

CHAPITRE 39

Réponses défensives des plantes

Aperçu du chapitre

- 39.1 Protections physiques
- 39.2 Protections chimiques
- 39.3 Animaux protecteurs de plantes
- 39.4 Réponses systémiques aux prédateurs



Introduction

Les plantes sont constamment agressées par des virus, des bactéries, des champignons, des animaux et même par d'autres plantes. De nombreux types de mécanismes de défense ont vu le jour au cours de l'évolution, qui bloquent ou tempèrent l'invasion. Diverses relations entre plante et prédateur ont fait l'objet de coévolution, la plante étant gagnante durant certaines périodes tandis que le prédateur prend le dessus à d'autres périodes, suite à une nouvelle adaptation offensive. La première ligne de défense des plantes est constituée par des parois cellulaires épaisses couvertes d'une forte cuticule. L'écorce, des épines et même des trichomes peuvent décourager un insecte affamé. Lorsque cette première ligne de défense échoue, un arsenal de toxines peut prendre la relève. Nombre de ces molécules n'ont pas d'effet sur la plante, mais sont transformées en composés toxiques par des microorganismes hôtes de l'intestin de l'herbivore. La production d'un arsenal de toxines requiert cependant de l'énergie, aussi des moyens de défense alternatifs ont-ils vu le jour ; ils font appel à des réponses induites qui protègent et préviennent d'attaques ultérieures.

39.1 Protections physiques

Objectifs

1. Identifier les composés produits par l'épiderme qui protègent la plante d'invasions
2. Décrire les étapes de l'invasion d'une feuille par un champignon
3. Décrire deux associations bénéfiques entre plante et microorganisme

Alors que des facteurs abiotiques tels que le climat et le feu représentent de véritables menaces pour les plantes, immobiles, des dangers plus considérables sont constitués par des virus, bactéries, champignons, animaux et même par d'autres plantes. Ces ennemis peuvent prélever les ressources nutritives des plantes, ou utiliser leurs mécanismes de réplication de l'ADN pour se répliquer eux-mêmes. Certains prédateurs tuent les cellules immédiatement, provoquant des nécroses (tissus morts). Certains insectes prélèvent les sucres dans le phloème et, ce faisant, introduisent incidemment des virus ou des bactéries qu'ils véhiculent.

Le danger présenté par ces prédateurs est limité si leurs propres prédateurs naturels sont présents dans le milieu. Un des problèmes



Figure 39.1 L'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*).

Cette espèce d'origine asiatique est récemment devenue envahissante en Amérique du Nord, où elle a été introduite sans aucun de ses prédateurs naturels ; elle y constitue un cauchemar pour les agriculteurs.

majeurs liés à des espèces envahissantes exogènes est l'absence de prédateurs naturels de ces insectes ; c'est le cas par exemple de l'agrile du frêne, *Agrilus planipennis*, d'origine asiatique mais introduit en Amérique du Nord (figure 39.1).

Les tissus de revêtement constituent la première ligne de défense

La première défense, que toutes les plantes possèdent, est constituée par leurs tissus de revêtement (voir chapitre 36). Des couches de matériaux lipidiques protègent les surfaces exposées des plantes à l'égard des attaques et des déperditions d'eau : les organes aériens des plantes sont couverts de cutine et de cires, complexes formés de l'association d'acides gras à longues chaînes ; la **subérine**, un autre type de complexe d'acides gras, est localisée dans les parois cellulaires d'organes souterrains des plantes ; c'est elle qui constitue le cadre de Caspari, imperméable à l'eau. Les parties internes des plantes, riches en nutriments, sont aussi protégées par des inclusions de silice, des trichomes, de l'écorce et même des épines.

Des prédateurs traversent les défenses externes

Les défenses mentionnées ci-dessus peuvent être contournées de plusieurs manières. Des blessures mécaniques ouvrent un passage permettant la pénétration de microorganismes. Des nématodes parasites utilisent leurs pièces buccales tranchantes pour franchir les parois cellulaires ; certaines espèces induisent les cellules de la plante à se diviser et à produire une croissance tumorale, appelée galle (figure 39.2), tandis que d'autres se fixent à une cellule unique qui s'agrandit et transfère des glucides au nématode. Dans certains cas, la blessure infligée facilite l'infection de la plante par d'autres pathogènes, parmi lesquels des champignons (figure 39.3). La simple présence de bactéries à la surface des feuilles accroît le risque de détérioration due au gel : les bactéries y fonctionnent comme sites de nucléation et les cristaux de glace produits peuvent endommager les feuilles.



a. 500× **b.**



Figure 39.2 Des nématodes s'attaquent aux racines de plantes cultivées. **a.** Un nématode se fraye un passage à travers l'épiderme d'une racine. **b.** Les nématodes à galles forment des tumeurs sur les racines.

Des champignons détectent le point faible de l'épiderme, à savoir les stomates, par lesquels ils pénètrent dans la plante. La figure 39.4 montre les phases de l'invasion fongique, qui peut comprendre les étapes suivantes :

1. Les spores, transportées par le vent, sont déposées sur les feuilles. Un tube de germination émerge de la spore. L'hôte doit être reconnu pour que la germination ait lieu.
2. La spore germante forme un coussinet adhésif lui permettant de coller à la feuille.
3. Des hyphes croissent dans l'apoplasme et s'accrochent à la membrane plasmique.
4. Les hyphes se différencient en structures spéciales appelées haustories. Celles-ci gonflent au sein du cytoplasme mais toujours entourées par la membrane plasmique, et le transfert de nutriments débute.

Certaines bactéries et certains champignons sont bénéfiques pour les plantes

Les relations mutualistes et parasites représentent souvent les deux faces d'une même pièce de l'évolution. Le parasitisme peut évoluer en mutualisme, et inversement. Aux chapitres 32 et 38, on a vu comment les champignons mycorhiziens utilisent un mécanisme semblable à celui décrit ici, mais aux bénéfices mutuels de la plante et du champignon. Dans le cas des relations entre *Rhizobium* et légumineuse, la bactérie se dirige vers un poil absorbant, y pénètre et atteint les tissus du cortex, où elle induit la différenciation d'un nodule. Certaines bactéries du sol stimulent la croissance de plantes : elles sont appelées rhizobactéries promotrices de la croissance des plantes. Le terme *rhizobactérie* se réfère aux bactéries vivant dans la zone du sol influencée par les racines (la rhizosphère) et qui bénéficient d'exsudats de celles-ci ; les rhizobactéries quant à elles émettent des substances favorisant la croissance des plantes. C'est ainsi que diverses espèces d'*Azospirillum*, vivant à proximité des racines de riz, fournissent à celles-ci des gibberellines, phytohormones de croissance des plantes. Certaines rhizobactéries limitent aussi la croissance de bactéries pathogènes du sol.

LA DÉMARCHÉ SCIENTIFIQUE

Hypothèse : les nématodes aggravent la sévérité de la pourriture sèche de la pomme de terre, maladie due à un champignon ; en blessant les racines, les nématodes favorisent la pénétration du champignon.

Prédiction : la maladie sera plus grave si on expose le système racinaire simultanément au nématode et au champignon plutôt qu'au champignon seul.

Expérience : Constituer quatre traitements, comprenant chacun quatre plants. Introduire champignon et nématodes dans le premier groupe, le champignon seul dans le groupe 2, les nématodes seuls dans le groupe 3 et ni champignon ni nématode dans le groupe 4. Observer l'importance des symptômes de la maladie après avoir laissé croître les plantes pendant 6 semaines.



Nématodes et champignon
(effet prononcé)



Champignon
(effet modéré)



Nématodes
(effet modéré)



Témoin
(pas d'effet)

Résultat : Les symptômes sont plus prononcés dans le groupe 1 que dans les groupes 2 et 3 ; les témoins (groupe 4) ne sont pas affectés.

Conclusion : les nématodes augmentent la gravité de l'infection par le champignon.

Expériences complémentaires : Concevoir une expérience permettant de tester l'hypothèse selon laquelle l'aggravation des symptômes résulte bien des dommages causés aux racines par les nématodes. Pourrait-on blesser mécaniquement les racines au lieu de les exposer aux nématodes ?

Figure 39.3 Les nématodes accroissent la sensibilité des plantes aux infections fongiques.

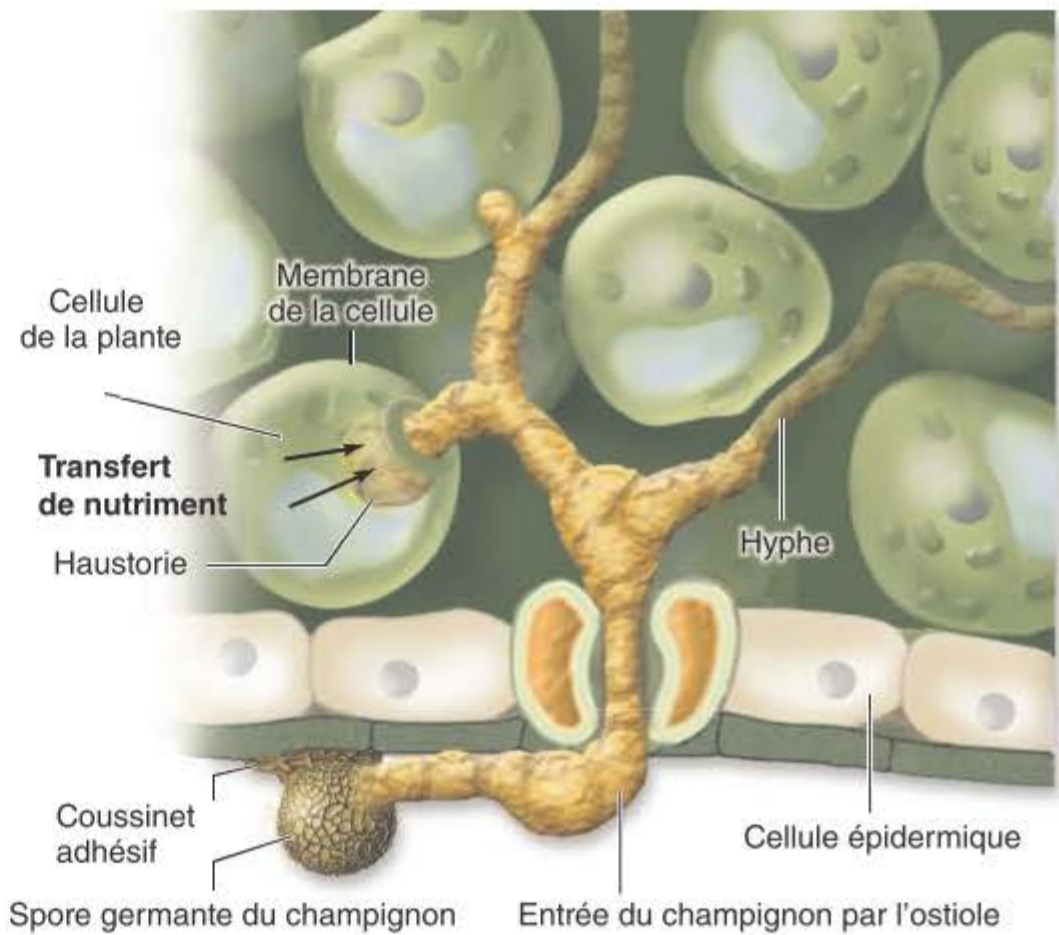


Figure 39.4 Des champignons se fauillent à travers les stomates. Les hyphes pénètrent dans les parois mais ne traversent pas les membranes plasmiques. Le contact étroit entre l'hyphe et la membrane permet un transfert aisé de nutriments de la plante au champignon.

Synthèse 39.1

Les cellules épidermiques sécrètent des composés protecteurs, entre autres des cutines, cires et subérines. Des spores de champignons adhèrent à la surface des feuilles, où elles germent ; des hyphes pénètrent dans la plante par les stomates et produisent des haustories leur permettant d'absorber des nutriments de la plante hôte. Les partenaires mutualistes des plantes incluent des champignons mycorhiziens qui contribuent à l'absorption de nutriments du sol et des bactéries diazotrophes qui fournissent de l'azote assimilable aux plantes.

- Pourquoi des composés lipidiques font-ils partie des substances protectrices des feuilles ?

39.2 Protections chimiques

Objectifs

1. Décrire le rôle de métabolites secondaires dans la protection des plantes
2. Définir allélopathie
3. Décrire trois exemples de métabolites à valeur médicinale

De nombreuses plantes contiennent des toxines capables de tuer, ou au moins de rendre malades les herbivores qui les ingèrent. Plus de 3 000 espèces de plantes produisent des composés, appelés glycosides cyanogènes, qui libèrent du cyanure lorsqu'ils sont ingérés. Le cyanure inhibe le transport d'électrons et bloque donc la respiration cellulaire.

Le manioc (*Manihot esculenta*), un aliment de base majeur dans de nombreuses régions tropicales, contient des *glycosides cyanogènes* dans les assises superficielles de sa racine comestible. Faute d'éliminer ces assises, la consommation régulière de manioc peut être mortelle.

Certaines toxines sont propres aux plantes ; d'autres, dénommées **défensines**, sont présentes dans des plantes et des animaux, vertébrés et invertébrés. Les défensines sont des petits peptides riches en cystéine possédant des propriétés antimicrobiennes. La conservation de ces molécules, tant dans les animaux que dans les plantes, indique les origines anciennes de l'immunité innée. Les mécanismes exacts en jeu sont à l'étude et on sait que, dans certains cas au moins, les défensines végétales inhibent la synthèse protéique. Les plantes sont plus sensibles aux attaques bactériennes et fongiques lorsque l'expression de leurs gènes de défensine est empêchée. Outre les toxines qui tuent, les plantes produisent des composés qui rendent les herbivores malades ou qui les repoussent par leur odeur ou leur saveur fortes.

Les plantes disposent d'un arsenal de molécules

Comment les voies métaboliques qui produisent ces toxines ont-elles évolué ? On a de plus en plus de raisons de penser que les voies métaboliques nécessaires à la vie des plantes ont donné lieu, au cours de l'évolution, à des voies latérales menant à la production d'une multitude de substances connues sous le nom de **métabolites secondaires** ; nombre d'entre eux affectent les herbivores aussi bien que les humains (tableau 39.1).

Les *alcaloïdes*, parmi lesquels la caféine, la nicotine, la cocaïne et la morphine, agissent sur de nombreux processus cellulaires ; si une plante ne peut pas tuer ses agresseurs, elle peut les surexciter avec de la caféine ou les calmer avec de la morphine. La chenille du sphinx du tabac, *Manduca sexta*, peut anéantir un champ de tabac (figure 39.5) ; des espèces sauvages de tabac ont cependant semble-t-il un taux de nicotine létal pour cette chenille.

Les *tanins* se lient aux protéines et les inactivent ; certains d'entre eux bloquent par exemple des enzymes impliquées dans la digestion, réduisant ainsi la valeur nutritive de la plante. Un insecte qui est devenu malade suite à l'ingestion d'une forte dose de tanins risque peu de remanger une plante contenant ce tanin. De faibles doses de tanins et de la plupart des métabolites secondaires sont peu susceptibles de provoquer des problèmes digestifs sévères chez les animaux de grande taille, y



Figure 39.5 Des herbivores peuvent tuer les plantes.

Les chenilles du sphinx du tabac, *Manduca sexta*, consomment des quantités énormes de tissus de feuilles de tabac et de tomate.

compris l'homme ; la diversification de l'alimentation permet d'éviter les effets toxiques cumulés de métabolites secondaires.

La forte odeur d'huiles essentielles, en particulier celles des plantes de la famille des Lamiacées (menthe, sauge,...) repoussent certains insectes. Aux concentrations élevées, ces huiles peuvent d'ailleurs être toxiques.

Pourquoi les toxines ne tuent-elles pas les plantes qui les produisent ? Une stratégie des plantes consiste à séquestrer la toxine dans une vésicule délimitée par une membrane de telle façon qu'elle n'entre pas en contact avec les processus métaboliques des cellules. Une autre stratégie consiste à synthétiser un métabolite non toxique tant qu'il n'a pas été métabolisé dans les herbivores, souvent par des microorganismes de leur microflore intestinale. Les glycosides cyanogènes constituent un bon exemple de la seconde solution : la plante produit un composé de cyanure qui, lié à un sucre, n'affecte pas les chaînes de transport d'électrons. Lorsqu'un animal ingère le composé, celui-ci est dégradé enzymatiquement, ce qui libère le cyanure d'hydrogène, toxique.

Des phénomènes de coévolution ont donné naissance à des défenses contre des toxines végétales. C'est ainsi qu'un papillon tropical, *Heliiconius sara*, est capable de séquestrer les glycosides cyanogènes présents dans la passiflore (*Passiflora*), qui constitue son unique aliment. Encore plus intrigant, le papillon dispose d'une voie métabolique lui permettant de décomposer en toute sécurité les glycosides cyanogènes et d'utiliser l'azote ainsi libéré.

Certaines plantes empoisonnent d'autres plantes


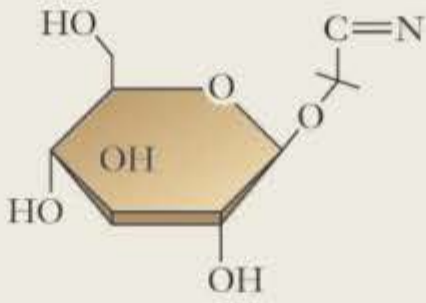

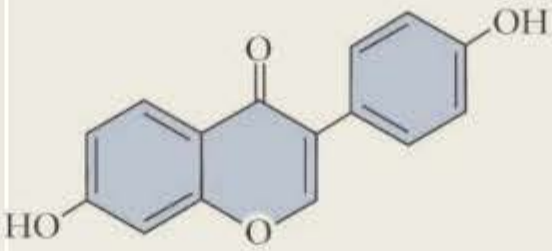

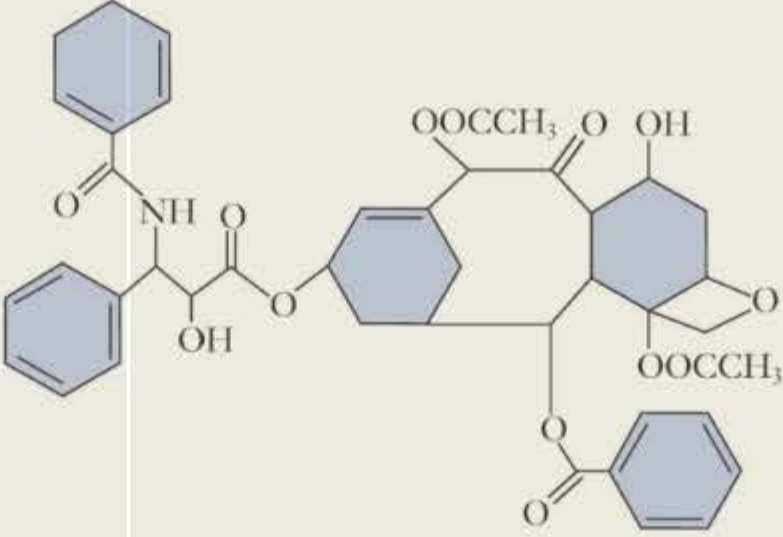

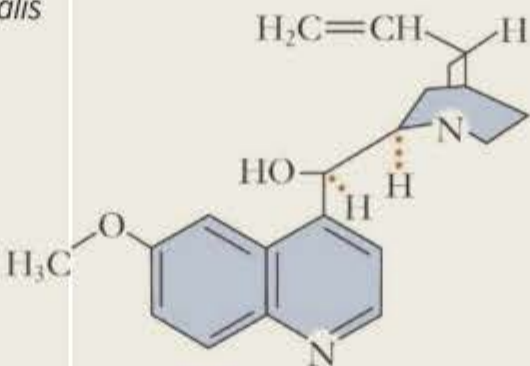

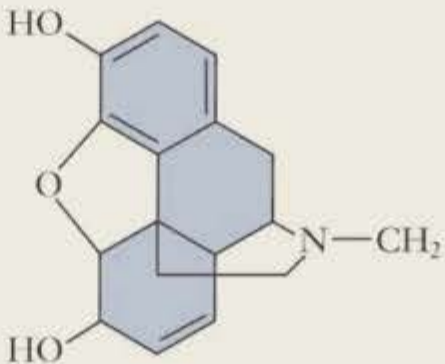
Certaines toxines protègent des plantes vis-à-vis d'autres plantes. On parle d'**allélopathie** lorsqu'un signal chimique sécrété par les racines d'une espèce inhibe la germination de graines proches ou la croissance de plantes voisines. Cette stratégie minimise l'ombrage ainsi que la compétition pour les nutriments du sol, tandis qu'elle maximise la possibilité d'utilisation de l'énergie solaire pour photosynthétiser. L'allélopathie peut affecter des plantes d'espèces différentes mais aussi de l'espèce elle-même. Le noyer d'Amérique (*Juglans nigra*) est un bon exemple : très peu de plantes poussent sous lui, en raison d'un phénomène d'allélopathie (figure 39.6).



Figure 39.6 Le noyer d'Amérique, *Juglans nigra*, produit des composés allélopathiques.

Des plantules meurent lorsque leurs racines entrent en contact avec les sécrétions des racines d'un noyer d'Amérique.

TABLEAU 39.1 Métabolites secondaires

Composé	Source	Structure	Effet sur l'homme
Manihotoxine (glycoside cyanogène)	Manioc, <i>Manihot esculenta</i> 		Effet létal du cyanure libéré
Génistéine (phyto-oestrogène)	Soja, <i>Glycine max</i> 		Effets proches de ceux de l'oestrogène
Taxol (terpénoïde)	If du Pacifique, <i>Taxus brevifolia</i> 		Médicament anticancéreux
Quinine (alcaloïde)	Écorce de quinquina, <i>Cinchona officinalis</i> 		Médicament antipaludique
Morphine (alcaloïde)	Pavot somnifère, <i>Papaver somniferum</i> 		Antalgique

Les humains sont sensibles à des toxines végétales

Non seulement les hommes ont été empoisonnés accidentellement par des plantes, mais tout au long de leur histoire, ils ont aussi été empoisonnés intentionnellement par d'autres hommes utilisant des produits végétaux. Le grand philosophe grec Socrate a été condamné à mort et exécuté par ingestion d'un extrait de ciguë (*Conium maculatum*) contenant de la coniine, un alcaloïde similaire à la nicotine et agissant sur le récepteur de nicotine et d'acide nicotinique ; la coniine bloque ce récepteur au niveau des jonctions neuromusculaires, provoquant la paralysie des membres inférieurs puis de la respiration et enfin la mort.

La ricine, glycoprotéine du ricin (*Ricinus communis*), est létale à des doses de loin inférieures à celles du cyanure ou à celles du venin de cobra. L'ingestion d'une seule graine de ricin, plante ornementale commune, peut tuer un enfant. La ricine se trouve dans l'albumen de la graine sous forme d'un hétérodimère non toxique, la proricine, composée de ricine A et de ricine B reliées par un pont disulfure. Lorsque le pont disulfure est brisé dans le système digestif animal, la ricine A se fixe sur l'ARNr 28s du ribosome ; elle y clive l'adénine du nucléotide 4324, avec pour résultat un ribose neutre qui change la structure de l'ARNr et inhibe la traduction (figure 39.7). Une seule molécule de ricine inactive 1500 ribosomes par minute, bloquant ainsi la synthèse protéique et provoquant la mort.

En 1978 un dissident bulgare expatrié en Grande-Bretagne, Georgi Markov, attendait le bus pour se rendre à son travail à la BBC lorsqu'il ressentit une douleur aiguë à la cuisse. Un inconnu qui se trouvait à côté de lui ramassa un parapluie et disparut rapidement. Markov avait reçu une injection, effectuée par un mécanisme spécial du parapluie, d'une sphère métallique de la taille d'une tête d'épingle, contenant 0,2 mg de ricine ; il mourut quatre jours plus tard. C'est après l'effondrement du régime soviétique que des anciens officiers du KGB révélèrent l'assassinat, effectué à la demande des autorités bulgares.



Question Expliquer comment la ricine sert à l'assassinat de Markov.

Des métabolites secondaires ont une valeur médicinale

Des recherches importantes sur les métabolites secondaires sont en cours, compte tenu des bénéfices considérables qu'elles permettent d'espérer, mais aussi des dangers que ces substances comportent pour la santé des humains (tableau 39.1).

Soja et phyto-oestrogènes

Les produits à base de soja contiennent des **phyto-oestrogènes**, substances très semblables à l'oestrogène, une hormone humaine. L'un des phyto-oestrogènes les plus abondants dans le soja est la génistéine.

Des études comparées entre des populations d'Asie qui consomment des quantités importantes de soja et des populations en consommant moins soulèvent des questions intrigantes et fournissent des résultats contradictoires. C'est ainsi que le faible taux de cancers de la prostate chez les asiatiques pourrait être attribué à la régulation négative des récepteurs de l'androgène par un phyto-oestrogène. La commercialisation du soja fait valoir son rôle pour réduire les symptômes de la ménopause provoqués par la diminution des taux d'oestrogènes chez les femmes vieillissantes.

Chez les femmes les phyto-oestrogènes de la ration alimentaire traversent le placenta et se retrouvent dans le liquide amniotique durant le second trimestre de la grossesse. Des questions ont été soulevées concernant l'effet des phyto-oestrogènes sur les fœtus en développement mais aussi sur les bébés qui, en raison d'allergies qu'ils manifestent au lait de vache, consomment des produits à base de soja. Compte tenu de la complexité du système de signalisation hormonale, des recherches beaucoup plus approfondies seront nécessaires pour comprendre complètement comment, ou même si, les phyto-oestrogènes affectent la physiologie humaine.

Paclitaxel (taxol) et cancer du sein

Le **paclitaxel (taxol)**, un métabolite secondaire découvert dans l'if du Pacifique (*Taxus brevifolia*), est efficace pour lutter contre le cancer, en particulier le cancer du sein. La découverte de l'intérêt pharmacologique du taxol a soulevé un défi environnemental. La survie même de l'if du Pacifique a été mise en danger par sa destruction en vue d'en extraire le taxol. Il est heureusement devenu possible de synthétiser le taxol chimiquement à partir de précurseurs du taxol présents dans les feuilles d'if, dont la récolte ne nuit pas à l'arbre.

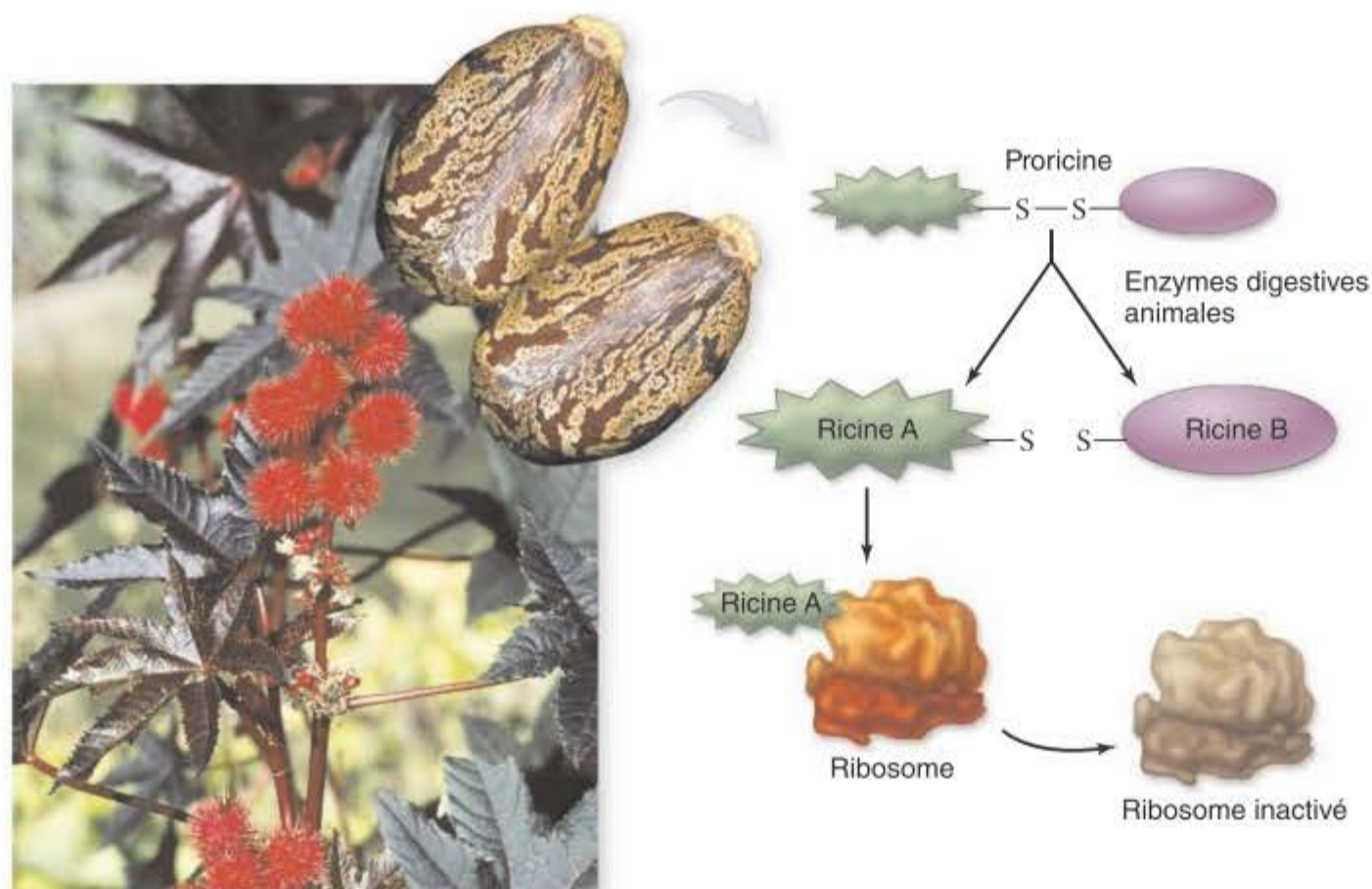


Figure 39.7 La ricine du ricin bloque la traduction. Lorsque la sous-unité A de la ricine est libérée de la proricine, elle se lie à l'ARNr dans les ribosomes où elle empêche la traduction de l'ARNm en protéine.

39.3 Animaux protecteurs de plantes

Objectifs

1. Décrire le bénéfice que tire un acacia des fourmis qu'il abrite
2. Expliquer comment certaines plantes utilisent des guêpes parasitoïdes pour se débarrasser de chenilles

Le taxol n'est pas le seul produit de valeur pharmacologique découvert dans les plantes. Par ailleurs, l'ignorance actuelle concernant la valeur pharmacologique possible de nombreuses plantes justifie des efforts accrus de conservation des espèces. Si l'industrie phytopharmaceutique se développe, elle ne constitue certainement pas un domaine nouveau. Jusqu'il y a peu, la majorité des médicaments provenaient de plantes.

Quinine et malaria

Au XVII^e siècle, les Incas du Pérou traitaient la malaria à l'aide d'une boisson tonique à base de l'écorce d'un arbre, *Cinchona officinalis*. La malaria est provoquée par quatre types de parasites de l'homme, du genre *Plasmodium*, transmis par les femelles de moustiques du genre *Anopheles*. *P. falciparum* est le plus létal. Les symptômes comportent de fortes fièvres et des vomissements. Le parasite se nourrit de globules rouges et la mort peut résulter d'anémie ou de blocage du flux sanguin vers le cerveau.

La substance active de l'écorce de *Cinchona*, la quinine, fut identifiée en 1820 (tableau 39.1). Au cours du XIX^e siècle, des soldats britanniques basés en Inde utilisaient de l'eau tonique à base de quinine pour lutter contre la malaria. Ils masquaient l'amertume de la quinine avec du gin, inventant ainsi le premier tonique à base de gin. En 1944 les chimistes états-unisens Robert Woodward et William Doering synthétisaient la quinine. De nombreuses autres substances de synthèse sont actuellement disponibles pour traiter la malaria.

Les chercheurs ont longtemps cherché à comprendre comment la quinine et les versions synthétiques de cette famille de médicaments fonctionnent exactement. Lorsque *P. falciparum* décompose l'hémoglobine des érythrocytes dans sa vacuole digestive, une forme toxique d'hème est libérée ; la quinine empêche la polymérisation ultérieure de ces hèmes, avec pour conséquence l'intoxication du parasite. On sait par ailleurs que la quinine affecte la réplication de l'ADN.

La malaria reste malheureusement aujourd'hui un risque majeur pour la santé humaine, faisant plus de 500 000 morts par an. Nonante pour cent de ces morts concernent l'Afrique subsaharienne. On estime à 198 millions le nombre d'individus infectés dans le monde. Des souches de *P. falciparum* ont développé des résistances aux médicaments de synthèse et la quinine est redevenue le médicament de choix dans certains cas.

Des remèdes d'origine végétale ont été utilisés depuis des siècles dans la plupart des civilisations. Un regain d'intérêt pour la phytothérapie a pour conséquence une industrie croissante et non régulée. Bien que des remèdes à base de plantes soient très prometteurs, il faut garder à l'esprit que chaque plante contient de nombreux métabolites secondaires et que nombre d'entre eux sont des adaptations dont la fonction est de nuire aux herbivores.

Synthèse 39.2

Les plantes accumulent des métabolites secondaires qui empoisonnent les herbivores. Elles sécrètent aussi des composés inhibant la croissance de plantes voisines, processus dénommé allélopathie. De nombreux métabolites secondaires peuvent être valorisés en pharmacologie ; parmi eux, citons les phyto-oestrogènes du soja, permettant de gérer les symptômes de la ménopause, ou le paclitaxel (taxol) de l'if, utilisé comme anticancéreux, ou encore la quinine du quinquina, permettant de lutter contre la malaria.

- En quoi un médicament préparé à partir d'une plante entière diffère-t-il d'un médicament constitué d'une substance purifiée ?

Les espèces évoluent, et il en est de même des relations entre espèces. C'est ainsi par exemple que l'évolution des substances répulsives produites par les plantes contre les herbivores s'accompagne souvent d'adaptations de ces herbivores leur permettant de supporter ces substances. Ce modèle évolutif est appelé coévolution. On décrira ci-dessous deux exemples de mutualismes qui ont coévolué entre animaux et plantes.

Acacias et fourmis. Plusieurs espèces de fourmis constituent de petites armées qui protègent certaines espèces d'*Acacia* contre des herbivores. Ces fourmis piqueuses s'abritent dans des cavités présentes dans de grandes épines de l'arbre ; elles s'attaquent à d'autres insectes (figure 40.9) et parfois à de petits mammifères et à des plantes épiphytes. Certaines espèces d'acacia approvisionnent leurs fourmis en sucres produits par des nectaires extra-floraux ainsi qu'en lipides et en protéines contenus dans des structures spécifiques situées à l'extrémité des feuilles.

Un problème posé par ces fourmis chassant les insectes est que les acacias dépendent des abeilles pour la pollinisation. Qu'est-ce qui retient les fourmis d'attaquer une abeille en train de polliniser ? Lorsqu'une fleur d'acacia s'ouvre, elle produit une substance, non identifiée jusqu'à présent, qui repousse les fourmis mais pas les abeilles.

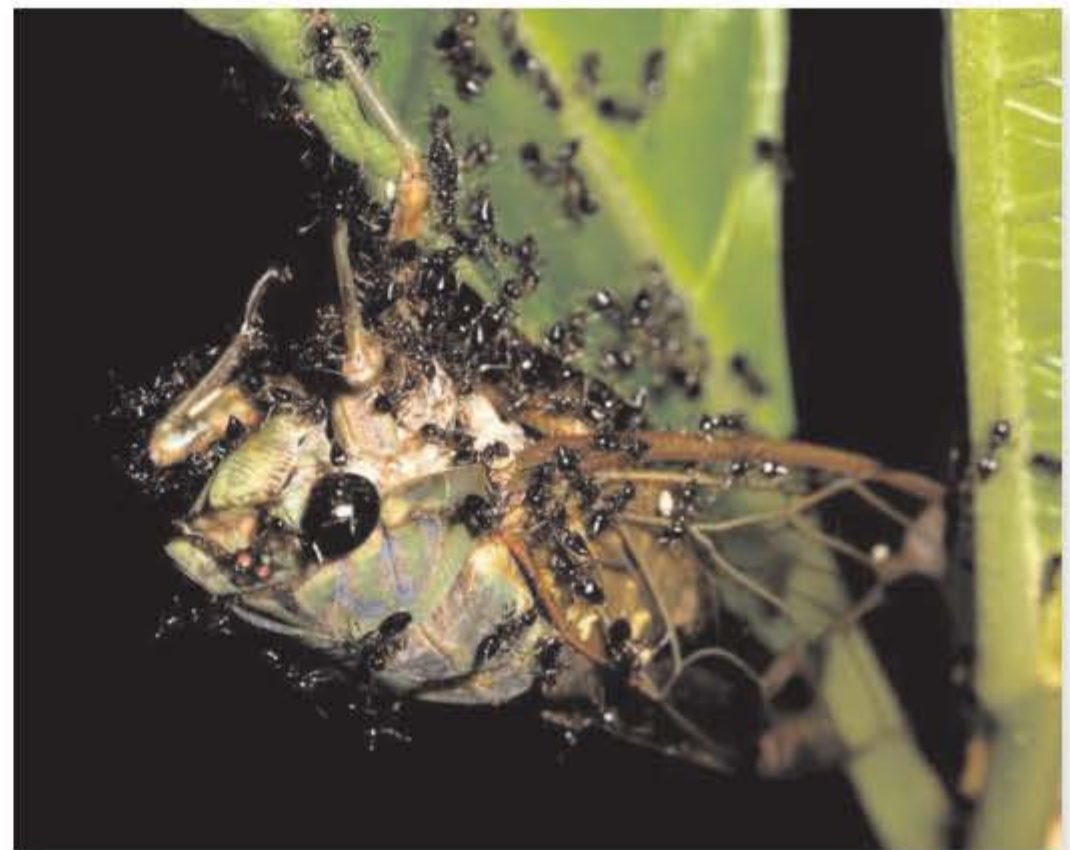


Figure 39.8 Fourmis protégeant « leur » acacia des attaques d'une sauterelle. Suite à un processus de coévolution, les fourmis sont abritées par les acacias et attaquent les herbivores nuisibles à ceux-ci.

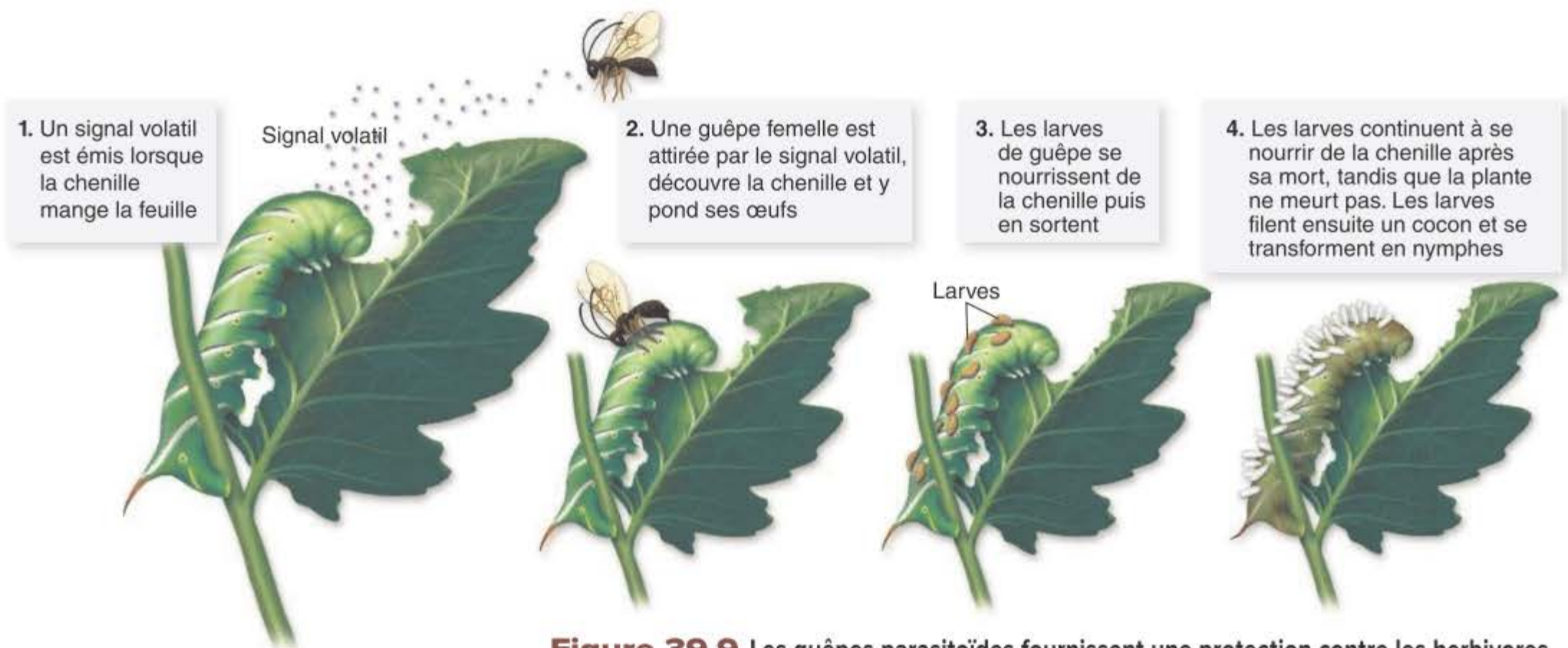


Figure 39.9 Les guêpes parasitoïdes fournissent une protection contre les herbivores.

Guêpes parasitoïdes, chenilles et feuilles. Les chenilles se nourrissent de feuilles avant de se métamorphoser en papillons. Dans certains cas, des inhibiteurs de protéases produits par la plante attaquée repoussent les chenilles (voir section 39.4). Certaines plantes ont cependant développé une autre stratégie : lorsque la chenille mâche les feuilles, la plante réagit à la blessure en libérant un composé volatil. Ce composé est emporté par le vent et, si une guêpe parasitoïde femelle se trouve dans le voisinage, elle est immédiatement attirée par la source (un parasitoïde est un parasite dont l'activité entraîne la mort de l'hôte). La guêpe pond ses œufs dans le corps de la chenille occupée à brouter la feuille. Les œufs éclosent et les larves qui en émergent dévorent la chenille (figure 39.9).

Synthèse 39.3

Le mutualisme est une interaction entre espèces bénéfique pour les deux partenaires. Des fourmis protègent des acacias en s'attaquant aux herbivores. Les guêpes parasitoïdes sont attirées par des substances libérées par des tissus de la plante blessés par le broutage des chenilles ; elles pondent leurs œufs dans les chenilles, qui seront tuées par les larves issues des œufs.

- Pourrait-on s'attendre à ce que les guêpes tuent toutes les chenilles ? Expliquer.

39.4 Réponses systémiques aux prédateurs

Objectifs

1. Résumer la séquence d'événements menant à la réponse à une blessure
2. Décrire l'hypothèse gène-pour-gène
3. Définir résistance acquise systémique

Jusqu'à présent nous nous sommes focalisés sur des réponses statiques des plantes aux envahisseurs. La plupart des composés dissuasifs comme les toxines sont maintenus à un niveau stable et les structures morphologiques qui contribuent à la défense des plantes, comme les épines et les trichomes, font partie du programme de développement normal. Il y a un revers énergétique à ces stratégies. Lorsqu'une molécule n'est utile qu'en cas d'attaque, il serait possible d'économiser les ressources si la réponse défensive n'était induite que si un envahisseur était détecté. Dans la présente section, nous explorons de tels mécanismes de défense.

Les réponses aux blessures protègent les plantes des herbivores

Comme on vient de le voir avec l'exemple de la guêpe parasitoïde, lorsqu'une feuille est mâchée ou blessée, il se produit une **réponse à la blessure** ; une conséquence en est la synthèse rapide d'inhibiteurs de protéases. Ces toxines ne sont pas présentes dans l'arsenal de métabolites défensifs mais bien produites en réponse à la blessure.

Les inhibiteurs de protéases se fixent sur des enzymes digestives de l'intestin ; ils sont synthétisés dans l'ensemble de la plante, non pas uniquement au niveau de la blessure. Comment les cellules situées dans des organes distants de la plante sont-elles informées qu'elles doivent produire les inhibiteurs de protéases ? Chez les tomates c'est la séquence suivante d'événements qui est responsable de cette réponse systémique (figure 39.10) :

1. Les feuilles blessées synthétisent un peptide à 18 résidus d'acides aminés, appelé *systèmeine*, à partir d'un précurseur protéique de plus grande dimension.
2. La systèmeine migre jusqu'au phloème via l'apoplasme (l'espace comprenant les parois et les espaces intercellulaires) ; elle est ensuite transportée dans toute la plante via le phloème.
3. Les cellules pourvues d'un récepteur de systèmeine fixent celle-ci, ce qui mène à la production d'**acide jasmonique**.
4. L'acide jasmonique active la transcription de gènes de défense, entre autres de celui qui code l'inhibiteur de la protéase.

Si l'on connaît l'essentiel à propos de la voie de signalisation faisant intervenir l'acide jasmonique, on sait que d'autres molécules sont également impliquées dans la réponse aux blessures. L'**acide salicylique**,

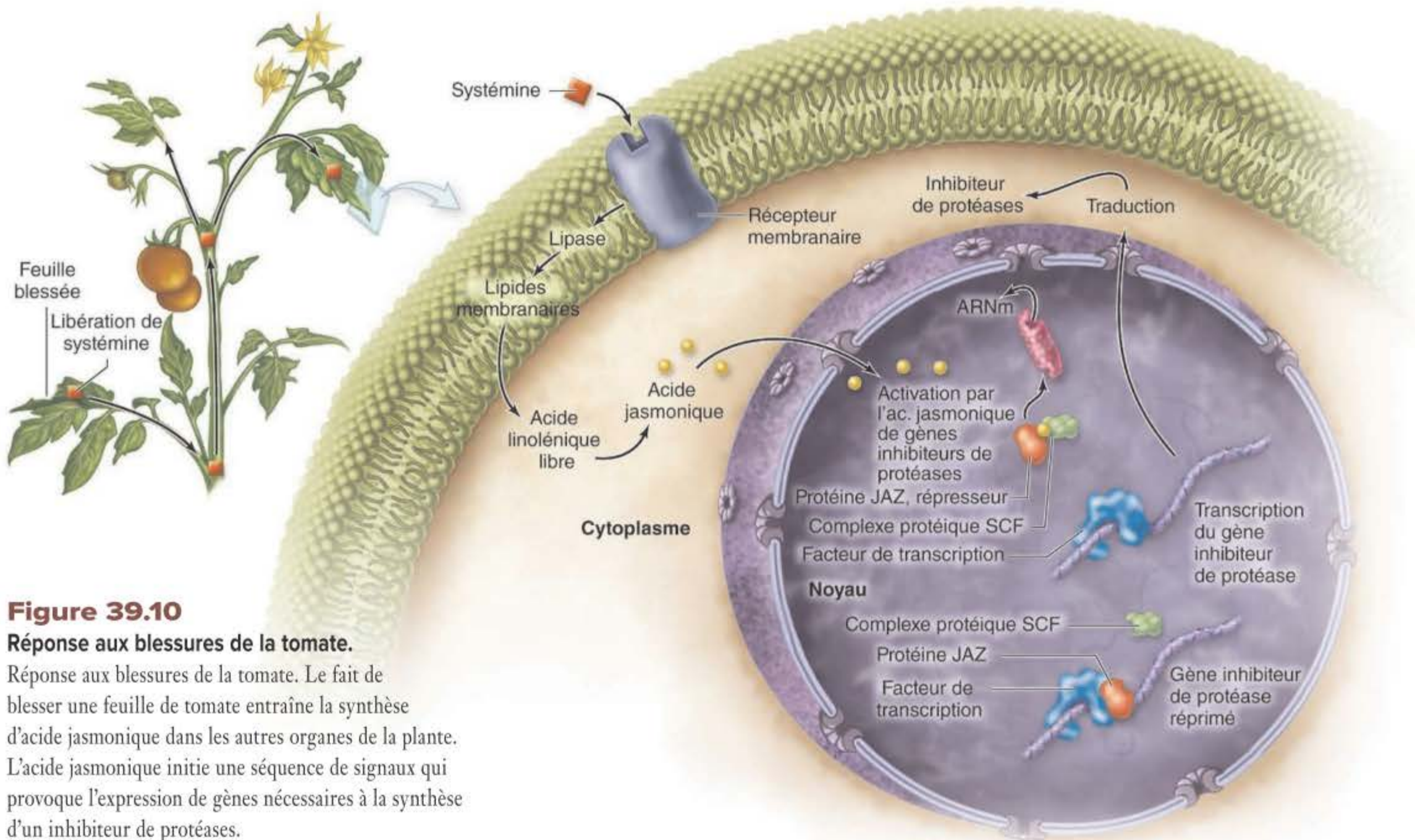


Figure 39.10

Réponse aux blessures de la tomate.

Réponse aux blessures de la tomate. Le fait de blesser une feuille de tomate entraîne la synthèse d'acide jasmonique dans les autres organes de la plante. L'acide jasmonique initie une séquence de signaux qui provoque l'expression de gènes nécessaires à la synthèse d'un inhibiteur de protéases.

qu'on trouve dans l'écorce du saule blanc (*Salix alba*) en est un exemple. Certains produits de dégradation partielle de parois semblent aussi constituer des signaux importants, comme décrit brièvement ici.

Des dommages mécaniques autres que celui provoqué par un herbivore provoquent également des réponses aux blessures ; ceci pose problème lors de l'élaboration d'expériences qui requièrent des dommages mécaniques à la plante, comme par exemple des tailles. Dans de telles expériences, il est important d'inclure des témoins qui seront manipulés de la même manière que les plantes traitées, afin de pouvoir distinguer les effets propres de l'attaque par l'herbivore.

Certains pathogènes induisent des réponses défensives spécifiques

Si les réponses aux blessures sont indépendantes de la spécificité de l'ennemi, d'autres réponses sont déclenchées par un pathogène spécifique.

Reconnaissance du pathogène

Plantes et animaux sont capables de reconnaître des motifs communs à la surface des pathogènes à l'aide de récepteurs de reconnaissance de motifs moléculaires (PRR). La reconnaissance mène à un mécanisme de défense généralisé, un type d'immunité discuté au chapitre 51.

Un autre élément d'immunité innée est une reconnaissance plus spécifique du pathogène mais qui est, elle aussi, suivie d'une défense généralisée. Il y a plus de cinquante ans le généticien états-unien H. H. Flor proposait l'existence dans les plantes d'un gène de

résistance, *R*, dont le produit interagit avec celui d'un gène d'avirulence, *Avr*, du pathogène. Un pathogène avirulent est un pathogène qui utilise les ressources de son hôte mais sans lui infliger de dommages sévères. Le produit *Avr* du gène de ce pathogène interfère avec la protéine *R* de la plante pour signaler la présence du pathogène. La plante peut dès lors préparer sa défense, garantissant que le pathogène restera avirulent. Si la protéine *avr* du pathogène n'est pas reconnue par la plante, les symptômes de maladie se généralisent ; l'hypothèse de Flor est dénommée « relation de gène à gène » (figure 39.11). Des paires de gènes *R* et *Avr* ont été clonées dans différentes espèces de plantes infectées par des microorganismes, par des champignons et même par des insectes. Ces recherches furent motivées par le bénéfice agronomique escompté de l'identification de gènes qui pourraient être ajoutés à des plantes de culture en vue de les protéger d'envahisseurs.

L'interaction *Avr/R* est un exemple de coévolution en cours. Un envahisseur avirulent est détecté et reconnu. Des mutations affectant le pathogène avirulent peuvent avoir pour conséquence la virulence du pathogène, capable de vaincre les défenses de la plante et de la tuer, entraînant souvent la disparition du pathogène lui-même.

Défenses spécifiques et réponse hypersensible

On connaît déjà bien les séquences de transfert de signaux qui font suite à la reconnaissance du pathogène par le produit *R* du gène *R*. Ces séquences aboutissent au déclenchement d'une **réponse hypersensible (RH)**, qui entraîne la mort rapide des cellules situées autour du site

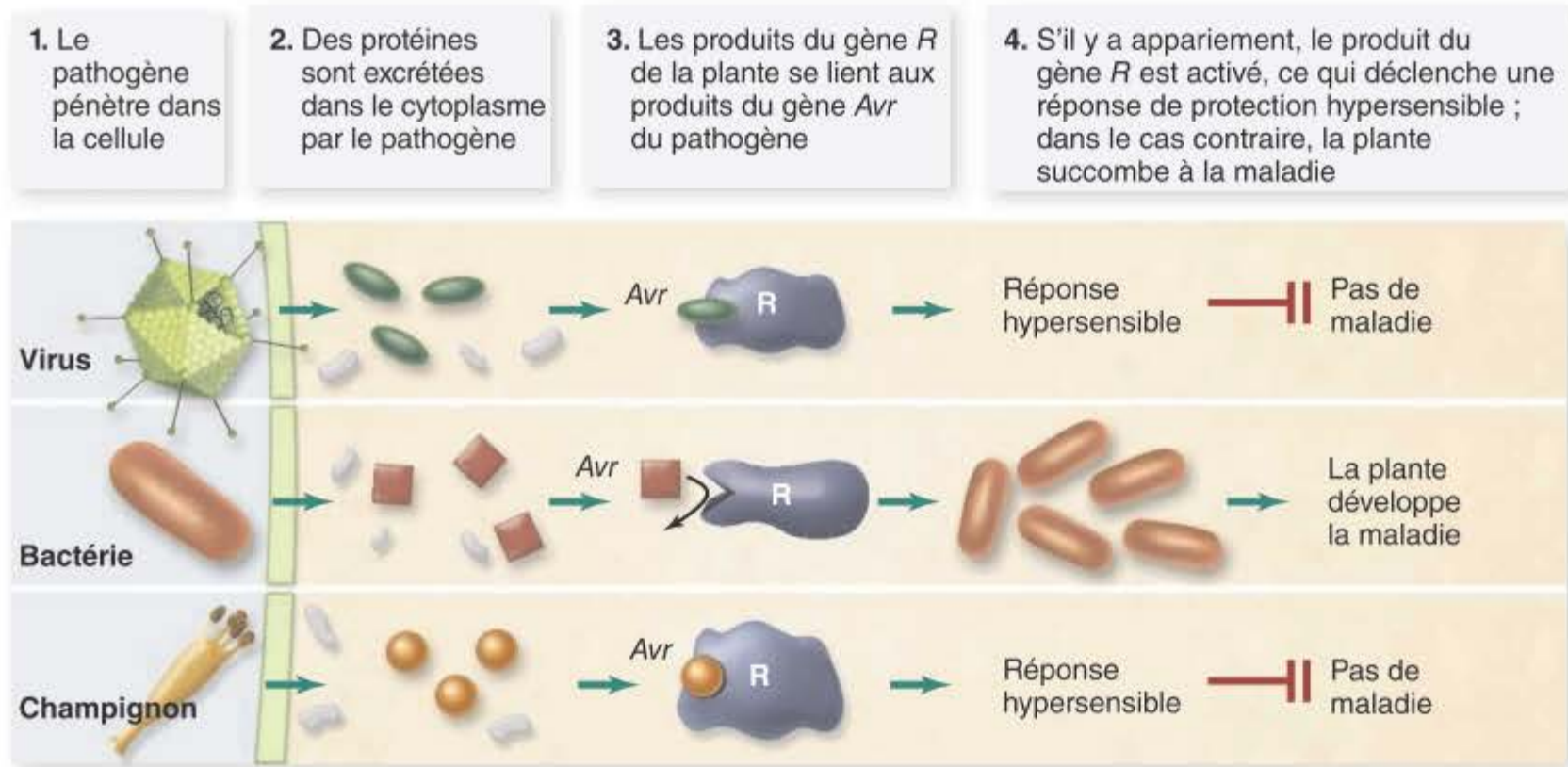


Figure 39.11 La relation de gène à gène.

La relation de gène à gène. H.H. Flor a émis l'hypothèse que les pathogènes possèdent un gène d'avirulence, *Avr*, dont le produit reconnaît le produit *R* d'un gène de résistance *R*, de la plante. Si le produit du gène *Avr* du virus, de la bactérie, du champignon ou de l'insecte s'apparie au produit du gène *R*, un mécanisme de défense se met en place.

d'invasion et l'acquisition d'une résistance à plus long terme de toute la plante (figures 39.11 et 39.12). Outre la relation de gène à gène les plantes disposent d'autres moyens de défense contre les pathogènes et les blessures accidentelles ; certains d'entre eux font appel à des voies de signalisation similaires à celles liées au système *Avr/R*. Des fragments de composants des parois servent également de molécules de reconnaissance et de signalisation.

Lorsqu'une plante est attaquée et qu'une reconnaissance de gène à gène a lieu, la réponse hypersensible mène à la mort rapide des cellules proches du site de l'attaque ; ceci crée une barrière autour du tissu blessé, empêchant l'envahisseur, pathogène ou autre, de contaminer le reste de la plante. Du peroxyde d'hydrogène et de l'oxyde nitrique sont produits et signalent une cascade de réactions biochimiques entraînant la mort localisée des cellules hôtes ; ces composés peuvent aussi avoir de effets négatifs sur le pathogène, bien que divers mécanismes de protection aient coévolué avec certains d'entre eux.

Parmi les autres agents antimicrobiens produits on peut citer les phytoalexines, agents de défense chimique. Divers gènes liés à la pathogenèse (gènes *RP*) sont aussi exprimés, leurs protéines fonctionnant soit comme agents antimicrobiens soit comme signaux pour d'autres événements protecteurs de la plante.

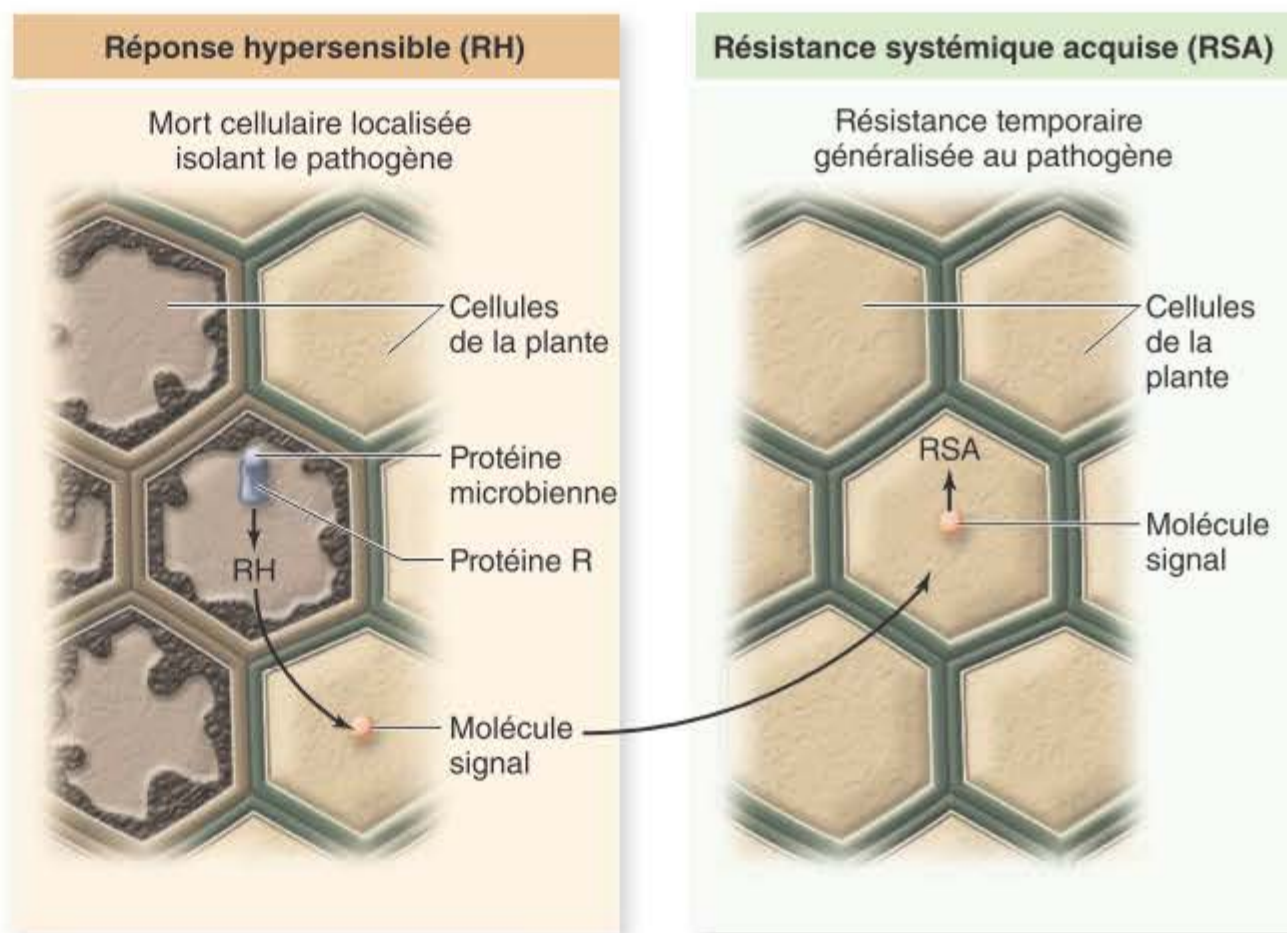
Dans les cas d'envahisseurs virulents pour lesquels n'existe pas de reconnaissance de *R*, ils sont bloqués, au moins partiellement, par des modifications des parois locales ; dans ce cas il n'y a pas de RH et les cellules voisines ne meurent pas.

Protection à long terme

Outre la RH ou d'autres réponses locales, les plantes sont capables d'une réponse systémique à l'attaque d'un pathogène ou d'un prédateur. C'est ce qu'on appelle **résistance systémique acquise (RSA)** (figure 39.12). Diverses voies mènent à l'acquisition d'une résistance de la plante à une large gamme d'envahisseurs, résistance qui persiste plusieurs jours.



Figure 39.12 Réponses défensives de la plante. Dans la relation de gène à gène, une cascade d'évènements se déclenche, qui aboutissent à la mort des cellules proches du site d'invasion (RH) et à l'acquisition d'une résistance à plus long terme dans l'ensemble de la plante (RSA).



Le signal à longue distance qui induit une RSA est vraisemblablement l'acide salicylique et non la systémine, qui est le signal à longue distance lié aux blessures. Au niveau cellulaire, l'acide jasmonique (signalé sous la section 39.4 dans le contexte des voies de réponse aux blessures) est impliqué dans la signalisation de la RSA. La RSA permet à la plante de réagir rapidement à une nouvelle attaque. Cette réponse n'est cependant pas la même que celle du système immunitaire des mammifères ; dans celui-ci, des protéines, appelées anticorps, reconnaissent spécifiquement des substances étrangères, appelées antigènes, et persistent dans l'organisme. La RSA n'est par ailleurs pas aussi spécifique ni aussi persistante que celle du système immunitaire.

Synthèse 39.4

Une feuille blessée initie une chaîne de signaux qui stimule la production d'inhibiteurs de protéases. Une plante qui dispose d'un gène de résistance dont le produit reconnaît le produit d'un gène d'avirulence du pathogène exécute une réponse de défense ; on parle de relation de gène à gène. La résistance systémique acquise est une forme de résistance générale temporaire induite par exposition à un pathogène.

- Comment la mort localisée de cellules aide-t-elle une plante à se préserver de l'attaque d'un pathogène ?

Résumé

39.1 Protections physiques

Les pathogènes peuvent agresser les plantes de diverses manières, entre autres en exploitant leurs nutriments ou en s'emparant de leur machinerie de réplication de l'ADN.

La première ligne de défense est constituée par les tissus de revêtement

Les tissus de revêtement sont recouverts de lipides comme la cutine, la subérine et les cires, qui limitent les pertes d'eau et préservent de certaines agressions. Certaines plantes sont protégées par des caractéristiques morphologiques telles que trichomes, écorce et épines.

Des envahisseurs traversent les défenses externes

En dépit des mécanismes de défense mentionnés, des envahisseurs parviennent à endommager les plantes en perçant leurs tissus de revêtement ou en pénétrant par les stomates.

Certains champignons et bactéries sont bénéfiques aux plantes

Les champignons mycorhiziens entretiennent des relations bénéfiques avec les plantes, en favorisant leur absorption d'eau et de nutriments minéraux. Des bactéries diazotrophes fournissent aux plantes de l'azote sous forme assimilable.

39.2 Protections chimiques

Les plantes disposent d'un arsenal de composés de défense

Les plantes synthétisent et accumulent des métabolites secondaires (alcaloïdes, tanins, huiles essentielles...) qui les protègent des prédateurs (voir tableau 39.1). Les plantes se protègent de leurs propres toxines soit en les séquestrant dans des vésicules, soit en les conservant sous une forme chimique non toxique tant qu'elles n'ont pas été ingérées par un prédateur.

Des plantes empoisonnent d'autres plantes

Les plantes allélopathiques sécrètent des substances qui inhibent la germination des graines ou la croissance de plantes voisines. Cette stratégie minimise la compétition pour les ressources disponibles, lumière et nutriments.

Les humains sont sensibles à des toxines des plantes

Un exemple de toxine végétale puissante est la ricine, présente dans l'albumen du ricin (voir figure 39.7) ; la ricine est beaucoup plus toxique que le cyanure.

Certains métabolites secondaires des plantes ont une grande valeur pharmacologique

Les phyto-oestrogènes, le paclitaxel (taxol) et la quinine sont des exemples, parmi de nombreux autres, de métabolites secondaires importants en pharmacologie. Nombre d'entre eux ont été exploités depuis des temps reculés dans différentes civilisations.

39.3 Animaux protecteurs de plantes

Les associations mutualistes sont les associations bénéfiques aux deux partenaires. La relation entre certains acacias et certaines fourmis en est un exemple ; les fourmis protègent l'arbre contre des herbivores, tandis que les arbres assurent aux fourmis logement et nourriture.

Un autre exemple est celui de l'association entre plantes, chenilles et guêpes parasitoïdes. Lorsqu'elles sont endommagées, les feuilles libèrent des composés volatils ; ceux-ci attirent des guêpes parasitoïdes qui pondent leurs œufs dans les chenilles ; après leur éclosion, les larves de la guêpe se nourrissent des chenilles, qui meurent (voir figure 39.9).

39.4 Réponses systémiques aux prédateurs

Les plantes évitent une dépense inutile d'énergie en ne produisant des mécanismes de défense que quand ils sont nécessaires.

Les réponses aux blessures protègent les plantes des herbivores

Les réponses aux blessures sont des réponses générales indépendantes de la cause de l'agression.

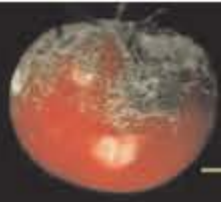
Lors d'une réponse à la blessure, un signal circule par le phloème ; il induit la production d'inhibiteurs de protéases qui se fixent à des enzymes digestives de l'intestin de l'animal qui a mangé la plante (voir figure 39.10).

Les réponses de défense sont parfois spécifiques du pathogène

Chez de nombreuses plantes, le produit d'un gène *R* interagit avec le produit d'un gène avirulent *avr* du pathogène dans une réaction gène à gène qui induit la réponse de défense.

Des plantes produisent également des agents antimicrobiens comme les phytoalexines.

Exposée à l'attaque d'un pathogène, une plante peut se protéger à court terme par un mécanisme appelé résistance systémique acquise.



Questions

COMPRÉHENSION

1. Les espèces envahissantes exogènes représentent un risque pour les espèces indigènes parce qu'elles
 - a. atteignent des dimensions plus importantes que les autres plantes
 - b. sont insensibles à toutes les maladies
 - c. sont parasites
 - d. n'ont pas d'ennemis naturels dans leur nouvel habitat
 2. Les champignons pathogènes transfèrent des nutriments à travers les membranes des cellules végétales à l'aide
 - a. de ventouses d'adhérence
 - b. d'haustories
 - c. de cellules stomatiques
 - d. de tumeurs
 3. Lequel des composés suivants n'est-il PAS un métabolite secondaire ?
 - a. la caféine
 - b. la morphine
 - c. le taxol
 - d. le glucose
 4. Les guêpes parasitoïdes protègent les plantes contre les chenilles en
 - a. les piquant
 - b. les repoussant
 - c. les mangeant
 - d. les enfermant dans une capsule
 5. En réponse à une blessure, un plant de tomate produit d'abord un peptide nommé
 - a. systémine
 - b. acide jasmonique
 - c. ricine
 - d. acide salicylique
 6. Quand une cellule entreprend une réponse hypersensible, elle
 - a. fabrique rapidement des composés de parois
 - b. libère des molécules de défense présentes dans sa vacuole
 - c. meurt rapidement
 - d. détruit les produits du gène d'aviorulence
 7. Les produits de la réponse à une blessure qui se fixent à des enzymes digestives des herbivores sont
 - a. des inhibiteurs de protéases
 - b. des promoteurs de protéases
 - c. des inhibiteurs de lipases
 - d. des promoteurs de lipases
 8. Si une plante a été attaquée par un pathogène, elle pourra vraisemblablement répondre plus rapidement lors d'une attaque future grâce à un mécanisme appelé
 - a. défense de base
 - b. réponse hypersensible induite
 - c. résistance antimicrobienne aux pathogènes
 - d. résistance systémique acquise
2. Les systèmes immunitaires tant végétaux qu'animaux
 - a. développent une mémoire de pathogènes antérieurs leur permettant de réagir plus efficacement lors de nouvelles infections
 - b. initient la synthèse de protéines qui aident à combattre l'infection
 - c. tuent leurs propres cellules pour prévenir la propagation de l'infection
 - d. répondent positivement à a, b et c
 3. On vous informe que toutes les plantes de votre jardin sont probablement infectées par un champignon ou une bactérie, bien qu'elles paraissent normales au moment de l'annonce. La réaction la plus prudente serait
 - a. d'éliminer toutes les plantes puisqu'elles sont vraisemblablement vouées à la mort
 - b. de pulvériser les plantes à l'aide de pesticides pour exterminer toutes les bactéries et tous les champignons
 - c. d'éliminer toutes les plantes et de remplacer le sol
 - d. de ne rien faire parce que nombre des bactéries et champignons peuvent être bénéfiques
 4. Un jardin comporte à une extrémité un chêne et à l'autre un noyer d'Amérique ; les graines semées sous ce dernier ne germent pas ; quelle pourrait en être la raison ?
 - a. le noyer filtre trop la lumière
 - b. les racines du noyer accaparent tous les nutriments du sol
 - c. le noyer produit des toxines inhibitrices de la germination des graines
 5. Si un pathogène contient un gène *avr* non reconnu par une plante, il est probable que celle-ci
 - a. développe une maladie
 - b. élimine le pathogène parce qu'il n'est pas reconnu
 - c. produise des inhibiteurs de protéases
 - d. développe un gène *R* différent

APPLICATIONS

1. Certaines plantes ont développé une relation mutualiste avec des guêpes parasitoïdes. Une telle relation n'existerait pas si
 - a. la plante ne produisait plus de nectar pour la guêpe
 - b. la guêpe cessait de vivre sur la plante
 - c. la plante cessait d'émettre des composés volatils attirant la guêpe
 - d. la plante attirait trop de chenilles

RÉVISION

1. Lors de la domestication des plantes de culture, les humains ont, délibérément ou par inadvertance, opéré une sélection diminuant la teneur en composés toxiques. Expliquer comment chacun de ces types de sélection aurait pu se produire.
2. Les guêpes parasitoïdes semblent pouvoir servir pour contrôler les chenilles. Quelles pourraient être les limitations d'une telle méthode ? Imaginer quelques scénarios suivant lesquels une plante ne serait pas protégée efficacement par les guêpes.
3. La systémine est transportée dans le phloème d'une plante de tomate pour induire une réponse à la blessure. Il se fait cependant que le mouvement de la sève organique est toujours dirigé de la source au puits. Expliquer comment les sites recevant le signal peuvent différer au cours du cycle de développement de la plante.