

# L'immunité des végétaux



Figure 1. Plant de Tomate atteint par *Alternaria solani* (crédit photo : Clemson University - USDA Cooperative Extension Slide Series).

Il est fréquent d'observer des taches brunes à noires sur les feuilles d'une plante (fig. 1). Tout laisse à croire que celle-ci est « malade » et que ses jours sont comptés. Cependant, elle combat le pathogène, limitant ainsi sa propagation à une petite tache noirâtre sur l'organe.

À l'image d'organismes photosynthétiques fixés, les plantes paraissent très vulnérables. En effet, elles sont confrontées à une multitude de pathogènes allant des virus aux champignons, en passant par des bactéries et quelques parasites (Nématodes, Insectes...). Pour autant, les plantes luttent et résistent contre ses diverses agressions : elles sont dotées d'une immunité.

L'immunité des végétaux, en première approximation, ne peut pas être comparée au système immunitaire des animaux. Les plantes ne possèdent pas de cellules spécialisées dans la fonction de défense telles que les leucocytes des animaux. Toutefois, chaque cellule végétale est capable de déclencher une réponse immunitaire. Cette dernière est innée et fait suite à des mécanismes de reconnaissance spécifiques. Aussi, les cellules végétales peuvent garder en mémoire les différentes attaques des pathogènes à l'instar de la mémoire immunitaire des animaux.

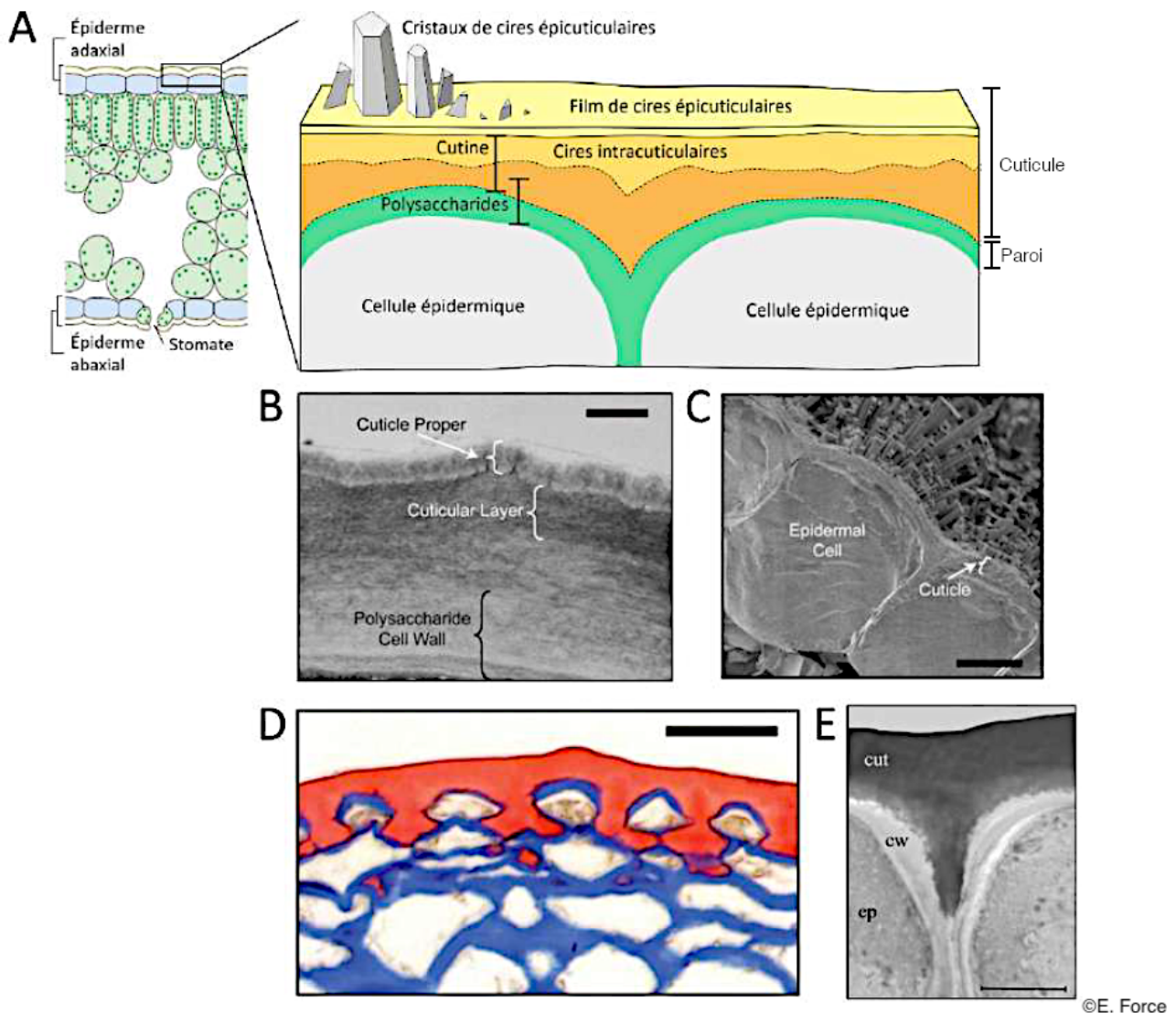
Comment les végétaux se protègent-ils contre des pathogènes ?

## Prévenir la contamination par des pathogènes, ou la mise en place de défenses passives

Les plantes possèdent des barrières protectrices contre les divers pathogènes présents dans l'environnement. Ces barrières, qu'elles soient physiques ou chimiques, constituent une première ligne de défenses dites passives.

### La cuticule et la paroi pecto-cellulosique : des forteresses à différentes échelles

Les premières barrières physiques développées par les végétaux, évitant toute contamination par un pathogène, sont la cuticule ainsi que la paroi pecto-cellulosique des cellules végétales.



d'*Arabidopsis thaliana* vue en coupe (bar d'échelle = 5 micromètres) ; D : photographie en microscopie optique d'un épicarpe de fruit de Tomate au stade vert-mature après coloration de la cuticule au rouge soudan et des parois pecto-cellulosique au bleu alcian (bar d'échelle = 50 micromètres) ; E : photographie en microscopie électronique à transmission d'un épicarpe de fruit de Tomate au stade développement précoce. Légendes : cut pour cuticule, cw pour paroi et ep pour cellule épicarpique (bar d'échelle = 5 micromètres).

Cette cuticule est un polymère de cutine, substance lipidique, et présente des cires (fig. 2). Elle protège la surface de l'appareil caulinaire des plantes.

La paroi pecto-cellulosique enveloppe chaque cellule végétale. Elle est constituée de trois composés majeurs : la cellulose, les hémicelluloses et les pectines. Aussi, la paroi peut contenir, en plus des composés cités précédemment, de la lignine. Cette molécule est un polymère hétérogène de composés phénoliques conférant une certaine rigidité aux cellules comme celles du bois par exemple. De plus, les cellules lignifiées se caractérisent par une imperméabilité aux différents organismes pathogènes.

À ces barrières physiques s'ajoutent, chez certaines plantes, des barrières chimiques suite à la production de molécules dites antimicrobiennes.

### **Des molécules chimiques protectrices**



Figure 3. A : If commun (*Taxus baccata*) (crédit photo : M. Vicente) ; B : Digitale pourpre (*Digitalis purpurea*) (crédit photo : E. Force).

Des substances chimiques antimicrobiennes peuvent être synthétisées par les plantes afin de prévenir la contamination par des pathogènes. On remarque différents métabolites secondaires comme le taxol de l'If commun (fig. 3A), un alcaloïde, ou encore la digitoxine de la Digitale pourpre (fig. 3B), un terpénoïde. Par ailleurs, d'autres composés phénoliques sont également produits. Ces diverses molécules chimiques présentent une efficacité considérable contre une multitude de pathogènes et suffisent à éviter une contamination.

Toutefois, certains pathogènes contournent ces défenses passives et pénètrent au sein des plantes par des ouvertures naturelles comme les stomates, des blessures quelconques ou bien grâce à l'action d'enzymes hydrolytiques libérées par l'agent pathogène.

### **La pénétration du pathogène, ou un contournement des défenses passives**

La pénétration d'un pathogène au sein d'un végétal demande en premier lieu une fixation de ce dernier sur la surface des plantes. Pour cela, une fine couche d'eau est nécessaire à la déposition, à la germination ou encore à la multiplication du pathogène en question.

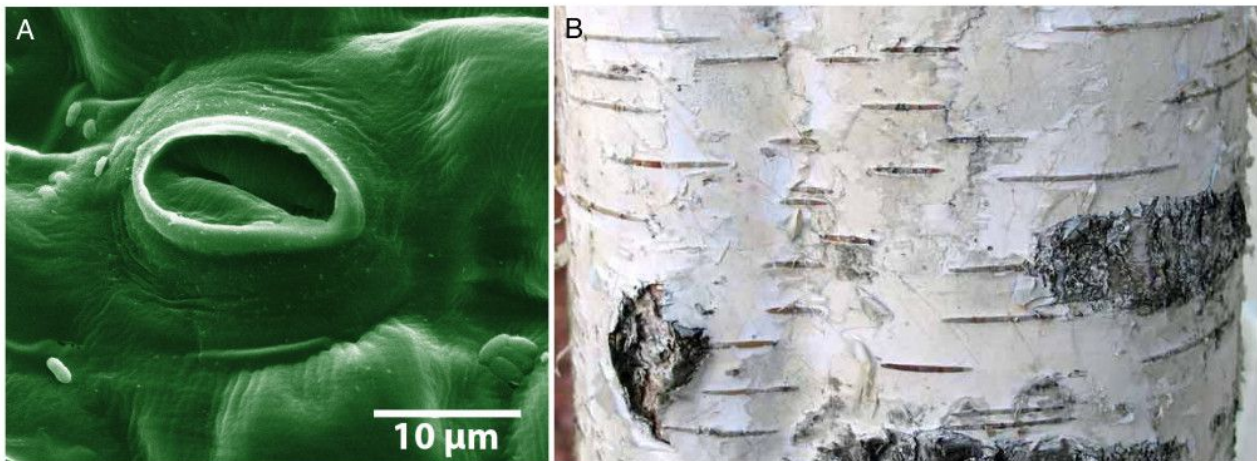


Figure 4. A : photographie en microscopie électronique à balayage de stomate d'une feuille de Tomate (crédit photo : V. Dostál) ; B : lenticelles sur un tronc de Bouleau verruqueux (crédit photo : S. Sweeney).

Suite à cette fixation, l'agent pathogène s'insinue à l'intérieur de l'organisme par diverses ouvertures épidermiques : les stomates au sein des épidermes foliaires (fig. 4A) ou les lenticelles de certains troncs d'arbres (fig. 4B) par lesquels s'effectuent des échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère ambiante.

Par ailleurs, les divers agents pathogènes possèdent aussi un arsenal de molécules chimiques telles des enzymes permettant d'hydrolyser les barrières physiques des plantes. Ils peuvent également libérer des molécules chimiques neutralisant les métabolites secondaires sécrétés par les végétaux, toxiques pour ces pathogènes.

Comment les plantes luttent-elles contre l'intrusion des pathogènes ?

### **Alerte intrusion : de la reconnaissance à la séquestration du pathogène**

En plus des mécanismes de défenses passifs vus précédemment, s'ajoutent des mécanismes de défenses dits actifs après l'intrusion d'un pathogène au sein de la plante.

La reconnaissance d'un agent pathogène enclenche une réaction de défense plus ou moins ciblée selon une identification précise du pathogène. En effet, la

majorité des cellules végétales est munie d'un double système de reconnaissance et d'activation. Ce dernier fait intervenir des événements cellulaires complexes menant à une résistance active contre l'agent infectieux. Sa mise en place fait suite à la reconnaissance de structure moléculaires du pathogène par des récepteurs membranaires présents à la surface des cellules végétales. Ces molécules reconnues, aussi appelées éliciteurs, sont des déterminants chimiques différents selon les organismes pathogènes : acides nucléiques des virus, chitine de la paroi des champignons, flagelline de certaines bactéries. De plus, parmi ces éliciteurs, il est possible d'observer des composés pariétaux issus de la dégradation de la paroi végétale par l'agent pathogène. Les cellules végétales disposent de multiples récepteurs capables de reconnaître une diversité d'éliciteurs. La liaison d'un éliciteur par un récepteur conduit à la production d'un signal intracellulaire entraînant une réponse locale par la plante.

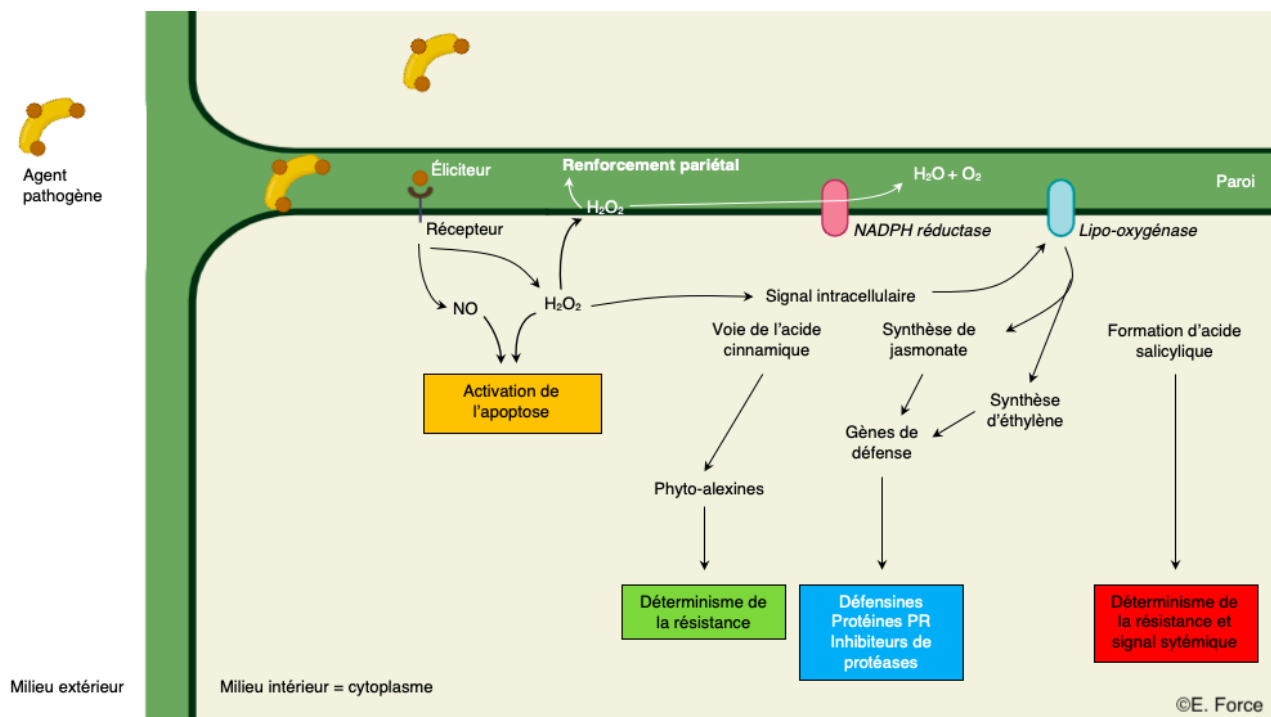


Figure 5. Schéma des modalités de la réaction d'hypersensibilité aboutissant à la mort cellulaire (illustration : E. Force). NO : monoxyde d'azote, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> : peroxyde d'hydrogène, O<sub>2</sub> : dioxygène.

À la suite d'une agression localisée par un pathogène sur un organe végétal, la plante répond rapidement en limitant la propagation de l'agresseur par séquestration (fig. 1). Cette dernière est nommée réaction d'hypersensibilité. Elle confère au tissu attaqué une résistance locale acquise. L'ensemble de ces réactions précoces est provoqué par des marqueurs moléculaires spécifiques du pathogène : les éliciteurs (fig. 5). La reconnaissance du pathogène par la plante conduit à une poussée oxydative productrice de composés réactifs de l'oxygène tel le peroxyde d'hydrogène (ou eau oxygénée) par exemple. Ces molécules oxydatives mènent à la destruction du pathogène ainsi qu'à la cellule productrice de ces composés. Aussi, l'eau oxygénée, avec l'action du monoxyde d'azote, activent différentes réponses (fig. 5) : un renforcement pariétal par lignification ou complexification moléculaire ; une activation de la voie de biosynthèse de protéines spécifiques comme les protéines PR ainsi que des défenses, ayant des actions antimicrobiennes.

Fait remarquable, ces mécanismes moléculaires sont comparables à ceux étudiés chez les animaux. En effet, on observe les mêmes récepteurs issus de l'expression des mêmes gènes, montrant ainsi une origine évolutive commune aux végétaux et animaux pour cette immunité innée.

Cependant, cette immunité innée végétale est peu spécifique, mais est efficace contre une grande majorité de pathogènes : elle intervient dans de nombreuses interactions plante/pathogène.

## **Les interactions plante/pathogène ou une course à l'armement**

### ***La résistance des plantes, un aveu d'échec pour les pathogènes ?***

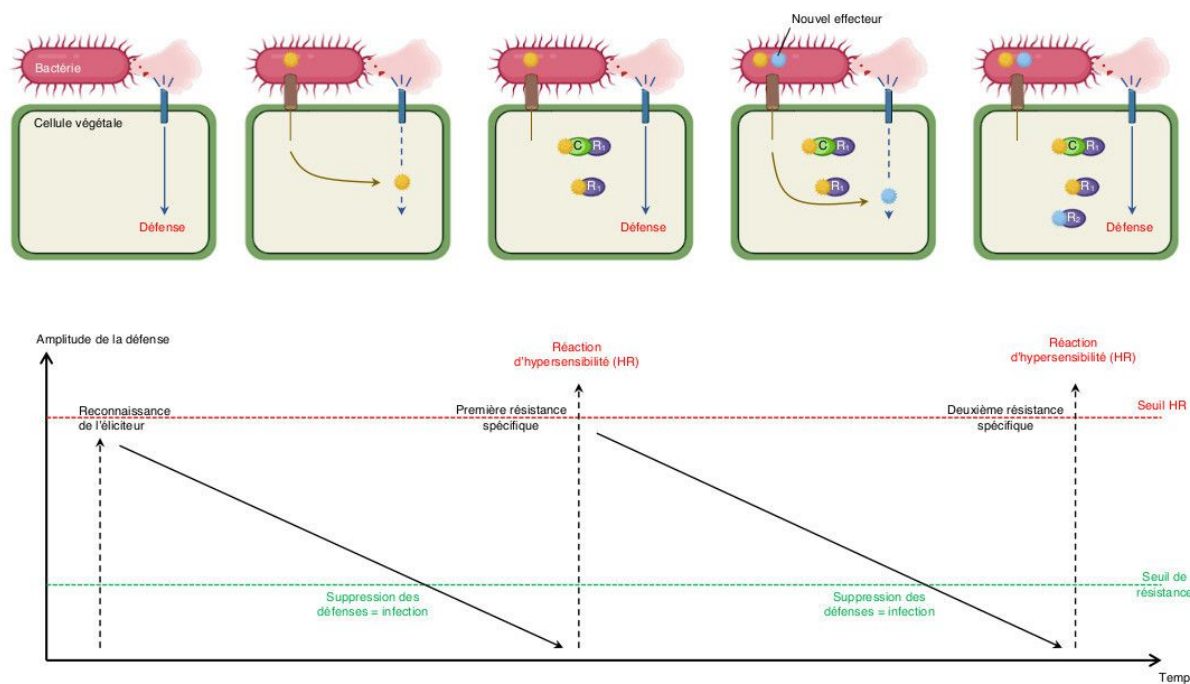
Suite à la résistance de la plante pour un pathogène donné, tout laisse à penser que ce dernier est vaincu et ne pourra pas infecter le végétal. Mais, les agents infectieux évoluent et acquièrent de nouvelles propriétés encore plus virulentes. Ces propriétés résultent de l'expression de gènes dits d'avirulence (notés Avr). Les gènes d'avirulence codent pour des effecteurs pouvant interférer avec les systèmes de reconnaissance et de résistance de la plante en contournant les étapes de signalisation ou de mise en place des défenses après reconnaissance par exemple. Ceci entraîne de ce fait le développement de l'agent infectieux au sein du végétal.

Ce contournement des lignes de défenses des plantes par les pathogènes obligent celles-ci à élaborer de nouvelles manières d'éviter les attaques menées par ces pathogènes.

### ***De la vulnérabilité à la résistance des plantes***

Après l'évitement de la réponse immunitaire innée des plantes par des pathogènes, ces végétaux développent de nouveaux mécanismes de reconnaissance plus spécifiques leur permettant de détecter ces agents infectieux. En effet, à un gène d'avirulence exprimé par un pathogène correspond un gène de résistance spécifique (noté R) exprimé par la plante. Ce gène R est souvent observé au sein d'une variété particulière d'une espèce végétale résistante au pathogène en question.

Ainsi, l'interaction entre les produits de l'expression des gènes R des plantes avec ceux des gènes Avr des pathogènes amène à la reconnaissance spécifique de ces pathogènes par les plantes. La fixation du nouvel éliciteur sur les nouveaux récepteurs spécifiques de ce dernier conduit à l'établissement d'une cascade de signalisation activant les divers mécanismes de défense de la plante : une nouvelle réaction d'hypersensibilité est enclenchée.

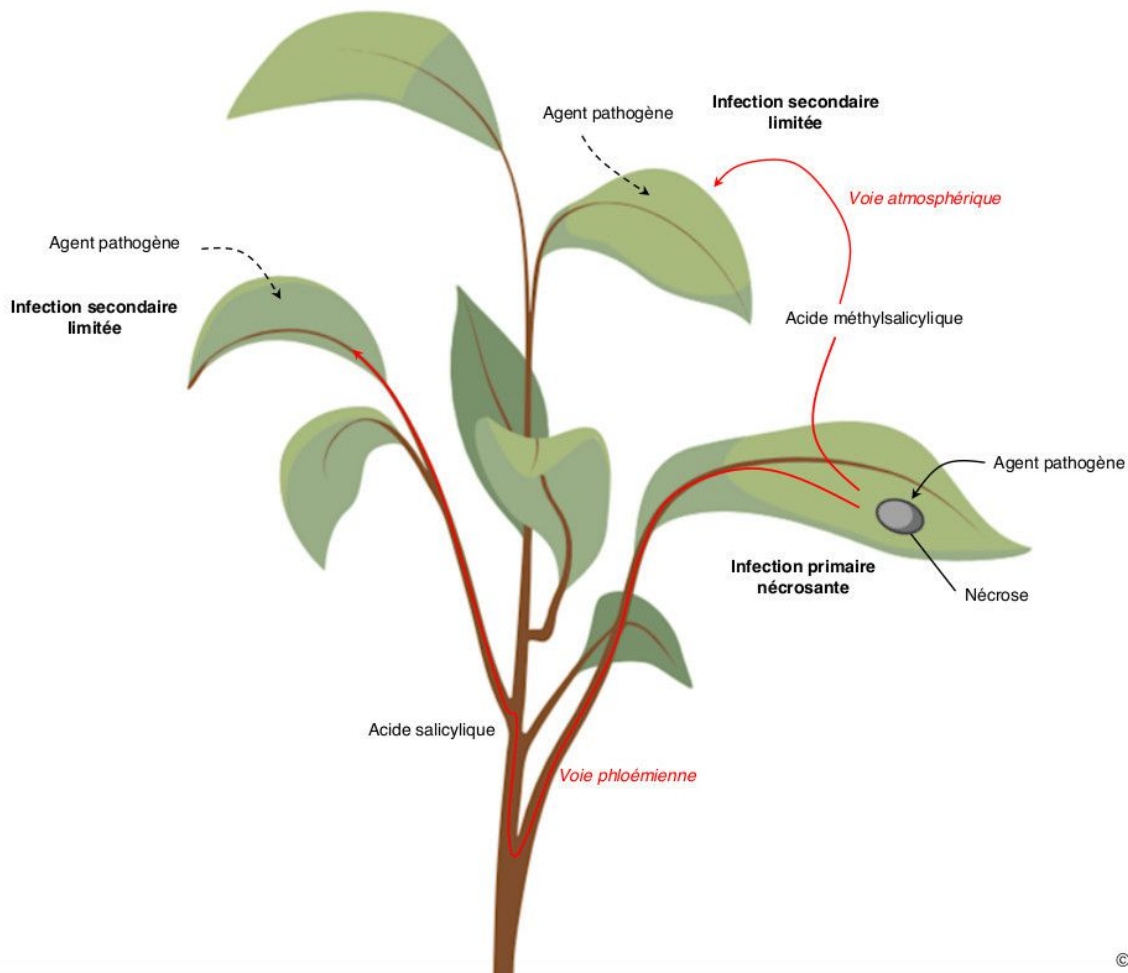


©E. Force

Figure 6. Modèle en zigzag illustrant la coévolution des plantes et des agents infectieux (illustration : E. Force, d'après Jones J. et Dangl J., 2006). C : cible végétale et Rn : protéine de résistance.

Cette nouvelle résistance spécifique acquise par la plante peut être de nouveau contournée par l'agent infectieux ayant, au fil de l'évolution, acquis des effecteurs de virulence inédits (fig. 6). C'est ainsi que ces mécanismes montrent une course à l'armement, traduisant une coévolution entre les plantes et leurs pathogènes.

À la suite de l'acquisition d'une nouvelle résistance spécifique, la plante isole le pathogène en pratiquant une mort cellulaire programmée par apoptose des cellules aux alentours, ce qui limite la propagation de l'agent infectieux, puis détruit le pathogène par la production de diverses protéines (défensines, protéines PR, protéases...) : c'est la réaction d'hypersensibilité.



©E. Force

Figure 7. Principe de la résistance systémique acquise (illustration : E. Force).

De plus, les autres tissus sains de la plante reçoivent, par l'intermédiaire de molécules chimiques circulantes, une information indiquant qu'une infection a lieu. En conséquence, les cellules des tissus encore préservés par l'invasion du pathogène se préparent à répondre à cette infection. Une résistance générale est ainsi obtenue. Aussi, après qu'une plante ait éradiqué l'agent pathogène à l'origine de l'infection, le végétal tout entier développe une résistance accrue permettant de lutter plus rapidement et plus efficacement contre les prochaines infections par ce même agent infectieux : il s'agit de la résistance systémique acquise (fig. 7).

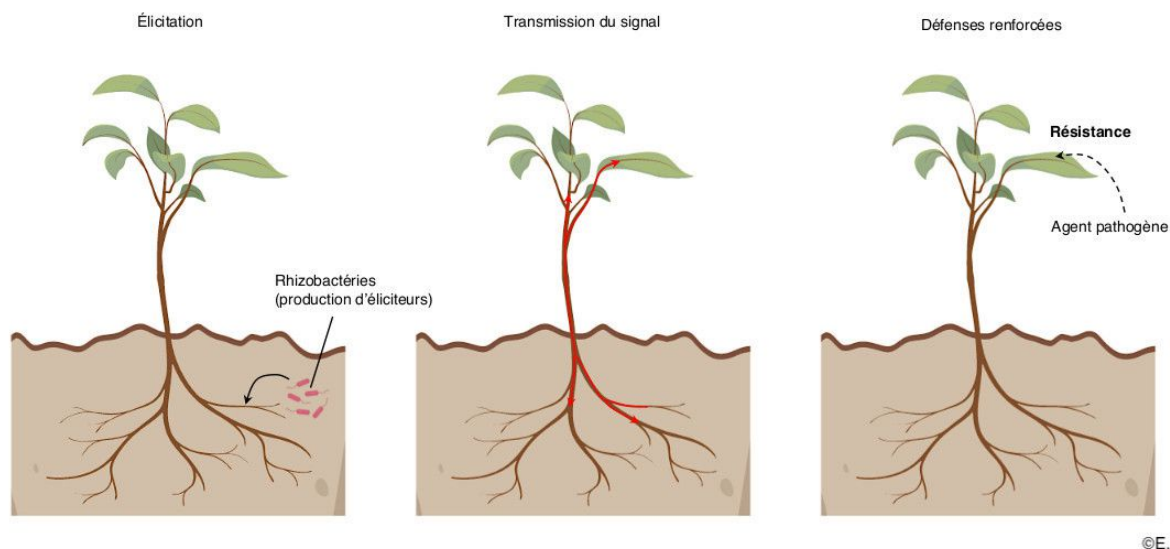
Par ailleurs, outre une information transmise entre les différents organes d'une même plante, des molécules chimiques volatiles ou diffusibles dans le sol peuvent être émises par la plante infectée. Une communication chimique est établie entre différents végétaux.

## Quand une plante donne l'alerte, ou l'établissement de communications chimiques intra et interspécifiques

Une plante infectée par un pathogène peut libérer dans son environnement proche, qu'il s'agisse du sol ou de l'atmosphère, des molécules chimiques diffusibles ou volatiles. Ces dernières sont perçues par d'autres individus de la même espèce, mais aussi par d'autres végétaux d'espèces différentes. Ces



communications chimiques intra et interspécifique ne seraient efficaces que sur une distance de quelques dizaines de centimètres. En effet, il semblerait que ces mécanismes soient davantage efficaces pour informer d'une infection entre deux organes d'une même plante, par exemple entre une feuille infectée et les autres feuilles voisines encore saines (fig. 7). Néanmoins, des études approfondies à propos ont montré l'existence de plusieurs chaînes de dialogue chimique, tige feuillée-racine d'une première plante infectée, et racine-tige feuillée d'une seconde plante saine. Est alors mis en exergue un échange de signaux entre les racines, amenant à une résistance accrue des feuilles de l'autre plante non infectée.



©E. Force

Figure 8. Principe de la résistance systémique induite (illustration : E. Force).

Ces diverses découvertes peuvent profiter à l'agriculture : de nouvelles applications dans le domaine de la protection des plantes cultivées peuvent émerger. En effet, au contact d'un micro-organisme non pathogène peut se mettre en place une résistance générale. On parle ici de résistance systémique induite (fig. 8). De plus, cette dernière est, comme vu plus haut, transmissible d'une plante à une autre par des canaux de communications chimiques dans le sol ou dans l'atmosphère. Ceci conduit à protéger l'ensemble d'une culture contre un pathogène ciblé. En ce sens, cette pratique amène à une stratégie très intéressante pour une agriculture plus respectueuse de l'environnement en limitant l'apport de composés chimiques polluants comme des fongicides, bactéricides, etc.

En conclusion, les plantes, organismes photosynthétiques à la base des réseaux trophiques, sont des êtres vivants à vie fixée et connaissent une multitude d'agressions, que ce soit par des animaux herbivores ou par des micro-organismes pathogènes. À l'inverse de certains animaux dotés d'une mobilité, les plantes ne peuvent échapper à leurs agresseurs. Pour autant, les végétaux dominent les écosystèmes. En cela, nous comprenons que les plantes possèdent des mécanismes de défenses très efficaces contre ces divers agresseurs expliquant leur persistance dans les milieux. L'étude des mécanismes de défense montre que ces derniers ne sont pas si différents de ceux retrouvés chez les

animaux. Une première ligne de défenses consiste en la construction de barrières physiques et chimiques présentes en permanence dans la plante. Aussi, les plantes sont capables de reconnaître un agent pathogène ayant contourné ces premières lignes de défenses. De cela, les végétaux élaborent des réactions de défenses spécifiques provoquant la séquestration de l'agent infectieux et l'empêche ainsi de proliférer dans l'organisme. Par ailleurs, des signaux moléculaires sont produits au sein des cellules infectées et circulent en direction des autres cellules de l'organisme attaqué, et plus impressionnant encore, d'une plante à une autre.

Ces mécanismes de défense sont le résultat d'une étroite coévolution entre les plantes et leurs pathogènes. Les pathogènes élaborent de nouveaux moyens de contournement des défenses des plantes, puis en retour, les plantes établissent de nouvelles défenses plus spécifiques contre ces pathogènes. Cependant, ces dernières n'interagissent pas seulement avec des agents infectieux mais avec une importante communauté de micro-organismes non pathogènes. Comment les plantes peuvent-elles distinguer un micro-organisme pathogène d'un autre non pathogène ? Cette question suscite beaucoup d'interrogations et n'est pas encore résolue. Par ailleurs, cette capacité de reconnaissance spécifique des micro-organismes est utilisée dans le domaine de l'agriculture. L'établissement de stratégie de protection des plantes cultivées passe par ces mécanismes spécifiques de reconnaissance. Ainsi ressort un potentiel moyen de traiter des plantes de façon curative ou même préventive en s'intéressant à cet immense réservoir de diversité microbienne.

Ces propriétés sont aujourd'hui très étudiées et permettent de mettre en place des solutions alternatives à la lutte des pathogènes, en laissant dans les placards les multiples produits chimiques (fongicides, bactéricides...) appliqués aux cultures et nocifs pour les milieux.

## Bibliographie

Abad P. & Favery B.. L'arsenal immunitaire des plantes. *Pour la science*, 2012. n° 77, pp. 24-31.

Claverie J. et al.. Lutter contre les infections bactériennes : le système immunitaire des plantes est aussi très efficace !. *Médecine Science*, 2016. n° 4, pp. 335-339.

Clos J.. *L'immunité chez les animaux et les végétaux*. Médecine Science Publication/Lavoisier, 2012. 415 p.. ISBN 978- 2-257-20522-3

Deslandes L. & Rivas S.. Catch me if you can: bacterial effectors and plant targets. *Trends in Plant Science*, 2012. n° 17, pp. 644-645.

Duplan V.. *Nouveaux rôles du régulateur de l'immunité MYB30 dans le développement d'Arabidopsis thaliana*. Thèse de l'université de Toulouse-III-Paul Sabatier, 2017. 216 p..

Fu Z. Q. & Dong X.. Systemic Acquired Resistance: Turning Local Infection into Global Defense. *Annual Review of Plant Biology*, 2013. n° 64, pp. 839-863.

Jones J. & Dangl J.. The plant immune system. *Nature*, 2006. n° 444, pp. 323-329.

Lévesque H. & Willis N.. L'immunité végétale. *La Garance voyageuse*, 2018. n° 123, pp. 28-35.

Noir S. & Lashermes P.. Organisation et évolution des gènes de résistance chez les plantes. *Cahiers Agricultures*, 2000. n° 8, pp. 301-309.