

# Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre par les végétaux

Marc-André Selosse<sup>a\*</sup>, François Le Tacon<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institut de systématique moléculaire (IFR CNRS 1541),  
Muséum national d'histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75005 Paris, France

<sup>b</sup> Équipe de microbiologie forestière, UR 349 « Écosystèmes forestiers »,  
Inra, Centre de recherches forestières de Nancy, 54280 Champenoux, France

## 1. INTRODUCTION

Les principaux groupes de phototrophes pour le carbone, procaryotes ou eucaryotes, sont apparus en milieu marin. Lorsqu'ils ont conquis le milieu terrestre, à des époques diverses, ils ont été confrontés à des contraintes et des stress nouveaux et variés, nécessitant plusieurs adaptations simultanées :

– dans les milieux terrestres, la disponibilité en eau est faible et présente des variations très importantes, avec des phases d'absence ; ceci se répercute sur l'alimentation minérale, qui devient irrégulière ;

– la lumière atmosphérique est plus riche en rayonnements, notamment en ultraviolets, que la lumière filtrée par l'eau, ce qui nécessite la mise en place de mécanismes photoprotecteurs ;

– le milieu terrestre est beaucoup moins tamponné thermiquement que le milieu aquatique (écarts de température rapides et de grande amplitude) ;

– la poussée d'Archimède, réduite en milieu aérien du fait de la faible densité de l'air, pose des problèmes de soutien ;

– les ressources y sont régionalisées : eau et sels minéraux dans le substrat, gaz et lumière dans l'air.

Nous nous proposons d'analyser ici le rôle des symbioses mutualistes entre champignons (*tableau I*) et phototrophes dans la conquête du milieu terrestre et la

---

\* Correspondance et tirés à part.  
Adresse e-mail : ma.selosse@wanadoo.fr

diversification ultérieure des phototrophes au cours des temps géologiques. Nous illustrerons ce propos par deux constats :

- de telles associations sont actuellement la règle générale en milieu terrestre pour tous les groupes de phototrophes (divers groupes d'algues, Archégoniates, etc.) ;
- ces associations, apparues de façon récurrente, sont anciennes et souvent contemporaines de la colonisation du milieu aérien par les groupes concernés.

Nous tenterons d'expliquer en conclusion le rôle adaptatif de ces associations et le « saut évolutif » que représente leur mise en place. Il s'agit de souligner ici un exemple de l'importance écologique et évolutive de la symbiose [54], trop fréquemment sous-évaluée. Cet article constitue une mise à jour en français d'une théorie déjà publiée par ailleurs [55, 56], mais souvent omise même des meilleures descriptions de l'évolution de la flore [1, 7].

**Tableau I.** Les principaux groupes de champignons vrais (= Eumycètes ou Fungi) et leurs associations avec des phototrophes.

Caractéristiques du groupe	Nom	Principales associations formées avec des phototrophes
Flagellés, aquatiques	Chytridiomycètes	Néant
Non flagellés, terrestres (Amastigomycotina) :		
Coenocytiques (non septés), avec zygospores	Zygomycètes <sup>1</sup>	Glomales des endomycorhizes vésiculo-arbusculaires et des mycothalle d'Anthocérotes et d'Hépatiques ; endosymbiose à cyanobactéries de <i>Geosiphon pyriforme</i>
Hyphes septés (= cloisonnés, Septomycètes) :		
avec asques et corps de Woronin <sup>1</sup>	Ascomycètes	La plupart des lichens, des endomycorhizes à pelotons chez les Ericales, des ectomycorhizes, endophytes d'algues (mycophycobioses) et d'Archégoniates (dont les <i>Poaceae</i> ), mais aussi de Pérédiphytes et d'Hépatiques
avec basides et dolipore <sup>2</sup>	Basidiomycètes	Certains lichens, les endomycorhizes à pelotons des <i>Orchidaceae</i> , beaucoup d'ectomycorhizes et d'ectendomycorhizes, des endophytes de Pérédiphytes et d'Hépatiques

Les Oomycètes (appartenant aux Hétérochontes) et les Myxomycètes (de position systématique incertaine, mais probablement éloignée des champignons vrais) en sont exclus. Les Deutéromycètes (= champignons imparfaits) sont reclassés dans les groupes sexués dont ils descendent<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Le groupe des Zygomycètes pourrait être polyphylétique : la place exacte, comme le nombre et la diversité réels des Glomales restent à préciser.

<sup>2</sup> Corps de Woronin et dolipore sont des ornementations du pore des cloisons des hyphes. Ils permettent, avec ou sans l'aide de critères moléculaires, de rattacher les Deutéromycètes, selon les espèces, aux Ascomycètes ou aux Basidiomycètes.

## 2. PREMIER CONSTAT : GÉNÉRALITÉ DES ASSOCIATIONS ENTRE VÉGÉTAUX ET CHAMPIGNONS EN MILIEU TERRESTRE

### 2.1. Les microalgues et leurs formes lichénisées

Les microalgues sont les algues microscopiques, unicellulaires ou filamenteuses, procaryotes ou eucaryotes, qui vivent en milieu aérien. Ce sont des Cyanophytes (« cyanobactéries ») et des Chlorophytes (*Trebouxia*, *Trentepohlia*) [64]. Certaines colonisent le milieu terrestre à l'état aposymbiotique, mais d'autres sont associées à des champignons pour former des lichens (*tableau II*). Seules les diatomées font exception à cette règle, mais elles restent inféodées à des milieux très humides (surface du sol ou parois rocheuses sujettes au ruissellement). Les associations lichéniques font intervenir des Ascomycètes (98 % des lichens) voire des Basidiomycètes. Dans cette association mutualiste, les capacités des partenaires sont « dopées » : le thalle, par exemple, est un stroma fongique très différencié, chez les lichens à thalle hétéromère au moins [22]. L'amplitude écologique des partenaires se trouve aussi accrue, et les lichens colonisent des zones soumises à des conditions climatiques extrêmes, là où les autres végétaux terrestres atteignent leurs limites physiologiques [65] : les lichens sont par exemple des constituants majeurs des déserts froids de l'Antarctique.

**Tableau II.** Comparaison entre les associations mutualistes réalisées avec un partenaire fongique par les microalgues (lichens) et celles établies par les macroalgues (mycophycobioses, *figure 1*).

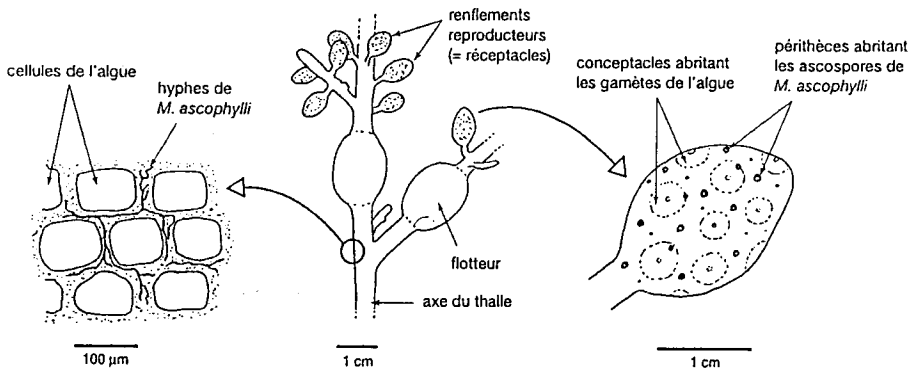
	Lichens	Mycophycobioses
Photobiontes	unicellulaires ou filamenteux stériles Cyanophytes Chlorophytes (Xanthophytes)	pluricellulaires et pseudoparenchymateux fertiles Phéophytes Chlorophytes (Rhodophytes)
Mycobiontes	Ascomycètes Basidiomycètes (Zygomycètes) inter- et parfois intracellulaires (suçoirs)	Ascomycètes  intercellulaires stricts
Symbiote externe	fongique	algal
Milieux colonisés	terrestres ou subaquatiques	zone intertidale
Échanges métaboliques	échange de polyols ← échange réciproque de vitamines → acides lichéniques	échange d'oses (?) ? ?
Reproduction	souvent asexuée conjointe (transmission verticale) reproduction sexuée du champignon possible	toujours sexuée et disjointe (transmission horizontale)

Les lichens sont un succès évolutif, en raison de leur réussite en conditions hostiles, mais représentent probablement une impasse évolutive sur le plan morphogénétique. La stratégie poïkilohydrique adoptée par ces organismes, et peut-être les faux tissus du partenaire fongique, limitent la complexification morphologique, en sorte que le plan d'organisation reste peu élaboré.

## 2.2. Les macroalgues et le cas des mycophycobioses

Les macroalgues se rattachent aux Rhodophytes, aux Chlorophytes et aux Phéophytes : elles sont, par opposition aux précédentes, pluricellulaires et parenchymateuses. Certaines supportent une émergence prolongée qui en fait des végétaux subterrestres : ce sont les macroalgues de la zone intertidale. Quelques algues de la zone intertidale présentent des endophytes ; c'est par exemple le cas d'*Ascophyllum nodosum* qui abrite un ascomycète, *Mycosphaerella ascophylli* (figure 1). Le champignon est extracellulaire, utilise les polysaccharides et la biotine de l'algue, et fructifie dans les réceptacles de celle-ci [18, 28]. L'algue peut être cultivée axéniquement in vitro sans variation morphologique majeure [17, 19] : cependant, sur le terrain, tous les thalles de plus d'un an présentent l'endophyte [67]. D'autres algues possèdent des associations avec des Ascomycètes marins : des Rhodophytes, mais aussi des Chlorophytes (*Blidingia*, *Prasiola*, etc. [29]). Le rôle du partenaire fongique n'est pas évident, mais il pourrait être lié aux transferts de minéraux au sein du thalle, à un effet répulsif sur les herbivores et, surtout, à la résistance à la dessiccation [19].

Qu'on y reconnaisse un « parasitisme sans symptôme » [32] ou un mutualisme, de telles associations sont fréquentes en zone intertidale. J. Kohlmeyer et E. Kohlmeyer [28] ont proposé de les appeler « mycophycobioses ». À la différence des lichens, les mycophycobioses ont l'allure du partenaire algal, qui reste fertile (voir *tableau II*). Ces associations paraissent moins coévoluées que les lichens, car elles ne présentent ni multiplication asexuée conjointe des partenaires, ni équivalent des acides lichéniques.



**Figure 1.** La mycophycobiose associant l'algue brune *Ascophyllum nodosum* et l'ascomycète *Mycosphaerella ascophylli*, avec détail de la croissance intercellulaire du champignon (à gauche) et des réceptacles de l'algue abritant les périthèces du champignon (à droite) (d'après [54], avec la permission des éditions Vuibert).

### 2.3. Les Bryophytes sont mutualistes ou non

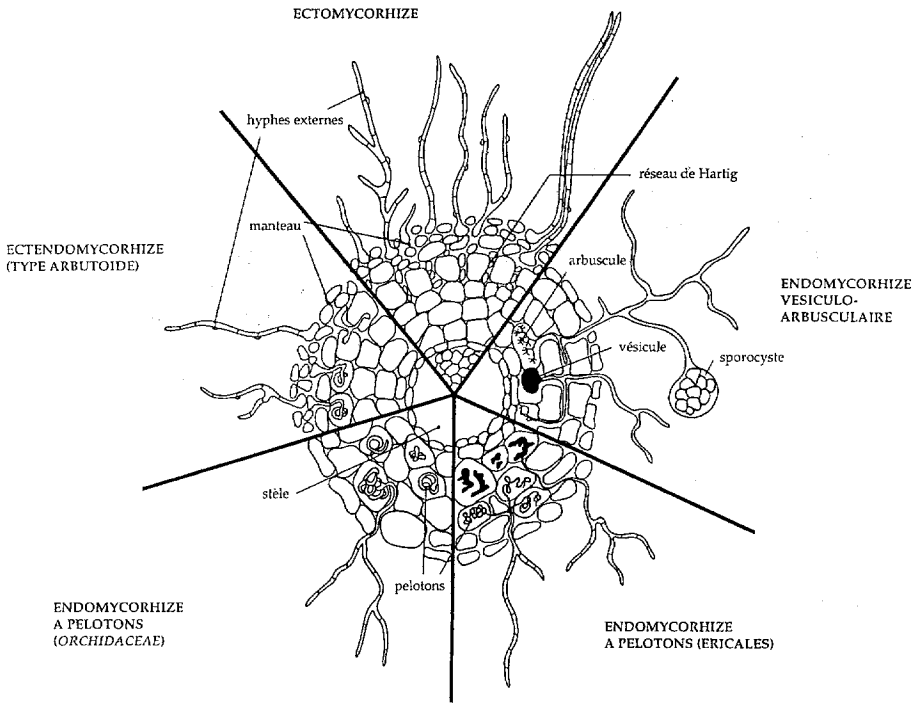
Anthocérotes et Hépatiques présentent souvent des associations avec des partenaires fongiques : l'organe mixte formé est alors appelé mycothalle. Les partenaires des Anthocérotes sont des Zygomycètes [35, 51], plus exactement des Glomales (champignons responsables des endomycorhizes vésiculoarbusculaires, *tableau 1*). Le phénomène est plus varié chez les Hépatiques [5, 43, 46] : les Marchantiales et les Metzgeriales adoptent des partenaires non septés, formant des arbuscules intracellulaires, proches des Glomales. Les Jungermaniales présentent des partenaires à hyphes septés, sans boucle, formant des pelotons intracellulaires qui rappellent les endomycorhizes des *Orchidaceae*. Enfin, trois familles de Jungermaniales (*Lepidoziaceae*, *Calypogeiaceae* et *Cephaloziaceae*) possèdent des rhizoïdes renflés envahis par des champignons ascomycètes, probablement responsables de l'exploitation de la matière organique alentour pour le compte de l'association [13, 44].

En revanche, les mousses vraies (Musci ou Atrachaetae) n'ont aucun partenaire fongique pouvant être mutualiste [46]. Ceci souligne bien le lien entre la présence du partenaire fongique et l'émergence d'une stratégie homéohydrique chez les Archégoniates. Les Hépatiques, pourvues d'une cuticule et de stomates rudimentaires, présentent de telles associations. Les Mousses, plus nettement poïkilohydriques, n'ont pas de partenaire fongique, tandis que les Trachéophytes, qui adoptent dans leur ensemble une stratégie homéohydrique, sont pratiquement tous symbiotiques, comme nous allons le voir. Affranchis des contraintes liées à la poïkilohydrie, les Trachéophytes vont connaître en milieu terrestre un succès écologique et évolutif (diversification morphologique en particulier).

### 2.4. Les Trachéophytes sont mutualistes dans leur ensemble

Les Ptéridophytes sont mutualistes dans leur ensemble, comme l'a montré la très complète étude de B. Boullard [4] : leurs partenaires sont septés ou non, généralement intracellulaires. J.L. Harley et E.L. Harley [21] identifient des partenaires fongiques dans 70 % des Ptéridophytes de la flore anglaise. Les sporophytes sont le plus souvent infectés, dans les rhizomes (mycorrhizomes) et les racines (mycorhizes vraies), mais l'infection est aussi présente dans les gamétophytes (mycothalle) de certaines lignées basales de Fougères (*Marattiaceae*, *Osmundaceae*, *Gleicheniaceae* et *Schizaeaceae*, [46]). La régularité de l'infection varie selon les familles : elle est absente des formes aquatiques et de milieu humide (beaucoup de Prêles : Equisétophytes, par exemple), ce qui confirme le lien entre milieu terrestre et présence d'un partenaire fongique. Ce partenaire est le plus souvent un Glomale [46], mais quelques associations avec des champignons septés (en particulier des ectomycorhizes et endomycorhizes à pelotons, voir ci-dessous) ont été décrites, en particulier dans des milieux riches en matière organique [49].

Les Préspermaphytes et les Spermaphytes sont également mutualistes : J.L. Harley et E.L. Harley [21] rapportent que 100 % des Gymnospermes et 80 % des Angiospermes de la flore anglaise forment des mycorhizes. Le type le plus répandu est l'endomycorhize de type vésiculoarbusculaire [58] (*figure 2*), déjà entrevu chez les Archégoniates inférieures : le champignon, non septé, appartient à l'ordre des



**Figure 2.** Les principaux types mycorhiziens actuels.

Glomales. Il forme des arbuscules intracellulaires et des vésicules inter- ou intracellulaires, et aurait un rôle phytosanitaire et trophique (apport de phosphore, voire d'azote, à partir des réserves minérales solubles du sol).

Mais d'autres types de mycorhizes se sont développés au sein des Spermaphytes [21, 33, 35] : l'ectomycorhize, par exemple, concerne certains Spermaphytes ligneux (arbres et arbustes). Dans ce cas, le champignon, un Ascomycète ou un Basidiomycète, reste extracellulaire et forme un manchon (ou manteau) autour de la racine et un réseau (dit « réseau de Hartig ») entre les cellules corticales racinaires (figure 2). Comme dans les endomycorhizes vésiculoarbusculaires, le champignon a un rôle trophique (apport de phosphore et d'azote à partir des formes minérales ou organiques de ces éléments) et phytosanitaire (protection contre le calcium, les agents pathogènes, etc.). Par ailleurs, les *Orchidaceae* et les *Ericales* ont développé divers types d'ectendo- et d'endomycorhizes à pelotons (figure 2), dont la particularité commune est d'impliquer un ascomycète ou un basidiomycète, qui pénètre dans certaines cellules racinaires : le champignon pourvoit à l'apport phosphaté et azoté, voire carboné, de la plante. Comparativement à celles formées par les Glomales, les mycorhizes à champignons supérieurs ont, en général, une capacité accrue à mobiliser les ressources minérales (certains champignons ectomycorhiziens peuvent pénétrer à l'intérieur de cristaux pour les exploiter [26]) et organiques (les capacités saprophytiques de certains champignons permettent l'attaque et l'absorption de substances

organiques [38]). L'ectomycorhize convient bien aux sols à minéralisation et altération lentes [45] (*figure 3*), comme en zone tempérée ; de même, les mycorhizes à pelotons sont adaptées à l'exploitation de sols encore plus mal minéralisés (altitudes et latitudes élevées, *figure 3*).

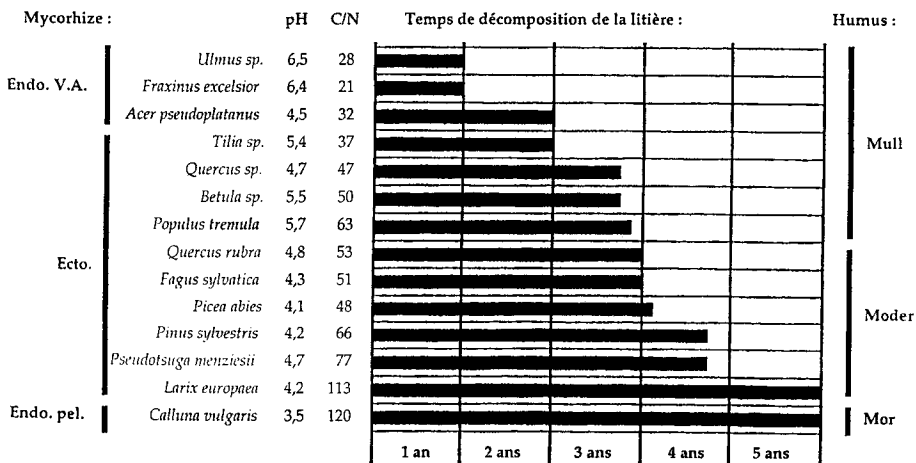
D'autres associations, comme les mycophylles [9] ou l'endophytisme chez les *Poaceae* (par des Clavicipitacées, ascomycètes proches de l'ergot de seigle [53]), seraient aussi fréquentes, quoique mal connues. Le rôle de ces endophytes dans le succès écologique de leurs hôtes est démontré, notamment chez les *Poaceae* [11, 54], même si les mécanismes restent mal compris (amélioration de la résistance au stress hydrique, modification de la conductance stomatique, augmentation de la croissance et de la teneur en azote, réduction du broutage par les herbivores, etc.).

On remarquera également que tous les groupes de champignons terrestres actuels contractent des associations avec des phototrophes (*tableau 1*). Les Chytridiomycètes, qui sont aquatiques, ne forment pas d'association, ce qui souligne que de telles symbioses sont particulièrement sélectionnées en milieu terrestre. Environ 30 % des espèces de champignons sont mutualistes, ce qui s'oppose à l'idée reçue d'un groupe de parasites et de saprophytes.

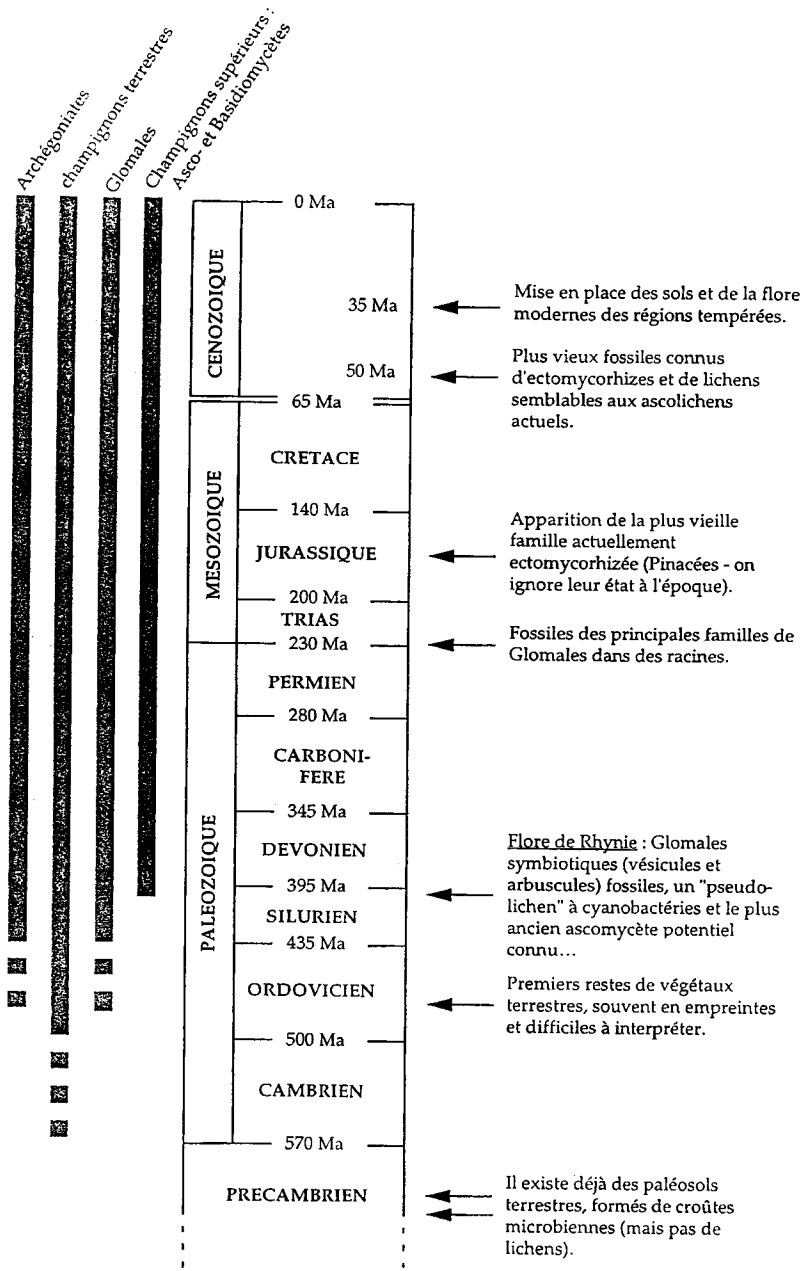
### 3. DEUXIÈME CONSTAT : POLYPHYLÉTIQUE ET ANCIENNETÉ DES ASSOCIATIONS ENTRE VÉGÉTAUX ET CHAMPIGNONS

#### 3.1. Les lichens, premiers colonisateurs ?

Au contraire d'une idée reçue, les lichens, potentiellement équipés pour avoir été les premiers colonisateurs du milieu terrestre, ne sont connus par des fossiles avérés



**Figure 3.** Liens entre les caractéristiques de la litière et le type mycorhizien, pour différentes espèces tempérées et boréales (C/N : rapport de la quantité de carbone à celle d'azote ; Endo. V.A. : endomycorhizes vésiculoarbusculaires ; Endo. pel. : endomycorhizes à pelotons).



DONNEES ISSUES DE L'HORLOGE MOLECULAIRE

PRINCIPAUX FOSSILES DE LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE

Figure 4. Colonne stratigraphique, avec les dates d'émergence des symbioses entre champignons et organismes photosynthétiques en milieu aérien (d'après [54], avec la permission des éditions Vuibert).



qu'à partir du Tertiaire [63] (*figure 4*). Sous leur forme actuelle, ils ont pu être les premiers colonisateurs du milieu terrestre : les Chlorophytes et les Cyanophytes existent avant l'apparition d'une végétation terrestre, au Silurien, et les fossiles Ascomycètes sont avérés à partir du Dévonien [61]. Pourtant, les fossiles manquent à soutenir l'ancienneté des lichens : assiduité insuffisante des paléontologues ou absence réelle ? Il est envisageable que des lichens, avec un mycobionte non septé, aient été les premiers colonisateurs : actuellement, le cas de *Geosiphon pyriforme* peut évoquer ce qu'auraient été de telles associations. Ce zygomycète (un Glomale [51]) est associé à des Cyanophytes en une endosymbiose très originale, capable de fixer le diazote atmosphérique et le dioxyde de carbone [37]. Son ancienneté n'est pas prouvée (et l'association avec des cyanobactéries est peut-être un état secondaire dans l'évolution des Glomales, comme le montrent les phylogénies non publiées de diverses équipes), mais des lichens à cyanobactéries et mycobiontes non septés, très différents des formes actuelles, existèrent dès le Dévonien [62] (*figure 4*) alors que les Archégoniates terrestres étaient déjà apparues. Avant cette date toutefois, les traces de phototrophes terrestres, connues dès le Précambrien [23], ne montrent la présence d'aucun mycobionte.

Il nous semble donc que l'état lichénisé soit secondaire au sein des microalgues, probablement sorties des eaux à l'état aposymbiotique. Reconnu chez les Chlorophytes, les Cyanophytes, mais aussi certaines Xanthophytes, l'état lichénisé a été acquis de façon polyphylétique par les algues ; de même, les phylogénies moléculaire montrent qu'il existe au moins cinq apparitions indépendantes de l'état lichénisé du côté du mycobionte [20]. L'état lichénisé semble essentiel dans le succès des microalgues actuelles en milieu terrestre : il constitua probablement une stratégie pour gagner des niches refuges lorsque les milieux les plus accueillants furent colonisés par les végétaux pluricellulaires, il y a 400 millions d'années (*figure 4*). Il a peut-être aussi été décisif dans l'apparition et la colonisation des milieux aériens par les Ascomycètes [16].

### 3.2. Les mycophycobioses récapitulent-elles l'origine des Archégoniates ?

Sous leur forme actuelle, les mycophycobioses sont polyphylétiques (on les connaît au sein des Chlorophytes, des Rhodophytes et des Phéophytes) et probablement d'origine récente, impliquant des Ascomycètes secondairement retournés à la vie aquatique (le genre *Mycosphaerella* comporte par exemple des phytoparasites terrestres). Toutefois, l'hypothèse est séduisante qu'une telle association soit à l'origine des Archégoniates [25, 42, 6] : cette association aurait été constituée d'une algue proche des Charophycées (groupe de Chlorophytes, groupe-frère des Archégoniates) et d'un Glomale, puisque ce groupe est actuellement (et depuis longtemps, voir *infra*) associé à tous les groupes d'Archégoniates. Aucun fossile ne demeure d'une telle association, même si de nombreux fossiles de végétaux terrestres primitifs du Siluro-dévonien présentent des structures curieuses, peut-être mixtes (algue/champignon) et d'affiliation systématique douteuse [63], qui laissent une place à cette hypothèse. Cette proposition reste donc purement spéculative.

### 3.3. Les Archégoniates sont-elles mutualistes depuis leur origine ?

Contrairement à une idée reçue, il n'y a pas de preuve fossile que les Bryophytes appartiennent aux premiers végétaux terrestres [5, 52] : les ressemblances morphologiques des premiers végétaux avec les hépatiques [15] n'impliquent pas un lien systématique entre ces fossiles et les Bryophytes actuels. Seules des considérations phylogénétiques leur donnent une ancienneté plus grande que les Trachéophytes. Les premiers fossiles sont plus tardifs (fin du Silurien pour les Hépatiques, Secondaire pour les Anthocérotes) et leur état, mutualiste ou non, reste inconnu.

Le tableau est plus clair pour les Trachéophytes : si aucun endophyte n'a été décrit dans les premiers Trachéophytes connus (*Cooksonia*, *Baragwanathia*, etc. [1]), c'est que ceux-ci sont décrits à partir de fossiles de compression interdisant toute coupe anatomique. Mais les plus anciens fossiles non tectonisés, les végétaux de la flore de Rhynie (écosystème lacustre du début du Dévonien, *figure 4*), présentent des endophytes. B. Boullard et Y. Lemoigne [6] ont reconnu des champignons formant des vésicules au sein des tissus silicifiés de *Rhynia gwynne-vaughanii* et *R. major*, que ces auteurs considèrent respectivement comme le gamétophyte et le sporophyte de la même espèce (*figure 5*). D'après eux, il s'agirait de symbiotes mutualistes ; c'est une conclusion semblable que suggère l'observation plus récente d'arbuscules très bien conservés dans le même matériel [48], où les cellules pénétrées ne sont pas lysées et ne montrent pas de paroi de réaction pathologique. Sur la base d'observations nouvelles, D.S. Edwards [14] a proposé de reclasser *Rhynia major* dans un genre nouveau, *Aglaophyton* : pour cet auteur, cette espèce n'est pas vasculaire mais proche du stock ancestral commun aux Archégoniates (Bryophytes et Trachéophytes) dans leur ensemble. Si l'on admet cette modification, elle implique ipso facto de considérer l'état mutualiste comme ancestral pour les Archégoniates : nous proposons donc que, par opposition aux microalgues terrestres, les Archégoniates soient primitivement symbiotiques (voir aussi [40]).

Les fossiles des périodes ultérieures ne démentent pas l'importance du mutualisme au sein des Trachéophytes [59] : en particulier, les principales familles de Glomales sont reconnues au Trias, dans les racines d'un préspermatophyte [60] (*figure 4*).

### 3.4. L'ancienneté des Glomales

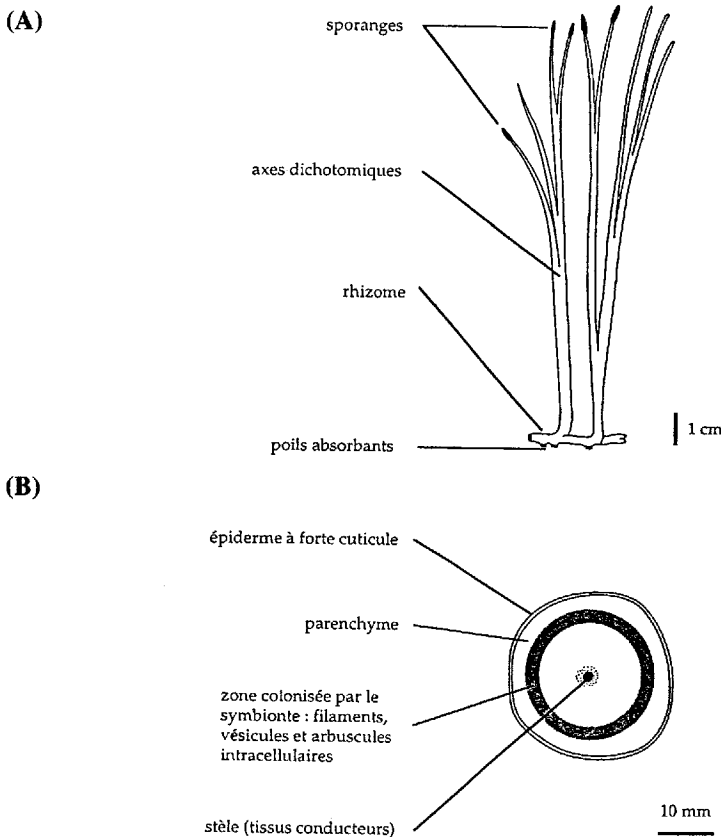
Ce groupe de Zygomycètes (*tableau 1*) est bien documenté depuis le Dévonien, voire plus tôt, par des fossiles [41, 62]. Des fossiles non symbiotiques ont été récemment décrits dans des terrains de l'Ordovicien (460 Ma) [46]. Il est responsable, actuellement, d'associations mutualistes avec toutes les Archégoniates, hormis les Mousses. De nombreux critères (régression de la sexualité, impossibilité de les cultiver *in vitro*) laissent supposer que la biotrophie de ce groupe est ancienne. La difficulté même de les rapprocher de groupes contemporains est cohérente avec l'hypothèse de fossiles vivants, préservés au sein de la niche extrêmement stable que représente l'organisme végétal.

On a cherché à dater à l'aide d'une horloge moléculaire la divergence des Glomales d'avec les autres Zygomycètes [3, 57]. La date obtenue (460 à 355 millions d'années) coïncide avec la sortie des eaux des Archégoniates (*figure 4*). Bien que

l'étalonnage et le principe d'une horloge moléculaire soient des questions délicates, et que rien n'indique le mode de vie des ancêtres des Glomales lors de cette divergence, ces dates sont cohérentes avec l'hypothèse d'un rôle des Glomales dans l'émergence des Archégoniates. Dans tous les cas, les Glomales semblent avoir accompagné la diversification des Trachéophytes, etc.

### 3.5. Mutualisme récurrent des Spermaphytes avec les champignons supérieurs

Les mycorhizes à champignons supérieurs des Spermaphytes (ectomycorhizes, endomycorhizes des Ericales et des *Orchidaceae*) sont probablement postérieures au Crétacé, où l'émergence des Angiospermes aurait favorisé leur apparition [36]. Les données de l'horloge moléculaire [3] comme celle des fossiles [12] suggèrent que les ancêtres des champignons supérieurs existaient dès le Carbonifère, voire dès le Silurien [61] (*figure 4*).



**Figure 5.** *Rhynia major* (= *Aglaophyton major*), un trachéophyte symbiotique de la flore de Rhynie (400 millions d'années). **A.** Allure générale du végétal. **B.** Coupe du rhizome montrant la zone parenchymateuse colonisée par les champignons symbiotiques interprétés comme des Glomales ancestraux.

Les ectomycorhizes seraient apparues de façon polyphylétique : elles touchent certaines Gymnospermes comme certaines Angiospermes, et impliquent des Ascomycètes comme des Basidiomycètes. Les partenaires fongiques sont proches de certains genres de saprophytes et exploitent pour le végétal des sols assez mal minéralisés : les ectomycorhizes se seraient substituées aux endomycorhizes vésiculorhizales dans des conditions écologiques mal tolérées par ces dernières : bas pH et minéralisation lente (*figure 3*). Les Holobasidiomycètes, auxquels se rapportent la plupart des basidiomycètes ectomycorhiziens, dateraient du Crétacé (130 millions d'années [3]). La plus ancienne famille actuellement ectomycorhizienne, les *Pinales*, remonte au Trias [63] : on ignore si elle était ectomycorhizée dès cette époque. Les plus anciens fossiles convaincants datent de l'Eocène [31] (*figure 4*).

L'ancienneté paléontologique des mycorhizes à pelotons des *Orchidaceae* et des Ericales est difficile à cerner, mais elles sont également polyphylétiques. La symbiose dériverait peut-être, pour ces deux groupes d'Angiospermes, d'associations avec des champignons saprophytes communs dans les sols qu'elles affectionnent. Mais il est possible que ces mycorhizes aient été formées par des champignons ectomycorhiziens, qui auraient secondairement colonisé ces deux familles : il est actuellement mis en évidence que de nombreux champignons forment à la fois des mycorhizes avec les *Orchidaceae* et les Ericales et des ectomycorhizes [10, 24]. Des transmissions latérales expliquent vraisemblablement les associations à champignons septés, évoquées plus haut chez certaines Bryophytes et Ptéridophytes : de fait, ces associations vivent dans les mêmes milieux (mycorhizes à pelotons des *Ericaceae* et mycothalles à ascomycètes des Hépatiques par exemple). Ainsi, à l'opposé des Glomales pour lesquels le large spectre d'hôte résulte de l'ancienneté de l'association, la diversité des associations à champignons septés résulterait plutôt de transferts latéraux (transmission secondaire du symbiote septé à des organismes vivant dans le même milieu).

Globalement, ces associations plus récentes montrent la tendance à l'apparition du mutualisme, récurrente au cours de l'évolution des végétaux terrestres, et le remplacement progressif des partenaires non septés par des partenaires septés. Les espèces abritant ces types mycorhiziens et certains groupes fongiques concernés (comme le genre *Suillus* et les espèces hypogées apparentées [8]) se diversifient à partir de la limite Eocène/Oligocène, datée à 35 Ma (*figure 4*), alors qu'un refroidissement climatique met en place les climats tempérés et boréaux actuels, où abondent ces types d'associations. Sous ces climats, l'altération et la minéralisation sont ralenties par les variations climatiques annuelles, créant des sols où les éléments biogènes sont piégés sous forme organique et minérale insoluble, ce qui favorise ces types mycorhiziens. La diversification des partenaires fongiques et de leurs potentialités accompagne donc la conquête des milieux terrestres les plus variés.

### 3.6. L'état aposymbiotique est dérivé chez les Spermaphytes

Toutefois, certains Spermaphytes (Angiospermes comme les *Brassicaceae*, les *Chenopodiaceae*, etc.) n'ont aucun partenaire fongique : ces espèces sont aposymbiotiques, pourvues d'abondants poils absorbants qui se substituent au symbiote [2].

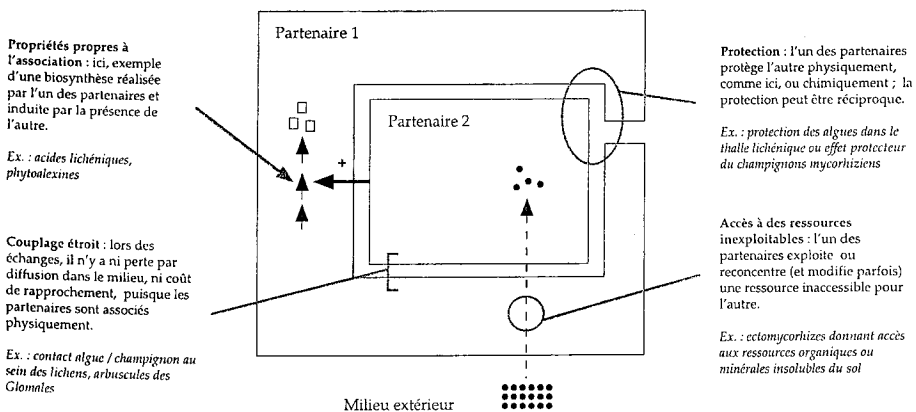
L'évolution des Trachéophytes permet donc l'émergence de groupes complètement autonomes [40], quoiqu'homéohydriques : leur succès reste surtout limité à des milieux perturbés (où l'inoculum mycorhizien manque) ou humides (où la nutrition hydrominérale est moins problématique) [39]. Parmi les Trachéophytes, à l'inverse des microalgues, l'état aposymbiotique serait donc secondaire.

#### 4. CONCLUSION : 1 + 1 > 2

Règle générale en milieu terrestre, le mutualisme entre champignons et végétaux doit être interprété en termes d'adaptation à la vie émergée. L'organisme phototrophe aquatique vit dans un milieu qui pourvoit à son alimentation hydrique, gazeuse, minérale et photonique. La sortie des eaux représente le passage à un milieu peu porteur, desséchant, où la présence d'eau (et donc l'apport hydrique) fluctue, où la lumière est plus riche en ultraviolets et où la température peut varier beaucoup. En quoi le mutualisme répond-il à ces problèmes ? Ceci est le sujet d'une discussion générale sur le rôle de la symbiose dans l'adaptation à la vie en milieu hostile [54] (figure 6).

L'apparition d'une association mutualiste correspond à l'émergence quasi-instantanée d'une espèce nouvelle : c'est un saut macroévolutif [40]. Cette espèce réunit les potentialités des deux partenaires :

– le partenaire autotrophe est déjà sélectionné pour maximiser les échanges gazeux et photoniques en milieu aquatique : ces caractéristiques, maximisant la surface d'échange, en font un bon candidat pour exploiter les ressources atmosphériques ;



**Figure 6.** Récapitulation schématique des principaux atouts écologiques des symbioses. Bien que toutes les symbioses ne présentent pas l'ensemble de ces caractéristiques, l'une et/ou l'autre d'entre ces propriétés peuvent concourir à la réussite dans des milieux difficiles pour l'un et/ou l'autre des partenaires (d'après [54], avec la permission des éditions Vuibert).

– de façon complémentaire, le champignon, par sa forme filamenteuse et la production d'exoenzymes, maximise le volume exploré pour une biomasse donnée et exploite donc au mieux les ressources édaphiques. Il faut souligner encore que les capacités saprophytes de certains mycorhiziens septés permettent l'exploitation de la matière organique du sol, normalement inaccessible à la plante, dans les sols mal minéralisés (*figure 3*).

Le champignon peut enfin contribuer, par ses hyphes, aux transferts de substances au sein de l'autotrophe ; ce dernier peut aussi apporter les possibilités morphogénétiques liées aux parenchymes. Il y a addition des potentialités des partenaires dans la symbiose (*figure 6*).

L'association ne se réduit pas à l'addition des potentialités préexistantes : en ce sens, l'association est plus que les deux partenaires isolés. Une protection, parfois réciproque, d'un partenaire par l'autre émerge avec la symbiose (*figure 6*). Bien plus, de nouvelles propriétés apparaissent dans l'association : l'amplitude écologique est ainsi accrue (résistance au froid et à la sécheresse des lichens, par exemple). Les partenaires se trouvent modifiés, tant au niveau morphologique qu'au niveau biochimique. Le stroma lichénique donne un exemple de modifications morphologiques : certains auteurs proposent que les premières associations avec des champignons aient pu favoriser l'émergence de parenchymes au sein des végétaux terrestres [34]. De même, certaines ectomycorhizes montrent une ramification abondante et une forme parfois inhabituelle par rapport aux racines aposymbiotiques, liée à des modifications hormonales (auxines fongiques en particulier). Au niveau biochimique, les modifications sont illustrées avec les acides lichéniques, synthétisés par le champignon lichénisé, mais uniquement en présence de l'algue : le caractère inductible, induit en permanence dans l'association, devient constitutif (*figure 6*). Nous proposons de dresser un parallèle entre les acides lichéniques et certaines phytoalexines, produites par les végétaux supérieurs en réponse à des agressions, mais aussi en présence de mutualistes mycorhiziens [54, 66]. Les acides lichéniques appartiennent à diverses familles chimiques, comme les terpènes, les dérivés du shikimate et les depsides ; leurs rôles protecteurs sont variés [30] : contre les forts éclaircissements, contre la dessiccation, contre les herbivores, etc. Comme les acides lichéniques, les phytoalexines ont été impliquées dans la lutte contre les herbivores et la détoxification des ultraviolets : en particulier, la stimulation du métabolisme des phénylpropanoïdes par le champignon a pu favoriser, lors de la sortie des eaux comme ultérieurement, l'adaptation aux conditions photoniques du milieu aérien [27]. Cette stimulation a peut-être permis l'apparition de la lignine, polymère de phénylpropanoïdes essentiel au port dressé des Trachéophytes [34]. Globalement, en induisant un état de stress peu spécifique chez son partenaire, le champignon le prépare à affronter le milieu terrestre.

L'approche classique des végétaux terrestres, étudiés comme aposymbiotiques, a longtemps caché leur nature mutualiste et a conduit à sous-estimer l'importance des champignons dans la vie en milieu terrestre. Les mycorhizes ne constituent que la face la mieux connue d'associations présentes chez d'autres végétaux terrestres, voire dans d'autres organes. Par provocation, il est tentant d'écrire que la majorité des Archégoniates terrestres sont des sortes de lichens, dont l'algue est pluricellulaire et occupe la partie aérienne et visible de l'association. C'est probablement une des

différences majeures avec le milieu aquatique : en milieu terrestre, la production primaire fait le plus souvent intervenir indirectement des champignons.

**Remerciements.** Cet article est dédié par les auteurs au Professeur Bernard Boullard, à l'occasion de son soixante-quatorzième anniversaire, en hommage à ses travaux, sur lesquels repose une partie des considérations de cet article, et à sa conception de la transmission des savoirs.

**Note.** Alors que cet article était en cours de composition, une étude phylogénétique (Lutzoni et al., 2001, *Nature* 411, 937–941) a démontré que la plupart des lignées d'Ascomycètes dériveraient d'ancêtres lichénisés : elles seraient donc secondairement non lichénisées, ce qui souligne l'importance de la symbiose dans la diversification des Ascomycètes, réalisée en milieu terrestre. De plus, une revue a été publiée discutant l'importance de l'attaque des minéraux par les champignons ectomycorhiziens (Landeweert et al., 2001, *Trends Ecol. Evol.* 16, 248–254).

## RÉFÉRENCES

- [1] Barale G., Lemoigne Y., L'évolution de la flore. Dossier Pour La Science (2000) ; 27 : 36–41.
- [2] Baylis G.T.S., Fungi, phosphorus and the evolution of root systems. *Search* (1972) ; 3 : 257–258.
- [3] Berbee M.L.v., Taylor J.W., Dating the radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.* (1995) ; 71 : 1114–1127.
- [4] Boullard B., Considérations sur la symbiose fongique chez les Ptéridophytes. *Syllogeus* (1979) ; 19 : 1–58.
- [5] Boullard B., Observations on the coevolution of fungi with hepatics. In : *Coevolution of fungi with plants and animals*, Pirozynski K.A., Hawksworth D.L. (Ed.), Londres : Academic Press ; 1988, p. 107–124.
- [6] Boullard B., Lemoigne Y., Les champignons endophytes du *Rhynia Gwynne-Vaughanii* : étude morphologique et déductions sur leur biologie. *Le Botaniste* (1971) ; ser. LIV : 49–89.
- [7] Broutin J., Quelques grandes étapes évolutives des végétaux, Dossier Pour La Science (2000) ; 26 : 16–21.
- [8] Bruns T.D., Szaro T.M., Gardes M., Cullings K.W., Pan J.J., Taylor D.L., Horton T.R., Kretzer A., Garbelotto M., Li Y., A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Mol. Ecol.* (1998) ; 8 : 257–272.
- [9] Caroll G., Fungal endophytes in stems and leaves : from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology* (1988) ; 69 : 2–9.
- [10] Chambers S.M., Williams P.G., Seppelt R.D., Cairney J.W.G., Molecular identification of *Hymenoscyphus* sp. from rhizoids of the leafy liverwort *Cephaloziella exiliflora* in Australia and Antarctica. *Mycol. Res.* (1999) ; 103 : 286–288.
- [11] Clay K., Holah J., Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science* (1999) ; 285 : 1742–1744.

- [12] Dennis R.L., *Palaeosclerotium*, a pennsylvanian age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes. *Science* (1972) ; 192 : 66–68.
- [13] Duckett J.G., Read D.J., The use of the fluorescent dye, 3,3' dihexyloxycarbocyanine iodide, for selective staining of ascomycetes fungi associated with liverwort rhizoids and ericoid mycorrhizal roots. *New Phytol.* (1991) ; 118 : 259–272.
- [14] Edwards D.S., *Aglaophyton major*, a non-vascular land plant from the devonian Rhynie chert. *Bot. J. Linn. Soc.* (1986) ; 93 : 173–204.
- [15] Edwards D., Duckett J.G., Richardson J.B., Hepatic characters in the earliest land plant. *Nature* (1995) ; 374 : 635–636.
- [16] Eriksson O.E., The families of bitunicate ascomycetes. *Opera Botanica* (1981) ; 60 : 1–220.
- [17] Fries L., *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in axenic culture and its response to the endophytic fungus *Mycosphaerella ascophylli* and epiphytic bacteria. *J. Phycol.* (1988) ; 24 : 333–337.
- [18] Fries N., Physiological characteristics of *Mycosphaerella ascophylli*, a fungal endophyte of the marine brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Physiol. Plant.* (1979) ; 45 : 117–121.
- [19] Garbary D.J., London F.J., The *Ascophyllum*, *Polysiphonia*, *Mycosphaerella* symbiosis – V. Fungal infection protects *A. nodosum* from desiccation. *Bot. Mar.* (1995) ; 38 : 529–533.
- [20] Gargas A., Depriest P.T., Grube M., Tehler A., Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* (1995) ; 268 : 1492–1495.
- [21] Harley J.L., Harley E.L., A check list of mycorrhiza in the british flora. *New Phytol.* (1987) ; 105 (suppl.) 1–102.
- [22] Honegger R., Developmental biology of lichens. *New Phytol.* (1993) ; 125 : 659–678.
- [23] Horodyski R.J., Knauth L.P., Life on land in the Precambrian. *Science* (1994) ; 263 : 494–498.
- [24] Horton T.R., Bruns T.D., Parker V.T., Ectomycorrhizal fungi associated with *Arcotostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Can. J. Bot.* (1999) ; 77 : 93–102.
- [25] Jeffrey C., The origin and differentiation of the Archegoniate land plants. *Bot. Not.* (1962) ; 115 : 446–454.
- [26] Jongmans A.G., van Breemen N., Lundström U., van Hees P.A.W., Finlay R.D., Srinivasan M., Unestam T., Giesler R., Melkerud P.-A., Olson M., Rock-eating fungi. *Nature* (1997) ; 389 : 351–352.
- [27] Jorgensen R., The origin of land plants : an union of alga and fungus advanced by flavonoids. *Biosystems* (1993) ; 31 : 193–207.
- [28] Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., Is *Ascophyllum nodosum* lichenised? *Bot. Mar.* (1972) ; 15 : 109–112.
- [29] Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., *Marine mycology : the higher fungi*. New York : Academic Press ; 1979.
- [30] Lawrey J.D., Biological role of lichen substances. *Bryologist* (1986) ; 89 : 111–122.
- [31] LePage, B.A., Currah R.S., Stockey R.A., Rothwell G.W., Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. *Am. J. Bot.* (1997) ; 84 : 410–412.
- [32] Lewis D.H., Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biol. Rev.* (1973) ; 48 : 261–278.



- [33] Lewis D.H., Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms. In : Evolutionary biology of the fungi, Ayner A.D.M., Brasier C.M., Moore D.M. (Eds), Cambridge : Cambridge University Press ; 1987. pp. 161–178.
- [34] Lewis D.H., Mutualistic symbioses in the origin and evolution of land plants. In : Symbiosis as a evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, Margulis L., Fester R. (Eds.), Cambridge : Massachusetts Institute of Technology Press ; 1991. pp. 288–300.
- [35] Ligrone R., Ultrastructure of a fungal endophyte in *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (Anthocerotophyta). Bot. Gaz. (1988) ; 149 : 92–100.
- [36] Malloch D.W., Pirozynski K.A., Raven P.H., Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). Proc. Natl. Acad. Sci. USA (1980) ; 77 : 2113–2118.
- [37] Mollenhauer D., Kluge M., *Geosiphon pyriforme*. Endocytobiosis Cell Res. (1994) ; 10 : 29–34.
- [38] Näsholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Högberg M., Högberg P., Boreal forest plants take up organic nitrogen. Nature (1998) ; 392 : 914–916.
- [39] Peat H.J., Fitter A.H., The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. New Phytol. (1993) ; 125 : 845–854.
- [40] Pirozynski K.A., Interactions between fungi and plants through the ages. Can. J. Bot. (1981) ; 59 : 1824–1827.
- [41] Pirozynski K.A., Dalpe Y., Geological history of the *glomaceae* with particular reference to mycorrhizal symbiosis. Symbiosis (1989) ; 7 : 1–36.
- [42] Pirozynski K.A., Malloch D.W., The origin of land plants : a matter of mycotrophism. Biosystems (1975) ; 6 : 153–164.
- [43] Pocock K., Duckett J.G., Fungi in hepatics. Bryol. Times (1985) ; 31 : 2–3.
- [44] Pocock K., Duckett J.G., On the occurrence of branched and swollen rhizoids in british hepatics : their relationships with the substratum and associations with fungi. New Phytol. (1985) ; 99 : 281–304.
- [45] Read D.J., Mycorrhizas in ecosystems. Experientia (1991) ; 47 : 376–391.
- [46] Read D.J., Duckett J.G., Francis R., Ligrone R., Russell A., Symbiotic associations in 'lower' plants. Phil. Trans. R. Soc. Lond. (2000) ; 355 : 815–831.
- [47] Redecker D., Kodner R., Graham L.E., Glomalean fungi from the ordovician. Science (2000) ; 289 : 1920–1921.
- [48] Remy W., Taylor T.N., Hass H., Kerp H., Four hundred million year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. Proc. Natl. Acad. Sci. USA (1994) ; 91 : 11841–11843.
- [49] Schmid E., Oberwinckler F., Gomez L.D., Light and electron microscopy of a host–fungus interaction in the roots of some epiphytic ferns from Costa Rica. Can. J. Bot. (1995) ; 73 : 991–996.
- [50] Schussler A., *Glomus claroideum* forms an arbuscular mycorrhiza-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus*. Mycorrhiza (2000) ; 10 : 15–21.
- [51] Schussler A., Mollenhauer D., Schnepf E., Kluge M., *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria : the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. Bot. Act (1994) ; 107 : 36–45.
- [52] Schuster R.M., Paleocology, origin, distribution through time and evolution of Hepaticae and Anthocerotae. In : Paleobotany, paleocology and evolution, vol. 2, Niklas K.J. (Ed.), New York : Praeger ; 1981. pp. 129–191.

- [53] Scott B., Schardl C., Fungal symbionts of grasses : evolutionary insights and agricultural potential. *Trends Microbiol.* (1993) ; 1 : 196–200.
- [54] Selosse M.-A., *La symbiose : structures et fonctions, rôles écologiques et évolutifs*, Paris : Éditions Vuibert (2000).
- [55] Selosse M.-A., Le Tacon F., Les associations mutualistes entre champignons et phototrophes : leur diversité et leur rôle dans la colonisation du milieu terrestre. *Cryptogamie (Mycol.)* (1995) ; 16 : 1–43.
- [56] Selosse M.-A., Le Tacon F., The land flora : a phototroph–fungus partnership? *Trends Ecol. Evol.* (1998) ; 13 : 15–20.
- [57] Simon L., Bousquet J., Levesque R.C., Lalonde M., Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular plants. *Nature* (1993) ; 363 : 67–69.
- [58] Smith S.E., Read D.J., *Mycorrhizal Symbiosis* (deuxième édition), New York : Academic Press, 1997.
- [59] Stubblefield S., Taylor T.N., Recent advances in palaeomycology. *New Phytol.* (1988) ; 108 : 3–25.
- [60] Stubblefield S.P., Taylor T.N., Trappe J.M., Fossil mycorrhizae : a case for symbiosis. *Science* ; 237 : (1987) 59–60.
- [61] Taylor T.N., Hass H., Kerp H., The oldest fossil ascomycetes. *Nature* (1999) ; 399 : 648.
- [62] Taylor T.N., Hass H., Remy W., Kerp H., The oldest fossil lichen. *Nature* (1995) ; 378 : 244.
- [63] Taylor T.N., Taylor E.L., *The biology and evolution of fossil plants*, Englewood Cliffs, NJ : Prentice Hall, 1993.
- [64] Tschermak-Woess E., The algal partner. In : *Handbook of lichenology*, Galun M. (Ed.), Boca Raton, FL : CRC Press, 1988, pp. 39–92.
- [65] Topham P.B., Colonization, growth, succession and competition. In : *Lichen ecology*, Seawards M.R.D. (Ed.), Londres : Academic Press ; 1977, pp. 31–68.
- [66] Volpin H., Elkind Y., Okon Y., Kapulnik Y., A vesicular arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradix*) induces a defense response in alfalfa roots. *Plant Physiol.* (1994) ; 104 : 683–689.
- [67] Webber F.C., Observations on the structure, life history and biology of *Mycosphaerella ascophylli*. *Trans. Br. mycol. Soc.* (1967) ; 50 : 583–601.