



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique



Université Mustapha Benboulaïd (Batna 2)

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département Ecologie et Environnement

Cours

Symbiose plante- microorganismes et Phytopathologie

M1 Biotechnologie végétale

Présenté par

Mme Mansouri LM

Maître assistante A

Année Universitaire

2019 - 2020

Partie I: Phytopathologie

La plante établit avec les autres organismes et éléments de son environnement, des liens qui sont en général inoffensifs. Cependant, certains de ces agents peuvent être pathogènes et générer des maladies. Ces agents pathogènes sont de différents types et génèrent diverses maladies.

1. La diversité des agents pathogènes

Une unité phytopathogène peut être, soit une particule virale (virus ou viroïde) soit un organisme unicellulaire (Bactérie, Protozoaire, Champignon). Ces agents phytopathogènes présentent un cycle de développement qui les amène à passer une partie, ou la totalité, de leur vie dans les tissus de la plante. Les organes les plus souvent atteints sont les racines et les feuilles au sein desquelles, la multiplication du pathogène entraîne des dysfonctionnements tissulaires à l'origine de maladies (tableau 1).

Ces maladies peuvent avoir des conséquences très graves sur le développement de l'appareil végétatif et reproducteur, et affecter l'économie de la production. C'est pourquoi il existe un réseau de vigilance qui suit au fil des saisons la présence des pathogènes (stades larvaires, œufs, etc.) ou les symptômes précoces. Ainsi en tenant compte de la sensibilité des plantes d'intérêt, de la biologie des organismes pathogènes, et des conditions climatiques, il est possible de mettre en place un traitement préventif ou d'engager une lutte contre certains agents bien connus.

Tableau 1 : Exemples de pathogènes et de maladies associées

Types d'agents phytopathogènes	Exemples de maladies
Virus Agents pathogènes constitués d'acides nucléiques sous forme d'ARN ou d'ADN associés à une capsid protéique	Maladie de la mosaïque du tabac (TMV), du soja, etc.
Viroïdes Agents infectieux constitués d'une courte molécule circulaire d'ARN simple brin, non associé à une capsid protéique	Maladie des tubercules en fuseau chez les Solanacées comme la pomme de terre (PSTV), l'exocortis des agrumes (CEV), etc
Bactéries et Mollicutes Agents Procaryotes	Maladies du flétrissement bactérien (Ralstonia), des galles bactériennes (Streptomyces), etc.
Champignons Agents eucaryotes dont l'appareil végétatif est un mycélium	Fonte des semis (Pythium), pourriture racinaire (Hemicola), galle poudreuse (Spongospora), etc.
Protozoaires Agents eucaryotes unicellulaires hétérotrophes	Syndrome du « hartrot » (Trypanosoma)
Nématodes Les nématodes sont des vers ronds non segmentés (animaux) classés parmi les ecdysozoaires .	Nématodes à kystes (Heterodera et Globodera) et les nématodes à galles (Meloidogyne)
Insectes phytophages Sont une classe d'animaux invertébrés de l'embranchement des arthropodes et du sous-embranchement des hexapodes. Ils sont caractérisés par un corps segmenté.	les charançons, les cochenilles, les criquets, les noctuelles sous leur forme chenille, etc.

2. Les relations entre la plante et les agents pathogènes

a) Les types d'interactions

Fréquemment, l'infection d'un organisme par un pathogène met en jeu des signaux moléculaires spécifiques. Suite au contact, l'agent infectieux pénètre au sein de la plante au niveau des discontinuités de la barrière externe de l'organe comme les stomates, les lenticelles ou traverse les blessures telles que les déchirures du rhizoderme. Logé dans les milieux intra et intercellulaires, après un temps de latence, le pathogène peut parfois se multiplier.

À partir de ce moment, la relation entre la plante et l'agent pathogène s'engage :

- soit dans une voie abortive où l'interaction hôte-parasite ne peut se faire car la plante développe des résistances ;
- soit dans une voie biotrophique, dans laquelle le parasite prélève les éléments nutritifs indispensables à son développement et à sa multiplication, sans tuer la cellule hôte ;
- soit dans une voie nécrotique où il va épuiser le tissu et dégrader les cellules, voire la plante entière.

b) Les relations compatibles et incompatibles

L'orientation vers ces différentes voies est déterminée par des interactions moléculaires entre la plante et l'agent pathogène. La relation est dite compatible lorsque l'unité pathogène, qualifiée de virulente pour la plante hôte, est apte à l'infection. Dans ce cas, la multiplication active de l'agent pathogène permet la colonisation de l'hôte et déclenche une maladie chez la plante qui ne peut contrer l'infection. À l'opposé, la relation est dite incompatible lorsque l'agent pathogène, qualifié d'avirulent, ne peut pas se multiplier car les réponses de la plante liées au stress généré par l'infection sont suffisamment efficaces et stoppent rapidement la multiplication.

3. Quelques exemples de symptômes courants

a) Les méthodes de diagnostic

Deux types de diagnostics permettent d'identifier un agent phytopathogène :

- le diagnostic direct permettant de reconnaître précisément l'agent lors de son isolement, de sa culture sur milieu sélectif et de sa détermination (microscopie, biochimie, PCR, etc.) ;
- le diagnostic indirect basé sur l'analyse de la réponse de l'organisme hôte à l'infection, par la présence de symptômes caractéristiques de la maladie et de tests spécifiques.

b) Les symptômes courants

L'infection par un agent pathogène se traduit par une grande diversité de symptômes qui peuvent être visibles au niveau des organes infectés. Les symptômes macroscopiques facilement identifiables sont, en particulier :

- les nécroses et les brûlures. Ce sont des zones tissulaires desséchées dans lesquelles l'agent pathogène altère les parois, modifie les divisions cellulaires et entraîne la mort cellulaire programmée (apoptose) ;
- les galles. Ce sont des tumeurs développées par multiplication anarchique des cellules de la plante hôte qui isolent ainsi le parasite ;

- les pourritures. Celles-ci se manifestent sous forme de tâches huileuses provenant de la destruction des tissus ;
- Les chloroses. Ce sont les résultats de l'arrêt de la synthèse de chlorophylle par les organes infectés ;
- Le nanisme et le gigantisme. Ces modifications de la taille des organes de l'appareil végétatif sont générées par une infection.
- La combinaison des symptômes et les connaissances de terrains peuvent guider l'identification du pathogène et donc le traitement à mettre en place.

4. Parasitisme entre plantes à fleur

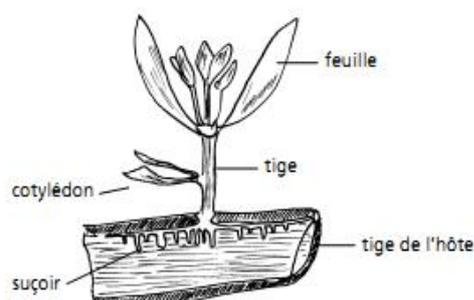
Les Phanérogames renferment quelques espèces parasites (4 700 espèces), relativement peu nombreuses eu égard à l'importance numérique de la classe (2%). Appartenant presque toutes à des Angiospermes Eu-Dicotylédones évoluées, leur parasitisme semble être relativement récent. Elles se répartissent dans 19 familles et 7 ordres différents. Selon l'organe sur lequel elles se fixent et puisent leur nourriture, on peut diviser les Angiospermes parasites en deux catégories : les **épirhizes**, parasites des racines (principalement le cas des Orobanchaceae, Santalaceae, Balanophoraceae et Rafflesiaceae) et les épiphytes proprement dits, parasites des tiges et des organes aériens en général, parfois appelés **aérophytes** (principalement le cas des Loranthaceae, Convolvulaceae et Lauraceae).

L'Algérie compte 55 espèces parasites réparties sur 6 familles botaniques, la principale étant celle des Orobanchaceae (**Tableau 2**). Les Angiospermes parasites en Algérie sont beaucoup plus des épirhizes (47 espèces, principalement des Orobanche) que des épiphytes (8 espèces, principalement des Cuscuta). Ceci pose un véritable problème de détection tant que l'individu parasite n'a pas encore émergé au-dessus du sol ; il en va tout autrement pour les épiphytes qui mènent une vie totalement aérienne et dont le cycle de développement est entièrement observable. Par ailleurs, les très agressives holoparasites sont numériquement plus importantes (38 espèces) que les hémiparasites (17 espèces) moins dangereuses.

Existe-t-il une incidence plus élevée des holoparasites en climat méditerranéen, parce qu'elles ont moins besoin d'apports extérieurs d'eau ? Il est pour le moment difficile de répondre à une telle question puisque l'écophysiologie de ces espèces n'a pas toujours pas été étudiée comme l'affirmait déjà GIBSON (1996).

Rappel :

a. Hémiparasitisme : le parasitisme peut être partiel, la plante parasite, pourvue de chlorophylle, conservant son pouvoir de photosynthèse et ne prélevant que l'eau et les éléments minéraux (figure 1).



Partie I: Phytopathologie

Figure 1. Les suçoirs du Gui observés sur une coupe longitudinale de tige d'arbre.

b. Holoparasitisme : le parasitisme est total, telle une plante sans chlorophylle, qui ne fait pas de photosynthèse et dépend entièrement de son hôte pour s'alimenter.

D'une manière générale, il existe un degré de spécificité entre le parasite et l'hôte. Le cas du *Viscum album* est typique. Il parasite au moins 120 espèces d'arbres, feuillus ou conifères. Il est donc dit polyphage.

D'autres parasites sont oligophages. Ils sont spécifiques d'une plante (*Orobanche concolor* Duby sur *Scabiosa columbaria* L. Dipsacaceae) ou plus rarement de quelques espèces (*Orobanche gracilis* Smith sur les Fabaceae).

Tableau 2. Liste des familles et genres d'Angiospermes parasites en Algérie à partir de Quezel & Santa (1963, modif.).

Familles	Genres	Nombre d'espèces	Type d'implantation	Type de parasitisme
<i>Santalaceae</i> R. Brown	<i>Osyris</i> L.	2	ER	Hémiparasite
	<i>Thesium</i> L.	3	ER	Hémiparasite
	<i>Viscum</i> L.	1	EP	Hémiparasite*
<i>Loranthaceae</i> A.L. de Jussieu	<i>Arceuthobium</i> M.Bieb.	1	EP	Hémiparasite*
<i>Cynomoriaceae</i> Lindley	<i>Cynomorium</i> L.	1	ER	Holoparasite
<i>Rafflesiaceae</i> Dumortier	<i>Cytinus</i> L.	1	ER	Holoparasite
<i>Convolvulaceae</i> A.L. de Jussieu	<i>Cuscuta</i> L.	6	EP	Holoparasite
<i>Orobanchaceae</i> Ventenat	<i>Cistanche</i> Hoffmanns. & Link	3	ER	Holoparasite
	<i>Odontites</i> Spreng.	7	ER	Hémiparasite
	<i>Orobanche</i> L.	27	ER	Holoparasite
	<i>Parentucellia</i> Viv. (= <i>Eufragia</i> Griseb.)	2	ER	Hémiparasite
	<i>Pedicularis</i> L.	1	ER	Hémiparasite

EP : épiphyte, **ER :** épiphyte, * : hémiparasitisme pouvant aller jusqu'à l'holoparasitisme.

I. Introduction : Les symbioses dans la rhizosphère

La symbiose est une relation au profit mutuel des deux participants. Les relations entre les Cormophytes et les micro-organismes qui se développent dans le voisinage de leurs racines constituent un bon exemple de symbiose.

En effet, les racines des Cormophytes modifient les caractéristiques physico-chimiques du sol, comme l'humidité et le pH. Elles émettent aussi du gaz carbonique et excrètent des substances organiques apportées par la sève élaborée après synthèse aussi bien dans les feuilles que dans les racines (acides aminés, acides organiques aliphatiques et aromatiques, sucres, vitamines, enzymes, etc). Celles qui ne sont pas toxiques servent d'aliments aux micro-organismes présents dans le sol. Généralement leur croissance est stimulée (parfois elle peut être inhibée). D'où l'abondance de ceux-ci dans la sphère d'action des racines (rhizosphère). Il s'établit à distance, entre racines et les micro-organismes de la rhizosphère, des équilibres subtils, car les Bactéries et Champignons du sol modifient aussi les conditions d'habitat des racines. La microflore de la rhizosphère synthétise, quant à elle, des molécules qui favorisent l'alimentation minérale des plantes, grâce à des molécules ayant des propriétés chélatantes.

II. La symbiose mycorhizienne

Une mycorhize (du grec myco ; champignon et rhiza ; racine) est le résultat de l'association symbiotique entre des champignons et les racines des plantes. Trois catégories de mycorhizes peuvent être distinguées, en fonction du niveau d'interaction entre la plante et le mycète (figure 1).

- Les ectomycorhizes (grec ectos : à l'extérieur) s'observent au niveau des radicelles des plantes des régions tempérées. Lors de cette association, les racines se ramifient et deviennent mantelées. Le mycélium recouvre complètement la racine en formant un manteau spongieux et émet des filaments qui s'insinuent entre les premières couches de cellules du parenchyme cortical pour former le réseau de Hartig.

- Les endomycorhizes (grec endos : à l'intérieur) se mettent en place sans grandes modifications de la morphologie racinaire. Le champignon colonise alors l'espace intercellulaire et pénètre dans les cellules en y développant des arbuscules ou des pelotes. L'association est alors beaucoup plus intime car le filament mycélien perfore la paroi cellulaire et repousse la membrane plasmique sans la lyser.

- Les ectendomycorhizes présentent des caractères des deux premiers groupes, à savoir la présence d'une partie superficielle sous forme d'un manteau se prolongeant par un réseau de Hartig et une partie intercellulaire avec des suçoirs intracellulaires.

Quelle que soit l'association, les filaments mycéliens sont cantonnés au parenchyme cortical de la racine et n'affectent pas les apex méristématiques. Ainsi, le milieu intérieur et les zones organogènes de la plante sont protégés.

Dans les trois types d'associations, la partie extra-racinaire correspond à un réseau de filaments qui colonise le sol en un réseau diffus et dense de filaments mycéliens.

Une plante peut en général s'associer avec plusieurs espèces de mycètes, par exemple Le hêtre, détient un « record » avec plus de 200 associations mychoriziennes, et un mycète peut se lier à plusieurs plantes. Mais il peut exister des associations spécifiques entre symbiontes, comme le Lactaire délicieux et le Pin.

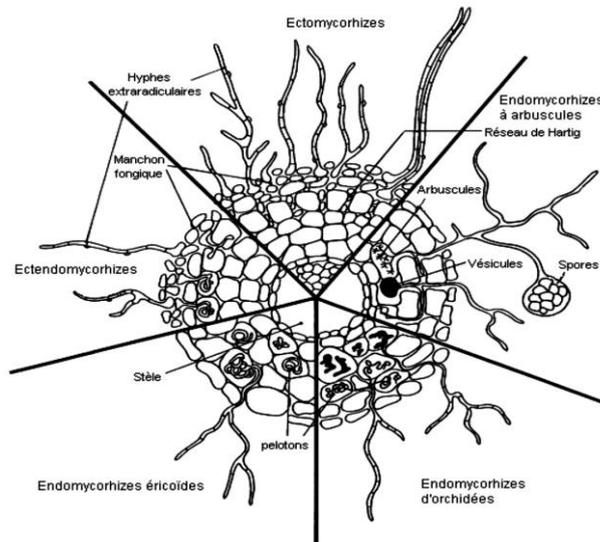


Figure 1 : Les différents types d'associations mycorhiziennes

1. Les échanges entre les symbiontes

a) Les apports de la plante

La plante est le photobionte et réalise la photosynthèse. Cette activité produit des photosynthétats, notamment du saccharose acheminé au niveau des racines et distribué aux filaments mycéliens intercellulaires du réseau de Hartig et aux expansions vésiculaires et arbusculeuses des endomycorhizes. On estime que 20 à 40 % des assimilats de la plante sont utilisés par l'ensemble des ectomycorhizes d'une plante. Cet apport en molécules organiques semble être indispensable pour la fructification des mycètes.

b) Les apports des mycètes

Le mycète est le symbionte hétérotrophe qui tire profit des apports organiques de la plante mais apporte un grand nombre de services à la plante (**figure 2**).

La possession de mycorhizes est souvent un facteur de réussite parfois même la condition sine qua non de la germination, de la croissance, voire de la floraison du végétal supérieur. En effet :

- Le feutrage mycélien des micorhizes contribue à la stabilité du pH autour des racines, ce qui favorise l'assimilation des ions minéraux par la plante. De même il peut solubiliser les phosphates tricalciques insolubles et assurer ainsi une meilleure alimentation phosphatée.
- En remplaçant la zone pilifère, les mycorhizes contribuent à augmenter la surface d'absorption d'où une meilleure absorption hydrique.
- La stimulation de la croissance est un phénomène général. Ainsi grâce à leurs mycorhizes, trois mois après leur germination, des plantules de pins sont deux à trois fois plus grandes que celles qui n'en possèdent pas.
- Chez les orchidées, la présence du champignon est obligatoire pour assurer la germination.
- Les filaments créent des ponts mycéliens entre plusieurs plantes permettant alors des échanges de molécules.

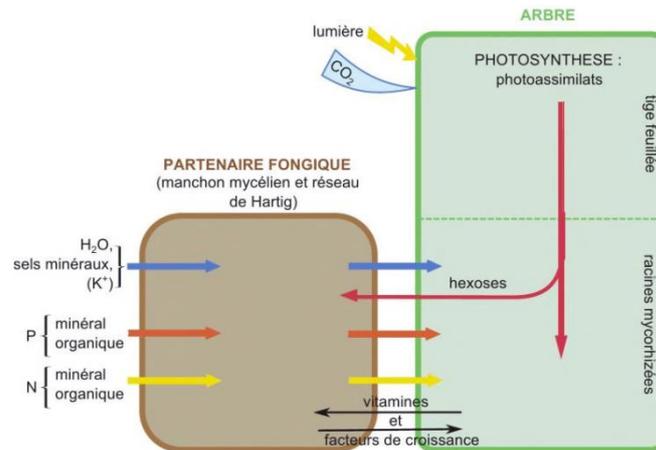


Figure 2. Echanges entre partenaires d'une ectomycorhize

2. Dialogue plante-hôte champignons

Des chercheurs ont découvert des molécules de type strigolactone secrétées par les racines, qui pourraient permettre aux hyphes de champignons arbusculaires de reconnaître leur hôte. Les strigolactones étaient connues depuis les années 1960 comme les signaux chimiques permettant aux graines de plantes parasites (comme les striga et les orobanches) de détecter la présence de leur plante hôte, puis de les infecter jusqu'à entraîner leur mort. Très récemment des chercheurs de l'INRA, a montré que les strigolactones jouaient d'autre part un rôle hormonal dans la plante, en contrôlant la ramification des tiges.

Trois rôles majeurs sont donc attribuables aux strigolactones :

- phéromonal sur les graines de plantes parasites
- et sur les champignons symbiotiques MA,
- hormonal sur les bourgeons des plantes.

Remarque:

Les signaux émis par le champignon qui lui permettent d'être reconnus par la plante sont appelé « facteurs Myc » par analogie avec les facteurs Nod.

III. La fixation symbiotique de l'azote

Le diazote atmosphérique représente une part importante des gaz atmosphériques. Certaines catégories de plantes sont capables d'utiliser cette forme grâce à des bactéries libres qui vivent dans le sol et assurent la fixation de l'azote, soit **seules**, soit en **symbiose** avec d'autres bactéries. Ce sont principalement :

- **des bactéries aérobies** : Azotobacter, Azomonas ;
- **des bactéries anaérobies** : Clostridium, Citrobacter...

D'autres bactéries vivent en symbiose avec le système racinaire des plantes :

- **Rhizobium** : légumineuses (fabacées) ;
- **l'actinomycète Frankia** : diverses espèces d'angiospermes, essentiellement arbres et arbustes, notamment les aulnes, l'argousier, les Casuarinaceae et le Myrica gale.

Dans les océans, ce sont les **Cyanobacteria** qui fixent le diazote. Il en existe deux types :

- Les **cyanobactéries** dites "**filamenteuses**", telles que Trichodesmium sp., qui vivent en colonie ;
- Les cyanobactéries **unicellulaires**, qui peuvent vivre libre ou en symbiose avec certaines espèces du phytoplancton.

Ces organismes procaryotes produisent une enzyme, la **nitrogénase** (enzyme qui ne fonctionne qu'en absence d'oxygène), qui permet de réaliser la synthèse de l'ammoniac par une réaction de réduction : $N_2 + 8 H^+ + 16 ATP \rightarrow 2 NH_3 + H_2$

1. Cas des légumineuses

Le cas le plus connu concerne la fixation de l'azote dans les nodosités des Fabaceae par des rhizobiums (Protobacteriaceae). Ces bactéries sont responsables de l'apparition des nodosités mais peuvent vivre libres dans la rhizosphère, particulièrement au voisinage des racines des trèfles, des luzernes et autres Fabaceae (de 10^6 à 10^8 cellules par g de terre). Leur pénétration se fait en quelques heures par les poils absorbants ou par des blessures. Les corps bactériens, (bactéroïdes) en forme de bâtonnets, constituent un cordon qui envahit les cellules du parenchyme cortical.

Une fois à l'intérieur des cellules, ils y prolifèrent, tandis que ces cellules parenchymateuses s'hypertrophient et se divisent, entraînant la formation d'une nodosité (fig. 3) qui croit en même temps qu'elle se charge d'une hémoglobine particulière, la leghémoglobine.

Des faisceaux conducteurs se différencient dans la nodosité et se raccordent à ceux de la racine (figure 3). À ce stade, chaque nodosité a la capacité de fixer l'azote atmosphérique, contrairement à chacun des deux organismes pris séparément.

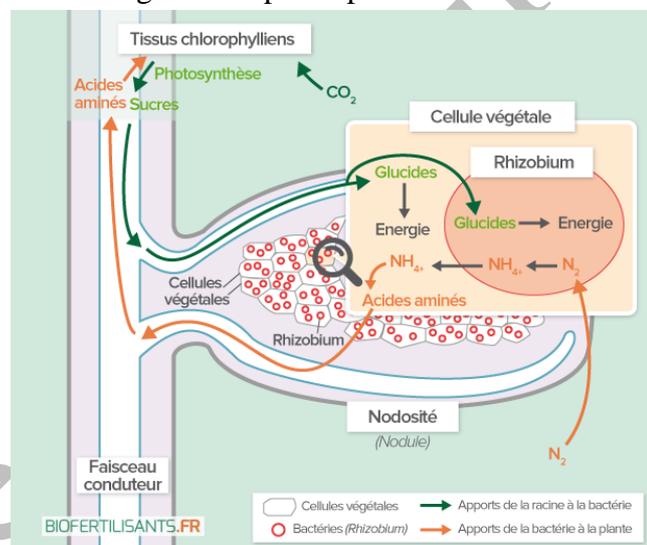


Figure 3. Les échanges entre une bactérie du genre Rhizobium et une fabacée.

Dans les racines, circulent des glucides et composés carbonés (issus du métabolisme de la plante et de la photosynthèse), qui servent de nourriture pour la croissance des bactéries (flèches vertes). En parallèle, la bactérie prélève le diazote N₂ de l'atmosphère et le transforme en NH₃⁺ (grâce à la nitrogénase) qui va pouvoir être assimilée par la plante.

Ensemble, ils ont acquis une fonction que seuls ils ne possédaient pas. La durée de vie de ces nodosités est assez limitée. Curieusement à la floraison, les bactéroïdes se lysent et la leghémoglobine se dégrade, ce qui provoque le verdissement des nodosités qui dégènèrent.

Lors du fonctionnement des nodules, on constate une véritable collaboration entre les deux partenaires. Le Rhizobium utilise la leghémoglobine que les cellules de la Fabaceae a synthétisé sous son influence. À partir des acides aminés synthétisés par les bactéries, les cellules de la Cormophyte achèvent la synthèse de protéines.

Celles-ci migreront vers les organes aériens qui ont fourni préalablement les composés glucidiques. Durant cette fixation symbiotique de l'azote, il est possible de dire que la Fabaceae utilise très indirectement l'azote atmosphérique, même si elle absorbe préférentiellement de l'azote minéral. En présence de celui-ci, lors d'un apport d'engrais par exemple, l'activité des nodules cesse.

N'importe quel *Rhizobium* ne peut pas s'associer avec n'importe quelle Fabaceae. À chaque espèce correspond une race (ou une espèce de *Rhizobium*). Ainsi, le *Rhizobium trifolii* du *Trifolium repens* L. donne des nodosités actives avec le *Trifolium pratense* L. mais non fonctionnelles avec le *Trifolium glomeratum* L. Même si l'exemple souvent cité de fixation symbiotique de l'azote est celui précédemment décrit, il faut savoir que près de 200 espèces environ d'Angiospermes portent des nodules au niveau de leurs racines. Ce sont toujours des arbres et des arbustes appartenant à seulement sept familles : les Casuarinaceae, les Betulaceae (les aulnes), les Myricaceae, les Coriariaceae, les Eleagnaceae, les Rhamnaceae et les Rosaceae. Chez les Gymnospermes, on ne trouve que trois familles : les Araucariaceae (l'*Araucaria* ou arbre aux singes), les Podocarpaceae et les Taxaceae (les ifs).

a. Les différents types d'infection

Chez les légumineuses, il existe une variabilité dans le type d'infection et de morphologies des nodules. Les rhizobia sont capables de pénétrer à l'intérieur des légumineuses via deux modes d'infection distincts : via les poils racinaires et la formation de cordons d'infection (pois, luzerne, soja) mécanisme dénommé infection intracellulaire ou via des blessures occasionnées par des éléments extérieurs ou la croissance de racines secondaires (*Sesbania rostrata* *Arachis*, *Stylosanthes*), mécanisme dénommé « crack-entry ». Les nodules racinaires et caulinaires se distinguent au niveau de leur initiation.

b. Infection intracellulaire

Le mode d'infection le plus étudié et le plus courant est l'infection intracellulaire où l'entrée des bactéries dans la plante a lieu à travers des poils absorbants. Dans ce cas, l'interaction se manifeste très rapidement en conditions limitantes en azote suivant les étapes suivantes :

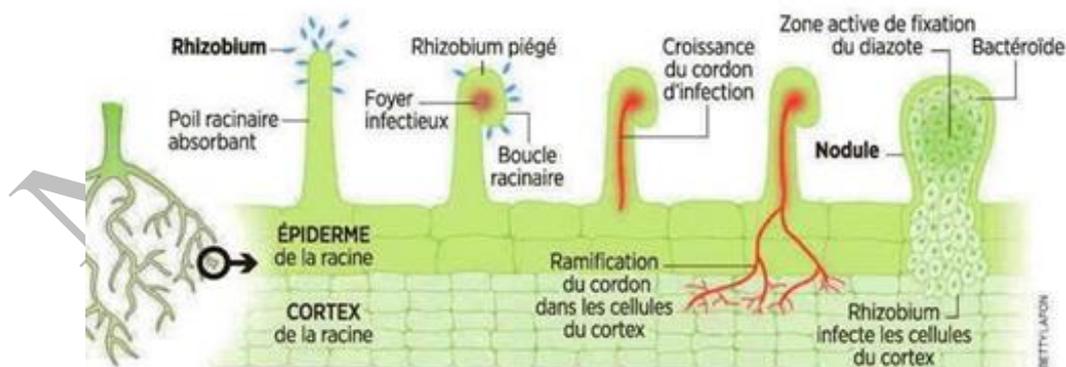


Figure 4. Etablissement de la symbiose rhizobienne

d. Taxonomie des bactéries nodulantes les légumineuses

Étymologiquement, *Rhizobium* signifie « qui vit dans les racines ». La famille des *Rhizobiaceae* est constituée par un ensemble hétérogène de bactéries en bâtonnet gram-négatif aérobies, hétérotrophes et non-sporulantes, elles appartiennent à la subdivision des α et β

proteobactéries, et présentent actuellement 12 genres et plus de 70 espèces, capables d'établir une symbiose avec les légumineuses. Ils sont souvent arrangés seuls ou en paires et motiles surtout lorsque les cellules sont jeunes grâce à un flagelle polaire ou subpolaire ou 2 à 6 flagelles péritriches. Ils ont une taille variant de 0,5 à 0,9 µm de largeur par 1,2 à 3,0 µm de longueur dont certaines peuvent infecter les racines et, parfois les tiges des légumineuses pour former des nodules, forme sous laquelle ils fixent l'azote de l'air et le transforment via le complexe enzymatique appelé « nitrogénase » en ammonium, qu'ils échangent avec la plante contre des photosynthétats.

On distingue en général :

- **Les *Rhizobiums* à croissance rapide** : qui ont un temps de génération de 2-4 heures, et qui forment des colonies de 2-4 mm de diamètres en 3-4 jours sur milieu solide.
- **Les *Rhizobiums* à croissance lente** : qui ont un temps de génération de 6-8 heures et dont les colonies ne dépassent pas 1 mm même après 7-10 jours d'incubation sur milieu solide.

2. Le symbiose actinorhizienne

On appelle symbioses actinorhiziennes les associations formées entre environ 260 espèces d'angiospermes et des bactéries fixatrices d'azote du genre *Frankia* qui aboutissent à la formation de nodules au niveau du système racinaire de la plante.

a. Les bactéries du genre *Frankia*

Les bactéries du genre *Frankia* appartiennent à la classe des actinobactéries, sous-ordre des Frankineae. Ces bactéries ont une paroi à Gram positif et un génome de grande taille avec un pourcentage élevé en bases G et C (haut G+C%). On retrouve parmi les actinobactéries notamment *Mycobacterium* (agents de la tuberculose et de la lèpre) et *Streptomyces* (bactéries du sol, à l'origine de nombreux antibiotiques). Douze groupes génomiques qui ont rang d'espèces sont décrites à ce jour chez *Frankia*. Ces bactéries ont une morphologie typique des actinobactéries avec des hyphes ramifiées et segmentées, des sporanges et des vésicules où des vésicules synthétisent la nitrogénase

b. Morphologie

En culture liquide, *Frankia* différencie trois sortes de structures : les hyphes végétatifs, les sporanges et les diazovésicules. Les hyphes sont des filaments peu ramifiés de 0,5-2 µm de diamètre. Les diazovésicules et les sporanges sont portés par les hyphes. Les sporanges ont une taille de 10-40µm, ils contiennent des milliers de spores qui sont les formes de dissémination et de résistance. En conditions de carence en azote se différencient les diazovésicules, des structures sphériques de 2-6 µm de diamètre à l'intérieur desquelles se trouve la nitrogénase responsable de la fixation de l'azote. L'enveloppe des diazovésicules contient des fortes quantités de lipides hopanoïdes qui limitent les échanges gazeux, protégeant ainsi la nitrogénase de l'oxygène. Dans les nodules de certains genres comme *Casuarina* et *Allocauarina*, *Frankia* ne développe jamais de diazovésicules, ce qui suppose l'existence d'autres mécanismes pour la protection de la nitrogénase contre l'oxygène.

IV. Les symbioses associatives

Les symbioses associatives ou coopérations, définies comme des interactions facultatives à bénéfices réciproques entre les 2 partenaires, mais contrairement aux symbioses mutualistes (comme les rhizobia avec les plantes légumineuses), l'association n'est pas accompagnée par la formation de nouveaux organes. Il s'agit de bactéries adaptées à un biotope particulier, la

rhizosphère, c'est-à-dire le volume du sol situé au voisinage immédiat des racines des plantes et qui se caractérise par la présence d'exsudats racinaires (rhizodépôts). Les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes ou RFCP (en anglais : PGPR, acronyme de Plant Growth Promoting Rhizobacteria) colonisent la rhizosphère en utilisant les exsudats racinaires comme substrats nutritifs, mais à la différence des autres bactéries rhizosphériques elles ont, en retour, un effet bénéfique sur la plante via une multitude de mécanismes. On distingue deux grands groupes de RFCP : Les phytostimulatrices et les phytoprotectrices.

a. Les bactéries phytostimulatrices

Elles influencent la croissance des plantes :

- en améliorant la biodisponibilité de certains nutriments par la fixation de l'azote atmosphérique, ou par solubilisation du phosphate,
- en synthétisant des phytohormones comme des auxines, cytokinines, gibbérellines,
- en modulant le développement des plantes, grâce à une activité 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) désaminase, qui va entraîner une élongation racinaire,
- en facilitant la mise en place ou le fonctionnement des symbioses mutualistes entre les racines et les bactéries fixatrices d'azote ou les champignons mycorhiziens.

b. Les bactéries phytoprotectrices

Dans certains sols, on voit apparaître une propriété émergente de résistance du sol à la maladie. Cette résistance est la capacité du sol à permettre le développement de plantes saines (faible niveau de maladie) alors que l'agent pathogène est présent et que les conditions climatiques sont favorables au développement de la maladie. Ainsi, des RFCP phytoprotectrices favorisent la croissance des plantes en réduisant le niveau de certaines maladies. Pour cela, elles peuvent agir :

- par antagonisme en produisant des antibiotiques délétères pour les pathogènes,
- par interférence avec des signaux, en détruisant les molécules signaux des pathogènes,
- en activant la résistance systémique induite des plantes, qui augmente la résistance des plantes à l'attaque des pathogènes, ou
- en contrôlant la croissance des pathogènes par la compétition pour les éléments nutritifs, comme la compétition pour le carbone et la compétition pour le fer dont la biodisponibilité dans le sol est très faible.

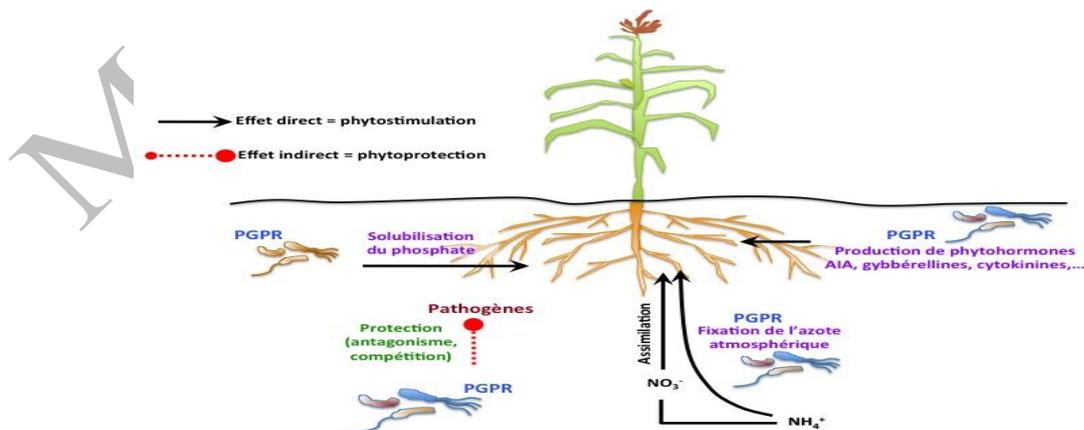


Figure 2 : Interactions entre plantes et les bactéries coopératives (PGPR) dans la rhizosphère.