

Chapitre 3 : Les Interaction entre les micro-organismes et les plantes

BOUCHIBA Zoulikha

Table des matières



Objectifs	3
Introduction	4
I - La symbiose rhizobia- légumineuses	5
1. Le dialogue moléculaire établi entre les rhizobia et la plante hôte au cours de la nodulation	5
2. Les étapes de la formation des nodules	6
3. Les différentes formes de nodules formés sur les racines des légumineuses	8
II - Exercice : test	10
III - La symbiose mycorhizienne	11
1. Les principaux types de mycorhizes	12
1.1. <i>Les Ectomycorhizes</i>	12
1.2. <i>Les Endomycorhizes</i>	13
2. La Mise en place de l'interaction symbiotique	14
IV - Exercice	16
V - Test de sortie	17

Objectifs



à la fin de ce module l'étudiant sera en mesure de :

Décrire les différents types d'interaction entre les plantes et les micro-organismes

expliquer les différentes étapes de la symbiose rhizobienne et mycorhizienne

schématiser les différents types de nodules formés sur les racines des plantes

Introduction



Les plantes sont la principale source de matière organique du sol. Elles sont entièrement colonisées par différents types de micro-organismes: leurs parties aériennes sont soumises aux aléas des variations climatiques, alors que leurs racines forment un écosystème plus stable, dans lequel l'humidité est moins variable et les nutriments sont plus concentrés. De ce fait, c'est autour des racines que se développe l'activité microbienne majeure du sol, engendrant des interactions multiples, très importantes et plus ou moins spécifiques avec les plantes.

L'activité microbienne joue un rôle décisif dans l'équilibre global de l'écosystème et dans la vie de la planète.

Il existe dans le sol de nombreux types d'associations symbiotiques entre les micro-organismes et les plantes, dont les plus remarquables sont la formation, dans les systèmes racinaires des légumineuses, de nodules par les bactéries fixatrices d'azote dite rhizobia et de mycorhizes par les champignons

La symbiose rhizobia- légumineuses

l'association symbiotiques entre les bactéries du sol dites rhizobia et les espèces des plantes de la famille des légumineuses permet la fixatrices biologique de l'azote atmosphérique.

la symbiose se caractérise par la présence d'organes particuliers, situés au niveau des racines, appelés *nodosités* ou *nodules*, au sein desquels les bactéries réduit l'azote atmosphérique en ions d'ammonium, assimilable par la plante. En contre partie, la plante fournit à son symbiote une niche écologique et les substrats carbonés issus de la photosynthèse, nécessaire à son métabolisme. En effet, les nodules sont de véritables organes d'échanges métaboliques entre les bactéries et la plante et représentent pour les rhizobia une niche écologique où ils peuvent se multiplier en grand nombre avant de se différencier en *bactéroïdes* sans être en compétition avec les autres microorganismes du sol. Les bactéroïdes, représentent la forme sous laquelle les rhizobia fixent l'azote de l'air et le transforment via le complexe enzymatique de la nitrogénase en ammonium, qu'ils échangent avec la plante contre des photosynthétats

L'établissement de cette interaction est très spécifique et résulte d'un dialogue moléculaire entre les deux partenaires

1. Le dialogue moléculaire établi entre les rhizobia et la plante hôte au cours de la nodulation

Présents à l'état libre dans la rhizosphère, les rhizobia répondent par un chimiotactisme positif aux exsudats racinaires produits par la plante comme les acides aminés, les sucres, les acides dicarboxyliques et des composés plus spécifiques : les flavonoïdes. Le catabolisme de ces substrats permet aux rhizobiums de proliférer autour des racines de la plante; Il va alors s'établir entre la bactérie et la plante-hôte un dialogue moléculaire :

Les flavonoïdes agissent comme des chimio-attractants mais surtout comme des inducteurs des gènes de nodulation de Rhizobium. En effet, ils sont reconnus spécifiquement par des protéines bactériennes régulatrices (*nodD*), ce qui permet la transcription des gènes de la nodulation (*gènes nod, noe et nol* collectivement appelés *gènes nod*) par l'intermédiaire de boîtes régulatrices (*nodbox*) . Les produits des gènes *nod, noe et nol* sont impliqués dans la biosynthèse de lipochitooligosaccharides appelés *facteurs Nod*.

Les facteurs nod sont des molécules de Nacétyl-glucosamine substitués par des radicaux qui

déterminent l'espèce avec laquelle le microorganisme interagit. Ces facteurs induisent le déclenchement de la division cellulaire dans les poils de la racine, pour aboutir finalement à la formation du nodule

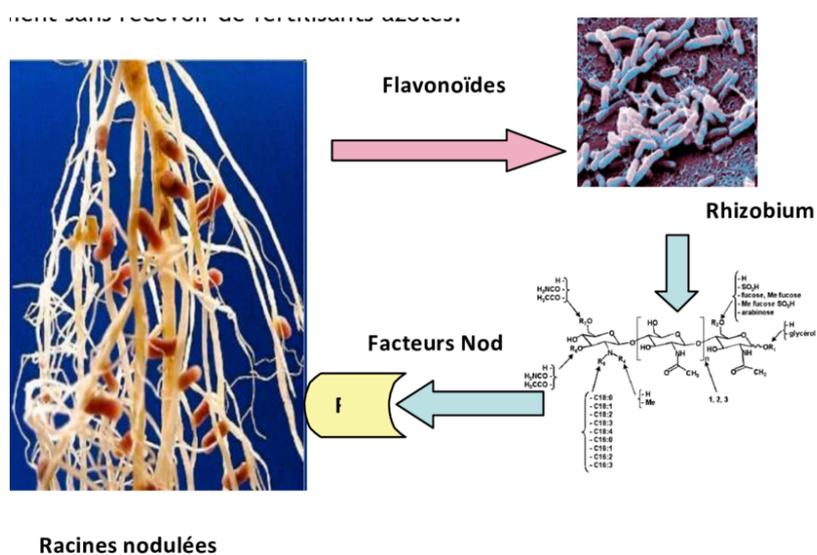


Figure 5: Le dialogue moléculaire au cours de la nodulation d'après Rosenberg (1997).

2. Les étapes de la formation des nodules

Les racines des légumineuses peuvent être infectées par les rhizobia via deux principaux mécanismes :

Le premier mode d'infection le plus courant et le plus étudié a lieu à *travers des poils absorbants*. L'infection commence juste après que le rhizobium s'adsorbe par chimiotactisme au poil racinaire. Les rhizobia *sécrètent des facteurs Nod* qui fonctionnent comme des clés, permettant aux bactéries de pénétrer dans les racines à travers les poils absorbants. Ces facteurs se lient aux récepteurs présents sur les membranes des poils absorbants. Cette reconnaissance induit une augmentation rapide de la concentration du calcium dans les poils absorbant (après quelques minutes) ce qui provoque *le gonflement des extrémités du poil absorbant et sa courbure* autour des rhizobiums en formant une sorte de boucle tout autour de la bactérie.

Les rhizobiums injectent ensuite les protéines d'infection dans les poils absorbants. En réponse, la paroi cellulaire des poils des racines se dégrade et la membrane plasmique forme *un filament tubulaire* que les rhizobiums empreintent ; connue sous le nom du *cordon d'infection*. Les rhizobiums se déplacent à travers ce cordon d'infection dans le cortex racinaire et la pointe du cordon d'infection fusionne avec la membrane plasmique des cellules du cortex. Pendant ce temps, les plantes produisent des protéines appelées *nodulines* qui favorisent le développement des nodules. Dans les 18 heures qui suivent l'infection initiale, les cellules du cortex racinaire subissent des divisions rapides pour la formation d'*un primordium nodulaire*. Le cordon d'infection atteint le primordium nodulaire et y relâche les bactéries par le phénomène d'entocytose. Les bactéries se trouvent alors entourées par une membrane qui dérive de l'hôte ; *la membrane pér bactéroidale* qui protège les bactéries des molécules de défenses de l'hôte. Dans ces unités fermées appelées *symbiosomes* (Roth et Stacey, 1989), les bactéries commencent à se différencier en *bactéroïdes*.

Le deuxième mode d'infection se fait par voie intercellulaire connu sous le nom '*crack entry*', décrivant l'infection *via des blessures ou des ruptures* dans le tissu de la plante, à l'émergence des poils racinaires latéraux, ou parfois directement à travers la lamelle moyenne entre deux cellules du rhizoderme. aucun fil d'infection n'est observé et les rhizobiums intercellulaires envahissent les cellules corticales à travers des parois cellulaires structurellement modifiées. l'infection commence lorsque les bactéries pénètrent directement dans le cortex externe au niveau des émergences de racines et colonisent les espaces intercellulaires entre les cellules corticales et conduit à la formation d'*une poche d'infection*, à partir de laquelle des cordons d'infection intercellulaires et intracellulaires guident les bactéries vers les cellules du *primordium nodulaires* formés au niveau du cortex interne moyen où elles sont libérées. La structure interne des nodules formés par cette voie est très différente de celles de ceux formés après une infection par les poils absorbants. Ce mode d'infection est rencontré chez de nombreuses légumineuses, d'origine essentiellement tropicale ou sub-tropicale

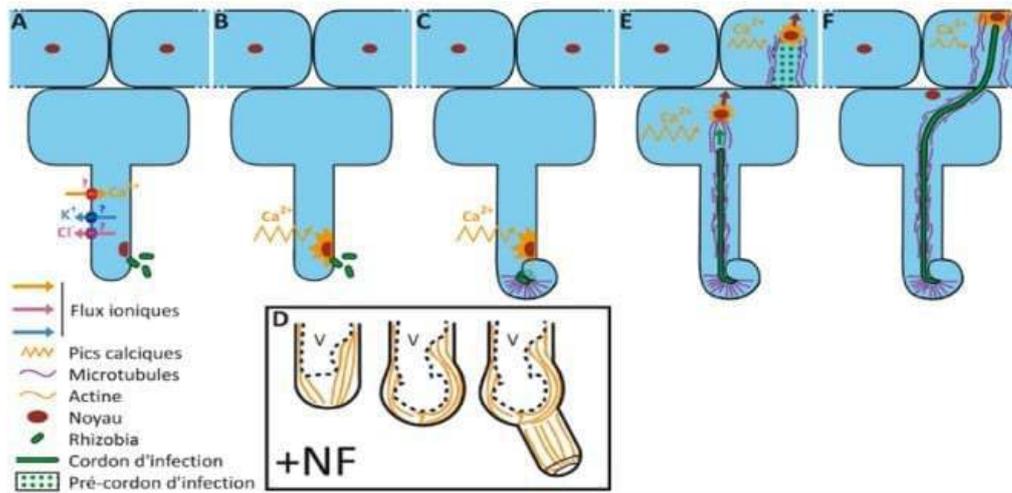


Figure 6 : Schéma récapitulatif décrivant les différents stades du processus d'infection des poils racinaires par les rhizobia.

3. Les différentes formes de nodules formés sur les racines des légumineuses

En fonction de la nature transitoire et persistante de la prolifération des cellules de l'hôte, les nodules des légumineuses peuvent avoir deux types de structure de nodules : *déterminé* ou *indéterminé*

Les nodules à croissance indéterminée maintiennent le tissu méristématique, tandis que *les nodules déterminés ont un méristème transitoire*, de ce fait, les nodules indéterminés prennent une forme allongée, au contraire des déterminés qui présentent une forme sphérique, où toutes les cellules centrales sont plus ou moins dans le même stade de développement.

Dans les nodules indéterminés, le tissu central peut être *divisé en quatre zones* ; un méristème nodulaire est présent dans la région apicale (*zone I*) qui, par génération constante de nouvelles cellules, provoque une croissance continue et une forme de nodule allongée. Les cellules quittant le méristème ne se divisent plus et entrent dans une phase de différenciation. Le cordon d'infection libère les bactéries dans les cellules sub-méristématiques, qui se différencient progressivement le long des 12-15 couches cellulaires de la zone d'infection appelé également *zone de préfixation (zone II)* ; les rhizobia commencent alors leur différenciation en bactéroïdes, qui est la forme capable d'effectuer la fixation d'azote. Celle-ci débute dans l'interzone (II-III) et a réellement lieu dans *la zone de fixation (zone III)* Au niveau de *la zone de sénescence (zone IV)*, les bactéries sont dégradées ou potentiellement relâchées dans la rhizosphère

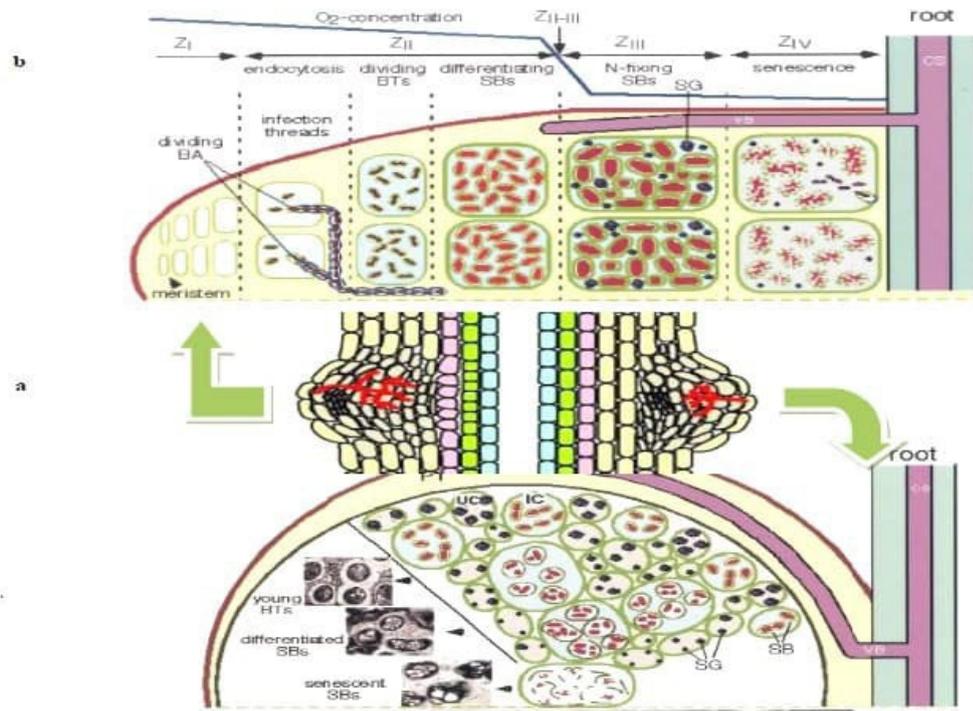


Figure 7 : Représentation schématique du développement de nodules de forme déterminée et indéterminée (Pawlowski et Bisseling 1996).

La symbiose mycorhizienne



Phénomène général chez la plupart des végétaux terrestres, il conduit à la formation d'un organe nouveau appelé *mycorhize* résultant de l'association intime d'une racine et d'un champignon filamenteux (*myco* = champignon; *rhize* = racine)

les mycorhizes sont des associations mutualistes de racines et d'un nombre d'espèces limitées de champignons, où les deux partenaires dépendent des activités de l'autre. Ces micro-organismes contribuent au bon fonctionnement des plantes dans leurs environnements naturels. Les racines d'environ 80 % de toutes sortes de plantes vasculaires sont normalement impliquées dans des associations symbiotiques avec des mycorhizes. Les champignons mycorhiziens utilisent les hydrates de carbone élaborés par les plantes hôtes (n'utilisent pas le carbone organique comme le font le reste des champignons). En contrepartie ils permettent une absorption accrue d'éléments nutritifs : favorisent l'absorption hydrique, la nutrition minérale et parfois sécrètent des hormones ou des antibiotiques.

Les hyphes des champignons se substituent plus ou moins aux poils absorbants des racines. Ils augmentent la surface à travers laquelle la plante peut absorber les éléments nutritifs, en particulier le phosphore, qui n'est pas très mobile dans le sol.

Ils existent différents types de mycorhizes; en fonction de la morphologie de l'interaction, caractérisés par une interaction superficielle *ectomycorhize* ou interne *endomycorhize*.

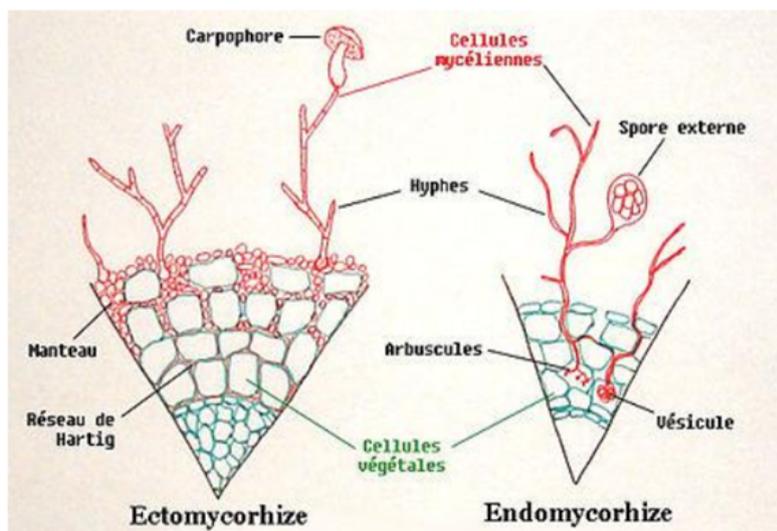


Figure 8 : Les caractéristiques anatomiques des mycorhizes

1. Les principaux types de mycorhizes

Dans la nature il existe différents types de mycorhizes, mais 2 types de mycorhizes sont les plus répandus et les plus étudiés

1.1. Les Ectomycorhizes

du grec (*ektos*, à l'extérieur), apparues il y a environ 150 millions d'années en même temps que les Gymnospermes, sont présentes dans 5% des plantes vasculaires.

Elles s'établissent généralement entre *Basidiomycètes* ou *Ascomycètes* et les racines d'arbres forestiers des régions tempérées.

Ces mycorhizes ne pénètrent pas à l'intérieur des cellules de la plante, mais entourent simplement les racines, formant un manteau de mycélium et un réseau entre les parois des cellules de la racine.

L'ectomycorhize la plus connue est évidemment *la truffe*. La truffe provient de l'association d'Ascomycètes du genre *Tuber* et différentes espèces de feuillus (chênes, charmes, noisetiers...)

De nombreuses espèces (environ 6000) peuvent cohabiter dans un même sol : on parle de « *cortège ectomycorhizien* ».

Le champignon s'associe d'abord aux racines fines à croissance déterminée, dépourvues de poils absorbants. Puis, il enveloppe la racine d'un *manteau d'hyphes*, le *manchon mycorhizien*.

D'autres hyphes croissent entre les cellules dans la partie externe du parenchyme cortical, formant ainsi l'interface symbiotique ou *réseau de Hartig*.

La symbiose modifie la physiologie de la racine mycorhizée : elle se renfle, cesse de croître et peut se ramifier de façon abondante, ce qui permet de l'observer à l'œil nu



Figure 9 : Aspect du manteau fongique des Ectomycorhizes

1.2. Les Endomycorhizes

Contrairement aux ectomycorhizes, les endomycorhizes (*endo*, à l'intérieur) sont caractérisées par:
l'absence de manchon mycélien externe (le manteau fongique)
la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales.

A partir du troisième feuillet de cellules corticales, le champignon différencie des structures symbiotiques et commence à interagir avec le végétal.

L'*endomycorhize à arbuscules* est la forme la plus répandue. Les partenaires fongiques de cette symbiose sont nommés *les Champignons Mycorhiziens à Arbuscules* : «CMA».

Les CMA constituent une part importante de la biomasse microbienne dans beaucoup d'écosystèmes terrestres. De plus, l'endomycorhize à arbuscules est une symbiose extrêmement ancienne. En effet, elle serait à l'origine de l'apparition des plantes terrestres, il y a *460 millions d'années*, durant l'Ordovicien.

Elle s'effectue entre un champignon mycorhizien à arbuscules (CMA) et plus de *80 %* des plantes terrestres. Seules quelques familles de plantes ne forment pas ce type de symbiose, telles que les *Juncaceae*.



Figure 10 : les structure interne des CMA

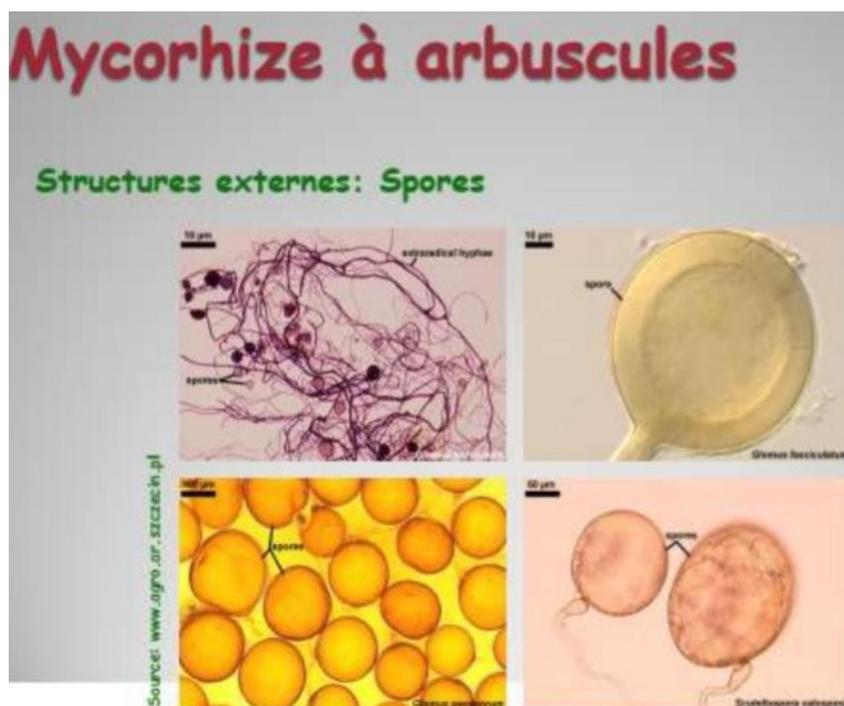


Figure 11 : Les structures externes des CMA (Spores)

2. La Mise en place de l'interaction symbiotique

L'infection des racines d'une plante par le champignon peut se faire par deux voies distinctes:

-L'infection dite primaire se fait à partir d'hyphes fongiques pré-symbiotiques issus d'une spore en

germination

-L'infection dite secondaire implique, quant à elle, le mycélium extra-radiculaire d'un champignon ayant déjà envahi le système racinaire d'une plante hôte. Ce type d'infection secondaire peut se faire entre les racines du même système racinaire ou entre les systèmes racinaires de deux plantes différentes.

Dans le cas de l'infection primaire,

- les spores germent sous l'effet de facteurs environnementaux et développe quelques hyphes primaires appelé aussi tube germinatif (Buée et al., 2000). Les hyphes pré-symbiotiques issus de ce tube germinatif présentent de nombreuses ramifications. Leur croissance peut se faire en absence de plante hôte, mais dans ce cas, le développement spatial et temporel est limité.

-La phase pré-symbiotique voit les deux partenaires échanger des signaux, strigolactones et lipochitooligosaccharides (MycLCOs). La présence de la plante hôte favorise la ramification des hyphes, active et oriente leur croissance. Cette ramification abondante favorise la rencontre entre le champignon et la plante et constitue donc une étape cru.

- La pénétration de l'hyphes dans la plante se fait généralement à travers la cellule épidermique sous-jacente à l'appressorium. Des études microscopiques ont permis de mettre en évidence la formation, dans la cellule végétale en contact avec l'appressorium, d'une structure spécifique permettant le passage du champignon à travers la cellule appelée « *appareil de pré-pénétration* »

-En croissance activée le champignon entre en contact avec la racine de la plante et forme un hyphopode. Puis s'immisce dans l'appareil de pré-pénétration (*PPA*) développé par la plante (Bonfante et al., 2010). Le champignon colonise la racine de façon intercellulaire (Pumplin et al., 2009) et forme des structures intracellulaires hyper ramifiées, les arbuscules (Zhang et al., 2010).

- A partir des mycorhizes les hyphes se développent très rapidement et intensivement dans le sol, constituant *la phase extra-matricielle* (Bécard et Fortin, 1988). Cette phase qui constitue la mycorhizosphère joue un rôle primordial dans la symbiose. En se propageant et en colonisant un grand volume de sol, le mycélium extraradiculaire acquiert des nutriments inaccessibles aux racines et les transfère vers les cellules hôtes (Fortin et al., 2008)

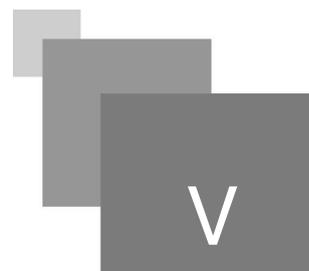
Exercice



les mycorhizes sont

- sont l'association entre les plantes et les bactéries
- sont l'association entre les plantes et les champignons
- favorisent l'absorption hydrique, la nutrition minérale
- sont des associations néfastes pour les plantes

Test de sortie



Exercice : test

citer le rôle des flavonoïde dans le phénomène de la nodulation

Les flavonoïdes agissent comme des [] mais surtout comme des [] des gènes de [] de Rhizobium.

Exercice

déterminer le rôle des molécules signales

Exercice

completez le texte suivant

les nodules des légumineuses peuvent avoir deux types de structure de nodules : [] ou []

Les nodules à croissance [] maintiennent le tissu méristématique et prennent une forme []

au contraire des nodules à croissance [] ont un méristème transitoire et présentent une forme [] où toutes les cellules centrales sont plus ou moins dans le même stade de développement.

Exercice

Résumez en quelques lignes les différentes étapes de la mycorhization

[]