Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 4. Biologie des écosystèmes
>> Travaux pratiques <<

TP 4.1.

Relations trophiques dans un écosystème

Objectifs : extraits du programme

Séance(s)	Connaissances clefs à construire, commentaires, capacités exigibles
Relations trophiques dans un écosystème (2 séances)	- établir les liens trophiques entre différentes espèces à partir d'un écosystème. - montrer les caractéristiques d'une symbiose à partir d'un exemple. - montrer les caractéristiques d'un système hôte/parasite à partir d'un exemple. On étudiera à cette occasion les adaptations à différentes échelles affectant les partenaires de l'association. - établir le lien entre pièces buccales et régime alimentaire à partir de l'exemple des Insectes.

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***.

Revoir le **complément BIO1** et notamment les **niveaux écologiques**

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** (encadré A) qui ***s'établissent entre individus d'espèces différentes***. Le programme invite à étudier, au travers d'**exemples**, certaines de ces **relations interspécifiques**. On notera que le programme parle de « **relations trophiques** » dans ce TP, ce qui signifie ***« relations alimentaires [entre espèces] »*** mais *je trouve personnellement maladroit, pour ne pas dire regrettable, de sembler réduire les relations interspécifiques à leur dimension alimentaire*.

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 nous évoquerons dans les **chapitres 19-20** (Les populations et leur dynamique + Structure et fonctionnement des écosystèmes) et le **chapitre 21** (Mécanismes de l'évolution).

Comment interagissent les êtres vivants appartenant à des espèces différentes au sein d'un écosystème ? Quelles adaptations caractérisent les partenaires impliqués dans ces relations ?

Encadré A 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
–	–	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) durable entre deux espèces qui généralement associent et/ou modifient une partie de leur anatomie dans le cadre de l'interaction***. Il y a donc exclusion ici des mutualismes transitoires (ex. **pollinisation** des Angiospermes par les Insectes). C'est le sens **retenu plutôt dans le programme**.
➢ 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).

TRÈS IMPORTANT

Toutes les **notions abordées** dans ce cours ne seront **pas forcément revues en cours** mais peuvent – et **doivent** ! – **servir dans vos épreuves de synthèse**, notamment **à l'oral**. Il vous revient donc de **bien comprendre les exemples** pris ici et de **savoir les exploiter** dans le cadre d'un exposé de connaissances.

Le TP 4.2. centré sur les **Mycètes** est également riche en **exemples d'interactions interspécifiques**.

I. Des liens trophiques dans un écosystème : l'exemple d'une chaîne alimentaire dans l'écosystème prairial

Capacité exigible	✓ **Établir** les liens trophiques entre différentes espèces dans un écosystème.

- La **dimension trophique** dans un écosystème est notamment illustrée par les **relations mangeurs-mangé**. Les **autres types de relations** sont cités dans l'encadré A, repris dans les chapitres de cours et illustrés pour la **symbiose** et le **parasitisme** dans les parties suivantes du TP.

A. Diversité des organismes de la prairie et de son sol

TABLEAU I. Organismes de la prairie et du sol. D'après PEYCRU *et al.* (2014)

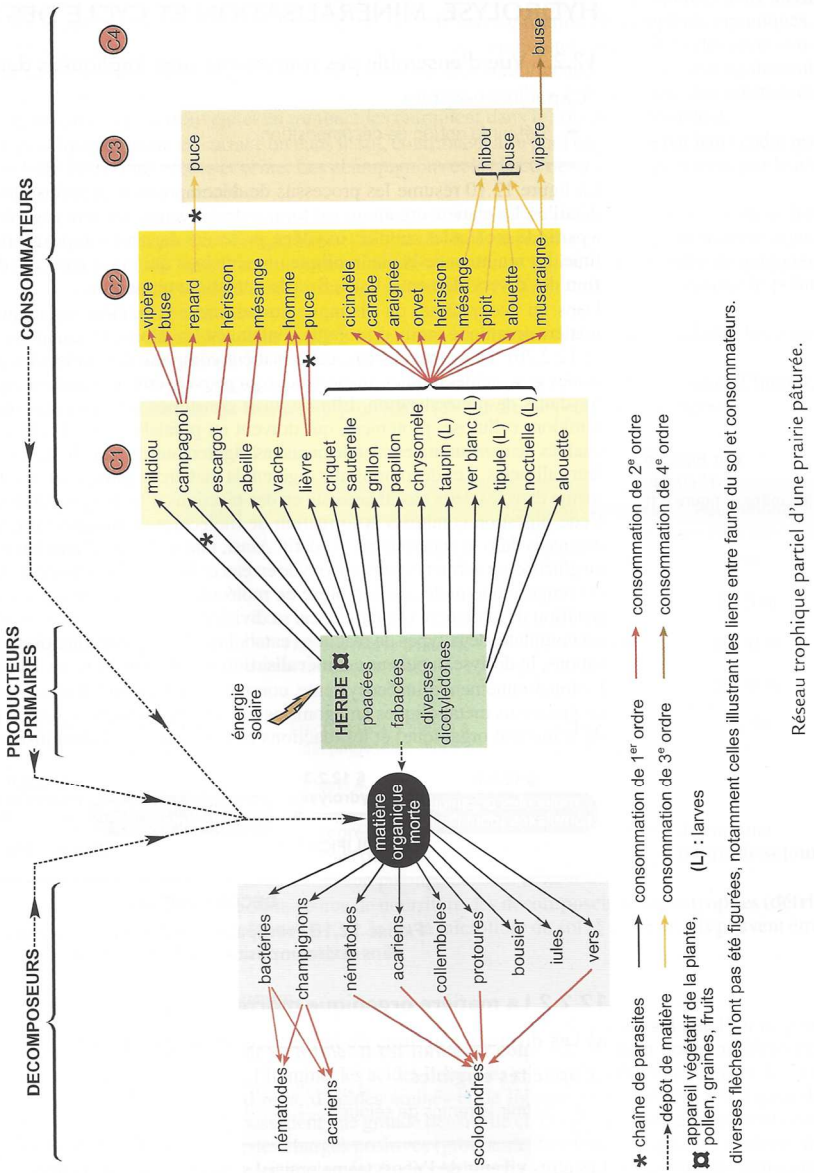
DIVERS REPRÉSENTANTS DE LA BIOCÉNOSE D'UNE PRAIRIE PÂTURÉE.

	Divers phylums de la biocénose
« Herbes » : flore de surface	Poacées : ray-grass anglais, **fétuque des prés, fléole, pâturin, dactyle…** Fabacées : **trèfle blanc, trèfle violet, luzerne cultivée, lotier…** Autres angiospermes : cardamine des prés, carotte sauvage, pissenlit, plantains, achillée, oseille, renoncule…
Faune : vivant en surface et dans le sol (pédofaune)	Unicellulaires Nématodes Annélides : **lombric**, enchytréides Mollusques : **escargot** Acariens Myriapodes Insectes collemboles Insectes orthoptères : criquet, sauterelle Insectes coléoptères hydrophilidés (Sphaeridium), staphylinidés, scarabéoïdés (Géotrupe, Aphodius) Insectes diptères : mouche, taon, Reptiles : couleuvre Oiseaux : **buse**, chouette Mammifères : **campagnol, musaraigne, hérisson, ruminants**
Microflore du sol	Algues Champignons Bactéries

ABONDANCE DES ORGANISMES DU SOL (*D'APRÈS FAURIE ET AGROFORESTERIE*).

Groupe d'êtres vivants	Densité dans le sol	Localisation
Bactéries	10^{13} à 10^{15} m^{-2} = 150 $g.m^{-2}$	Localisation variable selon le type trophique
Champignons	350 $g.m^{-2}$	Mycélium dans tout le sol
Algues	10^{8} à 10^{9} m^{-2}	Dans la zone superficielle
Eucaryotes unicellulaires	10^{7} à 10^{9} m^{-2}	Dans l'eau interstitielle
Vers nématodes	5.10^{6} m^{-2}	Dans l'eau interstitielle et la matière organique
Acariens	4.10^{4} m^{-2}	Litière, bois mort, bouses, cadavres
Insectes	4 500 m^{-2}	Larves et adultes à différentes profondeurs
Lombrics	100 à 180 m^{-2}	Litière et sol
Campagnols	50 à 1 000 ha^{-1}	Galeries en profondeur de 20 cm à 1 m

B. Réseau trophique simplifié d'une prairie

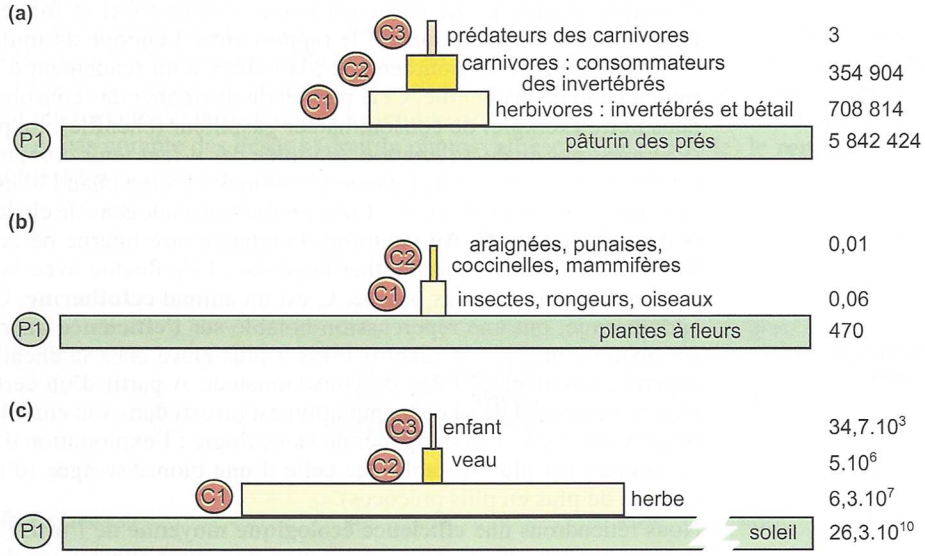


Réseau trophique partiel d'une prairie pâturée.

FIGURE 1. Réseau trophique d'une prairie. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

On appelle **réseau trophique** ***l'ensemble des relations trophiques (= alimentaires) existant entre les diverses espèces présentes dans un écosystème***. Il s'agit ici d'un **exemple partiel**.

C. Pyramides écologiques (effectifs, biomasses, énergies)



Exemples de pyramides écologiques *(D'après Odum 1976 et 1971)*.

(a) Pyramide des nombres dans une prairie nord-américaine à *Poapratensis* (le nombre de producteurs correspond à celui de pieds de pâturin) ; **(b)** pyramides des biomasses dans un champ abandonné de Géorgie (en $g.m^{-2}.an^{-1}$) ; **(c)** pyramides des énergies « herbe–veau–enfant » en $kJ.an^{-1}$ et pour une surface de 10 acres américains (soit 40 470 m^2).

FIGURE 2. Pyramides écologiques. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

On appelle **pyramide écologique** ***une représentation pyramidale et proportionnelle de l'effectif (pyramide des nombres = d'effectifs), de la biomasse (= pyramides de biomasses) ou des énergies (pyramide des énergies) contenus dans chaque niveau trophique d'une chaîne alimentaire***.

D. Exploitation de ces données : les idées à retenir

Activité 1. Exploitation de données sur les aspects trophiques

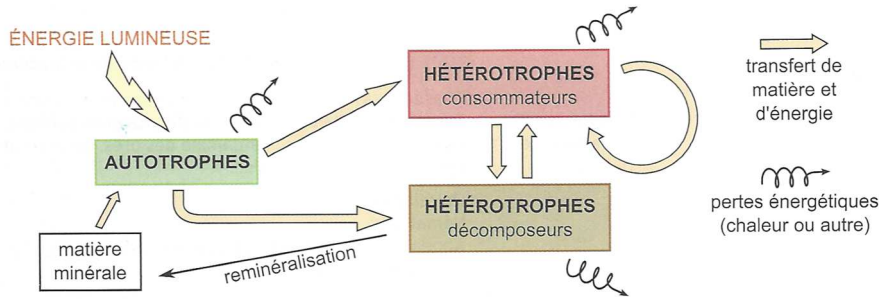
Comment l'étude des documents nous renseigne-t-elle sur le fonctionnement trophique d'un écosystème ?

Savoirs à construire	Réseau trophique Producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs Pyramides écologiques

Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation	

Travail à faire
*À partir de l'étude des documents proposés (tableau I, figures 1-2), **caractérisez** brièvement le fonctionnement trophique d'un écosystème.*

Les **réseaux trophiques** comprennent **trois ensembles fonctionnels d'organismes** (tableau I, figure 1) :
- les **producteurs primaires** = ***organismes autotrophes qui permettent l'entrée de la matière dans l'écosystème en convertissant la matière minérale en matière organique***. Il s'agit ici des **végétaux** qui réalisent la **photosynthèse**.
- les **producteurs secondaires** ou **consommateurs** = ***organismes hétérotrophes qui s'alimentent à partir d'organismes pré-existants, soit des producteurs primaires (consommateurs primaires = phytophages), soit d'autres producteurs secondaires (consommateurs secondaires – plusieurs niveaux possibles, rarement plus de 5)***. Ce sont essentiellement des **Animaux pluricellulaires** mais on peut y trouver des **organismes unicellulaires**. Notons que les **parasites** sont à y placer.
- les **décomposeurs** = ***organismes hétérotrophes qui s'alimentent de déchets de fonctionnement et/ou d'organismes morts***. On y trouve des **Bactéries**, des '**champignons**', de **petits Animaux**… On peut y placer (quoi que cela se discute !) des **consommateurs secondaires s'alimentant de décomposeurs**.



Place des êtres vivants dans un écosystème : la biocénose s'organise en trois ensembles d'espèces qui constituent un réseau de transferts de matière et d'énergie *(D'après F. Ramade)*.

⮝ **Les trois grands ensembles fonctionnels d'êtres vivants dans un écosystème typique**.
D'après PEYCRU *et al.* (2014)

NB Les **pyramides écologiques** (figure 2) nous montrant que, à mesure que l'on passe à un **échelon trophique supérieur** :
- L'**effectif des individus** diminue
- La **biomasse cumulée** des individus diminue
- L'**énergie cumulée** contenue dans chaque niveau diminue.

Nous verrons dans le cours que tous ces aspects peuvent être nuancés et/ou complexifiés.

II. Un exemple de symbiose : les nodosités racinaires de Fabacées (avec des Bactéries « Rhizobium »)

Capacité exigible	✓ **Montrer** les caractéristiques d'une symbiose à partir d'un exemple.

A. Étude pratique

Activité 2. Étude pratique de la symbiose '*Rhizobium*'-Fabacées

Comment s'organisent les nodosités ?

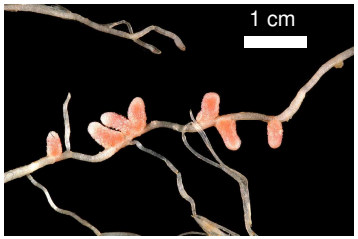
Savoirs à construire	Organisation des nodosités, localisation et visualisation des bactéroïdes

	Capacité ou attitude visée	Évaluation
Savoir-faire sollicités	Maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope ➢ Coloration, frottis, montage microscopique	

Plusieurs méthodes sont possibles pour **étudier une nodosité** (figure 9) (*pensez à faire une petite manipulation dessus si vous en avez le jour du concours*) :
1. **Observation directe** d'une **lame du commerce**.
2. **Coupe longitudinale** (voir figure 12 1.23) ou **transversale** (voir figure 11 1.20) d'une nodosité et **coloration (érythrosine, bleu de méthylène…)** de la coupe. Puis **observation sous loupe binoculaire** d'abord puis **sous microscope** (nécessité de réaliser une coupe très fine).
3. Observation d'un **écrasé de nodosité** (*pratique quand on est pressé et qu'on ne peut pas forcément produire une coupe fine !*). Pour cela :
   - ➢ **Choisissez** une nodosité volumineuse et si possible **colorée en rose** (ce qui indique la présence de leghémoglobine et donc de la symbiose).
   - ➢ **Coupez**-la au scalpel et **récupérez** la partie centrale rosée que vous **écraserez** et **étalerez** entre deux lames.
   - ➢ **Fixez** à l'alcool puis **colorez** généreusement (érythrosine, bleu de méthylène… GRAM si vous avez du temps).
   - ➢ Après 30 s, **rincez** sous un filet d'eau puis **séchez sans frotter** avec du papier absorbant ou à la chaleur.

La taille des bactéroïdes impose de les **observer à l'immersion**.

Exploitation
***Produisez**, sur une feuille blanche à part, un dessin d'observation d'une coupe transversale de nodosité.*



⮝ **FIGURE 3. Nodosités à la loupe binoculaire.** D'après BOUTIN *et al.* (2015).

Les Fabacées présentent fréquemment une symbiose avec une bactérie du genre *Rhizobium*. Le terme *Rhizobia* regroupe l'ensemble des bactéries en interaction avec la racine (*rhizo-*) des plantes ; il s'agit donc d'un groupe polyphylétique de protéo-bactéries.

Les *Rhizobium* sont des **hétérotrophes au carbone** mais **autotrophes à l'azote** : elles sont capables de fixer le diazote atmosphérique.

Lors de la formation des racines, un véritable dialogue moléculaire se met en place entre la plante et la bactérie, ce qui a pour conséquence d'orienter spécifiquement la croissance de la plante et conduit à la formation d'une structure spécifique : la **nodosité** (photo C). Sous la zone méristématique (zone I), les cellules sont infectées par les bactéries (zone II) ce qui forme la zone de symbiose fixatrice de diazote (zone III).

Au niveau de la zone d'infection (photo D), les bactéries sont abondantes dans le cytoplasme au sein de vésicules d'endocytose : ces structures sont nommées **symbiosomes**, et les bactéries prennent le nom de **bactéroïdes**. Elles peuvent conserver la même forme que lorsqu'elles sont dans le sol, mais présentent parfois une différenciation (changement de forme important et augmentation de taille). Chez certaines Fabacées comme le Soja (*Glycine max*), des cellules compagnes localisées à côté des cellules infectées jouent un rôle similaire aux cellules compagnes du phloème (photo D).

Les nodosités apparaissent roses (photo C) du fait de la présence de **leghémoglobine** au niveau de la zone III. Synthétisée en partie par la plante, cette molécule place les bactéries en micro-aérobie : elle permet d'abaisser le taux de dioxygène qui est un inhibiteur de la nitrogénase et donc, de favoriser la fixation du diazote.

En terme de symbiose, la plante fournit des composés carbonés et un lieu de prolifération pour les bactéries ; en retour, celles-ci exportent l'azote fixé, qui peut ainsi couvrir plus de 90 % des besoins de la plante.

La symbiose est ici facultative. Si le sol est riche en azote, la plante ne développera que peu de nodosités, même en présence d'une importante quantité de *Rhizobium*.

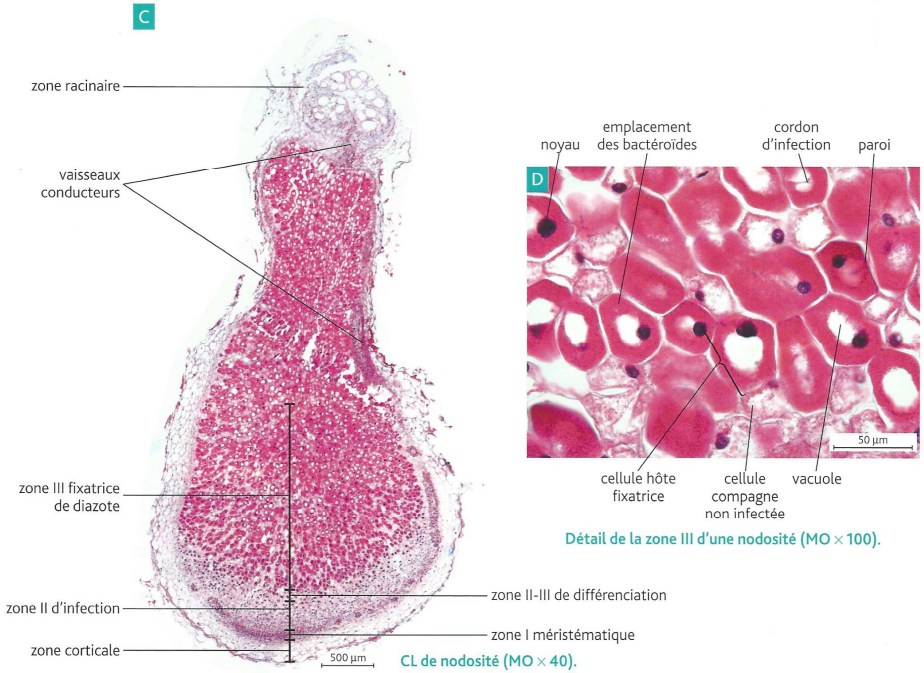
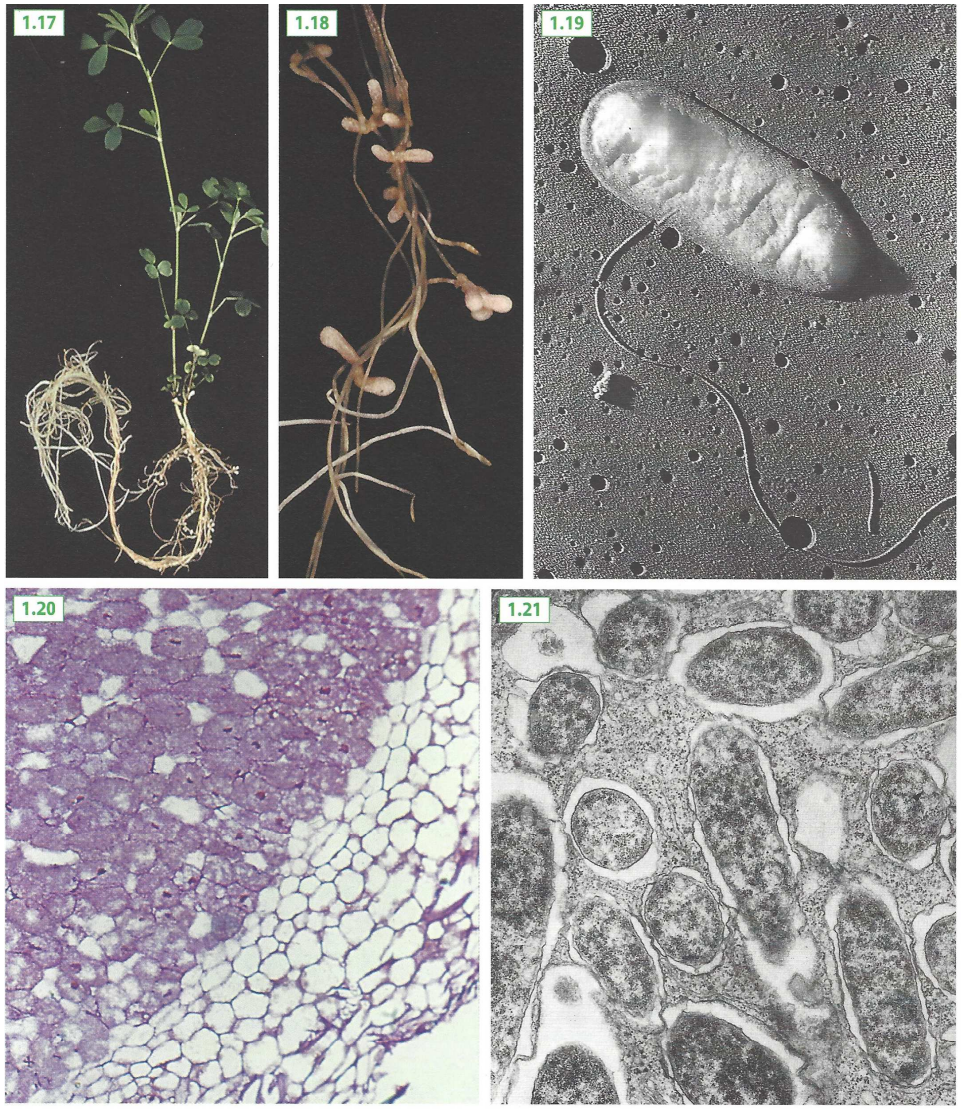
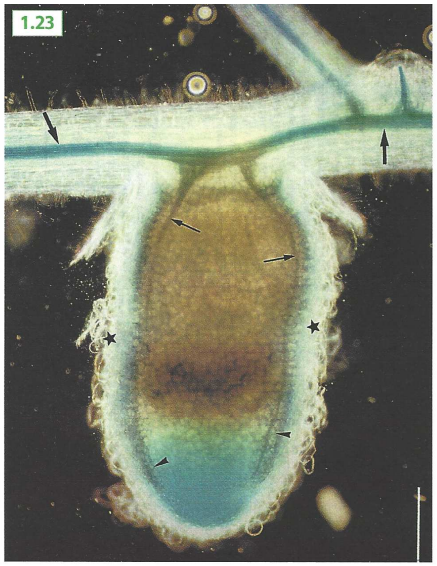


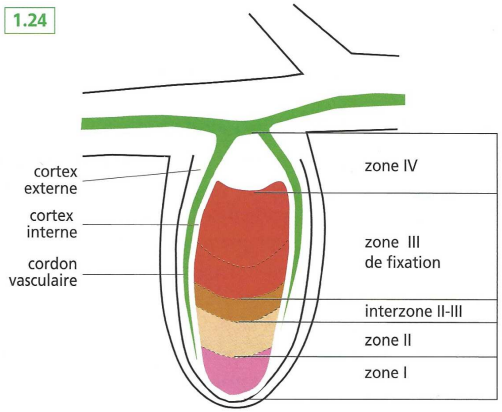
FIGURE 4. Nodosités au microscope optique. D'après BOUTIN *et al.* (2015).

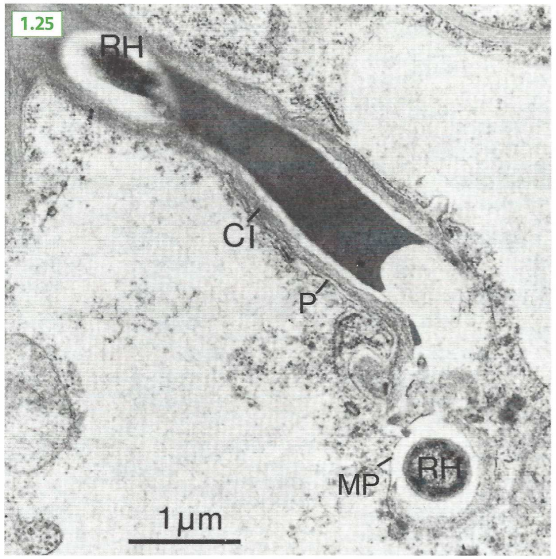


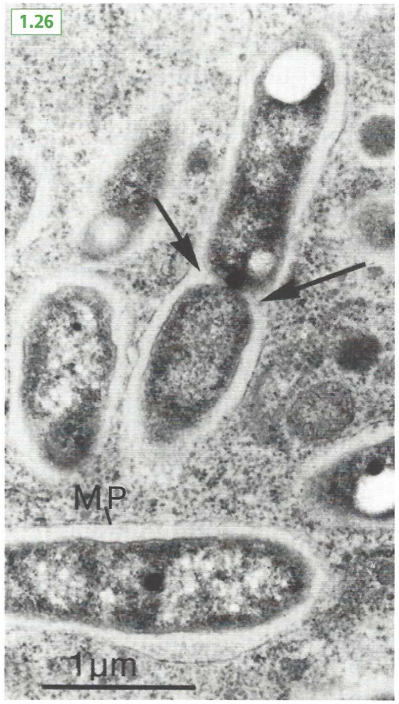
1.17 Plant de *Medicago sativa* (luzerne) nodulé par *Sinorhizobium meliloti*, 20 jours après l'inoculation (Frugier et Crespi, 2002). **1.18** Gros plan sur les nodules de luzerne (Frugier et Crespi, 2002). **1.19** *Azorhizobium caulinodans* à l'état libre observé au microscope électronique à balayage (Elmerich, 1982) (× 50 000). **1.20** Coupe transversale de nodule de *Sesbania*, avec au centre, le tissu central infecté et, à la périphérie, le cortex (× 400). **1.21** Détail du tissu central avec de nombreux bactéroïdes inclus dans leur membrane péribactéroïde (× 20 000). (Gourret et Arias, 1974).

FIGURE 5. Nodosités avec des détails en microscopie.
D'après DUHOUX & NICOLE (2004).









1.23 Nodule de luzerne âgé de 3 semaines, petites flèches et pointes, cordons vasculaires du nodule ; larges flèches, vascularisation de la plante ; astérisque, cortex nodulaire. Échelle : 0,5 µm, Truchet et coll., 1989. 1.24 Schéma correspondant à la figure 1.23. 1.25 Cordon d'infection (CI) dans le nodule de *Sesbania rostrata*, déversant un *Rhizobium* (RH). Le *Rhizobium* s'entoure de la membrane plasmique (P) qui devient la membrane péribactéroïde (MP), Duhoux, 1984. 1.26 Division (flèches) d'un bactéroïde, Duhoux, 1984.

FIGURE 6. Zonation des nodosités, cordon d'infection (MET) et bactéroïdes (MET).
D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

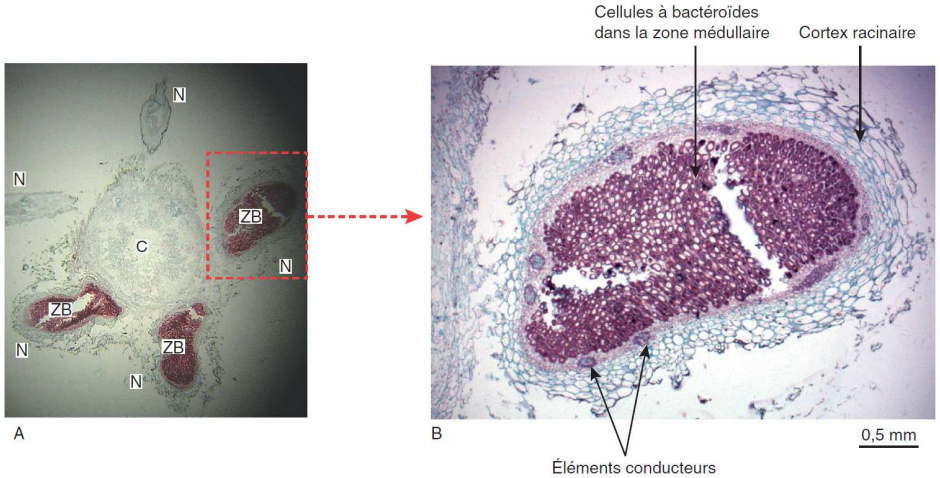


Figure
Coupe transversale d'une racine ayant développé des nodosités contenant des bactéries du genre *Rhizobium*

A. Vue générale de la coupe transversale. Trois nodosités ont été sectionnées dans leur partie centrale (zone avec les cellules à bactéroïdes bien visibles), deux autres ont été sectionnées à leur extrémité.
C : cylindre central de la racine ; N : nodosité ; ZB : zone des cellules à bactéroïdes.
B. Détail d'une nodosité. Les cellules de teinte rouge sont les cellules du cortex racinaire hébergeant les bactéroïdes. Les espaces vides dans la zone à bactéroïdes sont des craquelures liées à la préparation histologique.

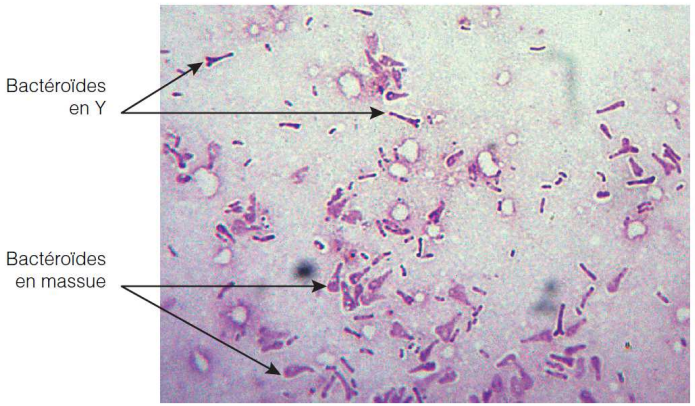
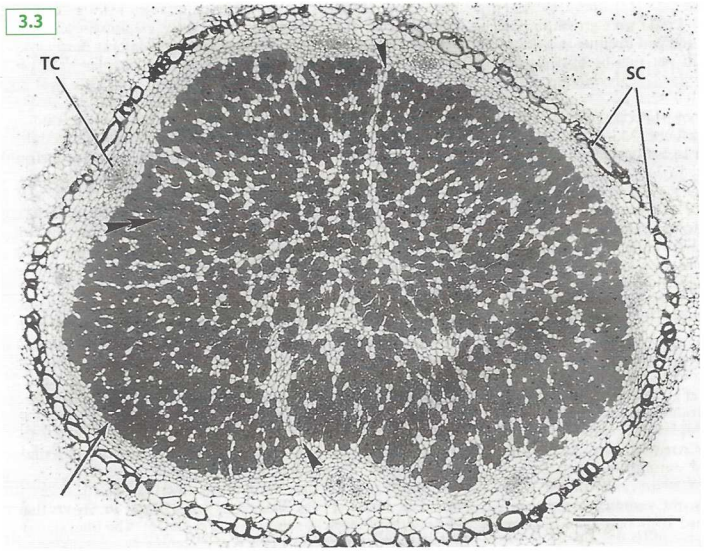
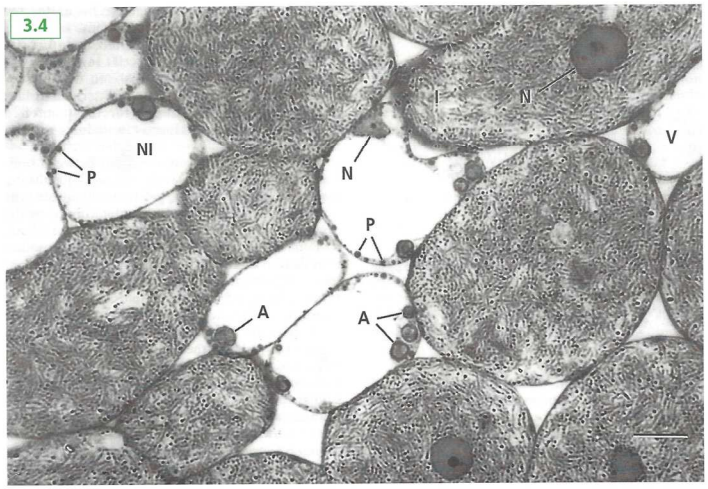


Figure
Bactéries du genre *Rhizobium* colorées par un test de Gram après dissociation d'une nodosité et étalement de son contenu (frottis)

FIGURE 7. Nodosités et bactéroïdes au microscope optique. D'après SEGARRA *et al.* (2015).



Coupe transversale de nodule de type déterminé : le soja. Une assise de cellules sclérenchymateuses (SC) sépare le cortex interne du cortex externe. Les tissus conducteurs (TC) sont à la périphérie du tissu central constitué de cellules infectées (doubles flèches) et de cellules non infectées (simples flèches). Échelle : 0,5 mm (Selker et Newcomb, 1985).



Structure du tissu central du nodule de soja. Il est constitué de cellules infectées (I) et de cellules non infectées (NI) par les bactéroïdes. A, amidon ; N, noyau ; P, peroxysome ; V, vacuole (Selker et Newcomb, 1985). Échelle : 10 µm.

FIGURE 8. Nodule déterminé [*pour information*]. D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

B. Aspects théoriques et fonctionnels

- Pour les auteurs francophones, la **symbiose** désigne un ***mutualisme*** ***(interaction réciproquement profitable entre êtres vivants) durable 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).

1. 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 **N_2 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).

Encadré B Le cycle de l'azote

(Pas explicitement au programme… mais déjà tombé au concours !)

Importance du degré d'oxydation

➢ Les **réactions impliquées** dans le cycle de l'azote sont **majoritairement des réactions d'oxydo-réduction** (figure b) qui modifient le **degré d'oxydation** (= **nombre d'oxydation**) (tableau 1).

Composé très réduit → Composé peu réduit

Composé	Niveau d'oxydation
N organique ($R\text{-}NH_2$)	– 3
Ammoniac (NH_3)	– 3
Azote gazeux (N_2)	0
Oxyde nitreux (N_2O)	+ 1 (moyenne par N)
Oxyde d'azote (NO)	+ 2
Nitrite (NO_2^-)	+ 3
Dioxyde d'azote (NO_2)	+ 4
Nitrate (NO_3^-)	+ 5

Composé peu oxydé → Composé très oxydé

TABLEAU 1. Principaux composés du cycle de l'azote. D'après MADIGAN & MARTINKO (2007).

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).

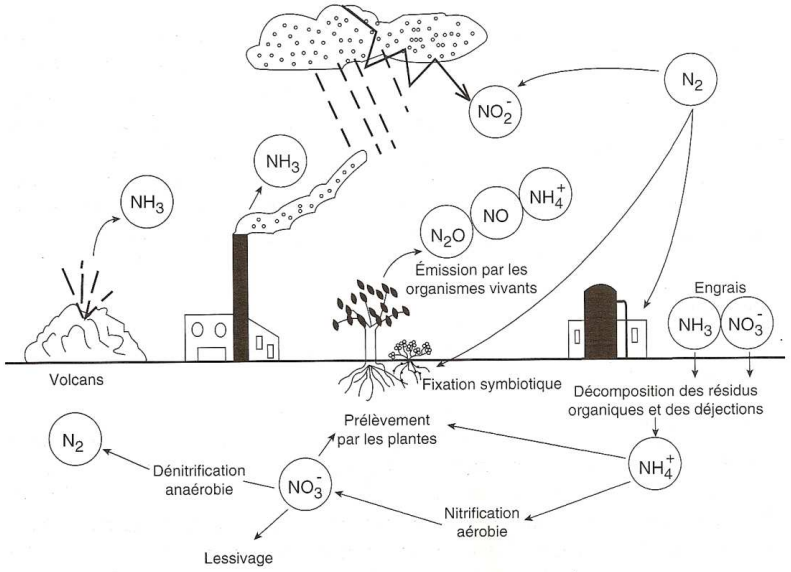


FIGURE a. Cycle de l'azote. D'après MOROT-GAUDRY (1997).

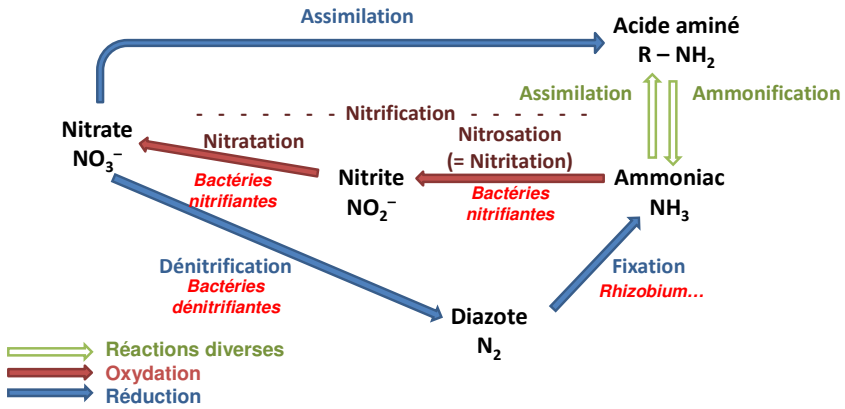


FIGURE b. Cycle de l'azote simplifié. *Original.*

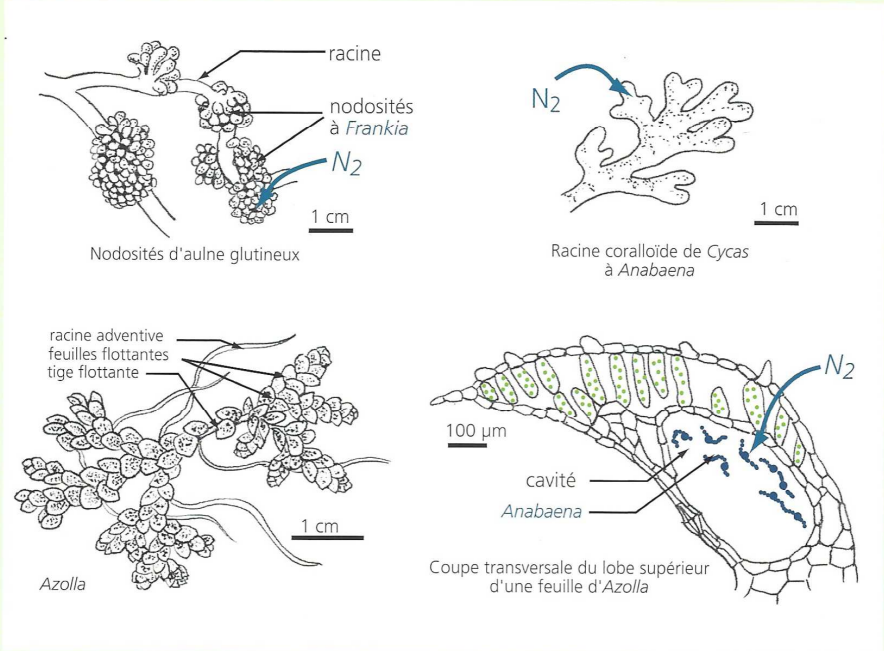
Encadré C D'autres symbioses fixatrices de diazote

(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 N_2

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 N_2. Cette symbiose leur permet de vivre en situation pionnière sur des sols pauvres en azote.
D'autres végétaux, en symbiose avec des cyanobactéries fixant N_2, ne forment pas de nodosités.

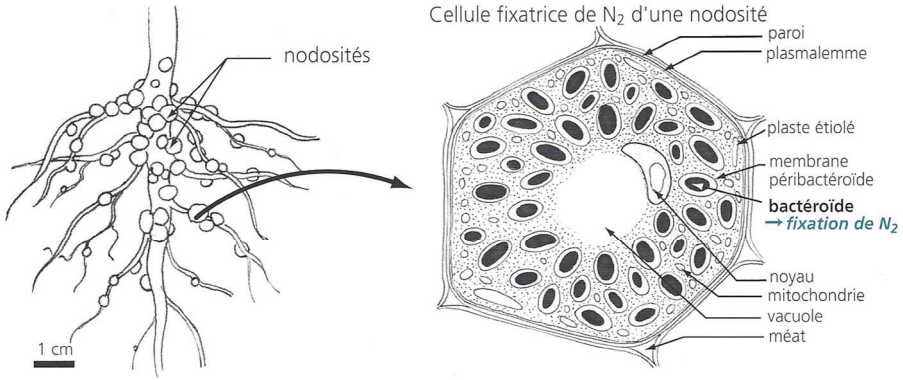
C'est le cas de *Gunnera* (Eudicotylédones, Rosales), des cycas (Cycadophytes) aux racines à l'aspect de corail dont le gravitropisme négatif les fait croître vers la surface du sol, et d'une fougère aquatique, *Azolla* (Filicophytes, Salviniales). Les minuscules feuilles flottantes d'*Azolla* abritent 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.



2. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires

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

- Les **nodosités** (= **nodules**) (figure 9) 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).

FIGURE 9. 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 10) 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**).

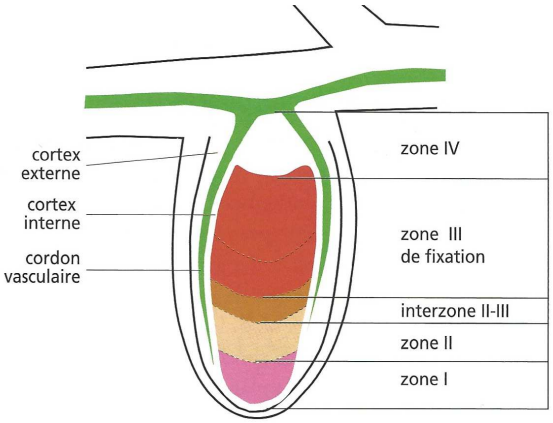


FIGURE 10. Zonation des nodosités. D'après DUHOUX & NICOLE (2004).

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

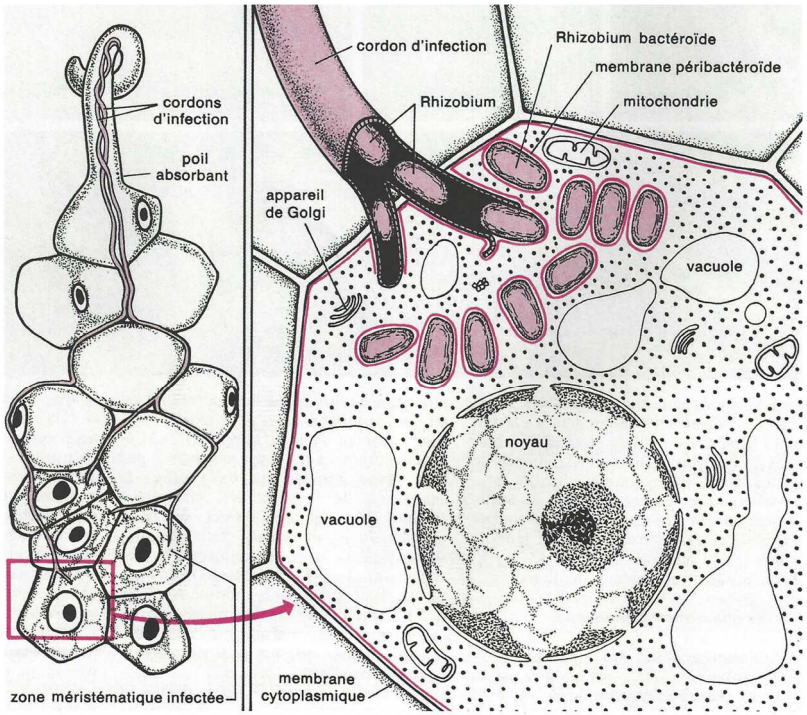
Voir absolument le TP A11 à ce sujet

  - **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 11) 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).

FIGURE 11. 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).

b. 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 TP traite surtout de ce type de nodosités.

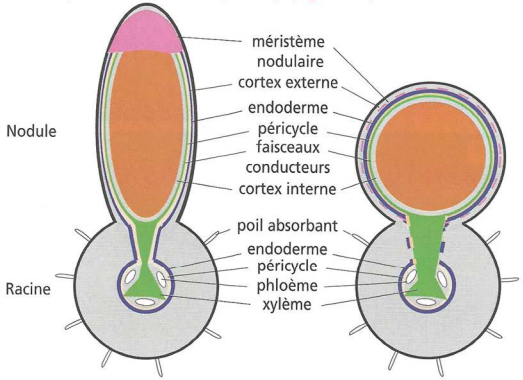
- Les **nodosités à croissance déterminée** où ***l'activité méristématique cesse tôt***. Les **cellules infectées** engendrent **d'autres cellules infectées** en se **divisant** et la nodosité en grandissant par expansion acquiert une **forme sphérique**. Ce type de nodosité existe surtout chez les **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).

Les deux grands types de nodules. C'est la plante-hôte, et non pas la bactérie, qui est à l'origine du type de nodule. Dans le nodule de type indéterminé, le méristème apical donne naissance à toute la structure du nodule de manière basipète. Ces nodules sont parfois ramifiés. Dans le nodule de type déterminé, le méristème a une durée de vie limitée à une dizaine de jours et le nodule est plus ou moins sphérique.



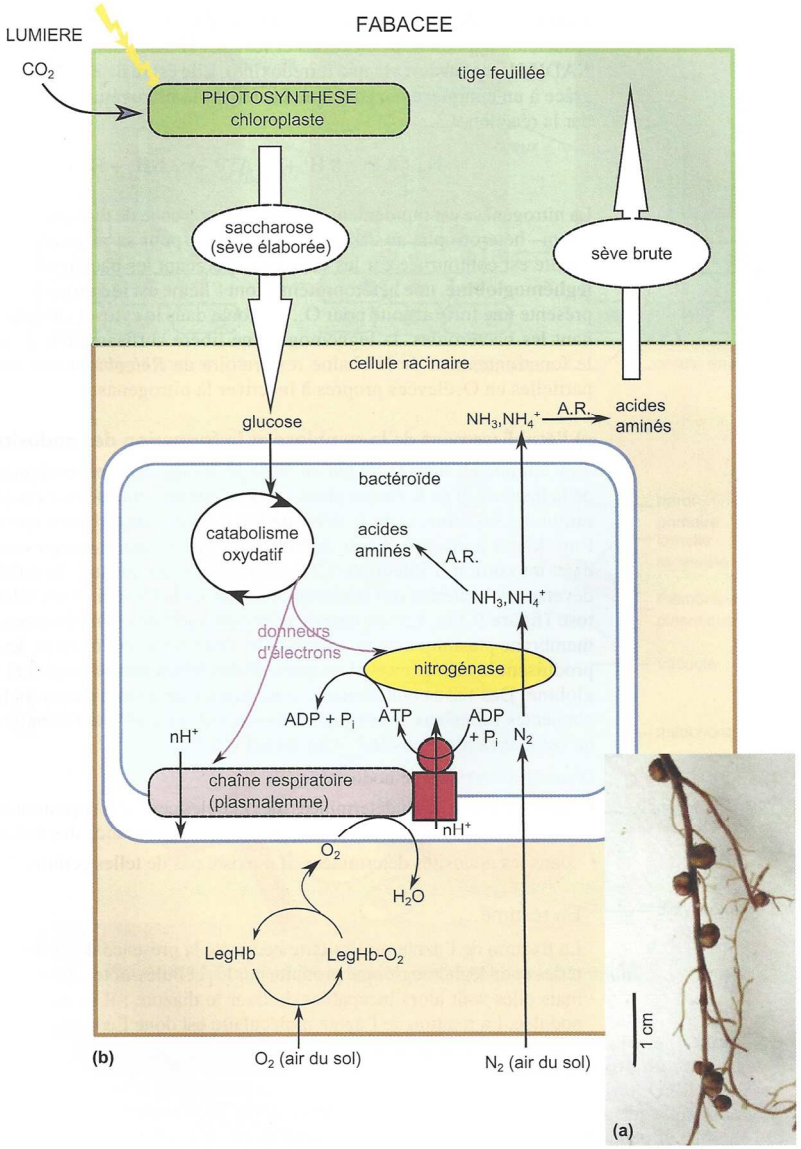
Nodule indéterminé
(luzerne, trèfle,vesce)
– type amide
– forme cylindrique, parfois ramifié
– méristème apical
– zonation du tissu central

Nodule déterminé
(soja, haricot)
– type uréide
– forme sphérique
– méristème diffus
– tissu central uniforme

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

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

- 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 12).



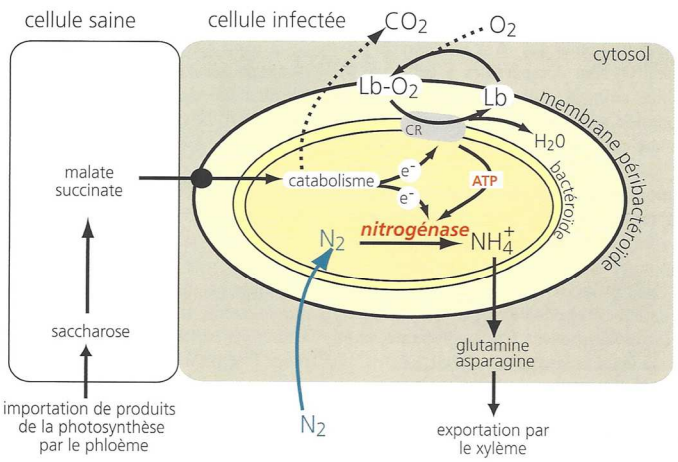
La symbiose Fabacée-Rhizobium.

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

Vision de PEYCRU et al. (2014)

FIGURE 12. Fonctionnement d'une nodosité : une vue d'ensemble (1/2).

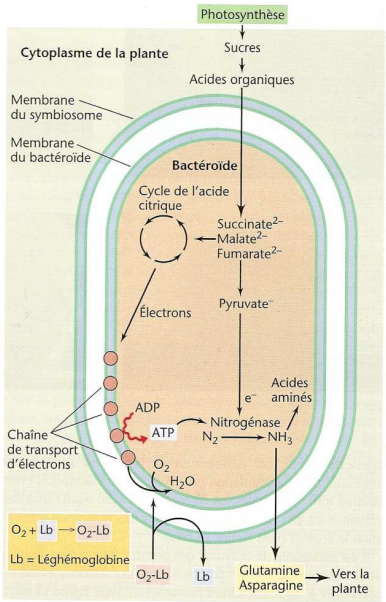
Schéma à produire par l'étudiant



la division du travail entre bactéroïde et racine de Fabacées pour la fixation de N_2 dans une nodosité

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

Vision de MEYER et al. (2008)



Vision de MADIGAN & MARTINKO (2007).

FIGURE 12. 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

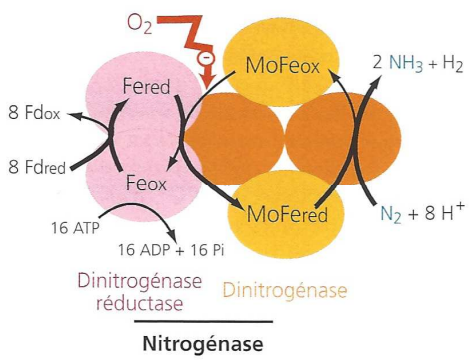
- Naturellement, à **l'état libre**, les « *Rhizobium* » sont des **Bactéries souvent flagellées** du **sol** qui ne réalisent généralement pas la diazotrophie mais, **en association au sein de la plante**, ces Bactéries **perdent leur mobilité** et présentent une **autotrophie à l'azote** (***capacité d'assimiler l'azote minéral***, ici le N_2) tout en demeurant **hétérotrophes au carbone** (***incapacité d'assimiler le carbone minéral***).
- Le processus de **fixation du N_2** 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 12) (encadré E). *L'**ATP**, les **électrons** et les **protons** sont fournis par la respiration du bactéroïde.*
- L'**ammoniac** produit (NH_3) – ou plutôt sa forme ionisée, **l'ammonium** (**NH_4^+**) – 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 !!!**

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 N_2 en NH_3 et H^+ en H_2. La dinitrogénase est inhibée par l'O_2 (d'après Buchanan *et al.*, 2000).

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** 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 12). 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**.

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 12) qui peuvent aussi utiliser **d'autres composés du métabolisme tels que des acides organiques** (succinate, malate…) (figure 12).

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

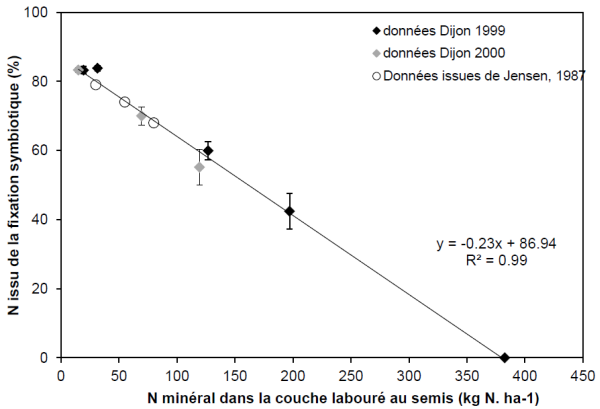
1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique]

- De nombreuses études montrent clairement que l'importance de la **nodulation** est une **fonction décroissante de la disponibilité en nitrates du milieu** (figure 13). 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.

FIGURE 13. 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 14) ou des **bétaïnes** (exemple : triméthylglycine TMD – figure 15).

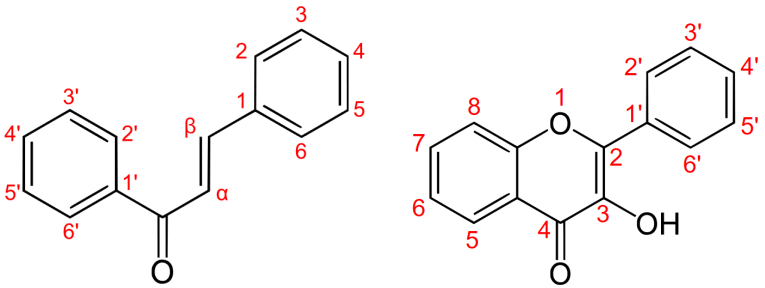


FIGURE 14. Deux exemples de flavonoïdes (*pour information*). D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).

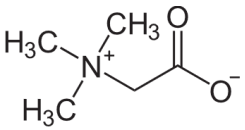
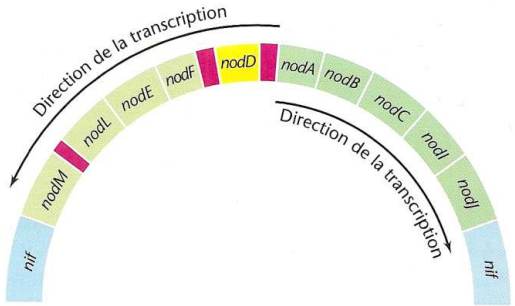


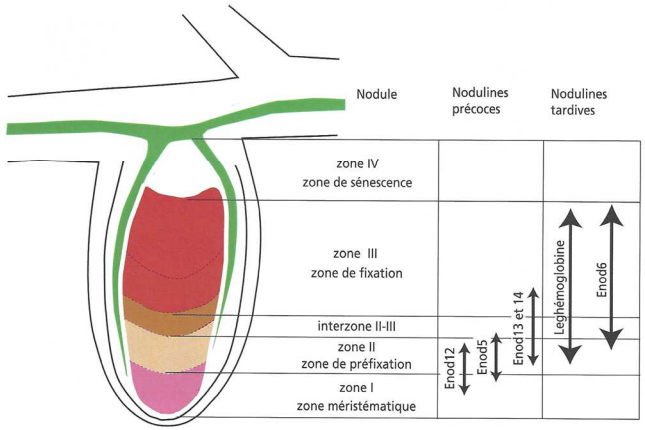
FIGURE 15. La TMD, une bétaïne (*pour information*). D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).



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

FIGURE 16. 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.

FIGURE 17. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium* montrant la répartition des facteurs *Nod* (*pour information*). 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 16) 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 17).

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 18).

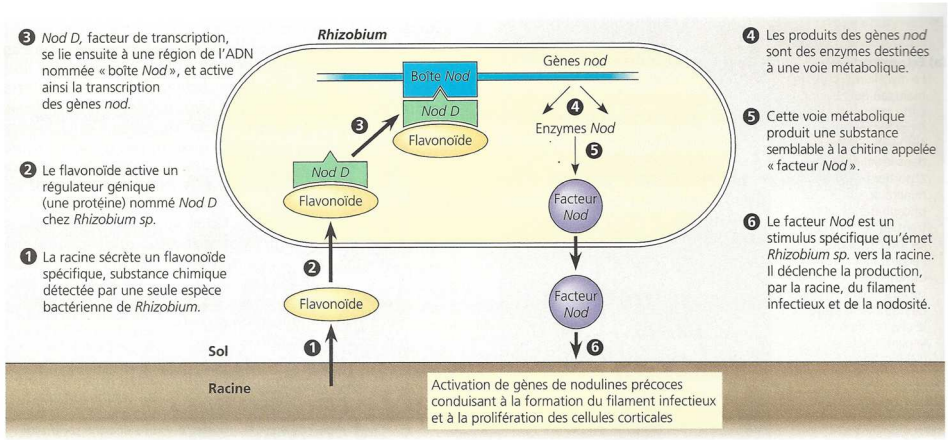


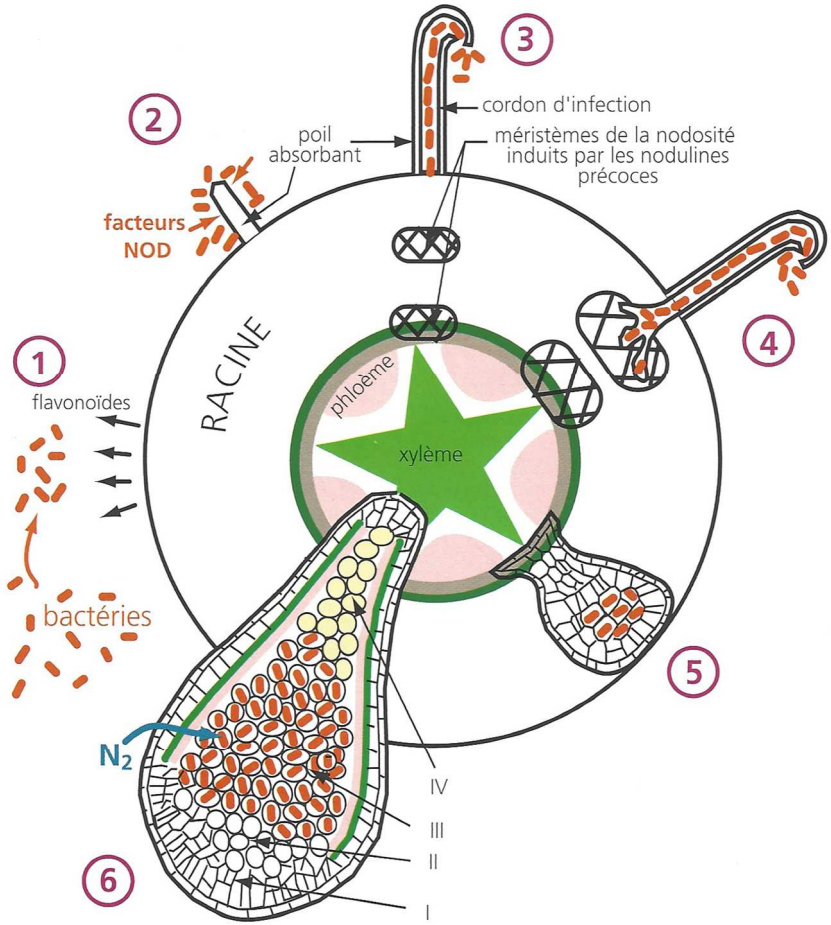
FIGURE 18. Dialogue moléculaire entre Fabacée et *Rhizobium*.
À faire par l'étudiant à partir des données qui précèdent.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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 19-20, 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 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 N_2) 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).

FIGURE 19. La nodulation. D'après MEYER *et al.* (2008).

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

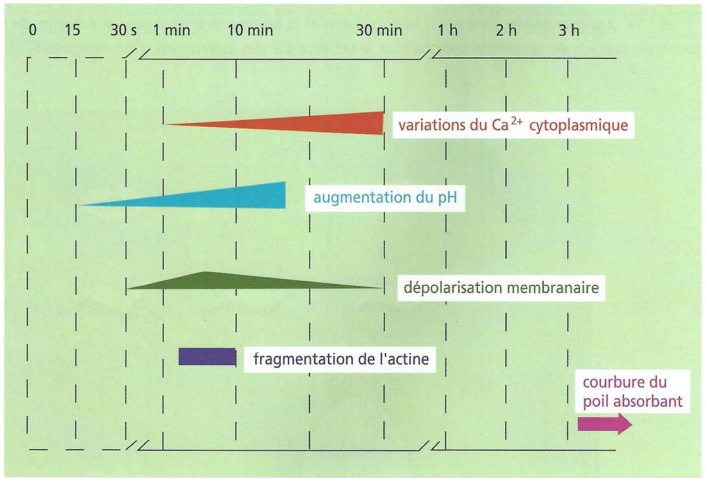
(Pour information – d'après DUHOUX & NICOLE, 2004)

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 Ca^{2+} 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.

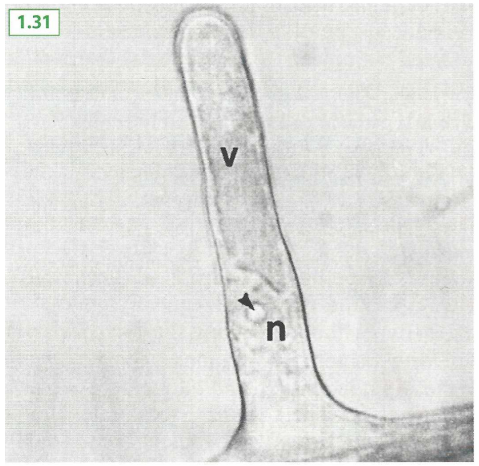
b) Initiation du primordium nodulaire

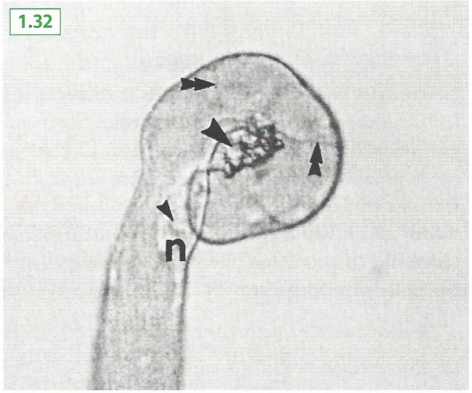
L'activation des cellules du péricycle est suivie également chez la luzerne d'une modification du cytosquelette des cellules corticales adjacentes. L'activation de ces cellules du cortex interne conduit à des divisions, anticlines puis périclines, et à l'édification progressive d'un méristème « nodulaire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

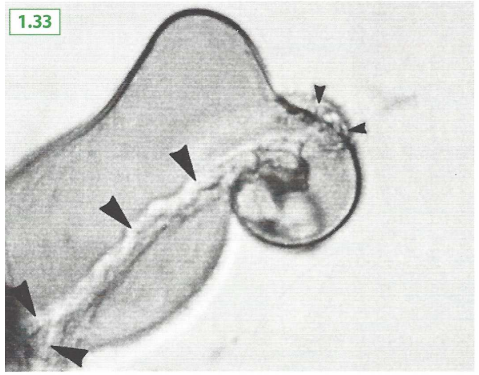


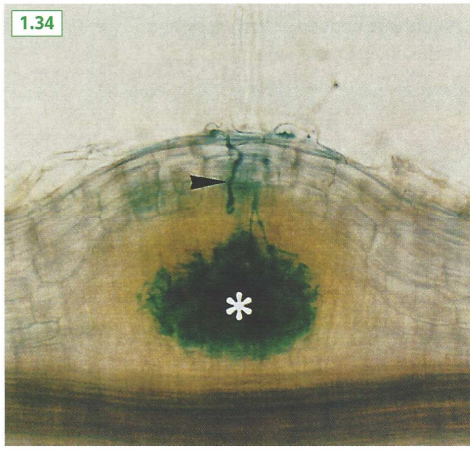
Modifications cytophysiologiques intervenant dans le poil absorbant en réponse à l'addition de facteurs Nod spécifiques dans le milieu (d'après Cardenas et coll., 2000, modifié).

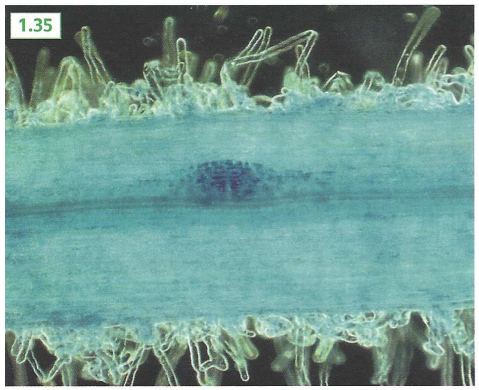
figures 1.31 à 1.36 : Étapes précoces de la nodulation de la luzerne (1.31, 1.32, 1.33 : Wood et Newcomb, 1989. 1.34 : Ardourel et coll., 1994. 1.35, 1.36 : Truchet et coll., 1989). **1.31** Poil absorbant de luzerne, non inoculé. n, noyau, v, vacuole (× 660). **1.32** Poil absorbant en forme de crosse 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).

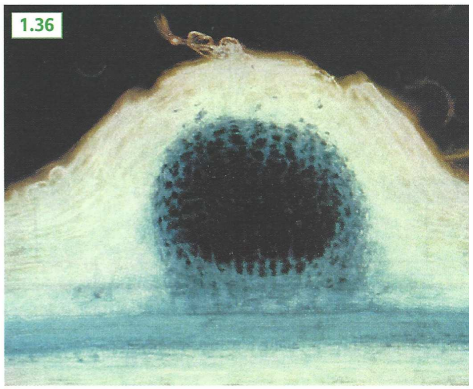










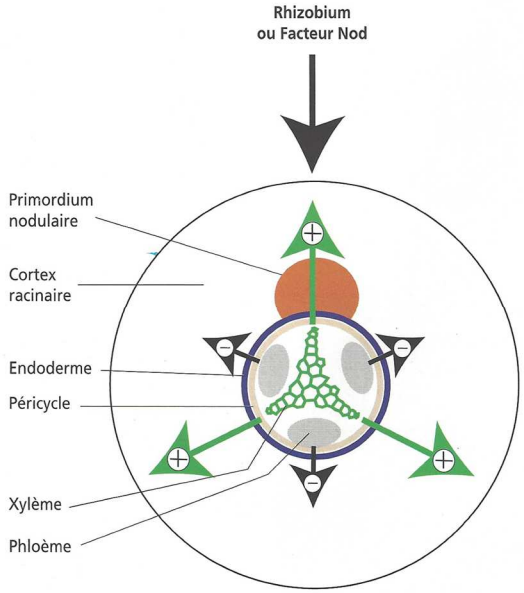


c) Formation du cordon d'infection

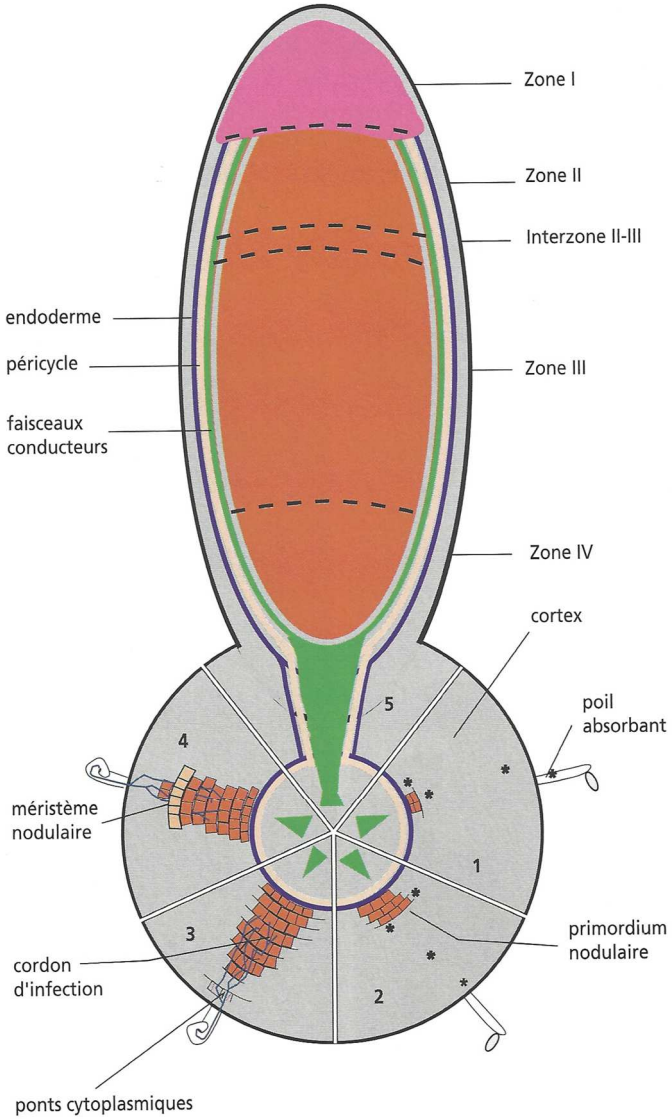
Certains des poils absorbants infectés se courbent et forment une « crosse de berger » à l'intérieur de laquelle les bactéries se multiplient. C'est également à cet endroit que la paroi du poil absorbant est lysée puis s'invagine pour former un cordon d'infection. Le cordon d'infection progresse dans 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.

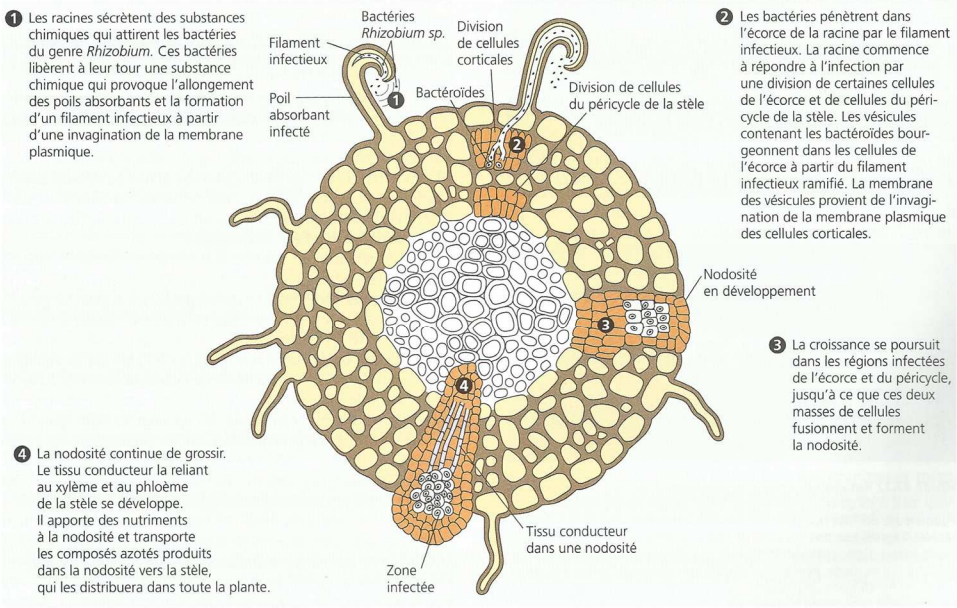


La position des premières divisions (primordium nodulaire) induites dans le cortex racinaire de la racine est déterminée. On considère qu'il existe une influence à la fois de l'origine spatiale de l'infection par le *Rhizobium* spécifique, et de la position des éléments conducteurs. Les pôles de protoxylème, 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.



Étapes de l'ontogenèse d'un nodule indéterminé.

- Figure 20 : autre illustration de la nodulation (*à produire par les étudiants*).



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

FIGURE 20. La nodulation : vision simplifiée. *Schéma à produire par les étudiants.*
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

D. Bilan : les adaptations des protagonistes de la symbiose à différentes échelles

Activité 3. Adaptations des protagonistes de la symbiose '*Rhizobium*'-Fabacées

Quelles sont les adaptations à la symbiose aux différentes échelles ?

Savoirs à construire	Réseau trophique Producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs Pyramides écologiques

Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation	

Travail à faire
Proposez *un bilan des aspects étudiés précédemment en complétant le tableau II.*

TABLEAU II. Les adaptations des protagonistes de la nodosité racinaire aux différentes échelles.

Échelle		Fabacée	Bactérie
Macroscopique	**Adaptations morpho-anatomiques**	Formation d'une proéminence racinaire = **nodosité**	- **Flagelle** permettant le déplacement jusqu'à la racine - Puis perte du **flagelle** - Formation de **bactéroïdes**
	Adaptations histologiques	- Formation d'un **méristème nodulaire** permettant la mise en place du nodule (dédifférenciation de **péricycle**) - Mise en place de **sclérenchyme** limitant les échanges gazeux et protégeant la structure	
Cellulaire		- Formation d'un **cordon d'infection**	
Moléculaire		- Facteurs d'attractions : **flavonoïdes** - Protéines contrôlant la nodulation : **nodulines** - Protection de la nitrogénase : **leghémoglobine**	- **Facteurs *Nod*** : dialogue moléculaire initiant la nodulation - **Nitrogénase** : enzyme permettent la diazotrophie

III. Deux exemples de parasitisme

Capacité exigible	✓ **Montrer** les caractéristiques d'un système hôte/parasite à partir d'un exemple.

- 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**

A. Un exemple de parasite animal : la Petite Douve du foie de Mouton *Dicrocoelium dentriticum*, un Plathelminthe parasite

Activité 4. Étude pratique de la Petite Douve du Foie

Comment l'étude de clichés de stades variés et l'étude microscopique de lames de Petite Douve adulte nous renseignent-t-elles sur l'organisation de cet animal et son développement ?

Savoirs à construire	Cycle de développement de la Petite Douve Organisation de la Petite Douve et relations structure-fonction Adaptation à la vie parasitaire

Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	Maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope	
	Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation	

Travail à faire
1. **Étudiez** les différents clichés ci-dessous.
2. **Réalisez** l'observation microscopique de ***plusieurs*** lames de *D. dentriticum* (plusieurs car on voit rarement tout sur une seule ! Et la qualité peut varier d'une lame à l'autre…).

Pistes d'exploitation
- ***Retrouvez*** *les structures présentées et* ***complétez*** *les figures.*
- **Produisez** un schéma d'interprétation de Douve adulte (figure 31).
- **Produisez**, sur une feuille blanche à part, un dessin d'observation de Douve adulte.
  NB *Pensez à* ***orienter*** *l'animal.*
- **Proposez** un bilan, sous forme de tableau (tableau IV), des adaptations à la vie parasitaire.

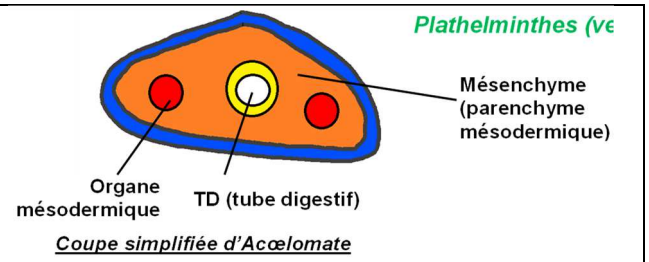
1. Classification de la Petite Douve du foie de Mouton *Dicrocoelium dentriticum*, un Plathelminthe parasite

- 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** (tableau III) notamment caractérisé par l'**état acœlomate** et la présence d'un **orifice digestif unique**. Beaucoup de ces organismes sont **parasites**.

TABLEAU III. Position systématique de *Dicrocoelium dentriticum* (= *Dicrocoelium lanceolatum*).

*Attention, le **cœlome** et les caractères qui y sont associés ont été **perdus** par les **Plathelminthes**, (contrairement à la vision traditionnelle de l'évolution animale qui prétendait que l'état acœlomate était « primitif » par rapport à l'état cœlomate).*

En jaune : ce qui peut se montrer sur un **échantillon adulte**.

Groupe (Nom scientifique) [Rang fréquent]	Caractéristiques [listing : caractères dérivés]
Animaux = Métazoaires (Animalia = Metazoa) [Règne ou sous-règne]	*Organisme **pluricellulaire** (décelable par la présence d'**organes différenciés**) **hétérotrophe** (décelable par la présence d'un **orifice buccal**) dont les cellules sont différenciées en tissus (se déduit là-encore de la présence d'**organes différenciés**)* • Présence de **collagènes**, **fibronectines**, **intégrines** • **Spermatozoïde** à organisation particulière • Présence de **desmosomes** • La **méiose** donne directement de **gamètes** et non de spores • La **méiose femelle** ne donne qu'**un seul gamète** ; les autres cellules (**globules polaires**) dégénèrent
Bilatérien (Bilateralia) = Triploblastiques = Triblastiques	• **Symétrie bilatérale** • **Triploblastie** : ***trois feuillets embryonnaires*** (endoderme, mésoderme, ectoderme) • Tête présente (parfois perdue) • **Blastopore** donnant un **orifice digestif** • **Synapses cholinergiques** fondamentalement **unidirectionnelles** • Présence d'un **système nerveux central** • Présence de **gènes homéotiques *Hox*** groupés en complexes • Présence *ancestrale* probable d'un **cœlome** (même si celui-ci a pu être secondairement perdu par certains groupes, comme ici) : ***cavité liquidienne limitée par des parois mésodermiques formée aux étapes précoces du développement embryonnaire et qui perdure chez l'adulte de manière variable selon les groupes concernés***
Protostomiens (Protostomia)	• **Protostomie** : ***le blastopore donne la bouche*** (étym. « bouche en premier ») • **Cœlome** formé par ***creusement de masses mésodermiques existantes*** (**schizocœlie**) – ici **disparu secondairement** ! • **Hyponeurie** : ***chaîne nerveuse ventrale*** • **Squelette externe = exosquelette** parfois remplacé par un **hydrosquelette** (*c'est ici le cas*).
Lophotrochozoaires (Lophotrochozoa)	• *Arguments moléculaires uniquement.*
Parenchymiens [Superembranchement ?]	• **État acœlomate** : ***présence d'un tissu du remplissage mésodermique nommé parenchyme ou mésenchyme***. Le cœlome a probablement été perdu par ces organismes.
	
Plathelminthes (Platyhelminthes) [Embranchement]	Aussi appelés **Vers plats**. • **Tube digestif** à **un seul orifice**.
Trématodes (Trematoda) [Classe] *Groupe dont la monophylie est fortement contestée*	*Vers parasites caractérisés par la présence d'une ou plusieurs **ventouses de fixation**.*

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

- Le cycle de l'animal (figures 21-22) 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***).

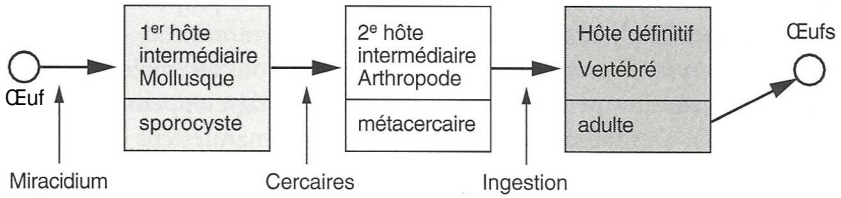


FIGURE 21. Cycle trixène de *Dicrocoelium dentriticum*. D'après CASSIER *et al.* (1998b).

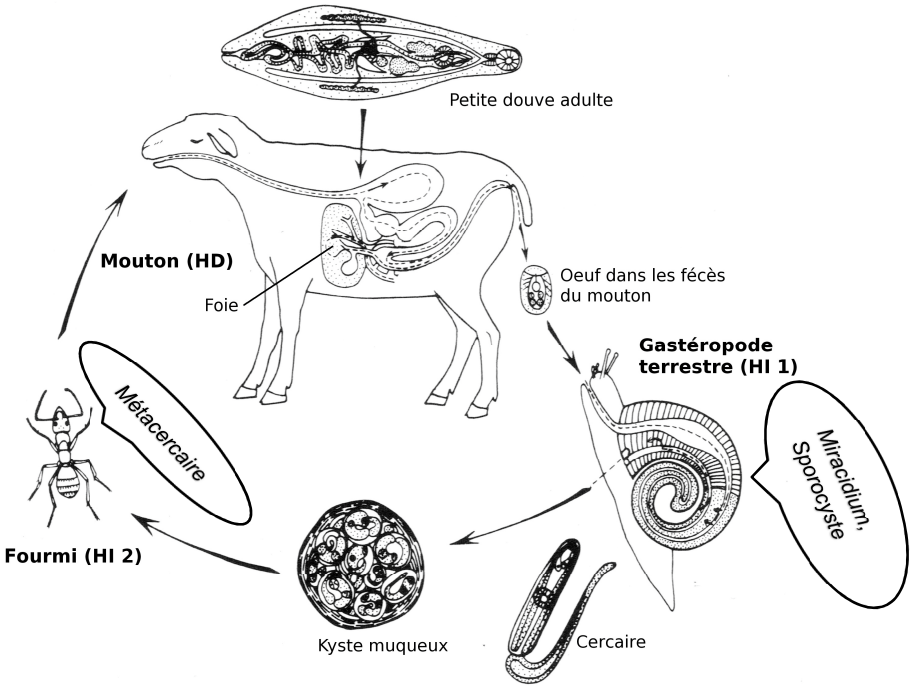


FIGURE 22. Cycle trixène de *Dicrocoelium dentriticum*.
Document F. SAURETY (LEGTA Clermont-Ferrand Marmilhat).

3. Étude pratique du cycle de développement

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

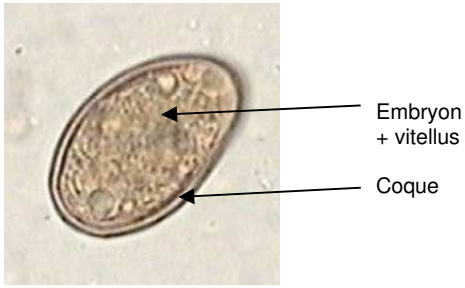


FIGURE 23. Œuf de *Dicrocoelium dentriticum* (MO).
Taille env. *50 µm*. http://bioimage.free.fr/par_image/dicrocoelium_animg.htm
(consultation décembre 2015).

- 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 **l'intestin** : la ***larve initiale issue de l'éclosion*** s'appelle ***miracidium*** (figures 24-25-26) ; il s'agit en fait d'une ***sorte d'embryon cilié***.

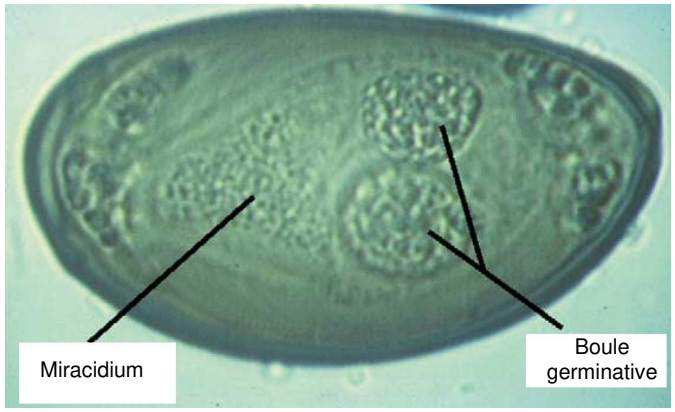


FIGURE 24. Stade miracidium de *Dicrocoelium dentriticum* dans l'œuf (MO).
Les **boules germinatives** semblent être des zones qui donneront des **sporocystes**.
Taille env. *50 µm*. D'après OTRANTO & TRAVERSA (2002).

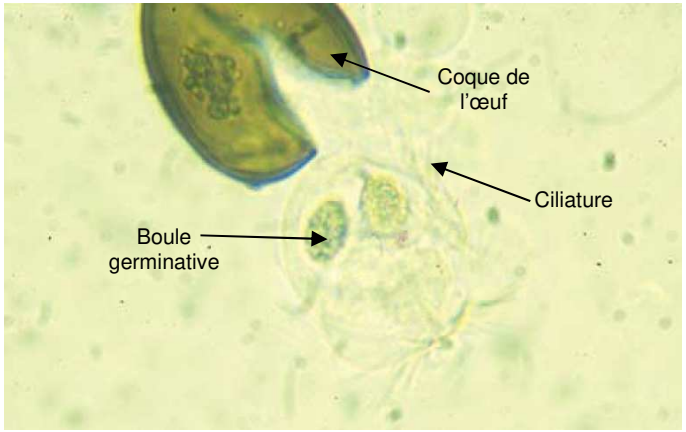


FIGURE 25. Stade miracidium (éclos) de *Dicrocoelium dentriticum*.
Taille env. *50 µm*. D'après OTRANTO & TRAVERSA (2002).

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

- Cette larve **migre dans l'hépatopancréas** et produit, par **divisions cellulaires**, des **sporocystes** (figures 26-27) 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**.

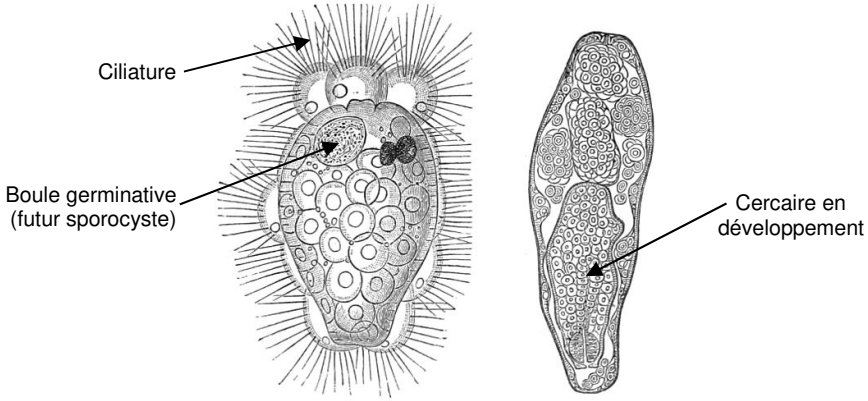


FIGURE 26. Stades *miracidium* (éclos) et sporocyste de *Dicrocoelium dentriticum*.
Taille env. 50 µm. D'après *Wikipédia* (consultation décembre 2015).

- Enfin, les sporocystes **libèrent des cercaires** (figures 26-27-28) 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** de diamètre proche d'1 mm. Ces structures permettent de **changer d'hôte**.

- L'étape « Escargot » dure en tout environ **2 mois**.

FIGURE 27. Stade sporocyste (à gauche) et gros plan sur une cercaire en cours de développement (à droite) de *Dicrocoelium dentriticum* (MO)
Taille env. *50 µm (à gauche)*. D'après OTRANTO & TRAVERSA (2002).

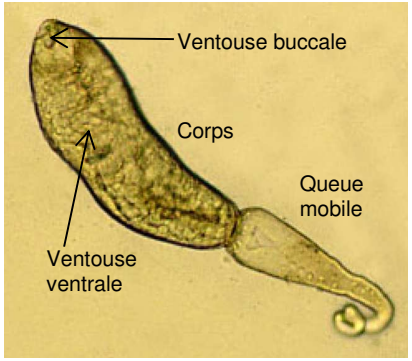


FIGURE 28. Cercaire de *Dicrocoelium dentriticum* (MO). Taille env. *50 µm*.
http://www.bariparasitology.it/pagina-Gallery.html (consultation décembre 2015).

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** (figures 29-30) 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.

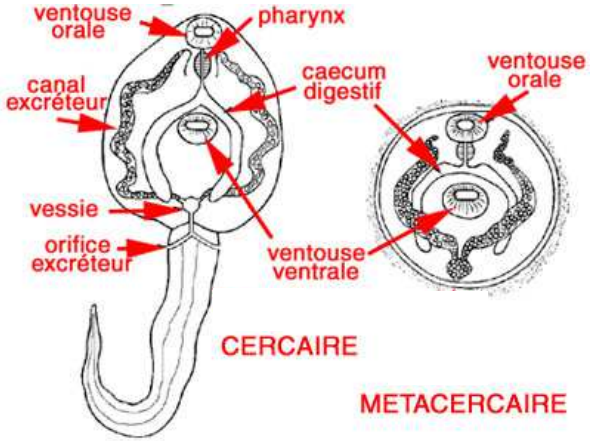


FIGURE 29. Cercaires et métacercaires de *Dicrocoelium dentriticum*. Taille env. 50 µm.
http://genemol.org/genemol/BIAN/tremasolution.html (consultation décembre 2015).

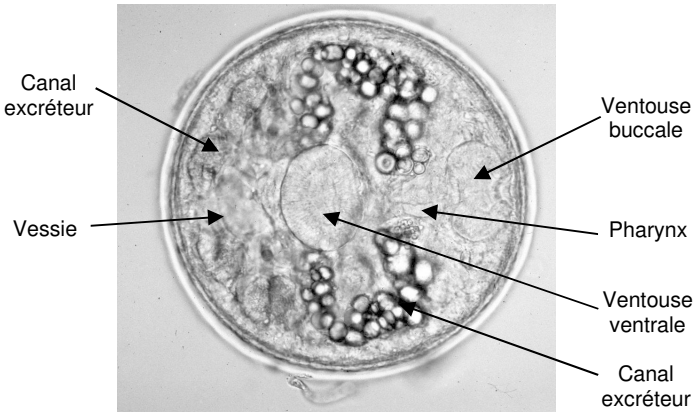


FIGURE 30. Métacercaire de *Dicrocoelium dentriticum* (MO). Taille env. *50 µm*.
https://www.studyblue.com/notes/note/n/trematodes/deck/8627973 (consultation novembre 2016).

e. Des métacercaires aux Douves chez le Mouton (ou autre Mammifère brouteur)

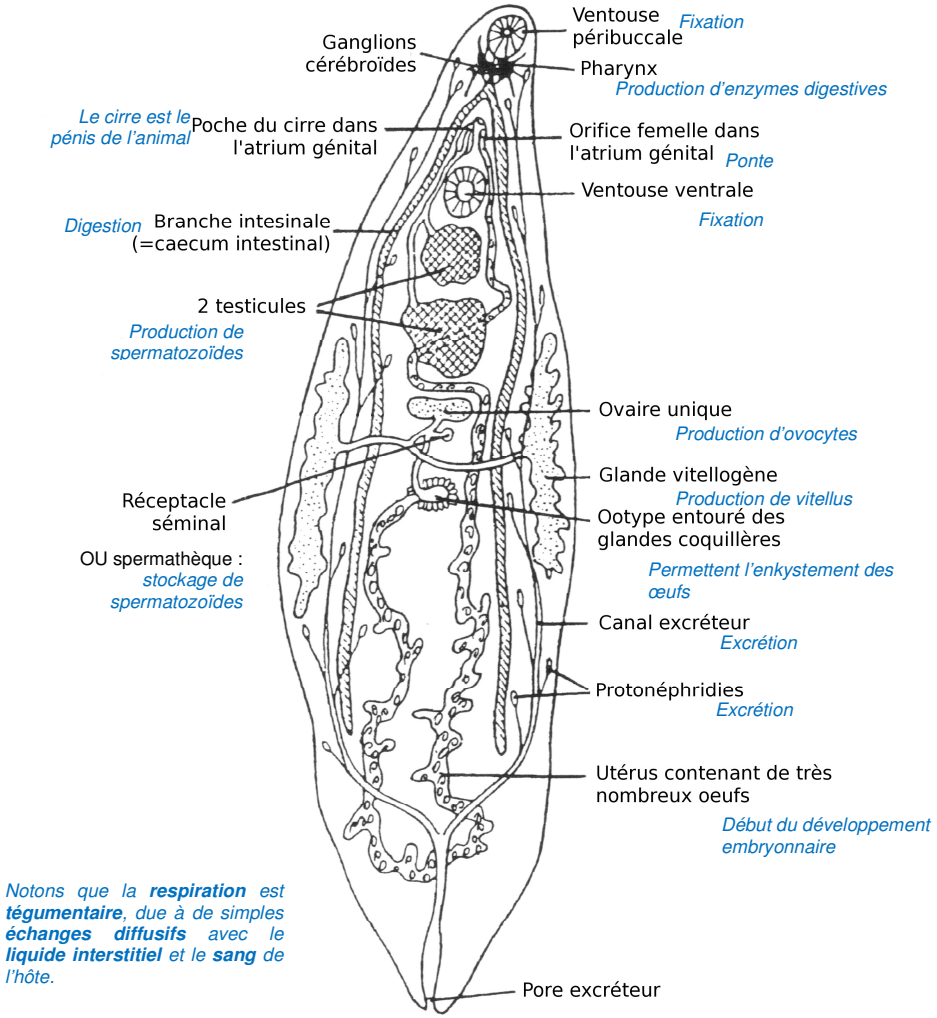
- Au sein du Mammifère, les **métacercaires** sont **libérées de leur kyste** lors de la digestion et **migrent** vers le **foie** (au niveau notamment des **canaux biliaires**) [voire le **pancréas**] où elles **s'accrochent** par leur **ventouse ventrale** et leur **ventouse buccale**. Là, l'animal **grandit** jusqu'à atteindre l'**âge adulte** (figure 31) 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 !).

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

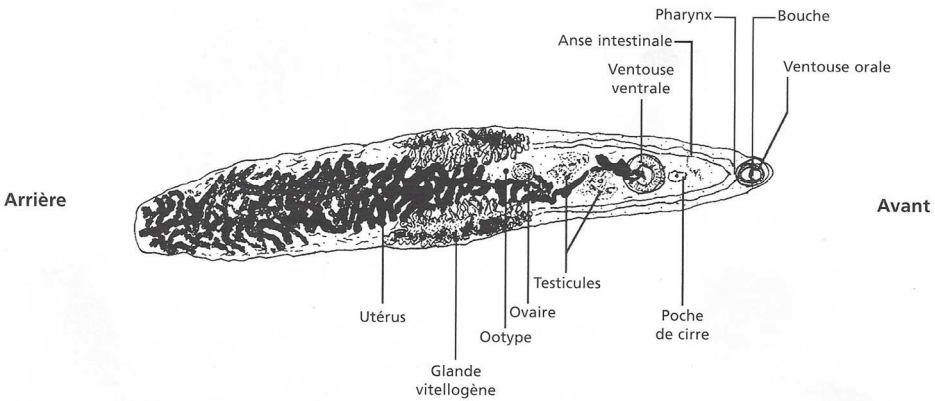
a. Organisation de l'adulte

- L'**organisation de l'adulte** est présentée à la figure 31. La fonction des structures a été ajoutée en vis-à-vis. *À réaliser par l'étudiant.*



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

FIGURE 31. Adulte de *Dicrocoelium dentriticum*. *À produire par l'étudiant.*
Taille : 6-10 mm par 2-3 mm.



Petite Douve (montage *in toto*), x 26.
Trématode parasite des canaux biliaires du Mouton, présentant une organisation voisine de celle de la *Grande Douve*.

FIGURE 32. Petite Douve en cliché et dessin. D'après HEUSSER & DUPUY (2002).

b. Adaptations à la vie parasitaire

- Voir tableau IV.

TABLEAU IV. Quelques adaptations de la Petite Douve à la vie parasitaire.

Fonctions de relation		**Tégument résistant** aux défenses de l'hôte, avec **mucus protecteur**
		Structures de **fixation à l'hôte** (chez l'adulte : **ventouses** >> adaptation à la **vie fixée**)
		Fonctions sensorielles réduites (*l'animal vit dans un monde sans lumière et presque aucun son*)
Fonctions de nutrition		**Ventouse buccale**, **système digestif** permettant la digestion de **bile** et de **sang** chez l'adulte
		Réserves dans les **œufs** (apportées par les **glandes vitellogènes**)
		*La Petite Douve est un **cas particulier** : son **appareil digestif** est **peu développé** mais, généralement, le système digestif des parasites est hypertrophié.*
Fonctions de reproduction	**Liées au cycle de vie**	Existence de **formes libres** : permettent l'**infection** et le **passage entre les hôtes**
		Formes libres = formes de **résistance** (notamment les **œufs** : **enkystement**)
		Utilisation et **détournement** des **fonctions** des **hôtes intermédiaires**
		Reproduction asexuée (sporocystes)
	Chez l'adulte	**Hermaphrodisme** : contrebalance la **faible probabilité** de rencontrer un **partenaire sexuel** *(!) Pas d'autofécondation*
		Système reproducteur hypertrophié : - forte production de **gamètes** (l'animal est « prêt » en cas de rencontre) - forte production d'**œufs** >> **stratégie *r***

B. Un exemple de végétal parasite : la Cuscute

Activité 4. Étude pratique de la Cuscute

Comment l'étude de lames de végétaux infectées par la Cuscute nous permet-elle d'en comprendre les adaptations à la vie parasitaire ?

Savoirs à construire	Cuscute Adaptation à la vie parasitaire

	Capacité ou attitude visée	**Évaluation**
Savoir-faire sollicités	Maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope	
	Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation	

Travail à faire

1. **Étudiez** une lame microscopique de Cuscute.
2. **Réalisez** l'observation microscopique de ***plusieurs*** lames de *D. dentriticum* (plusieurs car on voit rarement tout sur une seule ! Et la qualité peut varier d'une lame à l'autre…).

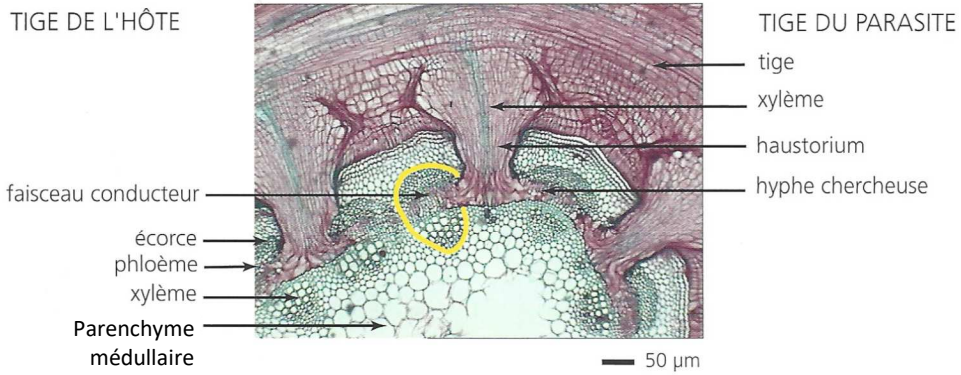
Piste d'exploitation

- **Produisez** un schéma d'interprétation de la lame observée (figure 34) qui peut être en figurés conventionnels.

FIGURE 33. Cuscute champêtre parasitant une autre Angiosperme.
Wikipédia (consultation novembre 2017)

*Ce sont des plantes quasiment sans chlorophylle. Les feuilles sont pratiquement inexistantes, les fleurs, groupées en glomérules aux nœuds sont blanches. La tige, jaune ou orangé clair, s'entortille en se nourrissant de la plante hôte par ses **suçoirs** (**haustoria**, singulier : **haustorium**) qui permettent le prélèvement de sève brute élaborée.*

1. Une organisation anatomique et histologique montrant des suçoirs (ou haustoria), dispositifs d'ancrage sur l'hôte et d'absorption de sèves



coupe transversale de suçoir de cuscute colorée au carmin-vert d'iode
Des hyphes chercheuses établissent le contact avec l'hôte au niveau cambial. La ligne jaune délimite un faisceau conducteur.

FIGURE 34. Histologie d'une tige parasitée par la Cuscute. D'après MEYER *et al.* (2008), corrigé.

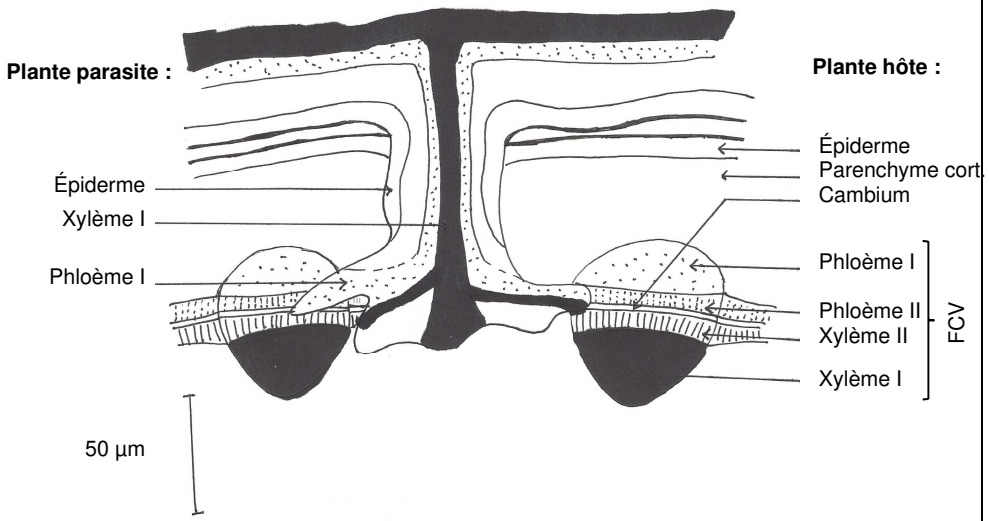


Schéma d'une tige parasitée par la Cuscute (coupe transversale observée au MO). Gros plan sur un haustorium. *Original.*

2. Un double prélèvement de sèves

- Assez souvent, les **plantes parasites** prélèvent les **deux sèves** (figure 35), particulièrement si elles ne possèdent **pas de système racinaire** ou si celui-ci est **à peine développé** (cas des **Cuscutes**) :
  - Les **xylèmes** sont le plus souvent en **continuité symplasmique**. *Il y alors prélèvement d'**eau** et de **sels minéraux**.*
  - Les **phloèmes** en revanche, malgré leur apparente proximité (figure 34), sont généralement **discontinus**, ce qui suppose des **cellules de transfert** entre **phloème de l'hôte** et **phloème du parasite**, qui utilisent probablement un **cotransport H^+/saccharose** (figure 35), assurant un *prélèvement de **métabolites carbonés**.*

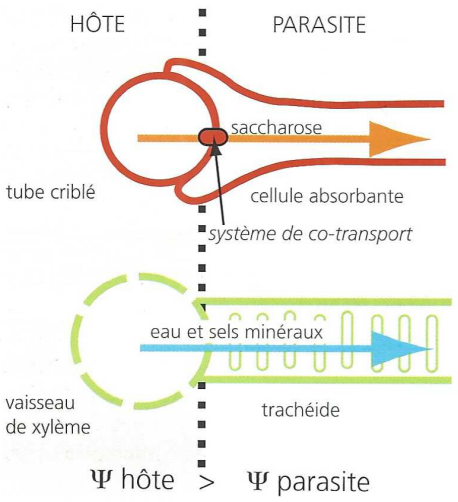


schéma du transfert de sèves entre parasite et hôte

Seuls les xylèmes sont en continuité directe entre les protagonistes. Une (ou plusieurs) cellules absorbantes de l'hyphe établissent une transition entre les tubes criblés. Le transport de saccharose est décrit par la figure 4-19. Une intense évapo-transpiration, ainsi que l'absorption de saccharose, sont à l'origine de faibles valeurs du potentiel hydrique du parasite permettant ainsi d'assurer le pompage de l'eau.

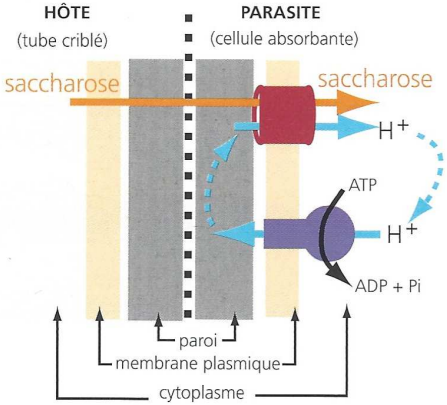
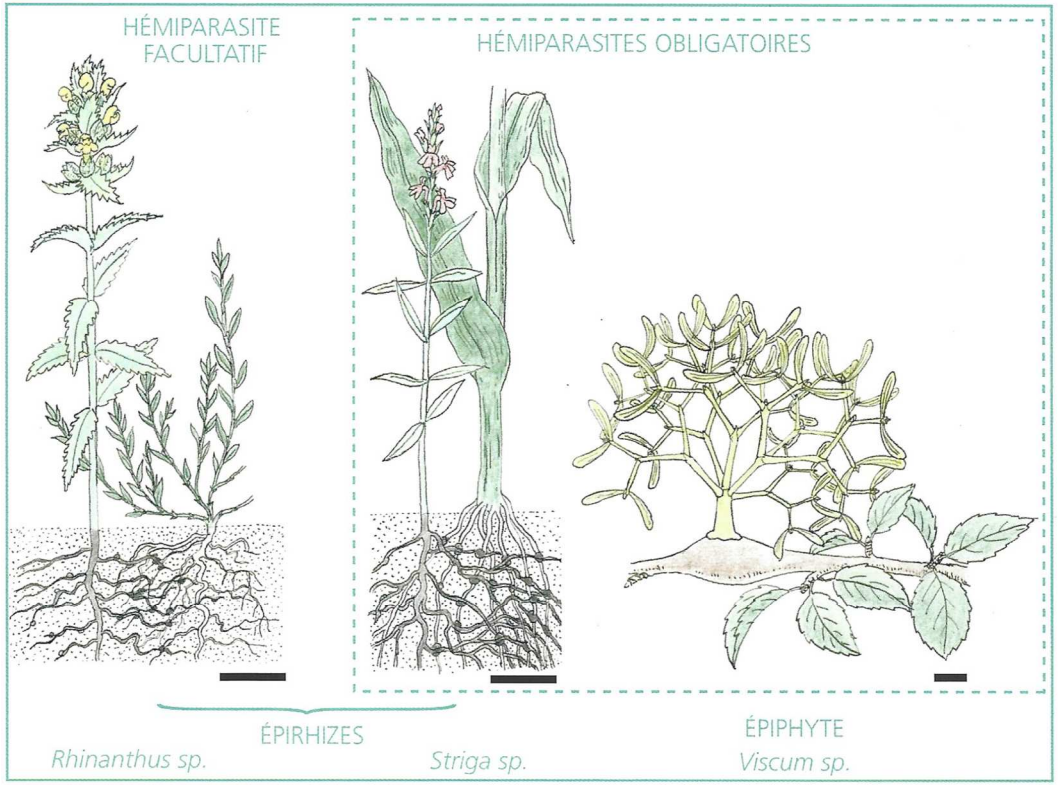


schéma hypothétique du transfert de saccharose de l'hôte au parasite selon un système de symport couplé à une pompe à protons

FIGURE 35. Modalités des échanges entre plante hôte et plante parasite.
D'après MEYER *et al.* (2008).

3. Généralisation : la diversité des plantes parasites

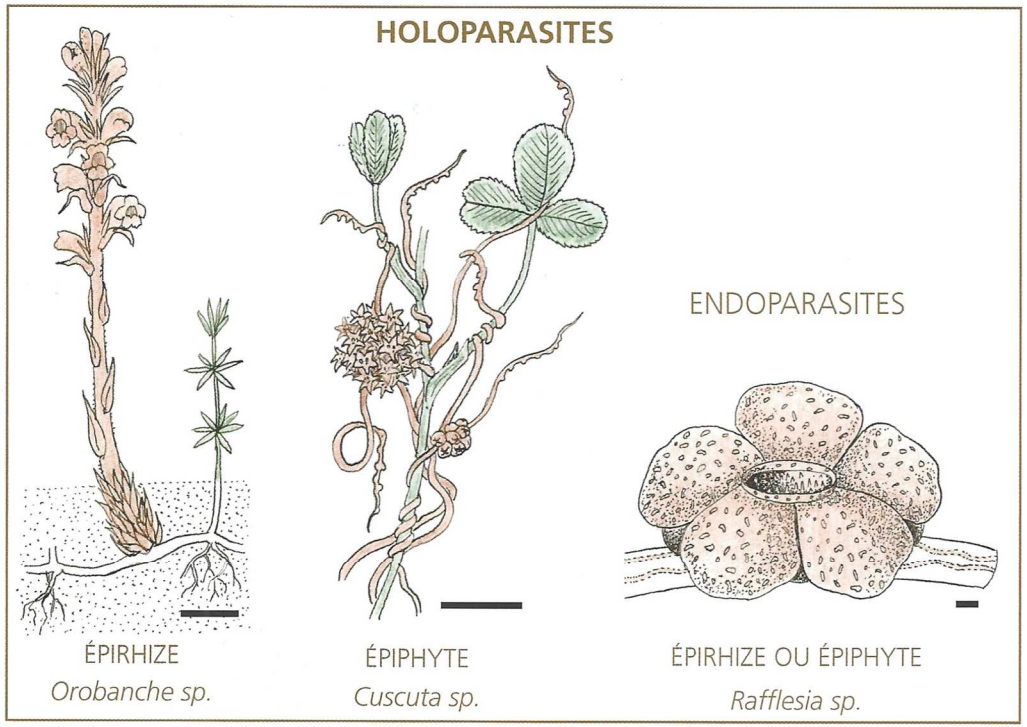
- Les **Angiospermes parasites** (figures 36-37) peuvent être divisées en :
  - **Hémiparasites** (88 % des cas) : ***plantes parasites capables de photosynthèse***. Parmi elles, certains sont des **parasites obligatoires** (***elles ne peuvent survivre sans parasiter un hôte***) alors que d'autres sont des **parasites facultatifs** (***elles peuvent vivre avec ou sans parasitisme***).
  - **Holoparasites** (12 % des cas) : ***plantes parasites incapables de photosynthèse***. Leur **parasitisme** est donc évidemment **obligatoire**.
- Selon la **localisation du branchement** des **plantes parasites**, on peut distinguer les **épiphytes** (***ancrées sur la tige de l'hôte***) et les **épirhizes** (***ancrées sur le système racinaire de l'hôte***) (figures 36-37).
- Les **Angiospermes endoparasites** (figure 37) sont très rares (***seules les fleurs sont externes à l'hôte***).



exemples d'hémiparasites

De gauche à droite : le rhinanthe (*Rhinanthus sp.*, Orobanchacées) parasitant ici une renouée des oiseaux (*Polygonum aviculare*, Polygonacées) ; le striga (*Striga sp.*, Orobanchacées) parasitant le sorgho ; le gui (*Viscum album*, Viscacées) parasitant un pommier (*Malus sp.*, Rosacées). Échelle = 1 cm.

FIGURE 36. Quelques exemples d'Angiospermes hémiparasites.
D'après MEYER *et al.* (2008).



exemples d'holoparasites
De gauche à droite : l'orobanche (*Orobanche sp.*, Orobanchacées) parasitant ici un gaillet (*Galium sp.*, Rubiacées) ; la cuscute (*Cuscuta sp.*, Cuscutacées) parasitant un trèfle (*Trifolium sp.*, Fabacées) ; la rafflésie (*Rafflesia sp.*, Rafflésiacées) parasitant une plante de la famille des Vitacées. Échelle = 1 cm.

FIGURE 37. Quelques exemples d'Angiospermes holoparasites (dont un cas d'endoparasite).
D'après MEYER *et al.* (2008).

IV. Des relations entre régime alimentaire et adaptations des pièces buccales chez les Insectes

Des **annexes** sont proposées en **complément du TP**.

- Les **pièces buccales des Insectes** ont été vues au travers de l'exemple des **Orthoptères** en première année (TP 2.3. Étude pratique du Criquet). Il s'agit ici d'illustrer la **variabilité** de ces pièces buccales.

Capacité exigible	✓ **Établir** le lien entre pièces buccales et régime alimentaire à partir de l'exemple des Insectes.

Activité 5. Étude pratique de pièces buccales d'Insectes

Comment l'étude d'Insectes ou de leurs pièces buccales montées entre lame et lamelle nous permet-elle de comprendre les relations structure-fonction au niveau de l'appareil buccal ?

Savoirs à construire	Pièces buccales des Insectes : - Type broyeur (Orthoptères, Coléoptères, Odonates…) - Type broyeur-lécheur (Hyménoptères) - Type piquer-suceur (Hémiptères, Diptères 'nématocères') - Types suceur-lécheur (Lépidoptères, Diptères Brachycères)

	Capacité ou attitude visée	Évaluation
Savoir-faire sollicités	Maîtriser un outil, un geste technique, un logiciel ➢ Microscope ➢ Loupe binoculaire	
	Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation	

Travail à faire
Étudiez les pièces buccales des échantillons et lames à votre disposition. Il vous faut **reconnaître** les structures et **faire le lien** avec le régime alimentaire.

Piste d'exploitation
Complétez le tableau bilan (tableau V) proposé.

A. Le type broyeur : des pièces buccales adaptées à des régimes alimentaires variés (exemples : Orthoptères, Coléoptères, Odonates)

- Les **Orthoptères** (Criquets, Grillons, Sauterelles…), **Coléoptères** (Scarabées, Cétoines, Hannetons…) et les **Odonates** (Libellules) possèdent un appareil de **type broyeur** qui est souvent considéré comme le **type « primitif »** d'organisation des **pièces buccales** chez les **Insectes Ptérygotes**.
- On notera notamment la présence des **mandibules développées** (figure 38).
- La majorité des **Orthoptères** sont **phytophages** : ils mangent souvent des **feuilles**, mais aussi des **graines**. Beaucoup d'**Ensifères (Sauterelles, Grillons)** sont toutefois **carnassiers**.
- Les **Odonates** sont tous **carnassiers**.
- Les **Coléoptères** peuvent être :
  - **Phytophages** dont :
    - **Phyllophages** (mangeant des **feuilles**) / **herbivores** (ex. Chrysomèles, Charançons)

Les pièces buccales seront décrites de l'avant vers l'arrière.

Le labre n'est pas un véritable appendice articulé, mais une simple expansion céphalique. En forme de pelle, il pousse les aliments vers les autres pièces buccales.

Les deux mandibules sont des appendices puissants constitués d'un seul article dur et denté. Leurs mouvements latéraux permettent à l'animal de couper et de broyer les aliments. À la loupe binoculaire, vous observerez :

- une spécialisation fonctionnelle en deux régions : en avant, la zone coupante, dotée de denticules aigus ; en arrière, la zone masticatrice, comportant des crêtes parallèles ;
- une brosse de soies fines, en arrière de la région molaire ; au repos, les brosses des deux mandibules constituent un écran filtrant devant la bouche.

Les deux maxilles sont des appendices pluriarticulés comportant un **palpe maxillaire** externe. Celui-ci joue un rôle sensoriel (tactile et gustatif) tandis que le reste de l'appendice permet de poursuivre la trituration des aliments amorcée par les mandibules.

Le labium comporte **une base impaire** sur laquelle s'articulent **deux palpes labiaux** et des pièces paires plus internes.

Ces pièces buccales permettent à l'animal de saisir, goûter, sentir, triturer et ingérer les aliments. Elles sont particulièrement puissantes. La forme des mandibules et des maxilles caractérise le **type broyeur**, type primitif présent chez de nombreux hexapodes.

D'après PEYCRU *et al.* (2013).

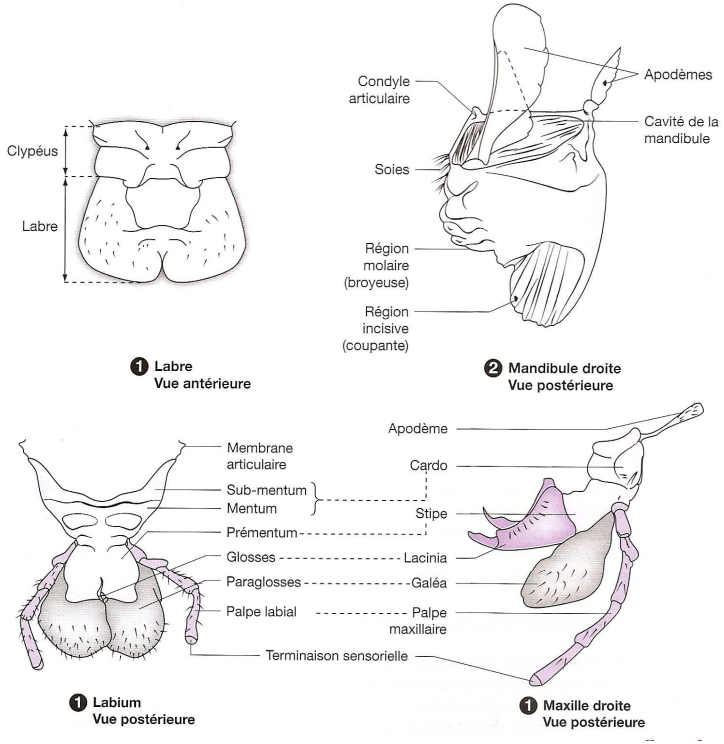
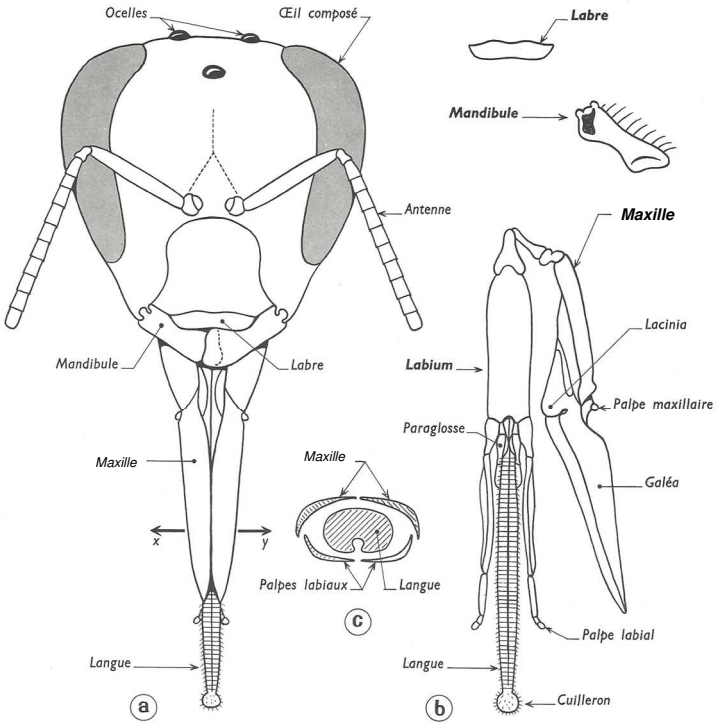


FIGURE 38. Vocabulaire détaillé des pièces buccales du Criquet. D'après BREUIL (2007).

- **Mangeant des racines ou des tubercules** comme le Doryphore qui ravage les cultures de Pommes de terre et autres Solanacées.
- **Granivores** (mangeant des **graines**, surtout **céréales**) (ex. Charançons).
- **Frugivores** (mangeant des **fruits**) (ex. certains Charançons).
- **Xylophages** (mangeant du **bois**) (ex. nombreuses larves, Scolytes…).

- **Carnassiers** (mangeant des **animaux**, souvent d'autres petites Arthropodes) (ex. Dytiques qui vivent en milieu aquatique – qui peuvent même manger des têtards ou de petits Tritons –, Carabes…).
- **Coprophages** (mangeant des **crottes**) (exemple des Bousiers ou Géotrupes).
- **Saprophages** (mangeant de la **matière en décomposition**) (ex. diverses larves du sol)
- **Nécrophages** (mangeant des **Animaux morts**) (ex. Dermestes)

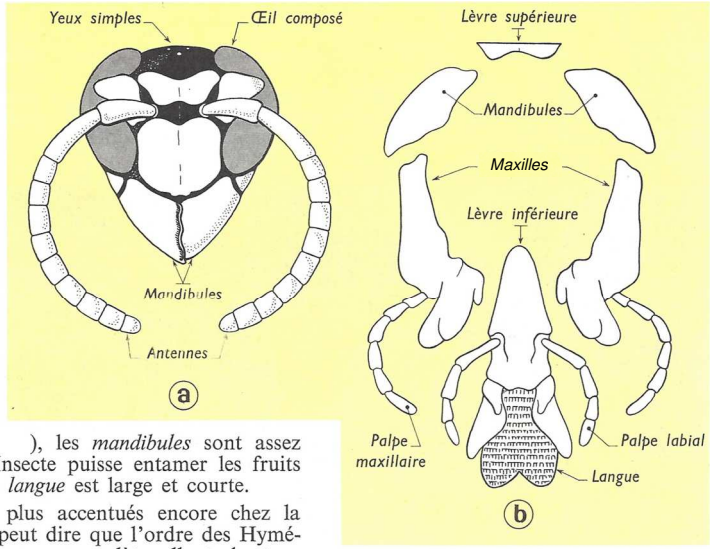
B. Le type broyeur-lécheur : des pièces buccales adaptées à une alimentation liquide (souvent nectarivore) (exemple : Hyménoptères)



Tête et pièces buccales de l'Abeille (ouvrière) :
a : Tête vue de face (pièces buccales réunies, vues par la face antérieure).
b : Pièces buccales dissociées, vues par la face postérieure.
c : Coupe de la trompe suivant xy (canal aspirateur + langue).

FIGURE 39. Pièces buccales de l'Abeille domestique *Apis mellifera* (type broyeur-lécheur très différencié). D'après VINCENT (1932).

Tête et pièces buccales de la Guêpe.
a : Tête vue de face.
b : Pièces buccales étalées.



Chez la **Guêpe** (fig.), les *mandibules* sont assez développées pour que l'Insecte puisse entamer les fruits et en broyer la pulpe ; la *langue* est large et courte.

Ces caractères sont plus accentués encore chez la *Fourmi*, si bien que l'on peut dire que l'ordre des Hyménoptères présente une gamme complète allant du type broyeur banal au type lécheur le plus perfectionné.

FIGURE 40. Pièces buccales de la Guêpe *Dolichovespula* sp. (type broyeur-lécheur moins différencié, plus proche du type broyeur). D'après VINCENT (1932).

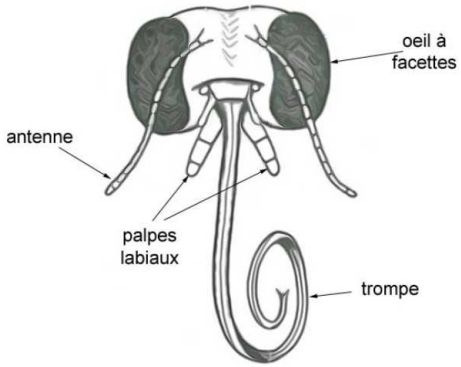
- Le **type buccal** des Hyménoptères est **broyeur-lécheur** (figures 39-40) : il y a ***soudure des glosses du labium*** qui forment une **langue** ou « trompe » à laquelle s'accolent les **paraglosses**, ce qui permet une **alimentation typiquement liquide ou visqueuse** ; les **maxilles** sont ***très développées*** et entourent la langue. Le type buccal peut toutefois être davantage **broyeur** chez **certains groupes** (figure 40).
- Les **palpes maxillaires** sont assez **réduits**.
- Les **mandibules** conservent une **taille importante** ; elles peuvent servir (selon les groupes) à la prédation, la défense, la découpe des végétaux…
- L'alimentation des **Hyménoptères** est **variée** et **très souvent liquide** (les larves, à l'alimentation plus diversifiée, ont un appareil broyeur) :
  - *Pollens ou nectar (cas des Abeilles mais aussi de la grande majorité des autres groupes)*
  - *Fruits (cas de nombreuses Guêpes, 'symphytes')*
  - *Appareil végétatif de plantes (cas de nombreux 'symphytes' et de leur larves – avec appareil broyeur)*
  - *Autres Arthropodes (cas de larves – avec appareil broyeur –, Cas parfois des Guêpes…)*
  - …

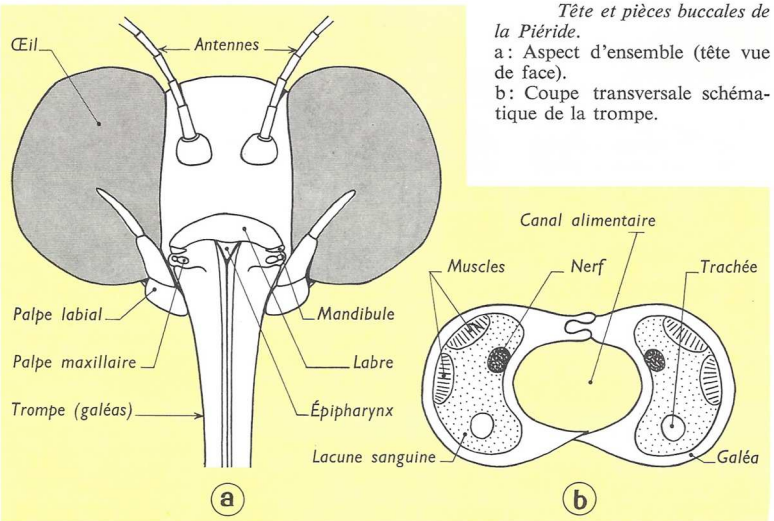
C. Le type suceur-lécheur

1. Cas des Lépidoptères : des organismes nectarivores (suceur-lécheur maxillaire)

- Les **Lépidoptères** présentent une **trompe** enroulée (et déroulable) qui définit un **type suceur-lécheur** (figure 41). Elle est constituée de **deux gouttières** formant un canal servant à aspirer les **sucs nutritifs**, le plus souvent du **nectar**. La trompe est formée par les ***galéas des maxilles qui sont fortement allongées et reliées entre elles***. Toutes les autres pièces buccales sont **atrophiées** ou **absentes** à l'exception des **palpes labiaux** (qui protègent la trompe lorsqu'elle est enroulée au repos).

Certains Lépidoptères ont une **trompe atrophiée** et ne se nourrissent pas à l'état adulte.





Tête et pièces buccales de la Piéride.
a : Aspect d'ensemble (tête vue de face).
b : Coupe transversale schématique de la trompe.

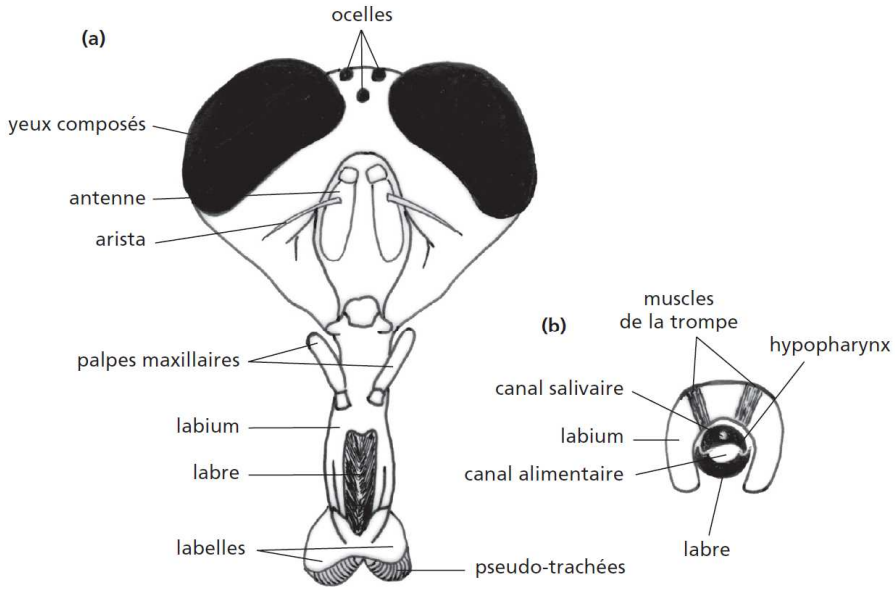
FIGURE 41. Appareil buccal de Lépidoptère. © A. FRAVAL (INRA) http://ephytia.inra.fr/fr/C/11162/hypp-Lepidopteres (octobre 2015) et VINCENT (1962)

2. Cas des Diptères Brachycères (Mouches) : des organismes se nourrissant souvent de liquides, souvent des matières putréfiées (appareil suceur-lécheur labial)

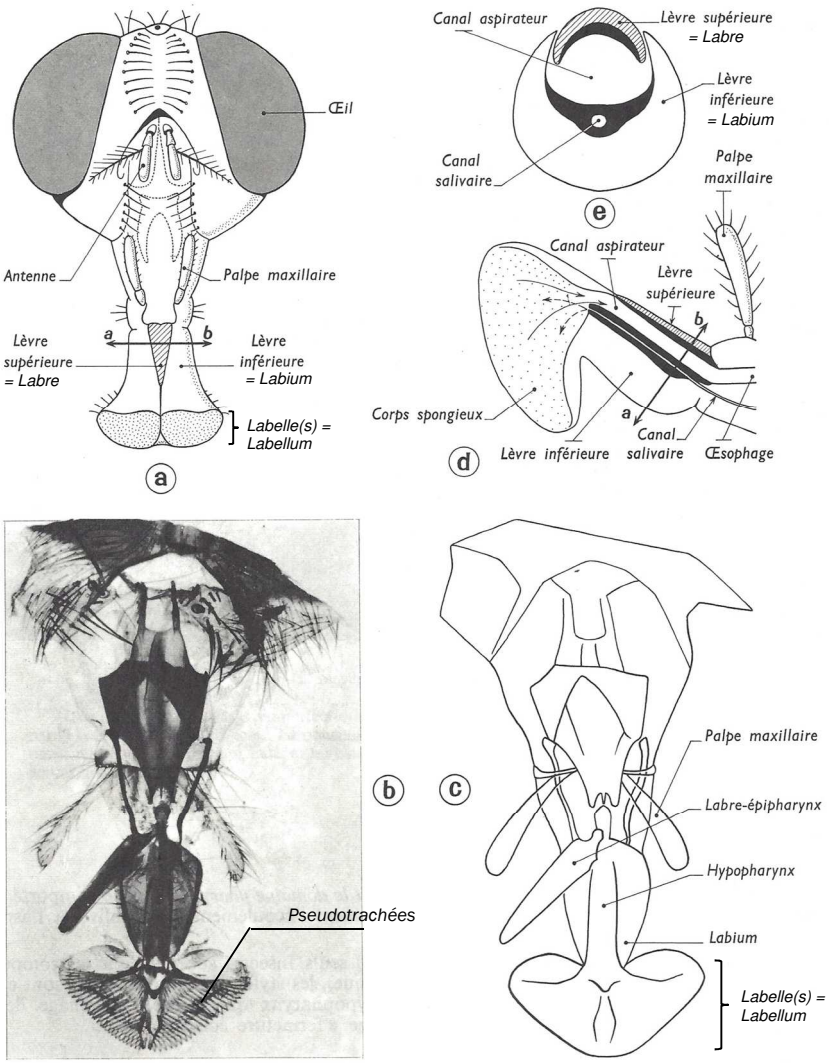
- Les **pièces buccales des Diptères** sont, pour l'essentiel, associées en une **trompe** (= **proboscis**) dont est partie constituante le **labellum** (***palpes labiaux allongés et fusionnés***). On peut distinguer **deux types buccaux entre lesquels existent des états intermédiaires** (figure 42) :
  - Le **type suceur** ou **suceur-lécheur** (plutôt caractéristique des **Brachycères** comme les Mouches) : ces pièces buccales ***permettent l'absorption d'aliments liquides***. Cette trompe correspond à un ***développement du labium dont la partie terminale forme un disque qui correspond au labellum (= labelle[s])***. L'intérieur de la trompe comprend une **gouttière** où circulent les liquides alimentaires qui se ramifie dans le disque en **nombreuses pseudotrachées** favorisant la **capillarité**. Les **palpes maxillaires** sont nettement visibles **à l'extérieur de la trompe**.
  - Le **type piqueur** ou **piqueur-suceur** (voir plus loin).

Notons que **certaines espèces de Brachycères sont aussi hématophages** et peuvent présenter un **type plutôt « piqueur »** (comme les Taons, la Mouche Tsé-tsé ou Glossine…) (voir plus loin).

- **L'alimentation** est **variée** et peut comprendre des **matières putréfiées** (fruits en décomposition, crottes…), du nectar (cas de Syrphes)…



Pièces buccales de *Calliphora*.
(a) vue de face ; **(b)** coupe au niveau de la trompe.

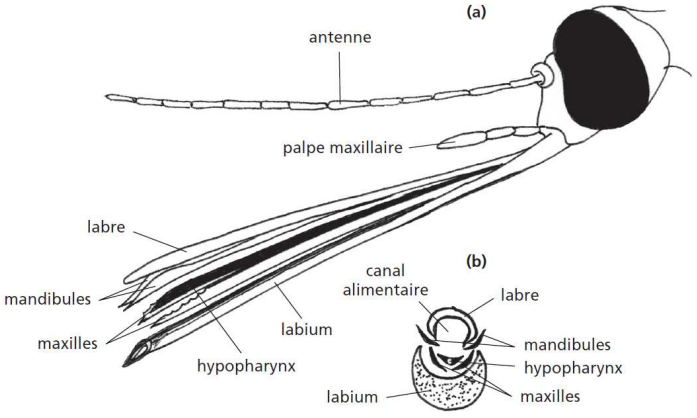


Tête et pièces buccales de la Mouche.
a : Aspect d'ensemble (tête vue de face).
b et c : Trompe isolée, montée en préparation microscopique.
d : Coupe longitudinale de la trompe.
e : Coupe transversale très schématique, suivant *ab*.
En *d* et *e*, épipharynx et hypopharynx sont figurés en noir.

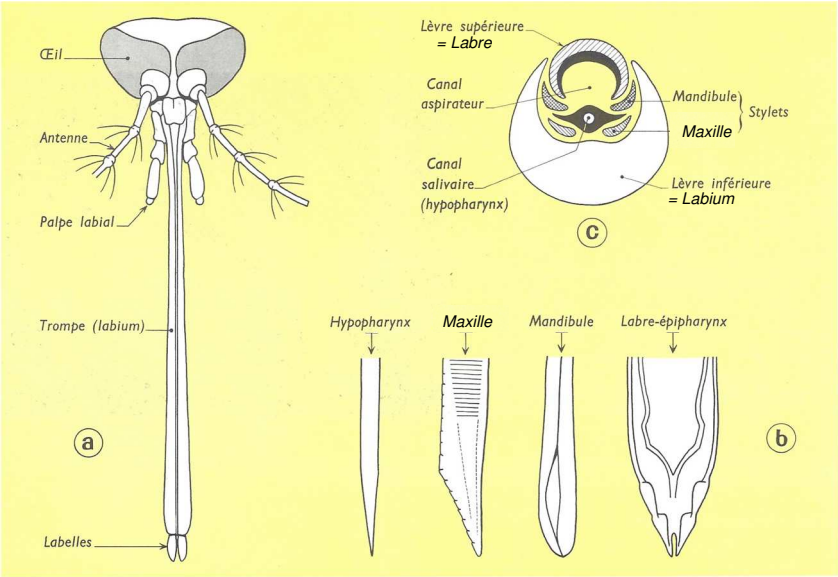
FIGURE 42. Pièces buccales de Diptères : Brachycères de type suceur.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b) [à gauche] et d'après VINCENT (1962) [à droite].

D. Le type suceur-piqueur

1. Cas des Diptères 'nématocères' (Moustiques…) et de certains Brachycères (Glossines, Taons…) : des organismes généralement hématophages



Pièces buccales du moustique.
(a) vue externe, **(b)** coupe transversale des pièces bucales.



Tête et pièces buccales du Moustique femelle.
a : Aspect d'ensemble (tête vue de face).
b : Extrémités des stylets.
c : Coupe transversale schématique de la trompe.

FIGURE 43. Pièces buccales de Diptères : 'nématocères' (type piqueur-suceur).
D'après PEYCRU *et al.* (2010b) et VINCENT (1962).

- Comme nous le disions plus haut, il existe aussi, chez les **Diptères**, le **type piqueur** ou **piqueur-suceur** (plutôt caractéristique des **'nématocères'** comme les Moustiques) : ces pièces buccales permettent de **piquer**, soit des **végétaux** (cas des Tipules ou Cousins qui s'alimentent de **sève élaborée**), soit des **animaux** (il y alors **hématophagie**, comme chez les Moustiques). **L'ensemble des pièces buccales est alors fusionné dans une trompe** formant un **stylet piqueur** (figure 43).

Notons que **certaines espèces de Brachycères sont aussi hématophages** et peuvent présenter un **type plutôt « piqueur »** (comme les Taons, la Mouche Tsé-tsé ou Glossine…) (figure 44).

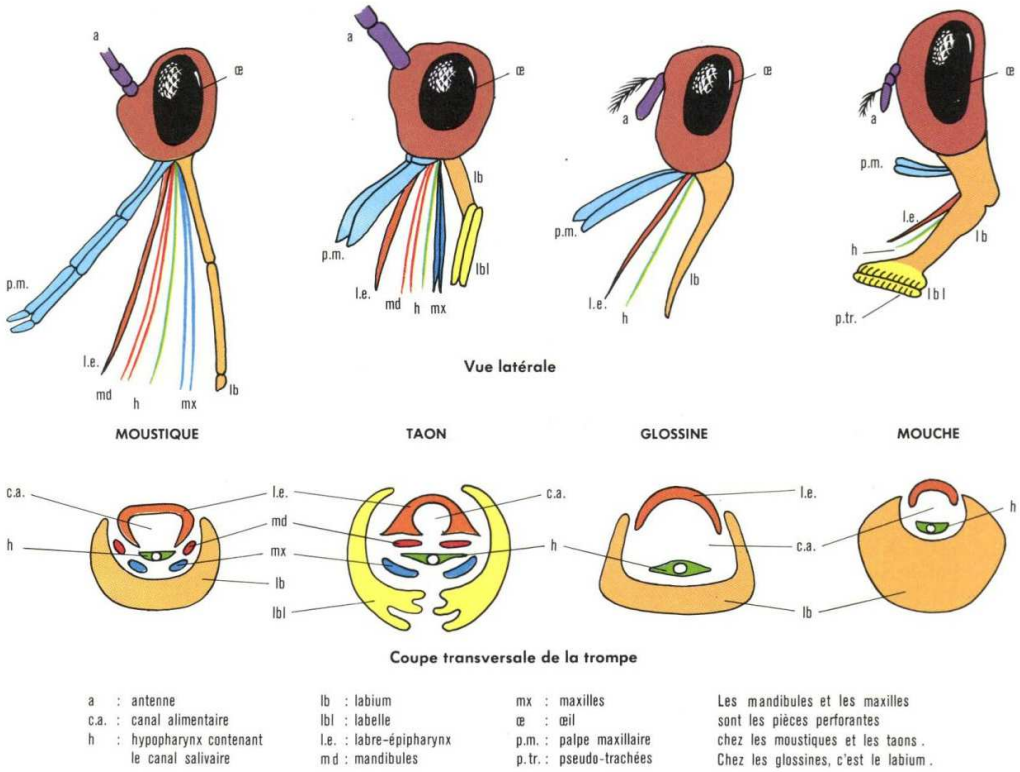


FIGURE 44. Diversité des Pièces buccales de Diptères [*pour information*].
http://www.lenaturaliste.net/forum/viewtopic.php?f=221&t=11234&start=30 (octobre 2015)

*Selon les auteurs, les **palpes** visibles sont **les palpes labiaux** ou **maxillaires**…*
Impossible de trancher avec la bibliographique disponible en langue française comme anglaise…

2. Cas des Hémiptères : un rostre piqueur permettant la succion de liquides comme la sève élaborée

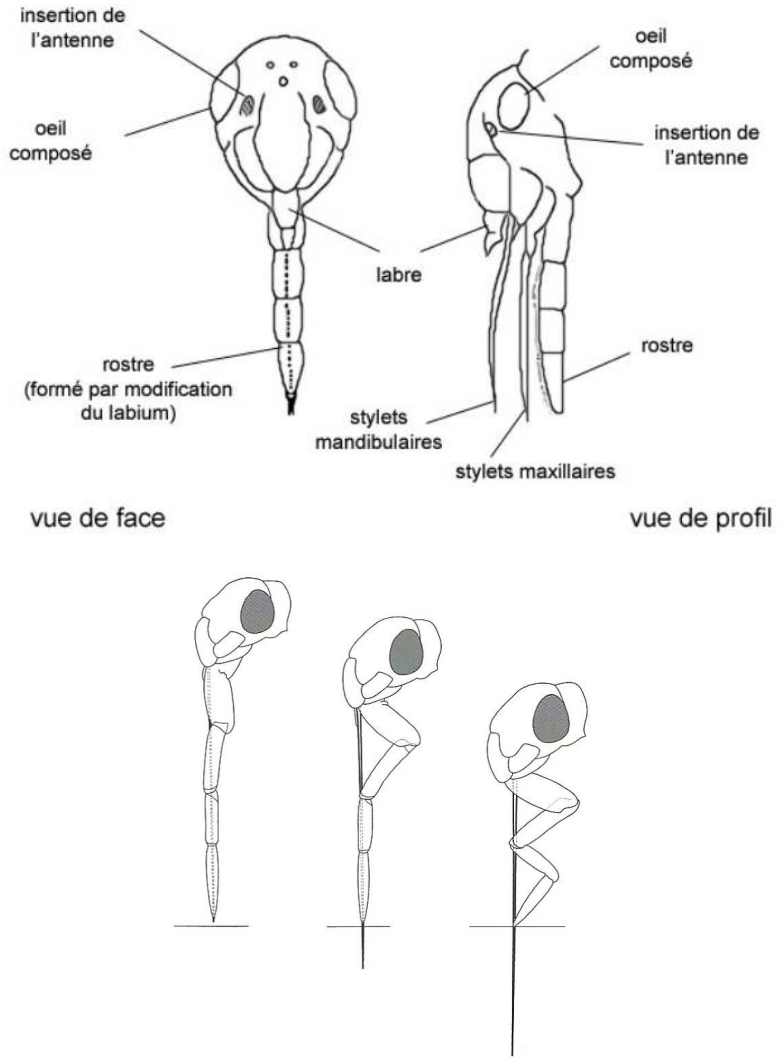
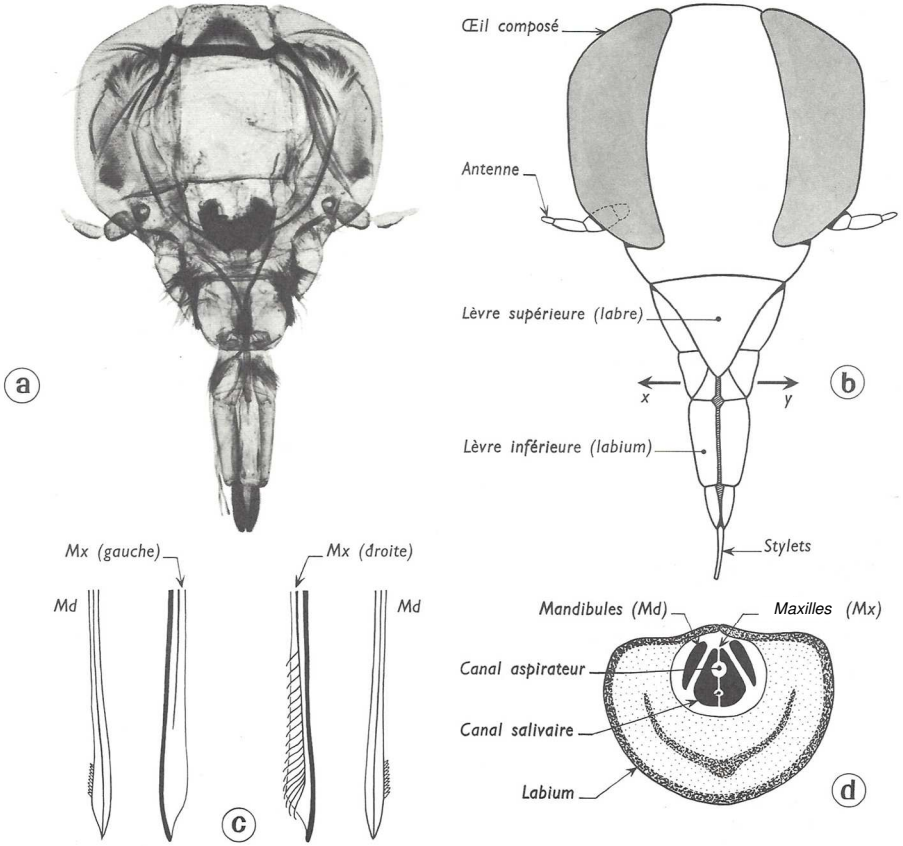


FIGURE 45. Rostre d'Hémiptère (à droite : stylets artificiellement sortis ; en bas : fonctionnement du rostre)
© A. FRAVAL (INRA) http://ephytia.inra.fr/fr/C/11349/hypp-Punaises (octobre 2015)
En bas d'après GARROUSTE (2015)

- Les **Hémiptères** (Punaises, Cochenilles, Pucerons…) la présence d'un **rostre** en aiguille (**appareil buccal de type piqueur-suceur**) qui permet l'**alimentation par des liquides** (figures 45-46). Le **fourreau du rostre** est composé du **labium** qui s'est étendu ; il comprend deux **stylets** dérivant des **mandibules** et des **maxilles**. *Il y a* ***perte des palpes labiaux*** *et des* ***palpes maxillaires***. Le **fourreau se plie** lors du fonctionnement du stylet.

Les **Hémiptères** sont ***capables d'injecter des enzymes qui permettent de digérer les tissus des organismes servant d'alimentation*** ; on parle d'**exodigestion** car ce processus a lieu à l'extérieur de l'animal. Si donc les Hémiptères s'alimentent fondamentalement de **liquides**, les **tissus exodigérés** sont également **fréquents**.



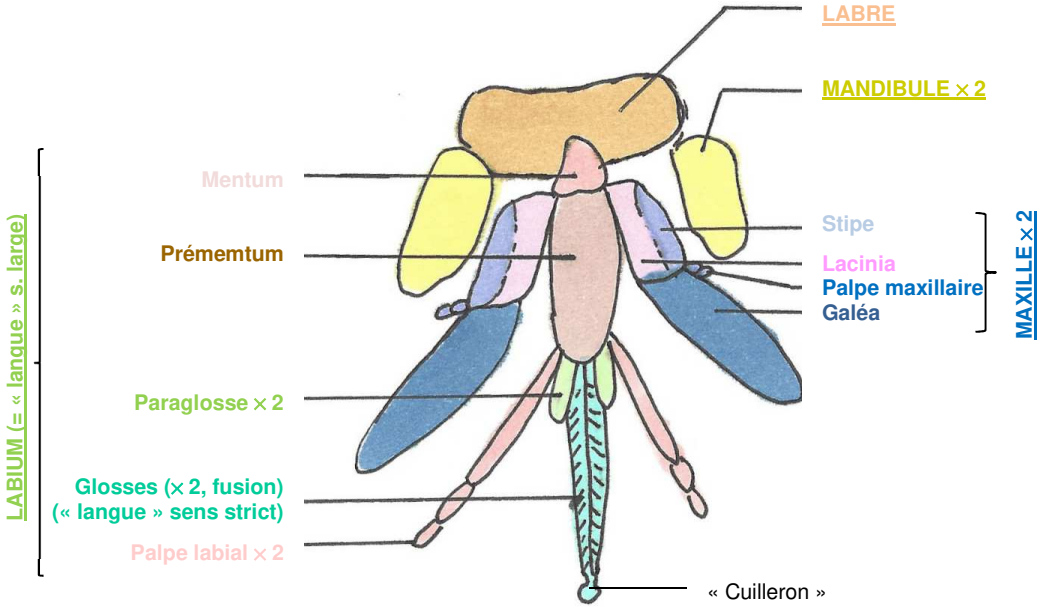
Tête et pièces buccales de la Notonecte.
a et b : Tête vue de face.
c : Extrémités de quatre stylets.
d : Coupe du rostre suivant *xy*.

FIGURE 46. Rostre d'Hémiptère (autre vision).
D'après VINCENT (1962)

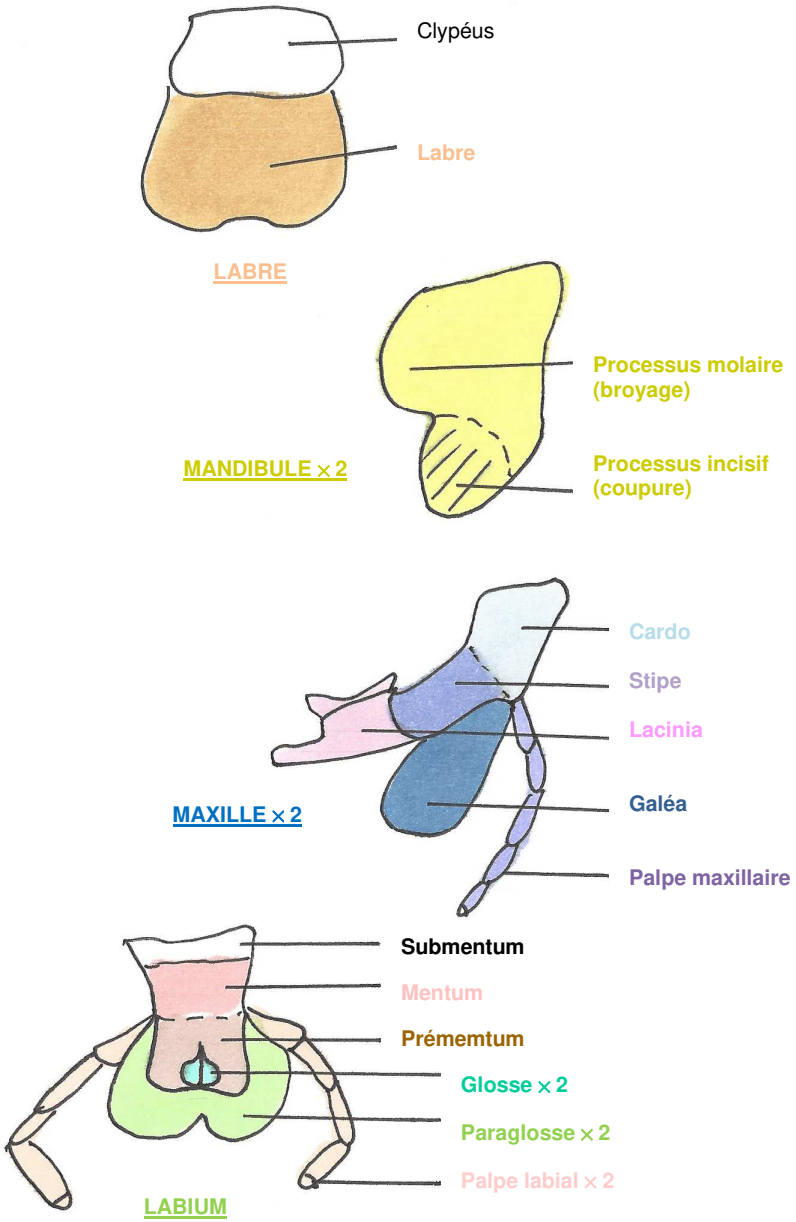
- Les **Hémiptères** sont **majoritairement** **phytophages** et peuvent apporter des **maladies parasitaires aux plantes** en plus de les **ravager**. Il existe en outre, chez les **Punaises**, des espèces **carnivores** (comme la Réduve), **détritivores**, **hématophages** (ex. Punaise des lits) et même **nécrophages**.

E. Bilan

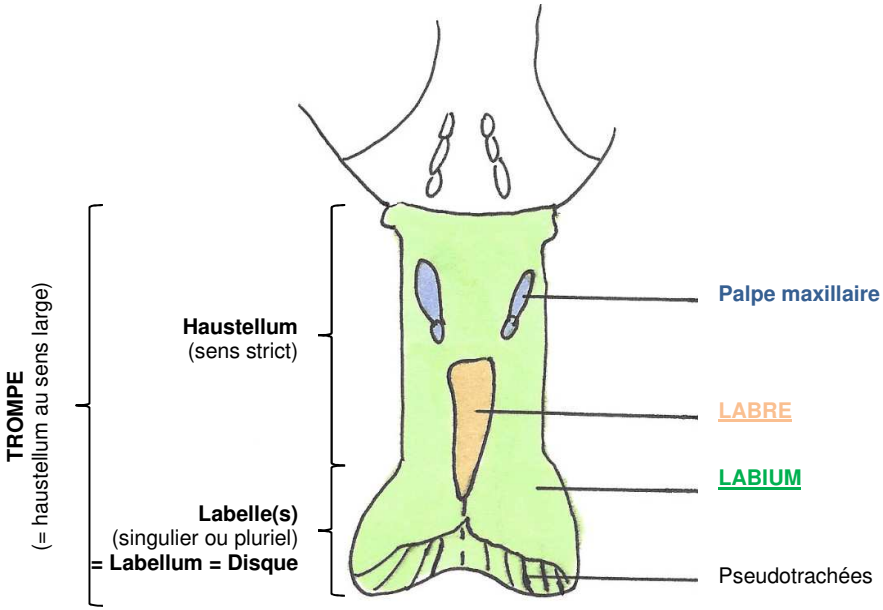
- Les figures suivantes (non numérotées) permettent de **comparer les pièces buccales** dans leur organisation.
- Le tableau V (à compléter) affine cette **comparaison**.

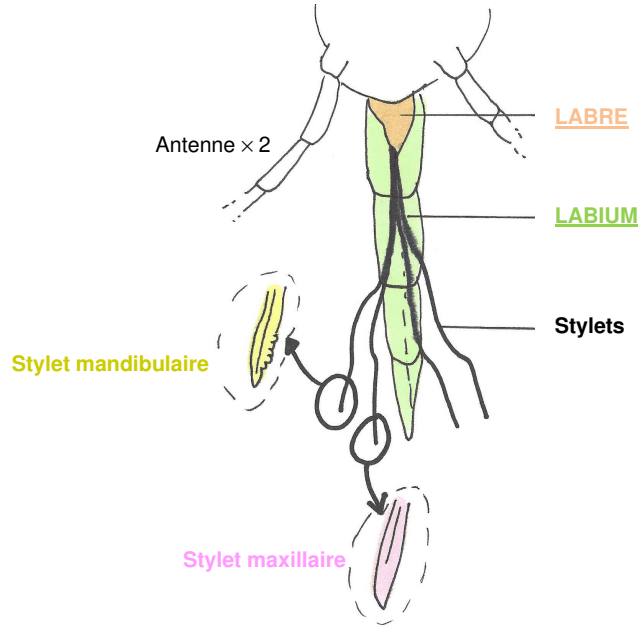


Pièces buccales de l'Abeille domestique *Apis mellifera* [type broyeur-lécheur]. *Original.*

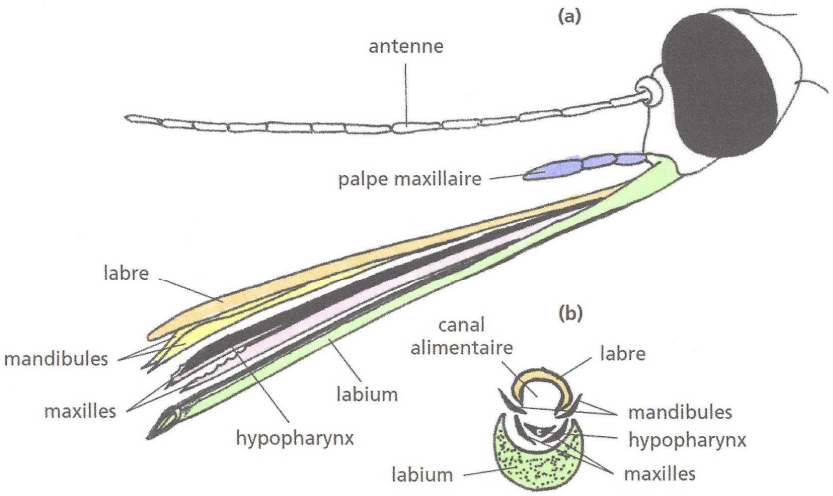


Vocabulaire détaillé des pièces buccales du Criquet [type broyeur]. *Original.*



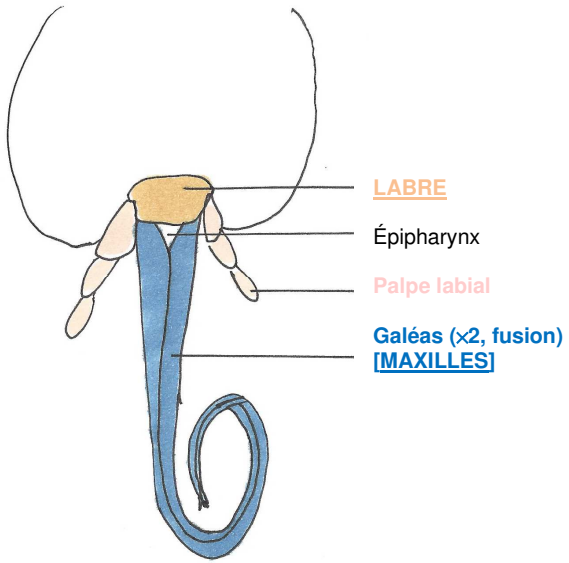


⮝ **Rostre d'hémiptère (à droite : stylets artificiellement sortis) [type suceur-piqueur].** *Original.*



Pièces buccales du moustique.
(a) vue externe, (b) coupe transversale des pièces bucales.

⮝ **Pièces buccales de Diptères : Brachycères en haut (type suceur), 'nématocères' en bas (type piqueur-suceur).**
Original + d'après PEYCRU *et al.* (2010b).



⮝ **Appareil buccal de Lépidoptère [type lécheur].** *Original.*

TABLEAU V. Comparaison de l'appareil buccal des groupes d'Insectes étudiés.

Type buccal	Groupe	Pièces buccales				Régime alimentaire
		Labre	Mandibules	Maxilles	Labium	
BROYEUR	**Orthoptères** (Criquets, Sauterelles, Grillons) **Odonates** (Libellules) **Coléoptères** (Scarabées, Hannetons…)	**Présent** (*repousse les aliments vers la bouche*)	**Développées** (*rôle masticateur*)	**Dentées** (*rôle masticateur*) + Palpe (*rôle sensoriel*)	**Présent** (*repousse les aliments vers la bouche*) + 2 palpes (*rôle sensoriel*)	**Tous types** de régimes alimentaires (herbivorie, granivorie, frugivorie, zoophagie…)
BROYEUR-LÉCHEUR	**Hyménoptères** (Abeilles, Guêpes, Fourmis…)	**Présent** (*peut repousser les aliments vers la bouche*)	**Développées** (*rôles annexes : nourrissage de larve, défense, construction de nid…*)	**Allongées en forme de sabre** (**galéa** développée) + Palpe réduit (*rôle sensoriel*)	**Développé et allongé** (notamment les **glosses** >> **langue** *aspirant les liquides*) + 2 palpes (*rôle sensoriel*)	Surtout **nectarivorie** (mais possibilité d'ingérer **d'autres liquides** : espèces **frugivores** voire **phyllophages** ou **carnassières**)
SUCEUR-PIQUEUR	**Hémiptères** (Punaises, Cochenilles…)	**Réduit**	Transformées en **stylets perforateurs**	Transformées en **stylets perforateurs** et **aspirants** (présence d'un **canal aspirateur** *assurant une alimentation liquide* et d'un **canal salivaire** *pouvant injecter des enzymes*) Palpes absents	**Très développé** et **allongé** : forme le **fourreau** du **rostre** *protégeant les stylets* Palpes absents	**Sèves**, **tissus végétaux exodigérés** Parfois **carnassières** (Punaises aquatiques consommant des **tissus animaux exodigérés**) ou **hématophages**
	Diptères 'nématocères' (Moustiques, Tipules) et quelques **Brachycères**	**Allongé** : *fermeture de la gouttière labiale* + formation d'un **canal alimentaire** (*succion de liquide*)	**Stylets piqueurs**	**Stylets piqueurs** + Palpe (*rôle sensoriel*)	**Allongé** en forme de **gouttière** (*protège les stylets + rôle piqueur*) Palpes absents	Souvent **hématophages** Tipules : consomment des **sèves**
SUCEUR-LÉCHEUR	**Diptères Brachycères** (Mouches) ***Suceur-lécheur labial***	**Réduit**	**Absentes**	Absentes > ne demeurent que les palpes réduits (*rôle sensoriel*)	**Hypertrophié** en une **trompe** dont l'extrémité forme le **labelle** (avec **pseudotrachées** *favorisant l'alimentation liquide par capillarité*) Palpes absents	**Liquides variés**, souvent **matières putréfiées**
	Lépidoptères (Papillons) ***Suceur-lécheur maxillaire***	**Réduit**	**Très réduites ou absentes**	**Galéas très allongées** en une **trompe** dévaginable (canal au centre : *succion de nectar*)	**Très réduit** ; permanence des palpes (*rôle sensoriel*)	**Nectarivorie**

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 ré-utiliser 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.

- *Dynamiques trophiques*
° **Réseau trophique**
° **Pyramides écologiques**
[Avoir compris la distinction entre producteurs / consommateurs / décomposeurs]

- *Nodosités*
° **Organisation** d'une nodosité
° **Fonctionnement** d'une nodosité (échanges trophiques associés)
° **Dialogue moléculaire** à l'origine d'une nodosité
° **Nodulation**
° Tableau des **adaptations**

- *Petite Douve*
° **Cycle de vie** (à savoir expliquer)
° Animal **adulte**
° Tableau des **adaptations**

- *Cuscute*
° **Haustorium** (organisation)
[° Modalités d'**échanges trophiques**]
[Connaître la diversité des Angiospermes parasites : typologie]

- *Pièces buccales d'Insectes*
° Représentation schématique des **principaux types buccaux** (voir annexe)
° **Tableau comparatif**

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** :
° **Exploiter/reconnaître** des **supports concrets** et **documents** en lien avec les **objets biologiques** présentés : Nodosités, Cuscute, Douve, pièces buccales.

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, 2e édition (1e édition 2007).

BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1998). *Travaux pratiques de biologie animale. Zoologie, embryologie, histologie.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 1970).

BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1983). *Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens. Tome **2**.* Dunod, Paris, 3e 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.* 2e édition (1e 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 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e 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 2e 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.

GARROUSTE, R. (2015). *Hémiptères de France, de Belgique, du Luxembourg et de Suisse.* Delachaux et Niestlé, Lausanne (CH).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re 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, 2e édition (1e édition 1998).

HEUSSER, S. & H.-G. DUPUY (2015). *Atlas de biologie animale.* Dunod, Paris.

HICKMAN, Jr., C. P. & L. B. KATS (2006). *Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology.* McGraw-Hill, 13e édition.

HICKMAN, Jr., C. P., L. S. ROBERTS, S. L. KEEN, A. LARSON, H. l'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, 3e édition (1e 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, 2e édition (1e édition 1996).

MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). *Brock. Biologie des micro-organismes.* Pearson Education France, Paris, 11e édition américaine (2006).

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).
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.
OTRANTO, D. & D. TRAVERSA (2002). A review of dicrocoeliosis of ruminants including recent advances in the diagnosis and treatment. *Veterinary Parasitology*, **107**: 315-335.
PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).
PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e 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 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e 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 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e 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, 2e édition (1e 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, 3e édition (1e 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) (4e édition, 1974). *Atlas de biologie cellulaire.* Masson, 124 pages.
ROLAND, J-C., H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008*a*). *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 (2008*b*). *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 1re année.* Ellipses, Paris.
SEGARRA, J. (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ, C. MEUNIER & E. PIÈTRE (2015). *Biologie BCPST 2e 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 N_2 des légumineuses à graines : impacts agronomiques et environnementaux. *Innovations agronomiques*, **43** : 139-160.

Plan du TP

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Des liens trophiques dans un écosystème : l'exemple d'une chaîne alimentaire dans l'écosystème prairial 2
- **A. Diversité des organismes de la prairie et de son sol** 2
- **B. Réseau trophique simplifié d'une prairie** 3
- **C. Pyramides écologiques (effectifs, biomasses, énergies)** 3
- **D. Exploitation de ces données : les idées à retenir** 3

II. Un exemple de symbiose : les nodosités racinaires de Fabacées (avec des Bactéries « Rhizobium ») 4
- **A. Étude pratique** 4
- **B. Aspects théoriques et fonctionnels** 7
  - 1. Une association réciproquement profitable qui permet la nutrition azotée de la plante et la récupération de métabolites carbonés par la bactérie 7
  - 2. Une association localisée au niveau de nodosités racinaires 9
    - a. Organisation et zonation des nodosités racinaires [cas des nodules indéterminés] 9
    - b. Nodules indéterminés ou déterminés [pour information ?] 10
  - 3. Fonctionnement des nodosités : un partage des tâches mutuellement avantageux 10
    - a. Une fixation de diazote atmosphérique par la nitrogénase des Bactéries symbiotiques qui permet ensuite la production d'acides aminés par les deux partenaires 12
    - b. Une protection de la nitrogénase par la leghémoglobine produite par la Fabacée 12
    - c. Une fourniture de photoassimilats carbonés aux bactéroïdes par la Fabacée 12
- **C. Une mise en place des nodosités initiée par la plante et associée à un dialogue moléculaire** 12
  - 1. Une mise en place initiée par la plante en cas de faible disponibilité en nitrates dans le milieu [inclus : intérêt agronomique] 12
  - 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 13
  - 3. Les étapes de la mise en place d'une nodosité : la nodulation 14
- **D. Bilan : les adaptations des protagonistes de la symbiose à différentes échelles** 18

III. Deux exemples de parasitisme 18
- **A. Un exemple de parasite animal : la Petite Douve du foie de Mouton Dicrocoelium dentriticum, un Plathelminthe parasite** 18
  - 1. Classification de la Petite Douve du foie de Mouton Dicrocoelium dentriticum, un Plathelminthe parasite 18
  - 2. Un cycle parasitaire trixène (= à 3 hôtes) comprenant 2 hôtes intermédiaires (Escargot, Fourmi) et un hôte définitif (Mammifère) 19
  - 3. Étude pratique du cycle de développement 20
    - a. Les œufs, organes de résistance et de dissémination s'échappant des Mammifères par les excréments 20
    - b. La larve miracidium, larve ciliée issue l'éclosion chez les Escargots 20
    - c. Les sporocystes puis les cercaires, états larvaires provenant du stade miracidium chez les Escargots 21
    - d. Des cercaires aux métacercaires chez la Fourmi 21
    - e. Des métacercaires aux Douves chez le Mouton (ou autre Mammifère brouteur) 22
  - 4. La Petite Douve dans le foie de Mouton (ou d'un autre Mammifère) : organisation et adaptation à la vie parasitaire 22

a. Organisation de l'adulte 22
b. Adaptations à la vie parasitaire 23
B. Un exemple de végétal parasite : la Cuscute 24
1. Une organisation anatomique et histologique montrant des suçoirs (ou haustoria), dispositifs d'ancrage sur l'hôte et d'absorption de sèves 24
2. Un double prélèvement de sèves 25
3. Généralisation : la diversité des plantes parasites 25

IV. Des relations entre régime alimentaire et adaptations des pièces buccales chez les Insectes 26
A. Le type broyeur : des pièces buccales adaptées à des régimes alimentaires variés (exemples : Orthoptères, Coléoptères, Odonates) 26
B. Le type broyeur-lécheur : des pièces buccales adaptées à une alimentation liquide (souvent nectarivore) (exemple : Hyménoptères) 27
C. Le type suceur-lécheur 28
1. Cas des Lépidoptères : des organismes nectarivores (appareil suceur-lécheur maxillaire) 28
2. Cas des Diptères Brachycères (Mouches) : des organismes se nourrissant souvent de liquides, souvent des matières putréfiées (appareil suceur-lécheur labial) 29
D. Le type suceur-piqueur 30
1. Cas des Diptères 'nématocères' (Moustiques…) et de certains Brachycères (Glossines, Taons...) : des organismes généralement hématophages 30
2. Cas des Hémiptères : un rostre piqueur permettant la succion de liquides comme la sève élaborée 31
E. Bilan 32

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 35
Références 35
Plan du TP 36

© 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 novembre 2017 • Dernière actualisation : mars 2020.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.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.