

## Le microbiote symbiotique, clé de la santé végétale



**Marc-André Selosse**, professeur au Muséum national d'histoire naturelle (Paris), dirige l'équipe « Interactions et évolution végétale et fongique », au sein de l'Institut de systématique, évolution, biodiversité (unité CNRS, UMR 7205). Il a été jusqu'en 2013 professeur à l'université de Montpellier et a effectué ses recherches au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive. Ses recherches portent sur l'écologie et l'évolution des associations symbiotiques, en particulier les symbioses mycorhiziennes. Il est aussi professeur aux universités de Gdansk (Pologne) et Kunming (Chine), membre de l'Académie d'agriculture de France, président de la Fédération BioGée (<http://www.biogee.org/>) et éditeur de quatre revues scientifiques. Il contribue à la diffusion de l'information



scientifique auprès du grand public à travers les médias et conférences, et par plusieurs ouvrages sur les symbioses (2000), les microbiotes (2017) et les tannins (2019).

**Vivienne Gianinazzi-Pearson**, directrice de recherche CNRS, éditrice de l'A3 Magazine. Sa carrière scientifique est présentée à la page 3.

**Résumé :** C'est une erreur de considérer les plantes comme des organismes isolés : leur physiologie et leur niche écologique sont le produit d'interactions avec d'autres organismes. Comme nous et les animaux, elles dépendent intimement de microbes (microorganismes) pour une vie saine et un développement harmonieux. Toujours pris dans un réseau d'interactions microbiennes, les plantes ne sont donc... jamais seules. C'est ce qui est essentiel de prendre en compte pour améliorer la compréhension, la conservation et l'utilisation des ressources végétales.

### LE MICROBIOTE VÉGÉTAL

Les plantes supérieures étant des organismes sessiles, elles doivent faire face *in situ* aux contraintes de la nature tels que des stress nutritifs, des bioagresseurs, les changements climatiques, la sécheresse etc. Elles ne peuvent le faire qu'en interaction concertée avec d'autres organismes : le phénotype d'une plante ne résulte pas seulement de son génotype, mais aussi d'une myriade de microorganismes qu'elle recrute dans le milieu ou dont elle hérite de ses parents. L'adaptation des plantes aux fluctuations de l'environnement est assurée grâce à ce réseau omniprésent de compagnons microbiens - le microbiote<sup>1</sup> végétal ou phytobiote - qu'elles hébergent et avec lequel elles forment un supraorganisme ou holobionte.

Le microbiote végétal consiste à la fois en une partie innée et une partie acquise. En effet, les cellules de la plante abritent des organites d'origine bactérienne,

porteurs de gènes et capables de division (1). C'est le cas des chloroplastes (lieu de la photosynthèse) et des mitochondries (lieu de la respiration et de la production d'énergie) qui résultent toujours de la division d'une mitochondrie ou d'un chloroplaste préexistant. Ces deux organites sont entourés de deux membranes qui peuvent être vues comme, respectivement, une membrane propre de la bactérie et une membrane de phagocytose, mise en place lorsque la cellule hôte ancestrale a « ingéré » ces bactéries. Enfin, l'analyse des gènes codés par ces organites a permis de retrouver des parentés avec des bactéries libres, bien que modifiés par une longue vie intracellulaire : les chloroplastes sont en fait des Cyanobactéries, alors que les mitochondries sont des Alpha-protéobactéries (2). Étonnamment, ce microbiote végétal inné est systématiquement ignoré : quand on parle d'une plante, on méconnaît qu'il s'agit d'un consortium symbiotique entre une cellule hôte et deux bactéries, incapables de vivre les unes sans les autres. Ainsi, certains herbicides agissant sur les chloroplastes ne sont en fait que des bactéricides affectant les bactéries photosynthétiques !

Le microbiote acquis d'une plante est composé de bactéries ou de champignons, pour la plupart des symbiotes, qui colonisent les parties aérienne et racinaire et qui jouent un rôle essentiel au bon développement et à la santé de leur hôte. La composition de ce microbiote est complexe. Il prend son origine dans les populations microbiennes du sol et peut varier d'un environnement à l'autre ou entre espèces végétales. Grâce aux réseaux

moléculaires et aux gènes spécifiques, la plante-hôte reconnaît les microorganismes bénéfiques et met en place des systèmes sophistiqués d'accueil (3). Tandis que cette face cachée de la biologie des plantes reste encore mal connue en ce qui concerne le microbiote de la phyllosphère (feuilles, fleurs, fruits, tiges), les recherches sur le microbiote symbiotique des racines ont fait l'objet d'un important développement depuis le milieu du XX<sup>e</sup> siècle.

### ACQUISITION D'UN MICROBIOTE SYMBIOTIQUE POUR LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE

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 encore inconnus. Leur sortie des eaux reste mal comprise : en effet, une algue recueille toutes ses ressources (eau, gaz, sels minéraux et lumière) dans l'eau, 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 plus anciens fossiles sont dépourvus de racines...

Il est fort probable qu'une association symbiotique avec un microbiote fongique a joué un rôle dans la première colonisation du milieu terrestre par les ancêtres aquatiques des plantes (4). Actuellement, les racines d'au moins 80% des 400 000 espèces végétales terrestres s'associent à un groupe de champignons symbiotiques (taxon Gloméromycètes) pour former un organe mixte, la mycorhize (du grec *myco*, « champignon » et *rhiza*, « racine ») (5). Cette association universelle joue un rôle central dans la nutrition minérale de la plante-hôte (voir ci-dessous), et plusieurs indices suggèrent qu'elle existait déjà chez l'ancêtre commun des plantes. D'une part, l'apparition des Gloméromycètes, datée par les

méthodes d'horloge moléculaire, est contemporaine de la sortie des eaux des plantes. D'autre part, les plus anciens fossiles se prêtant à des analyses de tissus (dans la flore de Rhynie, 400 millions d'années, bien avant les dinosaures) montrent déjà, dans les rhizomes d'*Aglaophyton* ou *Rhynia*, une colonisation par des Gloméromycètes (6).

On donne le nom de mycorhizes à arbuscules aux formes actuelles de la symbiose ancestrale avec les Gloméromycètes et maintenant située dans la racine, organe apparu entre-temps. Ce nom vient du fait que les champignons impliqués se ramifient dans les cellules racinaires pour former des structures arborescentes appelées arbuscules (Fig. 1A) par lesquelles ils obtiennent des sucres issus de la photosynthèse. En même temps que les champignons prolifèrent dans les racines, ils développent dans le sol un vaste réseau de filaments (hyphes) (Fig. 1B) interconnectés entre différentes plantes. La mycorhize peut ainsi explorer un volume du sol jusqu'à 1000 fois supérieur à celui exploré par les racines seules, transportant à travers les hyphes de l'eau et des sels minéraux vers les tissus racinaires (7). Cette activité biofertilisante est vitale à la productivité d'une grande majorité de plantes dans les écosystèmes naturels, ou anthropisés, et la survie de beaucoup d'espèces végétales est impossible sans leur microbiote symbiotique mycorhizien (8) (Fig. 1C).

### LA DIVERSIFICATION DU MICROBIOTE SYMBIOTIQUE DANS LE RÈGNE VÉGÉTAL

Au cours de l'évolution terrestre des plantes, l'association mycorhizienne s'est diversifiée et des microbiotes fongiques différents ont permis la conquête de nouveaux milieux. C'est le cas de l'ectomycorhize où les champignons appartiennent aux Asco- ou Basidiomycètes (y compris des comestibles tels que la truffe ou le bolet) et

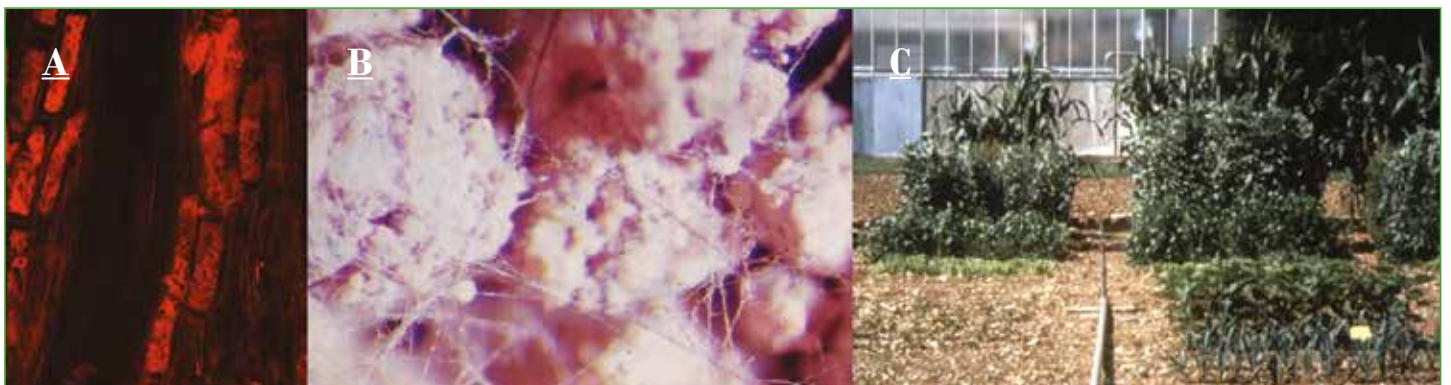


Fig. 1 : Mycorhizes à arbuscules : (A) arbuscules (colorés rouge) remplissant les cellules racinaires, (B) réseau d'hyphes ramifiant dans le sol, et (C) différentes plantes cultivées dans un sol sans (à gauche) ou avec (à droite) un microbiote mycorhizien © V. Gianinazzi-Pearson.

s'associent aux racines de plantes ligneuses, Angiospermes (Betulacées, Fagacées, Tiliacées, Cistacées, Dipterocarpacees, Fabacées, ...) ou Gymnospermes (Cupressacées ou Pinacées) (5). On considère que les ectomycorhizes datent du Crétacé (130 millions d'années, l'ère des dinosaures), mais la plupart des associations ectomycorhiziennes seraient apparues à la transition Eocène/Oligocène (56-34 millions d'années), caractérisée par un refroidissement mettant en place un climat tempéré. Même si plusieurs dizaines d'apparitions indépendantes ont eu lieu dans le temps chez les champignons et chez les plantes, les associations ectomycorhiziennes sont limitées presque exclusivement aux plantes ligneuses pérennes (environ 5% d'espèces végétales) qui dominent une grande partie des écosystèmes tempérés. Dans cette symbiose, les champignons prolifèrent entre les cellules et à la surface des racines latérales qu'ils couvrent d'un manchon mycélien (Fig. 2), à partir duquel émane un réseau mycélien souterrain qui peut atteindre 200m/g du sol et interconnecter des arbres d'âges et d'essences différents. Encore ici, le microbiote fongique obtient des sucres de la plante qu'il biofertilise en retour. Le réseau mycélien souterrain explore le sol pour le compte de l'arbre, améliorant/facilitant ainsi l'apport d'eau et de sels minéraux. La capacité de certains champignons ectomycorhiziens à exploiter de l'azote et du phosphate organique (ce dont sont incapables les Gloméromycètes) les rend plus utiles sur les sols forestiers pauvres et acides, où la minéralisation est lente.

Les Éricacées et les Orchidées, apparues respectivement au début et à la fin du Crétacé, forment un autre type de symbiose mycorhizienne, appelée mycorhize à pelotons à cause de la morphologie du microbiote fongique (Asco- ou Basidiomycète) dans les cellules racinaires (Fig. 3). La mycorhize à pelotons des Éricacées est une adaptation à des sols encore plus acides et pauvres en

azote, où la minéralisation est encore plus lente. Elle permet d'exploiter l'azote et le phosphate de la matière organique dans des landes infertiles de hautes latitudes ou d'altitudes où le froid ralentit la minéralisation dans le sol. Les Orchidées, et certaines Éricacées, ont accru leur dépendance à la symbiose : elles exploitent le microbiote fongique comme source de carbone ! Chez les premières, les graines, dépourvues de réserve, ne germent qu'après avoir été colonisées par le champignon qui apporte du carbone et toutes les ressources nécessaires à la graine. Beaucoup d'espèces d'Orchidées, vertes à l'âge adulte, passent à une association mycorhizienne classique, mais certaines (*Epipactis*, *Cephalanthera*), bien que photosynthétiques, continuent de recevoir du carbone fongique à l'âge adulte (on parle de mixotrophie). Bien plus, des espèces non-chlorophylliennes sont même apparues dans ces groupes mixotrophes : certaines Orchidées (comme la Néottie nid-d'oiseau) et des Éricacées (les Monotropes) se nourrissent exclusivement de carbone fongique que leurs champignons mycorhiziens obtiennent d'autres plantes, autotrophes celles-là, et qu'ils mycorhizent également (9). On entrevoit ici que ces symbioses, en créant des liens entre plantes, ouvrent aussi la voie à des interactions entre plantes.

Les bactéries du sol font aussi partie du microbiote végétal. En effet, certaines plantes ont conclu de nouvelles alliances nutritives avec des bactéries fixatrices d'azote. Bien que certaines de ces bactéries se placent dans la phyllosphère (cyanobactéries des fougères du genre *Azolla* ou des *Gunnera*), ces symbioses sont le plus souvent racinaires. Elles sont très complexes et impliquent la différenciation de nouveaux organes, les nodosités, où se fait la fixation d'azote gazeux (Fig. 3). Les plantes formant des nodosités fixatrices d'azote appartiennent toutes au même clade des Rosidées mais

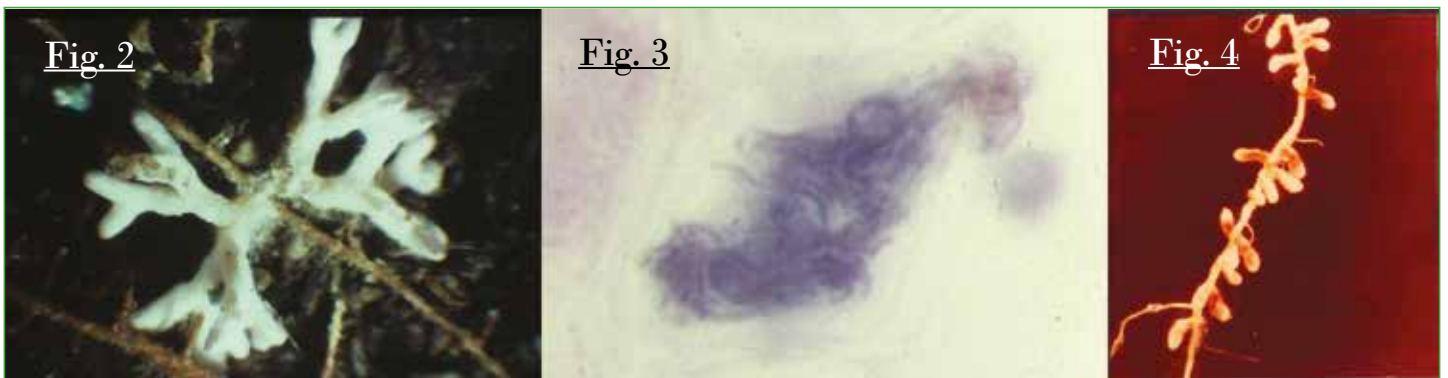


Fig. 2 : Racines ectomycorhizées couvertes d'un manchon mycélien blanc. Document INRAP, 1986. Fig. 3 : Peloton fongique (en bleu) dans une cellule racinaire de bruyère © V. Gianinazzi-Pearson. Fig. 4 : Nodosités sur une racine du pois © V. Gianinazzi-Pearson.

se divisent en deux grands groupes selon la bactérie et la plante-hôte : les Rhizobiums symbiotiques des Fabacées (Légumineuses, apparue il y a 80 millions d'années) et les Frankia chez plusieurs familles d'arbres comme l'aulne ou d'arbustes comme l'argousier (10). La fixation de l'azote exige de la plante 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 soluble dans le sol. Un mécanisme ancestral et universel existe pour les symbioses racinaires, d'abord mis en place pour accueillir des champignons mycorhiziens à arbuscules, puis plus tard remobilisé pour héberger des bactéries fixatrices d'azote. On sait maintenant que les molécules de reconnaissance émises par le microbiote, la cascade signalétique induite chez la plante et les gènes impliqués dans leur reconnaissance par la plante sont en effet voisins, voire identiques (3, 5).

Malgré l'omniprésence des associations symbiotiques dans le règne végétal, quelques familles végétales se sont affranchies de la symbiose lors de l'évolution, telles que les Brassicacées et les Polygonacées. Cela ne veut pas pour autant dire qu'elles n'interagissent pas étroitement avec un microbiote au niveau de la rhizosphère. Les interactions sont diverses avec les microorganismes libres, bactériens ou fongiques, qu'ils fixent l'azote, mobilisent le phosphore, protègent la racine des pathogènes ou de substances toxiques... Les microorganismes rhizosphériques forment des interactions moins visibles morphologiquement mais déterminantes, aussi bien pour la santé des plantes mycorhizées que celles qui ne le sont pas.

### LA PROTECTION DES PLANTES, SOUVENT UNE QUESTION DE MICROBIOTE

On sait aujourd'hui qu'une partie de la résistance des tissus végétaux aux maladies s'explique par la présence de microbiotes qui défendent les végétaux contre les stress biotiques ou abiotiques. Par exemple, les *Neotyphodium* qui sont des champignons endophytiques de la phyllosphère de nombreuses graminées, produisent divers substances (alcaloïdes) toxiques qui protègent la plante des herbivores, notamment les insectes (11). Cependant, ces champignons peuvent provoquer des troubles sanitaires chez les bovins qui consomment les graminées les hébergeant. Tel était le cas d'une graminée fourragère sélectionnée aux USA, Kentucky 31, qui privée expérimentalement de son endophyte toxique n'est plus très performante.

Heureusement, ce n'est pas le cas du microbiote fongique racinaire qui, en plus de son activité principale de biofertilisant, peut aussi se comporter en bioprotecteur contre les maladies causées par des champignons ou nématodes phytopathogènes, et aussi augmenter la tolérance des végétaux aux métaux lourds (phytoextraction, phytostabilisation), à la salinité ou à la sécheresse dans les écosystèmes extrêmes (8). Le phénomène de bioprotection serait expliqué par la barrière physique du manchon mycélien autour de la racine chez les ectomycorhizes. Chez les mycorhizes à arbuscules il serait plutôt lié à un renforcement des défenses naturelles de la plante-hôte, en partie grâce à l'augmentation de synthèse de composés antioxydants toxiques pour les organismes pathogènes mais bénéfiques à la santé humaine. De plus, certaines communautés bactériennes du sol, recrutées par le réseau mycélien ou colonisant la surface des racines, ajoutent à l'effet bénéfique du microbiote symbiotique par leurs capacités à immobiliser/mobiliser les métaux lourds dans le sol et à améliorer la résistance aux pathogènes.

### LE MICROBIOTE VÉGÉTAL EN SOUCI

L'acquisition, la composition et le fonctionnement dynamique du microbiote végétal, régulés à la fois par les plantes et leur environnement, reposent sur un dialogue entre les partenaires qui a fait preuve de résilience au travers des âges et des fluctuations de l'environnement. Mais son fonctionnement est mis en péril par les activités anthropiques (8). L'utilisation des substrats artificiels et la désinfection des sols en horticulture l'excluent et, par conséquent, la nutrition des plantes et leur protection des racines contre les pathogènes exigent l'utilisation importante d'intrants chimiques. Dans les systèmes d'agriculture industrielle, l'apport excessif de fertilisants et de pesticides, mais aussi le labour profond des sols, diminuent l'efficacité du microbiote symbiotique. D'où la nécessité de le respecter, en évitant les pratiques néfastes, ou de le renforcer en cas de déficit en introduisant des microorganismes d'intérêt, si possible locaux, par une inoculation contrôlée, au moment du semis ou de la plantation. En effet, le microbiote symbiotique représente un important outil d'ingénierie écologique pour assurer une production végétale saine et limitant le recours à l'utilisation massive d'intrants chimiques (engrais, pesticides). L'acquisition d'inoculum de champignons ou de bactéries symbiotiques n'est pas un obstacle en soi car il existe des producteurs à travers le monde. La difficulté est d'assurer la qualité des produits (efficacité, traçabilité de la source), leur compatibilité avec la plante et le sol cibles, et leur stabilité dans les conditions de gestion culturale.

**En conclusion**, une plante dans la nature n'est jamais seule. Sa physiologie et sa niche écologique sont le produit de multiples interactions avec les acteurs du microbiote qui assurent une vie végétale saine dans les écosystèmes naturels. En revanche, l'agriculture ne va pas sans problèmes sanitaires, qu'ils soient dus aux maladies, à la pollution des sols ou aux modifications climatiques. La prise en compte du fonctionnement du microbiote végétal, forgé par des centaines de millions d'années de coévolution, est une pièce maîtresse pour améliorer l'utilisation des ressources végétales et développer des nouvelles stratégies de gestion ou de lutte contre la maladie.

## RÉFÉRENCES

- (1) Margulis L (1970). *Origin of eukaryotic cells*. Yale University Press, Yale.
- (2) Selosse M-A, Loiseaux-de Goer S. (1997). La saga de l'endosymbiose: les plastes et les mitochondries, témoins et acteurs de l'évolution. *La Recherche* 296 : 36-41.
- (3) Gianinazzi-Pearson V, Dénarié J (1997). Red carpet genetic programmes for root symbioses. *Trends in Plant Science* 2: 371-372.
- (4) Selosse M-A, Le Tacon F. (2001). Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre. *L'Année Biologique* 40 : 3-20.
- (5) Smith SE, Read DJ (2008). *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, San Diego.
- (6) Boullard B Lemoigne Y. (1971). Les champignons endophytes du "*Rhynia gwynne-vaughanii*" K. et L. Étude morphologique et déductions sur leur biologie. *Botaniste* 54 : 49-89.
- (7) Selosse M-A (2008). Les champignons qui nourrissent les plantes : les associations mycorhiziennes, in F. Halle (ed.), *Aux origines des plantes*, p. 266-281. Fayard, Paris.
- (8) Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M-N, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D. (2010). Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20 : 519-530.
- (9) Selosse M-A., Roy M (2012). Les plantes qui mangent des champignons... *Dossier Pour la Science* « Les végétaux insolites » 77 : 102-107
- (10) Dommergues Y Duhoux E, Diem H.G. (1999). *Les arbres fixateurs d'azote*. Co-édition CIRAD/FAO/IRD, Paris.
- (11) Selosse M-A, Gilbert A (2011). Des champignons qui dopent les plantes. *La Recherche* 457 : 72-75.

## NOTE

<sup>1</sup>*Microbiote ou microbiome ? Le terme microbiote désigne l'ensemble des espèces microbiennes présentes dans un environnement (autrefois appelé microflore), et microbiome réfère soit à la niche écologique, soit à l'ensemble des gènes ou génomes présents dans le microbiote.*