

# Les plantes qui mangent les champignons

L'idée que les plantes vertes sont exclusivement photosynthétiques souffre de notables exceptions : certaines, notamment des orchidées, préfèrent se régaler du carbone que leur offrent des champignons. Quelques-unes sont si indépendantes de la lumière qu'elles sont sans chlorophylle : elles sont albinos !

**Marc-André SELOSSE** est professeur à l'Université Montpellier II, chercheur au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive et président de la Société botanique de France.

**Mélanie ROY** est maître de conférences au Laboratoire évolution et diversité biologique de l'Université Paul Sabatier à Toulouse.

## L'ESSENTIEL

- Certaines plantes sont indépendantes de la lumière pour se nourrir.
- Elles vivent aux crochets de champignons associés à leurs racines et à celles d'arbres voisins.
- Ces plantes dites mycohétérotrophes sont notamment des orchidées.
- Toutefois, certaines espèces sont encore en partie photosynthétiques : elles sont mixotrophes.
- La mixotrophie serait apparue avant la mycohétérotrophie.

**E**n 1818, le botaniste britannique Joseph Arnold arpente les forêts d'Indonésie. Probablement attiré par une odeur pestilentielle, il découvre une fleur étrange, qu'il nomme *Rafflesia* en hommage au chef militaire de l'expédition, sir Thomas Raffles. La plante attire les pollinisateurs, des mouches, en émettant des fragrances de viande en décomposition. Ce n'est pas sa seule particularité. En effet, elle forme les plus grandes fleurs connues : elles atteignent chez *Rafflesia arnoldii* près d'un mètre de diamètre pour un poids de dix kilogrammes ! Plus surprenant encore, cette fleur n'a ni tige, ni feuille, ni racine. Elle est dépourvue de chlorophylle et donc incapable de photosynthèse. Comment se nourrit-elle ? En parasitant les racines d'autres plantes, dont la sève lui fournit les sucres qu'elle est incapable de synthétiser. Sous nos latitudes, ce mode de vie est aussi celui des orobanches, qui parasitent les plantes sauvages et cultivées, notamment le colza.

Toutefois, d'autres plantes non chlorophylliennes, souvent forestières, ne sont pas des parasites. Les ouvrages d'autrefois les qualifiaient de « saprophytes », sous-entendant qu'elles exploitent la matière organique morte du sol. Pourtant, leurs racines, peu développées, ne prélèvent pas directement les molécules du sol.

Dès le XIX<sup>e</sup> siècle, des recherches ont révélé un fonctionnement étonnant, dont des travaux récents démontrent qu'il est plus fréquent qu'on ne le croyait : ces plantes se nourrissent des champignons colonisant leurs racines ! Nous verrons comment se nourrissent ces plantes non chlorophylliennes sous différentes latitudes, comment cette façon de se nourrir existe aussi chez certaines plantes forestières vertes, et enfin

comment ces stratégies sont apparues dans l'évolution des plantes.

## Les plantes mycohétérotrophes

En 1820, la nutrition d'une de ces plantes non chlorophylliennes a suscité de vives controverses. Le monotrope (*Hypopitys monotropa*) est aussi nommé sucepin, car il pousse sous des résineux tels les pins. Ce nom est trompeur, car, bien que des racines de résineux soient mêlées à celles du monotrope, les premières observations ne révélèrent aucun lien direct. Était-il donc vraiment une plante parasite ? Lors de débats acharnés, au début des années 1840, on remarqua de fins filaments reliant les racines du monotrope à celles des résineux. Ce pouvait être un « appareil parasitaire », mais l'Anglais Thomas Ryland montra qu'il s'agissait de simples filaments de champignons colonisant la racine, « sans rôle essentiel » selon lui.

C'est une des premières mentions de la présence de champignons sur les racines des plantes... On sait aujourd'hui que cette interaction, décrite sous le nom de mycorhize par l'Allemand Albert Franck en 1885, est très fréquente. Chez plus de 80 pour cent des plantes, les filaments d'un champignon du sol colonisent les tissus superficiels de la racine, formant l'organe mixte qu'est la mycorhize. Peu avant, en 1881, un autre Allemand, Franz Kamienski, proposa que ces champignons puissent nourrir le monotrope à partir des arbres dont ils colonisent aussi les racines. Enfin, en 1960, le Suédois Erik Björkman démontra cette hypothèse en injectant des sucres marqués à l'aide d'un isotope radioactif dans la sève de résineux voisins : il observa un transfert de radioactivité vers le monotrope, mais non vers les autres plantes voisines. Il montra aussi que le

monotrope dépérit lorsqu'on coupe les filaments de champignon qui le relie aux arbres.

Le monotrope cumule donc deux particularités : c'est l'une des premières plantes où les mycorhizes ont été observées, mais il inverse la relation habituelle avec le champignon. En effet, dans les mycorhizes des plantes vertes, le champignon reçoit des sucres de la plante, tandis que celle-ci reçoit de l'eau et des sels minéraux du champignon. En revanche, le monotrope se nourrit intégralement du champignon. Son cas n'est pas isolé : 400 espèces de plantes issues de 87 genres différents se nourrissent ainsi (*voir la figure, page suivante*). Parmi ces espèces, 50 pour cent sont des orchidées, mais on trouve aussi des espèces tropicales de la famille des Gentianes et des Polygales. Jonathan Leake, de l'Université de Sheffield, en Grande-Bretagne, a proposé

en 1994 de les nommer « mycohétérotrophes » plutôt que « saprophytes ».

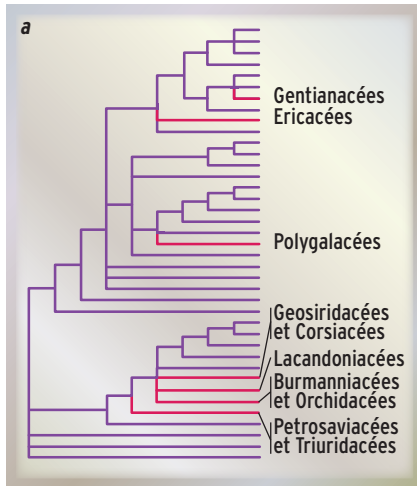
L'identification des champignons associés aux plantes mycohétérotrophes a été plus difficile, car ils sont souvent impossibles à cultiver *in vitro*. Or l'identification a longtemps été fondée sur l'observation des caractéristiques des champignons en culture... Depuis les années 1990, grâce aux outils de la biologie moléculaire, on utilise le séquençage d'une portion de l'ADN du champignon pour identifier les espèces formant la mycorhize. On a ainsi confirmé que les champignons des espèces mycohétérotrophes des milieux tempérés sont également associés aux arbres voisins.

Les champignons liant le monotrope aux plantes voisines sont des tricholomes, vérifiant ainsi le travail d'un mycologue amateur, Jean-François Martin, qui avait identifié en 1985 ces champignons

**SARCODES SANGUINEA**, une Éricacée d'Amérique du Nord, reçoit des ressources carbonées de ses champignons mycorhiziens (du genre *Rhizopogon*) qui forment également des mycorhizes avec les conifères voisins.







PARMI LES PLANTES À FLEURS, les mycohétérotrophes sont présentes dans de nombreuses familles (a, en rouge). La moitié des espèces mycohétérotrophes sont des orchidées, telle la néottie nid d'oiseau *Neottia nidus-avis* (b). Citons aussi le monotrope *Hypopitys monotropa*, ou sucepin, de la famille des Éricacées (c) et *Voyria aphylla* (d), de la famille des Gentianacées.



M.-A. Selosse (a, b, c) & V. Merckx (d)

sur les racines, à partir de subtils critères morphologiques et biochimiques.

Chez une orchidée mycohétérotrophe, la néottie nid d'oiseau (voir la figure ci-dessus), très étudiée depuis le XIX<sup>e</sup> siècle, les tentatives de culture n'avaient mis en évidence que des champignons saprophytes du sol, en fait des contaminants. En 2002, grâce à des analyses génétiques, l'un de nous (M.-A. Selosse) a montré que des champignons de l'ordre des Sébacinales élaborent des mycorhizes à la fois avec l'orchidée et avec les arbres l'entourant (voir la figure page ci-contre).

Une autre orchidée mycohétérotrophe, la racine de corail (*Corralorhiza trifida*), s'associe à des champignons du genre *Thelephora* mycorhiziens des arbres : pour cette espèce, le marquage radioactif de la photosynthèse de saules voisins a démontré le transfert de carbone vers l'orchidée. Une caractéristique de la mycohétérotrophie apparaît donc : chaque espèce mycohétérotrophe est spécifiquement liée à un groupe de champignons alors que, dans les symbioses mycorhiziennes habituelles, une plante verte s'associe à plusieurs dizaines, voire centaines, de champignons variés.

Un autre outil a confirmé le rôle nutritif des champignons. Les teneurs naturelles des organismes en isotopes stables de l'azote (<sup>15</sup>N) et du carbone (<sup>13</sup>C) dépendent des ressources utilisées. Dès 2003, des travaux révèlent que les mycohétérotrophes sont plus riches en <sup>15</sup>N et en <sup>13</sup>C que les plantes autotrophes, ce qui indique un mode de nutrition différent. Les teneurs mesurées sont en revanche proches de celles des champignons mycorhiziens, lesquels diffèrent

des champignons d'écologie distincte, tels que les saprophytes. Ces résultats traduiraient une digestion totale du champignon, et donc une absorption de tous ses composants, par la plante mycohétérotrophe. On ignore encore comment le carbone transite vers la plante. Certes, on observe parfois des phénomènes de digestion du champignon dans les cellules racinaires, notamment chez les orchidées, mais ils résultent peut-être seulement d'un renouvellement de structures endommagées ou âgées.

### Sous toutes les latitudes

Jusqu'en 2005, l'idée prévalait que les espèces mycohétérotrophes étaient associées spécifiquement à des champignons mycorhiziens des arbres. Mais elle ne correspondait qu'à des espèces des régions tempérées. Certains, dont les auteurs, se tournèrent alors vers les nombreuses espèces mycohétérotrophes des forêts tropicales. Les scénarios qui ont été révélés sont plus contrastés.

Des orchidées mycohétérotrophes de Thaïlande du genre *Aphyllorchis*, proches de la néottie, sont bien associées à des champignons qui forment des mycorhizes avec les arbres voisins, mais sans spécificité : on trouve jusqu'à une dizaine d'espèces différentes sur les racines d'une seule orchidée ! Dans d'autres forêts, Florent Martos, de l'Université de La Réunion, a montré que certaines orchidées mycohétérotrophes s'associent... à des champignons saprophytes ! Par exemple, dans l'île de La Réunion, *Gastrodia similis* forme des mycorhizes avec des décomposeurs de bois mort du genre *Resinicium*.

Cette observation explique pourquoi les Chinois font pousser sur de la sciure une orchidée mycohétérotrophe voisine, *Gastrodia elata*, dont ils apprécient les rhizomes charnus : un champignon du genre *Armillaria* décompose le bois et nourrit l'orchidée.

Une orchidée guadeloupéenne étudiée par F. Martos, *Wulfschiegelia aphylla*, forme un impressionnant lacs de racines dans les feuilles mortes à la saison humide (voir la figure page suivante). Elle est colonisée par des champignons décomposeurs de feuilles, tels que des mycènes, des psathyrelles, des gymnopus... là encore, sans spécificité aucune.

Chez toutes ces orchidées, les teneurs en <sup>15</sup>N et en <sup>13</sup>C sont identiques à celles de champignons saprophytes, ce qui confirme l'origine de leurs ressources. La capacité des champignons saprophytes tropicaux à nourrir des mycohétérotrophes résulte peut-être d'un climat plus chaud et humide : ils sont plus longtemps actifs que sous nos climats et mobilisent plus de carbone, ce qui leur permettrait de subvenir aux besoins des mycohétérotrophes. En milieu tempéré, plus sec et frais, seuls les champignons qui créent des mycorhizes avec d'autres plantes vivent en permanence et manipulent un flux de carbone suffisant pour nourrir des mycohétérotrophes. En revanche, on ignore pourquoi les associations tropicales sont parfois moins spécifiques...

Les orchidées mycohétérotrophes tropicales ont d'ores et déjà révélé une diversité fonctionnelle insoupçonnée. Les tropiques sont plus riches que nos régions tempérées non seulement en termes d'espèces, mais aussi en variétés de mécanismes biologiques !

### Les plantes albinos

Revenons aux latitudes tempérées, où les champignons nourriciers forment des mycorhizes avec les arbres voisins. Vers 2003, on découvrit que la mycohétérotrophie n'intéresse pas seulement de rares espèces sans chlorophylle, grâce à deux indices. D'abord, chez certaines espèces d'orchidées

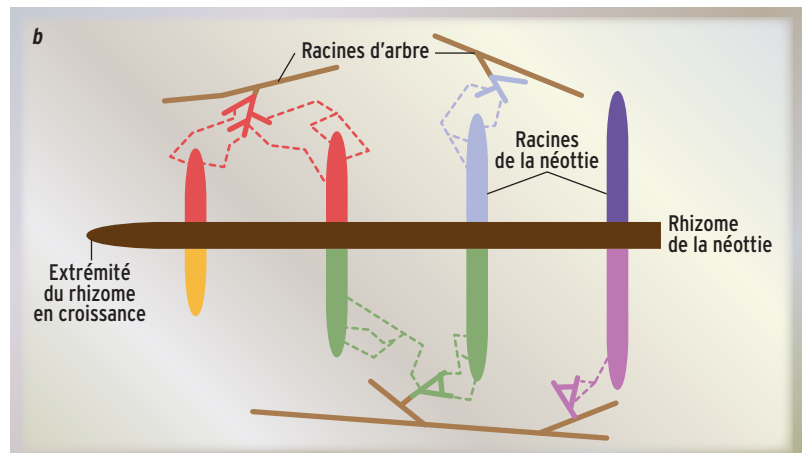
forestières vertes, on connaissait depuis longtemps la survie d'individus sans chlorophylle et totalement hétérotrophes, les albinos (voir la figure page 107 à droite). De telles mutations sont très fréquentes chez les plantes, mais elles ne survivent habituellement pas. Nous avons montré que les albinos respirent, sans fixer de carbone, quelle que soit la lumière disponible, alors que les individus verts sont d'autant plus photosynthétiques que l'éclaircissement est important, comme tout autotrophe. Les albinos sont donc hétérotrophes... et suggèrent que les individus verts puissent aussi exploiter des ressources de carbone non photosynthétiques.

Ensuite, des biologistes de l'Université de Bayreuth ont observé que, chez ces orchidées, les individus verts sont enrichis en <sup>15</sup>N et en <sup>13</sup>C par rapport aux plantes autotrophes... et que les albinos le sont plus encore, atteignant des teneurs de mycohétérotrophes ou de champignons mycorrhiziens ! On devine le mécanisme sous-jacent : les albinos sont complètement mycohétérotrophes tandis que les individus verts complètent leur photosynthèse par le carbone de leurs champignons mycorrhiziens. Pour ces plantes incomplètement autotrophes, on parle de mixotrophie, ou de mycohétérotrophie partielle.

L'identification des champignons liés aux mycorhizes de ces orchidées a levé un autre pan du voile. Les orchidées vertes autotrophes forment habituellement des mycorhizes avec des champignons saprophytes, collectivement nommés « rhizoctonias ». Dans ces mycorhizes typiques, les orchidées fournissent du carbone aux rhizoctonias, qui leur cèdent des sels minéraux.

En revanche, les orchidées mixotrophes sont rarement associées à des rhizoctonias, mais le sont plutôt, comme les mycohétérotrophes, à des champignons mycorrhiziens des arbres : les céphalanthères sont liées à des champignons du genre *Thelephora*, le limodore abortif, commun en région méditerranéenne, à des Russules... Plus étonnant : le genre *Epipactis* est associé à divers mycorrhiziens où dominent... des espèces

**LA NÉOTTIE NID D'OISEAU** (*Neottia nidus-avis*) est une orchidée dotée de courtes racines hypertrophiées formant une sorte de nid (a). Ces racines sont colonisées par différents champignons de l'ordre des Sébacinales qui forment aussi des mycorhizes sur les arbres voisins (en b, les racines colonisées par un même champignon sont de la même couleur) : des liens mycorrhiziens relient les racines de l'orchidée aux arbres.



M.-A. Selosse





de truffes! Des chercheurs hongrois ont d'ailleurs montré que la répartition des *Epipactis* dans leur pays coïncide bien avec celle des truffes... Ainsi a-t-on découvert un mode de nutrition insoupçonné, où certaines orchidées vertes sont partiellement hétérotrophes.

Ceci explique une observation importante pour leur protection : en 1965, avant les législations protégeant les orchidées, l'Allemand Otakar Sadowsky avait transplanté toutes sortes d'orchidées dans son jardin. Or la liste des espèces qui n'ont pas survécu coïncide avec celle des mixotrophes! Les rhizoctonias recolonisent le sol après transplantation, tandis que les champignons des mixotrophes ne survivent pas à la rupture des liens avec les arbres.

La mixotrophie est-elle restreinte à certaines orchidées? Non ! Depuis 2007, avec l'équipe estonienne de Leho Tedersoo, nous avons montré que c'est aussi le cas pour des espèces de pyroles. Ces plantes, de la famille des Éricacées, sont très communes dans les sous-bois des régions alpines et boréales, où elles forment de denses peuplements. Nous soupçonnions leur mixotrophie à cause de leur proximité évolutive avec le monotrope... et nous l'avons vérifié pour plusieurs espèces. Elles partagent les champignons mycorrhiziens des arbres voisins et survivent mal à la transplantation. Surtout, leurs teneurs en  $^{15}\text{N}$  et en  $^{13}\text{C}$  sont intermédiaires entre des autotrophes et des mycohétérotrophes.

Ce dernier point, d'abord controversé par des équipes américaines qui n'observaient pas cela sur d'autres sites, fut ensuite conforté par des mesures complémentaires. Une équipe japonaise mit même en évidence, à l'aide d'isotopes radioactifs, le transfert de carbone de mélèzes vers la pyrole japonaise *Pyrola incarnata* !

**WULLSCHIAELGELIA APHYLLA** est une orchidée tropicale associée à des champignons saprophytes. En a, la plante est en fleur à la saison sèche. En b, le réseau racinaire court parmi les feuilles de la litière (celles du dessus ont été enlevées) pendant la saison humide. Ces racines (c, la flèche rouge) sont reliées aux feuilles mortes par des amas de filaments de champignons (c, les flèches blanches).

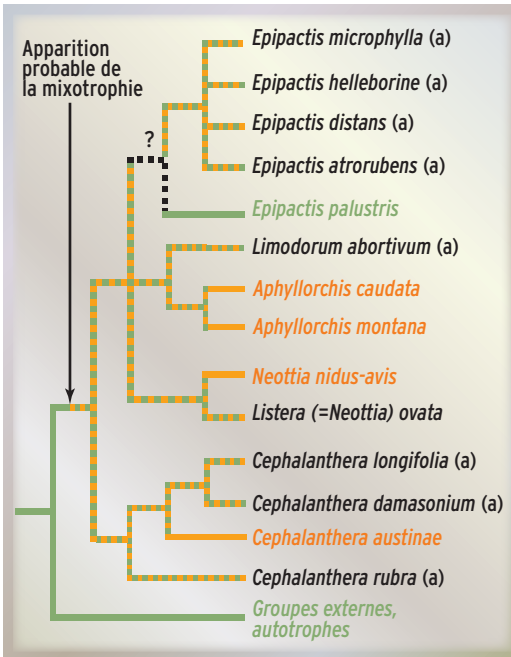
La leçon de ces controverses est que le degré d'hétérotrophie, calculable par la teneur en  $^{13}\text{C}$ , dépend de l'environnement. Chez certaines pyroles japonaises et chez des orchidées mixotrophes d'Europe, un fort éclaircissement augmente la photosynthèse, jusqu'à confiner à l'autotrophie. À l'inverse, l'ombrage, naturel ou expérimental, augmente la part de carbone issu des champignons.

Ces observations révèlent la plasticité de la mixotrophie selon l'éclaircissement. Toutefois, les variations d'hétérotrophie observées chez d'autres espèces, notamment des pyroles européennes, ne dépendent pas de l'éclaircissement, et quelques orchidées de prairie seraient mixotrophes en pleine lumière... De plus, les mixotrophes sont peu étudiées sous les tropiques. L'importance et les mécanismes de la mixotrophie restent donc objets de recherche... Mais la mixotrophie représente au moins une adaptation à la vie à l'ombre des forêts tempérées!

### La mixotrophie comme prélude...

Sur le plan évolutif, la mycohétérotrophie semble dériver de la mixotrophie. Ainsi, les pyroles mixotrophes sont proches des monotropes mycohétérotrophes et, dans plusieurs genres d'orchidées (*Plantanthera*, *Cymbidium*...), les reconstitutions phylogénétiques plaident pour une apparition antérieure de la mixotrophie. Les néotties et les orchidées voisines sont un exemple saisissant, car les mycohétérotrophes y sont apparus plusieurs fois au sein de groupes mixotrophes (voir la figure page ci-contre à gauche). Les mycohétérotrophes dérivent sans doute de mixotrophes qui se seraient « reposés » entièrement sur leurs champignons mycorrhiziens.

M.-A. SELLASSE



M.-A. Selosse et M. Roy

DANS LE GROUPE D' ORCHIDÉES auquel appartiennent les néotties des espèces mycohétérotrophes sont apparues plusieurs fois (en orange), tandis que les espèces mixotrophes (en noir) sont fréquentes. On trouve des albinos, notés (a) chez beaucoup d'entre elles. Les espèces complètement autotrophes sont en vert.

DEUX CÉPHALANTHÈRES PÂLES (*Cephalanthera damasonium*) dont un est albinos (à droite). Les albinos sont des individus sans chlorophylle observés chez des espèces normalement vertes.



Laurent Berger

Dans ce contexte, les albinos de certaines orchidées mixotrophes représentent des intermédiaires évolutifs. Cependant, comme ils restent rares dans la nature, nous avons étudié les raisons de cette rareté, pour révéler *a contrario* les traits importants dans l'évolution des mycohétérotrophes. Nous avons comparé la physiologie des albinos et des individus verts et nous avons découvert de multiples défauts physiologiques...

### Des albinos mal armés

Les tiges albinos sèchent plus fréquemment en été, avant maturation des graines, peut-être en raison de l'évaporation foliaire, car leurs stomates se ferment mal en plein soleil. En outre, les albinos passent plus souvent des années d'attente sous terre, un phénomène nommé dormance.

Or mort des tiges et dormance diminuent la production de graines. Lorsque des graines sont produites, elles le sont en moins grand nombre, avec un pouvoir germinatif réduit. Ces problèmes dériveraient d'une nutrition insuffisante. De fait, l'intensité de la respiration est moindre chez les albinos. Nous avons observé qu'en été, lorsque la tige est développée, les champignons mycorhiziens sont rares ou absents dans les racines. La photosynthèse prend le relais chez les individus verts, mais non chez les albinos. Le bilan reproductif est implacable : avec 1 000 fois moins de graines viables que les individus verts, les albinos ne peuvent être sélectionnés, et restent rares.

Leurs récents ancêtres photosynthétiques ont donc légué aux albinos des traits, comme les feuilles, les stomates, ou l'absence de champignons en été, qui les entravent. Un exemple frappant est la formation de tige aérienne même les années

où la plante ne fleurit pas : ce n'est qu'une perte de carbone chez les albinos qui ne sont plus photosynthétiques...

En revanche, la voie conduisant avec succès à la mycohétérotrophie a sans doute fait évoluer plusieurs traits simultanément cependant que la photosynthèse devenait superflue. Les feuilles et les stomates qui captent respectivement la lumière et le CO<sub>2</sub> ont progressivement régressé, car ils ont perdu leur rôle. La colonisation par les champignons apportant le carbone a dû se maintenir au cours de l'année. Les tiges ne sont produites que lorsque la plante forme des graines... Divers traits génétiques ont évolué, sans doute par petits sauts successifs ; la simple perte de la photosynthèse ne suffit pas. Bien qu'elles soient une porte d'entrée vers la mycohétérotrophie, les mixotrophes sont donc métastables dans l'évolution, car leurs albinos ont une faible valeur sélective, et ne donnent que rarement naissance à des espèces mycohétérotrophes...

Mixotrophes et mycohétérotrophes ont évolué en exploitant une symbiose aussi ancienne que la flore terrestre, la mycorhize. Pourtant, cette évolution reste mal comprise du point de vue des champignons : sont-ils parasités et manipulés par la plante hétérotrophe ? Ou bien retirent-ils quelques bénéfices, comme des vitamines, ou une protection dans les racines lors de la mauvaise saison ?

De même, quels sont les effets sur les végétaux verts voisins qui constituent la source de carbone, notamment quand les mycohétérotrophes et les mixotrophes sont localement abondants ? Leur productivité globale est-elle réduite ? Les recherches sur les incidences écologiques de ces nutriments végétaux récemment découvertes en sont à leurs débuts.

### livre

• V. MERCKX, *Mycohétérotrophie*, Springer Verlag, à paraître, 2012.

### articles

• V. MERCKX *et al.*, *Mycohétérotrophie : when fungi host plants*, in *Annals of Botany*, vol. 104, pp. 1255-1261, 2009.

• M.-A. SELOSSE et M. ROY, *Green plants eating fungi : facts and questions about mixotrophy*, in *Trends in Plant Sciences*, vol. 14, pp.64-70, 2009.