètes en Europe

3.1. La croissance des macromycètes en Europe

L'Europe est considérée comme un climat tempéré à subarctiques selon la région observée (cf 1.2.2 *Types de climats*), en effet les climats observables sont très variables. La majorité des espèces produisant des sporophores est observée à l'automne. Seules quelques espèces poussent au printemps et en début d'été comme les morilles. Plusieurs études ont montré que la latitude et l'altitude changent la temporalité de la fructification des macromycètes saprotrophes et ectomycorhiziens en Europe. (60–62)

La phénologie des champignons d'automne varie en fonction de facteurs géographiques et climatiques. Pour les champignons d'automne, la moyenne de leur période de pousse se trouve autour d'une longitude passant par le sud de la Norvège et traversant le sud de l'Allemagne (Figure 33). On peut voir que souvent dans les environnements océaniques la pousse est retardée. On observe également que plus les champignons sont situés haut en altitude plus ils émergent tôt, en raison de baisse de température plus rapide dans ces régions (Figure 34).

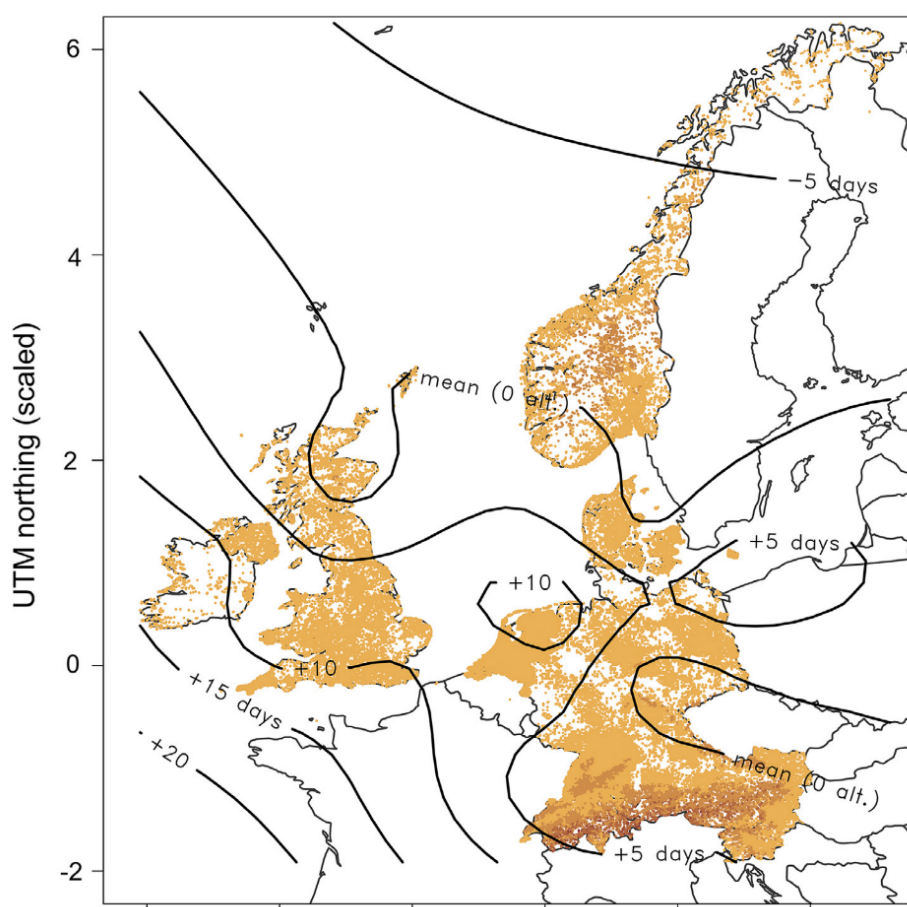


Figure 33 - Différence à la moyenne de pousse automnale Européenne en jour selon la latitude à une altitude de 0m au dessus du niveau de la mer

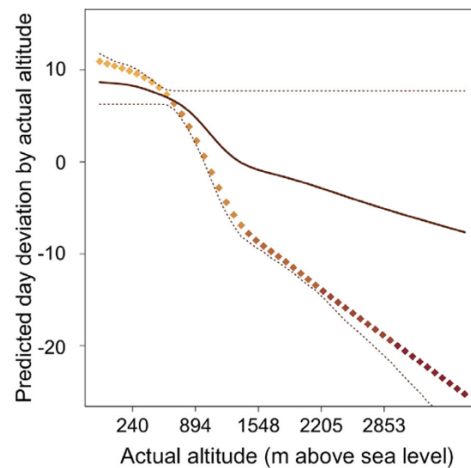


Figure 34 - Différence à la moyenne de pousse automnale Européenne en jour selon l'altitude

Il a été observé que la longitude a un effet plus marqué en début de saison alors que la latitude a un effet plus marqué en fin de saison. En effet, la longitude permet aux régions proches de l'océan d'avoir un climat plus doux alors que la latitude amène une baisse des températures plus précoce. La latitude impacte le début de saison car si les températures sont diminuées sur les fronts littoraux la saison est retardée et la longitude sur la fin de saison car si les températures sont plus douces, la saison est plus longue (Figure 35).

Pour ce qui est des champignons poussant au printemps, on observe la tendance inverse par rapport à ceux d'automne : plus on se dirige vers le nord ou vers des altitudes élevées, plus la pousse est retardée (Figure 35). On observe une différence plus marquée que pour les champignons automnaux.

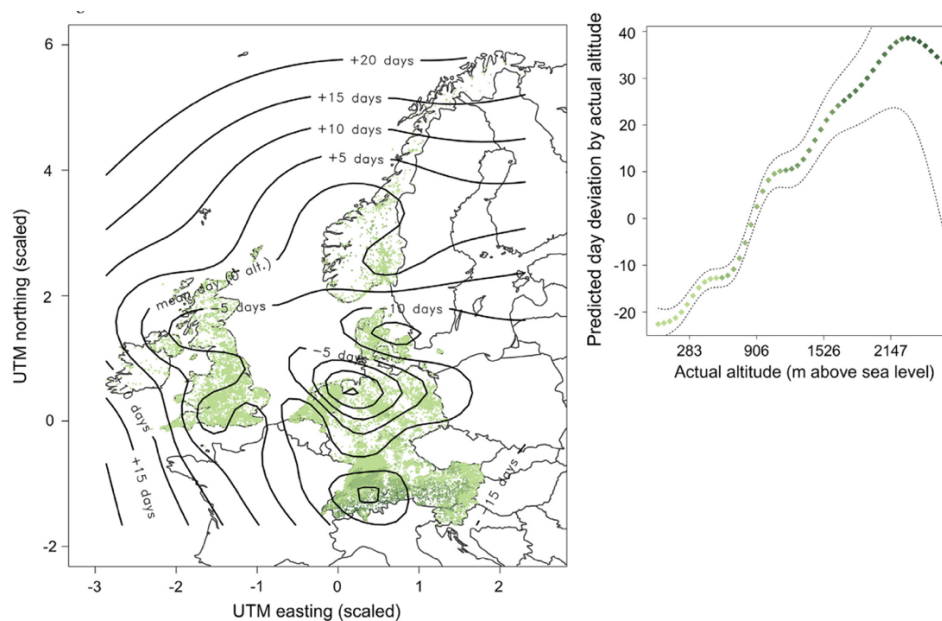


Figure 35 - Différence à la moyenne de pousse printanière Européenne en jour selon à gauche la latitude et à droite l'altitude

Trois facteurs influençant la pousse ont été étudiés : la température, le taux de précipitation et l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI). Ce dernier facteur permet de mesurer la densité d'une végétation, plus l'indice est proche de 1 plus la végétation est dense. A l'automne, il diminue dans les forêts avec des arbres caduques car il n'y a plus de feuilles.

La température est le facteur le plus influant sur la moyenne de fructification des champignons automnaux. Quand elle est plus chaude, les champignons poussent plus tard. De la même manière, mais avec un impact moindre, lorsque les précipitations sont augmentées les champignons poussent plus tard. Enfin, quand le NDVI est haut, on observe également un retard de pousse, cela peut s'expliquer par le fait que les signaux de pousse sont perturbés notamment pour les ectomycorhiziens en symbiose avec l'arbre. Si ce dernier ne perd pas ses feuilles alors la période de pousse n'a pas commencée. Pour les saprotrophes, si les feuilles ne tombent pas il y a moins de matière organique à décomposer.

Pour les champignons printaniers, on observe une différence sur les facteurs influant la pousse entre saprotrophes et ectomycorhiziens. La température n'influe presque pas sur les ectomycorhiziens mais plus il y a de précipitations et plus le NDVI est haut, plus la pousse est avancée. Pour les saprotrophes, on observe une pousse avancée lors de précipitations élevées mais retardée si le NDVI est haut. On peut penser que, de la même manière, il y a moins de matière organique à décomposer et donc un haut NDVI repousse l'apparition des saprotrophes.

Si les champignons printaniers sont très sensibles à des changements plutôt d'ordre géographiques telles que la latitude et l'altitude, les espèces automnales semblent davantage influencées par les fluctuations climatiques interannuelles. (61,63)

Nous allons voir comment les changements climatiques d'Europe pourraient affecter la phénologie et la répartition des différentes espèces de champignons.

3.2. Impact du changement climatique sur les mycètes européens

Nous avons vu dans la partie précédente que l'Europe présente un gradient de pousse de manière naturelle et la diversité des climats qui y sont retrouvés implique également une grande diversité d'espèces et de répartition sur le continent. Les changements climatiques mondiaux n'ont pas le même impact dans tous les pays et les études réalisées sur l'Europe sont multiples. Cette partie a pour but d'évaluer les impacts sur les différents types de champignons qui ont été décrits auparavant et de faire l'état des lieux des connaissances actuelles sur le sujet.

3.2.1. Impact du changement climatique sur les mycètes par région

En Europe, sein d'un même pays des changements de période de pousse a été observé et ce en dépit du gradient de pousse naturel que nous avons décrit plus tôt. Il a été noté qu'en Norvège et au Royaume Uni (RU) les espèces à la fructification printanière ont tendance à émerger en moyenne 18 jours plus tôt que dans les années '60. Ces périodes de pousses avancées sont corrélées à des températures élevées en janvier et février.

Au Royaume Uni, 20% des espèces observées depuis les années '70 ont commencé à fructifier deux fois par an au printemps et en automne et cela avec une plus grande proportion chez les décomposeurs du bois. De plus, certaines espèces de morilles (*Morchella esculenta* (Figure 36) et *Morchella elata* (Figure 37)) considérées comme printanière ne le sont plus et poussent maintenant en automne.



Figure 36 - *Morchella esculenta* (64)



Figure 37 - *Morchella elata* (65)

Au cours des 30 dernières années, il a été observé un étalement de la période de fructification de ces mycètes en Autriche, en Norvège, au RU et en Suisse, en moyenne cette période arrive plus tard bien qu'elle soit variable selon les espèces. Aujourd'hui, la période de fructification totale s'étend sur presque 70 jours contrairement à 33 jours dans les années 50.

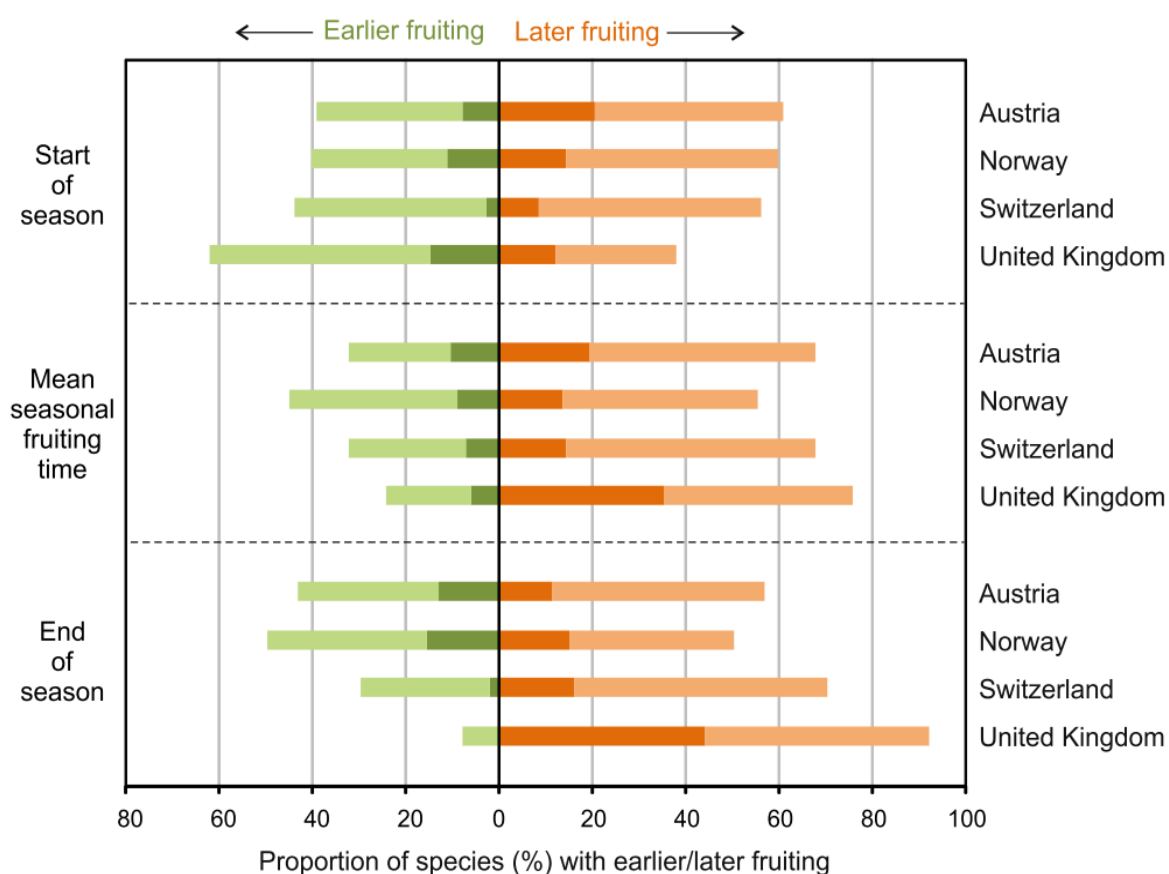


Figure 38 - Proportion d'espèces pour lesquelles la période de fructification a changé entre 1970 et 2007 (54)

Sur la Figure 38, les parties les plus foncées sont le pourcentage d'espèces pour lesquelles ce changement de période de pousse est significatif. On peut voir qu'au RU et en Autriche cette variation est assez marquée.

Au sud de l'Angleterre, 33% des décomposeurs du bois ont significativement augmenté leur temps de fructification contre 10% des espèces mycorhiziennes. Cela varie donc plus ou moins selon le type de mycète. Dans le cas des espèces mycorhiziennes cela est dû au fait que les champignons mycorhiziens reçoivent des signaux de fructification de la part de leur espèce hôte. On observe en fait une différence dans la période de fructification selon les modes de vie des champignons car les sources de carbone utilisées sont différentes. Les champignons saprotrophes utilisent le carbone qui a été créé pendant les années précédentes car ils utilisent la matière morte disponible. Les mycorhiziens tirent leur carbone de leur plante hôte et sont donc plus en synchronisation avec leur période active. (54,66)

Selon leur espèce hôte certains champignons mycorhiziens vont voir leur fructification être plus ou moins altérée. Si l'hôte est un arbre déciduel (qui perd ses feuilles en hiver et entre en dormance) alors on observe une plus grande variation que les espèces aux feuilles persistantes (comme les espèces associées aux conifères par exemple). Souvent, si l'hôte est un arbre déciduel, la fructification est retardée, là où avec les conifères elle est inchangée voire avancée. Ces dernières années, les arbres déciduaux des forêts tempérées ont un passage en dormance retardé et ce probablement à cause du changement climatique. L'augmentation des précipitations estivales entraîne une mise en dormance retardée et des températures supérieures à la normale sans être extrêmes. Les champignons mycorhiziens tirent des ressources de leur plante hôte tant que celle-ci n'est pas en dormance, la période de croissance de ces plantes étant augmentée cela pourrait expliquer pourquoi ces champignons ont une période de fructification retardée. (54,63,66)

Pour autant, il est difficile d'appliquer un schéma général de réponse au changement climatique. En effet, on observe des réponses différentes au changement climatique, pour plusieurs espèces fongiques au d'un même fongique avec le même mode de vie, c'est le cas au sein du genre *Russula* comme le présente la Figure 39.

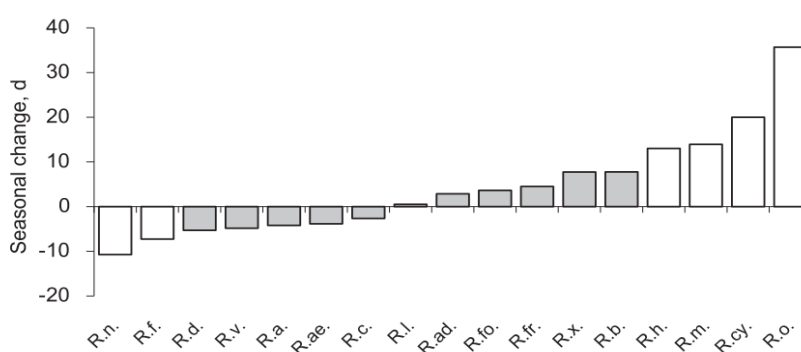


Figure 39 - Différence de date de pousse en jour entre 1950 et 2009 chez les espèces de *Russules* (54)

Dans les prédictions sur le climat Européen à venir, l'augmentation des températures peut donc nous faire penser que, de manière générale, les champignons printaniers pourraient fructifier plus tôt tandis que les champignons automnaux verraient leur période de fructification retardée. La vitesse du réchauffement climatique risque d'être plus grande dans les plus hautes latitudes ce qui pourrait perturber davantage les champignons printaniers des hautes latitudes (Figure 35). En automne, il a été observé que pour les champignons ectomycorhiziens et saprotrophes, un changement de la température moyenne de 0,16°C et 0,13°C respectivement retarde la fructification d'un jour. Pour les champignons printaniers, c'est la tendance inverse, c'est un changement de température moyenne de 2,27°C pour les ectomycorhiziens et de 0,73°C pour les saprotrophes qui avance la pousse d'un jour. (61)

Les changements en termes de précipitations risquent de varier selon les régions d'Europe, avec une intensification au nord et une diminution au sud. Cela risque d'impacter principalement les champignons ectomycorhiziens automnaux. Il a été noté qu'une latence d'un jour par 40mm d'augmentation moyenne de précipitation sera observable, là où pour ceux sortant au printemps, c'est 63mm en moyenne. Pour les saprotrophes automnaux c'est 82mm. Enfin pour les saprotrophes printaniers c'est 148mm, ils sont donc les moins affectés. Ces chiffres indiquent que les champignons automnaux, et en particulier les ectomycorhiziens, sont plus sensibles aux variations de précipitations que ceux fructifiant au printemps. Les changements épars des taux de précipitation moyenne à travers l'Europe laissent à penser que les variations de pousse seront très marquées entre les régions. (61)

3.2.1.1. Impact en région méditerranéenne

Dans la région méditerranéenne, notamment en Espagne, un changement de pousse pourrait être préjudiciable à l'économie du pays. En effet, le marché de Mercabarna est le plus grand marché de champignons comestibles du pays, près de 700 tonnes y sont vendues à une moyenne de 10,7€/kilos.

Dans la région catalane du pays, lorsque la température est plus élevée en août et septembre, on remarque qu'il y a une augmentation de la productivité dans les régions subalpines et montagneuses et une baisse dans les régions supra et méso-méditerranéennes. Cela rejoint ce qui a été vu plus haut dans cette partie, les macromycètes vont pousser plus haut car leur température optimale de pousse ne sera plus à la même altitude. Malgré tout, ces résultats restent espèces-dépendants et les prédictions pour les années à venir dépendent également du scénario envisagé.

Si le RCP est de 4.5 (*voir Généralités : 1.2.1*) les espèces sont peu affectées, s'il est de 8.5 alors on observe une baisse de productivité chez les mycorhiziens et une hausse chez les saprotrophes. (67) De plus, il a été montré que l'impact de la température sur la pousse de ces champignons est davantage dû à des températures extrêmes journalières qu'à la température moyenne. Les changements climatiques à venir amenant à des événements plus extrêmes, ils impacteront plus fortement la pousse que la simple augmentation de température moyenne.

Le taux de précipitation quant à lui, joue un rôle important pour la pousse du mois suivant, en particulier en début de saison. Cette latence d'un mois peut s'expliquer par le fait que les précipitations augmentent l'humidité dans le sol mais il faut environ un mois pour qu'elle soit redistribuée. Ainsi, ce n'est pas la pluie elle-même qui influence directement la pousse, mais l'humidité du sol, qui a un impact sur la production de sporophores.

Il est supposé que le changement climatique en région méditerranéenne provoquera un retard de début de saison d'émergence des champignons par un allongement des sécheresses estivales. Cependant des températures plus douces en fin de saison pourraient prolonger la période de pousse, ce qui pourrait augmenter la productivité moyenne. Ces changements sont fortement dépendant des espèces concernées et les impacts sur les champignons comestibles commercialisés demeurent incertains.(68)

Dans les forêts méditerranéennes, la densité de sporophores saprotrophes dépend également grandement des taux de précipitations automnales et des températures mensuelles moyennes. De plus, la production de *Boletus edulis* (Cèpe de Bordeaux, (Figure 40)) dans la péninsule Ibérique est plus importante en quantité lorsqu'il est associé avec des arbres âgés. Plus le taux d'humidité est élevé plus l'arbre hôte doit être vieux pour qu'il n'y ait pas d'impact sur la production de sporophores. (60,69) On peut penser qu'un plus vieil arbre aura besoin de plus de ressources, notamment en eau, pour survivre et qu'il absorbera assez d'eau pour éviter que le taux d'humidité soit préjudiciable pour le mycète.



Figure 40 - *Boletus edulis* (70)

3.2.1.2. Impact en région arctique

Dans la région arctique de l'Europe, un gradient de pousse similaire à ce qui a été vu plus tôt a été retrouvé, les espèces fongiques poussent plus haut en altitude qu'auparavant. De plus, la fonte du permafrost crée des sols fertiles là où auparavant les champignons ne pouvaient pas pousser. Ce phénomène concerne peu les espèces fongiques symbiotiques. En effet, leur plantes hôtes n'ayant pas encore étendu leur aire de répartition, les champignons mycorhiziens associés restent cantonnés leur zone habituelle.

Le dégel du permafrost entraîne aussi un flot continu d'eau vers le bas de la montagne, des zones plutôt sèches autrefois. Cette augmentation d'humidité devient trop importante pour les plantes et arbres présents qui pourrissent et meurent. L'excès de matière morte à décomposer résultant de ces plantes permet une plus grande pousse des saprotrophes dans ces zones. En revanche, les espèces fongiques habituées à pousser plus haut sont menacées car proche de leurs limites physiologiques, la température étant trop élevée pour elles. D'autres espèces, qui ne poussaient qu'en Asie, ont été retrouvées au pied de montagnes arctiques russes. Enfin, des champignons phytopathogènes ont progressé vers le nord avant même l'implantation de cultures de céréales, ce qui représente déjà un défi phytosanitaire en projection des futures activités agricoles dans cette partie de l'Europe. (71)

3.2.1.3. Impact en Europe centrale

Une étude réalisée en Europe centrale et plus particulièrement en République Tchèque (72), a montré que le taux d'humidité lié aux précipitations permettait aux sporophores d'être plus fournis et robustes. Plus le terrain est humide, plus les sporophores sont gros et robustes, cela permet au champignon de mieux résister aux aléas météorologiques, notamment au vent. Cependant si les champignons sont plus gros, ils ne poussent pas en plus grande quantité. C'est même plutôt l'inverse qui a été observé. (69,72) On peut penser que la production d'un plus gros sporophore demande plus de ressources à allouer, donc moins d'individus au total.

3.2.2. Impact du changement climatique sur les mycètes selon leur rôle

3.2.2.1. Impact sur les mycètes saprotrophes du sol

Deux modes d'alimentations sont retrouvés dans les micro-organismes décomposeurs du sol. L'un appelé copiotrophe, c'est-à-dire qu'ils croissent rapidement dans un environnement riche en carbone. L'autre est oligotrophe, à l'inverse ces organismes survivent dans un environnement pauvre en nutriment. La dégradation de la cellulose est majoritairement réalisée par des copiotrophes contrairement à celle de la lignine est faite par des espèces spécialisées oligotrophes.

Dans une étude réalisée dans les Alpes Suisse publiée en 2023 (43), le génome des décomposeurs du sol a été observé en fonction de leur endroit de pousse, soit dans des sols bien irrigués ou bien dans des sols sujets aux sécheresses répétées. Il a été montré que dans les sols irrigués on observait une plus grande prévalence de gènes impliqués dans le cycle de l'azote, notamment pour la dénitrification, la fixation de l'azote ou l'assimilation de l'ammonium. Aussi, dans ces sols, il y a une augmentation des gènes relatifs au métabolisme du fer et du phosphore. Alors que dans les sols sujets aux sécheresses, on observe une plus grande prévalence de gènes impliqués dans le métabolisme du carbone (majoritairement des molécules monocarbonées, comme le CO_2) et les di- et oligo-saccharides. De plus, dans ces conditions, des gènes d'adaptation à la sécheresse sont produits pour un métabolisme plus efficient et des mécanismes de protection à la dessiccation et à la famine.

Pour autant, il a été montré que le taux de respiration du C dans les sols reste inchangé que l'on se trouve dans un environnement sec ou humide. Cela pourrait poser un problème à long terme dans les sols secs qui sont déjà appauvris en C. En effet, le C stocké dans le sol pourrait être utilisé pour la respiration et donc être à nouveau rejeté, transformant les forêts puits de carbone en sources de carbone. (43)

Une autre étude réalisée en Europe Méditerranéenne publiée en 2022, a montré que les champignons décomposeurs du sol étaient relativement tolérants à la chaleur. Ils ont une plage de résistance thermique plus grande que les bactéries du sol ce qui leur permet d'avoir à s'adapter moins vite aux changements de température annuelle moyenne. (73) Ce sont les températures extrêmes qui ont tendance à les affecter plus qu'une augmentation graduelle des températures.

3.2.2.2. Impact sur les mycètes pathogènes et leurs environnements

3.2.2.2.1. Sur les pathogènes des arbres

Dans une forêt en bonne santé, on retrouve toujours des mycètes pathogènes, mais ceux-ci ne causent pas d'infestation massive, et provoquent seulement des dégâts légers. Lors d'un déséquilibre et d'une épidémie, la réaction de protection des arbres peut être de changer la composition du feuillage que ce soit en termes de nutriments ou de métabolites secondaires. Ce qui entraîne ensuite un changement dans la composition de la litière au sol, ce qui a un impact direct sur les processus de décomposition au sol, et donc sur l'ensemble du cycle des nutriments forestier.

Les champignons pathogènes des arbres sont assez résistants aux variations de température, leur survie à l'hiver montre qu'ils résistent à des températures assez froides. Une hausse de la température à long terme pourrait favoriser pour eux des conditions de vie plus propice à leur survie et reproduction même en hiver. Cependant ils ont besoin d'un niveau d'humidité élevé afin de pénétrer dans les tissus des plantes et les sécheresses pourraient empêcher cela. Pour autant, un arbre qui sort d'une sécheresse est affaibli car appauvri en nutriments et en eau, il devient donc une cible plus facile pour les pathogènes.

Une étude réalisée en 2013 analysant les impacts de l'infestation par certains mycètes pathogènes dans une forêt en complément d'une projection expérimentale en laboratoire a permis d'émettre les hypothèses suivantes (74) :

- Il est possible que la sensibilité relative de chaque espèce à des changements climatiques impacte les champignons et les plantes en différencié. Par exemple le champignon pathogène mute plus rapidement que l'espèce végétale qui lui est vulnérable. Cela le rend alors plus virulent et permet une infection facilitée et plus grave de l'espèce végétale par le champignon pathogène.
- La contamination d'une espèce végétale par un champignon pathogène impacte sa pousse mais également la composition de la communauté qui dépend des ressources qu'elle produit via la photosynthèse. Celles vont être redirigées vers le pathogène en priorité au détriment des espèces qui en dépendent notamment dans le sol. L'interaction hôte-pathogène impacte également les cycles du carbone et de l'azote réalisés par l'espèce végétale ce qui changera la composition de la litière résultante qui contiendra des proportions de micro et macro-éléments différentes mais qui sera aussi infectée par le champignon pathogène.

- La proportion de litière infectée par les champignons pathogènes change la réponse des décomposeurs notamment en augmentant la proportion d'azote, potassium, sodium et phosphore contenue dans celle-ci.
- L'infection change également le taux de carbone dans la litière ce qui abaisse les ratios C : N et C : P. La décomposition de la litière infectée serait significativement affectée si les températures moyennes et l'humidité des forêts augmentaient, et cela si la masse des micro-organismes qui décompose la litière ne change pas. (74)

Les champignons pathogènes pourraient s'adapter au changement climatique par des mutations avantageuses, mais leurs interactions avec les décomposeurs du sol restent peu étudiées. Les litières infestées, plus riches en azote et phosphore, nécessitent des sols bien irrigués pour être correctement décomposées, ce qui pourrait poser problème en période de sécheresse. Toutefois, la présence de champignons pathogènes dans les feuilles mortes semble favoriser la minéralisation du carbone sous des conditions chaudes et humides, en fournissant une source de nutriments facilement accessible aux décomposeurs. (43)

3.2.2.2.2. Risques sanitaires chez l'Homme

Le changement climatique peut indirectement affecter la santé humaine via les champignons, notamment en favorisant la prolifération de champignons pathogènes, allergisants ou toxiques. Chez les personnes à terrain fragile une allergie voire un asthme peuvent être déclenchés par des spores de mycètes allergènes et pathogènes opportunistes se situant dans la cavité nasale.

En effet, une étude a analysé le mycobiome nasal de patients souffrant de rhinite allergique et a révélé que chez ces individus, il était à la fois riche et diversifié. Chez les sujets sains les mêmes souches ont été retrouvées mais dans des proportions différentes. Un déséquilibre dans les taux des spores de mycètes du mycobiome peut compromettre les défenses immunitaires présentes dans la cavité nasale et rendre l'individu malade. Cela est provoqué par les polysaccharides présents sur les parois des cellules de mycètes qui activent les récepteurs des cellules immunitaires du nez et déclenchent une réaction inflammatoire mais qui sont aussi responsable de son arrêt. C'est pourquoi les symptômes sont d'intensités différentes. (75)

Une étude menée sur toute l'Europe a montré que les saisons des spores de certaines espèces responsables d'allergies respiratoires variaient en fonction de la latitude, de la température, des précipitations et de l'humidité relative de la zone. En effet, les saisons sont plus longues dans les latitudes plus basses comme en Espagne car la température y est plus élevée. Cependant les concentrations de spores y sont plus faibles car relâchées sur une plus longue période. Les pays dans les latitudes les plus hautes ont une saison courte mais des concentrations élevées car elles sont toutes relâchées en même temps. Le taux d'humidité est important mais variable selon les espèces car c'est lui qui va permettre la sporulation.

On observe aussi un taux plus élevé de spores dans l'air lors des moissons, les produits post-récolte restés au sol vont être source de nutrition pour des espèces saprotrophes qui relâcheront des spores. Ce taux est moins élevé sur les côtes et en zone urbaines, là où les mycètes poussent moins.

L'augmentation de la température, surtout dans les hautes latitudes, pourrait en conséquence allonger les saisons des spores allergènes mais également diminuer leur concentration. Les symptômes en résultant pourrait être moindres voire passer au-dessous du seuil clinique mais ils se manifesteront sur une plus longue période pour les personnes les plus sensibles. (76)

3.2.2.3. Impact sur les macromycètes des prairies

Même si la plupart des espèces reportées sont contenues dans les forêts, certains macromycètes poussent majoritairement à exclusivement dans les prairies. Cependant ils ne poussent que dans des prairies où le sol n'a pas été altéré par l'activité humaine.

Au Royaume-Uni de nombreux sites de poussent ont été retrouvés. Ceux-ci ont un taux de diversité d'espèces élevé (200 sur les 400 présentent dans le nord-ouest de l'Europe) et 75% d'entre elles étaient sur la Liste Rouge d'au moins un pays Européen. (77)

La conservation de ces prairies est donc très importante pour préserver la diversité des espèces des macromycètes associées. Il est supposé que, plus la concentration de CO₂ et des températures dans les prairies vont augmenter, plus leur équilibre va être perturbé. Transformant les prairies puits de carbone en source de carbone. (78) Ce changement vient surtout de la température qui a tendance à faire augmenter le taux de décomposition, comme vu précédemment.

Nous pouvons supposer, grâce à ce que nous avons exploré auparavant, que l'impact du changement climatique sur les prairies risque de faire diminuer la diversité des espèces fongiques présentes. Cela en changeant leur période de pousse ou en changeant les espèces de plantes présentes avec lesquelles les macromycètes peuvent interagir.

De plus, de plus en plus de prairies sont exploitées par l'Homme pour l'agriculture ou le pâturage ce qui va perturber le sol et modifier la pousse des espèces de champignons qui y résident.

3.2.2.4. Impact sur les mycètes lichéniques

Comme mentionné en 1.1.1.2 - Les formes symbiotiques, les lichens sont utilisés dans le suivi de la pollution atmosphérique. Ils ont la capacité de fixer non seulement le dioxyde de soufre (SO_2) (produit de combustion du pétrole et du charbon) mais également des NO_x (produit de combustion automobile majoritairement mais aussi relâché lors du cycle de l'azote dans les sols) et des polluants azotés réduits comme l'ammoniac atmosphérique (NH_3) (polluant d'origine agricole).

Au Royaume-Uni en surveillant la pousse des lichens tolérants ou sensibles au taux d'azote atmosphérique, particulièrement le NH_3 , un indice de concentration d'azote de l'air à l'échelle locale mais aussi du territoire anglais a été créé : le L_{AN} . Il est basé la présence ou l'absence d'espèces de lichens sensibles ou résistant à l'azote atmosphérique, plus les résistants sont présents plus le L_{AN} est élevé. Il a été montré que les lichens poussant sur l'écorce plus jeune des branchages répondaient plus rapidement au changement de concentration de NH_3 atmosphérique que ceux présents sur les troncs mais également un taux plus élevé de lichens résistants à l'azote lorsque des taux de NO_x atmosphériques élevés sont mesurés. (79)

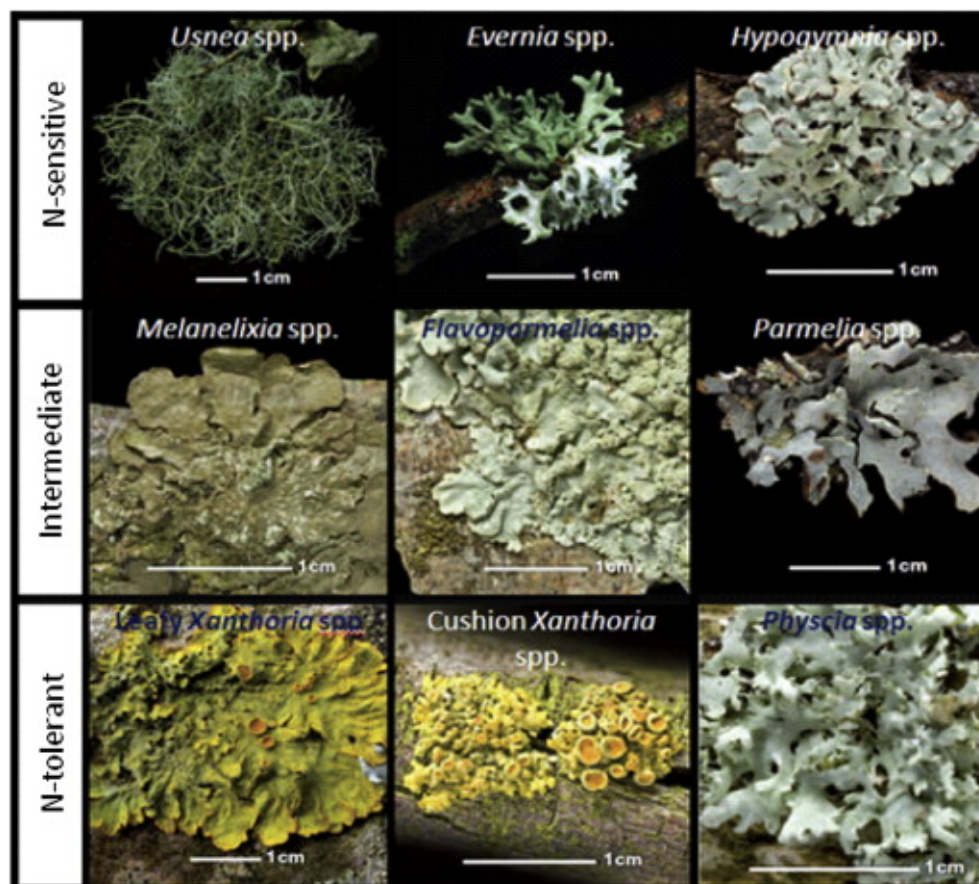


Figure 41 - Lichens utilisés dans la surveillance du taux d'azote atmosphérique au Royaume Uni (79)

La surveillance de la pousse des lichens sensibles à l'azote atmosphérique montre qu'ils poussent moins lorsque son taux dans l'atmosphère augmente. Ils poussent aussi moins lorsque la température augmente. A contrario ils poussent plus lorsque le taux d'humidité moyen est élevé et à basse latitude. Ils sont tous négativement impactés dans leur pousse lors de la présence de dépôts secs de SOx. Leur absence montre donc que l'air est pollué et le climat est sec.

Pour les lichens résistants à l'azote, ils ont tendance à mieux pousser lorsque les taux de NOx et NHx atmosphérique présents augmentent. En revanche, *Xanthoria polycarpa* supporte mal les taux élevés de NHx mais il supporte mieux les taux de NOx et NHx « humides » (apportés par les eaux de pluie). Ils sont toutefois tous sensibles aux dépôts de SOx qu'ils soient secs ou humides. De plus, ces lichens sont moins abondants lorsque le taux d'humidité moyen est plus élevé. Ils poussent mieux à de plus hautes latitudes. Leurs conditions de pousse idéale sont donc un bon indicateur de pollution aérienne. (Figure 41)

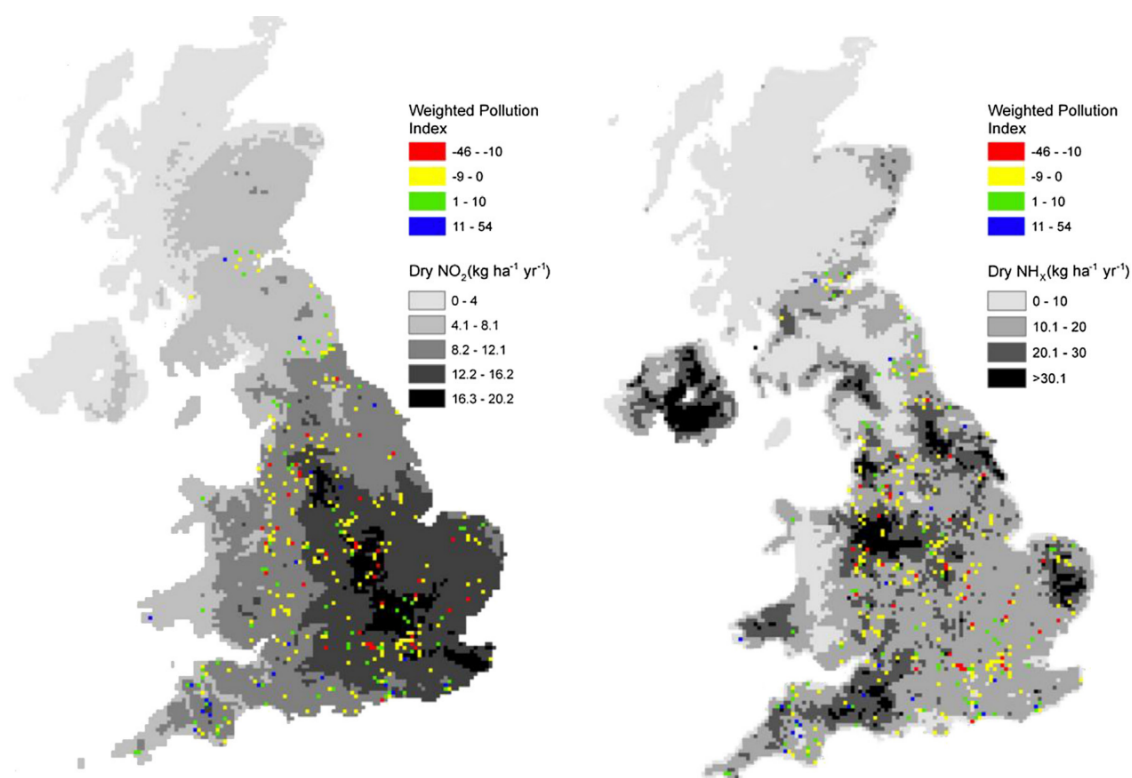


Figure 42 - Carte de de position de polluants azotés au Royaume Uni

Les points représentent la présence et abondance de lichens, si la valeur est négative on trouve majoritairement des lichens tolérants au N et à l'inverse si elle est positive on trouve les lichens sensibles. (79)

Il est important de noter que même si les lichens sensibles à l'azote poussent moins bien lorsque la température augmente (Figure 42), leur absence au nord du Royaume Uni n'est pas anormale car cette partie du pays est très industrialisée et donc très polluée à l'azote atmosphérique. (79)

Nous l'avons vu précédemment avec le cycle de l'azote (Figure 26), la dénitrification naturelle des litières produit des NOx, lorsque le taux d'azote dans les litières est augmenté, le phénomène de dénitrification amène à un relâchement plus élevé de NOx dans l'air. Ce gaz est un GES, les lichens présents dans les environnements de ces litières polluées seront des lichens plus résistants aux NOx. Ces derniers sont également capables de pousser dans des environnements avec des conditions plus arides, leur présence est révélatrice d'une atmosphère plus polluée, sèche. Si la pollution des litières par un excédant d'azote peut être la résultante des activités humaines (par fertilisation au NH₃ par exemple), le déséquilibre du ratio C : N des litières peut également être la cause du changement climatique. Les principales causes étant le manque d'humidité au sein même de la litière, provoqué par la sécheresse résultante du changement climatique et la perte de micro-organismes de dégradation dans les litières (dont les champignons saprotrophes). (80)

3.2.3. Impact indirect du changement climatique sur les mycètes via les arbres

Le changement climatique a de nombreux impacts indirects sur les champignons, notamment via les arbres, en particulier pour les champignons mycorhiziens mais aussi certains saprotrophes.

Une étude Européenne a mis en relation la pousse annuelle des arbres et la production de sporophore des macromycètes mycorhiziens et saprotrophes, dans les forêts boréales, tempérées et méditerranéennes d'Europe. (60) Dans cette dernière, il a été fait la distinction entre :

- Le bois de printemps ou bois précoce utilisant les ressources de l'année précédente et les carbohydrates du printemps en cours, « *earlywood* » (EW) sur la Figure 43
- Le bois pré-dormance ou bois de fin d'année, utilisant les carbohydrates de l'année en cours, le « *latewood* » (LW) sur la Figure 43



Figure 43 - Différences entre les cernes de croissance (60)

Dans les forêts tempérées et boréales, le facteur le plus influant sur la sortie des sporophores est la température. Dans les forêts méditerranéennes, dans les zones où les sécheresses sont plus prévalentes, le taux d'humidité et la température sont d'égale importance pour la fructification.

La production de bois de fin d'année et de sporophores ectomycorhiziens est liée car, pour la formation du sporophore, le champignon dépend des produits de la photosynthèse de l'année en cours. Cette production est influencée par le climat ; plus la couche de bois de fin d'année est fine, moins la photosynthèse est efficace, ce qui entraîne une réduction de la production de sporophores par les champignons. Cela se remarque surtout pour les champignons mycorhiziens des forêts méditerranéennes qui sont plus sensibles à la sécheresse. Cette constatation ne se reflète pas sur les saprotrophes qui eux ne sont pas en symbiose avec les arbres. En revanche, une corrélation significative a été observée entre la croissance des deux années précédentes et la fructification des saprotrophes, qui disposent probablement de davantage de litière à décomposer. (60)

4. Impact du changement climatique sur les mycètes en France

4.1. Le climat français métropolitain

La France métropolitaine est divisée en cinq grands types de climats : océanique, océanique altéré, semi-continental, de montagne et méditerranéen (Figure 44). De manière générale, son climat est considéré comme tempéré marqué par une saisonnalité.

La France métropolitaine possède des zones de transition entre les climats océanique, de montagne et semi-continental appelé climat océanique altéré. L'amplitude thermique entre l'hiver et l'été y est plus marquée qu'en bord de mer mais la pluviométrie y est plus faible.

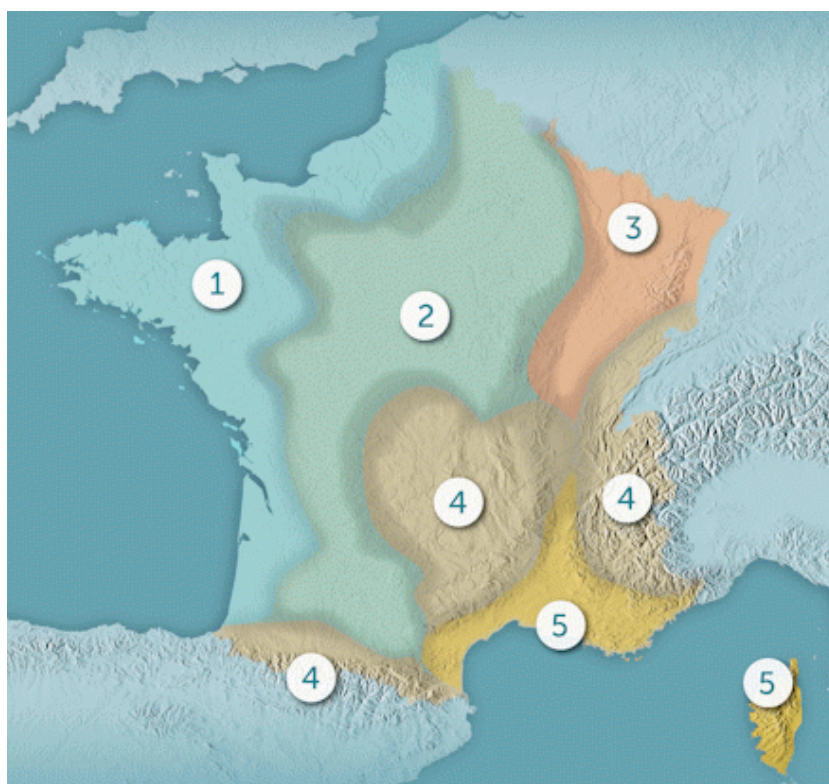


Figure 44 - Types de climats français (81)

- 1 : climat océanique
- 2 : climat océanique altéré
- 3 : climat semi-continental
- 4 : climat de montagne
- 5 : climat méditerranéen

Les températures moyennes en l'hiver sont de 5,9°C, au printemps de 12,1°C, en été de 20,4°C et en l'automne de 15,87°C. Pour les précipitations, les moyennes sont en hiver de 245mm, au printemps de 220mm, à l'été de 195mm et en automne de 270mm. (82–85)

4.2. Changement climatique en France métropolitaine

En France, les effets du changements climatiques sont déjà visibles, les dernières années étant les plus chaudes enregistrées depuis le début du 21^{ème} siècle. Entre 2013 et 2022, la température moyenne a augmenté de +1,7°C par rapport à la période allant de 1900 à 1930. La France, étant située sur un continent avec des latitudes plus haute que la zone tropicale, se réchauffe significativement plus vite, environ +30%, par rapport au reste du monde.

Le Ministère de la Transition écologique, de l'Énergie, du Climat et de la Prévention des risques a mis en place une Trajectoire de Réchauffement de Référence pour l'Adaptation au Changement Climatique (TRACC) afin de donner une ligne directrice pour aider les acteurs publics et privés à anticiper et planifier l'adaptation au changement climatique. La TRACC s'appuie sur trois niveaux de réchauffement par rapport à la période préindustrielle (celle de référence dans les Accords de Paris). (Figure 45) (86)

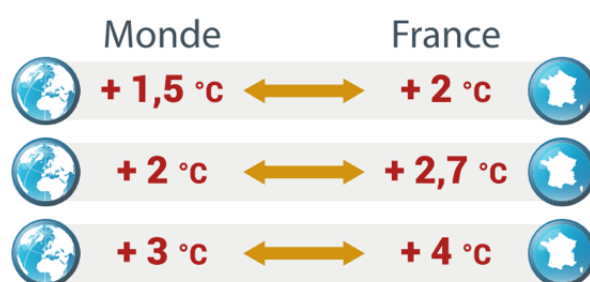


Figure 45 - Correspondance entre le réchauffement planétaire et le réchauffement de la France (86)

Ces niveaux devraient être atteints respectivement en 2030, 2050 et 2100. Ils sont basés sur le RCP 8.5.

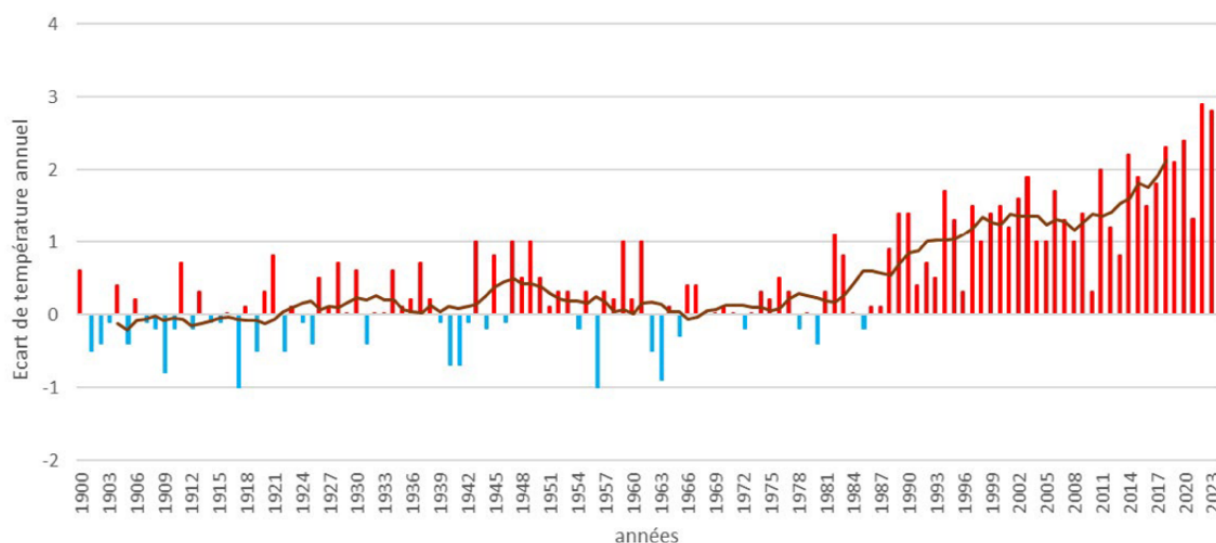


Figure 46- Températures moyennes annuelles de France et leur écart à la référence 1900-1930 (86)

En comparant la Figure 46 avec la Figure 17, on constate que la France enregistre des écarts de températures par rapport à la moyenne qui sont plus élevés que ceux observés à l'échelle mondiale.

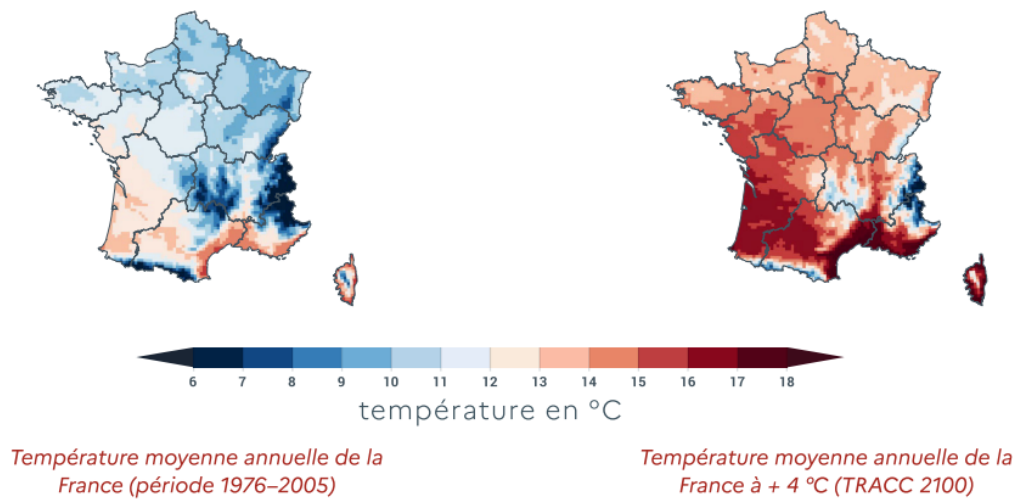


Figure 47 - Température annuelle moyenne en France et les projections à venir (86)

Les Figure 47, Figure 48 et Figure 49 présentent des simulations de la température moyenne annuelle pour les années à venir, par région et par saison, illustrant ainsi l'évolution probable du climat en France.

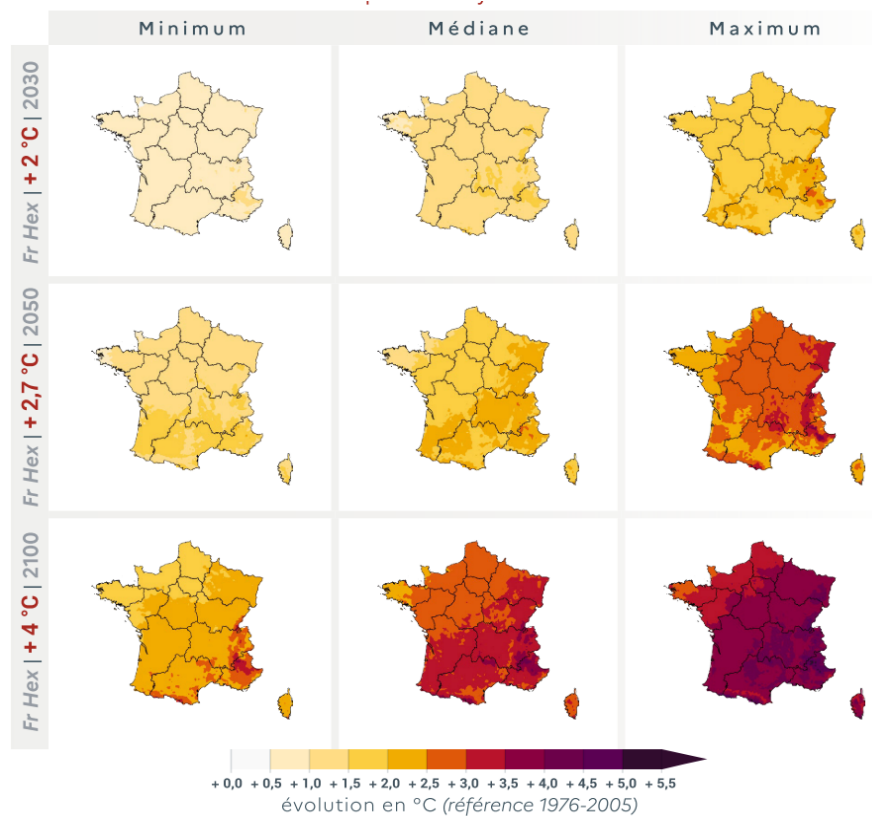


Figure 48 - Prédiction des changements des températures moyennes en France en hiver (86)

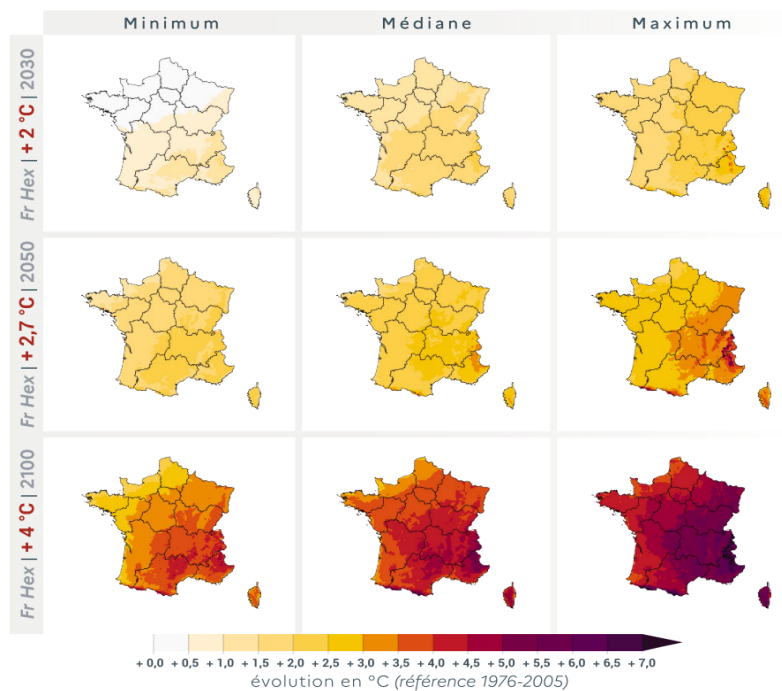


Figure 49 - Prédictions des changements des températures moyennes en France en été (86)

On peut voir que le réchauffement est plus marqué en été qu'en hiver de plus 1°C en moyenne, soit un réchauffement estival plus intense qu'hivernal. De plus, la température moyenne de Paris devrait atteindre celle de Montpellier en 2023, soit une montée vers le climat méditerranéen. Il va y avoir un gradient des températures selon la latitude, soit un gradient de température croissant du nord au sud.

Pour ce qui est des précipitations attendues, les projections sont plus incertaines, mais il y a une augmentation probable sur le quart nord du pays. Il est attendu que le taux de précipitation utiles (l'écart entre les précipitations et le taux d'évaporation) va diminuer en raison de l'augmentation des températures.

En moyenne, il est attendu +15% de précipitations en hiver et -20% à l'été. Les étés seront plus chauds et secs, alors que les hivers seront plus chauds et humides. (86)

Une étude sur le risque d'incendies en France a révélé qu'en été, le risque de feux de forêt pourrait être multiplié par trois si la température augmente de +2 °C par rapport à la normale. Ce phénomène est particulièrement prononcé dans la région méditerranéenne, caractérisée par des épisodes de pluie très intense sur une courte durée, liés à des remontées d'air chaud, humide et instable venant des côtes. Il est pensé qu'à cause des changements climatiques, notamment l'augmentation des températures et de la vapeur d'eau dans l'atmosphère, ces épisodes deviendront encore plus pluvieux. Ils pourront être violent et provoquer des inondations locales. (87,88)

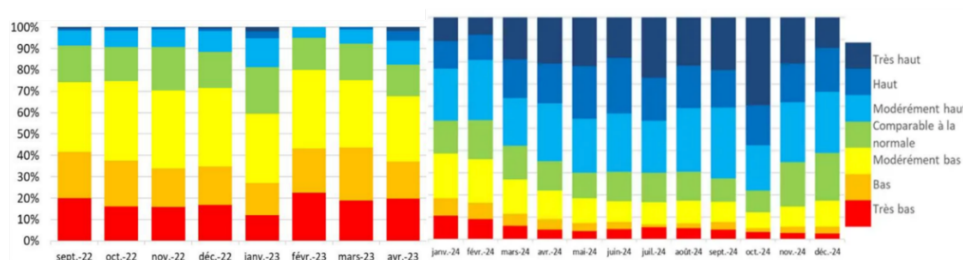


Figure 50 - Niveau des nappes phréatiques entre le 01 septembre 2022 et le 31 avril 2023 et le 01 janvier 2024 et le 31 décembre 2024 (89)

En France, le suivi du niveau des nappes phréatiques est assuré par le Bureau de Recherches Géologiques et Minières (BRGM). On constate sur la Figure 50 que, depuis deux ans, le niveau des nappes qui était au plus bas est remonté. Comme vu en 2.1 *Impact sur les saprotrophes* du sol : plus ce niveau est bas, plus le développement des champignons saprotrophes du sol est affecté car le niveau rend difficile l'accès à l'eau. (89)

Nous allons examiner comment les différentes manifestations du changement climatique peuvent impacter le développement des mycètes présentes dans les sols de France métropolitaine.

4.3. Impact du changement climatique sur les mycètes de France

La conservation des champignons en France métropolitaine émerge progressivement comme un enjeu écologique. En France métropolitaine, une première Liste Rouge a été créée en avril 2024. Pour le moment elle ne concerne que 319 espèces appartenant à trois genres seulement bolets, tricholomes et les lactaires. Sur cette liste, déjà deux espèces recensées sont en danger critique d'extinction, 10 espèces sont en danger et vulnérables et 16 espèces sont quasi-menacées. (90)

Cette première liste est un de départ dans les efforts de surveillance et de conservation des champignons du sol français. Cependant, d'après le rapport Vigil'ANSES de 2023, environ 3000 espèces identifiées de macromycètes sont présentes en France. (91) Ces chiffres montrent qu'il est nécessaire de poursuivre les efforts de recensement et de protection afin d'obtenir des listes de suivi plus complètes. De plus, il convient de noter qu'elle ne contient que les macromycètes, tandis que les mycètes impliqués dans les mycorhizes arbusculaires appartiennent aux micromycètes. Leur survie est cruciale pour la biodiversité, comme cela a été démontré tout au long de ce manuscrit. Il est donc essentiel de mettre en place un suivi des espèces présentes en France.

4.3.1. Impact sur la phénologie des mycètes du bassin méditerranéen

Une étude menée dans le bassin méditerranéen français a voulu évaluer l'impact du changement climatique sur la phénologie des macromycètes (92). Cette région est connue pour ses étés chauds et secs avec des pluies plus ou moins intenses en printemps et en automne et une grande variété géologique. Cette variété des conditions pédoclimatiques, permet la présence d'une biodiversité importante d'espèces de plantes et de mycètes adaptés localement mais aussi d'espèces ubiquitaires.

Certaines espèces de macromycètes sont adaptées aux conditions arides. C'est le cas notamment des espèces hypogées comme les truffes mais aussi des espèces appartenant à la sous classe des Phallomycetidae ou à la famille des Lycoperdaceae. (92)

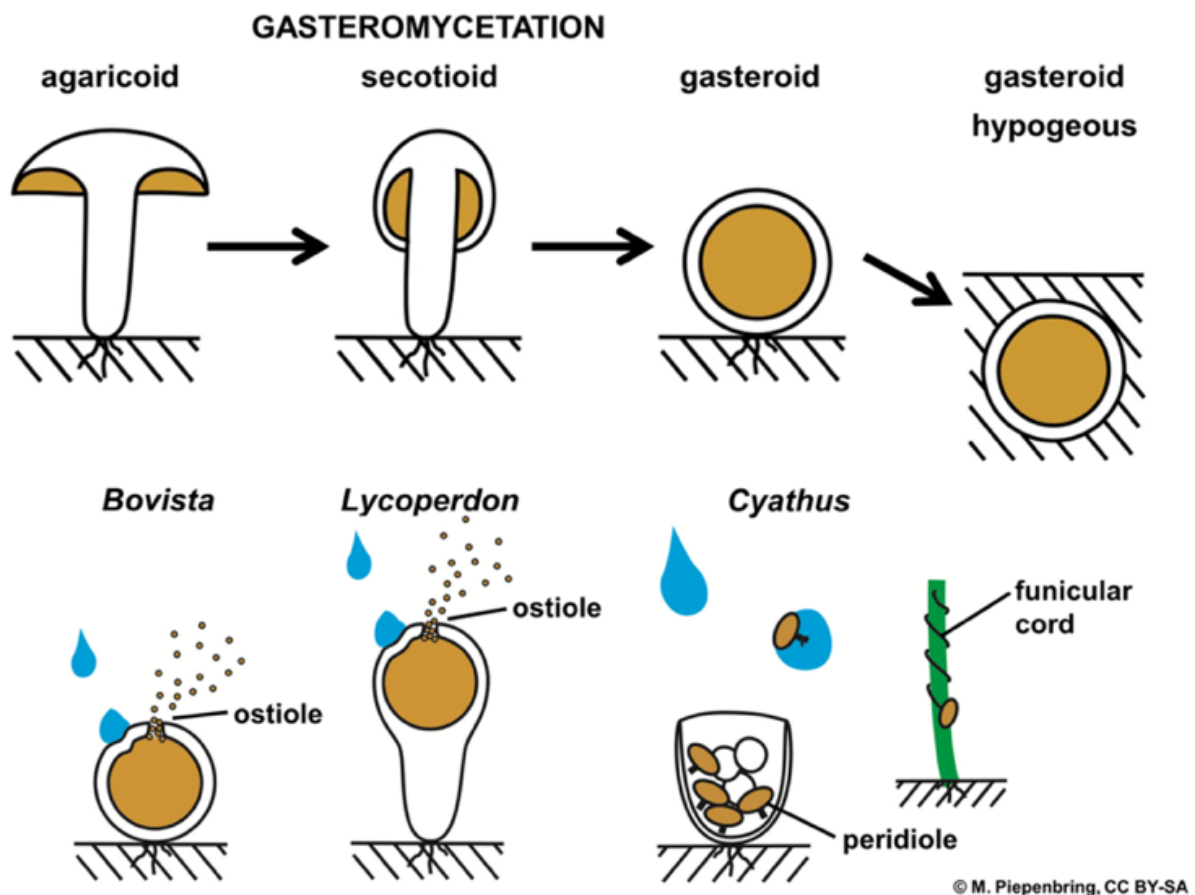


Figure 51 - Morphologie des macromycètes (93)

Cette Figure 51 décrit trois groupes de champignons qui ont chacun des stratégies particulières pour protéger et disperser leurs spores :

- Les truffes (Figure 52) poussent sous terre, ce qui les protège des conditions environnementales extérieures. Leur dispersion dépend principalement des animaux qui les déterrent et les consomment, dispersant ainsi les spores par leurs excréments.
- Les Phallacées (Figure 53) attirent les mouches en produisant une substance gélatineuse, collante et à odeur cadavérique. Les mouches se posent sur cette substance, s'y collent, puis transportent les spores lorsqu'elles partent ailleurs. Cette stratégie permet une dispersion efficace par les insectes puisque les spores sont mieux protégées de l'environnement.
- Les lycoperdacées (vesses-de-loup) (Figure 54) ont une forme de boule contenant des spores qui sont répandues lorsque l'on marche dessus ou que la dessiccation du sporophore est avancée et qu'il s'ouvre grâce à un choc comme une goutte de pluie.



Figure 52 - *Tuber melanosporum* ou Truffe noire (94)



Figure 53 – Œuf de *Phallus impudicus* ou Satyre puant, représentant des Phallacées, photo personnelle



Figure 54 - *Lycoperdon perlatum* ou Vesse de loup, représentant des Lycoperdacées (photo personnelle)

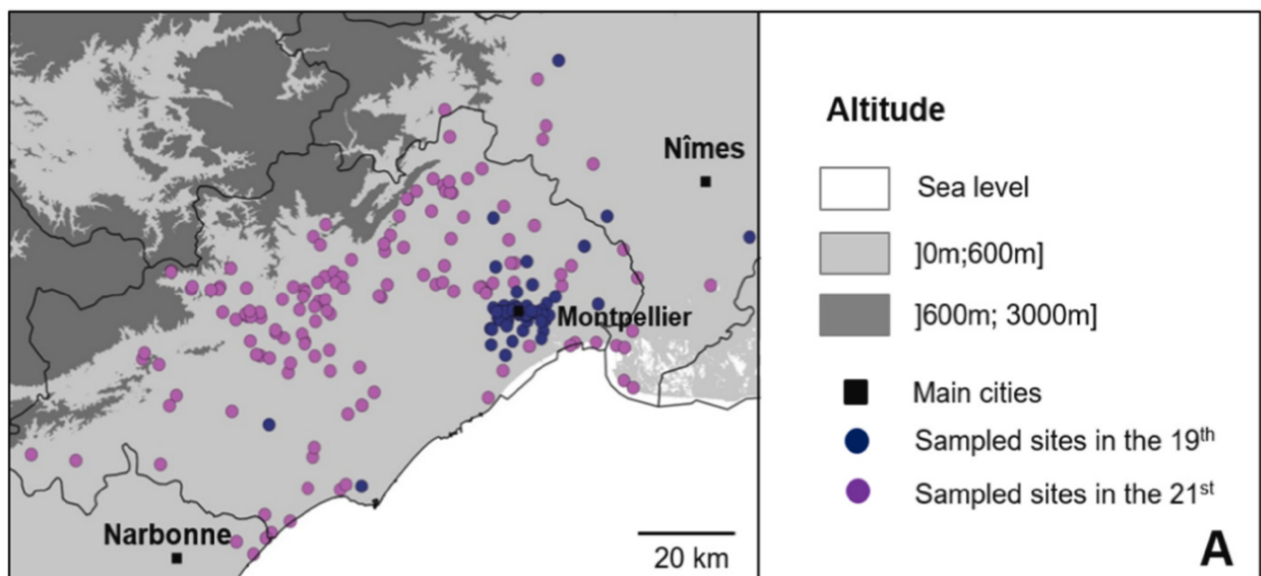


Figure 55 - Sites de cueillette dans l'étude du bassin méditerranéen français (92)

Les sites répertoriés sur la Figure 55 dans cette étude référencés en bleus sont ceux du 19^{ème} siècle, où la cueillette a été effectuée entre 1821 et 1852 toutes les semaines. Pour ceux du 21^{ème} siècle en violet les cueillettes ont été réalisées entre 2001 et 2011. Cela permet un comparatif pré et post-révolution industrielle. Sur cette période on observe une augmentation de température moyenne estivale (entre juin et août) de plus 2°C et une augmentation des précipitations de 8mm. De manière similaire à ce qui a été observé au niveau Européen en 3.2, cette étude a montré que les champignons poussant au début de saison, qu'elle soit printanière ou automnale, ont tendance à émerger plus tard qu'au siècle précédent, de 16 jours en moyenne : de 12 jours pour les champignons mycorhiziens et de 25 jours pour les espèces saprotrophes. De plus, la période totale de fructification des premiers champignons émergés varie : le dernier jour de leur fructification est augmenté de 18 jours en moyenne. La période de début de pousse des champignons de fin de saison n'a pas été significativement modifiée. Les saprotrophes sont les espèces qui sont les plus touchées par le changement climatique et ce parce qu'ils dépendent de la litière en décomposition pour vivre et que celle-ci est directement impactée par les changements climatiques.

La répartition géographique des espèces fongique et leur diversité à l'échelle mensuelle s'est vue changée chez les premières émergées uniquement dans les champignons saprotrophes. Le pic de pousse des premiers champignons saprotrophes a été plus intense qu'auparavant où on observait une meilleure répartition sur la période de pousse. Chez les champignons ectomycorhiziens une pousse concentrée sur le mois de novembre a été observée pour la majorité des espèces ; alors qu'au 19^{ème}, cette pousse était plutôt uniformément répartie sur tous les mois de fructification.

Ces observations sont vérifiables pour les champignons produisant un sporophore épigé (hors de terre). Les espèces hypogées (comme la truffe) n'ont pas vu leur date de première fructification modifiée. De même pour les espèces « gastéroïdes » (comme mentionnée plus tôt avec des spores internes, Figure 51) qui n'ont pas montrées de différence significative de début de pousse. En revanche les espèces « agaricoïdes » sont celles qui ont montré une différence de 17 jours en moyenne et cela surtout pour les espèces ubiquitaires. Celles spécifiques du bassin méditerranéen français n'ont pas été modifiées.

Une différence entre les champignons associés aux pins et ceux associés aux chênes a été identifiée. Ceux des pins ont poussé en moyenne 19 jours plus tard ; là où ceux associés aux chênes n'ont pas eu de différence de début de pousse. (92)

Cela contraste avec ce qui avait été observé dans la partie 3.2 *Impact du changement climatique sur les mycètes européens*. Cependant, le climat des forêts méditerranéennes est particulier et le changement climatique les affecte différemment. En effet, si à une époque l'augmentation du taux de CO₂ et des températures permettait l'augmentation de la croissance des arbres, aujourd'hui cela a plus tendance à les limiter. Par ailleurs, des facteurs aggravants comme la prolifération d'espèces invasives – végétales ou animales – amplifient ces effets. Autrefois limitées par les températures hivernales, certaines de ces espèces ne sont plus régulées par le froid, ce qui favorise leur maintien et leur expansion. C'est le cas des chenilles processionnaires qui s'attaquent aux pins.

De plus, les fortes chaleurs et l'ensoleillement très important des forêts peut provoquer des brûlures des aiguilles et entraîner la mort des pins. Ces températures très élevées causent un stress hydrique par évaporation de l'eau le jour. Les nuits, sont désormais insuffisamment fraîches pour produire de la rosée empêchant ainsi une réhydratation nocturne des pins qui finissent par mourir de soif. En outre, l'assèchement des sols et l'épuisement de leurs réserves réduisent les sources de carbone disponible, affamant progressivement les pins. De plus en plus de pins subissent une défoliation (perte de leur aiguilles) et sont vulnérables au gel, provoquant la destruction de rameaux entiers. Enfin, les espèces déjà affaiblies deviennent aux insectes ravageurs et aux champignons pathogènes opportunistes.

Les forêts méditerranéennes sont majoritairement composées de chêne verts, qui eux, montrent une meilleure résistance à la sécheresse. En revanche, il est observé un déficit foliaire de leur ramage. Cependant ils continuent de suivre un cycle de développement plus ou moins normal car ils s'adaptent rapidement aux changements climatiques notamment grâce à leur feuillage. De plus, la canopée produite par les chênes est plus importante que celle des pins et protège mieux le sol de l'impact direct du soleil, l'asséchant moins. (92,95–97)

En prenant en compte ces informations, il est probable que le décalage entre les résultats obtenus en France et ceux obtenus à l'échelle européenne, s'explique par la particularité du climat à l'échelle locale. En effet, la région méditerranéenne présente un climat spécifique qui peut entraîner des moyennes locales très différentes de celles observées à l'échelle européenne. Les pins, qui souffrent davantage que les chênes dans les forêts méditerranéennes, disposent probablement de moins de ressources à allouer à leur symbiote qui en subit également les conséquences. En effet les pins privilégieront leur propre survie en s'allouant le plus de ressources carbonées et d'eau tandis que le champignon qui lui est associé n'aura plus assez de ressources pour sa survie. Une perte de diversité fongique associée aux pins risquera alors de survenir dans le bassin méditerranéen.

4.3.2. Impact sur les mycètes pathogènes

4.3.2.1. Sur les pathogènes des plantes

Comme vu précédemment en 2.3 *Impact sur les mycètes pathogènes* et 3.2.2.2.1 *Sur les pathogènes* des arbres, l'adoucissement des températures hivernales pourrait permettre aux mycéliums des champignons pathogènes de survivre à la période froide. Cependant, le changement des taux de précipitations pourrait également impacter leur capacité à infecter des plantes en fonction des besoins nécessaires pour déclencher le processus d'infection. En effet, certains mycètes pathogènes requièrent de l'eau sous forme liquide ou beaucoup d'humidité pour pouvoir infecter efficacement les plantes. Les variations combinées de températures et de précipitations pourraient donc amener à une migration des pathogènes vers des latitudes plus hautes qu'à leur habitude, ainsi qu'un changement de population dans les plus basses latitudes.

Une étude réalisée dans le nord de la France a observé cinq espèces de mycètes pathogènes des cultures ; chacune ayant des rayons d'action et des besoins spécifiques, couvrant ainsi une grande partie de mode d'infection des cultures. Ces espèces sont responsables de diverses maladies : le *phoma* du colza, le mildiou du raisin, le mildiou de la pomme de terre, la rouille brune du blé, et l'*helminthosporiose* de l'orge. (98)

Les projections climatiques dans les zones étudiées prévoient une augmentation des températures mais également une diminution de l'humidité. L'analyse de l'efficacité moyenne de l'infection et le nombre de jour d'infection par mois selon les variations climatiques a permis d'identifier plusieurs périodes de changement lorsqu'on extrapole ces données dans les projections climatiques. Tout d'abord, le risque d'infection par le mildiou du raisin et celui de la pomme de terre diminue tout au long de l'année, sauf en mai pour le mildiou du raisin. Concernant le *phoma* du colza, bien que le risque d'infection diminue en septembre, le nombre de jours d'infection par mois augmente entre octobre et novembre. Les changements climatiques amèneraient donc à une infection plus tardive, à la fin d'automne. Pour la rouille brune du blé et l'*helminthosporiose* de l'orge, les infections auraient tendance à se produire plus tôt dans l'année car l'efficacité moyenne de l'infection et le nombre de jour d'infection par mois sont augmentés en mars et avril.

Les paramètres influant sur les espèces pathogènes et leur potentiel infectieux sont multiples et interconnectés. Les résultats lors de leur observation individuelle peuvent varier de lorsqu'ils sont pris en compte simultanément. Par exemple, l'augmentation du nombre de jours où la température se situe entre la température minimale nécessaire pour le développement du pathogène et la température optimale permet, en théorie, un taux d'infection plus élevé.

Cependant, en raison de la diminution des jours d'humidité, ce risque infectieux est en réalité réduit pendant la majeure partie de l'année. (98)

En revanche, il est important de considérer que comme vu en *2.3 Impact sur les mycètes pathogènes*, ces espèces pathogènes sont capables de s'adapter aux changements climatiques. Cette étude se limite à l'observation des espèces telles qu'elles existent actuellement. De plus, si les conditions optimales ne sont plus réunies dans les zones observées, il est possible que celles-ci se déplacent vers de plus hautes latitudes. Ces infections progresseraient alors dans des territoires où elles ne sont pas encore connues, rendant nécessaire une surveillance accrue pour les détecter et les prévenir. De la même manière, certaines espèces qui ne poussaient pas en France jusqu'à présent pourraient désormais y trouver des conditions favorables. L'étude des mycètes pathogènes des plantes dans les latitudes et climats environnants pourrait être bénéfique pour prévoir les risques infectieux en France.

4.3.2.2. Sur les pathogènes de l'Homme

Dans un contexte de réchauffement climatique et d'augmentation des maladies allergiques, il devient essentiel d'étudier la dynamique des spores fongiques en milieu urbain. Une étude réalisée sur 15 ans en France dans les villes d'Aix-en-Provence, Bordeaux, Lyon, Paris et Toulouse, a observé la variabilité du taux de spores d'un genre de champignons pathogènes responsables d'allergies respiratoires, les *Cladosporium*. (99)

Le taux de spores est fortement influencé par les conditions météorologiques et notamment la température et l'humidité. Les spores sont relâchées en plus grande quantité après la pluie ou lorsque le climat est humide. Les conditions optimales retrouvées sont entre 23 et 29°C et environ 80% de taux d'humidité. Les villes étudiées ont toutes un climat différent : Aix-En-Provence est un climat méditerranéen, Bordeaux est dit Aquitain (proche du méditerranéen mais avec des pluies plus intenses au printemps et en été), Paris est tempéré océanique, Lyon continental et Toulouse un mélange de tous.

L'étude a révélé que, bien que la concentration des spores varie selon les saisons, elles sont présentes tout au long de l'année. Les mois d'hiver présentant les concentrations les plus faibles, tandis que les niveaux les plus élevés sont observés durant l'été et les premiers mois de l'automne. Parmi les zones étudiées, la région bordelaise affiche en moyenne la concentration de spores la plus faible, tandis que Lyon et Paris présentent les concentrations les plus élevées.

De manière générale, la saison des spores tend à commencer plus tôt au fil des années de l'étude. Les concentrations retrouvées augmentent également parallèlement à la hausse progressive des températures. En revanche, l'impact des précipitations sur les taux de spores n'a pas pu être démontré car il varie considérablement selon les régions. De plus, à Bordeaux, le taux de spores est plus élevé tout au long de l'année, bien que les spores soient généralement plus fréquentes dans des climats continentaux. En effet, les côtes offrent généralement des conditions moins favorables au développement des mycètes en raison d'un apport nutritionnel moins adapté.

Les concentrations les moins élevées sont retrouvées dans les régions les plus chaudes et les plus arides. Dans les régions au climat plus froid et humide, l'augmentation des températures a tendance à entraîner une hausse des concentrations de spores. A l'inverse dans des climats déjà chauds et secs, une augmentation de la température conduit à une diminution de la concentration de spores. Il a été remarqué le mycélium ont eu tendance à se développer plus vite mais que la production de spores tendait à diminuer. Une espèce de mycète, *Cladosporium cladosporioides*, vivant en intérieur, semblait produire plus de spores à mesure que la température augmentait.

Les mycètes du genre *Cladosporium* peuvent également infecter les plantes. Les climats qui, auparavant, été censés être plus difficiles pour leur croissance deviennent désormais plus favorables. (99) Cela entraîne un risque accru d'infection des cultures dans les régions auparavant plus ou moins protégées.

Cette étude s'est terminée fin en 2014. Bien que des tendances aient été identifiées, rien n'avait été définitivement prouvé, à l'exception des conditions optimales de croissance et de production de spores. D'après les tendances à venir, présentées en 4.2 *Changement climatique en France* métropolitaine, et les données actuelles discutées en 4.1 *Le climat français* métropolitain, il est possible que l'augmentation des températures, combinée à l'augmentation des précipitations attendues, crée de meilleures conditions pour la croissance et la production de spores des mycètes du genre *Cladosporium*. Toutefois, des études prospectives et prévisionnelles plus approfondies sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse. Il est néanmoins crucial de se pencher sur ces questions, tant pour la santé humaine que pour la santé des cultures destinées à l'Homme.

4.3.3. Impact sur les autres espèces

A l'heure actuelle, peu d'études ont été réalisées en France métropolitaine sur l'impact du changement climatique sur la vie des mycètes. Que peut-on extrapoler des études européennes réalisées par rapport au climat français à venir ?

Tout d'abord, il est important de considérer que la France métropolitaine a différents types de climats sur son territoire (voir 4.1 *Le climat français métropolitain*) et que les espèces de mycètes seront impactées différemment selon le type de climat actuel et à venir. Nous avons également vu que les impacts varient selon les rôles qu'ont les mycètes. De plus, les espèces symbiotiques sont très dépendantes de l'avenir de leur hôte.

En plus du climat, il est important de considérer l'évolution des niveaux de pollution atmosphérique qui, comme nous l'avons vu précédemment, influence à la fois la capacité des macromycètes à produire leurs sporophores et la viabilité des lichens.

L'augmentation des températures et la baisse des précipitations à venir impacteront la biodiversité non seulement fongique mais aussi botanique. Les espèces hôtes des mycètes ectomycorhiziens et impliqués dans des mycorhizes arbusculaires pourraient être impactés et cela aurait des répercussions sur leur propre survie. Ces changements pourraient notamment amener à une production moindre de sporophores et donc, dans le cas des espèces comestibles, à moins de cueillette possible. L'augmentation de l'aridité et de la température dans les climats types de montagne pourrait délocaliser les espèces vers les sommets et une instabilité des sols de la vallée pourrait en résulter. (voir 1.1.1.5 *Rôle dans le cycle du carbone dans les sols*).

Lorsque le taux de CO₂ augmente, les arbres poussent plus haut avec moins de branches. (100) Il est donc possible que la canopée des forêts soit réduite et impacte les espèces y poussant. En effet, l'exposition directe au soleil peut favoriser l'évaporation de l'eau des sols des forêts et les rendre plus aride et donc moins favorable à la pousse des mycètes et lichens.

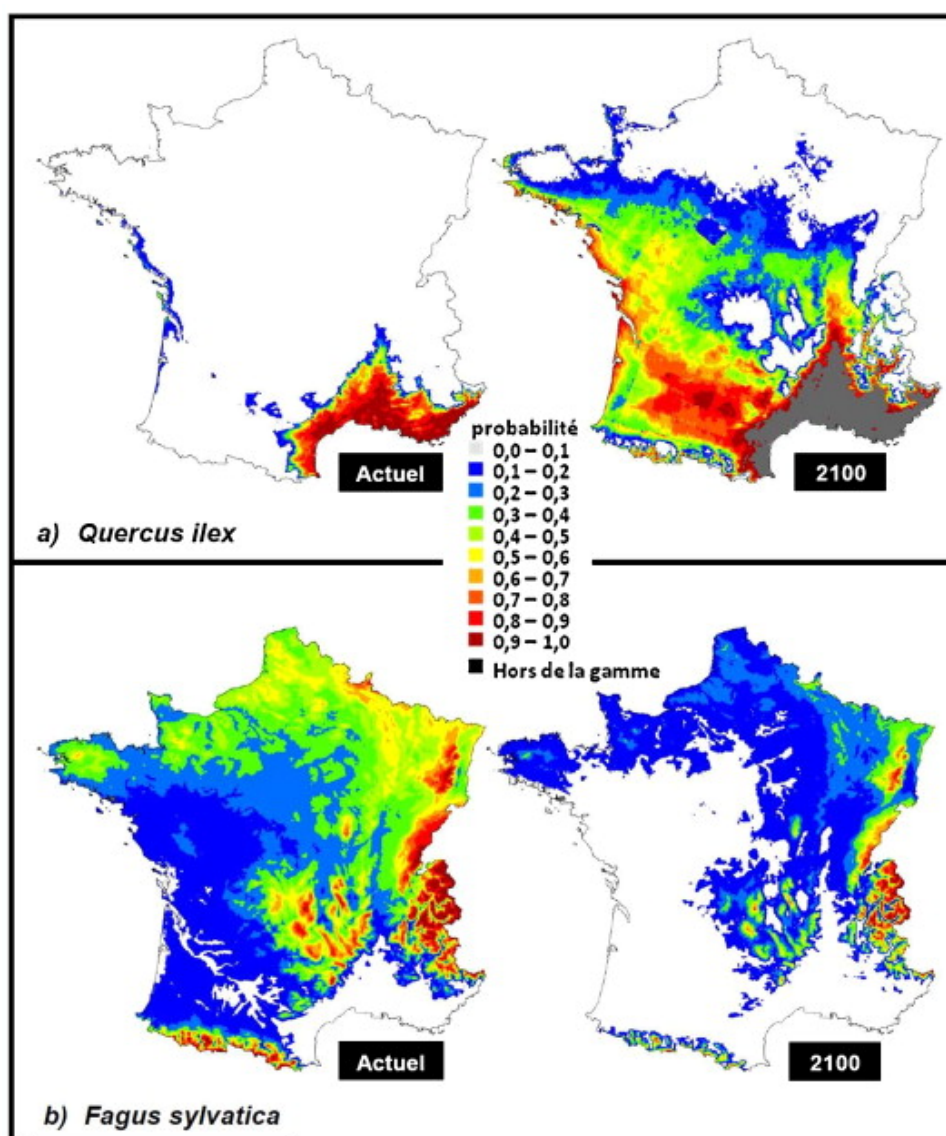


Figure 56 - Répartition du chêne vert (en a)) et du hêtre (en b)) en 2007 et leur projection de répartition en 2100 des suites du changement climatique (101)

D'après les projections retrouvées dans la Figure 56, nous pouvons constater les probables changements de répartition des espèces d'arbres hôtes de plusieurs espèces ectomycorhiziennes et à mycorhizes arbusculaires. Ces changements impacteront leur répartition en France.

D'une manière générale, les changements climatiques à venir en France métropolitaine auront un impact marqué sur la vie des mycètes, car la France ne se réchauffe pas à la même vitesse que le reste du monde. Sur la Figure 57 nous pouvons voir que la répartition des climats retrouvés à l'heure actuelle en France va être modifiée. Par exemple, le climat méditerranéen devrait s'étendre sur une plus grande partie du territoire. Cette évolution entraînera probablement une augmentation de la sécheresse et de températures élevées.

Ce changement est en accord avec l'expansion du chêne vert, un arbre typique des climats méditerranéens, dont la répartition est en train de se déplacer vers le nord, en réponse aux conditions climatiques plus chaudes et plus sèches. L'extension de ces conditions méditerranéennes pourrait donc favoriser non seulement la prolifération de certaines espèces végétales, mais aussi celle de mycètes formant des associations spécifiques dans ces environnements. Ainsi, le changement climatique en France pourrait entraîner un déplacement des espèces fongiques, affectant à la fois les écosystèmes naturels et les cultures agricoles.

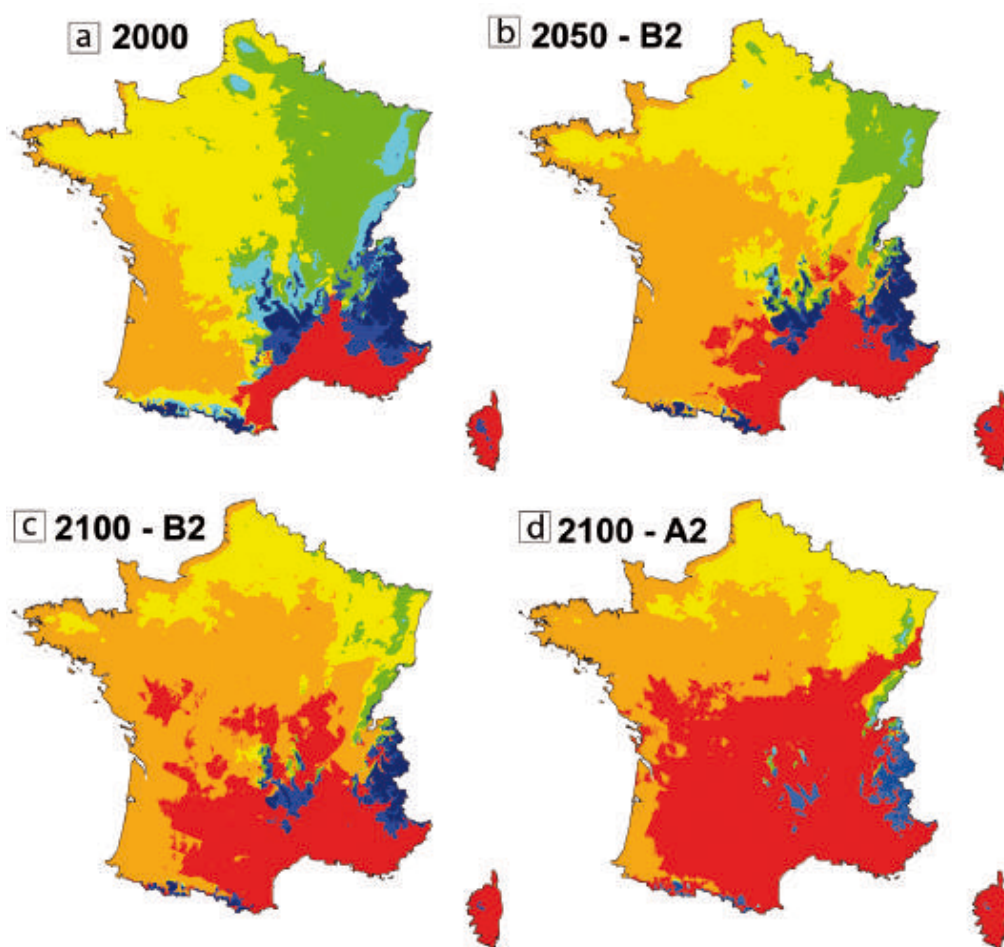


Figure 57 - Zones climatiques française à venir (101)

Rouge : méditerranéen
 Orange : plaine-océanique
 Jaune : plaine-centre
 Vert : plaine continentale
 Bleu clair : montagnard-continental
 Indigo : montagnard
 Bleu navy : subalpin

À la lumière des éléments présentés dans ce manuscrit, il est raisonnable d'anticiper une transformation progressive de la répartition des espèces fongiques sur le territoire français. Cela en favorisant des espèces plus tolérantes à la sécheresse et la chaleur au détriment des espèces plus fragiles et symbiotiques, comme les lichens. Les champignons de type gastéroïde et les espèces à sporophores hypogés pourraient être avantagées à long terme. Le suivi des précipitations et températures sur une échelle annuelle pourrait fournir des outils prédictifs afin de mieux anticiper la composition fongique.

Cependant, comme mentionné tout au long de ce travail, les impacts sont difficiles à évaluer car ils dépendent largement des espèces, et parfois même des régions. Un suivi régulier est donc essentiel pour mesurer ces impacts et mieux anticiper leurs effets. En effet, les données disponibles en France sont encore trop limitées pour extrapoler avec certitude les conséquences sur les espèces de mycètes françaises.

5. Conclusions

Le changement climatique exerce des impacts multiples et complexes sur la vie des mycètes. Bien que ces effets soient généralement dépendants des espèces et des régions, certaines tendances communes se dessinent.

Les changements de températures sont un des facteurs déterminants dans l'évolution des écosystèmes fongiques. Leur effet est principalement indirect. En effet, l'accroissement des températures va accentuer les sécheresses qui auront un impact direct sur la disponibilité en eau tant pour les espèces fongiques que pour les arbres et les plantes hôtes des espèces fongiques symbiotiques. Ces changements modifient également les zones de pousse idéale pour les espèces fongiques et végétales et entraîneront une évolution de la répartition des espèces vers d'autres régions climatiques ou un défaut d'associations entre les espèces symbiotiques ce qui les fragiliserait toutes les deux.

Les variations dans les taux de précipitations auront un impact direct sur la vie des mycètes. Si elles augmentent les sols peuvent être détrempés ou inondés, provoquant des glissements de terrains et l'excès d'eau nuit à la croissance du mycélium. Un excès d'humidité peut aussi favoriser l'apparition de moisissures pathogènes des plantes, et/ou des litières, et déséquilibrer la population des champignons déjà présents. De plus, les inondations peuvent transporter les spores des champignons, qu'ils soient pathogènes ou non, et les répandre dans des zones où ils ne sont pas présents en temps normal impactant ainsi les espèces locales. Il est cependant possible d'observer localement l'augmentation de la quantité de sporophores car un taux d'humidité élevé couplé à une température plus élevée peut favoriser la croissance des mycètes.

En cas de baisse des précipitations, des épisodes de sécheresse peuvent s'installer durablement. Une baisse du taux d'humidité rend également les sporophores moins robustes. Bien hydratés les sporophores sont plus élastiques et résistants tandis qu'un manque d'eau les fragilise. Les lichens qui captent l'humidité de l'air pour s'hydrater souffrent également, leur efficacité en tant qu'agents dépolluants de l'air s'en trouve réduite. Nous avons également vu que les populations des décomposeurs du sol peuvent s'adapter pour privilégier la décomposition des éléments carbonés, ce qui modifie la composition des litières. Enfin, un taux élevé de sécheresse augmente le risque de feux, susceptibles de détruire l'ensemble des espèces, qu'elles soient hôtes, symbiotes ou parasites.

Les changements dans les régimes de vent peuvent mener à une répartition différente des espèces fongiques en influençant le transport aérien de leurs spores. Si cela peut être bénéfique pour la reproduction de certaines espèces, les espèces fongiques pathogènes peuvent alors se répandre plus rapidement vers de nouvelles zones ou les écosystèmes étaient jusqu'alors non confrontés à ces pathogènes. De plus, les vents plus forts peuvent casser les sporophores des espèces manquant d'humidité et impacter leur capacité de reproduction.

Les impacts naturels du changement climatique sont donc nombreux et nécessitent une surveillance à l'échelle locale appuyée sur des modèles prédictifs afin de mieux anticiper et gérer leurs effets. Cet écrit s'est principalement concentré sur les effets environnementaux directs, sans détailler les changements liés directement à l'Homme comme la pollution atmosphérique anthropomorphique, la déforestation ou l'artificialisation des sols. Ces derniers restent à être considérés pour obtenir une vision plus complète de l'avenir du monde fongique et comment mieux les protéger de ces changements.

5.1. Protection des mycètes

Nous avons vu au cours de cette thèse l'importance de la vie fongique pour la biodiversité alors même que son existence en l'état actuel est menacée par les changements climatiques. Il est important d'envisager des solutions qui pourraient protéger la biodiversité des champignons à l'avenir. Cette protection doit être adaptée au type de champignon considéré. En effet, comme nous l'avons décrit, ils ont chacun leur spécificité que ce soit en termes d'environnement idéal ou de réponse aux changements climatiques.

Le recensement représente la première étape incontournable d'une démarche scientifique de conservation de la biodiversité fongique, permettant de passer d'une approche empirique à une stratégie de protection et de conservation ciblée. La Liste Rouge de l'UICN (*Union Internationale pour la Conservation de la Nature*) publiée depuis seulement en 2024, représente une première étape vers un recensement plus exhaustif.

Concernant les lichens, il est important de mettre en place une gestion ciblée de leur environnement. Notamment, une protection adaptée à la forêt dans laquelle ils sont présents car ils n'ont pas tous les mêmes besoins. (58) En France, l'Office National des Forêts gère les forêts domaniales mais il est aussi important de sensibiliser les propriétaires de forêts privées à leur bonne conservation et aux espèces qui y résident.

Dans le cas des champignons des prairies, leur conservation repose sur la présence de prairies non perturbées par l'homme ou l'agriculture. A l'heure actuelle en France, des démarches de protection de zones naturelles sont mises en place par le gouvernement, notamment à travers des dispositifs comme les ZNIEFF (Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique). Cependant, ces efforts doivent être renforcés car dépendantes des préfets et non appliquée en systématique sur le territoire français. (77,102)

Les mycètes décomposeurs du bois sont dépendants du bois qui tombe sur le sol des forêts. Il est important de conserver une diversité d'espèces d'arbres dans les forêts car ces mycètes ne se nourrissent pas tous du même bois. Les forêts trop uniformes ne sont donc pas très bonnes pour la conservation de la diversité des espèces de saprotrophes. (103)

Une meilleure gestion du climat et la limitation de l'expansion de l'activité humaine est nécessaire pour la protection de la biodiversité et la vie fongique. L'utilisation de fertilisants azotés perturbant le rapport C : N du sol, les fongicides utilisés en agriculture pour traiter les sols atteignant toutes les espèces, la déforestation, la vie humaine telle qu'elle l'est aujourd'hui produit des GES et augmentent le réchauffement climatique sont autant de facteurs à considérer pour mieux conserver les champignons.

Une autre activité humaine nuisible pour la vie fongique est la cueillette. En France, elle est régulée à 5L par jour et par personne et l'obtention d'un permis pour la revente des espèces cueillies est obligatoire. Aux USA et en Italie un permis de cueillette existe. En France, il pourrait être mis en place en France pour la protection des forêts comme c'est le cas des permis de pêche en eau douce. Cela permettrait un meilleur encadrement des pratiques de cueillette parfois abusives et un apport financier à l'État pour l'ONF pour une meilleure protection des forêts. Même si l'acte de cueillette en lui-même n'a pas été identifié comme un facteur impactant la vie des champignons, le passage fréquent et trop intense de l'homme dans la forêt a un impact sur son écosystème ce qui pourrait impacter à terme la vie des mycètes. (67,104–106)

Nous l'avons vu, les mycètes peuvent être utilisés dans cette gestion des changements climatiques entre autres pour leur capacité d'épurateur des sols ou encore pour leur soutien aux plantes destinées à l'agriculture. Il est important d'utiliser de leurs ressources pour limiter les impacts du réchauffement climatique.

5.2. Rôle du pharmacien d'officine

Avec le retour à la nature observé ces dernières années, il est important de maintenir et d'approfondir les connaissances en matière de mycologie des pharmaciens d'officine. (67)

Les espèces de champignons vont changer de zones de pousse dans les années à venir, la formation reçue par les pharmaciens officinaux risque alors de devenir obsolète ou incomplète. En effet, certaines espèces, jusqu'alors jamais observées dans certaines régions, pourraient y apparaître et entraîner de mauvaises identifications. Il est important que les pharmaciens continuent à se former et à travailler avec des mycologues de leur région afin de protéger les patients des risques de la cueillette. Le rapport de toxicovigilance de l'ANSES de novembre 2024 sur l'intoxication accidentelle par des champignons en France a rapporté 1482 personnes intoxiquées entre juillet et décembre 2023. Cela montre l'importance de continuer les efforts de sensibilisation auprès de la population générale face à la cueillette car, selon cette étude, 92,8% des intoxications étaient liées à une cueillette réalisée par un particulier. (107)

Confrontées aux conséquences du réchauffement climatique, les officines peuvent aussi, à leur niveau, participer à en limiter la portée. En effet, l'activité officinale est en elle-même génératrice de déchets et de polluants. La fabrication de médicament, le transport des commandes, le stockage de données informatiques sur le cloud, les impressions diverses, la gestion des produits périmés... sont autant de sources de production de gaz à effet de serre. Dans le but de répondre à ces problématiques, l'Ordre des Pharmaciens a défini, dans la Convention Collective des Titulaires d'officine, des axes à suivre pour une démarche plus éco-responsable de la gestion officinale. (108,109)

Les pharmaciens d'officines, souvent décrits comme une des premières lignes du système de santé au sein de la population, se doivent de montrer l'exemple dans la pratique de gestes simples et respectueux de l'environnement afin de préserver notre avenir.

1. Pérez-Moreno J, Guerin-Laguette A, Rinaldi AC, Yu F, Verbeken A, Hernández-Santiago F, et al. Edible mycorrhizal fungi of the world: What is their role in forest sustainability, food security, biocultural conservation and climate change? Vol. 3, Plants People Planet. John Wiley and Sons Inc; 2021. p. 471-90.
2. Li Y, Steenwyk JL, Chang Y, Wang Y, James TY, Stajich JE, et al. A genome-scale phylogeny of the kingdom Fungi. *Current Biology*. 26 avr 2021;31(8):1653-1665.e5.
3. Kalač P. Trace element contents in European species of wild growing edible mushrooms: A review for the period 2000–2009. *Food Chem*. 1 sept 2010;122(1):2-15.
4. Islam MR, Tudryn G, Bucinell R, Schadler L, Picu RC. Morphology and mechanics of fungal mycelium. *Scientific Reports* 2017 7:1 [Internet]. 12 oct 2017 [cité 22 oct 2024];7(1):1-12. Disponible sur: <https://www.nature.com/articles/s41598-017-13295-2>
5. Corana F, Cesaroni V, Mannucci B, Baiguera RM, Picco AM, Savino E, et al. Array of Metabolites in Italian *Hericium erinaceus* Mycelium, Primordium, and Sporophore. *Molecules* [Internet]. 27 sept 2019 [cité 22 oct 2024];24(19):3511. Disponible sur: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC6803874/>
6. Rathore H, Prasad S, Kapri M, Tiwari A, Sharma S. Medicinal importance of mushroom mycelium: Mechanisms and applications. *J Funct Foods*. 1 mai 2019;56:182-93.
7. Walker GM, White NA. Introduction to Fungal Physiology. *Fungi*. 22 nov 2017;1-35.
8. Djemiel C, Terrat S, Dequiedt S, Jolivet C, Maron PA, Ranjard L. Atlas Français des champignons du sol. 18 avr 2024 [cité 28 oct 2024]; Disponible sur: <https://hal.inrae.fr/hal-04654532>
9. Frac M, Hannula SE, Belka M, Jędryczka M. Fungal Biodiversity and Their Role in Soil Health. *Front Microbiol* [Internet]. 13 avr 2018 [cité 9 oct 2024];9(APR):707. Disponible sur: [/pmc/articles/PMC5932366/](https://pmc/articles/PMC5932366/)
10. Keeler AM, Rose-Person A, Rafferty NE. From the ground up: Building predictions for how climate change will affect belowground mutualisms, floral traits, and bee behavior. *Climate Change Ecology*. 1 juill 2021;1.
11. Piepenbring M. Pilze und pilzähnliche Organismen. *Mykologie* [Internet]. 2022 [cité 28 oct 2024];1-39. Disponible sur: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-65075-2_1
12. Mueller GM, Cunha KM, May TW, Allen JL, Westrip JRS, Canteiro C, et al. What Do the First 597 Global Fungal Red List Assessments Tell Us about the Threat Status of Fungi? *Diversity (Basel)*. 1 sept 2022;14(9).
13. Ecological and Evolutionary Stabilities of Biotrophism, Necrotrophism, and Saprotrophism | *The American Naturalist*: Vol 194, No 1 [Internet]. [cité 8 avr 2025]. Disponible sur: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/703485>
14. Sofo A, Zanella A, Ponge JF. Soil quality and fertility in sustainable agriculture, with a contribution to the biological classification of agricultural soils. *Soil Use Manag* [Internet]. 1 avr 2022 [cité 8 avr 2025];38(2):1085-112. Disponible sur: <https://onlinelibrary-wiley-com.proxy.scd.univ-tours.fr/doi/full/10.1111/sum.12702>

15. Read DJ, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* [Internet]. 1 mars 2003 [cité 15 juin 2025];157(3):475-92. Disponible sur: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
16. Rees HJ, Drakulic J, Cromeey MG, Bailey AM, Foster GD. Endophytic *Trichoderma* spp. can protect strawberry and privet plants from infection by the fungus *Armillaria mellea*. *PLoS One* [Internet]. 1 août 2022 [cité 15 juin 2025];17(8):e0271622. Disponible sur: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0271622>
17. de Mattos-Shipley KMJ, Ford KL, Alberti F, Banks AM, Bailey AM, Foster GD. The good, the bad and the tasty: The many roles of mushrooms. *Stud Mycol*. 1 sept 2016;85:125-57.
18. Perrin R. Interactions between mycorrhizae and diseases caused by soil-borne fungi. *Soil Use Manag*. 1990;6(4):189-94.
19. Friedlingstein P, O’Sullivan M, Jones MW, Andrew RM, Hauck J, Olsen A, et al. Global Carbon Budget 2020. *Earth Syst Sci Data*. 11 déc 2020;12(4):3269-340.
20. Al-Ghussain L. Global warming: review on driving forces and mitigation. *Environ Prog Sustain Energy* [Internet]. 1 janv 2019 [cité 8 avr 2025];38(1):13-21. Disponible sur: <https://onlinelibrary-wiley-com.proxy.scd.univ-tours.fr/doi/full/10.1002/ep.13041>
21. Wilson GWT, Rice CW, Rillig MC, Springer A, Hartnett DC. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecol Lett* [Internet]. 1 mai 2009 [cité 9 oct 2024];12(5):452-61. Disponible sur: <https://onlinelibrary-wiley-com.proxy.scd.univ-tours.fr/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2009.01303.x>
22. Soudzilovskaia NA, van Bodegom PM, Terrer C, Zelfde M van’t, McCallum I, Luke McCormack M, et al. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nat Commun* [Internet]. 1 déc 2019 [cité 9 oct 2024];10(1). Disponible sur: [/pmc/articles/PMC6838125/](https://pmc/articles/PMC6838125/)
23. Malayeri BE. Décontamination des sols contenant des métaux lourds à l’aide de plantes et de microorganismes. 21 oct 1995 [cité 30 oct 2024]; Disponible sur: <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01747587>
24. Kumar A, Yadav AN, Mondal R, Kour D, Subrahmanyam G, Shabnam AA, et al. Myco-remediation: A mechanistic understanding of contaminants alleviation from natural environment and future prospect. *Chemosphere*. 1 déc 2021;284:131325.
25. Seidel D, Wurster S, Jenks JD, Sati H, Gangneux JP, Egger M, et al. Impact of climate change and natural disasters on fungal infections. *Lancet Microbe*. 1 juin 2024;5(6):e594-605.
26. Ekanayaka AH, Tibpromma S, Dai D, Xu R, Suwannarach N, Stephenson SL, et al. A Review of the Fungi That Degrade Plastic. *Journal of Fungi* [Internet]. 1 juill 2022 [cité 8 avr 2025];8(8):772. Disponible sur: <https://doaj.org/article/1515ba60563646e685e6d571681d8959>

27. Savage MJ. *Climate Revealed: William J. Burroughs*; Cambridge University Press, 1999. *Agric For Meteorol*. 28 août 2000;104(3):253-4.
28. Beltrando G. *Les climats. Processus, variabilité et risques* [Internet]. Collection U. Paris: Armand Colin; 2011. 288 p. Disponible sur: <https://shs.cairn.info/les-climats--9782200272616?lang=fr>
29. Giret Alain. *Les températures et l'effet de serre : essai sur l'histoire et l'avenir du climat*. 2017;192.
30. File:Oblique rays.svg - Wikimedia Commons [Internet]. [cité 15 juin 2025]. Disponible sur: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Oblique_rays.svg
31. File:Earth-lighting-equinox EN.png - Wikimedia Commons [Internet]. [cité 15 juin 2025]. Disponible sur: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Earth-lighting-equinox_EN.png
32. (PDF) Variabilité de la zone de minimum d'oxygène du Pacifique Est équatorial au cours du Quaternaire récent [Internet]. [cité 15 juin 2025]. Disponible sur: https://www.researchgate.net/publication/317008708_Variabilite_de_la_zone_de_minimum_d'oxygene_du_Pacifique_Est_equatorial_au_cours_du_Quaternaire_recent
33. Climate at a Glance | Global Time Series | National Centers for Environmental Information (NCEI) [Internet]. [cité 31 oct 2024]. Disponible sur: https://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/climate-at-a-glance/global/time-series/globe/land_ocean/ytd/9/1850-2024
34. Exbalin Jacques. *Le réchauffement climatique global*. 2014;
35. McPhaden MJ, Santoso A, Cai W, éditeurs. *El Niño Southern Oscillation in a Changing Climate*. 4 nov 2020 [cité 15 nov 2024]; Disponible sur: <http://www.climate.gov/news-features/blogs/enso/has-climate-change-already-affected-enso>
36. Feux de forêt : à quoi s'attendre et comment s'adapter ? | Centre de ressources pour l'adaptation au changement climatique [Internet]. [cité 15 nov 2024]. Disponible sur: <https://www.adaptation-changement-climatique.gouv.fr/dossiers-thematiques/impacts/feux-de-foret>
37. Vincent B, Declerck S. Ectomycorrhizal fungi and trees: brothers in arms in the face of anthropogenic activities and their consequences. *Symbiosis*. 1 juill 2021;84(3):337-51.
38. Representative Concentration Pathways [Internet]. [cité 6 janv 2025]. Disponible sur: <https://climate-scenarios.canada.ca/?page=scen-rcp>
39. Capellán-Pérez I, Arto I, Polanco-Martínez JM, González-Eguino M, Neumann MB. Likelihood of climate change pathways under uncertainty on fossil fuel resource availability. *Energy Environ Sci* [Internet]. 2 août 2016 [cité 6 janv 2025];9(8):2482-96. Disponible sur: <https://pubs.rsc.org/en/content/articlehtml/2016/ee/c6ee01008c>
40. IUCN Red List of Threatened Species [Internet]. [cité 4 déc 2024]. Disponible sur: <https://www.iucnredlist.org/search/stats>

41. Dalpé Y, Roy-Bolduc A, Hijri M. 9. La classification des champignons. L'univers des champignons [Internet]. 2012 [cité 14 juin 2025]; Disponible sur: <https://books-openedition-org.proxy.scd.univ-tours.fr/pum/7917>
42. Feng Y, Zhang J, Berdugo M, Guirado E, Guerra CA, Egidi E, et al. Temperature thresholds drive the global distribution of soil fungal decomposers. *Glob Chang Biol* [Internet]. 1 avr 2022 [cité 9 oct 2024];28(8):2779-89. Disponible sur: <https://onlinelibrary-wiley-com.proxy.scd.univ-tours.fr/doi/full/10.1111/gcb.16096>
43. Hartmann M, Herzog C, Brunner I, Stierli B, Meyer F, Buchmann N, et al. Long-term mitigation of drought changes the functional potential and life-strategies of the forest soil microbiome involved in organic matter decomposition. *Front Microbiol*. 29 sept 2023;14:1267270.
44. Xiong J, Peng F, Sun H, Xue X, Chu H. Divergent Responses of Soil Fungi Functional Groups to Short-term Warming. *Microb Ecol* [Internet]. 20 nov 2014 [cité 15 juin 2025];68(4):708-15. Disponible sur: <http://link.springer.com/10.1007/s00248-014-0385-6>
45. Asemaninejad A, Thorn RG, Branfireun BA, Lindo Z. Climate change favours specific fungal communities in boreal peatlands. *Soil Biol Biochem*. 1 mai 2018;120:28-36.
46. Talbot JM, Treseder KK. Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry—decay relationships. *Ecology* [Internet]. 2012;93(2):345-54. Disponible sur: <http://www.jstor.org.proxy.scd.univ-tours.fr/stable/23143915>
47. Gundersen P. Nitrogen deposition and the forest nitrogen cycle: role of denitrification. *For Ecol Manage* [Internet]. 1991;44(1):15-28. Disponible sur: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/037811279190194Z>
48. Le cycle de l'azote (N) [Internet]. [cité 15 juin 2025]. Disponible sur: <https://fertilisation-edu.fr/cycles-bio-geo-chimiques/le-cycle-de-l-azote-n.html>
49. A'Bear AD, Jones TH, Boddy L. Potential impacts of climate change on interactions among saprotrophic cord-forming fungal mycelia and grazing soil invertebrates. *Fungal Ecol*. 1 août 2014;10(1):34-43.
50. Ferre D. *Hypholoma fasciculare* - MycoDB [Internet]. 2017 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur: <https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Hypholoma&espece=fasciculare&source=search>
51. Mousty F. *Paxillus involutus* - MycoDB [Internet]. 2022 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur: <https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Paxillus&espece=involutus&numphoto=6&source=search&filter=&numfiche=0>
52. Nnadi NE, Carter DA. Climate change and the emergence of fungal pathogens. *PLoS Pathog* [Internet]. 29 avr 2021 [cité 9 oct 2024];17(4). Disponible sur: [/pmc/articles/PMC8084208/](https://pmc/articles/PMC8084208/)
53. Dechaume JP. *Lactarius deliciosus* - MycoDB [Internet]. 2004 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur:

- <https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Lactarius&espece=deliciosus&numphoto=1&source=search&filter=&numfiche=1>
54. Boddy L, Büntgen U, Egli S, Gange AC, Heegaard E, Kirk PM, et al. Climate variation effects on fungal fruiting. *Fungal Ecol.* 1 août 2014;10(1):20-33.
 55. Guo Y, Li X, Zhao Z, Wei H, Gao B, Gu W. Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios. *Sci Rep.* 10 avr 2017;7.
 56. Holder R. *Tricholoma matsutake* - MycoDB [Internet]. 2022 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur:
<https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Tricholoma&espece=matsutake&numphoto=4&source=search&filter=&numfiche=0>
 57. Liu YR, Eldridge DJ, Zeng XM, Wang J, Singh BK, Delgado-Baquerizo M. Global diversity and ecological drivers of lichenised soil fungi. *New Phytologist* [Internet]. 1 août 2021 [cité 16 déc 2024];231(3):1210-9. Disponible sur:
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.17433>
 58. Ellis CJ. A risk-based model of climate change threat: hazard, exposure, and vulnerability in the ecology of lichen epiphytes. *Botany* [Internet]. 2 nov 2012;91(1):1-11. Disponible sur: <https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0171>
 59. Martínez I, Flores T, Otálora MAG, Belinchón R, Prieto M, Aragón G, et al. Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction. *Fungal Biol.* 1 nov 2012;116(11):1192-201.
 60. Collado E, Bonet JA, Camarero JJ, Egli S, Peter M, Salo K, et al. Mushroom productivity trends in relation to tree growth and climate across different European forest biomes. *Science of The Total Environment.* 1 nov 2019;689:602-15.
 61. Andrew C, Heegaard E, Høiland K, Senn-Irlet B, Kuyper TW, Krisai-Greilhuber I, et al. Explaining European fungal fruiting phenology with climate variability. *Ecology* [Internet]. 2018;99(6):1306-15. Disponible sur: <https://www-jstor-org.proxy.scd.univ-tours.fr/stable/26625800>
 62. Kausrud H, Heegaard E, Semenov MA, Boddy L, Halvorsen R, Tige LCS, et al. Climate change and spring-fruited fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [Internet]. 22 avr 2009 [cité 10 déc 2024];277(1685):1169. Disponible sur:
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2842805/>
 63. Xie Y, Wang X, Silander JA. Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. *Proc Natl Acad Sci U S A* [Internet]. 3 nov 2015 [cité 12 déc 2024];112(44):13585-90. Disponible sur:
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4640769/>
 64. Voyer O. *Morchella esculenta* - MycoDB [Internet]. 2006 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur:
<https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Morchella&espece=esculenta&numphoto=1&source=search&filter=&numfiche=0>

65. Duchemin T. *Morchella elata* - MycoDB [Internet]. 1977 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur:
<https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Morchella&espece=elata&numphoto=2&source=search&filter=&numfiche=0>
66. Diez JM, James TY, McMunn M, Ibáñez I. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Glob Chang Biol* [Internet]. 1 oct 2013;19(10):3145-54. Disponible sur: <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>
67. Morera A, LeBlanc H, Martínez de Aragón J, Bonet JA, de-Miguel S. Analysis of climate change impacts on the biogeographical patterns of species-specific productivity of socioeconomically important edible fungi in Mediterranean forest ecosystems. *Ecol Inform*. 1 juill 2024;81:102557.
68. Karavani A, De Cáceres M, Martínez de Aragón J, Bonet JA, de-Miguel S. Effect of climatic and soil moisture conditions on mushroom productivity and related ecosystem services in Mediterranean pine stands facing climate change. *Agric For Meteorol*. 15 janv 2018;248:432-40.
69. García-Bustamante E, Fidel González-Rouco JF, García-Lozano E, Martinez-Peña F, Navarro J. Impact of local and regional climate variability on fungi production from *Pinus sylvestris* forests in Soria, Spain. *International Journal of Climatology*. 1 oct 2021;41(12):5625-43.
70. Julienne P. *Boletus edulis* - MycoDB [Internet]. 2009 [cité 15 avr 2025]. Disponible sur:
<https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Boletus&espece=edulis&numphoto=11&source=search&filter=&numfiche=0>
71. Shiryayev AG. Uphill shifts of fungal fruiting due to climate change at the polar urals. *Microorganisms*. 1 sept 2021;9(9).
72. Procházka P, Soukupová J, Tomšík K, Mullen KJ, Čábelková I. Climatic Factors Affecting Wild Mushroom Foraging in Central Europe. *Forests*. 1 févr 2023;14(2).
73. Cruz-Paredes C, Tájmél D, Rousk J. Variation in Temperature Dependences across Europe Reveals the Climate Sensitivity of Soil Microbial Decomposers. *Appl Environ Microbiol* [Internet]. 31 mai 2023 [cité 27 nov 2024];89(5):e02090-22. Disponible sur:
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10231190/>
74. Butenschoen O, Scheu S. Climate change triggers effects of fungal pathogens and insect herbivores on litter decomposition. *Acta Oecologica*. 1 oct 2014;60:49-56.
75. Pérez-Losada M, Castro-Nallar E, García-Huidobro J, Boechat JL, Delgado L, Rama TA, et al. The nasal mycobiome of individuals with allergic rhinitis and asthma differs from that of healthy controls in composition, structure and function. *Front Microbiol* [Internet]. 17 déc 2024 [cité 17 janv 2025];15:1464257. Disponible sur:
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2024.1464257/full>
76. Anees-Hill S, Douglas P, Pashley CH, Hansell A, Marczylo EL. A systematic review of outdoor airborne fungal spore seasonality across Europe and the implications for health. Vol. 818, *Science of the Total Environment*. Elsevier B.V.; 2022.

77. Griffith GW, Gamarra J, Holden E, Mitchel D, Graham A, Evans D, et al. The international conservation importance of Welsh 'waxcap' grasslands. *Mycosphere*. 1 oct 2013;4:969-84.
78. Thornley JHM, Cannell MGR. Temperate Grassland Responses to Climate Change: an Analysis using the Hurley Pasture Model. *Ann Bot*. 1 août 1997;80(2):205-21.
79. Seed L, Wolseley P, Gosling L, Davies L, Power SA. Modelling relationships between lichen bioindicators, air quality and climate on a national scale: Results from the UK OPAL air survey. *Environmental Pollution*. 1 nov 2013;182:437-47.
80. Prieto I, Almagro M, Bastida F, Querejeta JL. Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition. *Journal of Ecology* [Internet]. 1 sept 2019 [cité 16 juin 2025];107(5):2364-82. Disponible sur: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2745.13168>
81. Le climat en France métropolitaine | Météo-France [Internet]. [cité 30 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/comprendre-climat/france/le-climat-en-france-metropolitaine>
82. L'hiver | Météo-France [Internet]. [cité 30 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/comprendre-la-meteo/saisons/hiver>
83. Le printemps | Météo-France [Internet]. [cité 30 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/comprendre-la-meteo/saisons/le-printemps>
84. L'été | Météo-France [Internet]. [cité 30 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/comprendre-la-meteo/saisons/ete>
85. L'automne | Météo-France [Internet]. [cité 30 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/comprendre-la-meteo/saisons/automne>
86. La trajectoire de réchauffement de référence pour s'adapter au changement climatique | Météo-France [Internet]. [cité 21 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/la-trajectoire-de-rechauffement-de-reference-pour-sadapter-au-changement-climatique>
87. Fargeon H, Pimont F, Martin-StPaul N, De Caceres M, Ruffault J, Barbero R, et al. Projections of fire danger under climate change over France: where do the greatest uncertainties lie? *Clim Change* [Internet]. 1 juin 2020 [cité 21 janv 2025];160(3):479-93. Disponible sur: <https://link-springer-com.proxy.scd.univ-tours.fr/article/10.1007/s10584-019-02629-w>
88. Quel est l'impact du changement climatique sur les épisodes méditerranéens ? | Météo-France [Internet]. [cité 22 janv 2025]. Disponible sur: <https://meteofrance.com/le-changement-climatique/observer-le-changement-climatique/quel-est-limpact-du-changement>
89. Nappes d'eau souterraine au 1er janvier 2025 | BRGM [Internet]. [cité 22 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.brgm.fr/fr/actualite/communiqu%C3%A9-presse/nappes-eau-souterraine-au-1er-janvier-2025>

90. Une première liste des champignons menacés en France - UICN France [Internet]. [cité 5 déc 2024]. Disponible sur: <https://uicn.fr/liste-rouge-champignons-bolets-lactaires-tricholomes/>
91. GREILLET C. Le bulletin des vigilances - Vigil'Anses n°20. juill 2023;7-11.
92. Vogt-Schilb H, Richard F, Malaval JC, Rapior S, Fons F, Bourgade V, et al. Climate-induced long-term changes in the phenology of Mediterranean fungi. *Fungal Ecol.* 1 déc 2022;60.
93. Types of fruiting bodies of gasteromycetes, Basidiomycota (M. Piepenbring).png - Wikimedia Commons [Internet]. [cité 8 janv 2025]. Disponible sur: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_02_21_types_of_fruiting_bodies_of_gasteromycetes,_Basidiomycota_\(M._Piepenbring\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:03_02_21_types_of_fruiting_bodies_of_gasteromycetes,_Basidiomycota_(M._Piepenbring).png)
94. MycoDB : Tuber melanosporum [Internet]. [cité 8 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.mycodb.fr/fiche.php?genre=Tuber&espece=melanosporum&source=search>
95. Vennetier, Michel. Forêts et changement climatique. Le constat en région méditerranéenne. *Sciences Eaux & Territoires* [Internet]. 27 juill 2020 [cité 9 janv 2025];33(3):18-25. Disponible sur: <https://stm.cairn.info/revue-sciences-eaux-et-territoires-2020-3-page-18?lang=fr&tab=texte-integral>
96. L'arbre, une solution face aux changements climatiques - LPO (Ligue pour la Protection des Oiseaux) - Agir pour la biodiversité [Internet]. [cité 9 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.lpo.fr/la-lpo-en-actions/mobilisation-citoyenne/refuges-lpo/les-15-gestes-refuges/mosaique-15-gestes/les-15-gestes-refuges-pour-protger-la-biodiversite/je- plante-et-preserve-des-varietes-locales-d-arbres-et-d-arbustes/l-arbre-une-solution-face-aux-changements-climatiques>
97. Le chêne face aux changements climatiques: sécheresse et adaptation - waldwissen.net [Internet]. [cité 9 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.waldwissen.net/fr/habitat-forestier/climat-et-environnement/climat-et-co2/le-chene-face-aux-changements-climatiques-2>
98. Launay M, Caubel J, Bourgeois G, Huard F, Garcia de Cortazar-Atauri I, Bancal MO, et al. Climatic indicators for crop infection risk: Application to climate change impacts on five major foliar fungal diseases in Northern France. *Agric Ecosyst Environ.* 1 déc 2014;197:147-58.
99. Sindt C, Besancenot JP, Thibaudon M. Airborne Cladosporium fungal spores and climate change in France. *Aerobiologia (Bologna)* [Internet]. 1 mars 2016 [cité 22 janv 2025];32(1):53-68. Disponible sur: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10453-016-9422-x>
100. Exbalin Jacques. Le réchauffement climatique et ses impacts. Tome II, Cas de la France. . 2014;
101. Badeau V, Dupouey JL, Cluzeau C, Drapier J, Le Bas C. Climate change and the biogeography of French tree species: first results and perspectives. *Forests, Carbon Cycle and Climate Change.* 1 janv 2010;231-52.

102. Aires protégées en France [Internet]. [cité 15 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.ecologie.gouv.fr/politiques-publiques/aires-protegees-france#parcs-nationaux-2>
103. Rustøen F, Høiland K, Heegaard E, Boddy L, Gange AC, Kauserud H, et al. Substrate affinities of wood decay fungi are foremost structured by wood properties not climate. *Fungal Ecol.* 1 juin 2023;63.
104. Conseils, précautions... Comment bien cueillir champignons et châtaignes en forêt ? [Internet]. [cité 3 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/%2B/541::cueillette-des-champignons-oui-mais-avec-moderation.html>
105. Pêche de loisir à la ligne en eau douce | Service-Public.fr [Internet]. [cité 3 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.service-public.fr/particuliers/vosdroits/F2117>
106. Venturella G. Georgios I Adverse effects of human activities on the diversity of macrofungi in forest ecosystems.
107. Saison des champignons : attention aux risques d'intoxications | Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail [Internet]. [cité 3 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.anses.fr/fr/content/cueillette-champignons-intoxications>
108. Transition écologique | CNOP [Internet]. [cité 15 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.ordre.pharmacien.fr/l-ordre/l-institution/transition-ecologique>
109. Arrêté du 31 mars 2022 portant approbation de la Convention nationale organisant les rapports entre les pharmaciens titulaires d'officine et l'assurance maladie - Légifrance [Internet]. [cité 15 janv 2025]. Disponible sur: <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000045538155>

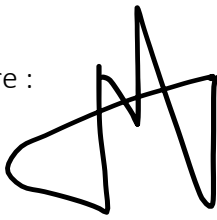
ENGAGEMENT DE NON PLAGIAT

Je, soussignée GUIBLIN Marie

Déclare être pleinement consciente que le plagiat de documents ou d'une partie d'un document publiés constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.
(Décret n°92-657 du 13 juillet 1992)

En conséquence, je m'engage à citer toutes les sources que j'ai utilisées pour écrire ce mémoire.

Signature :

A handwritten signature in black ink, consisting of a stylized 'M' and 'G' intertwined.

SIGNATURES DU DIRECTEUR DE THESE ET DU DOYEN

N° Étudiant : 21602142

N° Thèse : 50

Nom et Prénom : GUIBLIN Marie

Sujet : Comment le changement climatique impacte-t-il la vie des mycètes ?
.....
.....

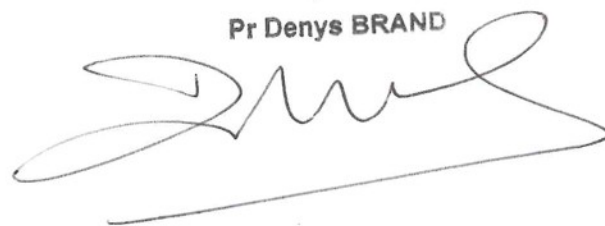
Tours, le :

Le(s) Directeur(s) de Thèse :
Nom(s) et signature(s)

LANOUÉ ARNAUD


Vu et Transmis :
Le Doyen

Le directeur de la Faculté
des Sciences Pharmaceutiques

Pr Denys BRAND


GUIBLIN Marie	N°50
<u>TITRE DE LA THÈSE</u>	
Comment le changement climatique impacte-t-il la vie des mycètes ?	
<u>RÉSUMÉ DE LA THÈSE</u>	
Une étude bibliographique sur l'impact qu'à le réchauffement climatique sur la vie fongique. Ceux-ci sont multiples et des approfondissement sur la conservation et le recensement des espèces menacées restent à fournir.	
<u>MOTS-CLÉS</u>	
Mycètes, réchauffement climatique, vie fongique	
JURY	
PRÉSIDENT : M. LANOUE Arnaud , Directeur de thèse, Maître De Conférences, Université de Tours	
MEMBRES :	
- Mme. BIRER-WILLIAMS Caroline, Maitre de Conférence, Université de Tours - M. DESFORGES Guillaume, Pharmacien d'officine - Mme. BRETEAU Aude, Pharmacienne d'officine	
Soutenue le 10 juillet 2025 à la Faculté de Pharmacie de Tours	