

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.



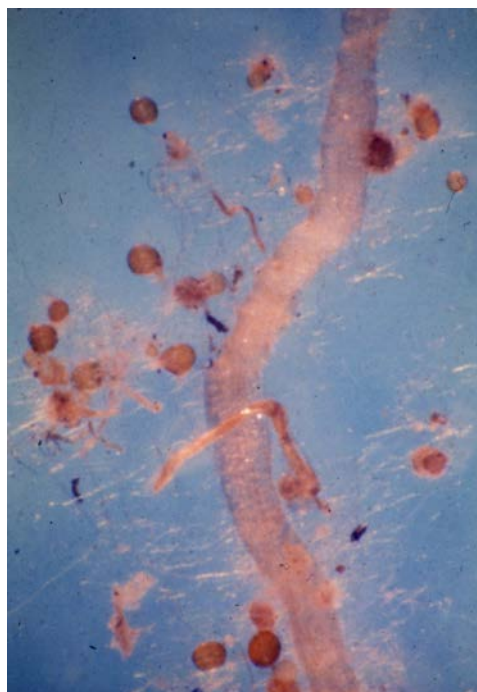
> ressources du sol. Comment y sont-elles parvenues? Grâce à une association avec des champignons... Les fossiles correspondant à l'arrivée des tout premiers végétaux sur terre manquent malheureusement pour s'en rendre compte: les plus anciens connus consistent seulement en quelques cellules reproductrices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

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 glomérômycètes (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 glomérômycètes (les mucoromycètes, 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 glomérômycètes est un indice de l'ancienneté de cette symbiose. Et les partenaires des glomérômycètes sont divers, depuis les hépatiques, de petites plantes prostrées, aux plantes à fleurs en passant par les fougères.

Les glomérômycètes 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 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 glomérômycètes: 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



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.

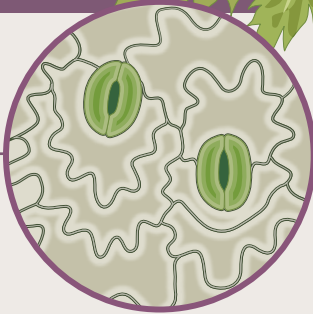
La structuration des écosystèmes terrestres a eu une conséquence climatique majeure: la chute de la concentration atmosphérique de dioxyde de carbone. Sous l'attaque intense des champignons, les roches libéraient des quantités

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

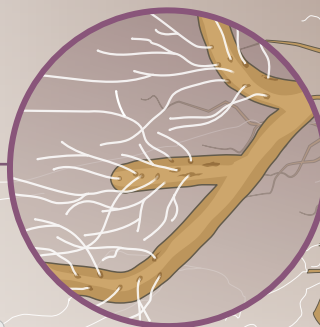
Dans les plantes bénéficiant de l'aide de champignons, les teneurs en azote, en phosphore et en potassium sont plus élevées et la croissance est accrue.



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.

Spores

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.