

I- Associations symbiotiques

1-1 Introduction

Depuis qu'elles ont conquis la surface de la terre il y a environ 475 millions d'années, les plantes ont développé de nombreuses stratégies pour faire face aux carences en eau et en nutriments essentiels de leur environnement. L'une des plus fascinantes est sans doute la mise en place d'associations symbiotiques racinaires avec des microorganismes du sol, qui engendrent des bénéfices mutuels pour l'hôte et son microsymbiote.

Ces associations symbiotiques sont diverses et se retrouvent dans tous les écosystèmes, ce qui reflète leur importance pour le développement des plantes. Le mot symbiose fut utilisé pour la première fois par l'allemand Frank (1877) pour qualifier la coexistence « vivre ensemble » d'organismes différents. Bien que la définition de De Bary inclue toutes les associations de deux espèces vivantes, le terme est communément employé pour définir les relations symbiotiques à bénéfice réciproque.

1-2 Caractéristiques de la symbiose :

On peut caractériser les symbioses selon plusieurs critères déterminés par Smith & Douglas (1987) :

a) La taille relative des partenaires :

Par convention, dans les interactions durables ou symbioses, le plus petit des partenaires est appelé *symbiote* et le plus gros des partenaires est appelé *hôte*, sans que cela ne préjuge de la nature des relations. Ces définitions permettent simplement de distinguer aisément, par la notion de taille, les différents éléments structurant la relation symbiotique quand cela est possible.

b) Position relative des partenaires :

Les interactions symbiotiques créent une certaine promiscuité entre les partenaires en contact direct. Si l'on se réfère à la position du symbiote par rapport à l'hôte, celui-ci peut se trouver à l'extérieur de l'hôte (*ectosymbiotique*), ou à l'intérieur de l'hôte (*endosymbiotique*). Ces deux types de symbioses peuvent coexister pour un même hôte. Dans le cas des endosymbioses, on distingue les

endosymbioses extracellulaires où les symbiotes sont en dehors des cellules, et les endosymbioses intracellulaires dans lesquelles les symbiotes sont hébergés dans les cellules de l'hôte. Lorsque ces dernières sont spécialisées dans l'accueil de bactéries, on les nomme *bactériocytes*.

c) Nécessité de la relation :

Traditionnellement, la symbiose est dite « *obligatoire* » quand un des deux partenaires ne peut survivre et se reproduire en l'absence de l'autre. Dans le cas contraire, la symbiose est dite « *facultative* ». Dans ce dernier cas, le symbiote qui vit en dehors de l'hôte est dit sous « *forme libre* », tandis que l'hôte dépourvu de symbiotes est dit « *aposymbiotique*. En effet, certains hôtes peuvent très bien survivre en laboratoire en absence de leur symbiote, alors que dans leur environnement naturel, ils ne sont jamais retrouvés sous une forme aposymbiotique.

d) Modes de transmission des symbiotes :

La pérennité des relations symbiotiques repose sur la transmission des symbiotes au travers des générations d'hôtes. Elle peut se faire suivant trois modes :

La transmission verticale est intrinsèquement liée à la reproduction de l'hôte. Elle implique une acquisition directe des symbiotes via les gamètes de l'organisme hôte.

La transmission horizontale, au cours de laquelle l'acquisition des symbiotes, entre hôtes contemporains, qu'ils soient apparentés ou non, se fait indépendamment de la reproduction de l'hôte.

La transmission environnementale correspond à une transmission horizontale à partir d'un stock de symbiotes libres dans l'environnement provenant d'individus déjà infectés.

e) Impact de l'association sur le bien-être des deux partenaires :

Si l'on considère l'ensemble des échanges entre les organismes en symbiose, on peut distinguer trois grands types d'interactions durables à partir desquels on peut décliner plusieurs sous-types : le *parasitisme* où l'association a un effet favorable à l'un des deux partenaires et défavorable à l'autre; le *commensalisme* où il existe un bénéfice pour l'un des partenaires sans qu'il n'y ait ni coût, ni avantage, pour l'autre. Le *mutualisme* où l'association est à bénéfice réciproque.

Il existe un continuum d'interactions allant du parasitisme strict à la symbiose organo-intégrée ou organogénétique [le symbiote est devenu un organite cytoplasmique, comme c'est le cas des mitochondries (Margulis, 1993; 2004)]. C'est la balance entre coût et bénéfice qui permet de définir le type de relation qui lie l'hôte et son symbiote. Le long de ce continuum symbiotique, on peut parfois placer en des endroits différents, les symbiotes d'un même hôte. Ainsi, les *Symbiodinium* du clade C, principaux symbiotes associés au corail *Acropora cytherea*, seraient mutualistes tandis que ceux du clade A, plus rares, seraient plus proches du parasitisme que du mutualisme (Stat *et al.*, 2008).

f) Degré de spécificité de l'association :

Le niveau de différence taxinomique entre les différents hôtes avec lesquels le symbiote peut s'associer, et vice-versa, définit la spécificité de la relation. Plus la différence taxinomique est faible, plus le degré de spécificité de l'association est élevé.

g) Type d'interaction : en plus de toutes ces caractéristiques, il convient d'appréhender la symbiose en fonction du type d'avantage, métabolique ou comportemental, qu'elle confère à chacun des partenaires de l'association.

Lorsque l'association confère des bénéfices trophiques : les échanges trophiques qui régissent des symbioses, permettent de surpasser les limites trophiques des partenaires. Ceci peut se faire entre autres par la mise en commun de voies métaboliques complémentaires.

Lorsque l'association confère des bénéfices non trophiques : ceux-ci peuvent être de natures variées, en voici quelques exemples. L'association peut être un atout pour échapper à la prédation. C'est le cas des organismes capables de bioluminescence. Par ailleurs, la symbiose peut également représenter une protection physique ou chimique pour les partenaires. L'endosymbiose procure en effet une protection physique au symbiote qui se trouve internalisé. Il existe également de nombreux cas de protection chimique contre la toxicité de certains éléments comme les substances toxiques de l'environnement.

II- Association symbiotique mycorhiziennes

1. Historique

Depuis leur extension dans l'écosystème terrestre, les plantes ont adopté des stratégies en relation avec leur pouvoir d'adaptation. Parmi celles-ci, les systèmes racinaires ont établi des relations mutualistes avec des microorganismes telluriques, désignés sous le nom de « Champignons Mycorhiziens » (CM). Ces derniers, sont apparus sur terre il y a environ 400 millions d'années et sont considérés comme étant à l'origine de la flore terrestre (Simon *et al.*, 1993 ; Selosse et Tacon, 1997). Ces relations symbiotiques sont caractérisées par un état d'équilibre physiologique permettant aux symbiotes impliqués, d'en retirer des bénéfices mutuels.

Ces interactions sont les plus fréquentes et intéressent plus de 90 % des plantes terrestres (Sanders *et al.*, 1996) et qui font intervenir un groupe de champignons de la classe des Glomeromycètes : ce sont les Champignons Mycorhiziens à Arbuscules (CMA), connus depuis la fin du dix huitième siècle (Strullu, 1990). Ces espèces sont cosmopolites et colonisent la majorité des familles de plantes, depuis les Bryophytes jusqu'aux Angiospermes (Boullard, 1990 ; Demars et Broener, 1995) et particulièrement les plantes à valeurs économiques importantes.

2- Définition de la mycorhisation :

La mycorhize (du grec *myco* : champignon et *rhiza* : racine) est une relation symbiotique entre les champignons et les racines des plantes par laquelle ils s'échangent des matières. D'une part la mycorhize satisfait les besoins du partenaire fongique en composés carbonés synthétisés par la plante hôte photosynthétiques, et d'autre part elle permet à la plante hôte de bénéficier d'une meilleure nutrition minérale grâce au réseau d'hyphe extra-radicaire qui s'étend bien au-delà de la zone du sol explorée par les racines (Smith et Read, 1997). La plupart des espèces végétales ne peuvent croître normalement sans leur symbiote fongique dont elles sont fortement dépendantes.

3- Les différents types de mycorhizes

Cette symbiose prend différentes formes, appelées ectomycorhizes, endomycorhizes ou ectendomycorhizes, selon les caractères anatomiques de l'association (Peyronel et al, 1969), qui dépendent en fait directement des partenaires impliqués (Figure 2). La classification des mycorhizes est basée donc sur le type de champignon associé et selon un certain nombre de critères écologiques, morphologiques et physiologiques, on distingue différents types de mycorhizes :

3-1 Les ectomycorhizes

Ces champignons supérieurs se retrouvent dans le sous-bois parce que, sauf exception, ils ne forment des mycorhizes qu'avec les plantes ligneuses, arbres ou arbustes (en majorité Pinaceae, Betulaceae, Fagaceae, Salicaceae, Myrtilaceae). Beaucoup de ces champignons produisent des carpophores sur le tapis forestier. La symbiose ectomycorhizienne ne concerne que 3 % des espèces végétales (Mousain, 1991) mais elle a été (et est toujours) très étudiée car ces espèces constituent la majorité des ligneux à intérêt économique.

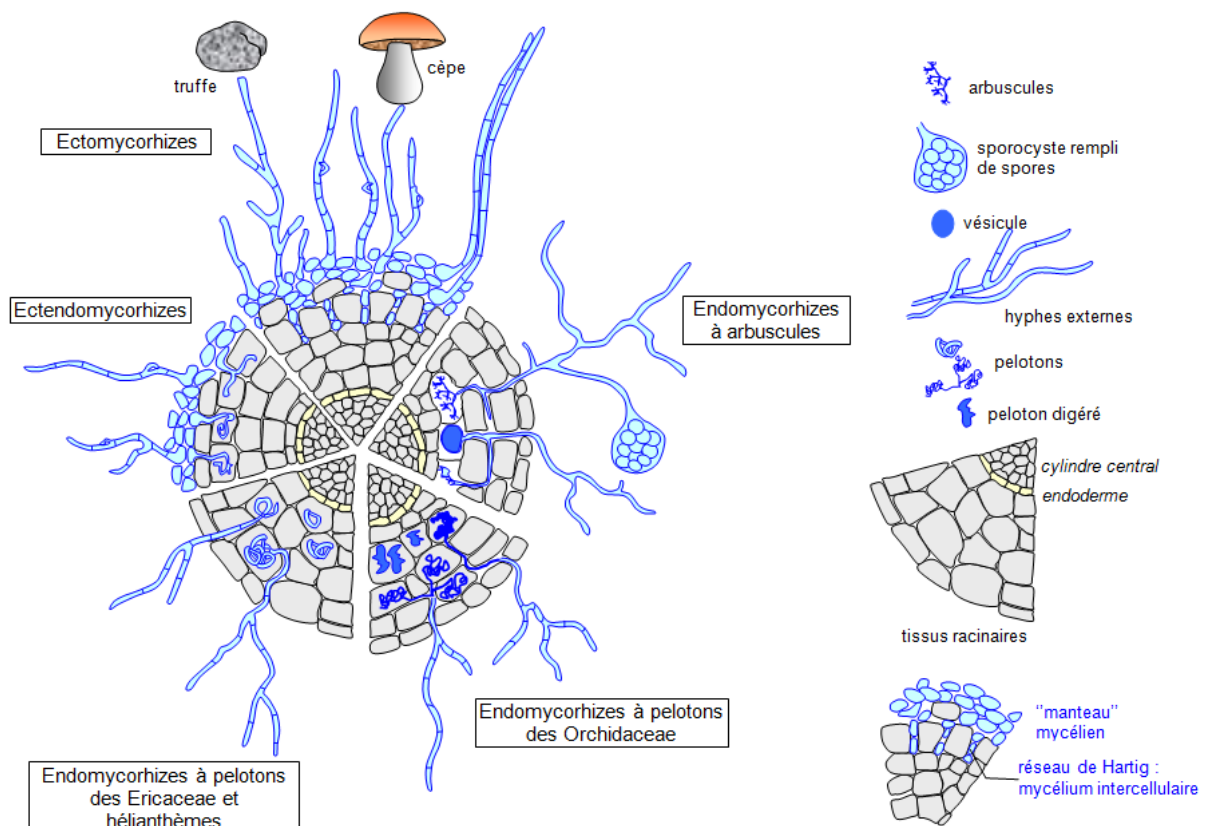


Figure : Principaux types mycorhiziens représentés sur une coupe transversale de racine

Les champignons ectomycorhiziens appartiennent aux ascomycètes (truffes, terfez) et surtout aux basidiomycètes (amanites, chanterelles, cortinaires...). C'est plus de 25 000 espèces de plantes vasculaires qui portent ce type de mycorhize (Fortin et al, 2008).

Ils se développent de manière intercellulaire, en effet le mycélium progresse entre les cellules du cortex racinaire mais ne pénètre pas dans les cellules vivantes.

Les Ectomycorhizes se caractérisent par la formation de tissus spécialisés. Outre les hyphes extra-matriciels se propageant dans le milieu extérieur et assurant le rôle d'exploration et d'absorption, on distingue les hyphes agglomérés autour de la racine, formant un manchon fongique pseudo-parenchymateux ou manteau gainant, et les hyphes qui s'insinuent entre les cellules du cortex formant un réseau appelé réseau de Hartig. C'est au niveau de ce réseau que se font les échanges d'éléments nutritifs entre le champignon et la plante (Redon, 2009).

3-2 Les ectendomycorhizes

Il arrive que les ectomycorhizes et les endomycorhizes soient présents en même temps sur une racine, on parle alors d'ectendomycorhizes, le premier type est minoritaire et concerne surtout les arbres, le second est majoritaire et concerne presque tous les végétaux. Ils montrent simultanément, un manteau réduit ou absent qui possède un réseau de Hartig bien développé, des structures des ectomycorhizes et des hyphes qui pénètrent dans les cellules racinaires, des structures des endomycorhizes.

3-3 Les endomycorhizes

Les champignons endomycorhiziens ne sont pas spécifiques et sont normalement associés aux plantes comme les plantes forestières agricoles et horticoles. Ces symbiotes à colonisation intracellulaire corticale, forment des arbuscules, des vésicules ou des hyphes, ne se cultivent pas et ne sont pas visibles qu'après coloration.

Les endomycorhizes arbusculaires ne présentent pas de manteau fongique ni de modification morphologique. Le mycélium pénètre entre les cellules du cortex des racines ou franchit les parois de ces cellules en repoussant leur plasmalemme sans le traverser. Ces mycorhizes se caractérisent par la présence constante d'arbuscules intracellulaires qui sont un lieu d'échange entre la plante-hôte et le champignon. Le mycélium intramatriciel est connecté avec un réseau d'hyphes externes dont le développement est souvent considérable (Tisdall et Oades, 1979).

Il existe trois types d'endomycorhizes :

- Les endomycorhizes arbutoides des Ericacées.
- Les endomycorhizes orchidoides des Orchidées.
- Les endomycorhizes à arbuscules.

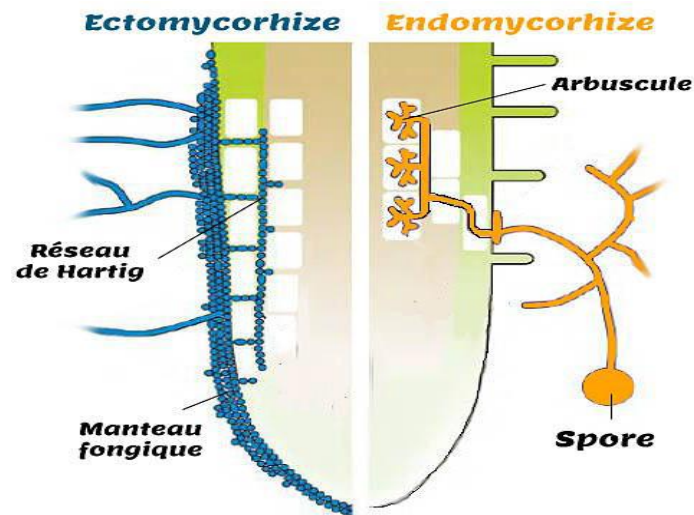


Figure : Types de Mycorhizes

3-3-1 Les mycorhizes à arbuscule

Parmi les associations endomycorhiziennes, ce sont les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) qui sont de loin les plus répandues à la surface du globe. Ils se sont adaptés à de nombreux environnements et différentes plantes hôtes. Ils peuvent former des associations mutualistes avec les racines fines d'environ 80 % de toutes les plantes terrestres (Smith et Read, 1997) ligneuses, herbacées, les mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes plusieurs conifères et la majorité des plantes à fleurs, mono et dicotylédones.

Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) sont des composantes importantes des écosystèmes terrestres (Liu et Chen, 2007; Smith et Read, 1997). Des techniques de biologie moléculaire ont permis de démontrer que les premières mycorhizes arbusculaires sont apparues au dévonien, il y a environ 450 millions d'années (Fortin et al, 2008). Les CMA sont représentés par diverses espèces, selon des estimations, il pourrait y avoir 1 250 espèces de CMA dans le monde (Borstler et al, 2006). Au cours des 10 dernières années, environ 113 espèces CMA dans sept genres ont été isolés en Chine, 70 espèces en Afrique, et 84 espèces aux Etats-Unis, la France et l'Allemagne (Liu et al, 2009).

Le champignon mycorhizien à arbuscule forme plusieurs structures à l'intérieur des racines (Figure 3), principalement des arbuscules, des vésicules des spores et des hyphes non spécialisés (Tommerup, 1984). On utilise le terme propagule pour les désigner puisque toutes ces structures servent à propager l'espèce (Fortin et al, 2008).

Le terme arbuscule réfère à une structure microscopique unique que développent ces champignons dans les cellules corticales des racines. Chez ce type de mycorhize, le champignon ne cherche pas à envelopper les cellules de l'hôte, comme chez les ectomycorhizes, mais y pénètre de façon subtile sans trop en perturber les structures. A partir de ce point d'ancrage dans la racine, le champignon mycorhizien à arbuscule développe dans le sol une phase dite extraradiculaire, qui s'étend en un réseau mycélien et envahit le sol adjacent, dans toutes les directions. Ce mycélium de très fine dimension offre une surface considérable de contact avec le sol. On estime que la surface des mycéliums arbusculaires, sous un mètre carré d'un sol de prairie est d'environ 90 m² et que dans un pot d'un litre ou pousse un seul plant de poireau, le mycélium peut atteindre jusqu'à un kilomètre, envahissant les moindres interstices du substrat (Fortin et al, 2008).

3.3.1.1 Structure des champignons mycorhiziens à arbuscule

- **Spore** : La spore sert d'organe de stockage et de propagation des CMA. Elle germe et donne naissance à des filaments mycéliens. Lorsque les hyphes entre en contact avec une jeune racine, ils forment un appressorium (*modification de l'hyphe se produisant lors du contact avec la racine, et qui permet la pénétration de l'hyphe dans la racine*), entre et se propage rapidement, il se différencie à l'intérieur des racines en arbuscules et dans certains cas en vésicules.

- **Arbuscule** : L'arbuscule est l'unité au niveau de laquelle se produisent les échanges entre l'hôte et le champignon. C'est une ramification latérale des hyphes fongiques dans les cellules du cortex racinaire où le champignon pénètre et croît à l'intérieur. La membrane de la cellule hôte s'invagine et enveloppe le champignon, ce nouveau compartiment fournit un contact direct entre le champignon et la plante.
- **Vésicule** : La vésicule est une structure de stockage à paroi fine, à contenu lipidique et apparaît généralement dans les espaces intercellulaires (Harley et Smith, 1983 ; Bonfante-Fasolo, 1984).
- **Hyphe extraradiculaire** : L'hyphe extraradiculaire produit par le champignon mycorhizien à arbuscule est un des organes de propagation et peut coloniser une plante autre que la plante dont ils sont issus.

3.3.1.2 Cycle de vie des champignons mycorhiziens à arbuscules

Le mycélium des champignons à arbuscules est de type cénotique, c'est-à-dire sans cloison ou séparation formant des cellules. Le long de ce réseau mycélien cénotique, le champignon forme des spores destinées à propager et disséminer l'espèce. Les spores ainsi développent à partir du mycélium extraradiculaire des tubes germinatifs qui peuvent s'étendre sur plusieurs centimètres dans le sens des racines actives et donne une infection primaire des racines.

Chez certaines espèces, des vésicules intraradiculaires, se différencient dans le cortex racinaire et possèdent des propriétés analogues à celles des spores.

Les segments des racines morts ou vivant peuvent être une source d'inoculum pour les racines nouvellement développées (Tommerup, 1984).

4. Rôle des mycorhizes

Les CM permettent aux plantes d'absorber plus de nutriments et d'eau contenus dans le sol. Ils augmentent aussi la tolérance aux différents stress environnementaux. De plus, ces organismes jouent un rôle majeur dans le processus d'agrégation des particules du sol et stimulent l'activité microbienne.

Selon l'espèce, les pratiques et les conditions de culture, la mycorhization procure des avantages aux végétaux et à l'environnement :

- Produit des végétaux plus vigoureux et en santé.
- Augmente l'établissement des plantes et leur survie lors du semis ou de la transplantation.
- Accroît le rendement et la qualité des récoltes.
- Améliore la tolérance à la sécheresse, permettant la réduction des arrosages.
- Améliore la floraison et la fructification.
- Optimise l'utilisation des fertilisants, spécialement du phosphore.
- Accroît la tolérance à la salinité du sol.

5- Dialogue moléculaire

Au cours de la SM, la plante autorise à un microorganisme fongique de pénétrer ses racines jusqu'aux cellules corticales. Ce phénomène nécessite une reconnaissance spécifique entre les deux partenaires. La plante devant notamment s'assurer que le champignon est bien un hôte potentiel et non un pathogène tentant de pénétrer ses racines. (Elmalyani et Elidrissi, 2013).

Un dialogue moléculaire entre les CM et leurs plantes hôtes est donc nécessaire pour permettre cette reconnaissance mutuelle des deux partenaires. Ce dialogue est réalisé par la participation de la plante hôte par la sécrétion des strigolactones dans ses exsudats racinaires et le CM par la production des molécules diffusibles perçues par la plante dites : « facteurs Myc » (Gianinazzi-Pearson, 1996).

En premier lieu, ces signaux d'appels sont émis par chacun des deux partenaires. Des substances chimiques sont émises à la fois par le champignon mais aussi par les racines des plantes. Les premiers signaux d'appel, qui sont à l'origine de la symbiose, proviennent des racines des plantes. Ce sont des exsudats comprenant des composés volatiles organiques (VOCs), des flavonoïdes et des attractants chimiques qui permettent la germination des hyphes des CM.

Les flavonoïdes, induisent l'expression de gènes « Myc » par le CM. Dans un deuxième temps, les champignons émettent à leur tour des signaux d'appel en réponse aux premiers signaux émis par les racines, mais aussi des composés chitiniques, des protéines, des polysaccharides de surface ou encore des hormones (Elmalyani et Elidrissi, 2013).