

# Les arbres sont-ils connectés par les réseaux de champignons mycorhiziens ?

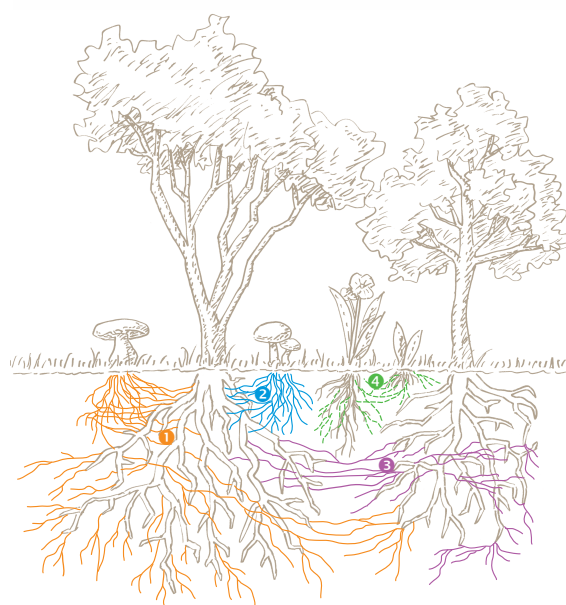
Les arbres sont associés à des champignons mycorhiziens : ceux-ci peuvent coloniser plusieurs plantes, éventuellement d'espèces différentes en raison de leur faible spécificité. En conséquence, des réseaux mycorhiziens relient les plantes. Ils semblent pouvoir échanger du carbone, mais aussi de l'eau et des sels minéraux entre les plantes, et c'est du reste un mécanisme utilisé par certaines plantes de sous-bois pour subvenir à leur besoin. Des travaux, pour l'instant en laboratoire, démontrent que des signaux d'alertes pourraient transiter dans ces réseaux.

## Les mycorhizes des arbres forestiers

Dans les forêts tempérées et boréales non perturbées, les racines des grandes essences (par exemple Pins, Epicéa, Chênes, Hêtre) portent généralement des ectomycorhizes qui peuvent être formées par plusieurs centaines d'espèces de champignons basidiomycètes (par exemple Amanites et Bolets) et ascomycètes (par exemple, les Truffes). Morphologiquement, on distingue une racine courte ectomycorhizée d'une racine courte non mycorhizée par la présence du manteau externe formé d'**hyphes** fongiques (filaments microscopiques de 5 à 100 µm de diamètre qui constituent l'appareil végétatif du champignon) recouvrant la première (Fig. 1) Les hyphes de ce manteau se développent d'une part vers l'intérieur de la racine, en s'insinuant entre les cellules du cortex racinaire, et d'autre part vers l'extérieur en formant un **mycélium** (appareil végétatif du champignon constitué d'hyphes interconnectés entre eux) qui explore le sol. Alors que la croissance des hyphes à l'intérieur de la racine est limitée à la partie périphérique de la racine (pas d'entrée dans les vaisseaux conducteurs des sèves), la croissance des hyphes externes peut



**Figure 1. Racine d'épicéa ectomycorhizée par le Laccaria amethyste (*Laccaria amethystina*)**



être extrêmement importante (jusqu'à 1000 m de mycélium/m de racine), augmentant ainsi considérablement le volume de sol prospecté. Ce mycélium peut ainsi mobiliser des éléments minéraux inaccessibles aux racines de l'arbre-hôte et les lui fournir, sous leur forme initiale ou après les avoir transformés. L'établissement d'associations symbiotiques mycorhiziennes apparaît comme une stratégie importante pour assurer la survie et la croissance des arbres.

**Figure 2. Réseaux mycorhiziens en forêt** (les filaments des champignons sont représentés par des couleurs différentes selon les espèces et seul un petit nombre d'espèces est dessiné pour des raisons de lisibilité). Les arbres (et quelques plantes herbacées comme des orchidées forestières) sont reliés par des champignons formant des ectomycorhizes comme (3) et (4), bien que certains champignons puissent être spécifiques (2). Les plantes herbacées et certains arbustes partagent des champignons différents (4), produisant des endomycorhizes, et forment un réseau indépendant qui n'est pas décrit dans le texte. Modifié de van der Heijden et al. (2015), *New Phytol.* 205 : 1406.

Ces hyphes externes peuvent également entrer en association avec les racines des plantes voisines. Pendant plus d'un siècle, l'étude de la symbiose mycorhizienne a construit l'idée d'une association entre *une* plante et *un* champignon uniquement. Des recherches conduites au laboratoire et sur le terrain, révèlent cependant que ces associations mutualistes établissent des interactions bien au-delà de deux partenaires. La symbiose mycorhizienne structure un véritable réseau de plantes et de champignons d'espèces différentes, reliés entre eux : jusqu'à plusieurs centaines d'espèces de champignons par arbre et une vingtaine d'arbres colonisés par un même champignon. Des plantes voisines, même d'espèces différentes, peuvent donc partager des champignons communs (Fig. 2). L'exploration des implications fonctionnelles de ces réseaux commence à peine.

### Les réseaux mycorhiziens permettent des flux nutritifs entre plantes

Des expérimentations spécifiques ont permis de montrer que des flux nutritifs importants sont échangés entre plantes. Ils portent sur des composés carbonés (encadré 1) et sur d'autres ressources, notamment l'azote, le phosphore et l'eau (encadré 2).

#### Encadré 1. Flux nutritifs carbonés : quelques expériences

Dans les années 1990, le Professeur Suzanne Simard, a marqué de jeunes bouleaux et sapins de Douglas (dont 90% des racines étaient ectomycorhizées par les mêmes champignons), par l'apport de CO<sub>2</sub> enrichi en isotopes différents du carbone, respectivement <sup>13</sup>C et <sup>14</sup>C. Ces marquages révèlent que le bouleau et le sapin de Douglas, connectés par les réseaux mycorhiziens souterrains, reçoivent chacun du carbone l'un de l'autre, avec un flux net en faveur du sapin de Douglas. La quantité de carbone reçu par ce dernier équivaut à 10 à 25% de sa photosynthèse, avec un maximum pour les individus les plus à l'ombre ! Le réseau ectomycorhizien est donc bien impliqué dans les transferts entre bouleau et sapin de Douglas. Une expérience plus récente (Klein et al., 2016) réalisée dans une forêt du Jura suisse évalue que 4% des composés carbonés issus de la photosynthèse d'un arbre sont transportés dans les arbres voisins connectés au même réseau mycorhizien. Toutefois, dans ce cas, le flux net est vraisemblablement nul entre les arbres, qui donnent et reçoivent. Ces mesures instantanées du flux de carbone ne permettent néanmoins pas de calculer l'impact global sur la plante durant toute la saison de végétation, et sur son budget nutritionnel à long terme.

#### Encadré 2 Flux d'échanges entre plantes d'azote, de phosphore et d'eau

Le réseau mycorhizien permet l'échange d'autres ressources que les composés carbonés entre plantes, comme le démontrent des dispositifs simples où on cultive deux plantes mycorhizées dans un même sol, en séparant leurs racines par une membrane à maille variable. Si la maille est fine (20-40 micromètres), elle laisse passer les hyphes de champignons qui établissent un réseau entre les plantes. Si elle est très fine, seules l'eau et les substances solubles passent à travers la membrane. On injecte ensuite une ressource marquée (<sup>15</sup>N, <sup>33</sup>P) à l'une des plantes : si les composés marqués sont transportés à la plante voisine uniquement quand le champignon fait le lien, c'est que le transfert est assuré par le réseau mycélien, et non le sol. On a ainsi pu démontrer des flux d'azote, de phosphate, ou encore d'eau par le réseau mycorhizien (Motosugi et Terashima, 2008 ; He et al., 2005).

### Le degré de dépendance nutritive au réseau mycorhizien diffère selon les espèces

Ces dernières années plusieurs expérimentations (Selosse et Roy, 2012 ; Hynson et al., 2013) ont démontré que plusieurs espèces d'orchidées et d'éricacées (la famille de la bruyère), bien que vertes, sont partiellement nourries par un réseau mycorhizien qui les relie aux arbres voisins ! Elles s'adaptent ainsi à l'ombre des forêts, et complètent leur alimentation photosynthétique en récupérant des composés carbonés des arbres voisins, grâce au réseau mycorhizien, car elles partagent les mêmes champignons. Cette nutrition mixte, où les molécules carbonées sont à la fois issues de photosynthèse et du réseau mycorhizien, est appelée mixotrophie. La démonstration provient d'une propriété naturelle qui fait l'affaire des scientifiques : les champignons cèdent des ressources carbonées naturellement enrichies en un isotope rare du carbone, le <sup>13</sup>C, dont l'abondance dans la plante permet donc d'estimer la fraction de la biomasse venue du champignon. Cette fraction est variable, et augmente quand les plantes grandissent à l'ombre : elle peut atteindre jusqu'à 90% du carbone de la plante. Il existe, de façon similaire, un enrichissement en <sup>15</sup>N.

Chez certaines orchidées mixotrophes de surcroît, de fantomatiques mutants blancs, ayant perdu toute chlorophylle (Fig. 3), survivent plusieurs années, entièrement nourris par leurs champignons mycorhiziens (Roy et al., 2013) ... Certes, ils produisent moins de graines, car les ressources de la photosynthèse leur font défaut, mais ils démontrent le rôle nutritif du réseau pour les espèces mixotrophes, chez qui la photosynthèse devient facultative. De plus, de tels mutants de plantes mixotrophes ont sans doute engendré les espèces sans chlorophylle : ces espèces forestières totalement non-chlorophylliennes, mais non parasites directes d'autres plantes, sont entièrement nourries par les champignons qui forment des réseaux mycorhiziens : on les dit mycohétérotrophes, comme la néottie nid-d'oiseau (*Neottia nidus-avis* ; Fig. 4), une orchidée, ou encore le monotrope (*Hypopitys monotropa*), une éricacée.



**Figure 3.** Chez les orchidées forestières mixotrophes, normalement vertes, des individus sans chlorophylle survivent parfois, nourris par le réseau mycorhizien. On voit ici deux pieds de Céphalanthère pâle (*Cephalanthera damasonium*), l'un vert à gauche (le type habituel de l'espèce) et l'autre dépourvu de chlorophylle à droite. Crédit photo P. Pernot.

**Figure 4.** Les plantes mycohétérotrophes forestières sont entièrement nourries par le réseau mycorhizien qui les relie aux arbres. A gauche, le Monotrope ou Sucepin (*Hypopitys monotropa*, une éricacée) ; à droite, la Néottie (*Neottia nidus-avis*, une orchidée). Crédit photo M.-A. Selosse.



Le réseau mycorhizien permet à ces plantes de vivre à l'ombre de nos forêts... Dans les sous-bois tropicaux, sous l'ombre dense des canopées épaisses, de telles espèces sans chlorophylle abondent, parmi lesquels des représentants sans chlorophylle des familles des gentianes par exemple. Elles sont nourries, grâce à des champignons partagés avec les racines des arbres de la canopée... Les arbres semblent avoir gagné la compétition pour la lumière, mais ils sont en fait rattrapés par de plus petites plantes qui, dans leur ombre, utilisent les réseaux mycorhiziens !

### La transmission de signaux d'alerte

Terminons en mentionnant un effet inattendu entre plantes reliées par un réseau mycorhizien : elles peuvent même partager des signaux d'alertes (Barto et al., 2012) ... que n'échangent pas, en revanche, deux plantes n'ayant pas de champignons communs. Dans une plante infectée par un champignon pathogène, ou grignotée par un insecte herbivore, des réactions de défense se mettent en place qui limitent l'attaque. Dans certains cas, les plantes proches reliées par un réseau mycorhizien, quant à elles vierges de toute attaque, mettent en place des défenses similaires en un à deux jours après l'attaque de leur voisine ! On a pu parler « d'autoroutes de l'information » entre plantes, mais on ignore la nature des signaux, et la façon dont ils transitent dans les hyphes (ou à leur surface) ; de plus, les hyphes dans le sol constituent plutôt... un ensemble de chemins vicinaux, multiples et petits, même s'ils portent efficacement les informations.

S'agit-il d'une ou plusieurs molécule(s) qui circule(nt) ou diffuse(nt) dans ou à la surface des hyphes ? Des dépolarisations le long des hyphes ont même été proposées – mais on ne sait encore rien du mécanisme. Bien plus, ces transmissions de signaux ont été démontrés en pots, ou en mésocosmes (systèmes de blocs de sols élevés en pépinière ou en serre), et leur évaluation dans la nature reste à faire. De la nutrition, nous sommes arrivés à un aspect protecteur des réseaux mycorhiziens : mais il reste du chemin avant de comprendre l'importance exacte de ces rôles pour l'arbre.

### Sur les causes évolutives de la coopération entre plantes

L'avantage pour une plante d'avertir ou de nourrir des voisines qui sont aussi ses concurrentes n'est pas évident. En effet, deux plantes voisines sont en compétition pour la lumière, ou les ressources du sol qu'elles partagent. Récemment, une certaine littérature de vulgarisation a un peu vite conclu à un principe d'entraide entre végétaux. Mais favoriser ses voisines, c'est partager une partie de ses ressources, donc risquer de produire moins de descendants. Une telle situation n'est donc pas sélectionnée (est sélectionnée ce qui augmente le nombre de descendants). Pour résoudre ce paradoxe, deux hypothèses sont avancées (Selosse et al., 2006).

Le premier mécanisme peut jouer entre plantes de mêmes espèces : c'est la sélection de parentèle. Ce mécanisme sélectif annule le risque d'aider une plante qui n'aiderait pas en retour : si cette plante est fortement apparentée (par exemple parce que les deux plantes sont issues du même pied mère voisin), les descendants de l'une seront de toute façon très proches de ceux de l'autre. Donc l'entraide aboutit presque aux mêmes descendants. Le paradoxe ci-dessus est contourné si l'entraide augmente le nombre global (la somme) des descendants des plantes en interaction. On pense que ce mécanisme pourrait exister entre un arbre-mère et ses descendants autour de lui, et expliquer un effet qui aide les plantules apparentées germant à l'ombre, en un effet dit de 'pouponnière'.

Cela n'explique pas les coopérations par réseau mycorhizien entre espèces différentes. Dans ce cas, on peut envisager que la coopération est contrainte, pour des raisons différentes. Dans les cas où une plante reçoit du carbone ou de l'azote du champignon en grande quantité (comme dans la mixotrophie), il se peut qu'elle soit simplement un parasite du champignon (et de là, indirectement, des autres plantes qui sont associées à celui-ci). Il est également envisageable que le champignon contrôle lui-même les flux de ressources dans le réseau mycorhizien. Dans ce dernier cas, on peut faire l'hypothèse que cette répartition entre plantes voisines a été sélectionnée car le champignon pratiquant de tels échanges « lisse » la compétition et est plus assuré d'avoir toujours une plante-ressource ; au contraire, un champignon qui laisserait une ou deux plantes gagner la compétition aura de moins nombreux partenaires et risquerait plus si l'un d'entre eux vient à mourir.

Les réseaux mycorhiziens montrent finalement que la plante n'est pas seule dans son milieu, et qu'une part plus ou moins grande de son fonctionnement et de son évolution dépend seulement de ses champignons mycorhiziens, mais aussi des autres plantes avec lesquelles ceux-ci interagissent, donc d'un réseau d'interactions.

### Ce qu'il faut retenir

- Un arbre peut être associé à plusieurs champignons mycorhiziens, et vice versa : il en résulte des réseaux mycorhiziens reliant les arbres entre eux, et à certaines plantes de sous-bois.
- Des échanges de carbone ont lieu entre plantes par ce biais mais hormis quelques plantes de sous-bois, le bilan entre protagonistes reste mal connu.
- Des échanges de signaux d'alertes, démontrés au laboratoire, pourraient exister en forêt.
- Ces échanges seraient largement sélectionnés par l'évolution du champignon, qui en est le premier avantage.

#### Pour en savoir plus

Jean Garbaye (2013) La symbiose mycorhizienne. Quae, 280p.  
 Marc-André Selosse (2017) Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations. Actes Sud, 368 p.