

EN DEUX MOTS Toute plante est associée à des champignons qui colonisent ses racines. Classiquement, on considère que le champignon transfère à la plante de l'eau et

des sels minéraux, et reçoit en échange des sucres produits par la plante. Mais depuis quelques années l'histoire se complique. Il apparaît en effet que les champignons

forment de vastes réseaux reliant les plantes, qu'elles soient ou non d'une même espèce. Et qu'ils contribuent à la dynamique des communautés végétales.

Plantes et champignons : l'alliance vitale

À moins de creuser, on ne les voit pas : sous terre, des champignons colonisent les racines des plantes, et forment un entrelacs qui les relie entre elles. Des réseaux qui vont jusqu'à transférer de la matière d'une plante à l'autre.

Marc-André Selosse et Franck Richard

travaillent dans l'équipe « Interactions biotiques » du centre d'écologie fonctionnelle et évolutive du CNRS, à Montpellier, et enseignent à l'université Montpellier-II. marc-andre.selosse@cefe.cnrs.fr franck.richard@cefe.cnrs.fr

Pierre-Emmanuel Courty est chercheur post-doctorant

à l'INRA de Nancy, dans l'UMR 1136 interactions arbres/micro-organismes. courty@nancy.inra.fr

Souvent blanches, parfois rosées, mais en tout cas sans nuance de vert : les monotropes sont des plantes qui sortent de l'ordinaire. Elles tirent leur apparence peu banale de l'absence totale de chlorophylle, qui les rend incapables d'effectuer la photosynthèse. Cette particularité a longtemps intrigué les botanistes, soucieux de comprendre comment elles se développaient. La réponse est venue en 1960, lorsque le biologiste suédois Erik Björkman montra qu'elles étaient entièrement nourries par un champignon associé à leurs racines [1].

Que les racines du monotrope soient colonisées par un champignon n'avait rien d'original en soi. La majorité des racines de plantes est en effet associée à des mycéliums*, et la zone de contact – ou mycorhize – est un organe d'échange réciproque entre végétal et champignon. Mais, classiquement, on considère que le champignon ne transfère à la plante que de l'eau et des sels minéraux qu'il puise dans le sol, parfois jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres de la racine. En retour, il est censé recevoir une partie des sucres que la plante produit par sa photosynthèse.

Dans le couple formé par le monotrope et son champignon, tel n'était évidemment pas le cas. Björkman a montré que le champignon, également associé aux racines de pins situés aux alentours, transférait au monotrope une partie des sucres qu'il recevait de ces arbres. Et, depuis, les scientifiques ont également découvert que d'autres plantes incapables d'effectuer la photosynthèse reçoivent leur matière carbonée de leurs champignons mycorhiziens. Parmi ces plantes, dites mycohétérotrophes, figure l'orchidée de nos forêts *Neottia nidus-avis*, associée à un genre de champignons mycorhiziens très fréquent, les *Sebacina*, qui lui transfèrent du carbone des arbres voisins [2].

Transferts entre plantes vertes

La capacité des champignons mycorhiziens à effectuer des transferts de matière valait donc pour diverses plantes. Du coup, une question beaucoup plus fondamentale s'est peu à peu dessinée : les champignons mycorhiziens pouvaient-ils aussi transférer de la matière entre des plantes vertes, pourtant capables, quant à elles, d'effectuer la photosynthèse ? Cette inter-



LES LONGUES RAMIFICATIONS BLANCHES qui sillonnent le sol sous cette plantule de pin ne sont pas ses racines. Il s'agit du mycélium des champignons qui les colonisent. Les racines elles-mêmes sont bien moins visibles. Beiges, elles sont couvertes de mycorhizes blanches, les structures d'échange entre plante et champignons. Ceux-ci fournissent à la plante de l'eau et des sels minéraux puisés dans le sol. © R. ZEN

res, le douglas et le tsuga. Près de 90% des racines du bouleau et du douglas étaient colonisées par les sept mêmes espèces de champignons, tandis que celles du tsuga étaient colonisées par des champignons différents. Les Canadiens fournirent au bouleau du dioxyde de carbone enrichi en carbone-13, et au douglas, du dioxyde de carbone enrichi en carbone-14. Les sucres fabriqués par le bouleau étaient de ce fait enrichis en carbone-13, et ceux produits par le douglas, enrichis en carbone-14. Restait alors à suivre l'éventuel transfert de ces sucres entre arbres d'espèces différentes.

Carbone voyageur

Il apparut que le tsuga ne recevait presque rien du bouleau et du douglas, mais que ces deux derniers échangeaient du carbone entre eux, avec un bilan net en faveur du douglas. Or, ce flux était interrompu si l'on creusait une tranchée entre les arbres. Comme elle coupait le réseau mycorhizien, la conclusion logique était que celui-ci servait au transfert des molécules. D'autres études sont venues corroborer ces premières données, en mettant directement en évidence le rôle des champignons. Les plus convain-

cantes ont tiré parti du fait que, pour des raisons métaboliques mal connues, les champignons sont naturellement plus riches en carbone-13 que les plantes. En étudiant la teneur spontanée en carbone-13 de plantes forestières, une équipe internationale comprenant l'un de nous a récemment montré que des orchidées photosynthétiques et des plantes proches des bruyères, les pyroles, sont anormalement riches en carbone-13. Les calculs effectués ont alors révélé qu'elles reçoivent jusqu'à 80% de leur carbone de leurs partenaires fongiques, qui le tirent eux-mêmes des arbres voisins [5]. Il n'y a donc aucun doute: les réseaux mycorhiziens peuvent transférer du carbone entre plantes vertes. Toutefois, de tels transferts ne sont pas systématiques, et l'un des principaux défis à relever ces prochaines années sera de déterminer quels contextes écologiques les favorisent. D'ores et déjà, il semble que ce soit ⇨

[1] E. Björkman, *Physiol. Plant.*, 13, 308, 1960.

[2] M.A. Selosse *et al.*, *Mol. Ecol.*, 11, 1831, 2002.

[3] P.G. Kennedy *et al.*, *J. Ecol.*, 91, 1071, 2003.

[4] S.W. Simard *et al.*, *Nature*, 388, 579, 1997.

[5] L. Tedersoo *et al.*, *Oecologia*, 151, 206, 2007.

* Le **mycélium** désigne les filaments qui forme la partie végétative d'un champignon.



EPIOGONIUM APHYLLUM, l'épipogon sans feuille, est une orchidée très rare, protégée sur l'ensemble du territoire français. Incapable d'effectuer la photosynthèse, elle tire sa subsistance des arbres auxquels elle est reliée via des champignons mycorhiziens.

© J.-M. DUPONT & P. BONHOMME

rogation était justifiée par le fait que chaque plante est couramment associée à plusieurs dizaines de champignons mycorhiziens différents. Or, leurs mycéliums, qui couvrent parfois plusieurs mètres carrés, sont connectés à différentes plantes et reçoivent 20% à 40% des sucres produits par ces dernières [3]! Ces dix dernières années, quelques équipes ont saisi le problème à bras-le-corps. Avec un résultat pour le moins surprenant: les réseaux de champignons souterrains jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement et la structuration des communautés végétales. C'est à Suzanne Simard et ses collègues de l'université de Vancouver que l'on doit, en 1997, les premiers résultats montrant que les mycorhizes peuvent transférer du carbone entre des plantes vertes en conditions naturelles [4]. Leur objet d'étude était une jeune forêt abritant un bouleau, *Betula papyrifera*, et deux conifères

[6] I.A. Dickie *et al.*, *New Phytol.*, 164, 375, 2004.

[7] J.D. Bever *et al.*, *Proc. R. Soc. B*, 269, 2595, 2002.

⇒ le cas lorsque des plantes vivent à l'ombre d'autres – comme le font les orchidées et les pyroles dans une forêt. Leur photosynthèse étant *de facto* amoindrie, ces plantes se trouvent alors en situation de demandeuses. Il n'est dès lors pas surprenant que l'utilisation d'autres sources de carbone ait été sélectionnée au cours de leur évolution.

Pouponnières végétales

Il n'en reste pas moins que les réseaux sont ubiquistes. Ont-ils un rôle lorsqu'ils ne transfèrent pas de matière ? Plusieurs observations suggèrent que deux plantes connectées à un même réseau peuvent tirer parti de ce lien, même si elles n'échangent pas de carbone. Les observations de Ian Dickie, de l'université du Minnesota, en témoignent :

les jeunes chênes rouges *Quercus rubra* se développent mieux près d'adultes de la même espèce que près d'érables *Acer rubrum*, dont les champignons mycorhiziens sont incapables de les coloniser [6]. En quelque sorte, les chênes rouges entretiennent autour d'eux, *via* le réseau, de véritables pouponnières. Il s'agit là d'un exemple où l'une des plantes nourrit, seule, le (ou les) champignon(s) mycorhizien(s) commun(s). À l'heure actuelle, on pense que ce type d'aide indirecte serait à l'œuvre en particulier lors de l'installation de jeunes plantules, les adultes leur évitant le coût en carbone de l'association avec le champignon.

Plus inattendu, il arrive qu'une plante favorise l'établissement d'un réseau mycorhizien propice au développement d'espèces rivales. James Bever, de l'uni-

Une plante peut favoriser un réseau mycorhizien propice au développement d'espèces rivales

versité de l'Indiana, a observé ce type d'interactions entre deux herbacées, le panic (*Panicum sphaerocarpon*) et le grand plantain (*Plantago major*) [7]. Le grand plantain tire en effet profit d'un champignon se développant particulièrement bien sur les racines du panic, lequel finit par pâtir de la situation. Ce processus, où une plante – le panic – encourage la croissance d'un réseau qui lui devient *in fine* moins favorable qu'à une autre plante – le plantain – est un cas de rétrocontrôle négatif du sol. Ce mécanisme rappelle ceux qui interviennent dans la dynamique naturelle des communautés végétales, et régissent la

compétitivité des espèces au fil du temps. Les rétrocontrôles interviennent, par exemple, dans le repeuplement progressif des milieux perturbés par l'homme ou par

des causes naturelles : des espèces apparaissent, puis disparaissent en laissant la place à d'autres, en une séquence stéréotypée appelée succession.

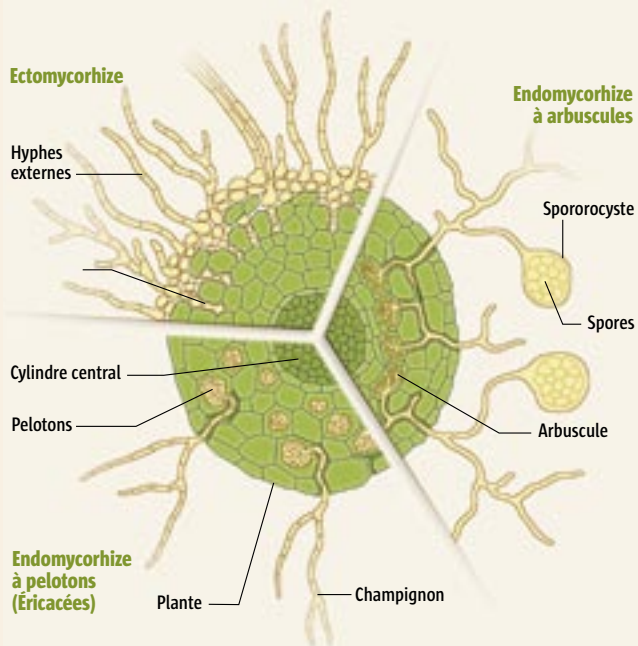
Rétrocontrôle du sol

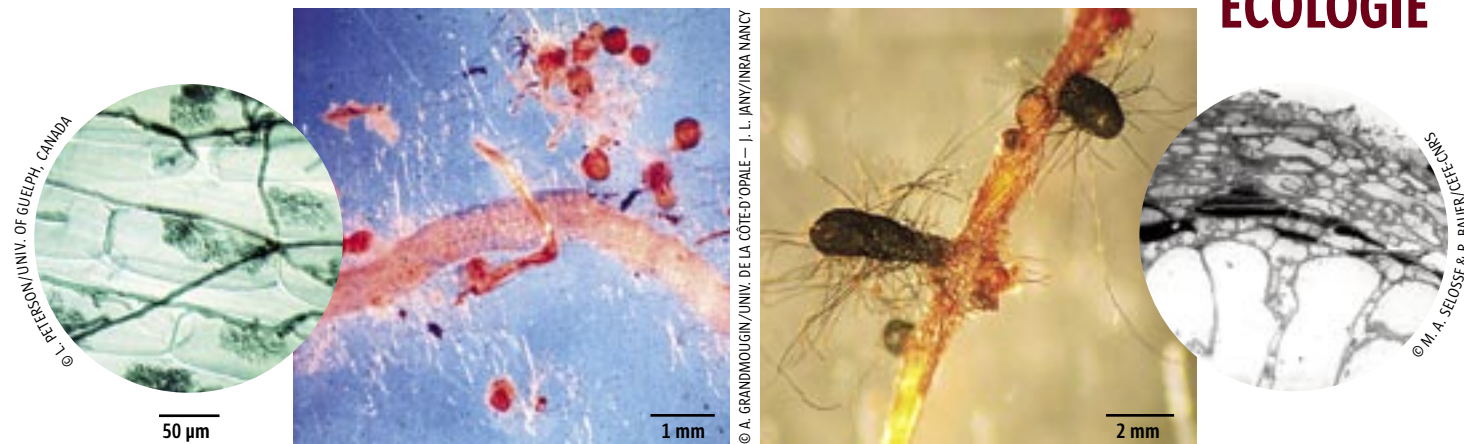
Jusqu'ici, un tel processus était surtout considéré sous l'angle physico-chimique (rétenion d'un sol plus épais, plus riche en matière organique, etc.) et microclimatique (changement de température, d'ombrage, etc.). L'étude des réseaux mycorhiziens modifie cette façon de voir : on commence maintenant à comprendre que chaque espèce de la succession entraîne l'arrivée d'une microflore du sol qui la défavorise. Nos travaux suggèrent par exemple qu'en Corse les forêts de chênes verts remplacent le maquis en s'installant grâce aux cham-

TECHNIQUE « Endo » ou « ecto »

■ IL EXISTE DEUX GRANDS TYPES DE RÉSEAUX MYCORHIZIENS, qui correspondent aux deux types majeurs de mycorhizes. Les unes, les endomycorhizes, sont à l'intérieur même des cellules racinaires. C'est le cas du réseau le plus universel, qui concerne plus de 80 % des plantes et est formé par des champignons du groupe des Gloméromycètes. Mal connus du grand public parce qu'ils ne produisent pas de structures macroscopiques, ces champignons franchissent la paroi des cellules racinaires, à l'intérieur desquelles ils développent d'étroites surfaces de contact ramifiées, les arbuscules : on parle d'endomycorhizes arbusculaires.

Le deuxième grand type de réseau, dit ectomycorhizien, est formé par des champignons dont le mycélium reste à la surface des cellules racinaires. C'est le cas dans nos forêts tempérées, où les champignons impliqués appartiennent soit au groupe des ascomycètes (comme la truffe), soit au groupe des basidiomycètes (comme le cèpe, la girolle ou les amanites). Dans certaines plantes hôtes, comme les orchidées et les éricacées (les bruyères, les myrtilles ou les rhododendrons), des champignons de ces groupes forment toutefois des endomycorhizes, dites à « pelotons ».





LES DEUX TYPES DE RÉSEAUX MYCORHIZIENS diffèrent à l'œil nu et à l'échelle cellulaire. À gauche, deux photos d'endomycorhizes montrent : en vert, des cellules racinaires d'ail contenant des arbuscules et, en rose, une racine de carotte entourée de fins filaments et de sphères – ce sont le mycélium et les sporocystes pleins de spores du champi-

gnon qui la colonise. À droite, les ectomycorhizes d'une racine de chêne apparaissent comme deux excroissances sombres. La vue microscopique est un détail d'une coupe longitudinale d'ectomycorhize d'aulne, avec en haut, le manteau formé par le champignon, et en bas, de grosses cellules racinaires.

pignons associés aux arbousiers de ce maquis [8]. D'une manière générale, les espèces transitoires des successions écologiques seraient frappées de rétrocontrôles négatifs, favorisant ainsi l'arrivée d'autres espèces. À l'opposé, les espèces se développant en fin de succession favoriseraient le développement d'un réseau mycorrhizien qui leur serait essentiellement bénéfique.

Avantages évolutifs

Un réseau mycorrhizien n'est donc pas forcément favorable à toutes les plantes auxquelles il est associé, et qui le nourrissent. Dès lors, comment expliquer que ces interactions se soient maintenues au cours de l'évolution ? Première réponse possible : l'entraide avec les compétiteurs n'a pas forcément de coût pour les plantes. Reprenons l'exemple du bouleau et du douglas, évoqué plus haut, où l'échange de matière carbonée se soldait par un flux net en faveur du douglas. *A priori*, le douglas était donc favorisé. Mais les récentes études de Leanne Philip, de l'université de Vancouver, présentées au congrès international sur les mycorhizes qui s'est tenu en juillet 2006 à Grenade, en Espagne, ont nuancé cette conclusion. Sur l'année, on s'aperçoit que le flux net est certes dirigé vers le douglas en été, mais qu'il est dirigé vers le bouleau au printemps et en automne, lorsque la photosynthèse du douglas (qui ne perd pas ses aiguilles) est maximale.

Il en est de même entre l'érable, *Acer saccharum*, et une petite plante à rhizome, l'érythrone d'Amérique (*Erythronium americanum*) [9]. Au printemps, l'érythrone développe ses feuilles avant les érables, et les produits de sa photosynthèse passent dans l'érable. En automne, c'est l'inverse. Les produits de photosynthèse passent de l'érable, en feuilles, vers les rhizomes de l'érythrone. Chaque espèce est donc favorisée en alternance. *In fine*, le risque d'aider des compétiteurs serait donc un aspect défavorable d'une stratégie en moyenne profitable.

Cela dit, cette situation est instable car elle ouvre la porte, dans l'évolution, à l'apparition d'espèces surexploitant l'entraide (c'est peut-être le cas des plantes comme le monotrope...). Face à ce constat, on peut avancer une deuxième explication à l'omniprésence des associations entre plantes et champignons : pour une plante, accéder au réseau n'est pas seulement utile, mais vital. En effet, la capacité à se lier à des champignons entretenus par d'autres plantes favorise l'établissement des plantules, même dans des sites où l'espèce est initialement absente et où la compétition avec les espèces établies limite sa photosynthèse. Ce lien souterrain entre espèces différentes serait donc crucial pour les plantes (de fait, seules celles dites « pionnières », comme les mélèzes ou les aulnes, ont des champignons strictement spécifiques).

Mais pourquoi toujours considérer l'association entre plantes et champignons du seul point de vue des plantes ? Après tout, les réseaux ne sont pas seulement des champignons reliant des plantes, ce sont aussi des arbres reliant des champignons différents. Si l'on inverse la perspective, on voit bien que les champignons bénéficient de l'association à plusieurs hôtes, notamment lorsque ceux-ci appartiennent à des espèces différentes : dans des communautés végétales de composition variable dans le temps et l'espace, les champignons associés à plusieurs partenaires s'installent mieux que les champignons plus spécifiques. Par ailleurs, les champignons qui forcent des coopérations entre plantes, notamment en faveur de plantules, favorisent des hôtes qui deviendront plus tard leurs sources de carbone. Autrement dit, dans cette optique, les plantes se verraient bel et bien imposer les réseaux mycorrhiziens par l'évolution propre des champignons.

La question reste ouverte. Si l'étude des réseaux mycorrhiziens a indéniablement ouvert une nouvelle page de l'écologie végétale, il reste encore bien du chemin à faire avant que notre vision des écosystèmes intègre pleinement le monde souterrain. **M.-A.S., F.R. et P.-E.C.**

[8] F. Richard *et al.*, *New Phytol.*, 166, 1011, 2005.

[9] S. Lerat *et al.*, *Oecologia*, 132, 181, 2002.

POUR EN SAVOIR PLUS

Marc-André Selosse, *La Symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*, Vuibert, 2000.

Marcel van der Heijden et Ian Sanders, *Mycorrhizal Ecology*, Springer, 2002.

M.A. Selosse *et al.*, *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 621, 2006.