





EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS

Partie A. L'unité et la diversité du monde vivant

Sous-partie A.3. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle des organismes [A.3.3. La modification du génome des organismes au moyen des biotechnologies]

Chapitre 10

Les relations interspécifiques

Objectifs: extraits du programme

3.4 Les	relations interspécifiques	
3.4.1	Le parasitisme	 Le cycle de développement de la Petite Douve (Dicrocoelium dendriticum) chez le Mouton est étudié afin de montrer les interactions avec l'hôte au cours des étapes du cycle. Les conséquences pathologiques sur les hôtes sont signalées. [TP A11] Mots-clés [Phases du cycle, vie parasitaire, hôtes définitifs, hôtes intermédiaires, phases libres, cycle trixène, épidémiologie] Il n'est pas attendu un développement infectiologique détaillé.
3.4.1	La symbiose	 L'installation de la symbiose Fabacées – Rhizobium et les modalités des échanges à bénéfices réciproques pour l'Angiosperme et pour Rhizobium sont décrites. La modification de l'expression génétique par le partenaire (flavonoïdes, facteurs NOD, nodulines précoces) est précisée. [TP A11] Mots-clés [Endosymbiose racinaire, dialogue moléculaire, nodulation, spécificité de l'hôte, fixation réductrice du diazote, intérêts pour les symbiontes] Seules les nodosités racinaires des Fabacées sont exposées.
3.4.1	L'herbivorie	 - Les types de nutrition des Insectes phytophages sont étudiés en s'appuyant sur les séances de travaux pratiques. Ces dernières donnent lieu à l'observation de la diversité des adaptations des pièces buccales en relation avec les modes d'alimentation. [TP A7, TP A8] - Les modalités de l'acquisition de la résistance systémique lors de l'attaque par un phytophage (pucerons, chenilles) sont précisées. Mots-clés [Adaptations des pièces buccales au mode d'alimentation, éliciteurs, sensibilités jasmonate/éthylène/acide salicylique, signaux systémiques, réponses de la plante] Les mécanismes moléculaires de la transduction des éliciteurs et les changements de l'expression génétique ne sont pas développés.

Introduction

Un écosystème comprend l'ensemble des êtres vivants qui vivent dans un lieu donné (communauté = biocénose), le milieu physico-chimique dans lequel ils vivent (biotope) et l'ensemble des relations entre êtres vivants d'une part, et entre vivant et non-vivant d'autre part. Parmi les relations entre être vivants, on peut distinguer les relations intraspécifiques qui s'établissent entre congénères d'une même espèce et les relations interspécifiques qui s'établissent entre individus d'espèces différentes. Le programme invite à étudier, au travers d'exemples bien précis, certaines de ces relations interspécifiques.

Revoir le complément 1 et notamment les niveaux écologiques

Il est à noter que les relations entre espèces ont des conséquences sur la dynamique des populations et sur l'évolution des espèces impliquées (que le programme n'invite pas à examiner).

Comment interagissent les êtres vivants appartenant à des espèces différentes au sein des écosystèmes ?

[Programme limité à quelques exemples]

À vous de jouer!				
Savoirs à construire				
	Capacité ou attitude visée	Évaluation		
	 Sélectionner des informations utiles dans un support 			
Savoir-faire sollicités	■Analyser, observer et raisonner			
	■Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe			
	➤ Schéma			
Pistes de réflexion et d'exploitation des figures incomplètes du chapitre				

 En utilisant les informations données dans le texte, les indications données par l'enseignant à l'oral et les données du TP A11, complétez les légendes manguantes des figures du chapitre et construisez les schémas attendus.

Les relations interspécifiques : une vue d'ensemble

Encadré permettent de bien conceptualiser les notions

Diversité des relations interspécifiques

¥ TABLEAU 1. Principales relations interspécifiques. D'après SELOSSE (2000).

PARTENAIRE A	Partenaire B	Type d'interaction
+	+	mutualisme
+	-	parasitisme (ou prédation, si mort s'ensuit)
+	0	commensalisme
0	-	amensalisme
0	0	neutralisme
<u>-</u>	- -	antagonisme (dont compétition)

- > Classiquement, les écologues reconnaissent les interactions entre espèces suivantes (tableau 1):
- Les mutualismes : interactions réciproquement profitables entre organismes vivants.
- Le parasitisme interaction où un organisme (parasite) exploite et se nourrit de l'autre partenaire (hôte) sans que l'interaction n'entraîne la mort de l'hôte ou, du moins, pas à court terme (à plus ou moins long terme, la mort peut tout de même intervenir).

- La compétition : lutte entre deux organismes dans l'obtention ou l'exploitation d'une même ressource.
- Le commensalisme (étym. « à la même table »): interaction entre deux organismes où l'un des partenaires (« hôte ») fournit involontairement de la nourriture à l'autre (commensal), sans que l'hôte n'en subisse de désagréments notables. Ex. certains microorganismes du tube digestif des Mammifères.
- L'amensalisme : une espèce inhibe le développement d'une autre sans que la première n'en tire de bénéfices.
- Le neutralisme : interaction entre organismes où les partenaires exercent une influence neutre l'un sur l'autre.
- La relation mangeur-mangé (« prédation » au sens large): interaction où un organisme en consomme un autre. On peut distinguer:
- ° La prédation au sens strict : le mangeur (prédateur) tue l'organisme mangé (proie).
- ° L'herbivorie ou phytophagie : le mangeur consomme des organismes végétaux qui, le plus souvent, survivent à l'interaction.

Les interactions durables

➤ Le programme invite à s'intéresser aux interactions durables. Celles-ci peuvent en outre être parfois obligatoires pour un ou les deux partenaires.

Discussion de la notion de parasitisme

- ➤ Le parasitisme peut être compris comme une interaction durable entre un organisme nommé parasite exploitant et se nourrissant d'un autre nommé hôte sans que la mort du second ne soit entraînée immédiatement. La plupart du temps, la relation est obligatoire pour le parasite. Le plus souvent, le parasite vit à l'intérieur de l'hôte (on parlera d'endoparasitisme) mais il peut arriver que le parasite reste à la surface extérieure de l'hôte (ectoparasitisme : cas des Tiques par exemple).
- > Le terme est toutefois souvent utilisé dans d'autres sens ne correspondant pas exactement à cette définition.
- Exemple 1 : les **Moustiques** sont considérés comme « **parasites** » des Mammifères alors que l'interaction est **transitoire**, il s'agirait en réalité plutôt de « **microprédation** ».
- Exemple 2: les **Hyménoptères** « **parasitoïdes** » (parfois appelés « **hyperparasites** ») pondent leurs **œufs** dans les **larves** d'autres **Insectes** qui **meurent** rapidement. Certains auteurs ont alors proposé de distinguer les **parasites** « **biotrophes** » (**qui ne tuent pas l'hôte**) et les **parasites** « **nécrotrophes** » (**qui tuent l'hôte**).

Discussion de la notion de symbiose

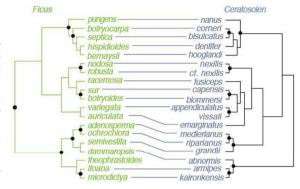
- > Pour les auteurs francophones, la symbiose désigne un mutualisme (interaction réciproquement profitable entre êtres vivants) <u>durable</u> entre deux espèces qui généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction. Il y a donc <u>exclusion ici des mutualismes transitoires</u> (ex. pollinisation des Angiospermes par les Insectes). C'est le sens retenu dans ce cours.
- > Pour les auteurs anglo-saxons, le sens est très différent : il s'agit plutôt de toute interaction durable entre deux organismes, quelle que soit son influence sur les partenaires (positive, neutre ou négative).

Les relations interspécifiques : un rôle majeur dans l'évolution [pour information]

> Je vous propose ci-après deux diapositives copiées de mon cours de Capes sur l'évolution vous montrant l'importance des relations interspécifiques, particulièrement des interactions durables, sur l'évolution des partenaires impliqués.

a. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroirs (= cophylogénies)

- On appelle cospéciation la spéciation parallèle et simultanée de taxons dont on peut établir (souvent à l'aide phylogénies en miroir) que les spéciations sont bien concomitantes.
- ◆ Cela ne signifie pas forcément que les espèces ayant subit une cospéciation ont coévolué* : la coévolution (= coadaptation) désigne, rigoureusement, une cospéciation où l'on peut démontrer que les espèces en question ont exercé une pression de sélection mutuelle qui est l'origine de la spéciation. La coévolution est donc plus difficile à montrer.
- Les interactions interspécifiques étroites, durables et spécialisées que sont les symbioses ou des parasitismes sont des cas privilégiés d'observation de la coévolution.



Un exemple de cospéciation entre Figuiers (Ficus) et les Hyménoptères les pollinisant (*Ceratosolen*)

http://cnx.org/content/m34732/latest/ (consulté en septembre 2013)

* Exemple théorique pour comprendre en quoi une cospéciation n'est pas forcément une coévolution; les Puces qui restent sur un type de Mammifère vont continuer à échanger des gènes avec les Puces qu'elles rencontrent sur ce Mammifère, se séparant ainsi progressivement des autres Puces (se trouvant sur d'autres Mammifères) mais sans que la Puce ne s'adapte particulièrement au Mammifère qui l'héberge. Il peut donc y avoir séparation des populations de Puces en fonction de l'hôte qu'elles occupent (cospéciation Puces-Mammifères : les deux vont évoluer parallélement) mais sans adaptation particulière de la part des Puces ou des hôtes (se qui serait une coévolution).

b. Course aux armements et théorie de la Reine rouge

- Les interactions des organismes avec l'environnement abiotique ou avec les congénères de la même espèce (sélection sexuelle, compétition pour les ressources...) ont longtemps été présentées comme les principaux moteurs de sélection naturelle et donc d'évolution. Dans un article de 1973 (pour lequel l'auteur dut créer une nouvelle revue scientifique car aucune autre n'accepta son papier), Leigh VAN VALEN rappelle et montre que les relations interspécifiques aussi sont un moteur important de sélection.
- ♦ VAN VALEN constate que les taux d'extinction d'espèces sont constants dans l'évolution, ce qui laisse à penser que les nouveautés produites par l'évolution ne sont pas tellement plus efficaces dans la survie que les anciens attributs. L'auteur l'explique par une course aux armements (= c'est-à-dire une course aux innovations, une course aux adaptations) entre les espèces Ainsi si la sélection naturelle favorise les prédateurs les plus rapides, elle favorise aussi les proies les plus rapides, ce qui a pour résultat un rapport de forces inchangé entre les espèces. La course aux armements permet juste de « rester dans la course » et de survivre. Cela se vérifie particulièrement dans les durables (symbioses, parasitisme...) où la spécificité de l'interaction favorise la coévolution.



1. LEIGH VAN VALEN (à gauche) a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du viant par une course e netre les fixes vivants, où chaque espèce reste en deça de son optimum adaptatif en raison des innovations continuelles de ses competiteurs. Un et in mouvement auto-entretenn ne rend pas les espèces «mellieures», ce qui explique que la probabilité d'extinction ne varie pas en fonction de l'âge de la lignecé violutive. Légit Van Valen a apptiés on hypothèse du nom de la Reine Rouge, le person-patiés on hypothèse du nom de la Reine Rouge, le person-partie de la contra de l'activité de la contra de l'activité de

nage de Lewis Caroll qui entraîne Alice, passée De l'autre côé du miroir, dans une course immobile; Alice s'étonne: -Dans notre pass, si Pon courait très vite pendant longtemps, comme nous venons de le faire, on arrivait giéreitament quelque part, ailleurs. « el pays bien lent!, »répond la Reine. « Tandis qu' lei, il faut courir de toute la vitesse de sej ambres pour suipplement rester lo ul' on set. SI '51 on veut aller quelque part, ailleurs, il faut courir au moins deux fois plus vite que qu'.

L. VAN VALEN (1935-2010) et la Reine rouge D'après COMBES in LE GUYADER (1998)

◆ De tempérament joueur, VAN VALEN baptise son hypothèse « la Reine rouge », en référence au personnage de Lewis CAROLL dans De l'Autre côté du Miroir (suite d'Alice au Pays des Merveilles). Dans un chapitre du livre, Alice et la Reine rouge se retrouvent à courir rapidement mais sans avancer (car le monde tourne autour d'elles), simplement pour rester à la même place, un peu comme les organismes vivants qui s'adaptent en permanence de manière à rester dans la course et à survivre face aux espèces avec lesquelles ils interagissent.

I. Le parasitisme, relation durable d'exploitation d'un être vivant par un autre : l'exemple de la Petite Douve du foie de Mouton

A. La Petite Douve du foie de Mouton *Dicrocoelium dentriticum*, un Plathelminthe parasite

 La Petite Douve du foie de Mouton (ainsi nommée, bien qu'elle puisse parasiter d'autres Mammifères) a pour nom scientifique Dicrocoelium dentriticum ou Dicrocoelium lanceolatum. Elle appartient à l'embranchement des Plathelminthes notamment caractérisé par l'état acœlomate et la présence d'un orifice digestif unique. Beaucoup de ces organismes sont parasites.

Voir TP A11 pour la classification de l'animal

Le parasitisme peut être compris ici comme une interaction durable entre un organisme nommé parasite exploitant et se nourrissant d'un autre nommé hôte sans que la mort du second ne soit entraînée immédiatement. La plupart du temps, la relation est obligatoire pour le parasite. On s'intéresse ici à un cas d'endoparasitisme (le parasite vit à l'intérieur de ses hôtes).

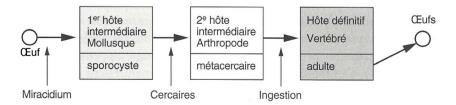
Voir encadré A pour une discussion de la notion de parasitisme

B. Un cycle parasitaire trixène (= à 3 hôtes) comprenant 2 hôtes intermédiaires (Escargot, Fourmi) et un hôte définitif (Mammifère)

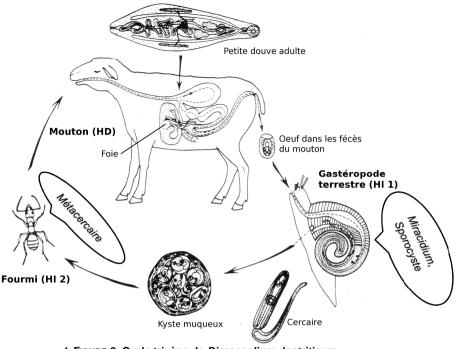
1. Une vue générale : un cycle à trois hôtes et deux formes libres

- Le cycle de l'animal (figures 1-2) comprend deux hôtes intermédiaires (hôtes transitoires par lesquels un parasite transite sans construire son plan d'organisation complet, le développement étant inachevé) et un hôte définitif (hôte final dans lequel un parasite atteint son développement complet et son plan d'organisation adulte typique).
- L'animal présente deux formes libres: les œufs et les cercaires (état larvaire produit dans un hôte intermédiaire).

Un cycle à un seul hôte est dit monoxène ou homoxène alors qu'un cycle à plusieurs hôtes est dit hétéroxène : dixène (2 hôtes), trixène (3 hôtes) voire exceptionnellement tétraxène (4 hôtes).



A FIGURE 1. Cycle trixène de Dicrocoelium dentriticum. D'après CASSIER et al. (1998b).



A FIGURE 2. Cycle trixène de Dicrocoelium dentriticum.

Document F. SAURETY (LEGTA Clermont-Ferrand Marmilhat).

Quelques adaptations reproductives et développementales à la vie parasitaire

La rencontre des partenaires sexuels est assez aléatoire chez les parasites, ce qui implique souvent :

- Une reproduction asexuée
- L'hermaphrodisme des adultes qui peuvent ainsi se féconder mutuellement
- Une production massive de gamètes par l'adulte (voir C) préparant une rencontre entre partenaires
- Des formes de résistance (œufs, métacercaires...) qui permettent une latence du cycle de développement en attendant des moments plus favorables.

2. Une vision plus précise des étapes du cycle

Voir TP A11 pour une illustration concrète des différents stades

a. Les œufs, organes de résistance et de dissémination s'échappant des Mammifères par les excréments

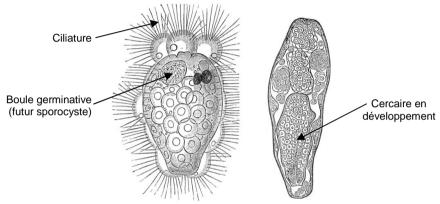
 Les œufs sont évacués des Mammifères par les excréments et sont fréquemment dispersés dans le milieu par les précipitations ou les circulations d'eau. Il s'agit de structures de résistance protégées dans une coque où l'organisme effectue son développement embryonnaire.

b. La larve miracidium, larve ciliée issue l'éclosion chez les Escargots

Les œufs sont ingérés par de petits escargots (Mollusques Gastéropodes terrestres) où ils éclosent dans <u>l'intestin</u>: la larve initiale issue de l'éclosion s'appelle miracidium (figure 3): il s'agit en fait d'une sorte d'embryon cilié.

c. Les sporocystes puis les cercaires, états larvaires provenant du stade miracidium chez les Escargots

 Cette larve migre dans <u>l'hépatopancréas</u> et produit, par divisions cellulaires, des sporocystes (figure 3) qui constituent un état larvaire capable de reproduction asexuée. Les sporocystes se reproduisent de nombreuses fois de manière asexuée, ce qui permet la multiplication larvaire ou amplification larvaire.



A FIGURE 3. <u>Stades miracidium (éclos) et sporocyste de Dicrocoelium dentriticum</u>.

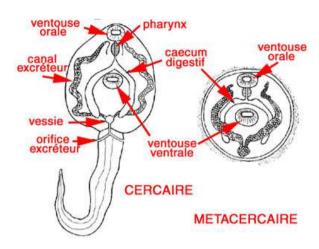
Taille env. 50 μm. D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).

- Enfin, les sporocystes libèrent des cercaires (figure 4) qui sont des larves mobiles qui migrent jusqu'au poumon de l'animal où ils se mêlent au mucus de l'animal et s'agglutinent en grappes, formant des kystes muqueux (figure 2) de diamètre proche d'1 mm. Ces structures permettent de changer d'hôte.
- L'étape « Escargot » dure en tout environ 2 mois.

d. Des cercaires aux métacercaires chez la Fourmi

- L'étape « Fourmi » dure 1 à 2 mois.
- Les grappes de cercaires sont utilisées comme support alimentaire par des Fourmis (Insectes Hyménoptères) friandes du mucus des Escargots au sein desquelles les cercaires se développent en métacercaires (figure 6) qui constituent une forme enkystée qui, après avoir perforé le tube digestif au moyen d'un stylet, vient se loger au niveau des centres nerveux en se déplaçant dans l'hémolymphe.
- La présence des métacercaires modifie l'organisation des ganglions cérébroïdes de la Fourmi, ce qui provoque un comportement atypique: la Fourmi monte en haut d'un brin d'herbe où elle sera ingérée par les Mammifères brouteurs.

En réalité, la Fourmi monte sur le brin d'herbe en journée (au-dessus d'une certaine température) mais, quand la température se rafraîchit, elle redescend du brin d'herbe et retrouve une activité normale, ce qui lui permet de s'alimenter et ainsi de survivre jusqu'à ce qu'elle soit ingérée par un Mammifère.



A FIGURE 4. Cercaires et métacercaires de Dicrocoelium dentriticum. Taille env. 50 μm. http://genemol.org/genemol/BIAN/tremasolution.html (consultation décembre 2015).

e. Des métacercaires aux Douves chez le Mouton (ou autre Mammifère brouteur) [+ précisions pathologiques]

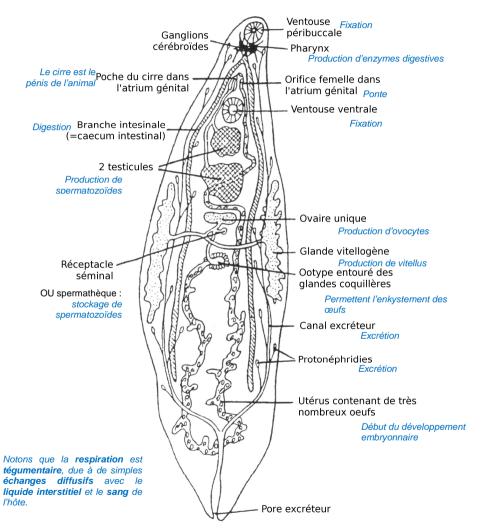
- Au sein du Mammifère, les métacercaires sont libérées de leur kyste lors de la digestion et migrent vers le <u>foie</u> (au niveau notamment des <u>canaux biliaires</u>) [voire le <u>pancréas</u>] où elles s'accrochent par leur ventouse ventrale et leur ventouse buccale. Là, l'animal grandit jusqu'à atteindre l'âge adulte (figure 5) et la maturité sexuelle. Il s'alimente de sang mais aussi de bile, de mucus...
- Les individus sont hermaphrodites mais ne s'autofécondent pas. La reproduction sexuée suppose un accouplement entre deux individus qui s'interfécondent (il y a alors stockage de sperme dans la spermathèque), ce qui permet ensuite la production d'œufs fécondés déjà un peu développés et enkystés qui seront évacués dans l'intestin puis hors de l'animal par les excréments.
- La plupart du temps, ce sont des Mammifères brouteurs qui sont infectés, le plus souvent le Mouton. L'infection de l'Homme est rare et demeure tout à fait accidentelle.
- La période entre l'infection et la ponte des œufs dure 1,5 à 2 mois.

Aspect pathologique: la Petite Douve provoque de toutes petites hémorragies au niveau des tissus du foie. En cas d'infection importante (on peut dénombrer jusqu'à 50 000 individus sur un foie!), l'animal présente un affaiblissement général, un amaigrissement et une légère anémie (on parle de dicrocoeliose). Les Animaux infectés ne présentent pas de danger pour l'homme (il faut ingérer des Fourmis pour être contaminé!).

C. La Petite Douve dans le foie de Mouton (ou d'un autre Mammifère) : organisation et adaptation à la vie parasitaire

1. Organisation de l'adulte

• L'organisation de l'adulte est présentée à la figure 5. La fonction des structures a été ajoutée en vis-à-vis. À réaliser par l'étudiant.



A FIGURE 5. Adulte de Dicrocoelium dentriticum.

Document F. SAURETY (LEGTA Clermont-Ferrand Marmilhat).

Taille: 6-10 mm par 2-3 mm.

2. Adaptations à la vie parasitaire

- La Petite Douve du Foie présente :
 - Un tégument très résistant et recouvert de mucus protecteur qui permet de contrer les défenses immunitaires ou les sucs digestifs de l'hôte.
 - Un appareil reproducteur très développé en lien avec la faible probabilité de rencontrer un partenaire sexuel.
 - L'hermaphrodisme permettant une fécondation réciproque des individus, là encore en lien avec la faible probabilité de rencontrer un partenaire sexuel.
 - Une réduction drastique des fonctions sensorielles (à quoi servirait-il par exemple d'avoir des structures photosensibles quand on vit dans le noir ?).
 - La présence de structures de fixation (ventouses) (adaptations à la vie fixée).
- Les adaptations liées au cycle de développement sont évoquées plus haut (cadre rouge page 3).

II. La symbiose, une relation durable et étroite à bénéfices réciproques entre deux êtres vivants : l'exemple de la symbiose Fabacées-Rhizobium

Pour les <u>auteurs francophones</u>, la <u>symbiose</u> désigne un <u>mutualisme</u> (interaction réciproquement profitable entre êtres vivants) <u>durable</u> entre deux espèces qui généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction. C'est le sens retenu dans ce cours.

Il y a donc exclusion ici des mutualismes transitoires (ex. pollinisation des Angiospermes par les Insectes).

A. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie

- Le programme invite à étudier le cas de la diazotrophie (alimentation azotée à partir de diazote atmosphérique) permise par une symbiose entre des Eubactéries jadis regroupées sous le genre « Rhizobium » (mais il semblerait que ce groupe soit en réalité polyphylétique et comprennent plusieurs genres non immédiatement apparentés) et les Fabacées :
 - Les Fabacées récupèrent ainsi des acides aminés où l'azote a été fixé à partir de N₂ atmosphérique.
 - Les Bactéries récupèrent 15 à 30 % des assimilats photosynthétiques de la plante qu'elles utilisent dans leur métabolisme.

Cette association est donc une entrée possible dans le cycle de l'azote qui, bien que non explicitement au programme, a déjà fait l'objet de questions au concours (encadré B). On appelle cycle de matière la représentation cyclique du devenir et des transformations d'un élément chimique au sein d'un écosystème ou de la biosphère.

• Il est à noter que l'association Fabacées-Rhizobium n'est pas la seule symbiose diazotrophe existante (encadré C).



Transferts et réservoirs du cycle de l'azote

➤ Dans un cycle de matière, les réservoirs sont les « compartiments » de stockage des différentes formes de l'élément chimique étudié (y compris les êtres vivants); le cycle inclut en outre les flux ou transferts qui existent entre ces réservoirs (figures a-b). On notera le rôle central des êtres vivants, particulièrement des Bactéries. On notera que la figure a inclut l'impact des activités humaines ou encore des processus géologiques (volcanisme) ou météorologiques (foudre).

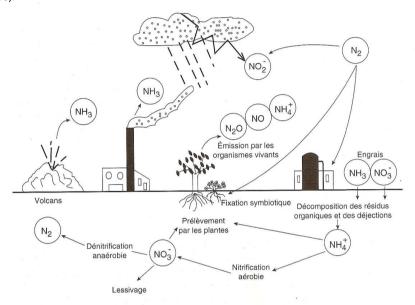


FIGURE a. Cycle de l'azote. D'après MOROT-GAUDRY (1997).

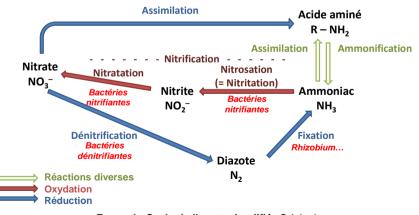


FIGURE b. Cycle de l'azote simplifié. Original.

Encadré C D'autres symbioses fixatrices de diazote

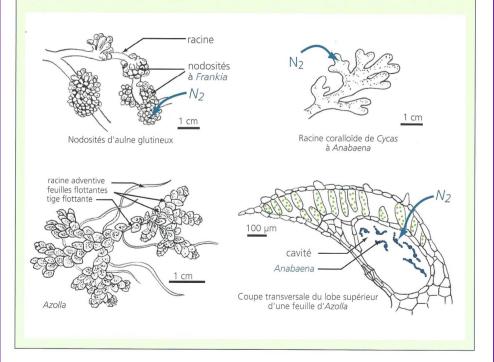
(Au-delà du programme : pour information - d'après MEYER et al. 2008)

D'AUTRES VÉGÉTAUX QUE LES LÉGUMINEUSES VIVENT EN SYMBIOSE AVEC DES MICRO-ORGANISMES FIXATEURS DE N2

L'aulne (Alnus sp., Bétulacées), commun au bord des rivières, la dryade (Dryas octopetala, Rosacées) de haute montagne, le Myrica (Myrica gale, Myrtacées) des marécages, les Casuarinas (Casuarina sp., Casuarinacées) des zones intertropicales sont des exemples de dicotylédones ligneuses dont les racines présentent des nodosités à Frankia, une bactérie Gram+, du groupe des Actinomycètes qui fixe N₂. Cette symbiose leur permet de vivre en situation pionnière sur des sols pauvres en azote. D'autres végétaux, en symbiose avec des cyanobactéries fixant N₂, ne forment pas de nodosités.

C'est le cas de Gunnera (Eudicotylédones, Rosales), des cycas (Cycadophytes) aux racines à l'aspect de corail dont le gravitropisme négatif les fait croître vers la surface du sol, et d'une fougère aquatique, Azolla (Filicophytes, Salviniales). Les minuscules feuilles flottantes d'Azolla abritent une cyanobactérie (Anabaena) qui peut fixer jusqu'à 150 kg d'azote ha-1.an-1. Originaire d'Amérique tropicale, elle a été introduite en Asie pour améliorer les rizières inondées. Lorsqu'elle meurt, sa décomposition enrichit le sol en azote. Azolla est un engrais vert.

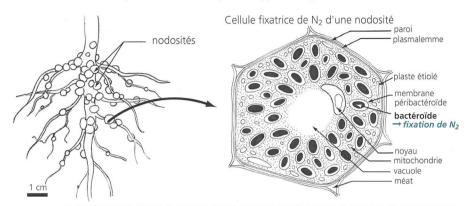
Certains lichens (Collema, Peltigera), certaines hépatiques (Blasia) et les anthocérotes vivent aussi en symbiose avec des cyanobactéries fixatrices de N_2 qui logent dans leur thalle plaqué sur le sol.



B. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires

1. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés]

Les nodosités (= nodules) (figure 6) sont des protubérances ovoïdes situées au niveau des racines des Fabacées. Elles comprennent des cellules infectées de bactéries Rhizobium qui prennent, dans ce cadre, le nom de bactéroïdes. Ces bactéroïdes sont entourés d'un espace péribactéroïdien limité par une membrane péribactéroïde (figure 6). L'ensemble bactéroïde-espace péribactéroïdien-membrane péribactéroïde est parfois appelé un symbiosome.



nodosités à *Rhizobium* de racines de Fabacées et détail d'une cellule infectée, comportant des bactéroïdes fixateurs de N_2

Selon les espèces, la membrane péribactéroïde renferme un (luzerne, trèfle) ou plusieurs (haricot, glycine) bactéroïdes. Il est possible d'observer les bactéroïdes au microscope optique en frottant une nodosité sur une lame en présence de colorant (encre de Chine). Ils ont des formes variables selon les espèces (forme ronde, en L ou en Y).

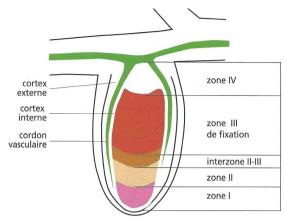
A FIGURE 6. Nodosités. D'après MEYER et al. (2008).

Sur une coupe longitudinale le nodule à croissance indéterminée présente, à partir de l'apex, un méristème apical (zone I), une zone de différenciation, ou zone de préfixation (zone II), où les bactéries sont libérées dans les cellules de la plante. Les bactéries libérées dans la cellule ont une morphologie et une physiologie nouvelle, on les appelle des bactéroïdes. Les *Rhizobium* sont acheminés dans les cellules végétales au travers d'un cordon d'infection qui se ramifie. Chaque bactérie déversée dans la cellule par un processus d'endocytose est entourée d'une membrane péribactéroïde, qui dérive de la membrane cytoplasmique de la cellule-hôte. Une nouvelle unité fonctionnelle est réalisée, le symbiosome, qui comprend le bactéroïde, l'espace péribactéroïdien, et la membrane péribactéroïde. Dans la zone II-III, les bactéroïdes montrent une structure modifiée et les cellules végétales accumulent des amyloplastes. La fixation optimale de l'azote a lieu dans la zone III, tandis qu'au niveau de la zone IV, ou zone de sénescence, les cellules végétales ne sont plus fonctionnelles et les bactéroïdes sont lysés.

D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

Les nodosités (figure 7) présentent une zonation. On se limite ici à l'exemple d'un nodule indéterminé (il existe aussi des nodules déterminés avec une organisation une peu différente – voir encadré D). Les cellules infectées se situent au centre de la structure (moelle) (alors que la partie corticale de la structure présente surtout

des tissus non infectés: rhizoderme, du parenchyme cortical et des tissus conducteurs, ces derniers s'organisant en cordons vasculaires).



A FIGURE 7. Zonation des nodosités. D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

• La partie centrale s'organise typiquement en quatre zones (figure 7) :

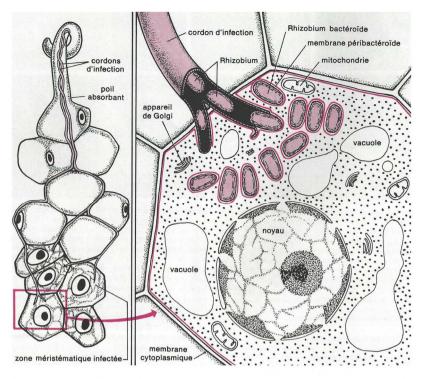
Voir absolument le TP A11 à ce sujet

- Zone I: méristème apical nodulaire (comprend des cellules méristématiques généralement sans bactéroïdes qui permettent la multiplication des cellules et la croissance du nodule).
- Zone II: zone d'accroissement cellulaire et de différenciation où les cellules toujours de type méristématique commencent à s'allonger et sont infectées par des bactéroïdes.

Pendant toute la durée de fonctionnement d'une nodosité, les *Rhizobium* pénètrent jusqu'à la zone II au moyen d'un cordon d'infection (figure 8) mis en place par les Bactéries lors de genèse de la nodosité et qui reste fonctionnel pendant toute la durée de vie du nodule.

Entre les zones II et III, on note la présence d'une interzone II-III où les bactéroïdes présentent une structure modifiée et où les cellules végétales produisent des amyloplastes en quantité importante.

- Zone III: zone de fixation optimale du diazote atmosphérique. Les bactéroïdes sont en place et le symbiosome est fonctionnel.
- Zone IV : zone de sénescence où il y a lyse des bactéroïdes, ce qui rend les cellules végétales incapables de diazotrophie.



Stades du processus d'endocytose des bactéries (d'après Dommergues et coll., 1985).

A FIGURE 8. Fonctionnement du cordon d'infection.

On notera que la membrane péribactéroïde est issue de la membrane d'endocytose du bactéroïde.

D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

2. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?]

On distingue classiquement deux types de nodosités (encadré D) :

Les nodosités à croissance indéterminée où l'activité méristématique se maintient tout au long du fonctionnement du nodule. De nouvelles cellules apicales sont continuellement infectées. Cela résulte en une forme plutôt cylindrique de la nodosité. Ces nodosités sont surtout connues chez les Fabacées des zones tempérées.

Le cours et le TP traitent de ce type de nodosités.

 Les nodosités à croissance déterminée où l'activité méristématique cesse tôt. Les cellules infectées engendrent d'autres cellules infectées en se divisant et la nodosité en grandissant par expansion acquiert une forme sphérique. Ce type de nodosité existe surtout chez les Fabacées originaires des zones tropicales (cas du Soja et du Haricot).

Encadré D Pour information: nodules indéterminés et déterminés

(Au-delà du programme : pour information – d'après DUHOUX & NICOLE, 2004)

Les nodosités que nous avons étudiées jusqu'ici sont des nodules indéterminés caractérisés par un méristème nodulaire en position apicale du nodule et une différenciation basipète, la nodosité perdurant toute une saison. Il existe aussi des nodules déterminés caractérisés par un méristème nodulaire dispersé dans toute la partie périphérique du nodule, une forme plutôt sphérique et un fonctionnement souvent court (une dizaine de jours) (figure a).

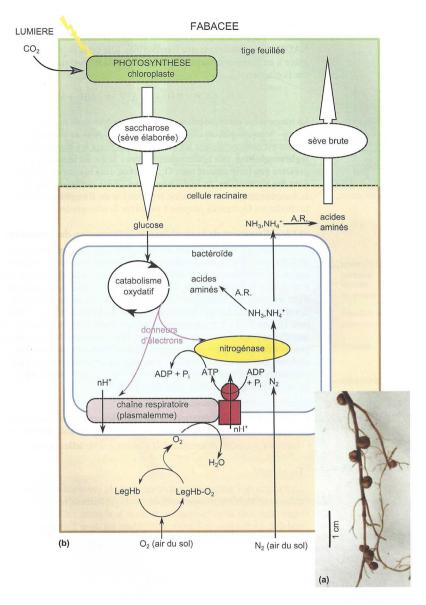
méristème nodulaire cortex externe endoderme Nodule péricycle faisceaux Les deux grands types de nodules. C'est conducteurs cortex interne la plante-hôte, et non pas la bactérie, qui est à l'origine du type de nodule. Dans le nodule de poil absorbant type indéterminé, le méristème apical donne naisendoderme sance à toute la structure du nodule de manière péricycle basipète. Ces nodules sont parfois ramifiés. Dans le phloème Racine nodule de type déterminé, le méristème a une durée xvlème de vie limitée à une dizaine de jours et le nodule Nodule indéterminé Nodule déterminé (luzerne, trèfle, vesce) (soia, haricot) - type amide - type uréide - forme cylindrique, parfois ramifié - forme sphérique - méristème apical - méristème diffus - zonation du tissu central - tissu central uniforme

3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux

FIGURE a. Nodules indéterminés et déterminés. D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

est plus ou moins sphérique.

- Il s'agit ici de montrer que la nodosité présente un fonctionnement mutuellement profitable aux deux protagonistes de l'interaction en explicitant son fonctionnement.
- Pour une vue d'ensemble : construire une figure synthétique avec les étudiants (figure 9).

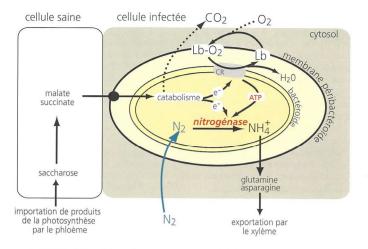


La symbiose Fabacée-Rhizobium.

(a) Nodosités racinaires de fabacée (b) échanges entre partenaires. A.R. : amination réductrice.

Vision de PEYCRU et al. (2014)

A FIGURE 9. Fonctionnement d'une nodosité : une vue d'ensemble (1/2). Schéma à produire par l'étudiant

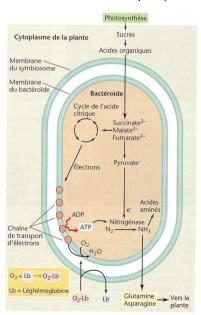


la division du travail entre bactéroïde et racine de Fabacées pour la fixation de N₂ dans

une nodosité

CR: chaîne respiratoire, Lb: leghémoglobine (d'après Selosse, 2000).

Vision de MEYER et al. (2008)



Vision de MADIGAN & MARTINKO (2007).

A FIGURE 9. Fonctionnement d'une nodosité : une vue d'ensemble (2/2).

Schéma à produire par l'étudiant

a. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires

- Naturellement, à l'état libre, les « Rhizobium » sont des Bactéries souvent flagellées du sol qui ne réalisent généralement pas la diazotrophie mais, en association au sein de la plante, ces Bactéries perdent leur mobilité et présentent une autotrophie à l'azote (capacité d'assimiler l'azote minéral, ici le N₂) tout en demeurant hétérotrophes au carbone (incapacité d'assimiler le carbone minéral).
- Le processus de fixation du N₂ est un processus endergonique consommateur d'ATP qui a lieu dans le nodule au sein des seuls bactéroïdes selon la réaction :

$$N_2 + 8 e^- + 8 H^+ + 16 ATP \rightarrow 2 NH_3 + H_2 + 16 ADP + 16 Pi$$

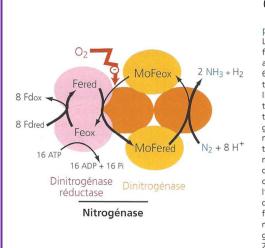
- Cette réaction est une réduction (= il y a gain d'électrons lors de la réaction). Elle est catalysée par un complexe enzymatique, la nitrogénase (figure 9) (encadré E). L'ATP, les électrons et les protons sont fournis par la respiration du bactéroïde.
- L'ammoniac produit (NH₃) ou plutôt sa forme ionisée, l'ammonium (NH₄+) est alors :
 - Pour une partie, directement utilisé par le bactéroïde dans la synthèse d'acides aminés propres (parfois ensuite transférés à la plante).
 - Pour une autre partie, exporté vers la cellule végétale qui peut alors produire ses propres acides aminés. Intérêt pour la plante : gain d'azote minéral !!!

Voir B.3.1.3. La réduction du nitrate et du diazote en acides aminés d'interconversion (chapitre 20)

Encadré E La nitrogénase, un complexe enzymatique

(Pour information ? D'après MEYER et al., 2008)

réaction d'oxydo-réduction assurée par la nitrogénase



La nitrogénase est un complexe protéique bactérien formé de deux métalloprotéines: la protéine à fer, appelée dinitrogénase réductase (dimère d'environ 60 kDa) et la protéine à molybdène-fer, appelée dinitrogénase (tétramère d'environ 220 kDa). Chacune est liée à des atomes de fer par l'intermédiaire de leur cystéine, ce qui constitue des centres fer-soufre. La dinitrogénase réductase en comporte quatre et la dinitrogénase, un nombre variable, dont deux sont liés à du molybdène. Les atomes de fer sont impliqués dans les transferts d'électrons. Dans un cycle de fonctionnement, la dinitrogénase réductase accepte les électrons de la ferrédoxine (Fd) et lie deux molécules d'ATP. Elle cède ses électrons à la dinitrogénase. L'hydrolyse de l'ATP lui permet de retourner à une conformation oxydée prête à accepter de nouveaux électrons de la ferrédoxine. Huit cycles sont nécessaires pour que la dinitrogénase réduise N2 en NH3 et H+ en H2. La dinitrogénase est inhibée par l'O2 (d'après Buchanan et al.,

b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée

- La nitrogénase est très sensible à la concentration en dioxygène qui peut inhiber fortement son activité voire l'altérer irrémédiablement.
- Une faible pression partielle en dioxygène est assurée dans le bactéroïde grâce à trois niveaux de protection :
 - Le cortex interne du nodule est souvent protégé par une couche de sclérenchyme (voir figure 7 / TP A11) qui limite les échanges gazeux.
 - La respiration bactérienne est rapide: le dioxygène parvenant au bactéroïde est préférentiellement fixé par la chaîne respiratoire plutôt que la nitrogénase.
 - Les cellules végétales contenant des bactéroïdes expriment en forte quantité une protéine de structure quaternaire fixatrice de dioxygène: la leghémoglobine (LegHb) (figure 9). Cette protéine, qui possède un hème (cofacteur contenant un ion métallique pouvant fixer un gaz diatomique au centre d'un ensemble organique de plusieurs cycles appelé porphyrine) semblable à celui de l'hémoglobine animale, se trouve exprimée dans le cytosol: elle libère une quantité de dioxygène permettant la respiration des Rhizobium tout en interdisant les pressions partielles en dioxygène toxiques pour la nitrogénase.

Les notions de **métalloprotéine**, **hème**, **prophyrine**... seront examinées avec l'h**émoglobine** dans le point **B.1.2.** La réalisation des prélèvements gazeux chez les organismes (chapitre 12)

c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée

- Les photoassimilats carbonés sont issus de la photosynthèse qui a lieu dans les parties aériennes chlorophylliennes (particulièrement les feuilles) de la plante.
 Ces composés, essentiellement du saccharose, arrivent aux cellules racinaires par la sève élaborée.
- Là, ce saccharose est utilisé essentiellement dans la production de glucose transférable aux bactéroïdes (figure 9) qui peuvent aussi utiliser d'autres composés du métabolisme tels que des acides organiques (succinate, malate...) (figure 9).

C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire

1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]

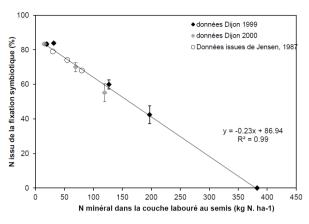
 De nombreuses études montrent clairement que l'importance de la nodulation est une fonction décroissante de la disponibilité en nitrates du milieu (figure 10).
 Les Fabacées suscitent la mise en place des nodosités en cas de faible présence de ressources azotées du sol.

Point agronomie

- En agriculture, les jachères à Fabacées permettent ainsi de ré-enrichir un sol en azote.
- Un ensemencement artificiel par des Bactéries est possible dans les cultures de Fabacées.

Le diazote atmosphérique compose 78 % de l'air atmosphérique (et donc de l'air du sol) : il s'agit donc d'une ressource hautement disponible.

 Notons qu'il existe généralement une spécificité entre espèces de Bactéries et espèces de Fabacées.

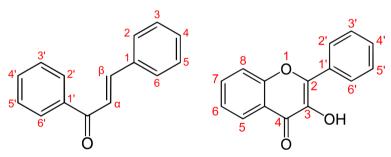


Contribution de la fixation symbiotique à l'acquisition totale d'azote par le peuplement sur la totalité du cycle de la plante, en fonction de la disponibilité en azote minéral (nitrates + ammonium) dans la couche labourée mesurée au semis (Expérimentation au champ INRA Dijon). Modifié d'après Voisin et al., 2002b.

A FIGURE 10. Effet de la disponibilité en azote minéral du sol sur la quantité d'azote fixé par les nodosités chez les Fabacéées. D'après VOISIN et al. (2004).

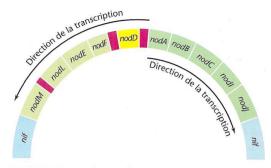
2. Une mise en place qui suppose un dialogue moléculaire entre les partenaires impliquant notamment des flavonoïdes végétaux, des facteurs Nod bactériens et des nodulines végétales

 En cas de faible disponibilité en azote minéral dans le sol, les Fabacées produisent et excrètent des substances inductrices de la symbiose: des flavonoïdes (composés aromatiques pigmentaires à deux ou trois cycles organiques) (figure 11) ou des bétaïnes (exemple: triméthylglycine TMD – figure 12).



A FIGURE 11. <u>Deux exemples de flavonoïdes</u> (pour information). D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).

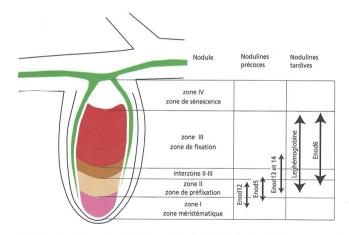
A FIGURE 12. <u>La TMD, une bétaïne</u> (pour information). D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).



Les gènes nod. Organisation des gènes nod sur le plasmide Sym de Rhizobium leguminosarum biovar viciae, espèce nodulatrice des pois. Le produit de nodD contrôle la transcription des autres gènes nod. Les boîtes nod sont surlignées en rouge et les flèches indiquent la direction de la transcription des gènes nod. Les gènes nif codent des protéines impliquées dans la fixation de l'azote

A FIGURE 13. Organisation des gènes Nod (pour information). D'après MADIGAN & MARTINKO (2007). Les gènes nif codent les polypeptides de la nitrogénase.

Au cours de cette symbiose, le programme génétique de la plante-hôte est considérablement modifié. Des approches moléculaires complémentaires (Northern blot, hybridation *in situ*, et expression fonctionnelle de promoteurs) ont permis d'identifier plusieurs gènes de la plante-hôte s'exprimant principalement dans les nodules (nodulines). La localisation de l'ARNm de ces gènes au cours de la formation du nodule a permis de « cartographier » les différentes zones de différenciation du nodule. On recherche activement la régulation et la fonction des gènes impliqués.



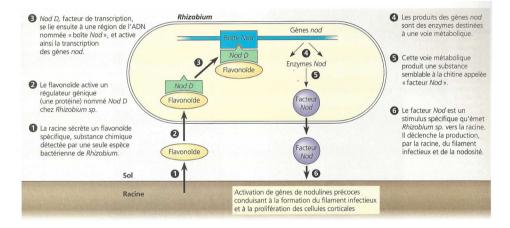
Localisation histochimique de quelques protéines exprimées dans le nodule (nodulines) des légumineuses. On distingue des nodulines précoces comme Enod12 et des nodulines tardives comme la leghémoglobine.

A FIGURE 15. <u>Dialogue moléculaire entre Fabacée et Rhizobium montrant la répartition des facteurs Nod (pour information)</u>. D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

• En réponse à la présence de ces substances dans le sol, les bactéries Rhizobium sont attirées et se déplacent vers les racines de Fabacées: on peut parler de chimiotactisme positif. Les facteurs végétaux déclenchent une modification de l'expression génétique bactérienne en activant des gènes Nod organisés en opéron sur un plasmide (figure 13) sous la dépendance de protéines régulatrices produites par le gène NodD qui induisent l'expression des autres gènes Nod, ce qui aboutit à la production de protéines Nod responsables de la synthèse de substances lipo-oligosachharides nommées facteurs Nod (figure 14).

Convention d'écriture : nom des gènes en italique, nom des protéines en caractères normaux.

Les facteurs Nod induisent à leur tour une modification de l'expression génétique de la plante : des protéines impliquées dans la mise en place et dans le fonctionnement de la symbiose nommées nodulines sont alors produites, sans que le rôle de ces nodulines ne soit forcément toujours clairement identifié. On peut distinguer des nodulines précoces produites lors de la mise en place de la symbiose et des nodulines tardives produites lors du fonctionnement de la symbiose. L'expression des nodulines est fonction de la zone de la nodosité considérée (figure 15).



A FIGURE 14. Dialogue moléculaire entre Fabacée et Rhizobium.

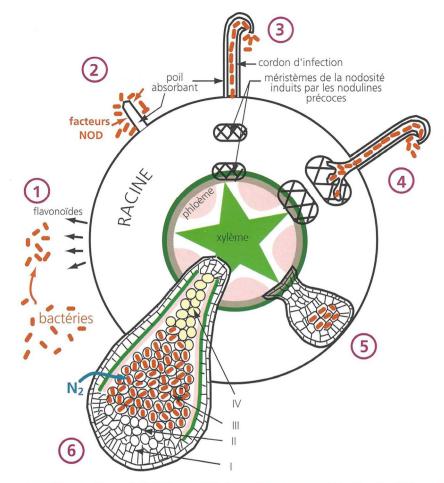
À faire par l'étudiant à partir des données qui précèdent. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation

- On peut appeler nodulation *l'ensemble des processus qui permettent l'édification de la nodosité* (figures 16-17, encadré F). Au sens le plus large, cela inclut le **dialogue moléculaire précoce** dont nous venons de parler.
- Les processus importants de la nodulation peuvent être résumés comme suit :
 - 1. Attraction chimique des Bactéries par des flavonoïdes (ou des bétaïnes) produits par la plante.
 - 2. Réponse de la Bactérie : rapprochement du poil absorbant (à l'aide de mouvements de flagelle), mise en place d'interactions de reconnaissance (impliquant des protéines des deux partenaires) et production de facteurs Nod (qui eux-mêmes induisent la production de nodulines précoces par la plante).
 - 3. Mise en place du cordon d'infection [essentiellement produit par la plante : composition polysaccharidique, présence de mucilages au-dedans].
 - 3 bis. Dans le même temps: Formation, au niveau principalement du péricycle mais aussi de parenchyme cortical proche, d'un primordium nodulaire: par dédifférenciation des cellules péricycliques et parenchymateuses, des cellules méristématiques se forment et constituent l'ébauche du méristème nodulaire.
 - 4. Croissance du cordon d'infection jusqu'au niveau du nodule en cours de formation; le cordon commence à y déverser ses Bactéries.
 - 5-6. Croissance de la nodosité grâce à la production de nouvelles cellules par le méristème et structuration de la nodosité grâce à la différenciation des tissus et l'infection bactérienne.

Notez que *l'infection continue pendant tout le temps de fonctionnement de la nodosité* et que *le cordon d'infection persiste*, contrairement à ce que de nombreux schémas peuvent laisser supposer.

L'idée d'une mise en place de la nodosité en plusieurs méristèmes (3-4) qui se réuniraient ensuite ne semble pas présente chez tous les auteurs. Pour DUHOUX & NICOLE (2004), un seul méristème constitue le méristème nodulaire dès le départ : voir encadré F. Les clichés de la page 14 accréditent cette vision.



les principales étapes de l'établissement de la symbiose entre une Fabacée et un *Rhizobium* 1. attraction chimique, 2. adhésion et reconnaissance, 3. infection, 4. initialisation de la nodosité, 5. fusion des méristèmes de la nodosité, 6. différenciation de la nodosité. Les proportions ne sont pas respectées d'une étape à l'autre: le poil absorbant mesure quelques micromètres de long et la nodosité au stade 6, quelques millimètres de long. Les stades 3 et 4 durent environ deux jours. Les différentes régions de la nodosité différenciée au stade 6 sont généralement appelées zones I (zone méristématique), II (zone d'accroissement cellulaire et d'infection), III (fixation de N₂) et IV (sénescence). Dans les nodosités persistantes, il y a maintien d'un cordon d'infection au voisinage du méristème (d'après Rolfe et Gresshoff, 1988).

A FIGURE 16. La nodulation. D'après MEYER et al. (2008).

Encadré F Une vision précise des mécanismes et étapes de la nodulation

(Pour information – d'après DUHOUX & NICOLE, 2004)

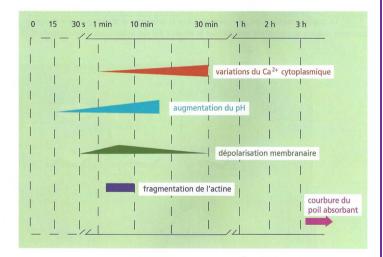
a) Modifications du poil absorbant

Chez la luzerne, dont les nodules sont de type indéterminé, l'infection a lieu par les jeunes poils absorbants de la racine. Dès la reconnaissance du *Rhizobium* spécifique acquise, des modifications structurales apparaissent dans les toutes premières heures de l'infection. Il s'agit de plusieurs paramètres cytophysiologiques du poil absorbant: dépolarisations membranaires, modifications de concentrations du Ca²⁺ intracellulaire, augmentation de pH et fragmentation de l'actine. Ces modifications concernent également les microtubules du cytosquelette des cellules du péricycle situées en face des pôles de protoxylème de la racine.

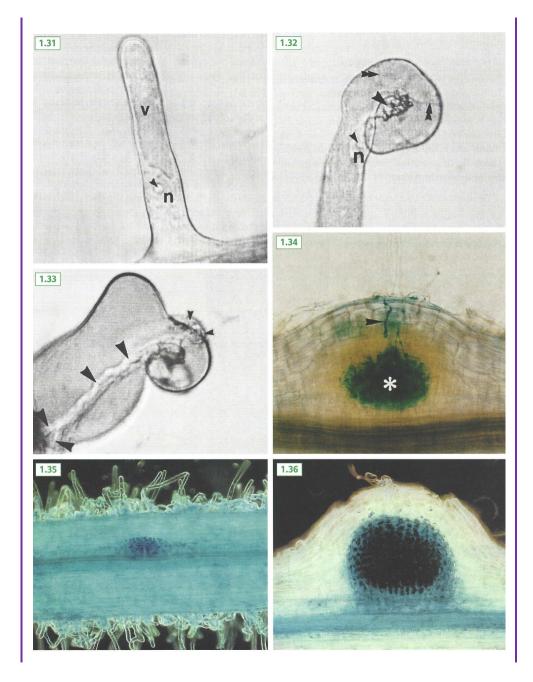
b) Initiation du primordium nodulaire

L'activation des cellules du péricycle est suivie également chez la luzerne d'une modification du cytosquelette des cellules corticales adjacentes. L'activation de ces cellules du cortex interne conduit à des divisions, anticlines puis périclines, et à l'édification progressive d'un méristème « nodulaire » qui sera à l'origine du futur nodule. Notons qu'à ce stade, les *Rhizobium* n'ont pas encore pénétré dans la racine.

Modifications cytophysiologiques intervenant dans le poil absorbant en réponse à l'addition de facteurs Nod spécifiques dans le milieu (d'après Cardenas et coll., 2000, modifié).



figures 1.31 à 1.36 : Étapes précoces de la nodulation de la luzerne (1.31, 1.32, 1.33 : Wood et Newcomb, 1989. 1.34 : Ardourel et coll., 1994. 1.35, 1.36 : Truchet et coll., 1989). 1.31 Poil absorbant de luzerne, non inoculé. n, noyau, v, vacuole (× 660). 1.32 Poil absorbant en forme de crosse de berger, 8 heures après l'inoculation. n, noyau et son nucléole (petite flèche). Amas de bactéries rassemblées dans la boucle du poil absorbant (grande flèche), tractus cytoplasmiques (doubles flèches) (× 1 800). 1.33 Poil absorbant 11 heures après l'inoculation, avec un cordon d'infection (grandes flèches) (× 1 750). 1.34 Induction de cordons d'infection dans le cortex (flèche) et dans le primordium (astérisque) (× 200). 1.35 Racine infectée, 3 jours après l'inoculation avec un primordium nodulaire en cours d'initiation (× 100). 1.36 Racine infectée, 5 jours après l'inoculation avec un nodule en formation (× 80).

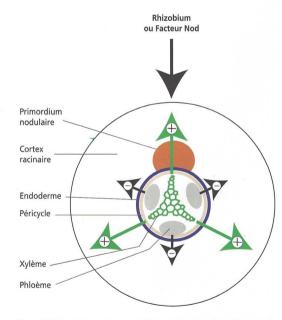


c) Formation du cordon d'infection

Certains des poils absorbants infectés se courbent et forment une « crosse de berger » à l'intérieur de laquelle les bactéries se multiplient. C'est également à cet endroit que la paroi du poil absorbant est lysée puis s'invagine pour former un cordon d'infection. Le cordon d'infection progresse dans le poil absorbant, « guidé » par le noyau de la cellule qui se déplace vers la base du poil, puis franchit les parois des cellules du cortex racinaire en direction du méristème nodulaire. On a identifié, dans le cortex externe de la racine, des cellules situées sous le lieu d'infection, qui présentent des ponts cytoplasmiques représentant des « guides » pour la progression du cordon d'infection. Le cordon d'infection poursuit sa progression en se ramifiant et déverse par endocytose les *Rhizobium* dans les cellules du méristème nodulaire.

d) Développement du nodule et régulation du nombre de nodules

La différenciation cellulaire conduit à la formation d'un nodule avec des tissus vasculaires périphériques qui se raccordent à ceux de la racine et un tissu central nodulaire réparti en plusieurs zones fonctionnelles. Le nombre de nodules et leur masse sont contrôlées par la plante en fonction des conditions environnementales et de son état physiologique.



La position des premières divisions (primordium nodulaire) induites dans le cortex racinaire de la racine est déterminée. On considère qu'il existe une influence à la fois de l'origine spatiale de l'infection par le *Rhizobium* spécifique, et de la position des éléments conducteurs. Les pôles de protoxylème, par la voie de l'uridine, stimuleraient les divisions, tandis que les pôles de phloème, par la voie de l'éthylène, auraient un effet négatif.

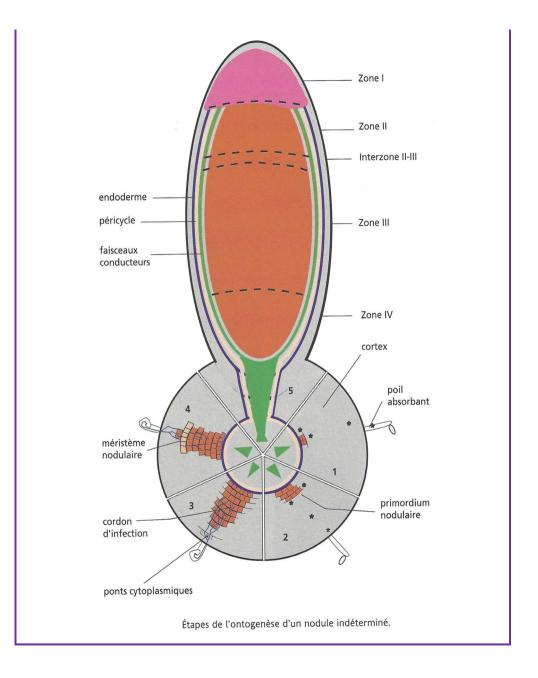
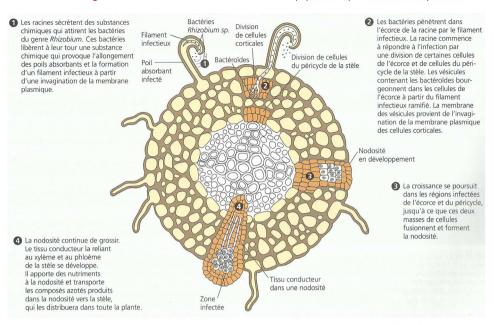


Figure 17: autre illustration de la nodulation (à produire par les étudiants).



Formation d'une nodosité dans une racine de Soja (Glycine max).

▲ FIGURE 17. La nodulation : vision simplifiée. Schéma à produire par les étudiants.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

III. L'herbivorie, consommation de plantes par les Animaux générant des réactions de défense de la part des plantes

- L'herbivorie (au sens large) ou phytophagie peut être définie comme l'alimentation à partir de plantes. Contrairement à la prédation au sens strict où l'organisme consommé est un animal qui meurt, le végétal <u>survit</u> généralement à l'interaction.
- La phytophagie est le fait d'Animaux et le programme invite à étudier :
 - La phytophagie au travers de l'exemple des Insectes en mettant à profit les connaissances acquises lors des TP A6-A7.
 - Les défenses des plantes en réponse à cette phytophagie.

A. Les modes d'alimentation des Insectes phytophages permis par des adaptations de leurs pièces buccales

 Les caractéristiques des Insectes et de leurs pièces buccales sont ici supposées connues. Nous discutons simplement les « adaptations » à la phytophagie.

Voir TP A6-A7 : Les Insectes

Vous devez impérativement savoir <u>schématiser SIMPLEMENT et RAPIDEMENT les pièces</u> <u>buccales des ordres au programme</u>. De tels schémas doivent être intégrés dans vos fiches. Vous devez pouvoir les relier à certains régimes alimentaires phytophages.

Petite discussion de l'idée « d'adaptation » à la phytophagie et de sa pertinence

Le terme « <u>adaptation</u> » est retenu à plusieurs reprises dans le programme, dont cette partie où il est question des adaptations des pièces buccales à la phytophagie. Rigoureusement, une <u>adaptation biologique</u> désigne une structure ou un mécanisme physiologique qui confère une fonction utile à un organisme et qui a, à cause de cela, été conservé par sélection naturelle: le gain de fonction représenté par la structure [ou le mécanisme] augmente le succès reproducteur et/ou la viabilité de ses détenteurs et la structure [ou le mécanisme] s'est ainsi répandu dans les populations.

Pour autant, ce n'est parce qu'une structure remplit une fonction qu'il s'agit d'une adaptation à cette fonction: il existe de nombreuses exaptations, c'est-à-dire des structures ou mécanismes physiologiques qui remplissent une fonction donnée mais ont été sélectionnées parce qu'ils remplissaient une fonction différente.

Un exemple ultra-connu, c'est la **plume chez les Oiseaux**: la plume permet bien de **voler** (elle participe à cette fonction) mais ce n'est <u>pas</u> une adaptation au vol car elle a sélectionnée parce qu'elle permettait l'homéothermie, les premiers Oiseaux ne volant pas.

La plume est donc une adaptation à l'homéothermie et une exaptation au vol.

- De la même façon, il convient de noter que beaucoup d'ordres d'Insectes sont omnivores et il est difficile d'associer de manière catégorique un type buccal à un type d'alimentation comme le programme y invite pourtant...
 - a) Les **Hémiptères adultes** ou les **Lépidoptères adultes** ne peuvent s'alimenter **que de liquides** : leurs pièces buccales y sont **clairement**<u>adaptées</u>. Notons que **certains Punaises** sont **carnivores** et consomment des **liquides animaux ou des animaux liquéfiés** mais

 l'essentiel des Hémiptères est phytophage.
- b) Le régime alimentaire des **Hyménoptères adultes** est en revanche **très variable**: plutôt tourné vers la **phyllophagie** pour les **Symphytes adultes**, il est **omnivore** voire **carnivore** chez **nombre d'Hyménoptères** (Fourmis, Guêpes...) qui peuvent consommer des **proies**(souvent **liquides**, **liquéfiées** ou **ramollies**). La consommation de **nectar (voire de pollen) à l'âge adulte** est répandue dans de
 - c) Quant aux organismes ayant un **appareil de broyeur « classique »**, force est de constater qu'ils peuvent également présenter **tous les types de régimes alimentaires possibles** et pas seulement la phytophagie!
- Bref, tout ça pour relativiser un peu « l'adaptationnisme » excessif qui peut parfois s'emparer injustement des esprits... Au demeurant, vous êtes bien obligés de suivre quand même l'esprit du programme. Si vous voulez être prudents, je vous invite à <u>parler de relation structure-fonction</u> plutôt que d'adaptation, ce qui évite toute maladresse conceptuelle.

1. Les Insectes se nourrissant de feuilles (herbivorie au sens strict = phyllophagie) et de bois (xylophagie)

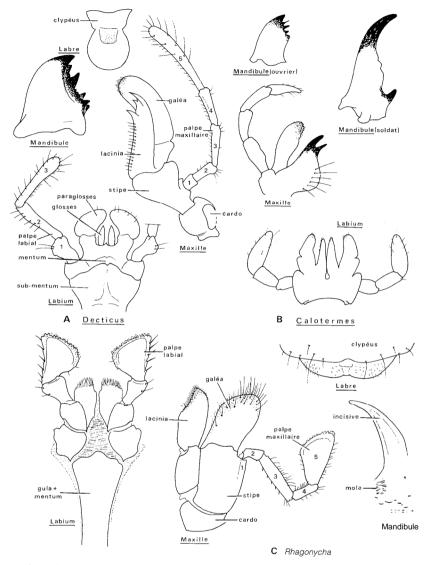
- Exemples de groupes concernés par l'herbivorie au sens strict et la xylophagie:
 Orthoptères, nombreux Coléoptères, nombreuses larves (dont celles de Lépidoptères, Hyménoptères 'symphytes', de Coléoptères...)... Les aliments sont ici solides.
- L'appareil buccal est fondamentalement de type broyeur (figure 18).
- Relations structure-fonction (« adaptations ») à noter :
 - Mandibules massives et sclérifiées, souvent associées à une forte musculature permettant la mastication (désagrégation mécanique des aliments).
 - Maxilles: participation à la dilacération des végétaux et approvisionnement des mandibules en végétaux.
 - Labium : pousse la nourriture vers la bouche.
 - Présence fréquente de micro-organismes symbiotiques dans le tube digestif permettant la digestion des composés de la paroi végétale, notamment la cellulose. Certains taxons produisent néanmoins leur propre cellulase.

2. Les Insectes se nourrissant de nectar (nectarivorie) et de fruits (frugivorie)

• Les aliments sont ici plutôt liquides ou de petites particules solides.

a. Cas des Hyménoptères : une langue cohabitant avec des pièces broyeuses

- L'appareil buccal est de type broyeur-lécheur (figure 19). Il y a adaptation à la succion (aspiration de liquides, éventuellement porteurs de particules) et au léchage (ce qui permet de s'alimenter aussi de petites particules solides). Les 'symphytes' adultes sont souvent phyllophages voire xylophages.
- Relations structure-fonction (« adaptations ») à noter :
 - Labium transformé en « langue » favorisant l'aspiration de liquides
 - Conservation des dispositifs de broyage (mandibules, maxilles plus ou moins réduites toutefois, notamment chez les espèces butineuses...) qui permettent de réduire en éléments particulaires les aliments (il y a donc possibilité d'alimentation solide particulaire, quoiqu'il s'agisse souvent d'éléments mous et liquéfiés tels que des fruits) mais aussi présentent des fonctions non trophiques (construction de nid, soin aux larves, transport de nourriture solide aux larves...).

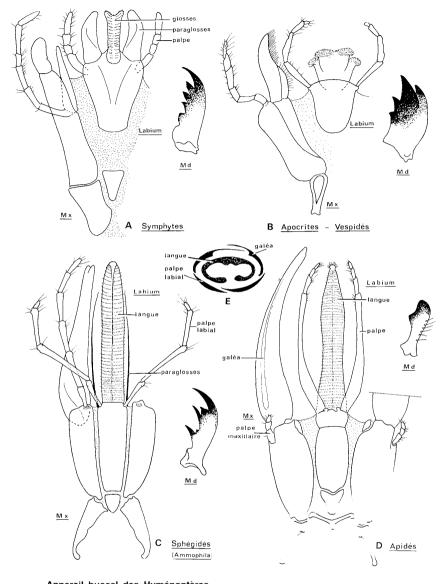


Appareil masticateur des Insectes herbivores et xylophages.

- A. Sauterelle (Decticus verrucivorus).
- B. Termite (Calotermes flavicollis).
- C. Rhagonycha fulva, Coléoptère floricole (Téléphoridé).

A FIGURE 18. <u>Pièces buccales des Insectes phyllophages et xylophages</u>.

D'après TURQUIER (1989).



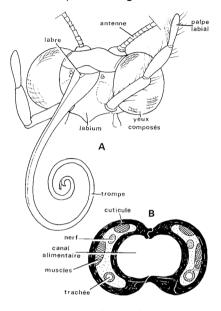
Appareil buccal des Hyménoptères.

- A. Tenthrède (Symphyte phytophage).
- B. Guêpe (Vespula germanica).
- C. Sphégide (Ammophila sabulosa).
- D, E. Abeille
- E. Coupe schématique de la trompe montrant la disposition respective des pièces pendant la succion.

A FIGURE 19. Pièces buccales des Hyménoptères. D'après TURQUIER (1989).

b. Cas des Lépidoptères : une trompe imposant une alimentation purement liquide

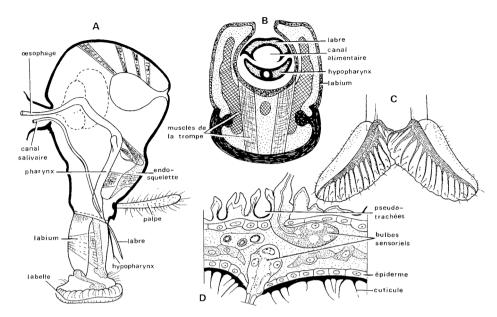
- Les Lépidoptères adultes présentent une longue trompe enroulée sous la tête de l'animal au repos. Cette trompe provient de l'hypertrophie des galéas des maxilles qui sont en outre soudées (figure 20). Les Lépidoptères s'alimentent quasiexclusivement de liquides, la plupart du temps du nectar.
- Les mandibules sont complètement régressées et le labre est très réduit.



A FIGURE 20. Pièces buccales des Lépidoptères. D'après TURQUIER (1989).

c. La trompe des Diptères, une adaptation à la succion

- L'appareil buccal des Diptères non hématophages est de type lécheur ou suceur et favorise l'alimentation liquide (parfois du nectar, le plus souvent des liquides putréfiées) mais attention, il n'y a pas que des espèces phytophages... Ils présentent une trompe issue de la différenciation du labium. Notons que cette trompe peut être appelée haustellum. Les mandibules sont inexistantes.
- Relations structure-fonction (« adaptations ») à noter (figure 30) :
 - Labium constituant la « masse » de la trompe au sein de laquelle se situe un canal alimentaire composé du labre et de l'hypopharynx, une expansion modifiée du canal salivaire.
 - Formation d'un labelle par la partie terminale évasée du labium. Cette structure est un dispositif de succion faisant effet ventouse; il est perforé de pseudotrachées favorisant la capillarité qui convergent dans la cavité du haustellum.



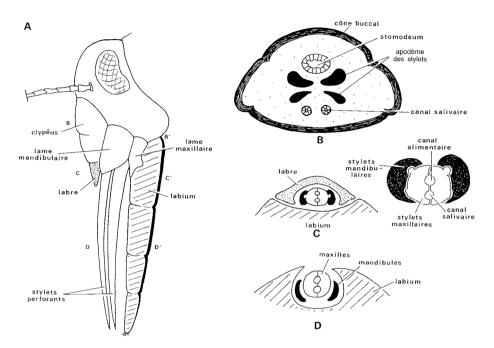
Appareil buccal des Diptères non hématophages (d'après Séguy).

- A. Coupe longitudinale schématique de la tête et de la trompe d'une mouche domestique.
- B. Coupe transversale de la trompe.
- C, D. Labelles: vue générale (C) et coupe (D).

A FIGURE 21. Pièces buccales des Diptères. D'après TURQUIER (1989).

3. Les Insectes se nourrissant de sève élaborée (ou de tissus végétaux digérés)

- Les aliments sont ici purement liquides. La sève élaborée est riche en photoassimilats, particulièrement en saccharose. Ce mode d'alimentation caractérise une bonne partie des Hémiptères qui peuvent percer les tissus végétaux et atteindre le phloème.
- Certaines espèces peuvent aussi digérer des tissus par injection d'enzymes dans les tissus qui sont ainsi liquéfiés (exodigestion).
- Adaptations (figure 22) :
 - Mandibules et maxilles transformées en stylets perforateurs fortement sclérifiés. Ces deux stylets coulissent l'un par rapport à l'autre de manière très rapide, ce qui permet la perforation de la plante.
 - Le stylet maxillaire est perforé centralement de deux canaux qui permettent l'aspiration de la sève.
 - Présence d'une gaine entourant les stylets au repos; elle est constituée du labium modifié.



Appareil buccal des Hémiptères suceurs de sève.

A. Vue latérale schématique d'une tête d'Homoptère montrant la disposition métamérique des appendices. B, D. Coupes de la trompe aux différents niveaux indiqués sur la figure précédente.

A FIGURE 22. Pièces buccales des Hémiptères. D'après TURQUIER (1989).

B. Les défenses des végétaux face aux phytophages

Encadré G La notion de stress en biologie (végétale)

(Pour information – d'après MEYER et al., 2008)

L'ENVIRONNEMENT MET SOUVENT LE VÉGÉTAL EN ÉTAT DE STRESS

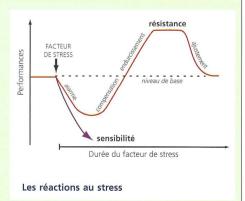
■ Définition du stress

Le stress (du latin *stringere*, porter atteinte à l'équilibre) est une déviation significative des conditions optimales pour la vie. Il implique des réponses à tous les niveaux de l'organisme.

- Les facteurs de stress (stimulus) sont les facteurs de l'environnement biotique ou abiotique qui déstabilisent l'organisme parce qu'ils représentent une carence, un excès, une action trop rapide ou trop lente ou encore une atteinte à l'intégrité du végétal. Dans les conditions naturelles, les fluctuations thermiques et hydriques ainsi que les agents pathogènes et les herbivores sont des facteurs de stress fréquents.
- Les réactions de stress (réponse au stimulus)
- Modèle des différentes phases des réactions de stress. Tout commence par une phase d'alarme correspondant à la déstabilisation de l'organisation et du fonctionnement du végétal qui entre en état de stress. Ses performances diminuent. Il compense ce déséquilibre par des réactions de réparation, s'endurcit (phénomène de sur-compensation), acquiert une résistance qui lui permet de retrouver ses performances initiales, bien que le facteur de stress s'exerce encore. Si le végétal ne parvient pas à compenser les effets du stress, il s'épuise irréversiblement, subit des lésions et meurt. Il est alors dit sensible au stress.
- Signalisation du stress. Il existe de multiples récepteurs au stimulus de stress. Parmi les récepteurs membranaires potentiels aux stress abiotiques comme le froid, la sécheresse ou la salinité, figurent les canaux calciques, des histidines kinases, des Receptor-Like Kinase (RLK) et des voies impliquant des protéines G. Ces récepteurs génèrent des seconds messagers (Ca²+, espèces réactives d'oxygène, polyphosphates d'inositol (IP3)). Ces

derniers initient une cascade de phosphorylation ayant pour cible des protéines directement impliquées dans la protection cellulaire ou des facteurs de transcription contrôlant l'expression de gènes régulés par les facteurs de stress. Les produits de ces gènes peuvent contribuer à la formation de phytohormones (ABA, éthylène, acide salicylique) qui initient une seconde signalisation dans l'organisme. Les gènes régulés par les facteurs de stress sont finalement responsables de la réponse du végétal (résistance ou sensibilité).

• Les réactions de l'organisme au stress varient beaucoup selon les espèces. Un végétal résistant peut tolérer le stress ou l'éviter (cf. chapitre 7-II). En général, plusieurs facteurs de stress agissent simultanément dans un même habitat. En devenant résistant à un facteur, le végétal peut en tolérer ou en éviter d'autres (par exemple, la résistance à la sécheresse peut protéger aussi de la salinité ou des écarts thermiques). La réaction au stress est un compromis entre le rendement et la survie. Souvent, l'énergie dédiée au processus de compensation des effets des facteurs de stress est au détriment de la biomasse, de l'efficacité de la reproduction ou de la croissance.



1. Les organismes végétaux, des organismes fixés qui peuvent développer diverses stratégies de défense : une vue d'ensemble

a. Des organismes qui perçoivent la phytophagie comme un stress

- Au sens biologique, un stress est un événement qui provoque une déstabilisation du fonctionnement normal d'un organisme vivant (encadré G). Il peut s'agir d'une perturbation de l'environnement abiotique (disponibilité en eau, excès d'un ion...) ou biotique, comme la présence de phytophages.
- Un stress important et/ou qui perdure peut parfois entraîner la mort mais, la plupart du temps, il déclenche une réaction de l'organisme qui corrige son fonctionnement, ce qui lui permet de s'adapter à la perturbation.

b. Des organismes fixés qui ne peuvent pas fuir face aux phytophages

 Les organismes végétaux sont fondamentalement des organismes fixés: ils ne peuvent donc pas échapper aux phytophages en se déplaçant.

c. Des organismes qui peuvent développer deux grands types de stratégies de défense qui cohabitent souvent : défenses directes et indirectes

- On peut regrouper les principales stratégies de défenses en deux grands types :
 - Les défenses directes qui permettent d'éloigner et/ou combattre directement les phytophages.
 - Les défenses indirectes qui permettent d'attirer et favoriser les prédateurs de phytophages.
- Beaucoup de plantes ont recours conjointement aux deux types de stratégies.

d. Des organismes dont les défenses peuvent être constitutives ou induites

- Qu'elles soient directes ou indirectes, ces stratégies de défense peuvent être :
 - Constitutives: ce sont les dispositifs qui permettent de retarder ou d'éloigner préventivement les phytophages. Ce type de défense existe avant l'attaque du phytophage. L'intérêt de posséder des défenses constitutives est que le végétal est prêt à faire face au phytophage à tout moment.
 - Induites: ce sont les dispositifs qui permettent de contrer une attaque phytophage en cours et qui se mettent en place suite à l'attaque (ils sont induits par l'attaque). L'intérêt de posséder des défenses induites plutôt que constitutives est que l'énergie n'est pas inutilement dilapidée en moyens de défenses si ceux-ci ne sont pas requis, ce qui permet de concentrer la dépense énergétique sur des fonctions fondamentales comme la croissance ou la reproduction. Les défenses induites sont dues soit à la détection par la plante d'une blessure (détection mécanique), soit à la détection d'une molécule produite par le phytophage (détection chimique) qu'on appelle éliciteur*.

Notons que certaines **recherches agronomiques** en **agriculture durable** essaient de **produire** et/ou d'**utiliser** des **éliciteurs** pour **stimuler les défenses naturelles** de la plante.

On appelle éliciteur une substance produite par un agent phytophage ou pathogène qui stimule les défenses induites d'une plante attaquée. Exemple : volicitine présente dans la salive des chenilles. Par extension, le terme éliciteur désigne toute substance susceptible de stimuler les défenses végétales – ce sens étant très courant en agronomie, où les stimulateurs de défenses naturelles (SND) sont une piste qui commence à être exploitée en agriculture durable.

2. Les défenses directes, défenses tournées directement contre les phytophages

a. Les défenses constitutives, défenses préexistant à l'attaque des phytophages

a. Les défenses morpho-anatomiques

- Ce sont des dispositifs morpho-anatomiques qui empêchent ou ralentissent les attaques phytophages. On peut citer par exemple :
 - Les cuticules épaisses et lisses qui rendent le limbe foliaire coriace (difficile à manger) et peu appétant (étant moins vert, il réfléchir la lumière blanche et attire moins les phytophages).
 - Les épines blessantes qui sont des excroissances dures ou des organes modifiés souvent riches en xylème II, présentes sur les tiges ou d'autres organes aériens (figure 23).
 - Les poils situés sur les feuilles et/ou les tiges qui permettent de diminuer l'accessibilité aux tissus comestibles (figure 24) voire sécrètent des substances toxiques (figure 25) (exemple : poils urticants des Orties).



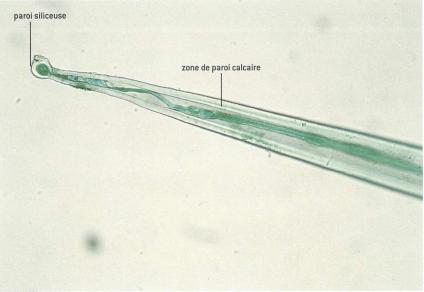
A FIGURE 23. <u>Stipules transformés en épines sur le Robinier Robinia pseudoacacia</u> (<u>Fabacées</u>). D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).



A FIGURE 24. Pubescence du Piment rocoto Capsicum pubescens (Solanacées).

D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).





Poils d'ortie dioïque (Urtica dioica L., famille Urticaceae). x 25 (25); x 400 (400). Les poils sécréteurs, comme les poils urticants, sont évidemment vivants. Dans l'ortie, ils sont unicellulaires, en forme de fiasque au col très allongé; leur base est enveloppée d'une coupe de petites cellules épidermiques. Alors que les parois longitudinales sont minéralisées par imprégnation de carbonate de calcium, l'extrémité élargie en petit bouton est, en revanche, silicifiée. Cette différence délimite une ligne de fracture nette qui fait jaillir, lors d'un heurt, l'extrémité du poil; les parois calcaires rigides fonctionnent alors comme l'aiguille d'une seringue qui injecte la sécrétion urticante. Ensuite, le petit bouton terminal peut se reconstruire à partir du protoplasme du poil.

A FIGURE 25. Poils urticants d'*Urtica dioica* (Urticacées).
D'après SPERANZA & CALZONI (2005).

β. Les défenses chimiques

 Les défenses chimiques reposent sur la sécrétion ou la concentration dans les cellules (ou leurs parois) de molécules répulsives ou toxiques pour les phytophages.

▼ TABLEAU I. <u>Métabolites secondaires de défense végétale</u>. D'après MEYER et al. (2008). NB Les protéines (dernière ligne) ne sont toutefois pas des métabolites II.

molécules de défenses, leurs effets et les taxons animaux sensibles

Ce tableau n'est pas exhaustif pour les effets des composés et les taxons concernés. De nombreuses études paraissent chaque mois sur ce sujet, et de nombreuses substances restent à découvrir.

	Molé	cules	Ex. de taxons ou de types de végétaux les contenant	Organes les contenant (varie dans le temps)	État chimique, localisation cellulaire	Exemples d'herbivores sensibles	Actions et mécanismes
Composés phénoliques	Faible poids moléculaire : coumarines, stilbènes		Très largement répandus	Écorce Surfaces des feuilles	Liés à un sucre Solubilisés dans la vacuole	Mammifères Insectes Mollusques	ਪ digestibilité par inhibition des protéines digestives
	Polymères	Tanins	Ligneux	Écorces Bois Feuilles	Hydrolysables ou condensés	Mammifères (moutons, antilopes).	- Astringence : agglomèrent les glycoprotéines de la salive qui lubrifient la langue grâce à leurs nombreux – OH - '\mathbf{Y} fertilité ; propriétés oestrogéniques
		Lignines	Ligneux	Bois Écorce Feuilles	Parois secondaires Sclérenchyme Xylème Induite par blessure	Tous	Rigidité, défense mécanique contre les attaques
Terpènes	Monoterpènes C 19 = huiles essentielles Sesquiterpènes C 15		Lamiacées (menthol, thymol), Rutacées (limonène)	Poils glanduleux Tissus spécialisés	Trichomes Poches ou canaux sécréteurs Laticifères	Nombreux herbivores	Substances volatiles Induction des défenses Toxicité (convulsions)
			Conifères (pinène)	Écorce Aiguilles	Canaux résinifères	Rongeurs lièvres Insectes	Inhibe les microsymbioses dans l'appareil digestif
			Astéracées (<i>lactones</i>) Apiacées	Latex, Racines Poils, Feuilles	Laticifères Canaux sécréteurs	Insectes, Mammifères	Amertume Toxicité Effets allergisants (peau)
	Triterpènes C ₃₀		Lierre, sceau de Salomon (saponosides)	Baies Rameaux	Liés à des sucres, dans la vacuole	Lièvres Mollusques	Toxiques, irritation des muqueuses, amertume
Molécules azotées	Al	lcaloïdes	Largement répandus, mais chez seulement 20 % des familles d'Angiospermes Absent des Bryophytes, Ptéridophytes, Coniférophytes	Tous les organes	Vacuole	Mammifères Insectes	Effet toxique sur le foie et le système nerveux Effets tératogènes (malformation congénitale)
		les aminés protéiques	Légumineuses (canavanine)	Graines	Vacuole	Chèvres Ovins	Intégrés dans les protéines à la place des acides aminés → fonctionnement anormal → mort. La canavanine remplace l'arginine
	Glycosides cyanogéniques		Légumineuses, Rosacées (Laurier cerise), certaines Poacées (<i>Glyceria</i> <i>maritima</i> , Sorgho)	Feuilles Tiges	Toxine liée à un sucre dans la vacuole, enzyme dans le cytoplasme, mise en contact quand la cellule est brisée → libération HCN	Mammifères	Toxines respiratoires agissant sur les cytochromes
	Gluc	osinolates	Brassicacées (et 6 autres familles de l'ordre des Capparales)	Cotylédons Feuilles	Toxine liée à un sucre dans la vacuole	Mammifères Pucerons, Papillons	Gastro-entérites, diarrhées, salivation, effets abortifs (anticancéreux à faible dose)
Protéines		nzymes ydatives	(lipoxygénases, peroxydases)	Divers organes	Paroi	Insectes	Détruisent les nutriments essentiels, les acides gras polyinsaturés (<i>lipoxygénases</i>) Effets négatifs sur la croissance

 Les molécules produites peuvent être des métabolites primaires (glucides, lipides, protides) mais sont principalement des métabolites secondaires (dérivés azotés, terpènes, composés phénoliques...) (tableau l).

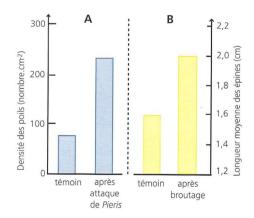
En biochimie végétale, il est courant de distinguer – de manière un peu artificielle et pas forcément unanime entre les auteurs – le métabolisme primaire (ensemble des voies métaboliques impliquant les constituants majeurs de la plante et servant à sa nutrition, sa croissance et son développement) et le métabolisme secondaire (ensemble des voies métaboliques permettant la production de métabolites à fonction très spécifique et dont la distribution varie selon les tissus voire les espèces – on y inclut par exemple les composés rigidifiant la paroi, des molécules de défense...).

Ces molécules peuvent être seulement répulsives (cas de l'amertume provoquée par certains terpènes...) ou bien toxiques (dérangement physiologique pouvant ou non causer la mort) (nombreux exemples d'effets des molécules de défense : voir tableau I). Dans tous les cas, l'effet dépend de la dose ingérée et de l'état physique de l'organisme qui ingère la toxine.

b. Les défenses induites, défenses provoquées par l'attaque des phytophages

a. Les défenses morpho-anatomiques

 On peut montrer que des modifications morpho-anatomiques peuvent survenir suite à une attaque de phytophages (figure 26): épines plus longues et plus nombreuses sur les nouveaux organes, poils plus denses sur les jeunes feuilles... Le plus souvent, il s'agit d'un accroissement des défenses constitutives.



effet de l'attaque d'herbivores sur les défenses morpho-anatomiques

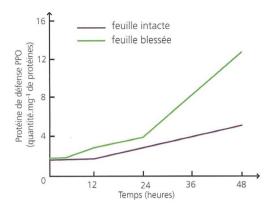
A. effets de l'attaque des chenilles de *Pieris* sur la densité de poils de la moutarde noire. Les poils sont plus denses sur les nouvelles feuilles produites. B. effets des blessures dues au broutage par des grands Mammifères sur la longueur moyenne des épines d'Acacia drepanolobium sur les branches basses accessibles à différentes espèces d'herbivores. Les épines sont plus longues sur les nouvelles feuilles.

✓ FIGURE 26. <u>Défenses morpho-anatomiques induites</u>.

D'après MEYER et al. (2008).

β. Les défenses chimiques

- La production de certaines molécules est induite par la blessure provoquée par les phytophages ou par des substances produites par les phytophages (éliciteurs).
 On peut par exemple observer l'augmentation de la concentration en protéines de défense dans les feuilles touchées par une attaque (figure 27).
- Notons que les protéines de défense semblent, globalement, plus facilement inductibles que les métabolites secondaires.



induction de la polyphénol oxydase (PPO), une protéine de défense, après blessure de feuilles de tomate ou traitement à la systémine

Les feuilles ont été blessées puis mises à la lumière pendant des temps variables avant l'analyse de la PPO (d'après Constabel, *PNAS*, 92, 1995).

A FIGURE 27. <u>Défense directe chimique induite : un exemple</u>. D'après MEYER *et al.* (2008). La PPO perturbe lourdement les enzymes digestives des phytophages.

3. Les défenses indirectes, défenses favorisant les prédateurs des phytophages

a. Les défenses constitutives, défenses préexistant à l'attaque des phytophages

- L'attraction des prédateurs de phytophages passe fondamentalement par la fourniture auxdits prédateurs de :
 - Protection et habitat : ex. tiges creuses abritant des prédateurs, feuilles abritant des prédateurs...
 - Nourriture : ex. exsudation de nectar nourrissant les prédateurs (figure 28)

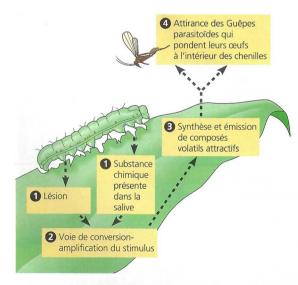
b. Les défenses induites, défenses provoquées par l'attaque des phytophages

 On a pu mettre en évidence chez diverses espèces de plantes qu'une blessure et/ou la présence d'éliciteurs dues à un phytophage suscitait la production de signaux chimiques attracteurs de prédateurs ou de parasitoïdes (figure 29) (voir § 4).



fourmi se nourrissant de nectar exsudé par les stipules de la vesce des champs (Vicia sativa, Fabacées)

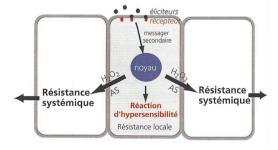
A FIGURE 28. <u>Défense indirecte constitutive : production de nourriture attirant les prédateurs.</u> D'après MEYER *et al.* (2008).



Une feuille de Maïs attire une Guêpe parasitoïde pour se défendre contre un herbivore comme la chenille de la Légionnaire uniponctuée (*Pseudaletia unipunctata*).

A FIGURE 29. <u>Défense indirecte induite : attraction chimique de prédateurs ou de parasitoïdes.</u>
D'après MEYER *et al.* (2008).

- 4. Modalités d'acquisition de la résistance systématique (défenses induites directes et, dans une moindre mesure, indirectes) lors de l'attaque par un phytophage (Pucerons, chenilles)
 - Par l'attaque des leurs mandibules (cas par exemple des chenilles) ou de leur rostre piqueur (cas par exemple des Pucerons), les phytophages provoquent une blessure de la plante mais aussi injectent fréquemment des molécules élicitrices.
- a. Une réponse locale (l'hypersensibilité) et une réponse globale (la résistance systémique acquise) : implication de l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène
 - La **réponse à une attaque phytophage** (ou pathogène) peut être décomposée en trois niveaux (figure 30) :
 - Une réaction d'hypersensibilité qui consiste en la dégradation rapide des cellules altérées ou détectant les éliciteurs. Il s'agit d'un cas de mort cellulaire programmée ou apoptose dû ici à une libération dans la cellule de composés toxiques d'oxygène (radicaux libres, peroxyde d'hydrogène...).
 - Une extension de cette hypersensibilité aux cellules alentour par le biais de molécules signaux telles que les composés toxiques d'oxygène, l'acide salicylique (= salicylate), l'acide jasmonique (= jasmonate) et l'éthylène.
 - Une réaction de résistance systémique acquise (SAR, acronyme de Systemic Acquired Resistance en anglais) qui consiste en une réponse de résistance générale de la plante (production de molécules de défenses, notamment des protéines) là encore médiée par l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène.



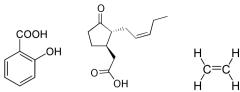
résistance induite locale et systé-

mique

AS: acide salicylique.

A FIGURE 30. Induction de la résistance locale et systémique. D'après MEYER et al. (2008).

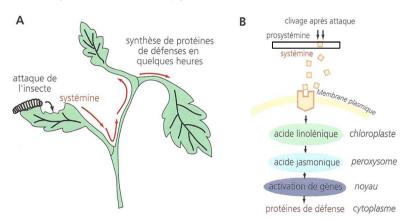
- L'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène (figure 31) semblent se répandre de proche en proche (figure 30) mais aussi par le phloème.
- Notons que l'éthylène est une hormone végétale gazeuse qui peut se répandre dans l'air et susciter une SAR chez d'autres plants proches du plant ayant subi l'attaque des phytophages.



A FIGURE 31. Acide salicylique (AS), acide jasmonique (AJ) et éthylène C₂H₄ [pour information]. D'après Wikipédia (consultation décembre 2015).

b. Production d'un autre signal systémique par les cellules blessées se répandant dans tout l'organisme par le phloème : la systémine

- La systémine est une petite hormone végétale de 18 acides aminés obtenue par clivage d'une longue protéine précurseur nommée prosystémine (200 AA) au sein de laquelle la systémine est contenue. Ce clivage intervient après attaque. La systémine se répand ensuite par le phloème dans tout le végétal (figure 32 A).
- La systémine, par un système de transduction qui impliquerait (entre autres) l'acide jasmonique, interviendrait sur la régulation génétique et permettrait la production de protéines de défense (figure 32 B).



défense chimique induite

A. induction systémique des protéines de défense, comme les PPO (polyphénol oxydases) et des inhibiteurs des protéases, dans les feuilles de tomates, en réponse à une attaque de chenille d'insecte. La blessure de la feuille mangée déclenche la distribution de systémine dans tout le végétal via le phloème. La systémine est un polypeptide de 18 acides aminés. B. modèle proposé de transduction induisant la synthèse des protéines de défense suite à une blessure mécanique.

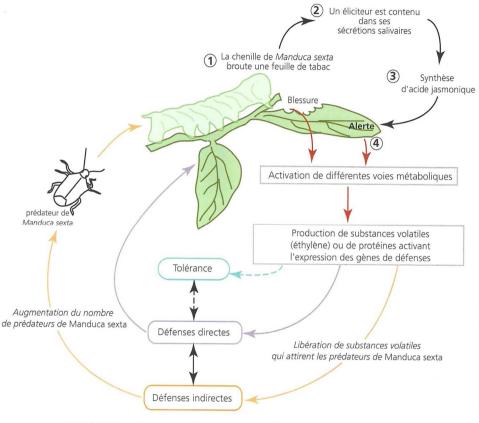
D'après Bergey et al., PNAS, 93, 1996).

A FIGURE 32. Résistance systémique acquise (SAR) aux phytophages et systémine.

D'après MEYER et al. (2008).

c. D'une défense directe à une défense indirecte : recrutement induit des prédateurs ou des parasitoïdes de phytophages

• Les défenses induites directes et indirectes se complètent au cours d'une stratégie de défense contre un phytophage: la figure 33 illustre une attraction de prédateur de chenille (voire aussi figure 29: attraction d'un parasitoïde).



cascade de réactions après attaque d'une chenille de *Manduca sexta* (un papillon, sphinx) sur une feuille de tabac (d'après Kessler et Balding, *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 53, 2002)

A FIGURE 33. Réponses induites directes et indirectes après attaque d'une chenille. D'après MEYER et al. (2008).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les grandes lignes du plan

Le plan ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à réutiliser en devoir, mais bien comme un outil d'apprentissage et de structuration des concepts importants. Vous pouvez en recopier les grandes lignes ou annexer le plan du polycopié directement

Il est conseillé de réaliser un lexique des principales définitions.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** : Liste indicative.

- ° Cycle parasitaire de la Petite Douve
- ° Principaux stade du cycle
- ° Petite Douve adulte (y compris la fonction des organes)
- ° Cellule infectée par des bactéroïdes
- ° Zonation des nodules indéterminés
- ° Fonctionnement du cordon d'infection
- ° Fonctionnement de la nodosité [métabolisme simplifié + échanges]
 [Formule de fixation du N₂ à connaître!]
- ° Dialogue moléculaire induisant la nodulation
- Nodulation : étapes et modalités de formation de la nodosité
- Pièces buccales des ordres d'Insectes au programme [utilisez un code couleur pour labre / mandibules / maxilles / labium facilitant l'apprentissage et les comparaisons]
- Tableau synthétique [à produire!] des différents types de défenses des végétaux contre les phytophages
- ° Figures 30, 32, 33 (ou éventuellement 29)

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** [faire le lien avec les TP A11 et A6-A7]

- ° Exploiter des lames/clichés des stades de développement de la Petite Douve, notamment de l'adulte [y compris les adaptations à la vie parasitaire]
- ° Exploiter des lames/clichés de nodosités racinaires
- Exploiter des lames/clichés des pièces buccales d'Insectes en faisant la relation structure-fonction avec la phytophagie

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI.

 Flammarion. Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).
- BAUTZ, A.-M. & A. BAUTZ (coll. D. CHARDARD) (2010). Mini-manuel de Biologie animale. Dunod, Paris, 2º édition (1º édition 2007).
- BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1998). Travaux pratiques de biologie animale. Zoologie, embryologie, histologie. Dunod, Paris, 3º édition (1º édition 1970).
- BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1983). Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens. Tome 2. Dunod, Paris, 3º édition.
- BERTHET, J. (2006). Dictionnaire de Biologie. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES. 2º édition (1º édition 2012), Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). Biologie 1re année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). Biologie 2e année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). Biologie. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). Campbell Biologie. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).
- CASSIER, P., R. LAFONT, M. DESCHAMPS, M. PORCHET & D. SOYEZ (1998a). La reproduction des invertébrés. Stratégies, modalités et régulation. Intérêt fondamental et appliqué. Masson, Paris.
- Cassier, P., G. Brugerolle, C. Combes, J. Grain & A. Raibaut (1998b). Le parasitisme. Un équilibre dynamique. Masson. Paris.
- CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). Mini manuel de Biologie végétale. Dunod, Paris.
- COMBES, C. (1995). Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme. Masson, Paris.
- COMBES, C. (2001). L'Art d'être parasite. Les Associations du vivant. « Champs », Flammarion, Paris, 362 pages.
- DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). Biologie-Géologie BCPST-véto 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). Biologie-Géologie BCPST-véto 1º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). Biologie-Géologie BCPST-véto 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DUCREUX, G. (2002). Introduction à la botanique. Belin, Paris.
- DUHOUX, É, & M. NICOLE (2004). Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes. Dunod. Paris.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). Biologie-Géologie 1^{rè} année BCPST-véto. Tec & Doc. Lavoisier. Paris.
- GRASSÉ, P.-P. & D. DOUMENC (1990). Abrégé de Zoologie. 1. Invertébrés. Masson, Paris, 3e édition (1e édition 1979).
- HEUSSER, S. & H.-G. DUPUY (2000). Biologie animale. 2. Les grandes fonctions. Dunod, Paris.
- HEUSSER, S. & H.-G. DUPUY (2002). *Biologie animale*. 1. Les grands plans d'organisation. Dunod, Paris, 2^e édition (1^e édition 1998).
- HICKMAN, Jr., C. P. & L. B. KATS (2006). Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology. McGraw-Hill, 13^e édition.
- HICKMAN, Jr., C. P., L. S. ROBERTS, S. L. KEEN, A. LARSON, H. I'ANSON & D. J. EISENHOUR (2008). *Integrated Principles of Zoology*. McGraw-Hill, 14e édition.
- JULIARD, R. (2003). La dicrocoeliose bovine: influence du parasitisme sur l'abuminémie. Thèse de Doctorat vétérinaire, ENV Lyon – Université Claude Bernard, Lyon I.
- LAFON, C. (2003). La biologie autrement. 100 questions de synthèse. Ellipses, Paris.
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2009). Classification phylogénétique du vivant. Illustrations D. Visset. Belin, Paris, 3º édition (1º édition 2001).
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2013). Classification phylogénétique du vivant. Tome 2. Plantes à fleurs. Cnidaires. Insectes. Squamates. Oiseaux. Téléostéens. Belin, Paris.
- MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). Brock. Biologie des micro-organismes. Pearson Education France, Paris, 11e édition américaine (2006) traduite sous la dir. de D. PRIEUR.
- MAISSIAT, J., J.-C. BAEHR & J.-L. PICAUD (1998). *Biologie animale. Invertébrés*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^e édition 1996).
- LAFON, C. (2003). La biologie autrement. 100 questions de synthèse. Ellipses, Paris.
- LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI & J. VAMECQ (2014). Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES. Dunod, Paris.
- LE GUYADER, H. (dir.) (1998). L'Évolution. « Bibliothèque scientifique », Belin-Pour la Science, Paris, 192 pages.

- MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). Brock. Biologie des micro-organismes. Pearson Education France, Paris, 11e édition américaine (2006).
- MILLER, S. A. & J. P. HARLEY (2015). Zoologie. De Boeck, Bruxelles.
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- MOROT-GAUDRY, J.-F. (1997). Sources et cycle de l'azote. In MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.). Assimilation de l'azote chez les plantes. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. INRA, Paris.
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). Biologie tout-en-un BCPST 2° année. Dunod, Paris, 2° édition (1° édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). Biologie tout-en-un BCPST 2^e année. Dunod, Paris, 3^e édition (1^e édition 2007).
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). Biologie. De Boeck, Bruxelles.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas. Dunod, Paris, 2º édition (1º édition 2010).
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas. Dunod, Paris, 3° édition (1° édition 2010).
- RICKLEFS, R. E. & G. L. MILLER (2005). Écologie, De Boeck, Bruxelles (B), XXII + 821 pages.
- RIDET, J.-M., R. PLATEL & F. J. MEUNIER (1992). Zoologie. Des Protozoaires aux Échinodermes. Ellipses, Paris.
- ROLAND, J.-C., A. & D. SZÖLLÖSI & J.-C. CALLEN (1993) (4^e édition, 1974). Atlas de biologie cellulaire. Masson, 124 pages.
- ROLAND, J-C., H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008a). Atlas. Biologie végétale. 1. Organisation des plantes sans fleurs, algues et champignons. Dunod, Paris, 7e édition (1e édition 1980).
- ROLAND, J-C., F. ROLAND, H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008b). Atlas. Biologie végétale. 2. Organisation des plantes à fleurs. Dunod, Paris, 9e édition (1e édition 1977).
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). Biologie BCPST 1^{re} année. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST* 2^e année. Ellipses, Paris.
- SELOSSE, M.-A. (2000). La symbiose. Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. Vuibert, Paris.
- SPERANZA, A. & G. L. CALZONI (2005). Atlas de la structure des Plantes. Guide de l'anatomie microscopique des Plantes vasculaires en 285 photos. Belin. Paris.
- TIRARD, C., R. BARBAULT, L. ABBADIE & N. LOEUILLE, 2012. Mini manuel d'Écologie. Dunod, Paris.
- TURQUIER, Y. (1989). L'organisme dans son milieu. Précis de zoologie fonctionnelle. Tome 1. Les fonctions de nutrition. Doin, Paris.
- VOISIN, A.-S., P. CELLIER & M.-H. JEUFFOY (2015). Fonctionnement de la symbiose fixatrice de N₂ des légumineuses à graines : impacts agronomiques et environnementaux. *Innovations agronomiques*, **43** : 139-160.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme ntroduction	1 1
 Le parasitisme, relation durable d'exploitation d'un être vivant par un autre : l'exemple de Petite Douve du foie de Mouton A. La Petite Douve du foie de Mouton Dicrocoelium dentriticum, un Plathelminthe parasite B. Un cycle parasitaire trixène (= à 3 hôtes) comprenant 2 hôtes intermédiaires (Escarge Fourmi) et un hôte définitif (Mammifère) 1. Une vue générale : un cycle à trois hôtes et deux formes libres 2. Une vision plus précise des étapes du cycle a. Les œufs, organes de résistance et de dissémination s'échappant des Mammifères par le excréments b. La larve miracidium, larve ciliée issue l'éclosion chez les Escargots c. Les sporocystes puis les cercaires, états larvaires provenant du stade miracidium chez le Escargots d. Des cercaires aux métacercaires chez la Fourmi e. Des métacercaires aux Douves chez le Mouton (ou autre Mammifère brouteur) précisions pathologiques] C. La Petite Douve dans le foie de Mouton (ou d'un autre Mammifère): organisation adaptation à la vie parasitaire 1. Organisation de l'adulte 2. Adaptations à la vie parasitaire 	3 3 3 es 3 4 es 4 4 [+ 4
 b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogi moléculaire 1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milie 	6 et 6 7 7 8 9 qui 10 11 11 eu 11 11 eu 11 11
•••	13
 A. Les modes d'alimentation des Insectes phytophages permis par des adaptations deurs pièces buccales 1. Les Insectes se nourrissant de feuilles (herbivorie au sens strict = phyllophagie) et de bo (xylophagie) 	16 de 16

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes Références Plan du chapitre	25 26 27
 D'une défense directe à une défense indirecte : recrutement induit des prédateurs o parasitoïdes de phytophages 	u des 25
l'organisme par le phloème : la systémine	24
b. Production d'un autre signal systémique par les cellules blessées se répandant dan	
acquise) : implication de l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène	24
une moindre mesure, indirectes) lors de l'attaque par un phytophage (Pucerons, chenilles) a. Une réponse locale (l'hypersensibilité) et une réponse globale (la résistance systé	
4. Modalités d'acquisition de la résistance systématique (défenses induites directes et,	dans 24
b. Les défenses induites, défenses provoquées par l'attaque des phytophages	23
a. Les défenses constitutives, défenses préexistant à l'attaque des phytophages	23
3. Les défenses indirectes, défenses favorisant les prédateurs des phytophages	23
β. Les défenses chimiques	23
α. Les défenses morpho-anatomiques	22
b. Les défenses induites, défenses provoquées par l'attaque des phytophages	22
β. Les défenses chimiques	22
 a. Les défenses constitutives, défenses préexistant à l'attaque des phytophages α. Les défenses morpho-anatomiques 	21 21
2. Les défenses directes, défenses tournées directement contre les phytophages	21
d. Des organismes dont les défenses peuvent être constitutives ou induites	20
cohabitent souvent : défenses directes et indirectes	20
c. Des organismes qui peuvent développer deux grands types de stratégies de défens	
b. Des organismes fixés qui ne peuvent pas fuir face aux phytophages	20
a. Des organismes qui perçoivent la phytophagie comme un stress	20
de défense : une vue d'ensemble	20
Les organismes végétaux, des organismes fixés qui peuvent développer diverses stra	
B. Les défenses des végétaux face aux phytophages	20
 c. La trompe des Diptères, une adaptation à la succion 3. Les Insectes se nourrissant de sève élaborée (ou de tissus végétaux digérés) 	19
b. Cas des Lépidoptères : une trompe imposant une alimentation purement liquide	18 18
a. Cas des Hymenopteres : une langue conabitant avec des pieces broyeuses	17

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.

Document produit en décembre 2015 • Dernière actualisation : août 2017.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Je remercie très vivement Frédéric SAURETY pour ses schémas. Adresse de téléchargement : http://tanguyjean.businesscatalyst.com/



Ces données sont placées sous licence Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.