

comparaison avec ce que l'on sait sur les poissons sera sans doute utile pour la gestion des pêcheries.

PLS

Le réchauffement climatique perturbe-t-il les populations de plancton ?

É. K. : On l'ignore pour l'instant, mais *Tara Oceans* a mis en évidence une stricte corrélation entre la température et la composition en archées et bactéries du plancton. Dans les profondeurs où la lumière pénètre, la température est, de fait, le principal facteur environnemental qui influe sur la composition du plancton. On devrait donc pouvoir se faire une idée de la façon dont la distribution des organismes planctoniques changera avec le réchauffement climatique. Par ailleurs, les résultats que j'ai déjà évoqués concernant les flux de carbone sont un avant-goût de ce que l'on peut apprendre sur la place du plancton dans la machinerie climatique de la Terre.

PLS

Quelles suites prévoit-on à *Tara Oceans* ?

É. K. : D'abord, l'exploitation complète des échantillons et données recueillis demandera encore plusieurs années de travail. De nouvelles publications sont d'ailleurs en cours, l'une sur la circulation océanique et la répartition du plancton, une autre sur la métatranscriptomique des eucaryotes, une troisième sur les îles du Pacifique et le rôle du fer, la quatrième sur les génomes de plus d'une centaine d'organismes unicellulaires. Il reste aussi à exploiter la dernière phase de la mission, qui s'est déroulée dans l'océan Arctique. De plus, toutes les données de *Tara Oceans* sont mises en accès libre et public, ce qui permet à tous les chercheurs de les exploiter. Enfin, la goélette *Tara* vient d'entamer (en mai 2016) sa prochaine mission, *Tara Pacific*. Prévue jusqu'en 2018, elle porte sur les systèmes coralliens du Pacifique, et notamment le plancton qui y est associé... ■

Propos recueillis par Maurice MASHAAL

■ BIBLIOGRAPHIE

T. Biard *et al.*, In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean, *Nature*, vol. 532, pp. 504-507, 2016.

L. Guidi *et al.*, Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean, *Nature*, vol. 532, pp. 465-470, 2016.

Section spéciale *Tara Oceans*, *Science*, vol. 348, n° 6237, 22 mai 2015 (plusieurs articles).

C. Sardet, *Plancton - Aux origines du vivant*, Ulmer, 2013.



LES RENDEZ-VOUS DU MUSÉUM {Partagez les savoirs}

Entrée gratuite

Au Jardin des Plantes

Détails sur mnhn.fr, rubrique : "les rendez-vous du Muséum"

POUR LA SCIENCE

COURS PUBLICS

Cycle 3 paléontologues du 19^e siècle face à l'évolution
Judi 24 novembre - 18h : D'Orbigny préoccupé par l'évolution
Avec **M. Godinot**, paléontologue, directeur d'Étude à l'École Pratique des Hautes Études, Muséum

Grand Amphithéâtre du Muséum — 57 rue Cuvier, Paris 5^e

Cycle Exploration des faunes marines profondes tropicales : Tropical Deep-Sea Benthos fête ses 40 ans
Lundi 7 novembre - 18h : Au cœur de la diversité des crustacés
Avec **L. Corbari**, chercheuse en Biologie marine, spécialiste des crustacés, Muséum
Lundi 14 novembre - 18h : La systématique des gastéropodes venimeux
Avec **N. Puillandre**, spécialiste de la systématique évolutive des gastéropodes marins, Muséum
Lundi 21 novembre - 18h : Des données biodiversité à la gestion des espaces naturels : enjeux dans les grands fonds
Avec **S. Samadi**, professeur, Muséum, **J. Delavenne**, analyste des données biodiversité marine

UN CHERCHEUR - UN LIVRE

Lundi 28 novembre - 18h : En lien avec l'exposition : Précieux vélins. Trois siècles d'illustration naturaliste.
Par **P. Heurtel**, conservatrice, chef du service des collections de la Bibliothèque, Muséum.
M. Lenoir, conservatrice, directrice honoraire de la Bibliothèque, Muséum

FILMS

Cycle « Expéditions : l'usage du monde »
Samedi 19 novembre - 15h : Milieu ou « Milieu »
Les aventures d'un entomologiste japonais aux prises avec un imminent typhon
Réalisation : **D. Faure**, France, 2015, 52 min. - En présence du réalisateur

Auditorium de la Grande Galerie de l'Évolution — 36 rue Geoffroy St-Hilaire, Paris 5^e



Microbiote : les plantes aussi !

De nombreux microorganismes interagissent avec les végétaux au niveau des racines, des feuilles, des graines... L'étude d'une plante modèle, l'arabette des dames, commence à révéler l'importance de leur rôle et les mécanismes de leur sélection.

Stéphane Uroz, Aurélie Cébron, Aurélie Deveau et Francis Martin

Nous ne sommes pas seuls ! Dans notre corps, des milliards de microorganismes microscopiques contribuent à notre santé, à notre croissance et à notre résistance aux stress environnementaux. Ces microorganismes (bactéries, champignons, virus...) constituent ce que l'on nomme un microbiote. Et de la même façon que nous hébergeons un microbiote à la surface de notre peau, dans notre système digestif et ailleurs, des microbiotes ont aussi été mis en évidence chez les autres animaux.

Des interactions nombreuses

Et les plantes ? Ont-elles aussi un microbiote ? Oui : les plantes ne poussent pas de manière axénique (en l'absence de tout germe) dans la nature. Au contraire, elles hébergent de nombreux microorganismes – bactéries ou champignons – bénéfiques ou néfastes à leur surface, dans leurs tissus et au voisinage de leur système racinaire (voir la figure ci-contre).

Dès leur apparition dans les milieux aquatiques puis lors de la colonisation des environnements terrestres, les plantes ont été en interaction avec les microorganismes. La longue évolution des plantes et des microorganismes, parfois commune, a conduit au développement de nombreux types d'interactions allant de la symbiose stricte à des interactions bénéfiques ou au contraire néfastes avec des microorganismes hétérotrophes (se nourrissant de composés organiques). L'ensemble de ces interactions contribue à la nutrition et à la santé des plantes et conditionne leur développement.

Mieux comprendre le microbiote des plantes est donc un important objectif de recherche : cela devrait nous aider à développer des modes de culture plus adaptés et plus respectueux de la qualité des sols.

Décrivons d'abord la composition et la distribution spatiale du microbiote des plantes. Nous verrons ensuite quelles avancées sont venues de l'étude du microbiote d'une plante modèle, l'arabette des dames, et quelles sont les applications

LES DIVERS TISSUS ET ORGANES développés par les plantes durant leur cycle de vie constituent autant d'habitats colonisés par les microorganismes. Ces habitats sont indiqués ici, accompagnés de l'ordre de grandeur de la densité correspondante en microorganismes.



potentielles, notamment dans le cas de la dépollution des sols.

Pendant son développement, une plante passe de l'état de graine à celui d'adulte caractérisé par une partie aérienne et par une partie racinaire. On peut dès lors se demander si une plante héberge un microbiote ou plusieurs.

Plusieurs microbiotes plutôt qu'un seul

Cette question est longtemps restée sans réponse – jusqu'à l'essor récent de nouvelles techniques de séquençage d'ADN à haut débit, qui ont permis aux biologistes d'identifier finement les microorganismes contenus dans les différentes parties des plantes, aux différents stades du cycle de vie. Ces études sont en général fondées sur la reconnaissance de séquences d'ADN particulières, servant de marqueurs phylogénétiques, que l'on compare avec les séquences de référence enregistrées dans des bases internationales de données. Cela permet de déterminer les espèces ou les genres microbiens présents.

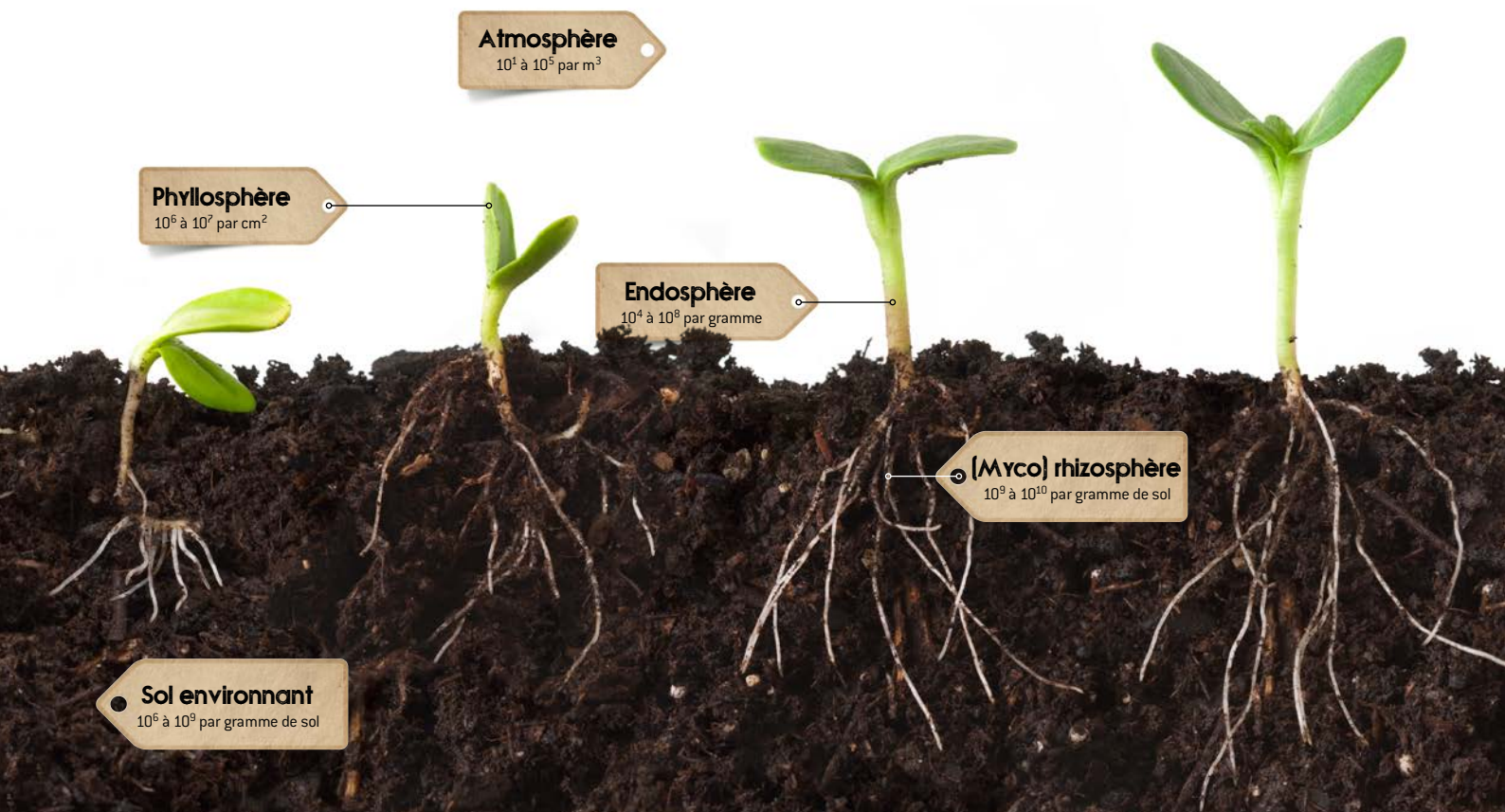
Qu'ont révélé ces études ? Dès le stade de la graine, un microbiote complexe est déjà en place à l'intérieur et à sa surface, ce qui suggère que la plante mère transmet un microbiote à sa descendance (les graines). Ce microbiote est composé de bactéries et de champignons promoteurs de croissance, qui peuvent aider à l'installation de la future plante (en permettant un meilleur accès aux nutriments par exemple), mais aussi de pathogènes qui peuvent au contraire éliminer les graines mal formées. Dès la germination de la graine dans le sol, s'enclenche une phase d'interaction avec le microbiote indigène du sol, au niveau de la zone entourant la graine et nommée spermosphère.

Ensuite, lors de sa croissance, la plante développe un ensemble d'interfaces avec son environnement : les racines, les tiges, les fleurs et les feuilles. Historiquement, c'est le microbiote de la zone racinaire – la rhizosphère – qui a été le plus étudié. Dès 1904, l'un des pionniers de la microbiologie du sol, l'Allemand Lorenz Hiltner, a décrit les propriétés physicochimiques et les fortes densités de microorganismes caractérisant la rhizosphère. Cette zone correspond aux

L'ESSENTIEL

- Comme les animaux, les plantes partagent leur vie avec une multitude de microorganismes.
- Ces communautés bactériennes et fongiques se sont spécialisées en fonction des parties de la plante qu'elles colonisent.
- Ce microbiote rend de nombreux services à la plante, qui contrôle en partie sa composition.
- L'étude du microbiote de l'arabette révèle le rôle du microbiote et les mécanismes de sa sélection.

© Katrina Leigh / shutterstock.com





©SINTAR/Shutterstock.com

L'ARABETTE DES DAMES (*Arabidopsis thaliana*) a attiré l'attention des chercheurs dès le début du XX^e siècle, car sa petite taille permet la culture simultanée de milliers de plants en laboratoire (photographie ci-dessus). Son cycle de vie de deux mois, les milliers de graines qu'elle produit, la petite taille de son génome et la possibilité de la manipuler génétiquement pour tester des hypothèses de travail en ont fait la plante modèle des laboratoires de biologie végétale.

quelques millimètres de terre entourant la racine : elle est sous l'influence des rhizodépôts (composés chimiques libérés par la racine). Plus tard, cette définition a été complétée par l'Italien Angelo Rambelli, qui a intégré au concept de rhizosphère la présence et l'action des champignons symbiotiques associés au système racinaire de certaines plantes, d'où le concept de mycorrhizosphère (du grec *mûkês* pour « champignon » et *rhiza* pour « racine »).

En dehors de la rhizosphère, de nombreuses études ont mis en évidence l'existence d'un microbiote à l'intérieur des tissus des plantes, c'est-à-dire dans l'endosphère. Il se distingue de celui de la rhizosphère, tant en termes de complexité que de densité, bien que beaucoup de groupes bactériens semblent communs. Cette distinction a notamment été mise en évidence récemment par une équipe de chercheurs du laboratoire américain d'Oak Ridge, en comparant les microbiotes rhizosphériques et endosphériques du peuplier.

Enfin, la dernière interface développée par la plante avec son environnement correspond aux feuilles : la phyllosphère. Le microbiote correspondant est-il issu du microbiote du sol, de la plante mère ou au contraire de dépôts atmosphériques ? Si la réponse est aisée pour certains pathogènes

apportés par le vent tels que la rouille foliaire du peuplier (*Melampsora larici-populina*), il n'en est pas de même pour les autres microorganismes.

En effet, les fortes fluctuations de température et d'humidité, l'irradiation par les ultraviolets et la faible quantité de nutriments disponibles suggèrent que la part stable du microbiote de la phyllosphère doit être adaptée aux conditions régnant à la surface des feuilles. À ce titre, plusieurs travaux sur différentes plantes ont révélé un enrichissement en bactéries capables de dégrader le chlorométhane, un composé produit abondamment par les feuilles végétales, mais qui est aussi un polluant issu de l'industrie.

Un microbiote structuré

Ainsi, les différentes interfaces (organes et tissus) de la plante sont chacune caractérisées par un microbiote spécifique, potentiellement capable de promouvoir la nutrition, la santé et la croissance de l'hôte. Cette première description suggère aussi qu'une partie du microbiote spécifique de chaque interface végétale est contrôlée par la plante au travers de signaux complexes, qui peuvent varier d'une interface à une autre.

Pour autant, comment se structure le microbiote des plantes ? Pour mieux le comprendre, de nombreux chercheurs à travers le monde ont multiplié les expériences sur diverses espèces, notamment des arbres comme dans notre équipe, mais surtout sur l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*). Cette plante est, dans les laboratoires de biologie végétale, l'équivalent de la souris des laboratoires de biologie animale (voir la photographie ci-dessus). Son étude a contribué à la compréhension de multiples processus d'intérêts agronomiques (morphogenèse des fleurs et des graines, résistance aux stress, tolérance au broutage...) et à la mise en lumière des mécanismes par lesquels les plantes se défendent. Mais le rôle de son microbiote n'avait jamais été évalué jusque-là.

Récemment, plusieurs équipes de recherche, notamment à l'institut Max-Planck de Cologne et à l'université de Caroline du Nord, ont commencé à caractériser le microbiote de l'arabette pour tenter de comprendre ce qui régit sa composition et son fonctionnement. Ces questionnements sont d'importance : comme la composition du microbiote influe sur la nutrition, sur la croissance et sur la santé de la plante

■ LES AUTEURS

Stéphane UROZ est directeur de recherche de l'Inra dans l'unité Interactions arbres-microorganismes (unité mixte Inra-université de Lorraine), où travaillent également Aurélie DEVEAU, chargée de recherche, et Francis MARTIN, directeur du laboratoire d'excellence ARBRE. Aurélie CÉBRON est chargée de recherche du CNRS au Laboratoire interdisciplinaire des environnements continentaux (unité mixte CNRS-université de Lorraine).

hôte, les réponses aideraient à développer des méthodes agronomiques faisant moins appel aux engrais et à l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés.

Pour tenter de comprendre les paramètres régulant le microbiote de l'arabette, les chercheurs ont utilisé des graines collectées dans différentes régions du monde. Ces graines, qui ont un fond génétique différent et portent un microbiote indigène, ont été semées en conditions contrôlées dans différents types de sols. Il s'agissait de comprendre si le microbiote (essentiellement bactérien) de l'arabette est déterminé par le fond génétique de la plante et le microbiote de la graine ou par celui du sol dans lequel elle était plantée.

Pour chaque type de sol et pour chaque origine d'arabette, une analyse comparative fondée sur le séquençage à haut débit du gène *16S rDNA* (un des principaux marqueurs phylogénétiques chez les bactéries) a été réalisée sur des échantillons prélevés dans le sol à distance des racines, dans le sol au contact des racines (la rhizosphère) et à l'intérieur des racines (l'endosphère).

Cette approche a mis en évidence que, pour chaque origine d'arabette et quel que

soit le type de sol, les microbiotes issus du sol, de la rhizosphère et de l'endosphère sont tous différents, mais interdépendants. Ainsi, le microbiote rhizosphérique est fortement déterminé par le microbiote du sol, lui-même déterminé par les propriétés physicochimiques de la terre, tandis que le microbiote endosphérique est plus fortement déterminé par l'origine de l'arabette. Par conséquent, le microbiote de l'arabette est en partie déterminé par un héritage de communautés microbiennes endosphériques et par l'enrichissement de taxons particuliers du sol à la surface des racines.

Comment s'opère cette sélection? Deux hypothèses ont été proposées. Selon la première, le microbiote résulterait de l'enrichissement en espèces microbiennes spécifiques capables de consommer les nutriments sécrétés par les racines (exsudats) et les dépôts racinaires. Selon la seconde hypothèse, la plante utiliserait son système de défense contre les maladies pour contrôler aussi son microbiote. Il faut savoir que le système de défense des plantes contre des

Les microbiotes issus du sol, de la rhizosphère et de l'endosphère sont différents et interdépendants.

Les champignons, des acteurs importants du microbiote des plantes

Les champignons constituent la partie visible du microbiote végétal. En effet, que ce soit dans la litière, dans les couches supérieures du sol ou à la surface des feuilles, les champignons laissent entre-apercevoir des réseaux d'hyphes (filaments fongiques), des carpophores (le « champignon » du langage courant) et des symptômes foliaires visibles à l'œil nu.

De nombreuses espèces de champignons établissent des relations équilibrées et durables avec leurs partenaires végétaux (par exemple les symbioses mycorhiziennes ou lichéniques).

Ce type d'interaction entre plante et champignon symbiotique est très ancien, puisque dès que les Archégoniates, les ancêtres des plantes actuelles, ont quitté les océans primitifs afin de coloniser la terre ferme, il y a environ 450 millions d'années, elles ont bénéficié de l'aide efficace des champignons

symbiotiques. Ces champignons semblent avoir joué dès cette époque reculée un rôle important pour les plantes dans la tolérance à la sécheresse et dans l'accès aux nutriments.

De nos jours, on peut rencontrer différents types de champignons symbiotiques associés aux racines des plantes. Les racines colonisées par ces champignons sont appelées des mycorhizes. L'étude de ces associations symbiotiques a conduit à l'identification de plusieurs

types de mycorhizes (endomycorhizes arbusculaires, ectomycorhizes, mycorhizes arbutoides, etc.).

Quel que soit le type d'association, les champignons symbiotiques contribuent à la nutrition hydrominérale (eau, azote, phosphore) de leur hôte végétal et sont capables d'en modifier la physiologie, permettant ainsi à la plante de s'adapter aux conditions environnementales.

L'amélioration de la nutrition des plantes est notamment due à la capacité qu'ont les champignons mycorhiziens de former de véritables réseaux mycéliens issus des racines mycorhizées, qui explorent de grandes surfaces de sol et s'insinuent dans des pores inaccessibles aux racines des plantes. Cette association

multiplie ainsi la surface d'absorption des plantes.

Par ailleurs, les champignons mycorhiziens ont aussi une très grande efficacité dans l'altération des minéraux, dans la minéralisation de la matière organique et dans le transfert à la plante de nutriments tels que l'azote, le phosphore et d'autres ions nutritifs. On a estimé qu'en échange de ces nutriments, 5 à 20 % des sucres issus de la photosynthèse sont alloués au symbiote mycorhizien par la plante hôte.

L'association entre plantes et champignons mycorhiziens constitue donc une importante stratégie végétale. Pour autant, la composition et le fonctionnement des communautés mycorhiziennes restent encore mal connus. Heureusement, la recherche se poursuit...

microorganismes pathogènes est en grande partie régulé par trois hormones végétales : l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène. Ces trois phytohormones, produites seules ou simultanément par les cellules végétales attaquées, activent les mécanismes de défense et signalent au reste de la plante qu'une infection est en cours.

Pour tester ces deux hypothèses, les chercheurs ont comparé les microbiotes de lignées d'arabettes portant des mutations génétiques relatives à la production des trois phytohormones ou des exsudats racinaires avec celui de la lignée sauvage. Cette comparaison a révélé que les microbiotes rhizosphériques des lignées sauvages et mutantes sont très différents, ce qui confirme le rôle des exsudats racinaires déjà mis en évidence sur d'autres plantes.

Ces travaux, menés grâce au séquençage à haut débit, ont en outre mis en évidence pour la première fois que, parmi les phytohormones du système de défense de l'arabette, seul l'acide salicylique joue un rôle notable dans la structuration du microbiote endosphérique.

En résumé, l'arabette sélectionne en partie son microbiote racinaire par l'intermédiaire de son système immunitaire et de la production d'exsudats racinaires ; mais la structuration de son microbiote dépendrait aussi fortement d'autres facteurs extrinsèques, dont elle n'a pas la maîtrise (nature du sol, température, humidité...).

Un rôle dans la floraison

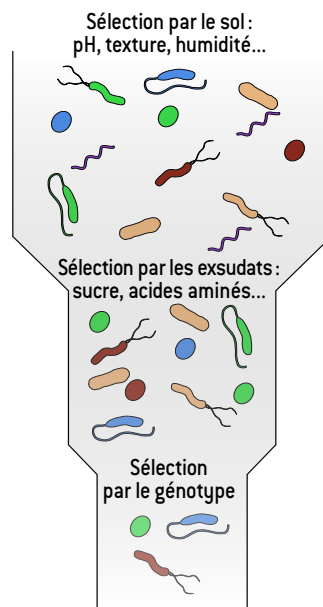
Outre cette avancée dans la compréhension de la structuration du microbiote de l'arabette, des études récentes ont confirmé le rôle des microorganismes dans le développement de la plante, en particulier dans sa floraison. Pour ce faire, des chercheurs de l'université Cornell, aux États-Unis, ont sélectionné des arabettes fleurissant précocement ou au contraire tardivement, et récolté leurs graines pendant plusieurs générations. À chaque génération, le microbiote associé aux racines de ces plantes était collecté puis réinoculé à la génération suivante.

Après dix générations, cette démarche devait conduire les chercheurs à la sélection potentielle de deux microbiotes, l'un accélérant la floraison, l'autre la retardant. Ces deux microbiotes ont ensuite été inoculés à des arabettes « naïves », c'est-à-dire qui

Comment le microbiote rhizosphérique est-il sélectionné ?

La comparaison des microbiotes rhizosphériques de diverses plantes provenant de différents sols a permis de mieux comprendre le processus de sélection. Trois filtres successifs semblent à l'œuvre :

- 1) Les caractéristiques du sol (son pH, sa texture...).**
- 2) Les composés chimiques produits par les racines, ou « rhizodépôts », dont les bactéries et champignons peuvent se nourrir.**
- 3) Un tri se fait finalement en fonction de certaines des caractéristiques génétiques de la plante (son génotype).**



n'avaient pas subi de sélection, et à des choux. Or ces travaux ont mis en évidence que l'on obtient une floraison précoce avec le microbiote issu de la sélection de plantes à floraison précoce ; de même, on constate une floraison retardée quand on réinocule le microbiote issu de la sélection de plantes à floraison tardive.

Même si les mécanismes impliqués dans le processus demeurent inconnus, ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives sur le plan agronomique : ils suggèrent que l'on pourrait moduler des traits végétaux (floraison, résistance à la sécheresse ou aux maladies) à l'aide du microbiote, indépendamment du fond génétique des plantes.

En dehors des aspects agronomiques, le microbiote des plantes joue aussi un rôle important dans les sols pollués par des métaux lourds ou des composés organiques toxiques persistants tels que les hydrocarbures.

Pour pousser sur ces sols, la plupart des plantes acquièrent dans leur rhizosphère un microbiote capable d'immobiliser les métaux ou de biodégrader les polluants organiques, jouant ainsi un rôle de barrière protectrice pour la plante.

Toutefois, certaines plantes, dites hyperaccumulatrices, favorisent un microbiote capable de solubiliser les métaux, ce qui augmente leur absorption dans la plante. Ainsi, l'arabette de Haller (*Arabidopsis halleri*) accumule deux fois plus de cadmium dans un sol natif que dans une terre stérilisée. Ce microbiote spécialisé, pré-adapté et tolérant aux métaux serait même en partie transféré de la plante mère à la descendance, par colonisation des graines.

De la même façon, des microorganismes capables de dégrader les hydrocarbures ont été détectés à la surface des graines de certaines plantes et dans leur rhizosphère. Ils procurent à leur plante hôte un avantage adaptatif pour se développer sur les sols pollués. Ces phénomènes naturels peuvent être mis à profit dans la recherche de bioprocédés de dépollution. La mise au point de telles techniques, combinant les potentiels des plantes et de leur microbiote associé – ce que l'on nomme la phytoremédiation –, est aujourd'hui une priorité, car elles constitueraient une alternative à l'excavation et au traitement chimique des polluants.

Quels enseignements tirer de ces premières recherches sur le microbiote des

plantes? Grâce à ces approches simplificatrices, fondées sur l'emploi d'un sol stérilisé réinoculé avec des microbiotes plus ou moins complexes ainsi que de plantes mutantes, la compréhension des relations complexes entre la plante et son microbiote a beaucoup progressé. Le rôle de ce dernier dans la nutrition, le développement et la santé des plantes est aussi de plus en plus clair: il est essentiel dans l'accès à des réserves de nutriments non accessibles directement aux racines des plantes. Le microbiote module aussi la physiologie et la phénologie – les événements périodiques qui font la vie des plantes: floraison, chute des feuilles, etc.

Une biodiversité microbienne menacée

Le microbiote constitue aussi une première barrière de défense contre les organismes pathogènes et les polluants. Si une partie de ce microbiote semble être modulée dans sa composition et son activité par la plante elle-même, une part significative provient

de l'environnement, et notamment du sol. Les expériences en conditions contrôlées montrent d'ailleurs qu'une plante cultivée en l'absence de tout microorganisme pousse très difficilement et qu'elle est souvent moins résistante aux perturbations environnementales (sécheresse, attaque de pathogènes, pollution).

La biodiversité joue donc un rôle essentiel dans le développement des plantes. Or la forte anthropisation de notre environnement, la sélection des variétés cultivées et l'érosion des sols due à nos pratiques de culture réduisent fortement la diversité microbienne. Dans ce contexte, les plantes vont-elles finir à long terme par ne plus trouver dans le sol les microbiotes dont elles ont besoin?

De nombreuses recherches sur le microbiote des plantes sont encore nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes régulant les interactions plantes-microorganismes. De nouvelles méthodes de culture plus productives et plus respectueuses de l'environnement sont sans aucun doute à la clé. ■

■ BIBLIOGRAPHIE

S. Uroz *et al.*, *Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems*, *Soil Biology and Biochemistry*, sous presse.

M. Jeanbille *et al.*, *Soil parameters drive the structure, diversity and metabolic potentials of the bacterial communities across temperate beech forest soil sequences*, *Microbial Ecology*, vol. 71, pp. 482-493, 2016.

S. Uroz, *Specific impacts of beech and Norway spruce on the structure and diversity of the rhizosphere and soil microbial communities*, *Scientific Reports*, vol. 6, article 27756, 2016.

D. Bulgarelli *et al.*, *Structure and functions of the bacterial microbiota of plants*, *Annual Review of Plant Biology*, vol. 64, pp. 807-838, 2013.

ESPÈCES D'
OURS!

EXPOSITION JUSQU'AU 19 JUIN 2017
AU JARDIN DES PLANTES
GRANDE GALERIE DE L'ÉVOLUTION
36 RUE GEOFFROY SAINT-HILAIRE - PARIS 5°

ESPECESDOURS.FR

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Au-delà de l'organisme, l'holobionte

Marc-André Selosse

Le concept d'organisme montre aujourd'hui ses limites : il faut désormais prendre en compte le fait qu'un animal ou une plante ne peut vivre sans les multiples microorganismes qui l'habitent.

En 1931, l'université du Kentucky entama l'amélioration de fétuques (des graminées) pour enrichir les pâtures de l'ouest américain. Après sélection des individus les plus performants, la variété *Kentucky 31* fut commercialisée en 1943. Largement semée, la plante forma bientôt des prairies denses. Hélas, les bovins montrèrent bientôt d'étranges symptômes. Chute de la queue et des sabots, comportements de stress et activité nocturne, production de lait et de viande réduite de 30 %, avortements plus fréquents... *Kentucky 31* est aujourd'hui une peste envahissante, qui coûte cher à l'agriculture.

D'où provenaient ces nuisances ? On découvrit, un peu tard, le responsable : un champignon du genre *Neotyphodium*, qui vit dans la plante et produit des alcaloïdes. Certains sont toxiques pour les insectes, d'autres pour les mammifères. Un vasoconstricteur, l'ergovaline, explique la gangrène des extrémités des bovins ; l'acide lysergique (un stupéfiant dont dérive le LSD) altère le comportement. Ce champignon est cependant invisible, car il ne sort jamais de la plante ; il en colonise tous les tissus, et en particulier les graines. Il se reproduit donc en se propageant à la descendance. On avait involontairement sélectionné des champignons toxiques, parce qu'ils amélioraient

la croissance, mais sans se rendre compte qu'ils tuaient les herbivores.

Ainsi, les propriétés des grands organismes résultent parfois de microorganismes qui les habitent. L'apport est parfois décisif : si l'on prive *Kentucky 31* de champignon par un traitement antifongique, la plante, rendue comestible, est attaquée par les herbivores et ne s'installe pas durablement dans la nature. C'est le consortium plante-champignon qui est concurrentiel.

Une coexistence cruciale

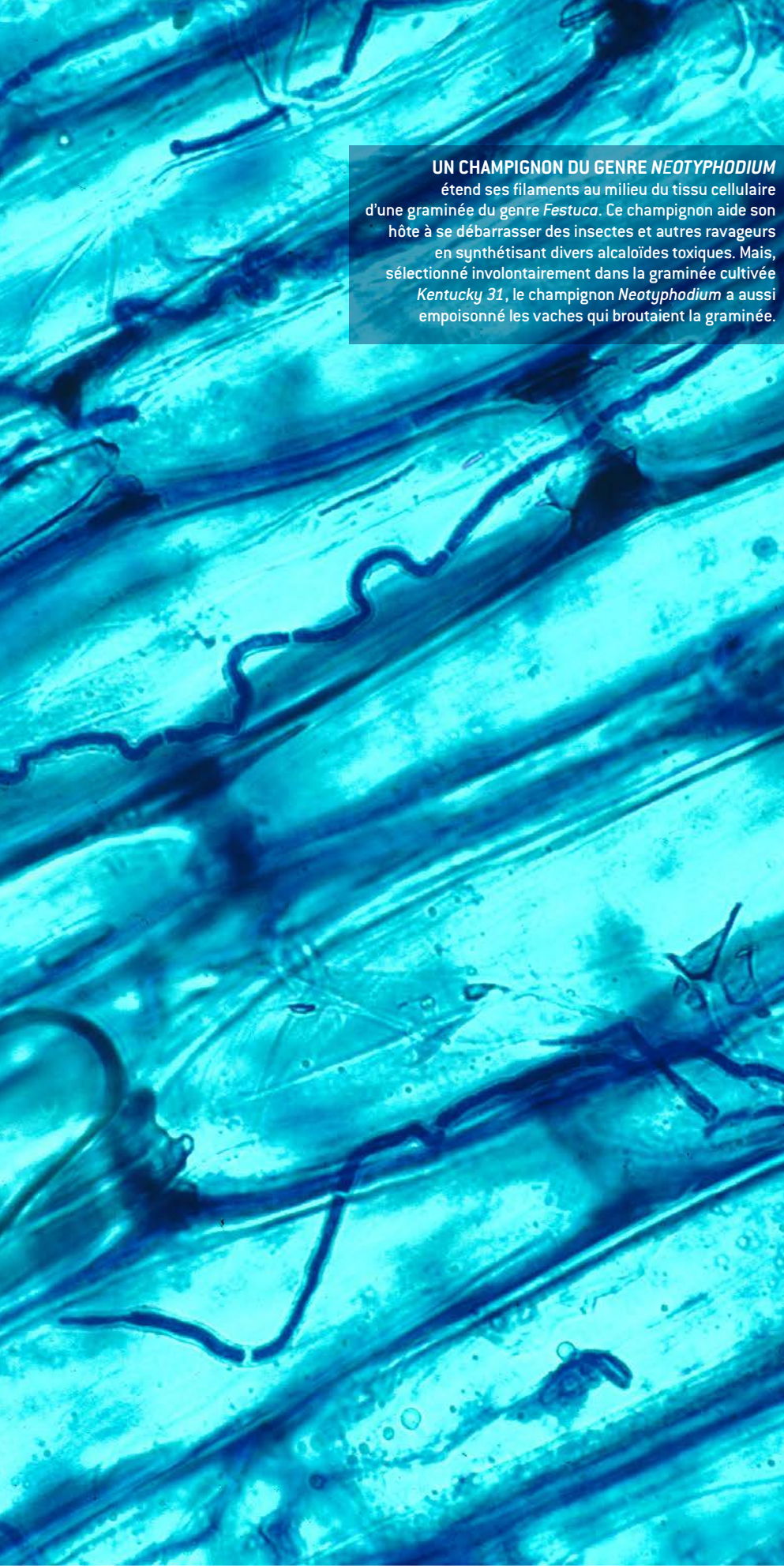
Les plantes et les animaux sont habités de microbes qui façonnent leurs traits : cela a conduit au concept d'holobionte (du grec *holo*, tout, et *bios*, vie), qui désigne l'unité biologique composée de l'hôte (plante ou animal) et de tous ses microorganismes. De plus en plus de biologistes substituent ce concept à la vision d'organismes isolés, car tous sont accompagnés. Comment se mettent en place les holobiontes ? En quoi cela modifie-t-il l'hôte ? Nous allons voir que la coexistence au sein de l'holobionte détermine l'évolution des partenaires.

L'holobionte cumule les propriétés de l'organisme hôte et de ses passagers, dont il assemble tous les génomes. Cela a conduit à la notion d'hologénome, qui

L'ESSENTIEL

- L'holobionte désigne l'ensemble constitué par un organisme et les microorganismes qu'il héberge.
- Ces microorganismes, dont certains sont hérités de génération en génération, jouent un rôle essentiel dans la biologie d'un animal ou d'une plante.
- L'holobionte constitue un écosystème complexe qui façonne à la fois l'hôte et ses microorganismes.



A detailed microscopic image showing plant tissue with various cellular structures. Dark, wavy, thread-like structures, likely fungal hyphae of *Neotyphodium*, are visible extending through the lighter-colored plant cells. The image is stained, giving it a blue and white appearance.

UN CHAMPIGNON DU GENRE *NEOTYPHODIUM*
étend ses filaments au milieu du tissu cellulaire d'une graminée du genre *Festuca*. Ce champignon aide son hôte à se débarrasser des insectes et autres ravageurs en synthétisant divers alcaloïdes toxiques. Mais, sélectionné involontairement dans la graminée cultivée *Kentucky 31*, le champignon *Neotyphodium* a aussi empoisonné les vaches qui broutaient la graminée.

étend le génome de l'organisme en lui adjoignant ceux de ses microbes.

En fait, l'holobionte est un peu comme un train très fréquenté : d'abord, il est très peuplé, car chaque organisme abrite de nombreux microbes. Ensuite, certains passagers sont des abonnés, d'autres le prennent juste une fois. En effet certains microbes, comme *Neotyphodium*, sont héréditaires, passagers de toujours qui persistent de génération en génération sans quitter l'hôte. Loin d'être les plus fréquents, ils sont souvent étroitement intégrés dans les fonctions de l'holobionte, si bien qu'on les a parfois repérés tardivement, comme chez *Kentucky 31*.

Microbes hérités ou passagers

Un autre exemple est fourni par la respiration. À l'échelle cellulaire, ce processus est assuré par les mitochondries, des organites qui produisent l'énergie dont a besoin la cellule. Or la mitochondrie s'est révélée être une bactérie qui vit depuis des lustres dans nos cellules. Les premiers observateurs l'avaient supposé parce que les mitochondries se divisent en deux, comme des bactéries. L'élucidation de la biochimie de la respiration, au début du XX^e siècle, a montré les liens étroits de la mitochondrie avec le reste du métabolisme cellulaire, rejetant une origine bactérienne dans l'ombre. Après les années 1960, la découverte d'ADN et d'un génome bactérien réduit dans les mitochondries a finalement établi leur nature de bactérie. La respiration est ainsi une propriété holobiontique des cellules adjointes aux mitochondries qu'elles nourrissent...

Il en va de même pour la photosynthèse : les algues et les plantes l'assurent grâce aux plastides, les organites cellulaires qui contiennent la chlorophylle. Or ceux-ci ont également un petit génome bactérien, ce qui en fait des bactéries photosynthétiques (plus exactement des cyanobactéries).

Certaines propriétés cellulaires vitales sont donc celles de passagers montés à bord il y a fort longtemps ; ils y restent parce qu'ils sont héréditaires, grâce à leur présence dans les cellules reproductrices – spores ou ovules.

Partie héréditaire de l'holobionte, les passagers de toujours demeurent moins divers que les passagers d'un jour, qui embarquent à chaque génération. En effet,

www.ars.msa.org

à la germination ou à la naissance, une foule microbienne colonise l'organisme, en particulier là où il se nourrit: racine et intestin se ressemblent donc par la grande diversité microbienne recrutée à chaque génération. Le sol qui entoure la racine, enrichi en cellules mortes et en sécrétions, attire moult champignons et bactéries (100 à 1 000 millions par gramme de sol). La consommation de ressources minérales par la racine et les molécules émises créent des conditions particulières, qui filtrent une communauté spécifique à partir du sol.

De même, l'intestin abrite une communauté abondante: chez l'homme, avec plus d'un millier d'espèces de bactéries et de levures par individu (plus d'un kilogramme), il compte autant de bactéries que notre organisme comporte de cellules. Se nourrissant des aliments ingérés, la communauté intestinale est aussi filtrée à partir de l'environnement par des comportements alimentaires, les conditions particulières (absence d'oxygène, abondance d'enzymes) et le système immunitaire de l'hôte.

Faut-il préférer les passagers d'un jour ou ceux de toujours? Tout dépend du critère. Les microorganismes recrutés à chaque génération sont très variés, et cette variété peut adapter l'hôte à un milieu différent ou à une alimentation nouvelle. Notre flore digestive nous adapte ainsi à notre régime alimentaire: par exemple, les Asiatiques hébergent des bactéries qui oxydent une toxine du soja (la daidzéine, un perturbateur endocrinien naturel), les Japonais en ont qui digèrent les parois des cellules d'algues rouges, telles que le nori, caractéristiques de leur cuisine.

En termes d'assurance en revanche, un microbe hérité est fiable, alors qu'un microbe à recruter peut faire défaut. Qui essaye de semer des orchidées en milieu naturel échouera en beaucoup d'endroits, par manque des champignons du sol adéquats pour nourrir la jeune plantule.

Éviter les partenaires défavorables

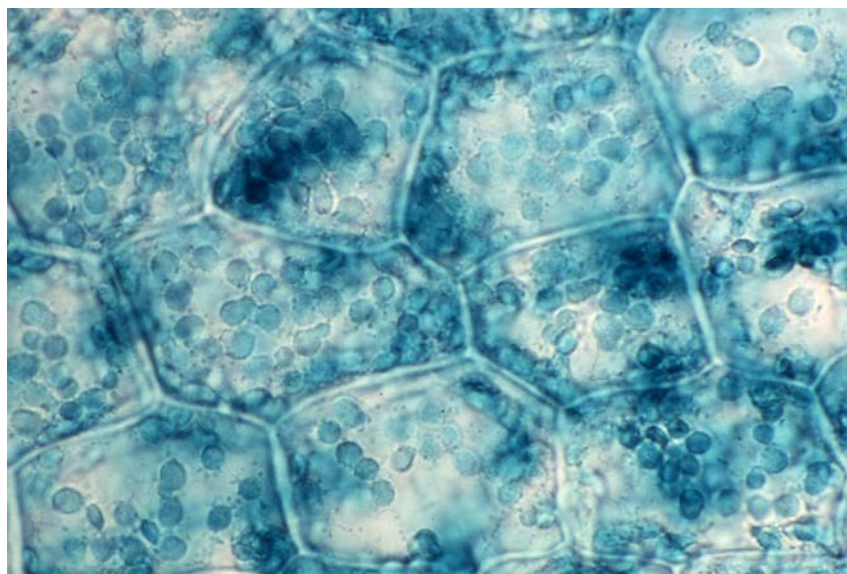
Ces deux types de transmission diffèrent enfin par un autre aspect, l'évitement des partenaires défavorables. Les partenaires hérités depuis longtemps tendent à être plus favorables à l'hôte: comme leur reproduction dépend de celle de l'hôte, ceux qui le favorisent sont naturellement sélectionnés. C'est ainsi qu'ont été sélectionnés les

■ L'AUTEUR



Marc-André SELOSSE, chercheur en biologie végétale, est professeur au Muséum national d'histoire naturelle, à Paris, et professeur invité aux universités de Gdansk, en Pologne, et de Viçosa, au Brésil.

LES CHLOROPLASTES sont des organites des cellules végétales. Grâce à la chlorophylle qu'ils contiennent, ils captent l'énergie lumineuse pour synthétiser des sucres à partir d'eau et du dioxyde de carbone atmosphérique. Les cellules végétales contiennent aussi des mitochondries qui, à partir des sucres produits par photosynthèse, synthétisent de l'ATP, le carburant de la cellule. Mitochondries et chloroplastes sont en fait des bactéries vestigiales, nourries par les cellules qu'elles aident à vivre.



© M.-A. Selosse/INRA

mitochondries, les plastides ou les champignons de *Kentucky 31*.

Du milieu, en revanche, il peut venir le meilleur comme le pire, parasite racinaire ou maladie intestinale. Des mécanismes de type « carotte et bâton » aident l'hôte.

Côté carotte, les microbes favorables sont activement attirés. La racine végétale émet par exemple des strigolactones, reconnues par des champignons favorables du sol: ils colonisent la racine de 90 % des plantes en formant un organe mixte, la « mycorhize ». Là, ils échangent des sucres contre des sels minéraux collectés dans le sol. Les racines des légumineuses émettent des flavonoïdes qui attirent les rhizobiums, des bactéries du sol, lesquels colonisent des nodosités des racines où ils transforment l'azote atmosphérique en ressources azotées pour la plante. Cet apport fait des légumineuses des « engrais verts », même si leur apport azoté est en fait... holobiontique.

Chez l'homme, le lait maternel favorise la colonisation de l'intestin du nourrisson par des bactéries, qui aident à la digestion et protègent des agents des diarrhées. Le lait humain contient en effet des sucres complexes qui sont, par leur concentration (15 grammes par litre), le troisième constituant du lait, derrière le lactose et les lipides, mais devant les protéines. Comme l'enfant ne les digère pas, on les a omis des laits maternisés. Dommage, car ils sont digestes pour des bactéries favorables, telles certaines bifidobactéries qui se sont spécialisées dans leur utilisation.

Côté bâton, des réactions immunitaires rejettent les pathogènes qui lésent les tissus, et des mécanismes trient les meilleurs

partenaires. Par exemple, sur les racines, tous les champignons capables de former des mycorhizes ne sont pas favorables au même degré à la plante, qui risque donc de nourrir des partenaires inutiles. Après que la plante a formé diverses mycorhizes, elle alimente sélectivement les champignons qui lui apportent le plus de phosphore et d'azote, et moins ceux qui se révèlent inutiles. Ainsi, une longue coévolution avec les microorganismes a façonné, chez les animaux et les plantes, des mécanismes qui optimisent le partenariat.

Alimentation, immunité, développement...

Partenaires de toujours et d'un jour ont fini par occuper des rôles bien définis dans l'holobionte. Ces dernières décennies, des plantes cultivées en sol stérile et des rongeurs élevés en bulle sans microbes (on les dit axéniques) ont permis de révéler *a contrario* des rôles variés, là encore comparables dans l'intestin et sur la racine.

L'alimentation est affaire d'holobionte. Autour de la racine, les champignons mycorhiziens rabattent des sels minéraux du sol, des bactéries solubilisent le fer ou le phosphate ou, comme les rhizobiums, mobilisent l'azote atmosphérique. Aussi, beaucoup de plantes, tels les pins, poussent très mal en sol stérile. Dans l'intestin, les bactéries aident à la digestion par leurs enzymes; elles fabriquent des vitamines (K et B12) et diverses molécules essentielles: privées de bactéries, les souris axéniques requièrent, à croissance égale, une nourriture plus abondante.

Les microorganismes protègent l'holobionte, qui est leur gîte et leur garde-manger. Ils tiennent les pathogènes à distance en les concurrençant localement, et au prix d'une guerre d'antibiotiques qui fait rage dans l'intestin ou autour de la racine. Mais leur effet protecteur passe aussi par l'hôte. Ainsi, les souris axéniques ont un système immunitaire moins développé (moins de lymphocytes, expression atténuée des gènes du système immunitaire), tant au niveau de l'intestin que dans le reste de l'organisme. De même, des plantes dépourvues de microbes racinaires réagissent moins vite et moins intensément aux attaques parasitaires, et subissent des dégâts accrus.

Les microorganismes interviennent en outre dans le développement de l'hôte. En colonisant ce dernier, ils induisent une maturation de son système immunitaire – non pas

seulement une réaction immunitaire, mais une capacité à mieux réagir qui ne serait pas acquise sans eux. L'immunité n'est pas seulement activée, elle est reprogrammée: certains de ses composants sont réprimés, tels que des lymphocytes activateurs de l'inflammation, les *natural killers*, chez les souris. L'explosion actuelle des allergies, situations où le système immunitaire réagit de façon disproportionnée, résulterait d'une vie occidentale trop aseptisée, où la diversité microbienne arrive trop tard dans le développement pour jouer ce rôle de maturation. De fait, les allergies sont moins fréquentes à la campagne, et peuvent être prévenues par des apports de bactéries ciblées dans l'alimentation infantile.

Enfin, les souris axéniques présentent des altérations comportementales: activité accrue, timidité et anxiété réduite, mauvaise mémorisation... Leur système nerveux révèle des différences avec celui des souris holobiontiques, notamment dans le fonctionnement des synapses ou dans l'expression de gènes majeurs. Ces traits reviennent à la normale après colonisation microbienne, mais uniquement dans le jeune âge, donc tant que le développement est en cours.

La présence bactérienne induit donc aussi, d'une façon encore inconnue, le développement correct du système nerveux. Ce dernier entretient un dialogue complexe avec les microorganismes, qui persiste chez l'adulte, dont le comportement peut être affecté par les bactéries. Par exemple, des bactéries altèrent l'humeur chez les rongeurs et chez l'homme. Les *Campylobacter* favoriseraient des états dépressifs; les lactobacilles et les bifidobactéries réduisent la dépression et le stress: elles miment partiellement l'effet d'anxiolytiques sur le comportement mais aussi, chez l'homme, sur l'activité cérébrale!

Un jour peut-être, des bactéries choisies nous soigneront. En attendant, on s'étonne d'autant d'intrusions dans des fonctions que nous imaginions (à tort) autonomes.

Les microbes s'insinuent jusque dans la reproduction. Quand on stérilise une fleur de sureau (une espèce odorante, utilisée dans des boissons parfumées), elle cesse de synthétiser certains composés attirant les pollinisateurs, et produit trois fois moins de terpènes volatils. Chez les animaux, des interférences microbiennes jouent même avec le choix du partenaire sexuel. Ainsi, quand on mélange des drophiles nourries de mélasse à d'autres nourries d'amidon, les accouplements



LES RACINES DES PLANTES sont souvent des mycorhizes, c'est-à-dire un complexe formé par les racines et par des filaments de champignon, les hyphes (*ci-dessus*, les hyphes noires ayant colonisé une racine de hêtre). Les mycorhizes relient la racine à un réseau qui trouve dans le sol voisin des nutriments; de plus, les hyphes forment, en couvrant la racine, un manchon qui la protège des agressions du sol.

ne se font qu'entre individus ayant reçu la même nourriture. Or, après traitement antibiotique, cette préférence disparaît. Mais elle réapparaît lorsqu'on recontamine ces animaux avec des excréments : l'origine de ceux-ci détermine alors le choix sexuel. L'explication est simple : des lactobacilles

La notion d'holobionte actualise la notion d'organisme, mais dissimule l'importance des interactions, qui brouillent les frontières

favorisées par la consommation d'amidon modifient les phéromones sexuelles qui attirent le partenaire.

Pourquoi ces intrusions de microorganismes dans des processus qui pourraient être autonomes ? Avec des collègues, nous avons proposé deux idées simples expliquant cette évolution vers la dépendance. La première est que les microbes peuvent apporter à l'hôte une innovation évolutive qui lui est favorable, par exemple un nouveau parfum floral. La seconde idée est que s'il se trouve des microorganismes réalisant l'une des fonctions de l'hôte, par exemple la synthèse d'une vitamine, ils peuvent s'y substituer au cours de l'évolution.

De tels événements sont sans doute rares, mais des millions d'années de coévolution en ont multiplié la probabilité. De surcroît, quand des fonctions sont perdues chez un partenaire, les mutations qui les restaureraient sont peu probables. Cette dérive vers la dépendance fonde la pertinence du concept d'holobionte. Elle a d'ailleurs des effets symétriques pour les microbes, et fait des fonctions réalisées dans l'holobionte d'authentiques produits de coévolution.

La leçon est terrible pour ceux qui ne voulaient enseigner l'écologie que sur le tard, parce qu'elle exigerait d'abord de maîtriser la physiologie, le développement, la reproduction... bref, de connaître la biologie des organismes. Or voilà que les interactions des microbes entre eux et avec l'hôte dessinent la biologie des organismes, qui apparaît donc comme un écosystème complexe. Comme la poule et l'œuf, les disciplines que sont la biologie et l'écologie se sous-tendent donc mutuellement. L'enseignement de l'écologie doit donc se faire assez tôt dans la formation des biologistes.

Terminons par les limites de l'holobionte. Concept moderne et en vogue, il

traîne déjà un parfum désuet. En effet, les interactions, en particulier microbiennes, nient la pertinence d'une vision autonome de l'organisme. Certes, l'holobionte fait survivre l'organisme en une unité élargie. Mais dans un monde d'interactions, y a-t-il encore vraiment des « unités » ? Considérons un instant une interaction qui occupe mon équipe de recherche.

Les champignons mycorhiziens colonisent les racines de plusieurs plantes, parfois d'espèces différentes. De même, chaque plante s'associe à différents champignons, de dizaines d'espèces. Les mycorhizes créent donc un réseau de plantes connectées par des champignons, et vice-versa. Or certaines plantes se nourrissent de ce réseau : leurs champignons leur fournissent des sucres qu'ils ont acquis sur les plantes voisines. Des espèces de la famille des orchidées et des bruyères ont parfois perdu la chlorophylle, et sont entièrement nourries par le réseau. D'autres, en revanche, sont encore vertes et nourries par la photosynthèse et par le réseau. Bien plus, ce réseau peut transmettre des signaux : quand une plante est attaquée par un parasite, les plantes connectées au même réseau mycorhizien réagissent à cette attaque, par exemple en fabriquant des tannins qui les prémunissent.

Des réseaux encore plus vastes

Dans cet exemple, où délimiter des unités ? Où s'arrête l'holobionte ? Qui plus est, il existe d'autres réseaux d'interaction : les insectes pollinisateurs interagissent avec plusieurs plantes qui, chacune, interagissent avec plusieurs insectes, nos propres pathogènes interagissent chacun avec plusieurs hôtes, qui subissent chacun plusieurs microbes...

La notion d'holobionte actualise la notion d'organisme, mais dissimule l'importance des interactions elles-mêmes. La science moderne a transposé une philosophie occidentale fondée sur l'individu en une biologie fondée sur l'organisme. Une vraie rupture donnerait aux interactions la place centrale. Une toile d'araignée n'est pas un ensemble de points, mais surtout les fils les reliant. De façon semblable, le vivant est fait d'organismes et surtout de liens entre eux. La notion d'organisme, en deux siècles de recherches, a donné ce qu'elle pouvait en termes de compréhension et de connaissance. Place désormais aux interactions ! ■

■ BIBLIOGRAPHIE

F. Thomas *et al.*, *Biologie évolutive* [2^e édition], De Boeck, 2016.

S. R. Bordenstein et K. R. Theis, *Host biology in light of the microbiome : Ten principles of holobionts and hologenomes*, *PLoS Biology*, vol. 13(8), e1002226, 2015.

M.-A. Selosse *et al.*, *Microbial priming of plant and animal immunity : symbionts as developmental signals*, *Trends in Microbiology*, vol. 22, pp. 607-613, 2014.

M.-A. Selosse, *La symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*, Vuibert, Paris, 2000.

R. Diaz Heijtz *et al.*, *Normal gut microbiota modulates brain development and behavior*, *PNAS*, vol. 108, pp. 3047-3052, 2011.



Plus de
24%
de réduction

Abonnez-vous à

POUR LA SCIENCE

OFFRE DÉCOUVERTE
12 n^{os} par an
4,90€
PAR MOIS
SEULEMENT

BULLETIN D'ABONNEMENT

À renvoyer accompagné de votre règlement à : Pour la Science - Service abonnements - 19 rue de l'Industrie - BP 90 053 - 67 402 Illkirch cedex

PAS469

☒ **OUI**, je m'abonne à **Pour la Science** formule Découverte.
Je règle par prélèvement automatique de 4,90€ par mois et
je complète l'autorisation ci-contre. **J'économise 24% par mois.**
(IPV4E90)

MES COORDONNÉES

Nom : _____

Prénom : _____

Adresse : _____

Code postal _____

Ville : _____

Tél. Pour le suivi client (facultatif) : _____

E-mail obligatoire : _____

@ _____

J'accepte de recevoir les informations de *Pour la Science* ☐ OUI ☐ NON
et de ses partenaires ☐ OUI ☐ NON

Délai de livraison: dans le mois suivant l'enregistrement de votre règlement. Offre réservée aux nouveaux abonnés, valable jusqu'au 30/11/2016 en France métropolitaine uniquement. Pour un abonnement à l'étranger, merci de consulter notre site www.pourlascience.fr. Conformément à la loi "Informatique et libertés" du 6 janvier 1978, vous disposez d'un droit d'accès et de rectification aux données vous concernant en adressant un courrier à *Pour la Science*. Votre abonnement en prélèvement est reconduit automatiquement et peut être interrompu par simple lettre.

MANDAT DE PRÉLÈVEMENT SEPA En signant ce mandat SEPA, j'autorise Pour la Science à transmettre des instructions à ma banque pour le prélèvement de mon abonnement dès réception de mon bulletin. Je bénéficie d'un droit de rétractation dans la limite de 8 semaines suivant le premier prélèvement. Plus d'informations auprès de mon établissement bancaire.

TYPE DE PAIEMENT : PAIEMENT RÉCURRENT

Titulaire du compte

Nom : _____

Adresse : _____

Code postal _____ Ville : _____

Désignation du compte à débiter

BIC (Identification internationale de la banque) _____

IBAN _____
(Numéro d'identification international du compte bancaire)

Établissement teneur du compte

Nom : _____

Adresse : _____

Code postal _____ Ville : _____

Date et signature

Organisme Créancier

Pour la Science - 8 rue Férou - 75006 Paris

N° ICS FR92ZZZ426900

N° de référence unique de mandat (RUM)

Joindre un RIB

Partie réservée au service abonnement. Ne rien inscrire