

CHAPITRE IV

Mécanismes de résistance de la plante aux pathogènes

Dans leur lutte permanente pour la survie, les plantes ont développées des stratégies de défense très diversifiées qui leur permettent de résister à la plupart des agressions parasitaires. Malgré l'existence des barrières constitutives chimiques ou physiques qui confère à la plante une résistance générale hautement efficace, l'induction de défenses plus adaptées est nécessaire. Lorsque l'agent pathogène infecte la plante hôte et qu'il ya développement d'une maladie, la relation est qualifié de compatible et le pathogène est dit virulent. Plusieurs facteurs favorisent le développement de l'infection : les conditions environnementales, le manque de reconnaissance de l'agent pathogène par la plante ou l'inefficacité d'activation des défenses de la plante.

Dans toutes interactions plantes-pathogènes, trois étapes sont à considérer

- la première étape est celle de la reconnaissance du parasite. Dans le cas d'une interaction incompatible, elle conduit le plus souvent à la mort programmée des cellules attaquées caractéristique d'une réaction hypersensible (HR), qui est une lésion nécrotique localisée autour des sites de pénétration du parasite dans les tissus végétaux.
- la deuxième étape appelée transduction du signal consiste en l'activation de cascades de signaux visant l'induction des réactions de défense.
- la troisième étape est caractérisée par l'activation des gènes de défense et la synthèse de plusieurs protéines et autres molécules de défense créant un environnement défavorable à l'invasion du parasite.

1. Résistance des plantes aux maladies

Les plantes résistent efficacement à leurs agresseurs et développent assez rarement des symptômes sévères de maladies. Pour lutter contre les pathogènes, les plantes développent des stratégies de défense très diversifiées basées à la fois sur l'établissement de barrière physique (cuticule, paroi pectocellulosique, etc.) empêchant l'entrée et la progression de l'agent pathogène dans la plante et sur la synthèse de molécules toxiques pour l'organisme pathogène. On retrouve chez les plantes deux types de résistance : la résistance passive et la résistance active.

1.1. Résistance passive

Elle se divise en deux grandes catégories :

- a) Les barrières structurales (exemples : cuticule, poils) représentent le premier obstacle qu'un agent pathogène rencontre avant son contact avec les parois des cellules épidermiques de la plante où s'effectuera le premier niveau de reconnaissance responsable du devenir de l'interaction. Les virus et les bactéries pénètrent ces barrières de façon purement passive en profitant de micro-blessures causées, par exemple, par les piqûres d'insectes, la pluie, le gel ou les oiseaux.
- b) Les barrières chimiques appelées phytoanticipines, exemple : Les composés phénoliques ont un effet délétère sur la germination des spores ; la croissance mycélienne et la production d'enzymes hydrolytiques comme les pectinases.

1.2. Résistance active

Lorsqu'un agent pathogène réussit à contourner la première ligne de défense, un nouveau système de résistance se met en place. Qui est responsable de l'activation de plusieurs voies métaboliques pour :

- renforcer les barrières externes, comme la paroi, afin de retarder ou même d'empêcher la pénétration de l'agent pathogène
- favoriser la création d'un environnement toxique au cas où le pathogène parviendrait à franchir les barrières structurales nouvellement formées. La résistance active peut être généralisée ou spécifique :

- **La résistance spécifique** : est une résistance dite génétique selon la théorie « gène pour gène » découverte par Flor (1971). Pour que la plante soit résistante à un agent pathogène spécifique, les deux protagonistes doivent posséder des gènes complémentaires : un gène de résistance R pour la plante et un gène d'avirulence Avr pour l'agent pathogène.

- **La résistance généralisée ou non spécifique** : Toutes les plantes, même si elles ne possèdent pas de gène R de résistance, ont la capacité de se défendre contre un agresseur. La résistance généralisée, quant à elle, peut s'exercer au niveau local (résistance locale acquise, ou RLA), c'est-à-dire au site de pénétration de l'agent pathogène ou au contraire se propager à distance des cellules attaquées. On parle alors de résistance systémique acquise (SAR « Systemic Acquired Resistance »), un phénomène de résistance générale induite de longue durée et à large spectre, qui protège efficacement la plante contre des infections ultérieures et la rend également plus performante envers d'autres attaques potentielles.

2. Reconnaissance de l'agent pathogène

Elle est essentielle, car elle permet aux étapes ultérieures de défense de se déclencher. L'étape de reconnaissance est :

- soit spécifique, si elle résulte de l'interaction entre les produits du gène *avr* du pathogène et du gène R de la plante,
- soit non spécifique lorsque cette étape implique des molécules élicitrices générales.

2.1. Reconnaissance spécifique « gène pour gène »

Le modèle gène pour gène, mis en évidence chez certaines bactéries, virus et champignons, repose sur une reconnaissance moléculaire entre la plante-hôte et le pathogène. Si la reconnaissance s'effectue, il n'ya pas développement de la maladie, la réaction est incompatible. Dans le cas contraire, la maladie se développe, la réaction est compatible.

La plante développe une résistance spécifique (relation incompatible), lorsque le produit d'un gène de résistance (R) dominant de la plante hôte reconnaît le produit d'un gène d'avirulence (Avr) de l'agent pathogène correspondant, dans les 3 autres cas la réaction est compatible (tableau 2). La résistance gène pour gène est connue aussi sous le nom de « résistance spécifique » ou « résistance qualitative ». Les caractéristiques typiques et visibles de cette reconnaissance est la réaction hypersensible (HR) associée à une nécrose localisée et accompagnée par le déclenchement des réactions de défense.

Tableau 2 : Le modèle gène pour gène : gène d'avirulence du pathogène (Avr) et gène de résistance de la plante (R).

Pathogène \ Plante		Génotype	
		R dominant	R récessif
Génotype	Avr dominant	Avr/R, Relation incompatible, pas de maladie	Avr/r, Relation compatible, maladie
	avr récessif	avr/R, Relation compatible, maladie	avr/r, Relation compatible, maladie

2.1.1. Gènes de résistance

Les gènes de résistance *R* des plantes codent des protéines cytoplasmiques ou transmembranaires. Les protéines *R* ont deux fonctions : percevoir le signal émis par le pathogène et coordonner les stratégies de défense en modulant la transduction du signal. Elles sont impliquées dans la reconnaissance des produits des gènes *Avr*, dont l'activité nécessite une localisation intracellulaire. A l'opposé les produits des gènes *R* transmembranaires confèrent la résistance à des champignons se développant dans l'apoplasme où ils libèrent leurs facteurs de virulence. Par exemple Les gènes *N* de *Nicotiana glutinosa* et *Rx* de la pomme de terre sont deux exemples de gènes dominants de résistance au virus.

2-1-2. Gènes d'avirulence

D'une manière générale, les gènes *Avr* codent des produits ayant une activité élicitrice directe des réponses de défense, soit des enzymes impliquées dans la synthèse des éliciteurs. Chez les bactéries, ces gènes codent des protéines solubles intracellulaires contrairement à celles codées par les gènes des champignons qui sont extracellulaires.

Les protéines *Avr* sont probablement injectées dans le cytoplasme de la cellule végétale. A ce stade, soit la protéine *Avr* interagit avec la protéine de résistance *R* pour déclencher la RH, soit elle est transportée dans le noyau. Dans ce cas elle reconnaît une protéine *R* pour activer la résistance ou, en l'absence de reconnaissance elle active le transcriptome et induit le développement de la maladie pouvant conduire à la mort de la plante.

2.2. Reconnaissance non spécifique : les éliciteurs généraux

Les éliciteurs généraux sont souvent des composés structuraux des parois cellulaires du pathogène (éliciteurs exogènes) ou de l'hôte (éliciteurs endogènes) libérés par l'action des enzymes hydrolytiques. Ils induisent des réponses typiques de défense, généralement la synthèse des phytoalexines. Ces éliciteurs servant de signal sont actives à faibles doses. Elles sont capables de sensibiliser le système défensif des plantes puis d'engendrer une résistance vis-à-vis d'un pathogène auquel elles seraient normalement sensibles. On en distingue plusieurs catégories:

- les éliciteurs «exogènes» (oligosaccharides, glycoprotéines, lipides, protéines et peptides) qui proviennent directement du pathogène, telles des molécules présentes à la surface des micro-organismes pathogènes ou excrétées par ces derniers.
- Les éliciteurs «endogènes» (oligogalacturonates = fragments pectiques) sont produits par la plante elle-même par dégradation de la paroi de ses propres cellules, au niveau des lésions, pour engendrer, par exemple, des réactions de défense et cicatrisation.

3. Les molécules de l'hôte impliquées dans les mécanismes de résistance

Les mécanismes de défenses des plantes comprennent toute une gamme de molécules, les unes ayant pour but de renforcer la paroi végétale afin de ralentir la pénétration de l'agent pathogène, les autres ayant un rôle antimicrobien direct, telles les phytoalexines et certaines protéines de défense. Ces réponses sont souvent précédées par une réaction hypersensible dont le but serait de confiner le pathogène au site d'infection.

3.1. Renforcement des parois végétales

Les défenses de la plante comprennent un ensemble de mécanismes conduisant à modifier et à renforcer la paroi contre les dégradations enzymatiques générées par les pathogènes. Le renforcement pariétal se traduit par la formation de nouvelles barrières dénommées papilles ou appositions pariétales entre la paroi et la membrane plasmique de la cellule hôte mise au contact du pathogène. Les papilles sont des protubérances hémisphériques constituées de molécules polysaccharidiques, comme la callose,

de polyphénols, de protéines, glycoprotéines riches en hydroxyproline, de suber (liège), de silice, de calcium et de lignine. Les papilles contribuent fortement à retarder la progression de l'agent pathogène dans les tissus de la plante et à empêcher la diffusion de substances délétères telles des enzymes de dégradation des parois ou des toxines

3.2. Phytoalexines

Les phytoalexines sont des molécules antimicrobiennes produits par les plantes, leur synthèse est induite en réponse à différents facteurs de stress soit de façon biotique (microorganismes), soit de façon abiotique (stimulus physique ou chimique). La plupart des phytoalexines sont des composés phénoliques, elles s'accumulent très rapidement dans le site d'infection. La nature des phytoalexines est spécifique de l'hôte et indépendante de l'agent pathogène. Chaque espèce végétale possède sa phytoalexine spécifique particulière (exemples : la resveratrol chez la vigne, la phaseollidine chez le haricot et la rishitine chez la pomme de terre). Cependant, tous les pathogènes ne manifestent pas la même sensibilité vis-à-vis des phytoalexines.

D'une manière générale, l'effet antifongique des phytoalexines peut se manifester par l'inhibition de la germination des spores, de l'élongation du tube germinatif ou de la croissance mycélienne. Certaines phytoalexines exercent également un effet antibactérien notable.

3.3. Protéines associées à la résistance

Les protéines de défense peuvent agir directement sur l'agent pathogène ou indirectement en générant des éliciteurs susceptibles de stimuler la défense de la plante hôte

a) Protéines PR (*Pathogenesis-Related*) : Elles présentent un ensemble de protéines produites par les végétaux dont la production est fortement induite lors de l'infection par des virus, des champignons ou des bactéries. Leur accumulation est souvent corrélée à l'induction de la résistance.

Le terme de protéines PR regroupe toutes les protéines induites par des microorganismes mais aussi leurs homologues enzymatiques comme exemple les peroxydases, qui sont présentes dans les plantes constitutivement mais augmentent pendant les infections par les pathogènes. Elles interviennent dans la défense des plantes contre les pathogènes car elles peuvent constituer des PR-protéines comme elles peuvent intervenir dans le renforcement de la paroi végétale en établissant des liaisons entre ses différents composants.

b) Enzymes hydrolytiques : Certaines protéines PR sont des glycosides hydrolases comme les β -1,3-glucanases ou les chitinases dont les substrats (les β -glucanes et la chitine) sont des constituants majeurs des parois des champignons. Ces enzymes sont capables de dégrader les parois fongiques et libérer de molécules signal du pathogène (appelées éliciteurs) permettant à la plante d'amplifier la réponse de défense.

c) Inhibiteurs d'endo-polygalacturonases (PGIP)

Les agents pathogènes sécrètent des polygalacturonases qui dégradent les pectines de la paroi végétale et libèrent ainsi des mono et des disaccharides. Les PGIP (Polygalacturonase Inhibitor Protein) sont des inhibiteurs de polygalacturonase synthétisés par la plante diminuent l'activité de cet enzyme, favorisant ainsi la synthèse d'oligomères pectiques de grande taille biologiquement actifs (éliciteurs). Ces oligosaccharides possèdent une activité électrique dans l'induction des réactions de défense. Ces protéines PR sont fortement synthétisées au niveau des cellules entourant les lésions nécrotiques.

d) Protéines antivirales

Outre les protéines PR, d'autres facteurs protéiques sont associés au développement d'un "état antiviral" des cellules vivantes entourant les nécroses qui se forment sur les feuilles des tabacs hypersensibles (porteurs du gène N) inoculées avec le TMV.

e) Protéines antifongiques (ou RIP protéines pour *Ribosome Inactivating Protein*)

Ces protéines RIP inhibent les ribosomes des espèces éloignées (dont les ribosomes fongiques) en modifiant l'ARNr 28S. Des plantes transgéniques surexprimant ces protéines antifongiques présentent une résistance améliorée vis-à-vis d'un agent pathogène

4. Réaction hypersensible (HR)

L'hypersensibilité caractérise une réaction nécrotique au tour du site d'infection chez des plantes résistantes (mort cellulaire programmée), lors de l'infection par un agent pathogène. La HR est l'un des mécanismes de défense des plantes les plus efficaces. Elle joue un rôle de signal d'alarme, informant les autres parties de la plante de l'attaque parasitaire. Cette résistance induite à distance est désignée par le terme de résistance acquise systémique (Systemic Acquired Resistance ou SAR). Une fois activée, la SAR procure une protection de longue durée contre toute attaque ultérieure par des micro-organismes pathogènes.

- **Formes réactives de l'oxygène (FRO) :** La première réaction de la plante est la libération des FRO. Ces radicaux libres incluent principalement le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), l'anion super oxyde ($O_2^{\bullet-}$) et le radical hydroxyle (OH). Ils présentent une toxicité directe tant vis à vis du pathogène que de la cellule végétale. En périphérie de la zone nécrotique, H_2O_2 renforce la paroi de la cellule végétale en participant à l'augmentation de lignine et de callose, empêchant ainsi la progression du pathogène.

La mise en place de la réaction hypersensible est corrélée à l'induction d'une large gamme de gènes impliqués dans des mécanismes de défense (phytoalexines, protéines PR, enzymes hydrolytiques, protéines pariétales...). La RH s'accompagne de l'accumulation de composés toxiques ainsi que d'un épaissement de la paroi, des modifications membranaires qui vont empêcher le développement du pathogène.

4.1. Mécanismes de signalisation impliqués dans la défense des plantes contre les agents pathogènes

Suite à la perception de l'agent pathogène par la plante, de nombreux composants intervenants dans les cascades de signalisation sont activés, comme la production des formes réactives de l'oxygène. L'intervention de phytohormones telles que l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène, constitue aussi une des caractéristiques importantes des voies de signalisation de la résistance.

- **L'acide salicylique (SA) :** est un composé phénolique, impliqué à la fois dans la mise en place d'une résistance locale, dans la régulation de l'expression des gènes de défense et la réaction d'hypersensibilité, et dans la mise en place d'une résistance générale, la SAR. La concentration d'acide salicylique devient élevée dans toutes les cellules des feuilles non infectées de la plante. L'acide salicylique est synthétisé dans les cellules infectées, et ensuite transmis dans les cellules saines, il intervient comme molécule de signalisation susceptible de migrer dans les vaisseaux de la plante pour le déclenchement de la résistance dans toute la plante.

- **La réponse liée à l'acide jasmonique et à l'éthylène :** Ces deux phytohormones végétales jouent un rôle crucial dans la signalisation aboutissant aux réactions de défense. Ces deux composés synthétisés lors de nombreux types de stress, sont chacun à l'origine d'une cascade de signaux qui se rejoignent pour ne former qu'une voie de signalisation commune. La combinaison acide jasmonique-éthylène est probablement l'une des associations les plus significatives car elle influence plusieurs aspects de la physiologie des plantes lors des interactions plante-agent pathogène. Il apparaît que la SAR induite par le SA est efficace contre les agents pathogènes biotrophes, alors que la transmission du signal lié à JA/ET confère la résistance contre les agents pathogènes fongiques nécrotrophes.

5. Résistance systémique

Les réponses systémiques peuvent être assimilées à l'établissement d'une immunité de la plante, la plante serait comme vaccinée. L'infection par un pathogène va en effet entraîner la mise en place d'une immunité pour les infections futures dans l'ensemble de la plante (systémique).

5.1. Résistance systémique acquise ou SAR (Systemic Acquired Resistance)

C'est une infection au niveau local qui entraîne la mise en place de cette réponse globale dans toute la plante. Les attaques bactériennes, fongiques ou virales provoquent le même type de réponse systémique. La réponse systémique acquise (SAR) se met en place à la suite de la HR. Généralement, ce type de résistance est accompagné de l'accumulation d'acide salicylique (SA) et de protéines PR. Lorsque la plante est dans un environnement sain, ces défenses ne sont pas activées

5.2. Résistance systémique induite ou ISR (Induced Systemic Resistance)

L'effet protecteur conféré par la SAR est phénotypiquement similaire à un autre phénomène, découvert plus récemment, déclenché suite à l'interaction avec un microorganisme non pathogène, les rhizobactéries ou. Cette « immunisation » de la plante, ne provoquant pas de symptômes visibles de maladie, est appelée résistance systémique induite (comme il sera expliqué plus loin dans un autre chapitre). Comme pour la SAR, l'ISR diminue significativement l'impact de maladies causées par des champignons, des bactéries et des virus.