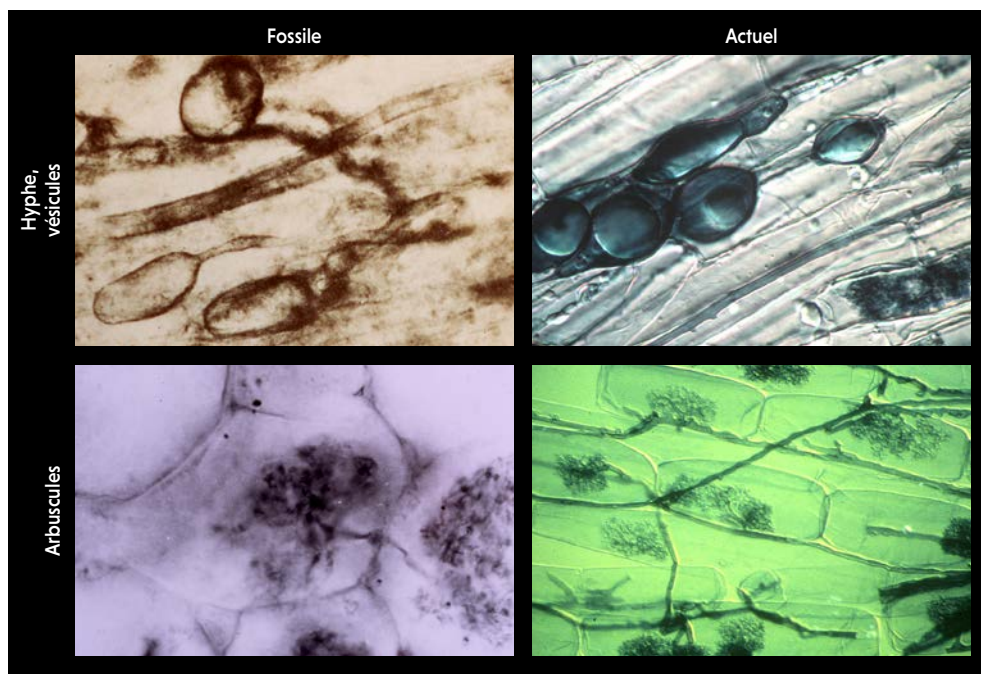


Les symbioses à arbuscules existent depuis les origines de la flore terrestre (à gauche, les fossiles de Rhynie, 400 millions d'années) et dominant dans la flore actuelle (à droite, une racine de maïs actuel). Dans les deux cas, on voit des filaments (hyphes) de champignons qui entrent dans certaines 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 apparus 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).