

Le rôle des champignons dans le fonctionnement de l'écosystème terre

François le Tacon

Introduction

La naissance de l'univers a eu lieu entre 13,7 à 13,8 milliards d'années. Beaucoup plus tard, aux environs de 4,56 milliards d'années, la terre est née dans la galaxie de la voie lactée par accrétion de blocs rocheux, de poussières et de gaz autour d'une étoile tardive apparue il y a 5 milliards d'années. Après refroidissement partiel, l'eau liquide est apparue sur notre planète vers 4,36 milliards d'années. Aux environs de 3,8 milliard d'années, la vie serait née dans cet environnement liquide en conditions d'anaérobiose, c'est-à-dire en l'absence d'oxygène, et à une température égale ou supérieure à 100°C, encore que cette dernière condition soit contestée par certains. Oparin (1924) et Haldane (1929) suggèrent que les ultraviolets et les décharges électriques pendant les orages en l'absence d'oxygène ont donné naissance à de nombreuses molécules organiques. Miller (1953), en simulant les conditions de l'atmosphère primitive a obtenu de nombreux acides aminés. Des nucléotides ont aussi été obtenus dans des conditions similaires.

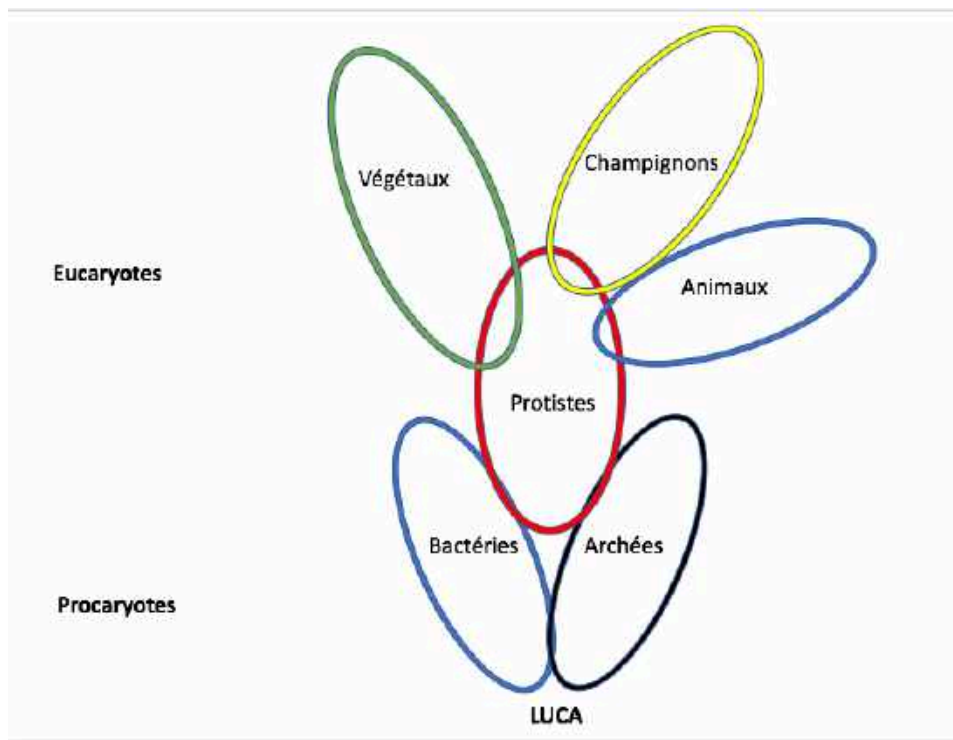
On ne peut cependant pas exclure que les premiers composés organiques ne viennent de la chute de météorites ou de la collision avec des comètes. Quelles que soient leurs origines, aux environs de 4 milliards d'années, il y aurait eu simultanément présence dans l'eau de chaînes d'acides aminés, précurseurs des protéines, et d'acides nucléiques. Ultérieurement, plusieurs étapes ont permis l'apparition de la vie. Une des premières a été l'association entre ces chaînes d'acides aminés et ces chaînes nucléotidiques qui étaient probablement des acides ribonucléiques (ARN). Cette association s'est probablement effectuée par l'intermédiaire d'un autre acide ribonucléique, probablement très proche des actuels ARN ribosomiaux. Elle a permis la reproduction stable d'enchaînements d'acides aminés ayant des propriétés structurales ou enzymatiques particulières. Une seconde étape 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 à toutes les formes de vie, dénommé LUCA pour *Last Universal Cell Ancestor*.

Dans des schistes du Groënland, vieux de 3,7 milliards d'années, de la matière organique possède une signature isotopique $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ identique à celle produite par les organismes vivants actuels (Rosing et Frei, 2004). De LUCA sont nés les trois grands groupes d'organismes actuels, les Archébactéries, les Bactéries et les Eucaryotes (Williams et Embley, 1996). La photosynthèse semble dater de cette époque, c'est-à-dire d'au moins 3,7 milliards d'années (Schopf, 1993), mais on ignore quand elle a commencé à rejeter de l'oxygène. L'apparition de la photosynthèse oxygénique a permis l'accumulation d'oxygène gazeux au cours du Précambrien. L'atmosphère terrestre est donc devenue oxydante, comme l'attestent les précipitations massives de fer ferrique âgées de 2 milliards d'années.

Les Eucaryotes primitifs semblent s'être différenciés, probablement encore en anaérobiose, vers -3,2 milliards d'années (Knoll, 1992). Les véritables Eucaryotes sont nés entre -2,8 et -2,4 milliards d'années. Ils résultent de la symbiose entre des Eucaryotes primitifs et des bactéries qui ont donné naissance par endosymbiose aux mitochondries. Les mitochondries sont des composants de la cellule eucaryote qui fabriquent l'énergie nécessaire

au fonctionnement de la machinerie cellulaire. Elles possèdent actuellement encore des gènes, un métabolisme et des caractéristiques biochimiques proches de certaines bactéries libres. Un peu plus tard, entre -2,4 et -1,7 milliards d'années, une nouvelle endosymbiose entre un eucaryote à mitochondries et des bactéries capables de photosynthèse a abouti 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), et on admet maintenant que ces composants de la cellule végétale descendent de cyanobactéries.

Dans la mer se sont ainsi différenciés quatre phylums ou règnes eucaryotes : les Protistes, les Animaux, les Champignons et les Végétaux (Algues)



Conception généralement admise du monde vivant : deux domaines, les Procaryotes (Bactéries et Archées) et les Eucaryotes, avec quatre règnes, les Protistes, les Végétaux, les Champignons et les Animaux
D'après Le Tacon et Maurice, 2019

Quand seraient apparus les champignons ?

Jusqu'à très récemment, on estimait que les premiers champignons du genre *Tappania* étaient apparus dans les océans aux environs de 1,4 milliards d'années. Récemment, la découverte en Afrique du Sud de structures fongiques dans les formations basaltiques d'Ongeluk, vieilles de 2,4 milliards d'années, suggère que les champignons seraient apparus beaucoup plus tôt dans les océans et peut-être avant la séparation entre végétaux et animaux (Bengtson *et al.*, 2017). Nous pouvons supposer que ces champignons primitifs étaient apparentés aux actuels Chytridiomycètes qui vivent toujours en milieu aquatique ou à certains Zygomycètes, à moins qu'ils aient été des proto champignons, ancêtres de toutes les autres classes connues. Les fossiles découverts ont bien des similitudes avec les champignons actuels. Ils sont caractérisés par un développement considérable de filaments ou hyphes de 2 à 12 µm de diamètre pouvant former des branches et ainsi se ramifier ou s'anastomoser.

Cette structure mycélienne, que l'on ne rencontre que chez les champignons ou quelques bactéries filamenteuses, a des propriétés particulières : la longueur considérable des hyphes et leur faible diamètre (quelques microns) assure une grande surface de contact avec le milieu, en l'occurrence l'eau des océans. Il y a deux milliards d'années ou plus, les composés organiques accessibles à ces champignons primitifs devaient être des substances solubles issues de la lyse des cyanophycées mortes. Il fallait donc développer une surface maximale d'absorption pour y avoir accès. Cette propriété acquise dans un environnement liquide allait paradoxalement permettre aux champignons d'accéder au milieu terrestre en association avec des phototrophes, d'abord avec des cyanobactéries, puis avec des plantes.

Les difficultés d'accèsion de la vie au milieu terrestre

Pendant une longue période, la vie a évolué uniquement en milieu marin. En effet, 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 tenté de coloniser les terres émergées, ils ont dû résoudre quatre problèmes :

- Le premier est celui de la disponibilité en eau. Dans les milieux terrestres, elle 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.

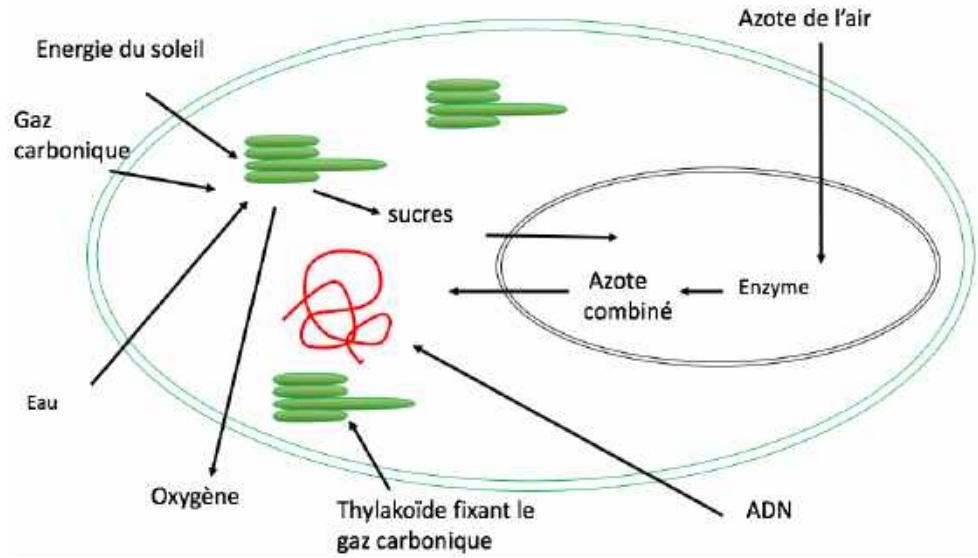
- Le troisième est celui des rayons ultraviolets. La lumière atmosphérique, plus riche en ultraviolets que la lumière filtrée par l'eau, même après la mise en place d'une couche d'ozone. La sortie de l'eau a donc nécessité la mise en place de mécanismes photoprotecteurs.

- Le quatrième vient des écarts thermiques rapides et de très grande amplitude qui se produisent sur terre contrairement au milieu aquatique.

En raison de ces difficultés, la conquête du milieu terrestre s'est faite en plusieurs étapes et d'abord par des cyanobactéries fixant à la fois le gaz carbonique et l'azote de l'air, puis par l'association des cyanobactéries qui se sont associées avec des champignons primitifs pour former les premiers lichens.

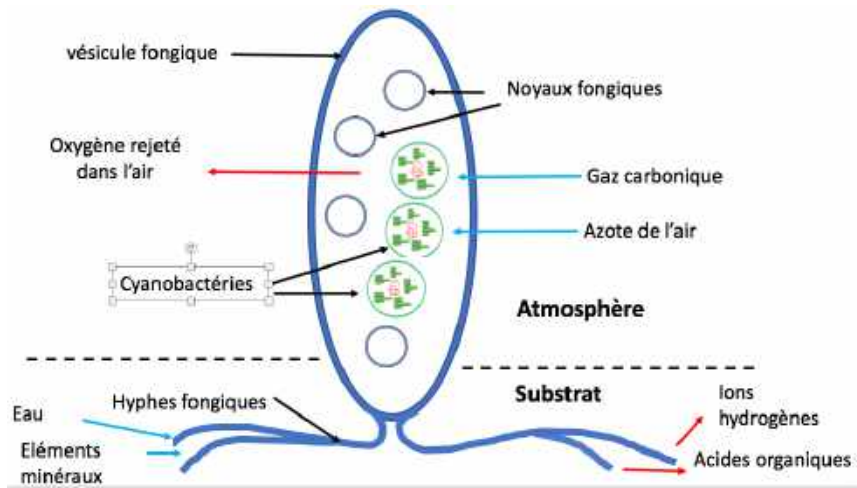
La colonisation des continents par des cyanobactéries et des lichens primitifs

La première tentative de colonisation des terres émergées par des organismes phototrophes doit remonter au Précambrien, vers – 1 milliard d'années. Elle est l'œuvre de cyanobactéries qui avaient acquis depuis deux ou trois milliards d'années la propriété d'assimiler à la fois l'azote et le gaz carbonique de l'air.



Structure et fonctionnement simplifié d'une cyanobactérie fixant le gaz carbonique et l'azote de l'air
D'après Le Tacon et Maurice, 2019

Apportées par les embruns, les premières cyanobactéries à s'installer sur les roches émergées étaient probablement non associées à des champignons. Elles étaient capables de survivre dans cet environnement hostile en formant des spores. Mais les périodes de métabolisme actif devaient être très courtes. Il y a peut-être huit cents millions d'années, ces cyanobactéries auraient réussi à améliorer leurs conditions de vie en s'associant à des champignons. Les lichens ainsi formés pourraient être les premiers colonisateurs du milieu terrestre. Mais les fossiles de lichens manquent. Le plus ancien fossile de lichen ou de proto-lichen a été découvert en Chine du Sud dans les formations marines de Doushantuo, datées d'environ - 600 millions d'années. Des cellules coccoïdales, assimilées à des cyanobactéries ou des algues vertes, y sont associées à des filaments fongiques. Il existe encore des associations des terrains très pauvres qui évoquent ces lichens primitifs, comme *Geosiphon pyriformis*, peut-être un véritable fossile vivant. Son ancienneté n'est cependant pas prouvée. *Geosiphon pyriformis*, le seul de son espèce, est un champignon extrêmement rare, appartenant aux glomales qui font elles-mêmes partie des glomérromycètes. *Geosiphon* n'a été décrit que cinq fois dans la littérature. Il a été découvert en Allemagne en 1849 dans une terre argileuse par Friedrich Traugott Kützing, qui l'a d'abord assimilé à une algue terrestre. Il est maintenant considéré comme un champignon associé à des endocyanobactéries et non comme un vrai lichen. En effet, dans le cas des lichens au sens strict, les cyanobactéries sont emprisonnées entre les hyphes du champignon, alors que chez *Geosiphon*, les cyanobactéries sont à l'intérieur des cellules du champignon. Ces cellules en forme de petites vésicules se dressent à la surface du sol et sont issues d'un mycélium colonisant le sol sous-jacent. Des cyanobactéries endosymbiotiques du genre *Nostoc* forment des chapelets à l'intérieur de ces vésicules. Elles fixent à la fois l'azote atmosphérique de l'air grâce à leur nitrogénase et le gaz carbonique par photosynthèse. Elles fournissent au champignon des sucres et des acides aminés ; en contrepartie, le champignon leur procure, à partir du sol, les éléments minéraux dont elles ont besoin. Un tel échange est parfaitement adapté aux milieux les plus hostiles. Nous pouvons raisonnablement supposer que de semblables associations ont colonisé les terres émergées il y a six ou huit cents millions d'années, bien avant que les premiers végétaux ne s'y aventurent.



Structure et fonctionnement simplifié de *Geosiphon pyriformis*.
D'après Le Tacon et Maurice, 2019

Depuis, d'autres associations très proches – les lichens au sens strict – ont succédé à ces champignons associés à des cyanobactéries endocellulaires. La différence essentielle tient dans le fait que les cyanobactéries ne sont plus à l'intérieur des cellules du champignon, mais emprisonnées entre les hyphes. Au cours de l'évolution, les champignons primitifs ont été remplacés par des champignons supérieurs, essentiellement des ascomycètes. On estime que 40 % de ces derniers sont lichénisés. Les associations avec des cyanobactéries représentent 10 % des lichens, appelés cyanolichens. Pour les 90 % restants, ce sont de véritables algues vertes qui les accompagnent. Ces lichens ne peuvent donc pas fixer l'azote de l'air. Cependant, algues vertes et cyanobactéries peuvent parfois être associées dans un même lichen.

Une nouvelle association pour sortir des eaux

Lorsque des végétaux ont tenté de coloniser les terres émergées, ils ont dû résoudre les problèmes inhérents à la vie terrestre que nous avons déjà évoqués. Ils n'ont pas pu résoudre seuls ces différents problèmes. Ils ont fait appel à des champignons primitifs, des glomales, qui étaient déjà arrivés sur terre avec les lichens primitifs de type *Geosyphon*. Ces glomales se sont associées aux racines, ou plus exactement aux rhizoïdes ou aux rhizomes (tiges souterraines) de ces végétaux primitifs, pour former les premières véritables endomycorhizes, le végétal assurant l'alimentation carbonée du duo et le champignon, l'alimentation minérale ou hydrique. Les champignons, par héritage de leurs caractéristiques marines ancestrales, assurent une optimisation maximale de l'exploitation des ressources du sol. Ils peuvent développer des surfaces de contact très importantes par simple prolifération de leurs hyphes. La forme filamenteuse est particulièrement adaptée à l'exploration de grands volumes de substrat. En supposant qu'un hyphe a un rayon dix fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface/volume est cent fois plus grand. En d'autres termes, il faut cent fois moins de volume (donc de matériel biologique) pour créer une même surface d'absorption ! Les hyphes des champignons ont aussi la capacité d'excréter dans le milieu extérieur des quantités importantes de protons qui proviennent de l'activité d'enzymes dites « pompes à protons ». Ces protons désorganisent par acidification les réseaux cristallins et libèrent des éléments minéraux comme le calcium, le potassium ou le magnésium, qui passent ainsi de formes insolubles à des formes solubles. De plus, ces pompes à protons favorisent le transport des éléments minéraux ainsi libérés à l'intérieur des hyphes.

Des végétaux terrestres sont apparus au milieu de l'Ordovicien (– 500 à – 440 millions d'années) et peut-être dès la fin du Cambrien (vers – 510/– 500 millions d'années). C'étaient des végétaux sans vaisseaux pour conduire la sève, apparentés aux mousses, aux besoins en nutriments limités ; par leurs seuls rhizoïdes, ils pouvaient absorber le peu d'éléments minéraux solubles dont ils avaient besoin. Ils n'étaient donc pas en symbiose avec des champignons. Cependant, des hépatiques, bien que dépourvues de vaisseaux, se sont dès cette époque associées à des champignons, des glomales et des mucorales. Les plus vieux témoignages de spores de végétaux apparentés aux mousses datent de l'Ordovicien moyen (environ – 470 millions d'années). Un peu plus tard, au début du Silurien (à partir de – 440 millions d'années), sont apparues les premières plantes terrestres à vaisseaux et stomates, comme en témoignent de récentes découvertes faites en Arabie saoudite. Ces plantes primitives vasculaires se sont développées à proximité de la limite eau/terre ferme, comme en bordure d'eau douce ou saumâtre ou dans les deltas. Ces milieux ont joué un rôle prépondérant dans la colonisation des continents. La symbiose avec des champignons a permis d'effectuer un saut macro-évolutif et pourrait expliquer la rapidité d'apparition d'une flore terrestre diversifiée au Dévonien. L'un des plus anciens témoignages de végétation montrant des associations symbiotiques est la flore silicifiée de Rhynie, en Écosse, datant du Dévonien (– 407 millions d'années). En 1971, Boullard et Lemoigne décrivent une association fongique sur les rhizomes et les rhizoïdes de *Rhynia major*. Ces caractères évoquent ceux des endomycorhizes actuelles et permettent de conclure à une symbiose. Une étude postérieure a montré que les cellules colonisées par le champignon possédaient de véritables arbuscules, structures d'échanges entre la cellule et le champignon identiques à ceux des actuelles endomycorhizes. Une étude plus récente de la flore de Rhynie montre l'existence d'associations fongiques diversifiées formant des arbuscules, des pelotons, des vésicules ou des spores à l'intérieur des cellules de l'hôte. Ces structures symbiotiques semblent être formées par deux groupes de champignons primitifs, les glomales (gloméromycètes) et les mucorales (zygomycètes). Récemment ont été découvertes entre hépatiques actuelles et mucorales des associations qui pourraient, comme les associations à glomales, dater de l'époque de la colonisation des continents (– 470 à – 450 millions d'années). En rendant possible l'alimentation minérale et hydrique des végétaux pourvus de vaisseaux et de stomates sur les terres émergées, les glomales et mucorales ont ainsi permis aux premières plantes de sortir des eaux.

La poursuite de la conquête des continents

Les glomales sont invisibles à l'œil nu et quasiment ignorées des agronomes. Depuis quatre cents millions d'années, ces champignons forment toujours des associations symbiotiques avec 80 à 90 % des végétaux terrestres et leur sont indispensables. Les premières observations datent de 1842. Cependant, la nature des champignons qui formaient ces arbuscules est longtemps restée ignorée en raison de l'impossibilité de les isoler et de les cultiver en l'absence de leur hôte. Depuis, grâce aux techniques de biologie moléculaire, d'énormes progrès ont été effectués dans la connaissance de ces champignons invisibles à l'œil nu et impossibles à cultiver seuls. Environ 250 espèces ont été décrites à ce jour. Il en existe probablement d'autres, mais ce qui frappe, c'est leur très faible diversité, qui contraste avec celle des champignons dits « supérieurs », ascomycètes et basidiomycètes. Pourquoi une si faible diversité, alors que les glomales sont réparties sur la planète entière, dans tous les milieux et en association avec environ 300 000 plantes ou arbres différents ? L'hypothèse la plus couramment avancée est que les glomales, nées il y a quatre cents ou six cents millions d'années voire plus, protégées par les tissus des racines de leurs hôtes, n'auraient été que très peu soumises aux contraintes du milieu extérieur. La sélection naturelle n'aurait donc eu que

peu d'effets sur leur évolution. Cette faible diversité a une conséquence très importante : il n'existe pas de spécificité d'hôtes. Une même espèce fongique peut s'associer à des hôtes très différents, une plante herbacée ou même un arbre.

L'origine de ces glomales soulève d'autres interrogations : ancêtres saprotrophes, pathogènes ou symbiotiques ? L'hypothèse d'ancêtres saprotrophes semble devoir ne pas être retenue en raison de l'absence d'une biomasse significative sur terre au moment de la colonisation par les premiers végétaux et dont les glomales sont justement à l'origine. Par ailleurs, le décryptage du génome de *Rhizophagus irregularis* a montré que cette espèce était dépourvue de gènes codant pour la dégradation de la lignine. Restent les hypothèses d'ancêtres déjà symbiotiques ou pathogènes. Nous penchons pour la dernière : en effet, nous l'avons vu, l'état symbiotique semble moins fréquent en milieu marin qu'en milieu terrestre. Il serait donc possible que ces glomales soient issues de champignons marins primitifs pathogènes d'algues qui auraient perdu une partie de leur pouvoir de nuisance par la prise partielle par l'hôte du contrôle des mécanismes d'agression. C'est ainsi que l'état pathogène serait passé à l'état mutualiste ! Cette symbiose nécessite un dialogue entre les partenaires et l'adaptation réciproque des deux génomes. Comment ce système extraordinairement complexe a-t-il pu se mettre en place en si peu de temps ? Les gènes nécessaires à cette symbiose existaient déjà pour partie chez les algues, ancêtres des plantes terrestres !

Les glomales sont entièrement hétérotrophes pour le carbone, qu'elles ne peuvent acquérir qu'auprès de leur hôte. À partir des spores, le champignon développe dans le sol un réseau discret d'hyphes et va pouvoir s'associer à des racines. Pour cela, il excrète dans le sol des molécules assez complexes appelées facteurs *myc*. La plante reconnaît ces molécules grâce à des récepteurs particuliers, qui, lorsqu'ils sont activés, diminuent les mécanismes de défense. Le champignon peut ainsi envahir de manière limitée la racine, ce qui nécessite un échange complexe de signaux entre le champignon et la plante hôte. Cette dernière limite l'expression de ses mécanismes de défense dans les zones envahies par le champignon qui pénètre à l'intérieur des cellules du cortex où il constitue des structures très ramifiées appelées arbuscules. La plante fournit essentiellement des sucres au champignon qui, en contrepartie, procure à son hôte des éléments minéraux et en particulier du phosphore. Ce système a un coût énergétique : on estime que le champignon dérive à son profit 10 à 20 % du carbone fixé par photosynthèse. Mais le coût est bien inférieur aux bénéfices ! Sans l'existence de la symbiose, la plante serait en effet incapable d'extraire les éléments peu mobiles du sol, comme le phosphore ou les oligoéléments.

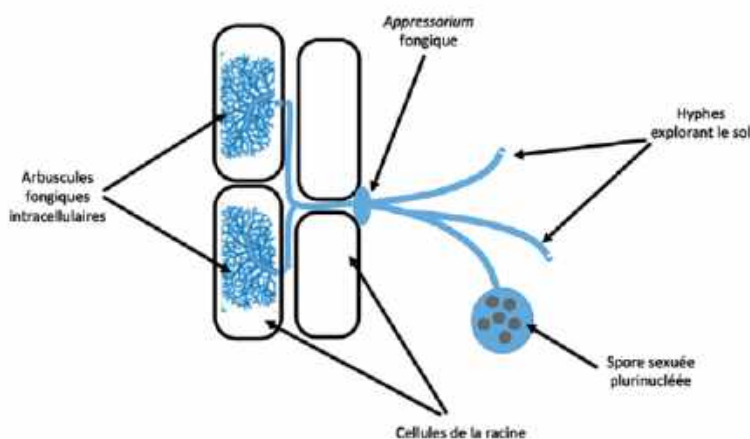
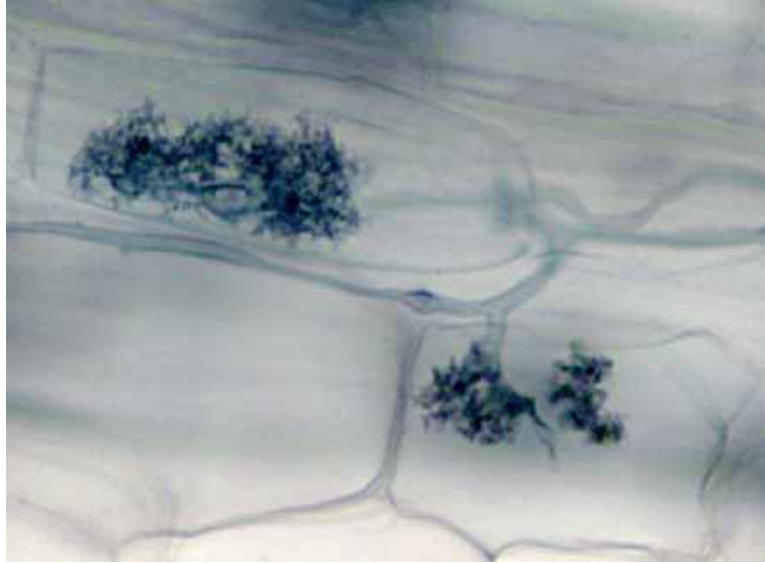


Schéma simplifié d'une endomycorhize à arbuscules. Le mycélium (bleu) issu d'une spore s'implante sur la racine par un *appressorium*, puis y pénètre en restant intracellulaire. Il envahit ensuite les cellules de la plante hôte en formant un arbuscule par où se font les échanges entre les deux associés. Extrait de Le Tacon et Maurice, 2019.

En dehors de leur rôle dans la nutrition minérale des plantes, les endomycorhizes à arbuscules ont d'autres fonctions importantes. Elles ont un effet protecteur contre les pathogènes du sol. Elles permettent aussi une meilleure alimentation hydrique de la plante. Les plantes cultivées ne dépendent pas toutes de la même manière de la symbiose endomycorhizienne à arbuscules. Les Crucifères et les Chénopodiacées (épinard, betterave), qui ont perdu leur état symbiotique et développé en compensation un puissant réseau de poils absorbants, s'en sont affranchies. Les Poacées (céréales, maïs, ray-grass, dactyles) sont moyennement dépendantes, alors que les Légumineuses ou Fabacées ne sauraient s'en passer.



Arbuscules (en bleu foncé) d'un champignon endomycorhizien dans des cellules de racine d'oignon, vus en microscopie photonique
© Photographie François Le Tacon

De nouvelles formes de mutualisme entre végétaux et champignons

Des ascomycètes étaient, semble-t-il, déjà présents dans la flore de Rhynie il y a un peu plus de quatre cents millions d'années, mais la plupart se sont diversifiés au Trias (– 240 millions d'années environ). Les levures se seraient différenciées des formes filamenteuses dès le début du Trias. Les premiers fossiles de basidiomycètes datent du Carbonifère (– 310 millions d'années environ). Ils sont représentés par des hyphes à crochets trouvés chez une fougère, *Zygopteris illinoiensis*. Cependant, les premières fructifications fossiles datent du Crétacé* inférieur (Barrémien), à environ – 130 millions d'années ; c'est aussi à cette période que les basidiomycètes les plus courants se sont diversifiés.

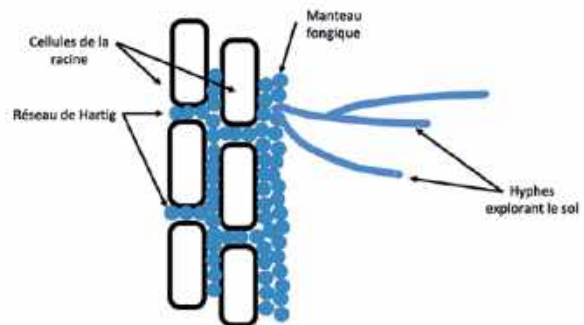


Schéma simplifié d'une ectomycorhize. Le champignon (en bleu) explore le sol et entoure la racine par un manteau à partir duquel il va pénétrer à l'intérieur et former une structure d'échange appelée réseau de Hartig. Le champignon ne pénètre jamais dans les cellules de l'hôte. Extrait de Le Tacon et Maurice, 2019.

C'est également à cette époque que l'on place le début de la symbiose ectomycorhizienne, dont les partenaires fongiques sont des ascomycètes ou des basidiomycètes bien que les ectomycorhizes fossiles les plus anciennes trouvées jusqu'à présent ne datent que de l'Éocène (– 50 millions d'années environ).

Ère	Époque	Durée (En millions d'années)	Événements
Néozoïque ou Quaternaire		– 1 à 0	– 250 ans : domestication de la truffe noire du Périgord en France – 1 000 ans : culture du <i>shiitake</i> en Chine – 6 000 à – 5 000 ans : utilisation de l'amadou pour allumer du feu
Cénozoïque ou Tertiaire	Pliocène	– 11 à – 1	Culture de champignons par des fourmis et des termites Différenciation des endomycorhizes à pelotons (Orchidées et Éricacées) Premiers fossiles d'ectomycorhizes Multiplication des Mammifères
	Miocène	– 25 à – 11	
Oligocène	– 40 à – 25		
Éocène	– 60 à – 40		
	Paléocène	– 70 à – 60	
Mésozoïque ou Secondaire	Crétacé	– 135 à – 70	Apparition des ectomycorhizes Différenciation du genre <i>Tuber</i> (truffes) ? Diversification des ascomycètes et des basidiomycètes Apparition des premiers mammifères et des Angiospermes* (plantes à fleurs)
	Jurassique	– 180 à – 135	
	Trias	– 225 à – 180	
Paléozoïque ou Primaire	Permien	– 260 à – 225	Diversification des Levures – 310 : premiers basidiomycètes Explosion de la biomasse terrestre – 400 : premiers ascomycètes ? – 407 : flore de Rhynie associée à des glomales et des mucorales (endomycorhizes à arbuscules)
	Carbonifère	– 350 à – 260	
	Dévonien	– 410 à – 350	
	Silurien	– 440 à – 410	
	Ordovicien	– 500 à – 440	– 470 : apparition des mousses et des hépatiques sur les continents
	Cambrien	– 570 à – 500	
Archéozoïque ou Précambrien		– 4000 à – 570	– 600 : premiers lichens fossiles sur les continents – 1 000 à – 800 : des cyanobactéries associées ou non à des champignons colonisent les roches volcaniques terrestres – 2 000 : divergence entre algues rouges et algues vertes ? – 2 400 : apparition des premiers champignons ? – 2 400 : apparition de l'oxygène dans l'atmosphère – 2 700 : apparition des premiers eucaryotes ? – 3 800 à – 3 500 : apparition des cyanobactéries phototrophes – 4 000 : apparition des progénètes (LUCA)

Chronologie des principaux événements dans laquelle s'inscrit l'évolution des champignons
(Extrait de Le Tacon et Maurice, 2019).

Dans la symbiose ectomycorhizienne, si le champignon pénètre dans la racine, il ne gagne pas l'intérieur des cellules de l'hôte comme dans la symbiose endomycorhizienne. En outre, il forme un manteau autour de cette racine. Ascomycètes et basidiomycètes ont partiellement remplacés les endomycorhizes primitives chez de nombreux arbres, résineux ou feuillus. Le remplacement des endomycorhizes à arbuscules est toujours en cours aussi bien chez les feuillus, comme les peupliers, les saules, les aulnes ou les eucalyptus, que chez

quelques résineux. Chez ces espèces, les deux types de mycorhizes coexistent. Les champignons ectomycorhiziens fournissent aux arbres les éléments minéraux dont ils ont besoin et en échange les arbres approvisionnent les champignons en sucres nécessaires à leur croissance et à leur fructification.



Jeune ectomycorhize de pin sylvestre associé à *Laccaria bicolor*
© Photographie François Le Tacon

L'apparition des ectomycorhizes a profondément modifié la répartition des végétaux sur terre. Les forêts étaient à l'origine adaptées à des climats chauds et à des teneurs en gaz carbonique élevées. Avec la chute des températures, la matière organique s'est accumulée en climat boréal ou tempéré. Les basidiomycètes ectomycorhiziens, qui avaient conservé une partie de leurs capacités saprotrophes, ont permis à leurs arbres hôtes d'avoir accès partiellement à cette matière organique et aux nutriments qu'elle contient (comme le phosphore) et de se développer dans les zones froides sur des sols riches en matière organique.



Laccaria bicolor associé à de jeune semis de Douglas. © Photographie François Le Tacon

Puis, probablement un peu avant l'Éocène, de nouvelles associations endomycorhiziennes sont apparues chez les Éricacées et les Orchidées. Dans les deux cas, il s'agit d'endomycorhizes à pelotons. Le champignon pénètre dans la cellule hôte et s'enroule sur lui-même. Ces associations fonctionnent de manière inverse de celles des endomycorhizes à arbuscules ou celles des ectomycorhizes. Le champignon, qui peut avoir accès à la matière organique des sols et la décomposer, fournit à son hôte le carbone dont il a besoin. C'est la raison pour laquelle les bruyères dominent la végétation des sols boréaux ou alpins ou les sols acides tempérés. Chez les Orchidées, le champignon fournit à l'embryon, qui est dépourvu de réserve, les sucres dont il a besoin. Il existe aussi des ectendomycorhizes, c'est-à-dire des mycorhizes où le champignon forme un manteau autour de la racine, mais pénètre aussi dans les cellules de l'hôte. C'est ce que l'on observe chez les truffes du désert ou terfèzes.

On connaît aussi un nombre considérable de champignons endophytes asymptomatiques, principalement des ascomycètes, dans les tissus de la majorité des plantes terrestres, depuis les tropiques jusqu'aux zones arctiques. Leur style de vie cryptique, leur omniprésence et leur richesse au sein des racines ou des feuilles a suscité de nombreux travaux sur ces organismes dont le rôle apparaît toujours aussi difficile à cerner. Serions-nous en présence d'un immense continuum entre champignons pathogènes, champignons mutualistes ou simples saprotrophes ? Il apparaît qu'au cours du temps, le mutualisme a constamment évolué, permettant aux végétaux de coloniser les milieux terrestres les plus divers et aux champignons ascomycètes et surtout basidiomycètes d'acquérir une extraordinaire biodiversité.

Comment recycler la matière organique ainsi produite ?

Grâce à la symbiose, les plantes primitives ont ainsi pu gagner les continents, commencer à altérer les minéraux et former les premiers sols, ouvrant ainsi la voie aux végétaux plus évolués, toujours mycorhizés et de plus grand développement. Ont suivi des plantes plus évoluées, comme les Fougères, qui sont apparues au Dévonien (- 410 à - 350 millions d'années). La flore de cette époque ne devait pas dépasser un mètre ou quelques mètres de hauteur en raison de la faiblesse du système vasculaire et du peu de profondeur des sols. Au Carbonifère, sur des sols plus profonds et avec la synthèse de la lignine, conférant leur rigidité aux tissus vasculaires et aux troncs, beaucoup de fougères et de lycopodes qui cherchaient la lumière sont devenus arborescents. C'est ainsi que se sont constituées des formations forestières en association avec des gymnospermes primitifs, se reproduisant par graines et dont les premiers sont apparus à la fin du Dévonien. Les terres émergées se sont couvertes d'un véritable océan vert vivant en symbiose avec des champignons primitifs, produisant d'énormes quantités de lignine et de cellulose, d'autant plus que la teneur en CO₂ de l'atmosphère et la température étaient beaucoup plus élevées que maintenant. Le Carbonifère, comme son nom l'indique, a été une période d'accumulation de carbone dans les sols mais aussi dans les sédiments, sous forme de lignite, de charbon, de gaz ou de pétrole – ce sont les combustibles que nous utilisons massivement depuis le XIX^e siècle. Une telle accumulation de carbone peut trouver diverses raisons : les fosses tectoniques liées à la surrection de la chaîne hercynienne au Carbonifère et au Permien pourraient notamment avoir joué un rôle de piège... Mais l'explication la plus vraisemblable est l'absence ou l'insuffisance à cette époque de champignons capables de dégrader la lignine. C'est en effet un composé complexe très résistant à la dégradation. Seuls, ou presque, certains champignons ont cette capacité, en excréant toute une série d'enzymes qui attaquent simultanément ou séparément les lignines, la cellulose et les hémicelluloses : il s'agit des champignons supérieurs, ascomycètes et surtout basidiomycètes. Or, ces derniers n'existaient pas au Carbonifère ou n'étaient que peu représentés. Le recyclage de la matière organique ainsi produite grâce à la symbiose

endomycorhizienne et à une photosynthèse stimulée par des niveaux élevés de CO₂, avec de fortes températures, ne pouvait donc se faire. Ce cycle déséquilibré a commencé à provoquer des désordres très graves. Le carbone piégé dans la biomasse accumulée a entraîné la baisse de la teneur en CO₂ atmosphérique et de la température, ce qui est probablement en partie à l'origine de la glaciation du Permo-Carbonifère (vers – 280 millions d'années). La vie se serait tout bonnement arrêtée sur terre si un système de recyclage de la lignine et de ses associés, la cellulose et les hémicelluloses, ne s'était pas mis en place ! Si certaines bactéries filamenteuses arrivent à dégrader la lignine complètement comme quelques actinomycètes, ou partiellement comme d'autres espèces, la grande majorité en est incapable. Les bactéries ne pouvaient donc venir à bout d'une telle biomasse. Ce sont les champignons eux-mêmes qui, à l'origine de la couverture des terres émergées par une végétation exubérante, se sont mis à dévorer tout ce qu'ils avaient contribué à produire. La radiation des basidiomycètes dévoreurs de lignine pendant le Jurassique a considérablement modifié la vie sur terre. Leur accroissement en nombre et en diversité a provoqué la minéralisation de la matière organique morte qui s'était accumulée et une augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère. En cent millions d'années, elle a été multipliée par cinq ou dix !

Malgré les difficultés de mesure à l'échelle de la planète, on estime que la production primaire nette des écosystèmes terrestres est d'environ 60 gigatonnes de carbone par an, contre 40 gigatonnes pour les océans. Or, les réserves atmosphériques de carbone sous forme de CO₂ ne sont que de 750 gigatonnes. Autrement dit, si ce carbone n'était pas recyclé par les champignons lignivores, la photosynthèse s'arrêterait au bout d'environ sept ans et probablement bien avant en raison de l'apparition d'une glaciation généralisée. Contrairement aux écosystèmes marins, où les bactéries jouent un rôle essentiel dans le recyclage du carbone et des éléments minéraux, dans les écosystèmes terrestres et en particulier en milieu forestier, ce sont les champignons qui jouent le rôle majeur.

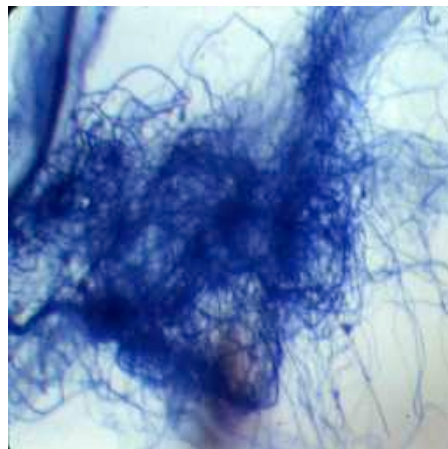


Le polypore soufré, (*Laetiporus sulphureus*), un excellent décomposeur de bois
© Photographie Jean-Paul Maurice

Conclusions

Les champignons forment un règne à part, plus proche de celui des animaux que de celui des végétaux. La découverte de structures fongiques dans les formations basaltiques d'Ongeluk en Afrique du Sud, vieilles de 2,4 milliards d'années, laisse à penser que leur présence dans les océans remonte à beaucoup plus tôt qu'on ne le croyait auparavant. Les champignons primitifs ont développé des structures filamenteuses (ou mycéliums) qui assurent une grande surface de contact avec le milieu marin et leur permettent d'avoir accès à une nourriture diffuse résultant de la lyse des cyanobactéries originelles. Cette propriété acquise dans un environnement liquide allait paradoxalement permettre aux champignons de jouer un rôle essentiel dans la colonisation des terres émergées. Lorsque les premiers organismes phototrophes, utilisant l'énergie solaire, ont tenté de coloniser les terres émergées, il y a environ un milliard d'années ou un peu moins, les difficultés étaient quasi insurmontables : longues phases de dessiccation, écarts thermiques importants, éléments minéraux présents sous forme de complexes insolubles dans l'eau et inaccessibles aux cellules, absence d'azote minéral. Des champignons se sont d'abord associés à des cyanobactéries, capables d'utiliser le gaz carbonique et l'azote de l'air, pour former des lichens primitifs. Plus tard, aux environs de – 450 millions d'années, les mêmes champignons primitifs ont permis aux premières plantes vasculaires de quitter les lagunes et de coloniser la terre ferme. Les animaux ont suivi les plantes, et c'est ainsi que se sont constitués les premiers écosystèmes terrestres, qui ont progressivement évolué et donné naissance à la diversité de la vie que nous connaissons sur les continents. Depuis, ces champignons primitifs, très discrets, invisibles, jouent toujours le même rôle en assurant la nutrition minérale de la majorité des plantes, y compris celle de beaucoup de plantes cultivées. D'autres sont apparus et les ont remplacés, chez les arbres des régions tempérées ou chez les lichens.

Les champignons sont donc à l'origine de la colonisation des terres émergées par la vie, et depuis, la préservent en assurant un rôle essentiel dans l'équilibre de tous les écosystèmes terrestres. Le carbone de la biomasse fixée chaque année par la photosynthèse sur les continents doit être recyclé presque complètement. Il n'existe en effet que quelques années de réserve en gaz carbonique atmosphérique. Les champignons sont de très loin les meilleurs recycleurs car ils sont les seuls à pouvoir dégrader les biomolécules parmi les plus répandues sur terre, à savoir les lignines et – à degré moindre – la cellulose ou les hémicelluloses.



Coloré en bleu foncé, mycélium de *Funnelformis mosseae* explorant le sol et associé à des racines de maïs (bleu clair en arrière-plan) dans lesquelles le champignon forme des endomycorhizes à arbuscules.

© Photographie François Le Tacon.

Références

- AHMADIJAAN V., 1993. *The Lichen Symbiosis*. — New York: John Wiley & Sons.
- BERBEE M.L., TAYLOR J.W., 1993. Dating the radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany*, 71, 1114-1127.
- BENGTSON S., RASMUSSEN B., IVARSSON M. *et al.* 2017. Fungus-like mycelial fossils in 2.4-billion-year-old vesicular basalt. *Nat Ecol Evol* 1, 0141. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0141>
- BERMAN-FRANK I., LUNDGREN P., FALKOWSKI P., 2003. Nitrogen fixation and photosynthetic oxygen evolution in cyanobacteria, *Research in Microbiology*, 154 (3), 157-164.
- BOULLARD B., LEMOIGNE Y., 1971. Les champignons endophytes du *Rhynia gwynnevaughanii* K. et L. Étude morphologique et déductions sur leur biologie, *Le Botaniste*, 54, p. 49-89.
- CAVALIER-SMITH T., 1987. The origin of cells: a symbiosis between genes, catalysts and membranes. *Quant. Biol.*, 52, 805-824.
- CAVALIER-SMITH T., 2010. Deep phylogeny, ancestral groups, and the four ages of life, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, p. 11-132.
- EDWARDS D., FANNING U., 1985. Evolution and environment in the late Silurian - early Devonian: the rise of pteridophytes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, 309, 1985, 147-165.
- FLOUDAS D. *et al.*, 2012. The Paleozoic Origin of Enzymatic Lignin Decomposition Reconstructed from 31 Fungal Genomes, *Science*, 336(6089), p. 1715-1719.
- HALDANE J. B. S., 1929. Origin of life. *Ration. Annu.* 148, 3–10.
- HAYNES R.H., 1991. 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, pp. 40-56.
- HORODYSKI R.J.), KNAUTH L.P., 1994. Life on land in the Precambrian. *Science*, 263, 494-498.
- KOHLER *et al.*, 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists, *Nature Genetics*, 47, p. 410-415.
- KNOLL A., 1992. The early evolution of eucaryotes: a geological perspective. *Science*, 256, 622-627.
- LEPAGE B.A., CURRAH R.S., STOCKEY R.A., ROTHWELL G.W., 1997. Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. *Am. J. Bot.*, 84, 410-412.
- LE TACON F., MAURICE J.P., 2019. *L'odyssée des champignons*. Editions Quae.
- LEWIS D.H., 1987. 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, 161-178.
- MALLOCH D.W. 1987. The evolution of mycorrhizae. *Can. J. Plant Pathol.*, 9, 398-402.
- MARGULIS L., 1993. *Symbiosis in cell evolution*. 2^e édition. San Francisco: Freeman.
- MARGULIS L., BERMUDEZ D., 1985. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory. *Symbiosis*, 1, 101-124.
- MILLER, S., 1953. A production of amino acids under possible primitive earth conditions, *Science*, 117, 528–52.
- MOLLENHAUER D., KLUGE M., 1994. *Geosiphon pyriforme*. *Endocytobiosis & Cell*, 10, 29-34.
- NICOLSON T.H., 1967. Vesicular-arbuscular mycorrhiza, a universal plant symbiosis. *Sci. Prog., Oxf*, 55, 561-581.
- OPARIN, A.I., 1924. *Proiskhozhdenic Zhizny*. Moscow : Izd. Moskovski Rabochii.
- PIROZYNSKI K.A., 1981. Interactions between fungi and plants through the ages. *Can. J. Bot.*, 59, 1981, 1824-1827.

- PIROZYNSKI K.A., MALLOCH D.W., 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*, 6, 153-164.
- RESTALLACK G.J., 1981. Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environments. In: *Paleobotany, paleoecology and evolution*, vol. 1 /K.J. Niklas Ed. New-York: Praeger.
- RICHARDS T.A. *et al.*, 2012. Marine Fungi: Their Ecology and Molecular Diversity, *Annual Review of Marine Science*, 4, p. 495-522.
- ROISING M., FREI R., 2004. U-rich Archean sea-floor sediments from Greenland – indications of >3700 Ma oxygenic photosynthesis. *Earth Planet. Sci. Lett.* 217, 237-244.
- SCHOPF J.W., 1993. Microfossils of the early Archean apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science*, 260, 640-646.
- SCHÜBLER A., 2012. The *Geosiphon-Nostoc* Endosymbiosis and Its Role as a Model for Arbuscular Mycorrhiza Research, dans B. Hock (éd.), *Fungal Associations. The Mycota. A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research*, vol. 9, p. 77-91.
- SELOSSE M.-A., LE TACON F., 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Trends in Ecology & Evolution*, 13(1), p. 15-20.
- STRULLU-DERRIEN C. *et al.*, 2014. Fungal associations in Horneophytonligneri from the Rhynie Chert (c. 407 million year old) closely resemble those in extant lower land plants: novel insights into ancestral plant-fungus symbioses, *New Phytologist*, 203(3), p. 964-979.
- SIMON L., BOUSQUET J., Levesque R.C., Lalonde M., 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular plants. *Nature*, 363, 1993, 67-69.
- TAYLOR T.N., 1990. Fungal associations in the terrestrial paleoecosystem. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 21-25.
- TAYLOR T.N., HASS H., KERP H., 1997. A cyanolichen from the lower Devonian Rhynie Chert. *Am. J. Bot.* 84, 992-1004.
- TAYLOR T.N., REMY W., HASS H., KERP H., 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the early Devonian. *Mycologia*, 87, 560-573.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L., 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Engelwood Cliffs (New Jersey): Prentice Hall.
- TISSERANT E. *et al.*, 2013. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis, *PNAS*, 110 (50), 20117-20122.
- TOPHAM P.B., 1977. Colonization, growth, succession and competition. In: *Lichen ecology* /M.R.D. Seawards Ed. Londres: Academic Press, pp. 31-68.
- WILLIAMS D.M., EMBLEY T.M., 1996. Microbial diversity: domains and kingdoms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27, 569-595.