

Que sont les symbioses des plantes ?

Fiche QUESTIONS SUR... n° 06.02.Q05

septembre 2022

Mots clés : symbiose plantes - mitochondrie - chloroplaste

La plante n'existe pas sans symbioses, insistons sur ce pluriel. Chacune de ses cellules végétales comporte deux types de bactéries, respectivement devenues mitochondries et chloroplastes. Au cours de son évolution, le génome nucléaire des plantes a recueilli des gènes issus de ces bactéries, d'une importance majeure pour la cellule végétale : le génome de la plante est donc lui-même chimérique ! De surcroît, la plante terrestre n'est sans doute apparue qu'au travers d'une symbiose.

La plante ne peut être considérée comme un organisme isolé : sa physiologie et sa niche écologique sont le produit d'interactions symbiotiques avec d'autres organismes, qu'il faut identifier pour améliorer la compréhension et notre utilisation des ressources végétales.

Cette fiche va considérer les deux symbioses communes à toutes les plantes, puis présentera la diversification de ces symbioses au cours de l'évolution des plantes.

Histoire lointaine

Divers indices suggèrent qu'une association avec des champignons a permis aux ancêtres aquatiques des plantes de coloniser le milieu terrestre, il y a 470 millions d'années ; grâce aux champignons, les ancêtres auraient eu accès aux nutriments minéraux du substrat. Par la suite, au cours de l'évolution terrestre, les plantes ont diversifié leurs symbioses : certaines ont recruté des symbiotes protecteurs, comme des acariens, des fourmis ou des champignons endophytes toxiques pour les herbivores ; d'autres ont formé de nouvelles alliances nutritives au pays des racines ; des bactéries fixatrices d'azote (rhizobiacées, actinomycètes) ont été recrutées, par exemple dans diverses lignées de rosidées. L'association mycorhizienne s'étant diversifiée, des partenaires fongiques différents ont permis la conquête de nouveaux climats et des sols associés. Certaines plantes (notamment les orchidées et les éricacées) ont accru leur dépendance à la symbiose, devenant hétérotrophes en exploitant leurs champignons mycorhiziens comme source de carbone.

La cellule végétale, une symbiose

La plante est elle-même une symbiose, car ses cellules abritent des bactéries, comme de nombreux autres organismes dits eucaryotes dont les cellules possèdent un noyau : animaux, champignons, protozoaires. Les cellules de la plante sont divisées en compartiments, qui chacun remplit une ou plusieurs fonctions ; parmi eux, le chloroplaste (où a lieu la photosynthèse) et la mitochondrie (où a lieu la respiration fournissant leur énergie aux organes non chlorophylliens le jour, et à l'ensemble de la plante la nuit) ont plusieurs points communs. D'abord, ces compartiments n'apparaissent jamais *de novo* : ils résultent toujours de la division d'une mitochondrie ou d'un chloroplaste préexistant, évoquant des bactéries qui se divisent ; perçue dès la fin du XIX^e siècle, cette observation avait conduit à l'idée qu'ils aient une nature bactérienne, et dans la seconde moitié du XX^e siècle d'autres arguments ont étayé cette idée :

- les deux membranes qui surmontent les compartiments peuvent être vues comme étant une membrane propre de la bactérie et une membrane de phagocytose, mise en place lorsque la cellule hôte ancestrale a avalé ces bactéries ;

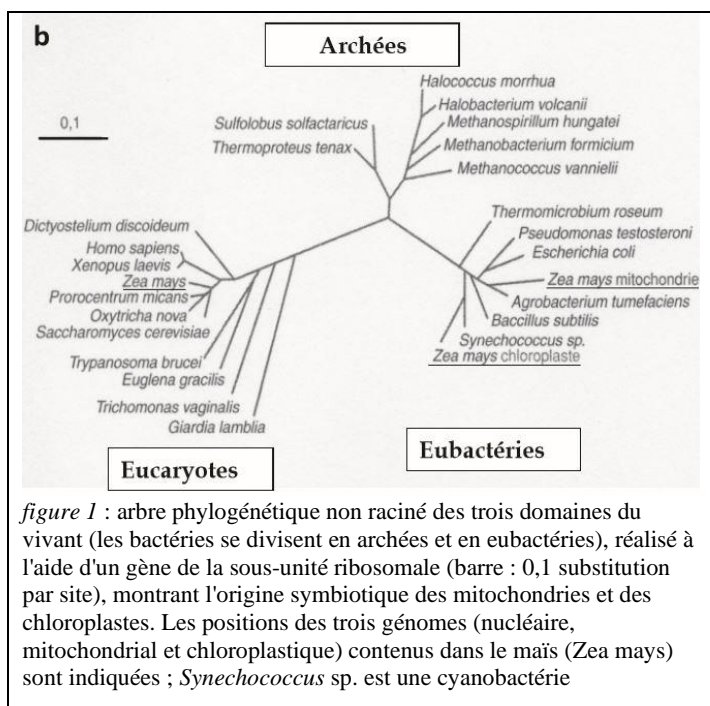


figure 1 : arbre phylogénétique non raciné des trois domaines du vivant (les bactéries se divisent en archées et en eubactéries), réalisé à l'aide d'un gène de la sous-unité ribosomale (barre : 0,1 substitution par site), montrant l'origine symbiotique des mitochondries et des chloroplastes. Les positions des trois génomes (nucléaire, mitochondrial et chloroplastique) contenus dans le maïs (*Zea mays*) sont indiquées ; *Synechococcus* sp. est une cyanobactérie

- les composants de la membrane interne, mais aussi les métabolismes concernés (respiration, photosynthèse), sont maintenant reconnus comme typiques de bactéries ;
- ces compartiments comportent un génome dont structure et gènes ont des affinités bactériennes.

Par des méthodes de phylogénie moléculaire, les gènes codés permettent de retrouver les parentés avec des bactéries libres : bien que modifiés par une longue vie intracellulaire, les chloroplastes sont des cyanobactéries, alors que les mitochondries sont des alphaprotéobactéries (*figure 1*). Cette nature chimérique de la plante est souvent implicitement niée : quand on parle du maïs, on méconnaît qu'il s'agit d'un consortium symbiotique entre une cellule hôte et deux bactéries ! Certes, leurs fonctionnements sont à présent si intimement liés qu'il n'y plus de raison fonctionnelle à distinguer ces lignées incapables de vivre les unes sans les autres ; mais le maïs n'en est pas moins une communauté symbiotique par son origine, et certains herbicides agissant sur les chloroplastes sont en fait, des bactéricides affectant les bactéries photosynthétiques.

Bien plus, au cours de son évolution, le génome nucléaire des plantes a recueilli des gènes issus de bactéries, d'une importance majeure pour la cellule végétale : le génome de la plante est donc lui-même chimérique ! Chez *Arabidopsis thaliana*, près de 10 % du génome est d'origine cyanobactérienne. Parmi les gènes venus du chloroplaste, et maintenant exprimés dans le noyau, on compte ceux des protéines qui la synthétisent, la cellulose de la paroi cellulaire et ceux des phytochromes, ces protéines qui perçoivent la lumière ambiante et régulent l'expression des gènes et la morphogenèse en fonction de celle-ci.

La colonisation du milieu terrestre : une symbiose

Les plantes proprement dites – c'est-à-dire les eucaryotes verts terrestres (ou embryophytes) – sont apparues il y a environ 470 millions d'années, à partir d'ancêtres aquatiques. Leur sortie des eaux reste mal comprise : en effet, une algue recueille toutes ses ressources (eau, gaz, sels minéraux et lumière) dans le compartiment aquatique, alors que les plantes terrestres utilisent une niche écologique compartimentée (eau et sels minéraux dans le sol, versus gaz et lumière dans l'air). La question est d'autant plus délicate que les fossiles les plus anciens ne présentent pas de racines.

Actuellement, les racines de plus de 90 % des végétaux sont associées à des champignons du sol, en particulier des glomérromycètes. Ces champignons pénètrent dans les racines où ils forment un organe mixte, la mycorhize, et se développent aussi dans le sol où ils absorbent de l'eau et des sels minéraux. Au sein de la racine, au niveau de structures ramifiées appelées arbuscules, une partie de ces ressources est échangée contre des sucres, vitaux pour les champignons. L'universalité de l'endomycorhize à arbuscules pourrait provenir de l'ancêtre commun des plantes, car :

- la datation de l'apparition des glomérromycètes – réalisée par horloge moléculaire – serait (à quelques dizaines de millions d'années près...) contemporaine de la sortie des plantes hors des eaux ;
- les plus anciens fossiles se prêtant à des analyses de tissus (470 millions d'années) montrent déjà, dans les rhizomes d'*Aglaophyton* ou *Rhynia*, une colonisation par des glomérromycètes.

Ces indices suggèrent qu'une symbiose avec des champignons a permis aux ancêtres aquatiques de coloniser le milieu terrestre : la plante terrestre n'est donc sans doute apparue qu'au travers d'une symbiose. Les endomycorhizes à arbuscules seraient les formes actuelles prises par cette symbiose ancestrale sur un organe souterrain apparu entre-temps : la racine.

L'appel des plantes aux symbioses, pour se protéger

Symbioses avec des insectes

À diverses reprises, les plantes ont recruté des symbiotes protecteurs, souvent des arthropodes comme des acariens ou des fourmis (*figure 2*) : la plante leur offre des domacies (abris), voire des aliments (nectar), qui les attirent ; en retour, les arthropodes protègent la plante, en défendant leur lieu de nourrissage et d'habitation (cas des fourmis), ou en se nourrissant des agresseurs (cas des acariens).

Les symbioses à fourmis (plantes dites myrmécophiles) sont communes en milieu tropical. En plus d'une protection, ces fourmis apportent des sels minéraux à la plante, que celle-ci exploite à partir de leurs déjections, par exemple dans le cas des plantes épiphytes qui n'ont pas accès au sol. L'association est parfois plus complexe : les fourmis cultivent un champignon dans leurs domacies, avec leurs déchets et qui, à son tour, alimenterait les fourmis et la plante en recyclant l'azote et le phosphore.

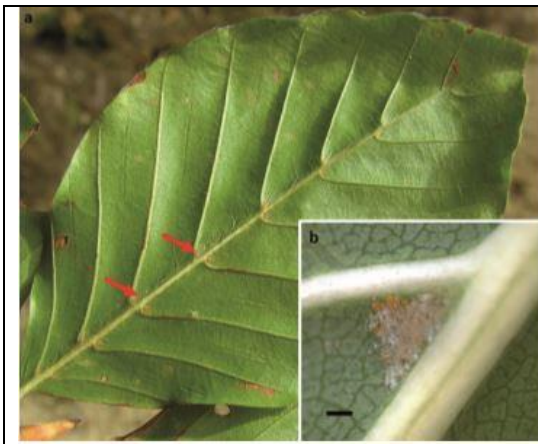


figure 2 : domacies à acariens des ligneux des zones tempérées. (a) Face inférieure de feuille de hêtre (*Fagus sylvatica*) montrant la pilosité constituant des domacies à la divergence des nervures ; deux d'entre elles sont fléchées en rouge. (b) Détail d'une domatie de chêne rouge (*Quercus ruber*) à la divergence de deux nervures, avec acariens rouges et exuvies blanchâtres (barre = 1 mm).

Les symbioses à acariens fongivores et carnivores se rencontrent dans la plupart des arbres tempérés qui nous entourent : des touffes de poils, à l'aisselle des nervures des feuilles, constituent les domacies attirant les acariens (figure 2). Des expériences d'ajout de ces touffes montrent que celles-ci suffisent à attirer ces acariens, et augmentent la vigueur reproductive des plantes grâce aux ressources économisées.

Symbioses avec les champignons

Les champignons sont devenus des défenseurs des plantes. On sait aujourd'hui qu'une partie de la résistance des tissus végétaux aux maladies s'explique par la présence de micro-organismes endophytes, champignons et bactéries : nourris par la plante, ils la défendent contre les pathogènes. Parfois, ces micro-organismes ont aussi des rôles trophiques en apportant certaines vitamines ou des hormones : ainsi, des bactéries endophytes banales, les méthylobactéries (qui se transmettent de génération en génération par les graines) synthétiseraient des cytokinines utiles aux plantes, notamment lors de la germination.

La diversification des symbioses racinaires des plantes

Des plantes ont conclu des alliances nutritives racinaires, en recrutant des bactéries fixatrices d'azote, tels les rhizobiums des nodosités des fabacées¹ ou les actinomycètes des actinorhizes de l'aulne (figure 3).

La fixation de l'azote exige beaucoup de carbone pour bâtir et nourrir les organes symbiotiques : pour fabriquer 1 mg de matière sèche, une fabacée doit fixer 810 mg de carbone, contre 510 mg pour une espèce sans nodosité ! Ceci explique que cette symbiose ne soit pas universelle, bien qu'elle affranchisse la plante de trouver de l'azote dans le sol. L'association mycorhizienne s'est elle-même diversifiée, et des partenaires fongiques différents ont permis la conquête de nouveaux milieux.

L'ectomycorhize : des dizaines d'apparitions indépendantes de l'ectomycorhize auraient eu lieu, tant du côté des champignons (80 fois) que de celui des plantes, surtout sur les plantes ligneuses des milieux tempérés (13 fois). Elles réussissent sur les sols assez pauvres et acides, où la minéralisation est lente. La capacité de certains champignons ectomycorhiziens à exploiter de l'azote et du phosphate organique les rendrait plus utiles sur ces sols. Il semble que



figure 3 Actinorhize d'aulne glutineux (bétulacées) ; barre : 1 cm.

beaucoup d'associations ectomycorhiziennes sont apparues à la transition éocène/oligocène, caractérisée par un refroidissement mettant en place le climat et les sols tempérés.

L'endomycorhize : bien que leur origine ne soit pas datée, les endomycorhizes à pelotons des éricacées² relèvent d'une adaptation à des sols encore plus acides et pauvres en azote (figure 4), où la minéralisation est encore plus lente : elles permettent aux éricacées de coloniser des landes infertiles et des zones de hautes latitudes ou altitudes où le froid ralentit la minéralisation. Certaines plantes ont accru leur dépendance à la symbiose : elles sont devenues hétérotrophes en exploitant leurs champignons mycorhiziens comme source de carbone. C'est le cas des orchidées et de certaines pyroles (éricacées) : les graines, ténues et dépourvues de réserve, ne germent qu'après avoir été colonisées par un champignon qui apporte du carbone et toutes les

¹ une des plus importantes familles de légumineuses à fleurs

² famille de petits arbrisseaux à fleurs

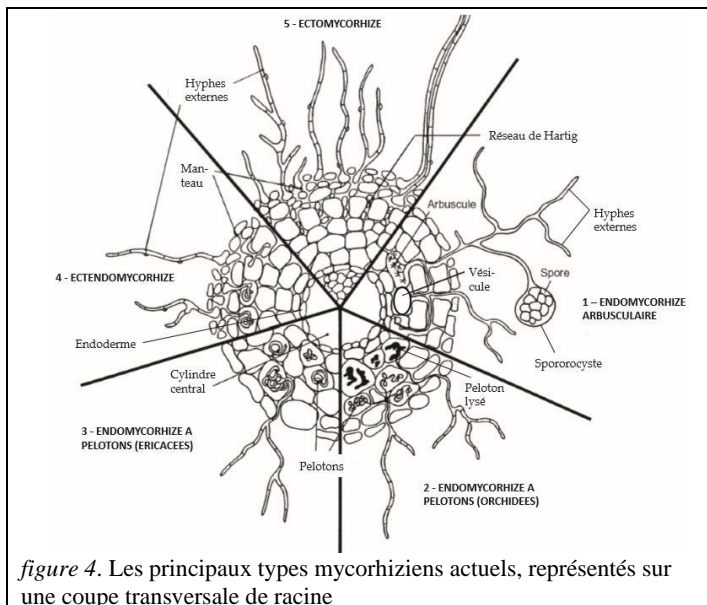


figure 4. Les principaux types mycorhiziens actuels, représentés sur une coupe transversale de racine

ressources minérales nécessaires (peut-être s'agit-il même d'un parasitisme de la part de la plante). Beaucoup d'espèces, vertes à l'âge adulte, mettent ensuite en place une association mycorhizienne plus classique. Bien plus, des espèces complètement non chlorophylliennes sont apparues dans ces groupes : les monotropes (éricacées) et certaines orchidées (figure 5) qui se nourrissent exclusivement de carbone fongique. Leurs champignons mycorhiziens se nourrissent eux-mêmes en carbone auprès d'autres plantes, autotrophes celles-là, qu'ils mycorhizent également.

En créant des liens entre plantes, certaines symbioses ouvrent la voie à des interactions entre plantes par l'intermédiaire du champignon, par exemple le transfert de carbone.

Il convient de signaler diverses réversions vers un état non symbiotique. Cela ne veut pas dire que ces plantes n'interagissent pas étroitement avec des micro-organismes, et d'ailleurs on commence à découvrir la diversité des interactions avec les organismes, bactériens ou fongiques, de la rhizosphère : ceux-ci fixent l'azote, mobilisent le phosphore, protègent la racine des pathogènes ou de substances toxiques, et forment des interactions moins visibles morphologiquement mais déterminantes pour l'exploitation du sol, chez les plantes mycorhizées comme chez celles qui ne le sont pas.

Pour conclure

De multiples symbioses impliquent des plantes. Enfant d'amours illégitimes entre des bactéries et des eucaryotes, la plante est elle-même amante exotique pour des organismes d'affinités variées. Si l'étude de plantes axéniques (cultivées en l'absence d'autre organisme) a permis des progrès scientifiques considérables, elle ne peut à elle seule expliquer la vie des plantes *in situ*.

La plante ne se conçoit qu'en lien avec d'autres organismes. C'est un aspect du phénotype étendu, au sens de Dawkins (1999) : son phénotype ne résulte pas seulement de son génotype, mais aussi des organismes qu'elle recrute dans le milieu ou dont elle hérite de ses parents.



figure 5 : *Neottia nidus-avis*, la néottie nid-d'oiseau, orchidée hétérotrophe. Non-chlorophyllienne, elle est nourrie en carbone par ses champignons mycorhiziens qui colonisent les arbres voisins où ils trouvent le carbone nécessaire à leur subsistance.

Marc-André SELOSSE et Patrick OLLIVIER, membres de l'Académie d'Agriculture de France

Ce qu'il faut retenir :

Il est maladroit de considérer la plante comme un organisme isolé : sa physiologie et sa niche écologique sont le produit d'interactions symbiotiques avec d'autres organismes. C'est ce que nous devons prendre en compte pour améliorer notre compréhension et notre utilisation des ressources végétales.

La recherche, comme la pratique, n'ont que trop attendu, et des leviers d'actions considérables sommeillent en attendant que nous prenions en compte le fonctionnement symbiotique de la plante, forgé par des centaines de millions d'années de coévolution.

Pour en savoir plus :

- M-A.SELOSSE : *Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations*, Actes Sud, 2017
- M-A.SELOSSE, C. STRULLU-DERRIEN : *Origins of the terrestrial flora : a symbiosis with fungi ?* in M.-C. MAUREL and P. GRANDCOLAS, Editions ORIGINS – Studies in Biological and Cultural Evolution. BIO Web of Conferences 4, 00009. EDP Science, Paris, 2015
- J-M. ARCHIBALD : *One Plus One Equals One: Symbiosis and the Evolution of Complex Life*, Oxford University Press, 2014