

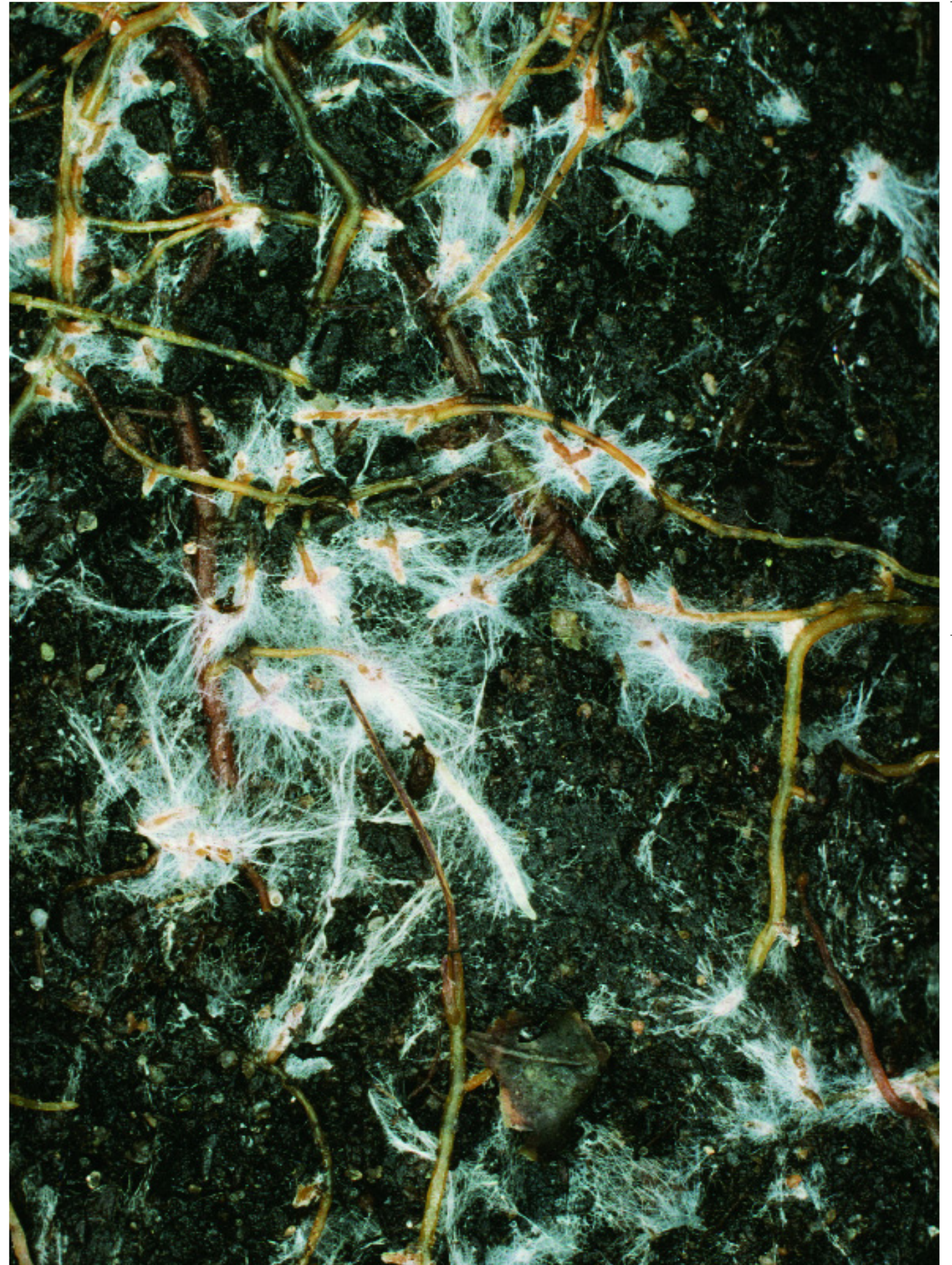
CHAPITRE
9

LES CHAMPIGNONS QUI NOURRISSENT LES PLANTES : LES ASSOCIATIONS MYCORHIZIENNES

Marc-André Selosse

Page de droite:
Mycorhizes et champignons mycorhiziens. Ces racines d'arbousier (*Arbutus unedo*) de couleur brune sont colonisées par des hyphes de champignons (blancs) qui poussent aussi aux alentours, dans le sol. Le champignon exploite l'eau et les sels minéraux du sol au profit de la plante, qui lui fournit en retour une partie des produits de sa photosynthèse.

La partie souterraine de la plante, peu visible, est habituellement sous-estimée, alors qu'elle représente souvent le tiers de la masse du végétal et cache, nous allons le découvrir, une dépendance étroite et inattendue à des micro-organismes. En 1885, l'Allemand Frank inventa le terme « mycorhize » pour désigner l'association entre les filaments de champignons du sol (*myco-*) et les racines (*-rhize*) des plantes. C'était le début de recherches, actuellement toujours très actives, sur une interaction majeure dont nous allons voir qu'elle structure profondément la biologie, l'écologie et l'évolution des plantes et des champignons.

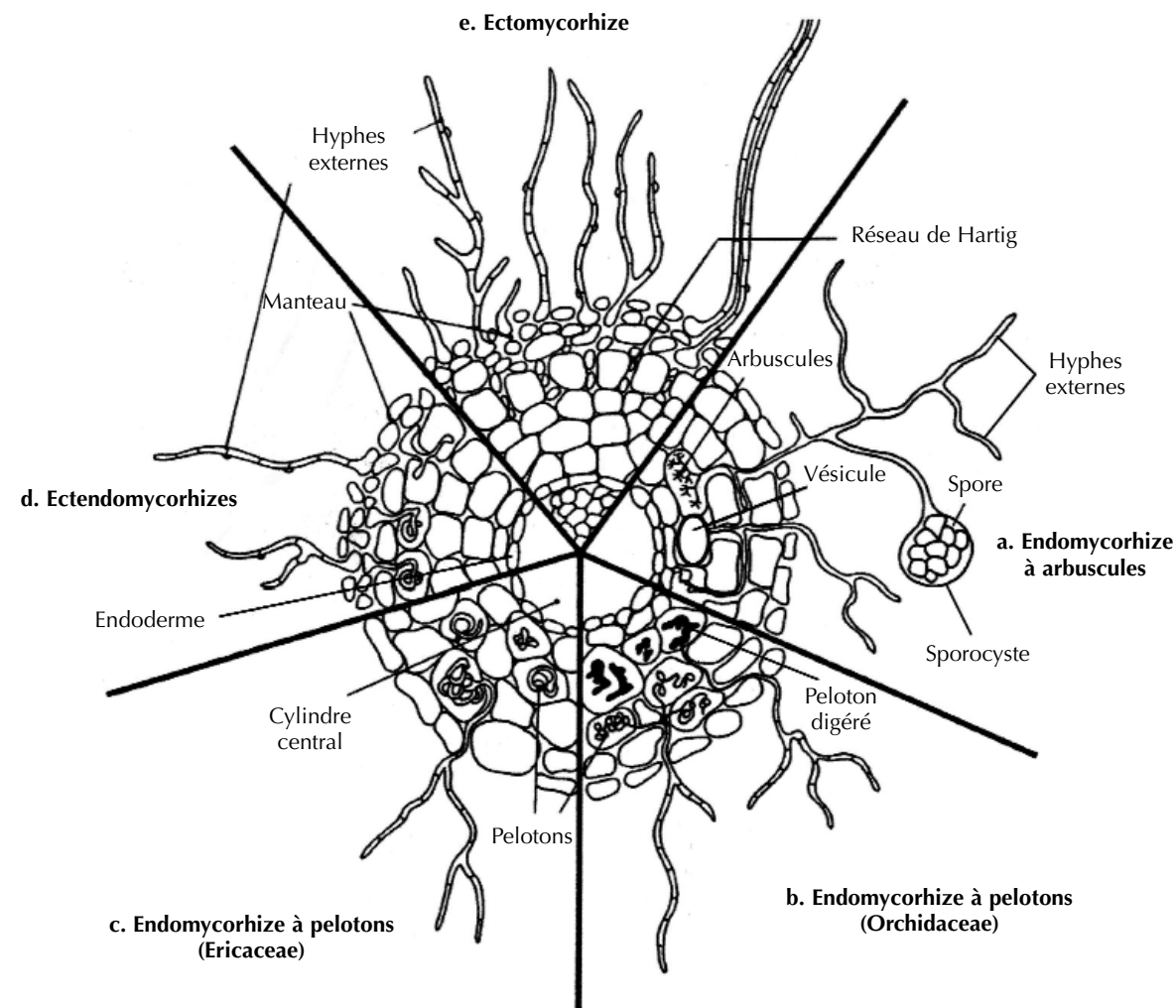


QU'EST-CE QU'UNE MYCORHIZE ?

Chez plus de 90 % des plantes, les racines sont colonisées par des filaments, ou hyphes, de champignons. Ces associations sont morphologiquement très diverses, et cela recoupe souvent des différences entre les partenaires impliqués.

Un premier type d'association, intéressant plus de 80 % des plantes, modifie peu l'aspect extérieur de la racine : ce sont les endomycorhizes à arbuscules (figure 1a). La plupart des racines que nous retirons du sol sont de ce type, mais nous ne voyons pas à l'œil nu les structures qui les caractérisent, car elles sont microscopiques et incluses dans la racine. Ce sont d'abord des renflements terminaux des hyphes, les vésicules (figure 2), insérés entre les cellules de la racine, qui auraient un rôle de

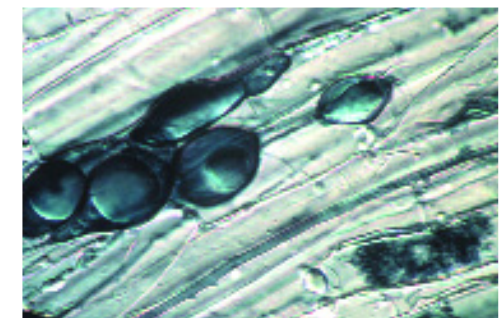
Figure 1. Les principaux types mycorhiziens actuels, représentés sur une coupe transversale de racine.



stockage de réserves pour le champignon. Les hyphes forment par ailleurs des diverticules qui franchissent la paroi des cellules de la plante et se ramifient : ces arbuscules, dont les extrémités ont des tailles micro-métriques, repoussent finement la membrane de la cellule sans la rompre. Il en résulte une surface de contact étroite et très développée qui permet les échanges entre les partenaires. Par ailleurs, de nombreux hyphes s'échappent de la racine et rejoignent l'ensemble des hyphes du sol. Les champignons impliqués sont des Gloméromycètes, un groupe asexué, aux hyphes non cloisonnés dont la sporulation souterraine explique qu'ils soient complètement inconnus du grand public. De telles mycorhizes se trouvent sur les plantes herbacées de nos régions et sur l'ensemble des plantes tropicales.

Le deuxième type d'association est fréquent dans les forêts des milieux tempérés et méditerranéens, voire dans les forêts tropicales à Dipterocarpaceae d'Asie du Sud-Est : les ectomycorhizes intéressent des végétaux généralement ligneux, arbres et arbustes. Elles sont présentes sur 5 % des végétaux terrestres et dominent dans nos forêts européennes (figures 1e et 5). Ici, le champignon couvre l'extrémité d'une racine d'un feutrage épais, ou manteau. Il pénètre entre les parois des cellules, mais jamais dans celles-ci, et forme une grande surface de contact, le réseau de Hartig, qui a un rôle équivalent à celui des arbuscules dans les échanges entre partenaires. Par rapport au type précédent, l'association est donc superficielle (*ecto-* signifiant « dessus ») et elle se voit à l'œil nu à cause du manteau, dont la couleur ou l'aspect cotonneux trahissent la présence du champignon, mais aussi parce que ce dernier déforme parfois la racine : en produisant des analogues d'hormones végétales, comme l'auxine, il peut entraîner la prolifération des extrémités racinaires et engendrer des mycorhizes hyperramifiées (figure 5b). Les champignons impliqués appartiennent à deux groupes bien connus du grand public car beaucoup forment leurs spores dans des fructifications charnues, toxiques ou comestibles pour l'homme selon les cas : les Ascomycètes, qui comprennent notamment les truffes et les pézizes, et les Basidiomycètes, dont font partie les amanites, les bolets et les lactaires de nos forêts. Dans certains cas, comme chez l'arbousier, *Arbutus unedo* L., Ericaceae, le champignon franchit en outre la paroi cellulaire et forme une structure contre la membrane de la cellule : on parle alors d'ectendomycorhizes (figure 1d) – mais ce n'est qu'un cas particulier du précédent, car ce sont des champignons ectomycorhiziens qui forment les associations ectendomycorhiziennes...

Figure 2. Endomycorhizes arbusculaires. Vésicules, avec un globule de réserves lipidiques en leur centre, et arbuscules sur une racine d'ail. Barre : 50 µm.

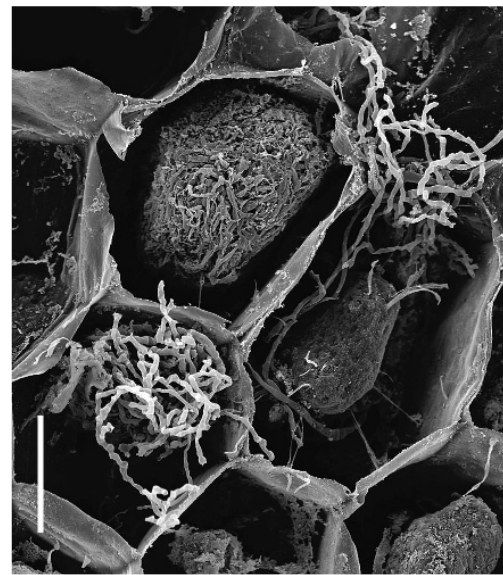


Enfin, deux autres familles de plantes possèdent des endomycorhizes dites à pelotons (figure 1), où les hyphes traversent la paroi cellulaire et forment un peloton au contact de la membrane de la cellule. Il s'agit de la plupart des Ericaceae, la famille de la bruyère, des myrtilles et des rhododendrons, et des Orchidaceae. Chez les Ericaceae, l'association se fait sur des racines très fines, dont les cellules épidermiques hypertrophiées hébergent des pelotons (figure 1c) ; les champignons sont issus de quelques groupes d'Asco- et de Basidiomycètes. Chez les Orchidaceae, les champignons appartiennent surtout à plusieurs groupes de Basidiomycètes, collectivement nommés Rhizoctonias, et les pelotons, formés dans des racines d'allure normale, voire dans des rhizomes souterrains, ont la particularité d'être finalement digérés par la cellule hôte (figure 1b et 3) et d'avoir un rôle lors de la germination, comme on le verra plus loin.

Malgré la diversité des structures et des partenaires, la mycorhize est toujours un étonnant organe mixte, formé de façon coordonnée d'une partie de champignon, connectée à l'ensemble des hyphes du sol, et d'une partie du végétal, connectée à ses parties aériennes. Il existe dans tous les cas une grande surface d'échange et un contact étroit entre les partenaires, grâce à la colonisation de la racine par le champignon. Cette colonisation reste limitée aux parties jeunes de la racine, les parties plus âgées ayant exclusivement un rôle de transfert de sèves ; elle n'envahit pas le méristème qui assure, à l'apex, la croissance ; enfin, elle ne dépasse jamais l'assise cellulaire appelée endoderme (figure 1), qui borde le cylindre central où circulent les sèves (voir le chapitre 5). Ces caractéristiques démontrent un processus de différenciation coordonnée entre les partenaires.

L'inventaire des associations entre racines et champignons ne saurait être complet sans mentionner des partenariats plus diffus, mal connus mais fréquents. Divers champignons colonisent les racines, voire les cellules racinaires, mais sans structure caractéristique ; ils sont parfois même présents dans des mycorhizes formées par une autre espèce – on parle globalement d'endophytes. Ils montrent que les grands types morphologiques décrits ne sont que des cas faciles à caractériser dans la multiplicité des associations entre tissus racinaires et champignons. De plus, certains champignons mycorhiziens peuvent adopter des types morphologiques différents en fonction de leur hôte : quelques espèces forment à la

Figure 3. Coupe de racine d'*Epipactis helleborine* (L.) Crantz, Orchidaceae, au microscope électronique à balayage, avec des pelotons dont certains, âgés, sont en cours de lyse. Barre: 50 μ m.



fois des pelotons sur des Orchidaceae forestières et des ectomycorhizes sur les arbres des alentours ; certains endo-mycorhiziens des Ericaceae seraient capables de former des ectomycorhizes.

LA MYCORHIZE, ORGANE NUTRITIONNEL POUR LES DEUX PARTENAIRES

La structure est donc variable selon les partenaires – mais qu'en est-il du fonctionnement ? Les échanges peuvent être estimés à partir des besoins des partenaires élevés en cultures séparées, ou directement démontrés par des marquages à l'aide d'isotopes : on fournit à l'un d'entre eux des précurseurs enrichis en isotopes (^{15}N , ^{32}P , ^{14}C), puis on les recherche dans l'autre. On montre ainsi que les champignons concernés reçoivent des plantes leur alimentation carbonée (figure 4a) : les Glomérormycètes, par exemple, ont perdu toute capacité à se nourrir seuls et ne survivent qu'en présence de racines, même *in vitro*. On estime que l'entretien des endomycorhizes à arbuscules et celui des ectomycorhizes équivalent respectivement à 10 et 20-40 % du total de la photosynthèse. Les plantes nourrissent des champignons qui représentent le tiers de la biomasse microbienne totale du sol ! Il est probable qu'elles leur fournissent aussi des vitamines et des facteurs de croissance. C'est sans doute la raison pour laquelle, bien qu'on parvienne à cultiver certains champignons ecto-mycorhiziens *in vitro*, on ne peut induire dans ces conditions la formation de fructification : ainsi, les truffes, girolles, chanterelles et autres cèpes, qui sont des espèces ecto-mycorhiziennes, ne se ramassent qu'en forêt, et se revendent sur les marchés au prix fort !

Le coût pour la plante est compensé par les apports du champignon, qui fournit de l'eau, des sels minéraux – potassium et phosphore – et de l'azote, souvent déjà assimilé sous forme d'acides aminés. La présence du champignon améliore donc la croissance, ses hyphes externes explorant le sol jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres de la

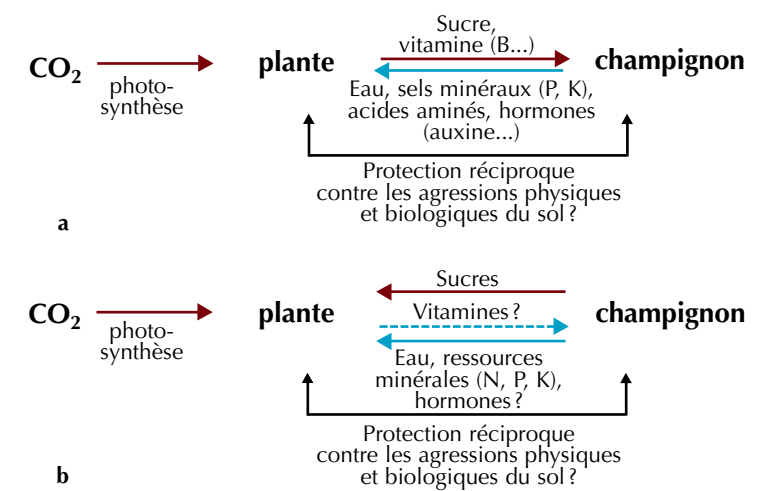


Figure 4. Échanges au sein des mycorhizes. a. Cas général d'un échange réciproquement bénéfique. b. Cas des végétaux mixotrophes, qui vivent souvent à l'ombre et reçoivent du carbone de leur champignon ; dans ce cas, on ignore si le champignon retire un bénéfice de l'association.

racine. On compte de 1 m à 4000 m d'hyphes de champignons par gramme de sol, soit 3 m à 80 m par centimètre de racine mycorhizée ! Ainsi, la plante dispose d'un réseau d'hyphes qui augmente le volume de sol exploré, pour un investissement en carbone moindre que pour une racine, laquelle serait au moins 100 fois plus épaisse qu'un hyphe ! De plus, ce réseau recherche partout dans le sol les éléments peu mobiles, comme le phosphore, incapables de diffuser vers la racine. On estime souvent qu'en milieu tempéré l'azote est limitant pour la croissance des plantes, tandis que c'est le phosphore en milieu tropical : les mycorhizes lèvent ces limitations.

Beaucoup ignorent que bon nombre de plantes ne peuvent se nourrir correctement sans leurs champignons mycorhiziens. C'est le cas des trèfles ou des pins. Au XIX^e siècle, lorsque les colons européens tentèrent d'introduire ces derniers sous les tropiques d'Afrique et des Amériques en raison de leur croissance rapide, les premières plantules moururent faute d'avoir trouvé là-bas les champignons ectomycorhiziens des latitudes tempérées. Une pratique empirique se développa qui consistait, dans les pépinières, à introduire des plants germés en Europe ou encore du sol de nos régions. On introduisit ainsi, sans doute inconsciemment, des champignons ectomycorhiziens européens... dont les fructifications abondent maintenant sous les plantations tropicales de pins ! Cette dépendance peut surprendre mais, dans la plupart des sols, une plante qui germe rencontre des hyphes ou des spores (figure 1a) qui assurent son inoculation ! On commence d'ailleurs à connaître les facteurs, émis par la racine, qui attirent les champignons.

La mycorhize est donc un organe nutritionnel pour les deux partenaires, et chacun y trouve son compte : cette coexistence réciproquement bénéfique est appelée symbiose. Notons cependant qu'elle implique un coût pour les deux partenaires, chacun se privant de certaines ressources en faveur de l'autre. Il arrive ainsi fréquemment que de petites plantules voient leur croissance réduite en présence d'un champignon mycorhizien par rapport à des plantes contrôles non mycorhizées, car leur photosynthèse est encore limitante. Il existe même des associations où l'un des deux partenaires profite exagérément de l'autre : certaines situations sont donc plutôt parasitaires, comme on le verra avec les mixotrophes. La possibilité pour l'un des partenaires d'« abuser de l'autre » est renforcée par le fait que tous deux peuvent, à la génération suivante, s'associer à d'autres organismes : peu importe donc si leur hôte précédent a survécu ou non à l'association ! Cette tendance « égoïste » des partenaires se traduit concrètement par le fait que, en sol riche, la plante réduit son association et donc le coût du parte-

naire, devenu inutile. Un apport d'azote sur une parcelle forestière de nos régions fait passer de 30 % à 1 % la portion d'extrémités racinaires mycorhizées ! Dans ces conditions, les communautés de champignons ectomycorhiziens sont fortement modifiées.

L'idée que certaines associations sont plus bénéfiques que d'autres conduit à la pratique de l'inoculation contrôlée, pour installer sur le système racinaire des plantules les partenaires les plus utiles à leur développement ultérieur. En France, on utilise des plants de sapin de Douglas *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco, Pinaceae, inoculés par un laccaire ectomycorhizien pour le reboisement des terres agricoles. Ces dernières ne comportant pas de champignons ectomycorhiziens faute d'hôtes appropriés. En comparaison de plants non inoculés, ce traitement accroît de 60 % la production de bois sur les 12 premières années !

LE RÔLE PROTECTEUR DES MYCORHIZES

L'association entraîne une protection réciproque, comme en témoignent l'accumulation de réserves par le champignon dans les vésicules, dans les racines (figure 2), ou la protection des ectomycorhizes par le manteau. La mycorhize protège la plante contre les pathogènes par plusieurs effets non exclusifs. Le champignon entre d'abord en concurrence directe avec les pathogènes du sol entourant la racine dont il accapare les apports carbonés et les sels minéraux. Par ailleurs, il est susceptible d'émettre des substances antibiotiques. Enfin, il induit les défenses de la plante : sa présence déclenche des synthèses de molécules actives contre les pathogènes. C'est le cas des molécules phénoliques des cellules à tanins, dont la différenciation est parfois induite par le réseau de Hartig. Ces défenses, sans préjudice pour le champignon mycorhizien, constituent une prémunition face aux pathogènes.

Les mycorhizes protègent aussi contre de nombreux éléments toxiques du sol. Dans les sols calcaires et basaltiques, le calcium est un toxique que beaucoup de plantes, pourtant réputées calcicoles, comme le pin noir ou l'eucalyptus, ne supporteraient pas sans leurs mycorhizes. Outre son rôle d'écran, le champignon produit un acide organique, l'oxalate (COO⁻-COO⁻), qui précipite avec le calcium et l'insolubilise. Dans les sols acides, c'est l'aluminium qui est soluble et toxique : les endomycorhizes à pelotons des Ericaceae, qui colonisent des milieux acides, protègent leur hôte contre cet ion toxique. Les mycorhizes protègent aussi contre les sécheresses temporaires du sol, par des voies variées. C'est en particulier un effet probable des ectomycorhizes for-

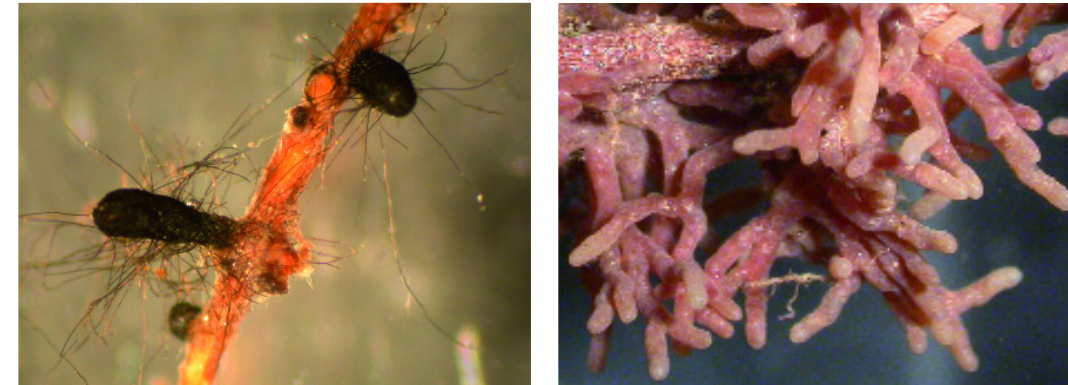
mées par *Cenococcum geophilum* Fr. (figure 5a). Elles peuvent modifier la structure du sol (sécrétion de protéines, les glomalines, par certains Gloméromycètes) et permettre ainsi un meilleur transit de l'eau dans le sol; elles collectent l'eau à partir de sources plus lointaines; elles protègent la racine contre sa dessiccation; enfin, elles peuvent modifier à distance la réponse des stomates au stress hydrique, sans doute par le biais de modifications hormonales!

Cette symbiose, vitale, additionne donc les potentialités des deux partenaires tout en les modifiant fonctionnellement et morphologiquement: arbuscule, manteau du champignon, forme des ectomycorhizes (figures 2 et 5). La plante elle aussi est remodelée. Ainsi les plants d'un même clone de brunelle *Brunella vulgaris* L., Lamiaceae changent-ils de morphologie selon le Gloméromycète qui les colonise: nombre et longueur des stolons, masse du système racinaire, masse foliaire... On le voit, les mycorhizes contribuent à construire ce que l'on appelle le « phénotype étendu » de la plante, cette part du phénotype déterminée non par le génome, mais par les interactions avec les organismes du milieu.

L'ÉVOLUTION DES MYCORHIZES

Pourquoi les mycorhizes, en particulier les endomycorhizes arbusculaires, sont-elles si fréquentes? On trouve en effet des associations à Gloméromycètes dans tous les ordres de plantes, y compris dans des Embryophytes basaux, Lycophytes, Hépatiques et Anthocérotes. Chez ces deux derniers groupes, qui n'ont pas de racine, les parties chlorophylliennes sont colonisées, et l'organe mixte est appelé mycothalle. Deux explications sont possibles: soit ces associations ont envahi récemment l'ensemble de la flore terrestre, soit elles sont héritées de l'ancêtre commun à tous ces végétaux.

Une première donnée provient de l'horloge moléculaire, méthode qui date la divergence entre deux groupes d'après le nombre de mutations accumulées depuis leur plus proche ancêtre commun. Cette méthode estime la divergence des Gloméromycètes d'avec les champignons les plus proches entre - 460 et - 355 millions d'années... ce qui coïncide avec l'âge de l'ancêtre commun à tous les végétaux terrestres! On ne possède hélas aucun fossile de cet ancêtre, et, lors de leur enfouissement, les fossiles ultérieurs ont souvent été réduits à des empreintes. Par chance, ceux de la flore de Rhynie, un écosystème écosais du Dévonien inférieur, soit - 400 millions d'années (voir le premier chapitre), ont la double caractéristique d'avoir été pétrifiés très vite, sili-



cifiés par le débordement de sources volcaniques voisines, et de n'avoir jamais été déformés depuis: on peut réaliser de vraies coupes histologiques! Les rhizomes de certaines espèces sont abondamment colonisés par des Gloméromycètes formant des vésicules et des arbuscules bien reconnaissables: ces derniers se trouvent dans des cellules gonflées, bien vivantes, sans réaction de type antiparasitaire. L'association est donc ancienne et, si l'on ne peut en affirmer le caractère mutualiste, elle a néanmoins peut-être permis l'exploitation du sol par les premiers végétaux terrestres, encore dépourvus de racines.

Les plantes non mycorhizées actuelles, environ 10 % des espèces, auraient donc secondairement perdu leurs mycorhizes au cours de l'évolution – ce sont par exemple les Brassicaceae, les Cyperaceae et les Juncaceae, mais aussi quelques espèces parmi les Chenopodiaceae et les Polygonaceae. Elles colonisent surtout, mais non exclusivement, des milieux pionniers, encore dépourvus de champignons, riches, c'est-à-dire où elles peuvent vivre sans mycorhizes, ou encore aquatiques, où la nutrition minérale est plus facile. Les mycorhizes n'existent plus chez les végétaux parasites, ni chez certaines espèces épiphytes qui n'ont pas de racines. Les modèles d'étude de la nutrition végétale sont souvent non mycorhizés, comme *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., une Brassicaceae, et reflètent donc incomplètement les stratégies de nutrition des plantes *in situ*. Les poils absorbants des extrémités racinaires, qu'on implique dans la nutrition végétale, n'ont souvent de rôle qu'à la germination, avant l'établissement des premières mycorhizes! On peut même penser qu'au cours de l'évolution les racines auraient d'abord été de simples abris pour les champignons mycorhiziens.

De même, les autres types mycorhiziens ont été acquis secondairement, comme le suggèrent leurs spectres d'hôtes moins larges. En particulier, les ectomycorhizes, qui diffèrent par les partenaires impliqués et les structures formées, seraient apparues plusieurs fois. Des émer-

Figure 5. Ectomycorhizes.
a. Deux ectomycorhizes de l'Ascomycète *Cenococcum geophilum* Fr., portées latéralement par une racine principale à croissance continue avec hyphes extraracinaires (barre: 2 mm). b. Une ectomycorhize très ramifiée formée par un lactaire sur un pin (barre: 2 mm).

gences indépendantes sont évidentes dans l'évolution des champignons comme dans celle des plantes – Pinaceae, Fagaceae, Dipterocarpaceae, etc. Plus que les Gloméromycètes, beaucoup de champignons ectomycorhiziens sont capables d'exploiter des ressources inaccessibles à la plante : certains possèdent des enzymes qui rendent disponibles l'azote et le phosphate liés aux molécules organiques. On a démontré que d'autres hydrolysent des minéraux cristallisés du sol, extrayant ainsi du phosphore ou du potassium. Ces capacités permettent évidemment aux ectomycorhizes de nourrir des plantes lorsque la minéralisation de la matière organique se fait lentement, parce que le développement des micro-organismes est limité par l'acidité, le froid, la sécheresse, ou lorsque la matière organique est trop pauvre en azote : en effet, un rapport C/N trop fort limite le développement des micro-organismes hétérotrophes. De fait, on trouve souvent des ectomycorhizes dans de telles conditions, par exemple en climats tempéré et méditerranéen, où elles abondent : les ectomycorhizes adaptent la plante à des sols riches en matière organique et peu minéralisés. Par exemple, l'ecto-mycorhize de la figure 5b ne montre que très peu d'hyphes externes ; ce type de mycorhize lisse est fréquent dans les horizons organiques du sol, que le champignon exploite simplement en émettant des enzymes qui diffusent alentour et mobilisent des molécules organiques. La présence d'ectomycorhizes dans les zones tropicales, mal comprise, reflète peut-être d'autres traits adaptatifs. Les plus anciennes ectomycorhizes fossiles datent de l'Oligocène (–35 millions d'années), et l'horloge moléculaire suggère que beaucoup de champignons ectomycorhiziens se sont diversifiés à cette époque. Or c'est à ce moment, par suite d'un refroidissement climatique, qu'est apparu le climat tempéré actuel !

Les Ericaceae se trouvent dans des climats encore plus rudes, où le rapport C/N très fort et l'acidité des sols limitent davantage la minéralisation de la matière organique (sols purement organiques qu'on appelle communément « terres de bruyère »). Les champignons formant leurs endomycorhizes à pelotons ont précisément de fortes capacités enzymatiques, qui leur permettent d'exploiter l'azote et le phosphate des molécules organiques. Cela prédispose les Ericaceae à la colonisation d'altitudes et de latitudes plus élevées que celles peuplées par les plantes ectomycorhizées.

Si l'on songe que les lichens, qui vivent dans des conditions encore plus extrêmes, sont des associations entre des algues microscopiques et des champignons, il apparaît que la majorité des organismes photosynthétiques terrestres est associée à des champignons. Ces derniers contribuent donc directement à la production primaire terrestre ; les myco-

rhizes, qui ont peut-être accompagné les premiers végétaux terrestres, ont au moins permis leur adaptation aux différents types de sol. Les plantes produisant un humus récalcitrant à la décomposition, notamment à cause d'un rapport C/N très élevé (Résineux, Ericaceae), peuvent donc être comprises comme de bonnes compétitrices, bloquant les ressources azotées et phosphatées sous une forme exploitable par elles seules, via leurs champignons mycorhiziens !

LES MYCORHIZES, DÉTERMINANT ESSENTIEL DES PHYTOCÉNOSES

Ce qui précède laisse deviner que le succès d'une plante dans son milieu résulte largement de son cortège mycorhizien. Au-delà de l'interaction d'une plante et d'un champignon, les mycorhizes ont des effets écologiques majeurs, dont on commence à découvrir l'importance. Ainsi les champignons mycorhiziens contribuent-ils à dessiner la composition des communautés végétales. Des expériences ont été réalisées sur des plantes à endomycorhizes arbusculaires semées en microcosmes, sur un sol stérilisé puis réinoculé avec des souches de Gloméromycètes : selon les souches réintroduites, la communauté végétale obtenue diffère significativement. Les espèces non mycorhizées réussissent souvent moins bien en présence de ces champignons, et les espèces mycorhizées sont plus ou moins favorisées selon les souches réintroduites, comme en témoigne leur biomasse d'importance variable. Le rôle protecteur des mycorhizes affecte aussi les chaînes trophiques qui se développent à partir de la plante, en empêchant par exemple certains parasites de se développer dans le sol, mais aussi en modulant la sensibilité des parties aériennes aux attaques parasitaires.

Mais il y a plus : les champignons mycorhiziens mettent les plantes en réseau (voir le chapitre 4 du volume II, première partie). Les associations mycorhiziennes ont en effet deux propriétés majeures dans les écosystèmes : elles sont peu spécifiques et elles sont diffuses.

- Elles sont peu spécifiques, car un même champignon s'associe le plus souvent à des plantes d'espèces différentes. Par exemple, le réseau du sapin de Douglas compte plus de 2000 espèces de champignons ! Il y a des exceptions, comme le Lactaire délicieux, qui s'associe exclusivement aux pins, ou les champignons très spécifiques mycorhizant les aulnes, comme le genre *Alnicola*. En revanche, contrairement à ce que l'on croit souvent, la truffe noire du Périgord, *Tuber melanosporum* Vitt., colonise divers arbres calcicoles, et non pas seulement les chênes...

- Elles sont diffuses, car les hyphes des champignons mycorhiziens occupent de grands volumes de sols et des surfaces pouvant atteindre plusieurs mètres carrés, où ils peuvent coloniser les racines de plusieurs plantes, parfois d'espèces différentes.

Les associations mycorhiziennes sont donc des réseaux de plantes associées à plusieurs champignons en différents points de leur système racinaire, et de champignons associés à plusieurs plantes en différents points de leur mycélium. Les conséquences en sont nombreuses et inattendues.

Ces réseaux permettent parfois aux champignons de transférer des molécules carbonées d'une plante à l'autre. À plusieurs reprises dans l'évolution, des plantes se sont spécialisées dans l'exploitation du carbone tiré des plantes voisines par le biais du champignon. Plus de 400 espèces, réparties dans 87 genres, ont ainsi perdu leur chlorophylle, et sont dites « mycohétérotrophes », comme la monotrope, *Monotropa hypopithys* L., Ericaceae, ou la néottie nid d'oiseau, *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich., Orchidaceae. On peut s'étonner de ce renversement de la relation habituelle, mais il est connu depuis longtemps dans la germination des orchidées, dont les graines, dépourvues de réserves, germent en un organisme souterrain et non chlorophyllien, le protocorme, grâce aux apports de champignons qui les colonisent. Parfois, ce champignon est un simple saprophyte du sol, mais dans d'autres cas il est mycorhizien et tire son carbone des plantes voisines. L'utilisation de carbone issu des réseaux mycorhiziens ne se limite pas aux plantes mycohétérotrophes : certaines plantes photosynthétiques utilisent aussi cette source de carbone pour améliorer leur budget carboné. On les dit mixotrophes (figure 4b) : c'est le cas de plantes des sous-bois sombres, comme de jeunes arbres ou des Ericaceae du genre *Pyrola*, qui gagnent ainsi jusqu'à 80 % de leur carbone. Ces plantes mixotrophes, nourries par des champignons ectomycorhiziens, exploitent donc indirectement les ressources des arbres qui leur font de l'ombre ! On ignore ce que gagne le champignon dans de telles associations : soit il reçoit des vitamines (figure 4b), soit... il est purement et simplement exploité, auquel cas la relation aurait secondairement évolué en parasitisme. Au passage, on notera que les champignons mycorhiziens altèrent quelque peu la balance compétitive au détriment des plantes ayant gagné la compétition vers la lumière.

Même sans transfert direct de carbone, une plante peut être bénéfique à une autre en nourrissant leur champignon mycorhizien commun, évitant ainsi à la seconde le coût en carbone de l'association. Ainsi des champignons endomycorhiziens modulent-ils l'interaction de la Graminée *Panicum sphaerocarpon* Elliott et de la Plantaginaceae *Plantago major* L. La Graminée favorise le développement de champi-

gnons qui nourrissent mieux le plantain qu'elle-même : elle favorise donc indirectement le plantain. Cette entraide indirecte modifie, comme précédemment, la compétitivité des plantes et augmente la diversité végétale chaque fois que les plantes les moins compétitives sont favorisées. Une telle rétroaction négative pourrait contribuer à la dynamique de la végétation : lorsqu'un milieu a été perturbé, il est repeuplé progressivement par une suite d'espèces qui apparaissent puis disparaissent en laissant la place à d'autres, permettant le retour au couvert forestier. On parle de successions écologiques. Des entraides indirectes peuvent contribuer à expliquer ces successions : dans les chênaies de Corse, le chêne vert remplace le maquis en s'installant grâce aux champignons mycorhiziens associés aux arbousiers ; il ne peut donc s'installer qu'après que les arbousiers ont colonisé le maquis. À l'opposé, les plantes du stade adulte de la végétation sont sans doute moins soumises à de telles rétroactions négatives : elles favoriseraient plutôt des partenaires qui leur sont, en retour, plus profitables qu'à d'autres espèces végétales. Des études récentes sur *Centaurea maculosa*, une Asteraceae européenne invasive en Amérique du Nord, ont suggéré que les plantes exotiques invasives pouvaient, entre autres avantages compétitifs, s'appuyer sur de telles rétroactions, en recrutant un cortège de champignons qui les favorise plus que les plantes voisines.

Ainsi la végétation apparaît-elle, en partie, comme le produit des communautés microbiennes souterraines... Au bout de ce cheminement, on ne peut plus voir la plante comme un organisme autonome, sa morphologie, son fonctionnement, son écologie et même son évolution étant profondément marqués par la symbiose mycorhizienne. Des gestes anodins prennent un sens différent : la désinfection du sol par des fongicides, par exemple, ne peut plus être systématiquement considérée comme bénéfique. Privées de leurs partenaires mycorhiziens, les plantes augmentent leur dépendance aux engrais – on entre alors dans la spirale d'une production agricole dépendant d'intrants agrochimiques. À l'inverse, bien qu'elle n'en soit qu'à ses balbutiements, la manipulation des mycorhizes à des fins agricoles ou forestières offre des alternatives séduisantes à l'utilisation d'engrais ou de pesticides nuisibles à l'environnement.

La symbiose mycorhizienne nous rappelle enfin utilement que le monde vivant, tout particulièrement le sol, est peuplé de microbes, et qu'« on a toujours besoin d'un plus petit que soi » : nous ne pouvons pas comprendre le vivant sans intégrer une dimension microbienne à notre approche !