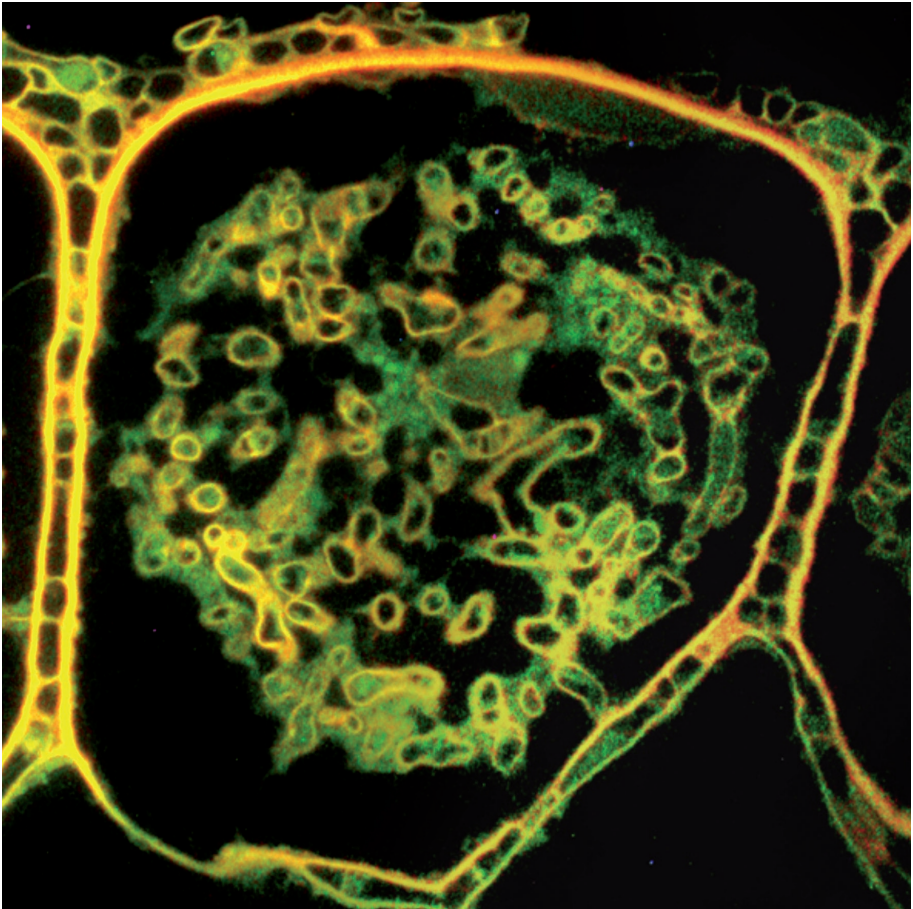


**Syn**thèses

# La symbiose mycorhizienne

Une association entre les plantes  
et les champignons

Jean Garbaye



éditions  
**Quæ**



# La symbiose mycorhizienne

Une association entre les plantes  
et les champignons



# La symbiose mycorhizienne

Une association entre  
les plantes et les champignons

Jean Garbaye

Éditions Quae

## Collection Synthèses

Le virus du Nil occidental  
Dominique Bicout, coordinateur  
2013, 264 p.

Les milieux rupicoles  
Les enjeux de la conservation des sols rocheux  
Pierre pech  
2013, 168 p.

Flores protectrices pour la conservation des aliments  
Monique Zagorec, Souad Christieans  
2013, 160 p.

Agricultures à l'épreuve de la modernisation  
Estelle Deléage  
2013, 104 p.

Cultiver la biodiversité pour transformer l'agriculture  
Étienne Hainzelin  
2013, 264 p.

Apprendre à innover dans un monde incertain  
Concevoir les futurs de l'agriculture et de l'alimentation  
Émilie Coudel, Hubert Devautour, Christophe-Toussaint Soulard, Guy Faure,  
Bernard Hubert,  
Coordinateurs  
2012, 248 p.

Editions QUÆ  
RD 10, 78026 Versailles cedex

© Éditions Quæ, 2013

ISBN : 978-2-7592-1964-3

ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

*À Bernard Boullard qui m'a, comme à beaucoup d'autres, ouvert les yeux sur la place essentielle qu'occupe la symbiose mycorhizienne dans la biologie des plantes.*





# Préface

---

À la lecture de cet ouvrage presque encyclopédique écrit par Jean Garbaye, il m'est apparu que le temps est venu de reconnaître l'étude de la symbiose mycorhizienne *sensu lato* non plus comme une science secondaire empruntant seulement les voies de la phytologie et de la mycologie, mais plutôt comme une science *per se* sous le vocable de mycorhizologie, pour désigner l'étude d'un phénomène prenant de plus en plus de place dans la connaissance des systèmes vivants.

Il faut dire que cette science relativement récente et encore méconnue des biologistes, agronomes, forestiers et environnementalistes de la planète bouleverse les idées reçues en commençant par le concept d'évolution des espèces, qui met plutôt en avant l'évolution des systèmes vivants. L'étude de l'évolution des symbioses mycorhiziennes contrarie surtout nos collègues zoologistes agissant en quelque sorte comme les détenteurs des canons de l'évolution.

Dans cet ouvrage, l'auteur nous invite à suivre la piste évolutive des symbioses mycorhiziennes. Je me réjouis de découvrir les connaissances qui confortent ma profonde conviction que ce phénomène est fondamental et universel dans l'évolution et le fonctionnement des espèces et des écosystèmes terrestres. Ce qui nous permet de constater que la sélection naturelle favorise les organismes qui s'associent, et pas seulement les plus forts. Il faut donc insister sur la sélection non plus des espèces, mais plutôt des systèmes vivants comme nous le présente Jean Garbaye. L'état mycorhizien constitue un système vivant entraînant l'évolution des espèces de plantes et de champignons, ce que l'ouvrage exprime très bien. Bien sûr il n'y a pas que mutualisme dans les systèmes vivants ; il y a comme toujours des exceptions et des déviations, mais on peut considérer que le mutualisme a joué un rôle aussi puissant sinon plus que la compétition et la prédation dans l'évolution des espèces et des écosystèmes terrestres.

L'intérêt manifesté pour la mycorhizologie est nouveau et Jean Garbaye en relate avec soin le parcours. Même si le terme mycorhize a été créé il y a plus de 125 ans, la mycorhizologie a évolué lentement. Jusqu'aux années 1980, période où Jean est entré comme jeune chercheur, les physiologistes, les écologistes, les agronomes et les forestiers du monde considéraient le phénomène comme marginal, tant du point de vue fondamental qu'appliqué. J'aime à penser que la cinquième conférence nord-américaine sur les mycorhizes qui s'est tenue à Québec en 1981 a constitué un tournant dans cette histoire, avec ses 375 participants venus de plus de 50 pays. Ce fut l'occasion pour Jean, de présenter sa première communication internationale, et aussi d'asseoir ses convictions quant à l'importance du phénomène.

Cesse de considérations historiques et revenons à cette superbe contribution : *La symbiose mycorhizienne, une association entre les plantes et les champignons*. Bien qu'il

existe des ouvrages tentant de faire la synthèse des connaissances en mycorhizologie, celui-ci s'en démarque par son caractère encyclopédique. Il est vain de chercher un oubli, tout y est, allant des notions les plus fondamentales et universelles jusqu'aux exceptions dans la vie intime d'espèces ayant dévié de multiples façons, par rapport aux modèles de base.

J'apprécie beaucoup la présentation selon une trilogie débutant avec des perceptions tombant facilement sous le sens, utilisant le point de vue du naturaliste. Cette invitation permet de déchiffrer la terminologie de base de la mycorhizologie et en même temps de percevoir le phénomène dans toute sa plénitude.

Vient ensuite le point de vue plus pointu du biologiste qui nous invite à plonger dans les mécanismes biochimiques et physiologiques permettant de comprendre le fonctionnement de l'équilibre symbiotique. Surtout il expose comment ces mécanismes jouent un rôle dans la vraie vie des plantes confrontées aux exigences environnementales des milieux naturels complexes, où elles entrent en interactions avec le sol et ses ressources en eau et en nutriments. Bien sûr il nous conduit beaucoup plus loin comme pionnier de la reconnaissance des bactéries et autres organismes associés aux mycorhizes proprement dites. Sa contribution originale à l'écophysiologie des ectomycorhizes notamment par leurs activités enzymatiques ouvre de nouveaux horizons en mycorhizologie débouchant sur de nombreux aspects appliqués.

Nous avons, dans la dernière partie, le point de vue de l'agronome auquel s'ajoute sûrement celui du forestier. Le temps est venu de parler du rôle et de l'utilisation des connaissances dans les pratiques agricoles et forestières. Cet aspect de la mycorhizologie connaît une expansion accélérée dans le monde entier. L'Inde a reconnu récemment, d'intérêt national la technologie mycorhizienne. L'adaptation des connaissances à des milieux, des espèces et des pratiques les plus variés présente autant de défis à relever ; ces nombreux travaux trouveront une source d'inspiration dans ce travail exemplaire.

L'ouvrage de Jean Garbaye arrive à point nommé, pour les pays émergents où la sécurité de la production alimentaire devient une préoccupation quotidienne. De la même façon dans les pays industrialisés, la pratique d'une agriculture durable passera obligatoirement par une connaissance approfondie et une utilisation raisonnée de la technologie mycorhizienne.

Nombreux sont les pays francophones confrontés à cette problématique qui disposeront dorénavant d'un ouvrage exceptionnel en leur langue pour l'enseignement, la recherche et l'utilisation des mycorhizes. Un livre qui devrait faire beaucoup d'envieux chez nos collègues anglophones.

J. André Fortin

# Table des matières

---

<b>Préface</b> .....	VII
<b>Avant-propos</b> .....	5
<b>Remerciements</b> .....	7
<b>Introduction</b> .....	9
Origine du concept .....	9
Les plantes et les champignons .....	12
Les racines .....	16
La symbiose .....	20
<b>Partie 1. Le point de vue du naturaliste : morphologie, diversité et distribution des différents types de mycorhizes dans le règne végétal</b> .....	25
Les plus faciles à observer et à étudier : les ectomycorhizes .....	25
Origine du nom .....	25
Les plantes à ectomycorhizes .....	25
Une morphologie racinaire particulière .....	26
Les champignons ectomycorhiziens .....	27
Morphologie des ectomycorhizes .....	30
Une forme de transition : les ectendomycorhizes .....	33
Les mycorhizes arbutoïdes .....	34
Les mycorhizes monotropoïdes .....	35
Les mycorhizes orchidoïdes .....	37
Les mycorhizes éricoïdes .....	40
Une énigme : les pseudomycorhizes à endophytes bruns cloisonnés .....	41
Un type largement dominant : les endomycorhizes arbusculaires .....	43
Importance et premières descriptions .....	43
Les plantes à endomycorhizes arbusculaires .....	44
Les champignons impliqués dans les endomycorhizes arbusculaires .....	45
Morphologie des endomycorhizes arbusculaires .....	47
Les symbioses fongiques avec les plantes terrestres primitives .....	50

La spécificité des associations mycorhiziennes .....	52
La symbiose mycorhizienne ; l'unité dans la diversité .....	55
<b>Partie 2. Le point de vue du biologiste : physiologie et écologie de la symbiose mycorhizienne</b> .....	<b>65</b>
Établissement de la symbiose mycorhizienne .....	65
Dépendance des plantes vis-à-vis de la symbiose mycorhizienne .....	68
Fonctionnement de la symbiose mycorhizienne .....	70
Symétrie de la symbiose .....	70
Stabilité des structures symbiotiques et durée de la phase fonctionnelle .....	70
Ce que la plante hôte procure au champignon .....	72
Exploitation de l'eau du sol .....	74
Absorption des éléments nutritifs en solution .....	78
Solubilisation des éléments nutritifs contenus dans les minéraux .....	80
Solubilisation des éléments nutritifs contenus dans la matière organique .....	82
Transfert des éléments nutritifs du champignon vers la plante .....	83
Protection des racines contre les substances toxiques .....	85
Fourniture de régulateurs de croissance .....	87
Diversité spécifique et fonctionnelle des communautés de mycorhizes ..	89
Les réseaux mycorhiziens .....	92
Les mycorhizes et la structure du sol .....	95
Les plantes sans mycorhizes .....	96
Rôle de la symbiose mycorhizienne dans la structuration des communautés végétales .....	99
Des mycorhizes pourvoyeuses de carbone et qui fonctionnent à l'envers .....	102
Un cas particulier de mycohétérotrophie obligatoire : la germination des graines dépourvues de réserves .....	105
La symbiose mycorhizienne dans le contexte général de la rhizosphère .....	106
La microfaune mycophage .....	106
Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote .....	107
Les bactéries libres .....	108
Les endobactéries : des bactéries à l'intérieur des champignons .....	110
Les champignons saprotrophes .....	111
Les pathogènes .....	113
La symbiose mycorhizienne dans les différents types de biomes terrestres .....	114

Les mycorhizes et le changement climatique .....	122
Les bases génétiques et l'évolution de la symbiose mycorhizienne .....	127
<b>Partie 3. Le point de vue de l'agronome : applications pratiques des connaissances sur la symbiose mycorhizienne .....</b>	<b>133</b>
La diversité de réponse des plantes à la symbiose comme base de la mycorhization contrôlée .....	133
Les bases de la sélection de symbiotes efficaces pour améliorer le rendement des cultures .....	136
Les inoculants mycorhiziens et les techniques d'inoculation .....	138
Les inoculants endomycorhiziens .....	139
Les inoculants ectomycorhiziens .....	142
Conditions d'application .....	145
Les applications de la mycorhization contrôlée en sylviculture .....	148
Sylviculture des pays tropicaux .....	149
Sylviculture des pays tempérés .....	153
Taillis à courte rotation et bois énergie .....	157
Les applications en agriculture tropicale .....	159
Les applications en horticulture .....	160
Les applications en grande culture intensive .....	165
Les mycorhizes et le problème du phosphore en agriculture .....	167
Les mycorhizes, l'agroécologie et l'agriculture biologique .....	170
Les mycorhizes et la création variétale .....	171
Les mycorhizes et la phytoremédiation des sols pollués .....	172
Les mycorhizes et la production de champignons comestibles .....	174
Les « champignons sylvestres » .....	174
La mycosylviculture .....	174
La culture des champignons ectomycorhiziens comestibles : truffes et trufficultures .....	176
L'affaire Matsutaké .....	179
<b>Annexe 1. Méthodologie : comment étudie-t-on les mycorhizes ? .....</b>	<b>183</b>
Les collections d'organismes .....	183
Les organismes modèles .....	186
La biologie moléculaire .....	188
La protéomique .....	192
L'imagerie microscopique .....	192
L'isotopie .....	194
Les bases de données partagées .....	195

<b>Annexe 2. Travaux pratiques : comment observer les mycorhizes ? .....</b>	<b>197</b>
Prélèvement des racines .....	197
Lavage des racines .....	198
Séparation et conditionnement des racines fines .....	198
Observation des mycorhizes présentant un manteau fongique .....	199
Traitement des racines pour visualiser les structures fongiques internes .....	199
Observation directe des structures fongiques internes .....	201
Observations sur coupe .....	202
Quantification de la colonisation mycorhizienne des racines .....	203
Extraction et observation des spores de Gloméromycètes présentes dans le sol .....	204
Deux expériences simples pour démontrer l'effet de la symbiose mycorhizienne sur la croissance des plantes .....	207
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>213</b>
Travaux pionniers et découverte de la symbiose mycorhizienne .....	213
Ouvrages généralistes sur la symbiose mycorhizienne .....	214
Descriptions et illustrations de mycorhizes .....	214
Fonctionnement des mycorhizes et effets sur les plantes .....	215
Écologie de la symbiose mycorhizienne .....	215
Applications pratiques des connaissances sur les mycorhizes .....	216
<b>Glossaire indexé .....</b>	<b>219</b>

# Avant-propos

---

Ce livre traite d'un aspect fondamental de la vie des plantes, connu des botanistes depuis longtemps et banal par sa généralité dans le règne végétal, mais paradoxalement insuffisamment enseigné et peu connu du grand public : l'association intime et obligatoire des plantes avec des champignons auxquels elles soustraient l'exploitation des ressources du sol, l'organe mixte racine-champignon étant appelé mycorhize. Ma principale ambition est qu'un lecteur francophone même non spécialisé y découvre la vraie nature des arbres, des herbes, des fleurs, des céréales, des légumes et des récoltes qui sont le cadre et le support de notre vie : ce sont des entités mixtes constituées d'un végétal et d'un ou plusieurs champignons nécessaires au fonctionnement harmonieux de l'ensemble. Le fait que l'un des deux partenaires domine largement par sa taille, et soit en fait le seul aisément perceptible à nos yeux, ne doit plus masquer la réalité complexe et les conséquences théoriques et pratiques qui en découlent. Comme l'a formulé de façon malicieuse et provocatrice un groupe de chercheurs curateurs d'une collection européenne de champignons mycorhiziens : « Étudier les plantes sans leurs mycorhizes revient à étudier des artéfacts : la majorité des plantes n'ont pas, à proprement parler, de racines ; elles ont des mycorhizes. »

Du fait que je m'adresse à la fois à des lecteurs sans autre bagage biologique que les bases acquises au cours des études secondaires et à des étudiants, des enseignants, des ingénieurs ou des techniciens de l'agriculture ou de l'environnement, mon texte a pour but d'intéresser, d'instruire et de proposer les éléments d'une réflexion orientée vers la pratique. Pour cette raison même, j'ai limité à l'indispensable le recours à des termes très spécialisés ou techniques propres au jargon de la recherche scientifique ; quand néanmoins c'était incontournable, j'ai tenté d'expliquer ces termes de la façon la plus claire possible dès la première occurrence et un glossaire indexé situé en fin d'ouvrage reprend la définition de tous les termes clés et renvoie au contexte.

Afin de rendre la lecture plus facile et plus limpide, j'ai évité d'égrener au fil du texte des renvois à des références bibliographiques ou à des notes de bas de page. Cependant une bibliographie thématique placée à la fin du livre propose une sélection d'articles de revues ou de travaux originaux illustrant de façon pertinente les résultats synthétiques présentés dans le texte. Lorsqu'elles étaient disponibles, les références francophones ont été systématiquement privilégiées et les titres en anglais ou en d'autres langues étrangères ont été traduits en français.

Le livre débute par un bref historique de la découverte des symbioses entre les plantes et les champignons qui précise les objets biologiques et les concepts de base des recherches dans ce domaine.

Les trois parties essentielles considèrent alors successivement la symbiose mycorhizienne depuis trois points de vue différents : d'abord celui du *naturaliste*, qui s'attache avant tout à décrire et ordonner la diversité du monde vivant ; puis celui du *biologiste*, qui cherche à comprendre le fonctionnement même des systèmes vivants, leur dynamique et leur évolution ; et enfin celui de l'*agronome*, dont la vocation est de traduire les connaissances en techniques pour optimiser la production agricole et la gestion de notre environnement vivant. En d'autres termes, il s'agit d'explorer successivement les trois questions : qu'est-ce que c'est ? Comment ça fonctionne ? À quoi ça sert ? Ce parti pris de varier les postes d'observation afin de révéler toutes les facettes d'un sujet a pour conséquence certaines redondances. Afin de les limiter au maximum, de fréquents renvois d'une partie à l'autre permettent au lecteur de faire la liaison entre les différents aspects et traitements d'une même question.

Ces trois parties essentielles ont comme objectif de résumer de façon directe et accessible les connaissances actuelles sur les symbioses mycorhiziennes. Seuls les *faits* et leurs conséquences sont présentés, sans expliquer *comment* ils ont été découverts ni comment certaines des interactions complexes entre les partenaires symbiotiques ont été élucidées. Autrement dit, nous discutons les *résultats* de la recherche sans faire l'analyse critique des *méthodes* utilisées lors de l'enquête scientifique proprement dite (le cœur de métier du chercheur) mise en œuvre pour obtenir ces mêmes résultats, ce qui est pourtant la règle épistémologique et déontologique dans toute communication entre scientifiques. Cela aurait alourdi de façon considérable cette présentation destinée avant tout à un public de non professionnels de la recherche mais utilisateur potentiel de ses retombées.

Afin de corriger cette lacune et de remettre ce qui précède en perspective avec les progrès incessants des connaissances, nous ferons dans une annexe méthodologique (annexe 1) un rapide tour d'horizon de la panoplie d'outils et de techniques qui s'offrent aujourd'hui aux chercheurs pour étudier des interactions biologiques comme la symbiose mycorhizienne.

Ensuite, une annexe pratique (annexe 2) détaille de façon très concrète et sous forme de protocoles de travaux pratiques des méthodes élémentaires d'observation des mycorhizes, afin de permettre aux lecteurs de juger par eux-mêmes ce dont il est question ici ; nous proposerons aussi deux expériences simples pour la démonstration de l'effet de la symbiose sur la croissance des plantes, plus spécialement destinées aux enseignants du secondaire.

Enfin, un glossaire indexé donne la définition de chaque entrée et permet de retrouver dans le texte les passages relatifs à ce sujet précis.



# Remerciements

---

L'auteur tient à exprimer sa gratitude aux nombreux chercheurs de différents pays qui ont aimablement mis à sa disposition leurs meilleures photos de mycorhizes pour constituer les planches en couleur qui illustrent la première partie de ce livre :

Reinhard Agerer (Allemagne), Martin Bidartondo (Royaume-Uni), Paola Bonfante (Italie), Mark Brundrett (Australie), Jean-Louis Churin (France), Yolande Dalpé (Canada), J. André Fortin (Canada), Ottmar Holdenrieder (Suisse), Ari Jumpponen (Finlande et USA), Marty Kranabetter (Canada), Tomasz Leski (Pologne), Dan Luoma (USA), Elena Martino (Italie), Hugues Massicotte (Canada), Lewis Melville (Canada), Veronica Pereda (France), Larry Peterson (Canada), Forrest Phillips (Canada), Reinholt Pöder (Autriche), Maria Rudawska (Pologne), Tamara Tesitelova (République tchèque), Martin Vohnik (République tchèque), Håkan Wallander (Suède), Carla Zelmer (Canada).



# Introduction

---

## ► Origine du concept

C'est dans la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle que l'évidence d'une alliance entre les racines des plantes et des champignons s'est imposée, à la suite notamment du recoupement d'observations convergentes de plusieurs naturalistes européens comme Boudier, les frères Tulasne, Gallaud, Van Tiegen et Bernard en France, Kamienski en Pologne, Vittadini, Gibelli et Gasparrini en Italie ou Hartig père et fils, Rees, Bruchmann et Frank en Allemagne. Dès 1840, Theodor Hartig publie les premières descriptions et dessins fidèles de mycorhizes de différentes espèces d'arbres basées sur de minutieuses observations au microscope. Mais il ne reconnaît pas la nature fongique des structures observées. L'année suivante, les frères Tulasne décrivent la prolifération de racines d'arbres autour des fructifications du champignon *Elaphomyces* (la truffe de cerf) et distinguent des filaments fongiques reliant les racines à la surface du champignon. D'un contact aussi intime, ils en concluent que le champignon parasite l'arbre. À partir d'observations similaires sur le feutrage de racines qui entoure les fructifications du même *Elaphomyces*, Vittadini tire en 1842 des conclusions diamétralement opposées à celles des frères Tulasne : selon lui, le champignon nourrit l'arbre. En 1856, Gasparrini remarque que, sur des racines de châtaignier, noisetier, pin et arbousier, les radicelles les plus fines sont le plus souvent recouvertes par des filaments « de moisissure ou autres cryptogames », mais ne mentionne pas de connexion entre ces champignons et les tissus racinaires. Ce n'est qu'en 1874 que Bruchmann renouvelle sur des racines de pin les premières observations de Theodor Hartig, mais il reconnaît la nature fongique du réseau qui enserre toutes les cellules des tissus externes de la racine. Deux ans plus tard, soit trente cinq ans après Tulasne et Vittadini, Boudier revisite le cas exemplaire d'*Elaphomyces*. Il décrit bien les filaments cloisonnés qui connectent le manteau fongique des racines à la fructification du champignon, et admire que la colonisation massive des racines par le champignon n'altère pas leur apparent bon état de santé. Il en infère que le parasitisme exercé par le champignon sur l'arbre est bénin. En 1880, Rees confirme les observations de ses prédécesseurs sur *Elaphomyces* et les généralise aux racines loin de toute fructification de champignon : manteau, filaments irradiant dans le sol et formant un réseau dans les tissus de la racine. Il formule une autre hypothèse quant aux relations nutritionnelles au sein du système : le champignon serait bien partiellement parasite des racines, mais il aurait aussi la capacité de s'alimenter directement à partir du sol. L'année suivante, Kamienski décrit comment des filaments fongiques enrobent à la fois les racines d'arbres et de

**Tableau 1.** Chronologie des principales étapes de l'évolution des organismes pluricellulaires dans la biosphère terrestre.

Temps avant présent et ( <i>durée</i> ) en millions d'années	Périodes ou systèmes géologiques	Plantes	Champignons	Symbioses plantes-champignons	Autres événements repères
2 à présent (2)	Quaternaire	Développement de l'agriculture par l'homme			<b>Sixième extinction massive</b> (en cours actuellement) Homme moderne
65 à 2 (63)	Tertiaire	Diversification des Angiospermes (plantes à fleurs)			Principaux genres actuels de lichens Premiers hominidés
140 à 65 (75)	Crétacé		Ascomycètes et Basidiomycètes déjà bien diversifiés	Premières ectomycorhizes	<b>Cinquième extinction massive</b> , dont la disparition des dinosaures
200 à 140 (60)	Jurassique	Apparition des Angiospermes (plantes à fleurs)			Premiers mammifères (marsupiaux) et premiers oiseaux
250 à 200 (50)	Trias		Principaux genres actuels de Gloméromycètes		Premiers dinosaures
290 à 250 (40)	Permien				<b>Quatrième extinction massive</b>
360 à 290 (30)	Carbonifère	Premières Gymnospermes (cordaïtes, cycas, conifères)			Premiers reptiles
410 à 360 (50)	Dévonien	Premières Ptéridophytes (fougères et prêles géantes)	Premiers champignons à filaments cloisonnés		Premiers vertébrés terrestres <b>Troisième extinction massive</b>
440 à 410 (30)	Silurien	Premières Embryophytes (hépatiques, mousses)		Premières mycorhizes arbusculaires	Premiers insectes Premiers lichens
510 à 440 (70)	Ordovicien	Premières plantes terrestres	Premiers Gloméromycètes		Explosion de la biodiversité, puis <b>deuxième extinction massive</b>
550 à 510 (40)	Cambrien		Premiers champignons terrestres		Diversification des formes de vie, puis <b>première extinction massive</b>
Avant 550	Précambrien	Algues vertes dans les océans et les eaux douces depuis au moins 500 millions d'années	Champignons aquatiques dans les océans et les eaux douces		La vie évolue dans les océans et les eaux douces depuis déjà deux ou trois milliards d'années