



LE RÔLE DES MYCORRHIZES DANS LA COLONISATION DES CONTINENTS ET LA DIVERSIFICATION DES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES

F. LE TACON - M.-A. SELOSSE

LA NAISSANCE DE LA VIE EN MILIEU AQUATIQUE

Les premières manifestations de la vie se sont produites vers – 4 000 à – 3 800 millions d'années (Ma), en conditions d'anaérobiose, en milieu aquatique ; la température était probablement supérieure à 100 °C en raison de la pression atmosphérique très élevée qui régnait alors. De nombreuses étapes ont permis la diversification de la vie telle que nous la connaissons actuellement (Cavalier-Smith, 1987 ; Le Tacon et Selosse, 1994). **Une des premières** a dû être l'association entre deux types de macromolécules, les chaînes polypeptidiques et les chaînes d'acides ribonucléiques (ARN). L'association de ces deux macromolécules par l'intermédiaire d'un autre acide ribonucléique, probablement très proche des actuels ARN ribosomaux, a permis la reproduction stable d'enchaînements d'acides aminés ayant des propriétés structurales ou enzymatiques particulières. **Une seconde** a permis le confinement des produits de ces réactions par une membrane primitive et la naissance d'un milieu cellulaire isolé de l'extérieur. Cette double association a donné naissance à l'ancêtre commun des trois grands groupes d'organismes actuels ⁽¹⁾, les Archéobactéries, les Bactéries et les Eucaryotes (Williams et Embley, 1996). Les Eucaryotes primitifs semblent s'être différenciés très tôt, probablement encore en anaérobiose, vers – 3 200 Ma (Knoll, 1992). Les véritables Eucaryotes sont nés entre – 2 800 et – 2 400 Ma. Ils résultent de la symbiose entre des Eucaryotes primitifs et des bactéries qui ont donné naissance par endosymbiose ⁽²⁾ aux mitochondries. Les mitochondries sont des composants de la cellule eucaryote qui fabriquent l'énergie nécessaire à la vie cellulaire. Elles possèdent actuellement encore des gènes, un métabolisme et des caractéristiques biochimiques proches de certaines bactéries libres. Plus tard, entre – 1 100 et – 1 000 Ma, une nouvelle endosymbiose entre un Eucaryote à mitochondries et des bactéries capables de photosynthèse aboutit à l'apparition des chloroplastes, et donc aux organismes végétaux eucaryotes (Plantes et Algues). Les chloroplastes présentent en effet de nombreuses analogies structurales et fonctionnelles avec des bactéries photosynthétiques, les Cyanobactéries (Margulis, 1993 ; Selosse et Loiseaux-De Goer, 1997), et on admet maintenant que ces composants de la cellule descendent de cyanobactéries.

(1) Le monde vivant est composé de trois grands groupes (hormis les Virus) : les **Eucaryotes** ont leur matériel génétique (l'ADN) protégé dans un noyau ; les **Bactéries** et les **Archéobactéries** ont un ADN nu dans la cellule (on parle globalement de Procaréotes, mais ces deux derniers groupes diffèrent profondément entre eux par des traits ultrastructuraux et physiologiques).

(2) **Endosymbiose** : symbiose où l'un des partenaires (ici, la bactérie) est inclus dans les cellules de l'autre.

La photosynthèse semble dater d'au moins 3 700 Ma (Schopf, 1993), mais on ignore quand elle a commencé à rejeter de l'oxygène (photosynthèse "oxygénique"). L'apparition de la photosynthèse oxygénique a permis l'accumulation d'oxygène gazeux au cours du Précambrien (figure 1, p. 17) : l'atmosphère terrestre est donc devenue oxydante, comme l'attestent les précipitations massives de fer ferrique âgées de 2 000 Ma. La conséquence a été l'apparition des métabolismes respiratoires aérobies et la création d'une couche d'ozone protégeant le milieu terrestre des ultraviolets : la conquête du milieu terrestre pouvait alors commencer.

LA CONQUÊTE DU MILIEU TERRESTRE

Les particularités du milieu terrestre

Pendant une longue période, de – 3 500 à – 2 500 Ma, la vie a évolué uniquement en milieu aquatique, principalement marin. Dans ces conditions, l'alimentation minérale des cellules ne présente aucune difficulté particulière. Tous les éléments minéraux existent à l'état dissous et peuvent pénétrer de manière active ou passive à l'intérieur de la cellule. Les flux sont contrôlés par la membrane cellulaire en fonction des gradients de concentration que la cellule établit entre le milieu extérieur et son cytoplasme : quand un élément est absorbé, sa concentration extérieure aux abords de la membrane est rapidement rétablie par simple diffusion. Lorsque les premiers organismes photosynthétiques ont commencé à coloniser les terres émergées, ils ont dû résoudre quatre problèmes :

– **Le premier est celui de leur alimentation en eau.** Dans les milieux terrestres, la disponibilité en eau est très faible et présente des variations très importantes, avec des phases de quasi-absence. De plus, le milieu terrestre est à l'interface entre un substrat solide et un milieu aérien pourvoyeur de photons et de gaz en grande quantité. Si la disponibilité en oxygène et en gaz carbonique est meilleure qu'en milieu aquatique, l'atmosphère présente l'inconvénient d'être desséchante.

– **Le second est celui de leur alimentation minérale.** Dans les sols et plus encore sur les matériaux primitifs non évolués, les éléments minéraux sont essentiellement présents sous forme de complexes insolubles dans l'eau et, par conséquent, inaccessibles à la cellule. De plus, il n'existe pas d'azote minéral dans les roches. Avant l'apparition de sols contenant de la matière organique, la source exclusive d'azote était l'azote moléculaire N_2 , présent uniquement dans l'air et non accessible aux Eucaryotes chez lesquels aucun dispositif non symbiotique de fixation de l'azote n'est connu.

– **Le troisième problème est celui de la lumière atmosphérique, plus riche en ultraviolets** que la lumière filtrée par l'eau, même après la mise en place d'une couche d'ozone. La sortie de l'eau a donc nécessité la mise en place de mécanismes photoprotecteurs.

– **Le quatrième problème vient d'écarts thermiques** beaucoup moins tamponnés qu'en milieu aquatique, parfois rapides et de très grande amplitude.

Les premières tentatives de sortie des eaux : algues et lichens

La colonisation des terres émergées par des organismes photosynthétiques remonte au Précambrien (Horodyski et Knauth, 1994 ; figure 1, p. 17), mais elle n'implique alors que des organismes unicellulaires, probablement procaryotes. Aujourd'hui, les algues microscopiques, eucaryotes (Algues vertes) ou procaryotes (Cyanobactéries) peuvent s'adapter avec succès à la vie en milieu terrestre, même sur substrat rocheux. Les cyanobactéries sont en outre autotrophes à la fois pour le carbone et l'azote. Pourtant, ce ne sont pas ces formes qui dominent aujourd'hui sur les substrats vierges, mais les lichens, associations symbiotiques d'une algue et d'un champignon (Ahmadjian, 1993). Le partenaire photosynthétique est une cyanobactérie dans 10 % des cas et une algue verte dans 85 % des cas. Le partenaire fongique est le plus souvent un champignon ascomycète. Actuellement, les lichens comptent parmi les premiers colonisateurs des substrats vierges, comme les matériaux éruptifs nouvellement produits. En raison de leur état symbiotique, les lichens sont particulièrement bien adaptés à ces milieux hostiles (Topham, 1977).

Figure 1

ÉCHELLE STRATIGRAPHIQUE

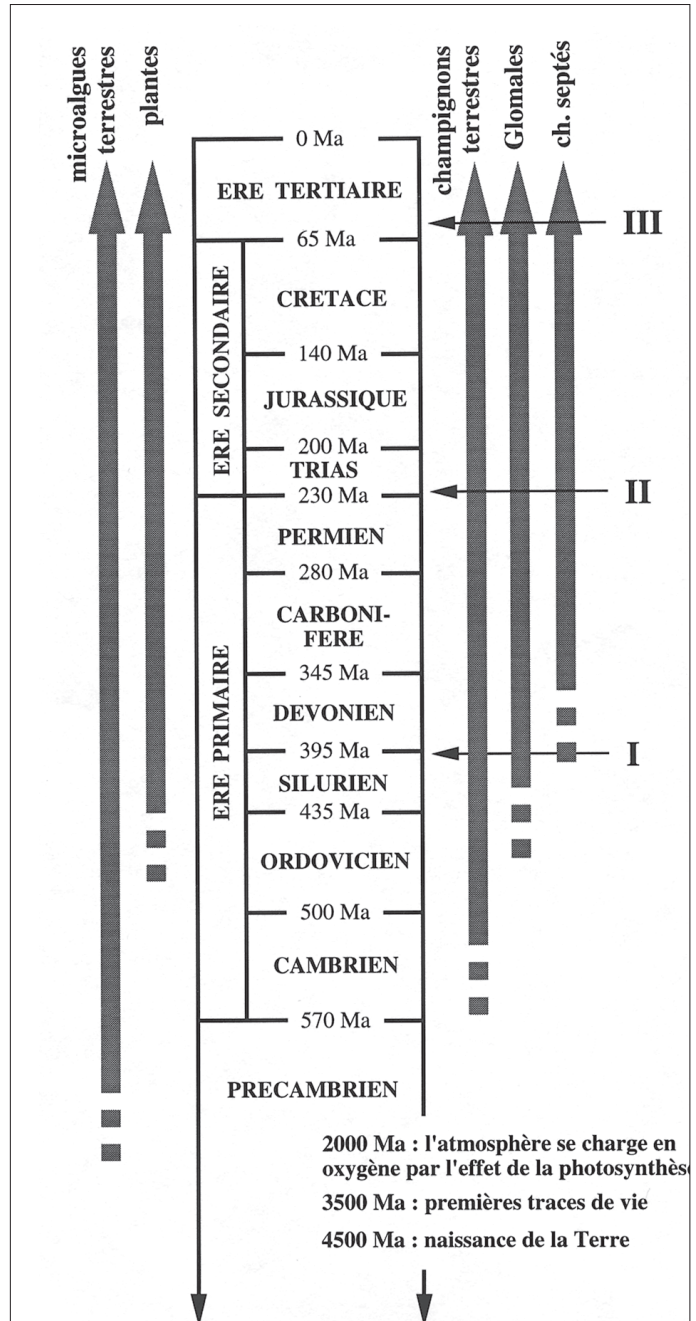
(Ma = millions d'années, le Quaternaire représentant les deux derniers millions d'années n'a pas été indiqué)

Les dates des principaux événements signalés sont établies par la technique de l'horloge moléculaire (voir note 6 du texte, p. 20 – Berbee et Taylor, 1993 ; Simon *et al.*, 1993), et à partir des fossiles connus. Datation de quelques fossiles marquant la colonisation des terres émergées et la diversification des symbioses en milieu terrestre :

I – Dévonien inférieur : flore de Rhynie, écosystème lacustre comportant des végétaux préservés par silicification (les structures cellulaires sont encore observables). On y trouve un lichen formé d'un champignon inférieur et de cyanobactéries (Taylor *et al.*, 1997) et des fossiles de végétaux avec des associations VA impliquant des Glomales primitives (Taylor *et al.*, 1995).

II – Trias inférieur : les principaux groupes de Glomales sont déjà établis, comme en témoignent des racines fossiles retrouvées en Antarctique.

III – Éocène : plus vieux fossile d'ectomycorhize, sur *Pinus* (Lepage *et al.*, 1997), et plus vieux lichen ressemblant aux lichens actuels.



Le partenaire photosynthétique assure l'alimentation carbonée et parfois azotée de l'association ; l'adaptation du champignon à la vie en milieu terrestre est complémentaire. Les champignons réalisent une **maximisation du volume exploré**, bien adaptée à l'exploitation des ressources du sol (Le Tacon et Selosse, 1994) :

- Ils peuvent développer des surfaces de contact très importantes par simple prolifération des hyphes ⁽³⁾. La forme filamenteuse, plus que la forme parenchymateuse, est adaptée à l'exploration de grands volumes de substrats. En supposant qu'une hyphe a un rayon 100 fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface/volume est 100 fois plus grand. En d'autres termes, il faut 100 fois moins de volume (donc, de matériel biologique) pour créer la même surface d'absorption.

- Les champignons augmentent leurs capacités d'exploration du milieu par la production d'exoenzymes.

- Les hyphes ont aussi la capacité d'excréter dans le milieu extérieur des quantités importantes de protons qui ont la propriété de désorganiser les réseaux cristallins (Lapeyrie *et al.*, 1991). Les éléments minéraux sont ainsi libérés des réseaux cristallins et passent de la forme insoluble à la forme soluble. De plus, la plupart des champignons excrète dans le milieu extérieur de grandes quantités d'acides organiques, et en particulier de l'acide oxalique (Lapeyrie, 1990). L'acide oxalique est un puissant chélatant qui piège les cations comme le calcium, libérant ainsi le phosphate.

- Le champignon peut synthétiser, surtout lorsqu'il forme un lichen, des composés aux rôles multiples, les "acides lichéniques", qui protègent des ultraviolets — et confèrent leur couleur aux lichens (Ahmadjian, 1993).

Les rochers nus représentent certainement un milieu proche de ceux qui ont été primitivement colonisés. Doit-on pour autant considérer, avec certains auteurs (Retallack, 1981), que les lichens furent les premiers colonisateurs du milieu terrestre ? Les groupes d'autotrophes formant des lichens (Algues vertes ou Cyanobactéries) existent dès le Cambrien (Knoll, 1992). Il n'est donc pas exclu que des lichens aient colonisé le milieu terrestre dès l'ère Primaire. Mais les lichens ne furent pas, sous leur forme actuelle, les premiers colonisateurs, car les groupes de champignon qui les forment (les champignons septés ⁽⁴⁾) ne sont apparus qu'avec ou après les végétaux terrestres (Taylor et Taylor, 1993 ; Berbee et Taylor, 1993 ; figure 1, p. 17). Les plus vieux fossiles de lichens ressemblant aux lichens actuels datent du Tertiaire (moins de 65 Ma, figure 1, p. 17). En revanche, des champignons non septés sont décrits dès le début de l'ère Primaire, même en milieu terrestre. Bien qu'il faille rester prudent, des lichens à champignons primitifs non septés ont pu faire partie de la première microflore terrestre.

Il existe encore une association des terrains très pauvres qui évoquent ces lichens primitifs car le partenaire fongique n'est pas septé : le champignon inférieur *Geosiphon pyriforme* s'associe avec des Cyanobactéries du genre *Nostoc* (Mollenhauer et Kluge, 1994). Les algues vivent dans des vésicules formées par le champignon, à l'intérieur du cytoplasme. L'association fixe le carbone et l'azote. Par ailleurs, une association fossile âgée de – 400 Ma et comprenant un champignon non septé et des cyanobactéries a récemment été décrite (Taylor *et al.*, 1997) : c'est probablement un type de lichen primitif. On peut supposer que les champignons inférieurs de ces lichens primitifs ont été progressivement remplacés par des ascomycètes et parfois des basidiomycètes au cours de l'évolution, donnant naissance aux lichens actuels.

Les végétaux vasculaires primitifs fossiles étaient associés à des champignons

Ce sont des organismes pluricellulaires, plus ou moins différenciés, qui dominent actuellement la flore terrestre. Il faut attendre le Silurien (vers – 450 Ma, figure 1, p. 17) pour trouver une flore terrestre au sens actuel, constituée de végétaux pluricellulaires (Taylor et Taylor, 1993). Les végétaux vasculaires primitifs

(3) Les **hyphes** sont les filaments qui constituent les parties végétatives du champignon.

(4) Les champignons peuvent être divisés en deux groupes : les plus primitifs (les plus anciens paléontologiquement) sont "**non septés**" (c'est-à-dire que les filaments qui les constituent ne sont pas cloisonnés) ; les plus évolués ont des cloisons régulières, ce sont les champignons **septés** (Ascomycètes et Basidiomycètes).

semblent s'être développés dès la fin du Silurien, à proximité de la limite eau/terre ferme, comme les bords des eaux douces ou saumâtres : ces milieux ont dû jouer un rôle prépondérant dans la colonisation des continents. Ces végétaux vasculaires primitifs sont apparentés aux Ptéridophytes actuels (Edwards et Fanning, 1985). L'originalité de leur appareil végétatif est de comporter des tissus différenciés pour la conduction de la sève, ce qui favorise la régionalisation des échanges avec le milieu au niveau des parties aériennes et souterraines. Ces végétaux primitifs ont été dans l'impossibilité de s'adapter aux contraintes du milieu terrestre par leur propre évolution (Le Tacon et Selosse, 1994). Une fois encore, la symbiose, et dans ce cas l'association avec des champignons, a permis d'effectuer un saut macroévolutif.

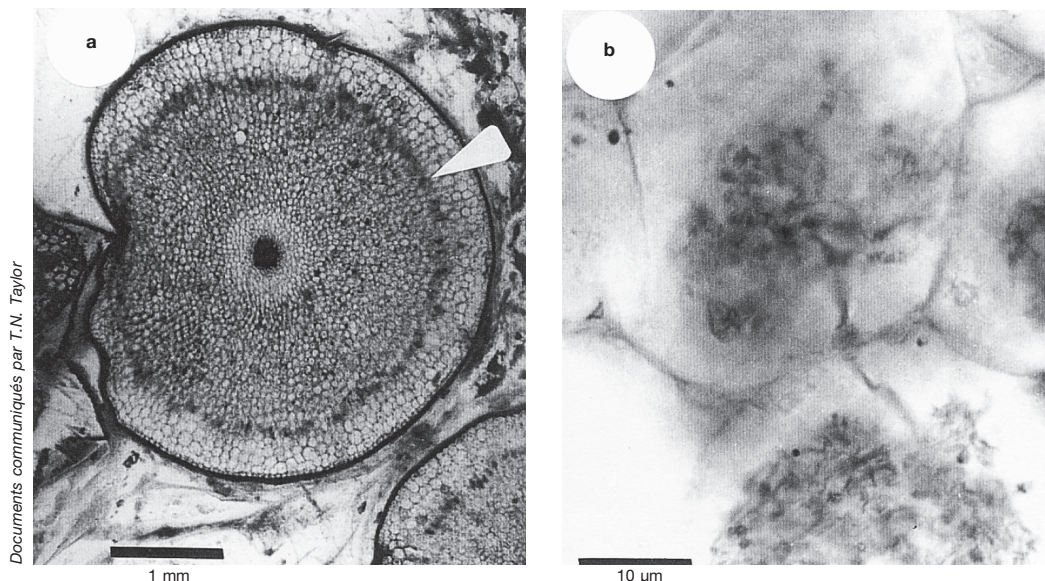
La symbiose mycorhizienne pourrait expliquer la rapidité d'apparition d'une flore terrestre diversifiée au Silurien (Pirozynski et Malloch, 1975 ; Pirozynski, 1981). L'un des plus anciens témoignages de végétation vasculaire montre des associations symbiotiques : il s'agit de la flore silicifiée de Rhynie, en Écosse, un écosystème fossilisé datant du Dévonien (– 400 Ma, figure 1, p. 17). Dans une étude des champignons de cette flore, Boullard et Lemoigne (1971) décrivent une association sur les rhizomes de *Rhynia* des végétaux vasculaires primitifs. L'association est régulière, n'entraîne pas de nécrose et épargne certains tissus (figure 2a, ci-dessous). Ces caractères évoquent ceux observés dans les mycorhizes actuelles et permettent de conclure à une symbiose. Une étude récente a montré que les cellules colonisées par le champignon possédaient des arbuscules (Taylor *et al.*, 1995), structures d'échange entre la cellule et le champignon, connus dans les endomycorhizes à vésicules et arbuscules actuelles (figure 2b, ci-dessous). Le champignon aurait permis l'alimentation hydrique et minérale de *Rhynia* (dépourvu de racines), et aurait pu stimuler la synthèse de composés (flavonoïdes, par exemple) photoprotecteurs.

Figure 2 **ASSOCIATIONS VÉSICULO-ARBUSCULAIRES FOSSILES DE LA FLORE DE RHYNIE**
(Dévonien, 400 Ma).

Les végétaux constituant cette flore sont très bien conservés par silicification. Des lames minces de la roche siliceuse peuvent être analysées au microscope pour étudier l'anatomie des végétaux piégés :

a (à gauche) – Lame mince montrant une coupe du rhizome de *Rhynia* (= *Aglaophyton*) *major*, un végétal considéré comme appartenant à un groupe ancêtre des végétaux actuels. Noter l'épiderme et la zone centrale sombre, conductrice de sève, ainsi que la zone grise dans les tissus périphériques (flèche blanche).

b (à droite) – À plus fort grossissement, cette zone révèle des arbuscules pénétrant la cellule, parfaitement identiques aux arbuscules formés dans les mycorhizes vésiculo-arbusculaires actuelles. Noter que la paroi des cellules de *Rhynia* ne paraît pas altérée.



Les champignons formant des mycorhizes à vésicules et arbuscules, les Glomales ⁽⁵⁾, seraient donc contemporains de l'apparition des végétaux terrestres. Un autre argument est récemment venu de la comparaison des gènes ribosomaux des Glomales et de la datation des divergences entre les principales familles à l'aide d'une horloge moléculaire ⁽⁶⁾ (Simon *et al.*, 1993). Les Glomales se séparent des autres zygomycètes non endomycorhiziens entre – 460 et – 355 Ma, c'est-à-dire à l'époque de la sortie des eaux (Silurien, figure 1, p. 17). Ceci indiquerait une diversification conjointe des végétaux terrestres et de leurs partenaires symbiotiques.

Toutes les associations primitives terrestres étaient de même nature. Quel que soit l'organe colonisé, rhizome (mycorhizome), racine (mycorhize) ou gamétophyte (mycothalle), il semble que l'association était à vésicules et arbuscules (VA par abréviation ; Nicolson, 1967). Le champignon développe un réseau discret d'hyphes à l'extérieur de la racine. Il pénètre à l'intérieur de la racine et reste d'abord intercellulaire. Il forme généralement des renflements intercellulaires ou vésicules. Le mycélium pénètre le plus souvent à l'intérieur des cellules et forme des structures très ramifiées ou arbuscules. La symbiose organisme photosynthétique - champignon est caractéristique du milieu terrestre, car elle disparaît lors du retour en milieu aquatique de végétaux aériens.

Les végétaux vasculaires ont développé divers types de mycorhizes au cours de l'évolution

Les mycorhizes primitives à vésicules et arbuscules (= VA) sont parfaitement adaptées aux climats chauds et aux écosystèmes terrestres à minéralisation rapide de la matière organique. Les mycorhizes VA existent encore dans de nombreux écosystèmes (Smith et Read, 1997) et dominent dans les écosystèmes tropicaux. À la fin de l'ère Primaire et à l'ère Secondaire, les climats chauds étaient majoritaires. Lorsque la température du globe a baissé, les végétaux terrestres, en particulier les arbres, ont dû supporter des climats plus froids (hautes altitudes ou hautes latitudes) et s'associer à des partenaires différents.

En climat tempéré ou froid, beaucoup d'arbres se sont associés à des champignons supérieurs, Ascomycètes ou Basidiomycètes, et ont formé un autre type d'association, les ectomycorhizes (Smith et Read, 1997). L'associé fongique induit des modifications morphologiques de la racine et peut représenter jusqu'à 40 % de la masse mycorhizienne. Le champignon forme un manteau autour des racines courtes de l'arbre. De ce manteau partent des hyphes externes ou des cordons mycéliens qui prospectent le sol jusqu'à plusieurs centimètres ou dizaines de centimètres de la racine. Le mycélium pénètre dans le cortex de la racine, mais reste toujours intercellulaire. Il colonise une ou plusieurs couches de cellules corticales, sans jamais atteindre l'endoderme. Les échanges entre le champignon et l'arbre-hôte se font au niveau de ces hyphes intercellulaires qui forment une structure appelée réseau de Hartig.

Inconnues à l'ère Primaire, les ectomycorhizes semblent s'être développées au Crétacé, il y a 140 Ma (Pirozynski et Malloch, 1975 ; Taylor, 1990). Cependant, aucun fossile d'ectomycorhize n'est connu avant l'ère Tertiaire, il y a 50 Ma (Lepage *et al.*, 1997 ; figure 1, p. 17). L'apparition des ectomycorhizes pourrait être liée à la radiation des Angiospermes (Berbee et Taylor, 1993). Les champignons impliqués se rattachent à des groupes de saprophytes (Malloch, 1987) et seraient donc issus d'espèces qui, à l'origine, assuraient la décomposition des litières ⁽⁷⁾.

Dans l'évolution des mycorhizes, il y a donc eu remplacement des partenaires fongiques inférieurs (non septés) par des champignons supérieurs (= septés), comme nous l'avons suggéré dans le cas des lichens.

(5) **Glomales** : cet ordre de champignons inférieurs (donc, non septés) est constitué d'espèces qui ne peuvent vivre sans être associées aux racines, et ont perdu toute reproduction sexuée. Ce sont eux qui forment les associations vésiculo-arbusculaires décrites plus loin dans le texte.

(6) L'**horloge moléculaire** est une méthode (parfois critiquée) qui suppose que les mutations s'accumulent à une vitesse constante — et donc, que la différence entre l'ADN de deux espèces dépend de la durée écoulée depuis l'ancêtre commun.

(7) Par opposition aux Glomales, les **champignons ectomycorhiziens**

— sont des champignons supérieurs,

— ont conservé leur sexualité,

— et peuvent pousser en l'absence de racines (ils sont cultivables au laboratoire).

La diversité des végétaux formant des ectomycorhizes, aussi bien Angiospermes que Gymnospermes, suggère que ces mycorhizes sont apparues à plusieurs reprises (Lewis, 1987). Les ascomycètes (Truffes,...) et les divers basidiomycètes (Agaricales, Aphyllophorales, Astérosporales et Gastéromycètes) impliqués sont également éloignés évolutivement (Malloch, 1987). Le passage des partenaires non septés aux partenaires septés est probablement en cours actuellement chez les espèces qui présentent les deux types d'association, comme les Eucalyptus, les Aulnes ou les *Salicaceae* (Selosse et Le Tacon, 1995). Récemment, il a été montré que des genres qui sont considérés comme uniquement ectomycorhiziens (*Pinus*, *Pseudotsuga*, etc.) peuvent encore, dans certaines conditions, contracter des associations endomycorhiziennes à vésicules et arbuscules (Cazares et Smith, 1996).

Comme dans le cas des endomycorhizes VA, les champignons ectomycorhiziens jouent un rôle majeur dans l'alimentation de l'hôte en phosphore ou en éléments peu solubles (Mousain et Salsac, 1982). Ils ont en outre une importance particulière dans l'alimentation en azote de l'arbre (Martin et Botton, 1993) et contribuent à l'absorption de l'eau et à son utilisation (Guehl et Garbaye, 1990). Les champignons ectomycorhiziens interfèrent aussi fortement dans le métabolisme hormonal de l'arbre (Gay, 1990). Ils contribuent enfin à la protection phytosanitaire des racines (Marx, 1972) et peuvent jouer un rôle dans la tolérance de l'arbre à certaines caractéristiques du sol comme le calcaire (Lapeyrie, 1990).

D'autres types d'associations se sont tardivement développés chez des végétaux qui ont colonisé des milieux particuliers. Les *Éricales* (*Ericaceae* — Bruyères — et familles proches) se développent généralement dans des milieux acides très riches en matière organique. Les *Éricales* forment soit des endomycorhizes, où le champignon élabore des pelotons à l'intérieur des cellules corticales de la racine, soit des ectendomycorhizes : dans ce cas, le champignon, tout en constituant un manteau autour de la racine, pénètre également dans les cellules corticales sous forme de peloton (Smith et Read, 1997). Les champignons symbiotiques dérivent de formes saprophytiques et ont gardé leur capacité à métaboliser des formes complexes de matière organique (lignine et cellulose). Ils peuvent ainsi contribuer à l'alimentation carbonée de la plante-hôte. La faible disponibilité en azote et phosphore minéral de ces sols est compensée par la possibilité d'exploiter directement les formes organiques de ces deux éléments par le champignon. De tels milieux se trouvent souvent à des latitudes ou à des altitudes encore plus élevées que celles occupées par les végétaux à ectomycorhizes (Lewis, 1987). Lorsque les conditions deviennent encore plus difficiles, les *Éricales* cèdent la place aux associations lichéniques (écosystèmes boréaux, par exemple : figure 3, p. 22).

Les Orchidées ont également développé des stratégies associatives avec des Basidiomycètes qui forment des pelotons intracellulaires (Smith et Read, 1997). Les genres fongiques associés sont par ailleurs connus comme phytopathogènes ou saprophytes ; ils ont également gardé leur capacité à métaboliser la cellulose de la matière organique morte. Les graines d'orchidées sont dépourvues de réserves carbonées. Lorsqu'elles germent, elles donnent naissance à une structure indifférenciée, appelée protocorme, non chlorophyllienne et totalement dépendante du partenaire fongique pour son alimentation carbonée et minérale. Après différenciation des pôles végétatifs et développement de la plantule, l'association se localise uniquement aux racines et reste obligatoire pour l'alimentation minérale de la plante. Les associations des *Éricales* et des Orchidées semblent s'être mises en place tardivement, peut-être au Crétacé, lors de l'apparition de ces groupes végétaux auxquels ils ont permis la conquête de niches écologiques particulières (Selosse et Le Tacon, 1995).

CONCLUSIONS

Les symbioses ont rythmé l'évolution de la biosphère et de la vie (Margulis et Bermudes, 1985). Elles expliquent les à-coups évolutifs ou "mégamutations" (Haynes, 1991), par addition de deux génomes préexistants, permettant ainsi la création de nouveaux niveaux d'organisation et, donc, la conquête de nouveaux milieux. Parmi ces associations, celles regroupant les végétaux terrestres et les champignons ont permis la colonisation des continents et sont toujours nécessaires aux végétaux actuels (Le Tacon et Selosse,

1994). Aujourd'hui encore, les symbioses avec des Glomales sont les plus répandues. Elles descendent probablement directement des associations qui ont conquis le milieu terrestre (figure 2, p. 19). En accord avec cette théorie déjà ancienne, des résultats récents de paléontologie moléculaire indiquent que la diversification des champignons endomycorhiziens remonte à l'époque de la sortie des eaux des végétaux (Simon *et al.*, 1993).

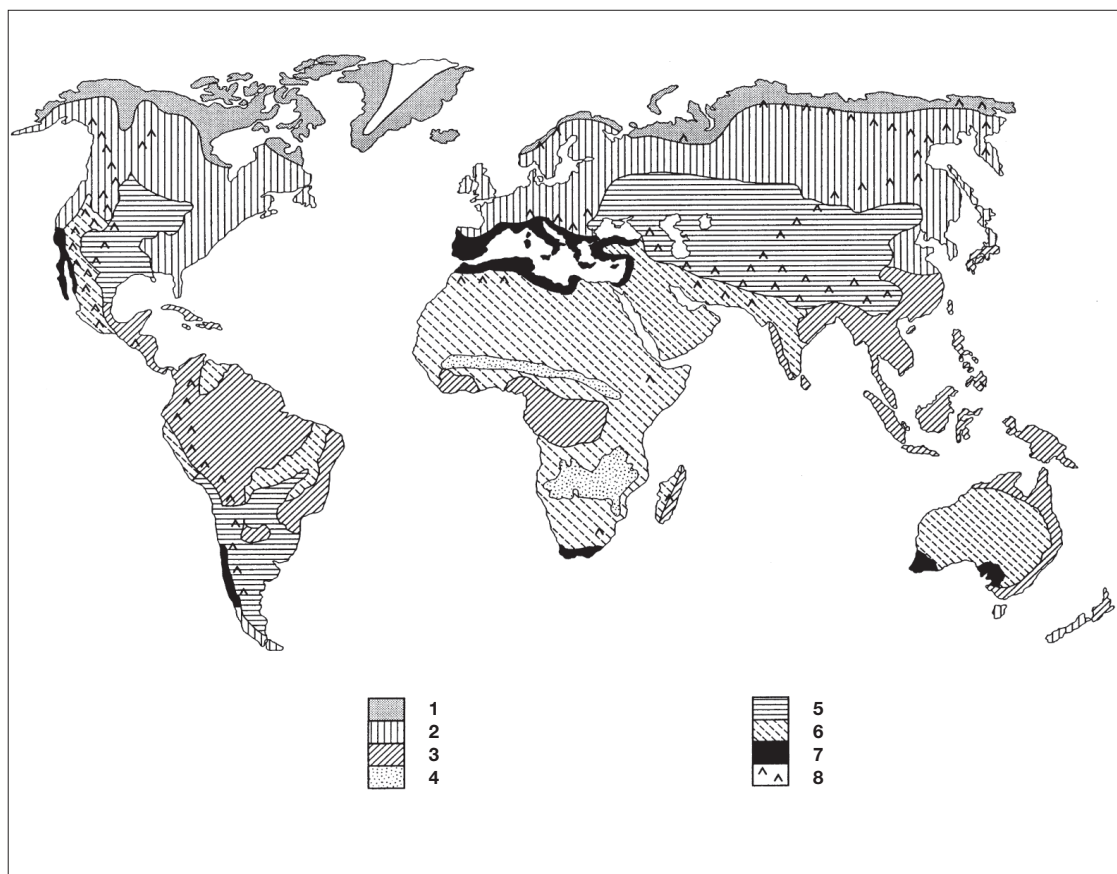


Figure 3 **CHAQUE BIOME** (= grand milieu de vie, défini par son climat et sa végétation) possède son propre cortège d'association symbiotique

- 1 – Toundra arctique : mycorhizes éricoïdes et lichens.
- 2 – Forêt tempérée caducifoliée et forêt boréale de conifères : ectomycorhizes, quelques mycorhizes VA.
- 3 – Forêt tropicale ou sub-tropicale à saison humide : mycorhizes VA, quelques ectomycorhizes (sauf en Asie, où les ectomycorhizes dominent dans les forêts à Diptérocarpacées).
- 4 – Savanne humide et forêt du Miombo : ectomycorhizes (arbres) et mycorhizes VA (graminées).
- 5 – Prairies, steppes, brousses et déserts tempérés : mycorhizes VA.
- 6 – Savanes, brousses et déserts tropicaux ou sub-tropicaux : mycorhizes VA.
- 7 – Végétation méditerranéenne : mélange de mycorhizes VA, d'ectomycorhizes, de mycorhizes éricoïdes et d'ectendo-mycorhizes.
- 8 – Montagnes : ectomycorhizes, puis mycorhizes éricoïdes et lichens, lorsqu'on monte en altitude.

Reproduit d'après et avec l'aimable permission de D.J. Read

Ces associations ont pu contribuer à accélérer l'évolution des végétaux terrestres, notamment au niveau morphologique, comme en témoigne la comparaison avec les mousses qui ne forment pas d'association. Actuellement, une grande diversité d'associations (divers types de mycorhizes et les lichens) offre des solutions adaptatives aux milieux terrestres les plus divers (figure 3, p. 22) : chacun des grands milieux terrestres possède son cortège d'associations symbiotiques.

F. LE TACON
Équipe de Microbiologie forestière
INRA — Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

M.-A. SELOSSE
Équipe de Microbiologie forestière
INRA — Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX
— et —
Direction scientifique
ÉCOLE NATIONALE DU GÉNIE RURAL, DES EAUX ET DES FORÊTS
19, avenue du Maine - F-75732 PARIS CEDEX 15

BIBLIOGRAPHIE

- AHMADJIAN (V.). — The Lichen Symbiosis. — New York : John Wiley & Sons, 1993.
- BERBEE (M.L.), TAYLOR (J.W.). — Dating the radiations of the true fungi. — *Canadian Journal of Botany*, n° 71, 1993, pp. 1114-1127.
- BOULLARD (B.), LEMOIGNE (Y.). — Les Champignons endophytes du *Rhynia Gwynne-Vaughanii* : étude morphologique et déductions sur leur biologie. — *Le Botaniste*, série LIV (1-6), 1971, pp. 49-89.
- CAVALIER-SMITH (T.). — The origin of cells : a symbiosis between genes, catalysts and membranes. — *Quant. Biol.*, vol. 52, 1987, pp. 805-824.
- CAZARES (E.), SMITH (J.E.). — Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. — *Mycorrhiza*, n° 6, 1996, pp. 65-67.
- EDWARDS (D.), FANNING (U.). — Evolution and environment in the late Silurian - early Devonian : the rise of pteridophytes. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, n° 309, 1985, pp. 147-165.
- GAY (G.). — Effect of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* on adventitious root formation in derooted *Pinus halepensis* shoot hypocotyls. — *Canadian Journal of Botany*, n° 68, 1990, pp. 1265-1270.
- GUEHL (J.-M.), GARBAYE (J.). — The effect of ectomycorrhizal status on carbon dioxide assimilation capacity, water-use efficiency and response to transplanting in seedlings of *Pseudo-Tsuga menziesii* (Mirb) Franco. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 21, 1990, pp. 551-563.
- HAYNES (R.H.). — Modes of Mutation and Repair in Evolutionary Rhythms. In : Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation / L. Margulis et R. Fester Eds. — Cambridge (Massachusetts) : The MIT Press, 1991. — pp. 40-56.
- HORODYSKI (R.J.), KNAUTH (L.P.). — Life on land in the Precambrian. — *Science*, n° 263, 1994, pp. 494-498.
- KNOLL (A.). — The early evolution of eucaryotes : a geological perspective. — *Science*, n° 256, 1992, pp. 622-627.
- LAPEYRIE (F.). — The role of ectomycorrhizal fungi in calcareous soil tolerance by "symbiocalcicole" woody plants. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 21, 1990, pp. 579-589.
- LAPEYRIE (F.), RANGER (J.), VAIRELLES (D.). — Phosphate solubilizing activities of ectomycorrhizal fungi *in vitro*. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 69, 1991, pp. 342-346.
- LE TACON (F.), SELOSSE (M.-A.). — La Place des symbioses mycorhiziennes dans l'évolution de la vie. — *Acta Botanica Gallica*, vol. 141, n° 4, 1994, pp. 405-419.
- LEPAGE (B.A.), CURRAH (R.S.), STOCKEY (R.A.), ROTHWELL (G.W.). — Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. — *Am. J. Bot.*, n° 84, 1997, pp. 410-412.
- LEWIS (D.H.). — Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms. In : Evolutionary biology of the fungi / A.D.M. Rayner, C.M. Brasier, D.M. Moore Eds. — Cambridge : Cambridge University Press, 1987. — pp. 161-178.
- MALLOCH (D.W.). — The evolution of mycorrhizae. — *Can. J. Plant Pathol.*, n° 9, 1987, pp. 398-402.
- MARGULIS (L.). — Symbiosis in cell evolution. — 2^e édition. — San Francisco : Freeman, 1993.
- MARGULIS (L.), BERMUDEZ (D.). — Symbiosis as a mechanism of evolution : status of cell symbiosis theory. — *Symbiosis*, 1985, pp. 101-124.

- MARTIN (F.), BOTTON (B.). — Nitrogen metabolism of ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhiza. In : *Advances in Plant Pathology* / D.S. Ingram, P.H. Williams Eds. Vol. 9 : Mycorrhiza synthesis / I.C. Tommerup Ed. . — London : Academic Press, 1993. — pp. 83-102.
- MARX (D.H.). — Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. — *Ann. Rev. Phytopathol.*, n° 10, 1972, pp. 429-454.
- MOLLENHAUER (D.), KLUGE (M.). — *Geosiphon pyriforme*. — *Endocytobiosis & Cell Res.*, n° 10, 1994, pp. 29-34.
- MOUSAIN (D.), SALSAC (L.). — Nutrition phosphatée et activités phosphatases acides des symbiotes ectomycorhiziens cultivés isolément ou en association. In : *Les mycorrhizes : biologie et utilisation* / S. Gianinazzi Ed. . — Paris : INRA, 1982. — pp. 87-100.
- NICOLSON (T.H.). — Vesicular-arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis. — *Sci. Prog., Oxf.*, n° 55, 1967, pp. 561-581.
- PIROZYNSKI (K.A.). — Interactions between fungi and plants through the ages. — *Can. J. Bot.*, vol. 59, 1981, pp. 1824-1827.
- PIROZYNSKI (K.A.), MALLOCH (D.W.). — The origin of land plants : a matter of mycotrophism. — *Biosystems*, n° 6, 1975, pp. 153-164.
- RETAILLACK (G.J.). — Fossil soils : indicators of ancient terrestrial environments. In : *Paleobotany, paleoecology and evolution*, vol. 1 / K.J. Niklas Ed. . — New-York : Praeger, 1981.
- SCHOPF (J.W.). — Microfossils of the early Archean apex chert : new evidence of the antiquity of life. — *Science*, n° 260, 1993, pp. 640-646.
- 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 (Mycologie)*, vol. 16, n° 3, 1995, pp. 1-43.
- SELOSSE (M.-A.), LE TACON (F.). — The land flora : a phototroph-fungus partnership ? — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 13, n° 1, 1998, pp. 15-20.
- SELOSSE (M.-A.), LOISEAUX-DE GOER (S.). — La Saga de l'endosymbiose. — *La Recherche*, n° 296, 1997, pp. 36-41.
- SIMON (L.), BOUSQUET (J.), LEVESQUE (R.C.), LALONDE (M.). — Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular plants. — *Nature*, n° 363, 1993, pp. 67-69.
- SMITH (S.E.), READ (D.J.). — *Mycorrhizal Symbiosis*. — 2nd edition. — Londres : Academic Press, 1997. — 600 p.
- TAYLOR (T.N.). — Fungal associations in the terrestrial paleoecosystem. — *Trends in Ecology and Evolution*, n° 5, 1990, pp. 21-25.
- TAYLOR (T.N.), HASS (H.), KERP (H.). — A cyanolichen from the lower Devonian Rhynie Chert. — *Am. J. Bot.*, n° 84, 1997, pp. 992-1004.
- TAYLOR (T.N.), REMY (W.), HASS (H.), KERP (H.). — Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian. — *Mycologia*, n° 87, 1995, pp. 560-573.
- TAYLOR (T.N.), TAYLOR (E.L.). — *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. — Engelwood Cliffs (New Jersey) : Prentice Hall, 1993.
- TOPHAM (P.B.). — Colonization, growth, succession and competition. In : *Lichen ecology* / M.R.D. Seawards Ed. . — Londres : Academic Press, 1977. — pp. 31-68.
- WILLIAMS (D.M.), EMBLEY (T.M.). — Microbial diversity : domains and kingdoms. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, n° 27, 1996, pp. 569-595.

LE RÔLE DES MYCORRHIZES DANS LA COLONISATION DES CONTINENTS ET LA DIVERSIFICATION DES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES (Résumé)

Lorsqu'ils ont commencé à coloniser les terres émergées, les végétaux ont dû résoudre des problèmes posés par leur alimentation hydrique et minérale. Ils ont dû aussi faire face aux contraintes imposées par la lumière atmosphérique, plus riche en rayons ultraviolets que le milieu marin, et aux écarts thermiques accrus en milieu terrestre. Les végétaux aquatiques ont été dans l'impossibilité de s'adapter simultanément à toutes ces contraintes par leur propre évolution. L'établissement de symbioses a permis d'apporter des solutions et d'effectuer un saut macroévolutif. Diverses associations ont été simultanément ou successivement utilisées. Toutes impliquent un organisme photosynthétique et un champignon. La quasi-totalité des végétaux terrestres actuels présente encore des associations avec des champignons.

THE ROLE OF MYCORRHIZAE IN THE COLONIZATION OF CONTINENTS AND DIVERSIFICATION OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS (Abstract)

When they began to colonize emerged lands, plants faced several difficult problems -- water supply, mineral nutrition constraints arising from the greater amount of ultraviolet radiation on land than underwater and large temperature variations. Such a complex process of adaptation by aquatic plants could not result from natural selection alone. A macro-evolutionary leap was achieved when symbiotic associations that solved these problems were established. Various mutual associations, all involving a photosynthetic organism and a fungus, were simultaneously or successively formed. Nearly all terrestrial plants today still present associations with fungi.
