

Jean-Charles Peltier et Thomas Seebeck, permet de convertir un flux de chaleur en différence de potentiel électrique ou, inversement, d'utiliser un courant électrique pour déplacer de la chaleur et, par exemple, refroidir. Actuellement, environ 40% de l'énergie produite par l'humanité est perdue sous forme de chaleur. L'utilisation de l'effet thermoélectrique pour convertir en électricité utile une partie, même infime, de cette chaleur perdue est donc particulièrement pertinente au regard des enjeux énergétiques actuels.

Malgré leur intérêt évident, le déploiement massif des technologies thermoélectriques a longtemps été freiné par la faible efficacité de conversion des matériaux thermoélectriques (dont le plus courant est le tellurure de bismuth, Bi_2Te_3), donc par des rendements trop faibles. Or la conduction thermique est un élément clé de cette efficacité. Par exemple, dans le dispositif thermoélectrique le plus répandu, le refroidisseur thermoélectrique ou « module Peltier » qui fait notamment fonctionner les réfrigérateurs silencieux des chambres d'hôtel, c'est une faible conduction thermique qui rend l'extraction de chaleur plus efficace : la basse conduction thermique du matériau empêche que la chaleur prélevée grâce au courant électrique revienne vers la partie refroidie du dispositif.

Depuis une vingtaine d'années, l'efficacité de la conversion thermoélectrique augmente sans cesse grâce à une meilleure compréhension du transport thermique aux petites échelles. Ainsi, une équipe réunie autour de Mercouri Kanatzidis, de l'université Northwestern, dans l'Illinois, a montré en 2012 que l'on pouvait doubler l'efficacité de la conversion en utilisant des matériaux semi-conducteurs dopés dont on abaisse la conductivité thermique par l'introduction de désordre à plusieurs échelles : celle du nanomètre grâce à un désordre d'alliage (des atomes du dopant remplacent ceux du semi-conducteur en divers sites du réseau cristallin, au hasard), l'échelle de la dizaine de nanomètres via l'introduction d'inclusions métalliques et l'échelle du micromètre grâce à la texturation des joints de grains (en modulant les traitements appliqués au matériau lors de son élaboration, on joue sur la concentration d'atomes dopants qui s'accumulent aux frontières entre microcristaux).

Le désordre au sein du matériau est ainsi poussé à l'extrême, ce qui perturbe fortement la propagation des phonons à l'échelle locale. Bien que ces conditions ne permettent pas de définir localement une conductivité thermique au sens de la loi de Fourier, cette dernière redevient valable à échelle plus grande, celle des dispositifs thermoélectriques.

Grâce à des matériaux thermoélectriques plus efficaces, plusieurs innovations intéressantes deviennent envisageables : par exemple

la récupération d'énergie dans les gaz d'échappement des moteurs thermiques, ou le développement de capteurs complètement autonomes, qui fonctionnent sans pile et sans fil, leurs besoins en énergie électrique étant assurés grâce aux flux de chaleur présents dans l'environnement. De tels capteurs sont aujourd'hui

On envisage des capteurs autonomes, qui puisent leur énergie dans les flux de chaleur ambiants

développés par exemple par Moiz, une jeune entreprise issue des travaux du CNRS.

Ce que l'on vient de décrire pour la thermoélectricité illustre un principe général qui guide aujourd'hui les chercheurs pour faire de la nano-ingénierie thermique innovante : en structurant des matériaux à l'échelle du nanomètre, on modifie à volonté leurs propriétés de transport des phonons et l'on obtient ainsi des fonctionnalités nouvelles, par exemple une conductivité thermique très faible, de la rectification de chaleur (avec des diodes thermiques, dispositifs qui ne laissent la chaleur se propager que dans un sens) ou encore de la concentration artificielle de chaleur. Les physiciens ont pu démontrer ces effets de confinement thermique sur des systèmes tels que les super-réseaux (empilements périodiques de couches minces de différents matériaux cristallins), les nanofils, des membranes ou même des matériaux massifs, mais structurés à très petite échelle.

Les recherches en nano-ingénierie thermique sont concentrées autour de quelques grandes équipes aux États-Unis (au MIT, à Berkeley...) et, en Europe, autour de consortiums impliquant plusieurs dizaines de laboratoires, à l'instar du groupement de recherche européen « Thermal nanosciences and nanoengineering » impulsé par Sebastian Volz, physicien au CNRS. Ces efforts, on l'a vu, sont à la clé de nombreuses applications mettant en œuvre l'isolation thermique, la conversion de la chaleur en électricité, son évacuation, son guidage... Certains chercheurs envisagent même d'utiliser la chaleur pour véhiculer de l'information. De la loi de Fourier à l'informatique du futur, que de chemin parcouru ! ■

BIBLIOGRAPHIE

S. Volz et al., **Nanophononics : state of the art and perspectives**, *European Physical Journal B*, vol. 89, article 15, 2016.

D. G. Cahill et al., **Nanoscale thermal transport. II. 2003–2012**, *Applied Physics Reviews*, vol. 1, article 011305, 2014.

B. Jusserand et B. Perrin, **La nanophononique : un outil pour l'acoustique térahertz**, *Images de la physique*, CNRS, 2009 (<https://bit.ly/2EbL7Ip>).

T. N. Narasimhan, **Fourier's heat conduction equation**, *Reviews of Geophysics*, vol. 37, pp. 151–172, 1999.

Groupement de recherche européen « Thermal Nanosciences & Nanoengineering » : www.thermalnano.eu

Ces amanites tue-mouches et des espèces voisines font pousser dans les sous-bois des organes producteurs de spores. Ce sont des champignons ectomycorhiziens qui vivent en symbiose avec des plantes.



Mycorhize, la symbiose qui a fait la vie terrestre

L'ESSENTIEL

> Depuis plus de 400 millions d'années, les plantes et les champignons se rendent des services mutuels cruciaux.

> 5 % des espèces de plantes s'associent à des champignons ectomycorhiziens, qui entourent leurs racines d'un manchon.

> 80 % des espèces de plantes s'associent à des champignons

gloméromycètes, qui entrent dans les cellules racinaires et y forment des arbuscules.

> Les gloméromycètes ont rendu possible la sortie des eaux des algues, il y a environ 450 millions d'années, en les aidant à exploiter le sol.

> L'agriculture remplace par des engrais les apports habituels des champignons.

L'AUTEUR



MARC-ANDRÉ SELOSSE
mycologue et botaniste,
professeur au Muséum
national d'histoire
naturelle, à Paris

Sans les champignons, les plantes que nous connaissons n'existeraient pas ! Des champignons aident les plantes en les nourrissant et en les protégeant, en échange de produits de leur photosynthèse. Cette symbiose plante-champignon est à l'origine des écosystèmes terrestres actuels.

Au temps des colonies, les Européens ont tenté de faire pousser en Amérique du Sud et en Afrique des pins pour en faire des mâts de bateaux. Mais les semis échouaient : les plantules végétaient puis mouraient, ou survivaient sans croître... Vigoureux dans l'hémisphère Nord, les pins semblaient incapables de se nourrir sous les tropiques. Puis on découvrit qu'importer du sol européen restaurait la croissance normale des jeunes arbres : sans le savoir, on venait d'introduire les champignons européens sous les tropiques !

La survie de la plupart des plantes dépend en effet des champignons, au point que les pins, accompagnés de leurs champignons, sont devenus aujourd'hui envahissants sous les tropiques. Cette association à bénéfices mutuels entre végétaux et champignons est ancienne : elle date de plus de 400 millions d'années. Très actives, les recherches génétiques et paléontologiques permettent désormais de retracer l'évolution de cette symbiose.

Tout a commencé au Précambrien (avant 541 millions d'années) dans de minces communautés de microbes vivant à la surface des roches. Au sein de ces biofilms attestés par des microfossiles, certaines microalgues et bactéries étaient photosynthétiques tandis que d'autres se nourrissaient des premières. Ces biofilms se développaient à l'interface de l'air et du sol, et

accédaient d'un côté aux ressources minérales et de l'autre aux gaz et à la lumière. La biomasse ainsi formée restait toutefois très limitée.

Puis, à l'Ordovicien (485 à 443 millions d'années), de grandes algues sont sorties des eaux. Submergée, une algue trouve dans l'eau à la fois la lumière, les gaz (notamment le dioxyde de carbone, ou CO_2) et les sels minéraux (nitrate, phosphate, etc.) nécessaires à son alimentation. Elle n'a donc pas de racines, même si elle peut s'accrocher à un rocher. En revanche, survivre à terre signifie s'adapter à un milieu où les ressources sont compartimentées : les gaz et la lumière sont dans l'air ; l'eau et les minéraux sont dans le sol et, de surcroît, le plus souvent peu abondants.

On sait que les algues qui ont réussi cette adaptation sont sorties des eaux douces, car leurs plus proches parents actuels – les characées (une famille d'algues vertes) ou les spirogyres (des algues vertes filamenteuses) – y vivent toujours. Pour donner un âge à cette adaptation, l'équipe de Philip Donoghue, de l'université de Bristol, en Grande-Bretagne, a compté en 2018 les mutations accumulées au cours du temps dans ces différentes lignées, depuis leur ancêtre commun. Cette méthode, dite de l'horloge moléculaire, a daté la divergence entre les algues et les plantes terrestres à quelque 500 millions d'années.

Une fois à terre, les premières plantes ont produit bien plus de biomasse en exploitant les

> ressources du sol. Comment y sont-elles parvenues? Grâce à une association avec des champignons... Les fossiles correspondant à l'arrivée des tout premiers végétaux sur terre manquent malheureusement pour s'en rendre compte: les plus anciens connus consistent seulement en quelques cellules reproductrices vieilles de quelque 470 millions d'années: des spores.

Les plus anciennes plantes fossiles conservées ne datent que du Dévonien (419 à 359 millions d'années). Elles ont été découvertes à Rhynie, en Écosse. Là, quelque 400 millions d'années avant le charmant village écossais d'aujourd'hui, la précipitation rapide d'eaux hydrothermales chargées en silice, jaillissant des flancs d'un volcan, les a pétrifiées vivantes. Ensuite, miracle de conservation, elles n'ont été ni déformées ni altérées, si bien que nous pouvons en observer les organes figés. Pas de racines à l'époque, mais juste des tiges rampantes, dont les tissus périphériques abritent des filaments de champignon – des hyphes – qui pénètrent dans certaines cellules en se ramifiant (voir les figures ci-contre). La forme arrondie de ces cellules indique qu'elles étaient vivantes lors de la fossilisation. Ainsi, déjà à cette époque, des champignons du sol colonisaient les tissus des végétaux. On considère qu'ils apportaient de l'eau et des sels minéraux, exactement comme le font ceux d'aujourd'hui. Les végétaux sont devenus terrestres grâce à une symbiose avec les champignons.

L'UNE DES PLUS ANCIENNES PLANTES TERRESTRES

Une reconstitution d'*Aglaophyton major*, plante fossile vieille de quelque 400 millions d'années découverte à Rhynie, en Écosse, qui était dépourvue de feuilles et racines. Ses tiges rampantes abritaient des filaments de champignon. Sa forme a été restituée par des chercheurs de l'université d'Aberdeen.



Les plantes fossiles de Rhynie accueillait déjà de telles interfaces champignon-plante.

Les champignons exploitent aussi le sol pour la plante. Comment? En 2017, deux consortiums de chercheurs, l'un chinois, l'autre anglais, ont montré qu'en échange des ressources minérales issues du sol (eau, azote, phosphore et potassium), la plante fournit des sucres, mais aussi des acides gras. La forme filamenteuse des champignons les rend capables de se faufiler entre les obstacles pour un coût très limité: pour une même longueur, un filament de champignon représente en effet 100 fois moins de biomasse qu'une racine fine. Ces filaments, les hyphes, explorent le sol sur de grandes distances, multipliant le volume de sol exploité et prélevant les minéraux peu mobiles tels que le phosphate. Cette sous-traitance réduit drastiquement le coût biologique de l'extraction des ressources minérales pour les plantes, tandis qu'elle libère le champignon de la tâche de se procurer des sucres (voir l'encadré page 70).

Toutefois, l'alliance champignon-plante n'est pas seulement nutritionnelle: les partenaires se protègent aussi mutuellement. Ainsi, les plantes accueillent les réserves de certains glomérormycètes: ces champignons stockent des lipides au sein des racines, à l'intérieur de vésicules formées par le renflement d'un filament. À l'inverse, les plantes privées de champignons sont plus sensibles aux parasites et cela ne s'explique pas seulement par une alimentation réduite, mais par le fait que les champignons protègent activement la plante (et par-là leurs propres ressources) en produisant des toxines et des antibiotiques. Ils forment aussi un écran

SOUS-TRAITANTS DES PLANTES

Avec quels champignons? Très diverse, l'interaction plante-champignon concerne de nos jours 90% des plantes. Les racines colonisées par les champignons forment un organe mixte que l'on nomme la «mycorhize», du grec ancien *myco*, pour champignon, et *rhize*, pour racine. Le plus ancien type de mycorhize est formé par les champignons glomérormycètes (de *glomero*, pelote, et *myc*, champignon). Ce sont probablement déjà eux qui s'associaient avec les plantes de Rhynie. Pour autant, les travaux récents de Christine Strullu-Derrien, actuellement dans mon équipe au Muséum, suggèrent qu'un groupe voisin des glomérormycètes (les mucorormycètes, qui colonisent certaines plantes actuelles) a peut-être été aussi de la partie. Quoi qu'il en soit, le fait que plus de 80% des plantes actuelles soient associées aux glomérormycètes est un indice de l'ancienneté de cette symbiose. Et les partenaires des glomérormycètes sont divers, depuis les hépatiques, de petites plantes prostrées, aux plantes à fleurs en passant par les fougères.

Les glomérormycètes colonisent les racines en formant dans les cellules ces petites structures arborescentes que l'on nomme des arbuscules intracellulaires (voir la figure page 72).



Les hyphes sont de fines structures filamenteuses qui constituent l'appareil végétatif d'un champignon. Page de gauche: les hyphes d'un champignon gloméromycète en association mycorhizienne avec une plante sortent d'une racine autour de laquelle elles produisent une sorte de duvet ; ces hyphes forment aussi des spores rondes. Ci-dessus: les hyphes du champignon ectomycorhizien *Scleroderma bermudense* ont entièrement recouvert une racine très ramifiée d'un pin de Chine.

en occupant l'espace autour des racines. En outre – et surtout! – les champignons améliorent la réactivité du système immunitaire des plantes. En 2005, Maria Pozo, de l'université de Grenade, en Espagne, a montré que les organes de la plante mycorhizée perçoivent mieux les signaux d'alerte, notamment le jasmonate, une hormone végétale émise par les tissus lésés. Plus rapides et plus intenses en présence de champignons, les défenses mènent plus souvent au rejet des pathogènes. Cet effet se manifeste dans tout l'organisme, puisque les plantes mycorhizées se défendent mieux contre les herbivores ou les parasites fongiques des feuilles, pourtant éloignées des racines.

Progressivement, la symbiose des plantes avec les gloméromycètes a permis la diversification d'une flore semblable à celle que nous connaissons. À partir du Dévonien, des lycopes, des prêles et des fougères abondent et formeront les épaisses couches de charbon du Carbonifère (299 à 359 millions d'années). Dans les années 2000, Michael Krings, de l'université de Munich, a montré à partir de fossiles contenus dans les charbons que les plantes du Carbonifère, étaient associées aux ancêtres des gloméromycètes d'aujourd'hui. Un fait autrefois sous-évalué, car les mycologues ne regardent guère les fossiles... pas plus que, d'ailleurs, les paléontologues n'y cherchent de champignons.

L'approvisionnement des plantes en ressources minérales du sol grâce à la symbiose fut bientôt facilité par l'apparition d'axes souterrains: les racines, qui s'aventurent dans le sol et multiplient les surfaces d'échange avec les champignons. Apparue il y a 360 millions

d'années au plus, la racine n'a pas pour seule fonction d'ancrer les végétaux dans le sol: elle optimise l'accueil des champignons en formant d'authentiques mycorhizes. Sans doute s'est-elle imposée pour cette raison.

Une autre conséquence essentielle de la symbiose champignon-plante est que la matière organique accumulée par la photosynthèse des plantes terrestres a amplifié l'accumulation d'oxygène dans l'atmosphère. Cela a ouvert la possibilité d'incendies, puisque ceux-ci ne se maintiennent que si la proportion d'oxygène dans l'atmosphère dépasse 16% (elle est actuellement d'environ 21%). Avant que ce seuil n'ait été atteint, les premiers incendies s'éteignaient faute d'oxygène. Le feu a joué depuis un rôle majeur dans les écosystèmes, ce qui est toujours le cas de nos jours.

Mieux nourris par les plantes, les champignons ont accru leur capacité à altérer les roches. Les débris altérés ont été retenus par les racines et les filaments des champignons, en même temps que les débris organiques issus des plantes. C'est ainsi qu'est apparue une autre des grandes œuvres de la symbiose plante-champignon: un vrai sol, ce mélange de roches altérées et de débris végétaux qui n'était guère formé ni retenu sous les biofilms du Précambrien.

La structuration des écosystèmes terrestres a eu une conséquence climatique majeure: la chute de la concentration atmosphérique de dioxyde de carbone. Sous l'attaque intense des champignons, les roches libéraient des quantités

Autre grande œuvre de cette symbiose: le sol, support de la vie terrestre

accrues de minéraux, entraînés par le ruissellement jusque dans l'océan. Parmi eux, le calcium et le magnésium s'y combinent avec l'ion carbonate (CO_3^{2-}), dont la concentration océanique est en équilibre avec la concentration atmosphérique du CO_2 . La sédimentation calcaire accrue a piégé massivement le CO_2 et, ajoutée à la photosynthèse terrestre, a contribué à appauvrir l'atmosphère en CO_2 , ce qui a réduit l'effet de serre. Les modèles échafaudés dans les années 2010 par Timothy Lenton, de l'université >

LA MYCORHIZE D'UNE PLANTE À FLEURS

Les plantes mycorhizées ajustent mieux l'ouverture des pores de la feuille – les stomates –, ce qui réduit les pertes en eau et assure une meilleure régulation en fonction des ressources disponibles.

L'association mycorhizienne améliore la vitesse et l'intensité de la réponse aux herbivores et aux parasites.

La mycorhize est l'association de la racine et de champignons qui la colonisent.

Dans les plantes bénéficiant de l'aide de champignons, les teneurs en azote, en phosphore et en potassium sont plus élevées et la croissance est accrue.

L'association mycorhizienne entraîne une régulation de l'expression des gènes dans les fruits. Cela modifie la qualité des fruits et des graines, dont la quantité est augmentée.

Lorsque la multiplication végétative existe, les champignons modulent son intensité; de plus, les plantules issues de graines ou de multiplication végétative germant à côté de la plante mère se connectent à des champignons déjà nourris par celle-ci.

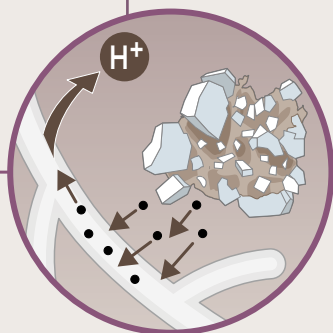
Le champignon démultiplie le volume de sol exploré et, dans le cas des glomérormycètes, y produit des spores qui, avec les hyphes, infecteront d'autres racines.

Spores

Ce dessin représente une plante qui, comme 80 % des végétaux, vit en symbiose avec des glomérormycètes, champignons dont les filaments – les hyphes – sont capables d'exploiter les minéraux du sol. D'autres végétaux, les pins par exemple, s'associent à des communautés de champignons ectomycorhiziens, qui sont non seulement capables de prélever les minéraux du sol, mais aussi de profiter des restes organiques qui s'y trouvent. La racine colonisée par les champignons forme la mycorhize, organe mixte nourricier à la fois pour la plante et le champignon. Dans le cas des glomérormycètes, les échanges se produisent sur des structures constituées par les hyphes du champignon au sein des cellules racinaires : les arbuscules. Au niveau de la surface des arbuscules, les champignons reçoivent des sucres et la plante obtient en retour l'eau et les sels minéraux que le champignon puise loin dans le sol grâce à ses hyphes. Dans le cas des champignons ectomycorhiziens, les échanges se font à la surface de la racine, que les champignons entourent d'un manchon.

L'association mycorhizienne favorise la floraison et la production de nectar, et ainsi une meilleure reproduction sexuée.

Le champignon dissout les minéraux du sol en l'acidifiant localement et se procure ainsi du phosphore et du potassium ; ce mécanisme est encore plus actif dans le cas des champignons ectomycorhiziens.



Grâce à des enzymes, le champignon mobilise dans les restes organiques présents dans le sol l'azote et le phosphore organiques. Ce mécanisme est surtout actif chez les champignons ectomycorhiziens.



> d'Exeter, en Angleterre, suggèrent que l'altération des roches par la symbiose plante-champignon explique 80% de la chute de concentration atmosphérique du CO₂ lors de la sortie des eaux des algues, il y a environ 500 millions d'années. Le recul de l'effet de serre a culminé vers 460 millions d'années avec la grande glaciation de l'Ordovicien. L'emballlement de l'altération des roches et de la photosynthèse aurait aussi contribué à une glaciation vers la fin du Dévonien (359 millions d'années). Ces deux glaciations se sont accompagnées d'extinctions massives d'espèces.

D'AUTRES MYCORHIZES

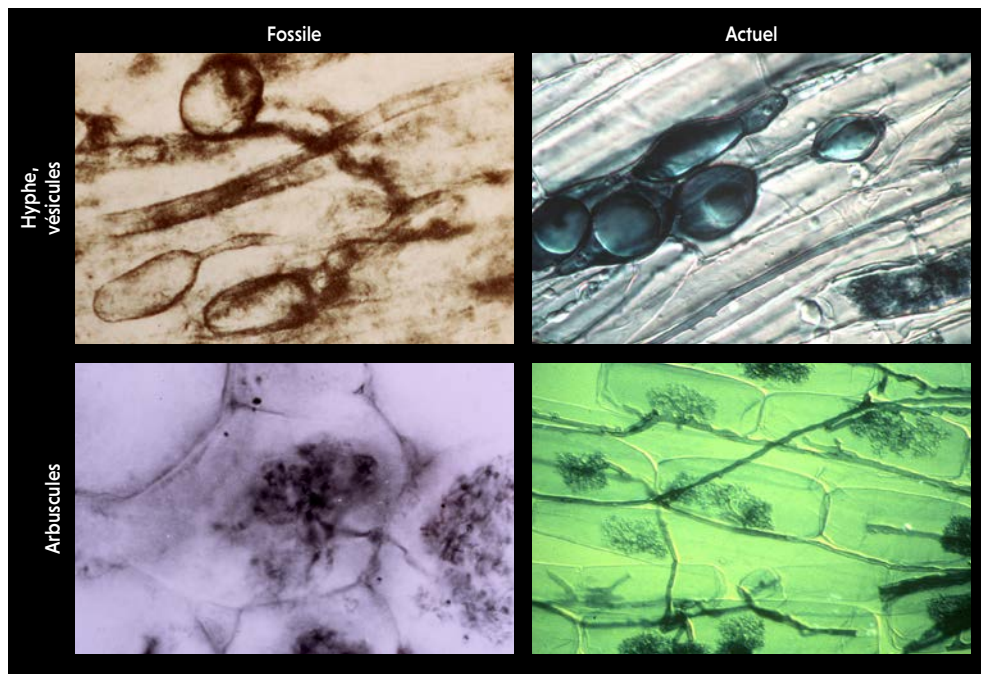
Si la plupart des plantes ont gardé des mycorhizes à glomérormycètes, de nouveaux types de mycorhizes sont aussi apparus, en particulier les ectomycorhizes (du grec *ecto*, dessus), où le champignon forme un manchon autour de la racine et pénètre entre ses cellules superficielles (voir la figure page 69). Ce sont ces ectomycorhizes qui manquaient aux pins des premiers Européens sous les tropiques ! Ces nouveaux types de mycorhize comprennent des champignons ascomycètes et basidiomycètes, dont les ancêtres étaient des saprophytes, qui s'alimentent partir de la matière organique en décomposition. Beaucoup sont demeurés saprophytes tandis que d'autres sont devenus mycorhiziens.

Les champignons ectomycorhiziens comptent plusieurs groupes d'ascomycètes (truffes, ou certaines pézizes) et de basidiomycètes. Ces derniers incluent les champignons dotés de sporophores, c'est-à-dire d'organes charnus producteurs de spores en surface, par exemple formés d'un pied et d'un chapeau et formant leurs spores sur des lamelles ou des tubes. Il s'agit là de ces structures que nous nommons communément « champignons » (voir la photographie page 66) et dont font partie les amanites, les lactaires, les cèpes, etc.

Les plus vieilles ectomycorhizes fossiles connues ont 50 millions d'années, mais ce type d'association plante-champignon serait apparu bien avant, au moins au Trias (252 à 201 millions d'années) avec les conifères. Outre les premiers pins, une quinzaine de lignées de plantes à fleurs ont adopté, indépendamment les unes des autres, l'ectomycorhize, notamment certaines légumineuses (tels les acacias), ou les fagacées de nos forêts (hêtres, chênes, châtaigniers...). Du côté du champignon aussi, divers groupes d'ascomycètes et de basidiomycètes sont devenus ectomycorhiziens : cela s'est produit plus de 80 fois indépendamment ! C'est donc une convergence évolutive multiple qui a mis en place un ensemble de partenaires compatibles entre eux.

La plupart des groupes ectomycorhiziens actuels ont émergé il y a moins de 60 millions >

Les symbioses à arbuscules existent depuis les origines de la flore terrestre (à gauche, les fossiles de Rhynie, 400 millions d'années) et dominant dans la flore actuelle (à droite, une racine de maïs actuel). Dans les deux cas, on voit des filaments (hyphes) de champignons qui entrent dans certaines cellules et se ramifient pour former ce que l'on nomme des arbuscules ou des renflements (vésicules) stockant des réserves.



GÉNÉTIQUE MYCORHIZIENNE

Le séquençage des génomes de champignons ectomycorhiziens explique comment sont apparues les ectomycorhizes. Conduits notamment sous l'égide de Francis Martin, de l'Inra à Nancy, ces séquençages révèlent deux choses. D'une part, que le champignon a perdu les gènes des enzymes permettant à ses parents non mycorhiziens de digérer la matière végétale (il devient donc dépendant de la plante qui le nourrit en sucres) ; d'autre part, que ces champignons ont acquis de nombreux gènes codant de petits peptides sécrétés, dont certains, entrant dans les tissus racinaires, les rendent plus tolérants à la colonisation. Parce qu'elle se réalise facilement, la régression génétique évoquée ici explique sans doute les fréquentes apparitions évolutives et réapparitions des groupes de champignons ectomycorhiziens. Elle explique aussi pourquoi parmi ces groupes, aucune espèce n'est retournée à la vie libre, en saprophyte, ce qui nécessiterait beaucoup de gènes perdus.

> d'années, en particulier après le refroidissement climatique majeur de la transition Éocène-Oligocène, il y a 34 millions d'années. Deux raisons suggèrent un lien des plantes ectomycorhiziennes avec ce refroidissement. Premièrement, ces champignons ont gardé de leurs ancêtres saprophytes la capacité à mobiliser l'azote et le phosphore de la matière organique, ce qui favorise l'alimentation dans des climats froids où la matière organique se dégrade plus lentement. Deuxièmement, comme leurs capacités d'altération des roches sont plus grandes, ils parviennent à compenser la moindre dissolution des minéraux lorsque la température est basse. En revanche, ils sont deux à trois fois plus coûteux en sucre pour la plante hôte, ce qui explique que l'ectomycorhize ne domine pas dans tous les environnements.

La capacité accrue des ectomycorhizes à altérer les roches a encore amplifié la séquestration du CO₂ sous la forme de carbonates sédimentant au fond des mers. Ce phénomène a refroidi durablement le climat et a culminé dans les nombreuses glaciations de ces derniers millions d'années.

LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE A CHANGÉ LA FACE DE LA TERRE

Ainsi, la symbiose mycorhizienne a façonné les écosystèmes terrestres d'aujourd'hui. Auparavant, les grandes algues n'avaient pu coloniser la terre ferme. Au cours de l'histoire évolutive qui a suivi cette colonisation, la flore terrestre a poursuivi sa diversification, parfois avec de nouvelles mycorhizes, tandis que d'autres plantes ont perdu l'interaction avec les champignons. C'est par exemple le cas des

mousses qui se cantonnent à la surface du sol et supportent l'absence d'eau, au prix d'un développement limité. D'autres plantes ont évolué en exploitant le sol de façon autonome grâce à leurs racines. Par exemple, les espèces des familles du quinoa (chénopodiacées), de l'oseille (polygonacées) ou du chou (brassicacées) se passent de mycorhize. Les travaux récents de Jean-Michel Ané, de l'université de Madison, au Wisconsin, montrent que ces plantes ont perdu les gènes permettant la formation des mycorhizes à glomérormycètes. L'une des plantes dépourvues de mycorhize est l'arabette des dames, *Arabidopsis thaliana*, la plante modèle la plus fréquente dans les laboratoires. Son étude intensive a donc longtemps minoré l'importance des champignons pour le monde végétal. Les plantes non mycorhizées ne représentent qu'environ 10% des espèces; elles sont surtout cantonnées à des milieux particuliers: des sols riches ou humides, où l'accès aux ressources minérales est facile à la plante seule, ou des milieux pionniers d'où les champignons sont absents...

Pour avoir perduré si longtemps, la symbiose plante-champignon a dû être stable. Au fil du temps sont sûrement apparus des tricheurs, c'est-à-dire des champignons ou des plantes moins généreux envers leurs partenaires. Économisant leurs ressources, ces tricheurs auraient dû remplacer peu à peu les individus qui aident davantage leur partenaire. Certaines observations suggèrent que des tricheurs existent bien: selon l'espèce de champignon mycorhizien présente, une plante peut pousser mieux ou moins bien que si elle n'est pas mycorhizée. Dès lors, comment

l'association mycorhizienne est-elle restée le plus souvent bénéfique?

Toby Kiers, de l'université libre d'Amsterdam, vient de montrer qu'une plante confrontée *in vitro* à deux champignons, dont l'un peut lui fournir du phosphate et l'autre non, consacre surtout ses ressources au premier. De même, un champignon en contact avec les racines de deux plantes dont l'une seulement peut lui fournir du carbone donne préférentiellement du phosphate à celle-ci. Dans les sols où les partenaires ont le choix des associations, les partenaires échangent surtout avec ceux qui leur sont favorables. Le crime ne paye donc pas, car à donner moins, on reçoit moins: les individus altruistes sont sélectionnés par ces mécanismes qui leur assurent un meilleur accès aux ressources. Quant aux plantes et aux champignons incapables de cette réaction physiologique qui assure les meilleurs partenaires, ils ont simplement dû disparaître.

ET LES PLANTES CULTIVÉES?

En revanche, lorsque le sol est riche, les plantes ne sont que peu ou pas mycorhizées. Capables de se nourrir seules, elles économisent le coût de l'association: la sous-traitance peut en effet être interrompue à tout moment. Or des apports, par exemple de fumier, ont de tout temps enrichi les sols agricoles et amélioré la nutrition des végétaux. L'agriculture occidentale moderne apporte massivement du phosphate, de l'azote et du potassium sous forme d'engrais minéraux. Cette technique est problématique: si, d'un côté, elle favorise la nutrition des plantes et par là des humains, d'un autre, elle a un très grand coût écologique et économique. Les engrais polluent en effet massivement les eaux douces (où ils finissent en partie) et ils coûtent cher. Par ailleurs, nous avons vu que les mycorhizes protègent: la plante moins mycorhizée est plus sensible aux pathogènes et plus dépendante des pesticides. Les champs fertilisés produisent donc des plantes plus fragiles qu'il faut protéger... avec, comme conséquence, des effets sur les champignons mycorhiziens du sol et des traces de pesticides dans nos aliments.

Pourrait-on concevoir une agriculture «mycorhizienne» à intrants réduits avec des souches efficaces de champignons protecteurs? Sans doute! Le but ne serait pas de supprimer, mais de réduire les fertilisants. Puisque la récolte extrait du sol de l'azote, du phosphate et du potassium, il faut en rapporter. L'ambition est de renouveler les réserves à petites doses qui ne «fuient» plus vers les écosystèmes voisins: les plantes exploiteraient, par leurs champignons mycorhiziens, de moindres réserves minérales, tout en profitant des effets protecteurs de la symbiose.

Dans des écosystèmes peu riches, les essences mycorhizées offrent des solutions

intéressantes, qui rentabilisent le surcoût lié à l'inoculation du champignon sur leurs racines. Ainsi, dans le domaine forestier, des arbres inoculés en pépinière poussent mieux et plus vite, en particulier dans d'anciens sols agricoles dépourvus d'ectomycorhiziens. L'Inra a par exemple breveté des plants de sapin de Douglas

On pourrait concevoir une agriculture «mycorhizienne» à intrants réduits

inoculés par *Laccaria bicolor* à croissance plus rapide. Dans les sols forestiers peu riches, ces associations réussissent bien, avec des gains pouvant atteindre 50% de volume de bois dans le cas du sapin de Douglas.

L'utilisation de mycorhizes dans des sols agricoles enrichis d'engrais est problématique. La richesse minérale de ces sols limite au départ l'intérêt et la stabilité d'une inoculation, puisque la plante peut se nourrir seule. Ensuite, les variétés actuelles sont sélectionnées pour ces sols riches et leur réponse au champignon, tout comme leur capacité à éviter les tricheurs, n'ont pas été sélectionnées. En conséquence, une agriculture mycorhizée exigera de resélectionner des variétés. Il faudra aussi tester des couples champignon-plante, leur stabilité et leur efficacité au champ, dessiner des itinéraires techniques adaptés... Ce revirement, qui exigera une diète minérale des sols, de nouvelles variétés et de nouveaux itinéraires techniques, devrait, selon moi, être exploré avec plus de conviction que cela l'est aujourd'hui.

L'importance des champignons pour les plantes rejoint la prise de conscience générale que les macro-organismes ne fonctionnent qu'en symbiose avec de multiples microbes qu'ils attirent et abritent. Tout comme nous vivons par exemple avec notre microbiote, les plantes se sont construites avec des champignons et vivent moins bien sans eux. Mieux comprendre et améliorer l'interaction mycorhizienne est un enjeu agronomique majeur à moyen terme. Il faut réexplorer ces mécanismes qui ont entretenu la flore terrestre depuis 400 millions d'années... ■

BIBLIOGRAPHIE

M.-A. Seloche, **Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations**, Actes Sud, 2017.

J. Garbaye, **La symbiose mycorhizienne : une association entre les plantes et les champignons**, Quae, 2013.

Francis Martin, **Sous la forêt**, HumenSciences, à paraître en janvier 2019.

M. G. van der Heijden *et al.*, **Mycorrhizal ecology and evolution : the past, the present and the future**, *New Phytologist*, vol. 205, pp. 1406-1423, 2015.

C. Strullu-Derrien *et al.*, **The origin and evolution of mycorrhizal symbioses through the lens of palaeomycology and phylogenomics**, *New Phytologist*, en ligne le 24 mars 2018 (doi: 10.1111/nph.15076).

L'ESSENTIEL

> La réanimation médicale ne se développa qu'au XVIII^e siècle. Auparavant, rien ou presque n'était entrepris pour les personnes mortes subitement.

> Les premières pratiques prirent des formes étranges : la plus importante consistait à souffler de la fumée de tabac dans les intestins d'un noyé.

> Cette pratique a la particularité d'être une réélaboration involontaire d'un ancien geste du carnaval. Ou comment l'innovation prend parfois de bien étranges chemins.

L'AUTEUR



ANTON SERDECZNY
docteur en histoire à l'EPHE
et ATER à l'université
d'Aix-Marseille

Du tabac pour réanimer les morts

Au XVIII^e siècle, les savants recommandaient de réanimer les noyés en leur insufflant de la fumée de tabac... par l'anus ! En remontant la piste de cette étrange pratique, on aboutit à une conclusion étonnante : elle proviendrait d'une danse comique ancienne jouée lors du carnaval...

Passy, près de Paris, dans les années 1740. Un chirurgien attend dans une navette fluviale que son bateau soit rempli pour traverser la Seine. Une autre embarcation aborde près de lui, déposant ses passagers. L'un d'eux attire son attention : il clame avoir perdu sa femme dans la traversée. Seul un jeune enfant lui répond : elle est tombée à l'eau sans que personne d'autre que lui ne s'en aperçoive. Guidé par le bambin, le mari retrouve sa femme et la repêche. Elle a l'apparence de la mort. Les gens s'attroupent, le mari pleure. La pipe à la bouche, un soldat de passage s'enquiert du fait, et dit au mari de sécher ses larmes : avant peu sa femme serait vivante. Il donne sa pipe au mari, lui ordonne d'en introduire le tuyau dans l'anus de

sa femme et d'y souffler la fumée de toutes ses forces. À la cinquième bouffée, on entend dans le ventre d'icelle un grondement considérable, elle rend un peu d'eau et revient à elle.

Loin de relever du registre burlesque, ce récit d'époque, qu'illustre la gravure ci-contre, provient de la littérature médicale. De fait, à partir de 1730, la pratique de réanimation la plus recommandée consistait bien à introduire de la fumée de tabac dans les intestins du noyé. Avant cela, rien ou presque n'était entrepris pour redonner la vie à ceux qui semblaient l'avoir perdue : quelques mentions éparses dans la littérature médicale, quelques pratiques locales certainement, mais sans cohérence ni efforts soutenus. En revanche, lorsque la réanimation des noyés retint l'attention du monde lettré (à l'époque, les noyés étaient nombreux, car peu de

« La manière la plus efficace de sauver un noyé » : souffler de la fumée de tabac dans l'anus. C'est du moins ce que l'on croyait au XVIII^e siècle... »

>