



HAL
open science

Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plante-hôte.

Jean Dexheimer

► **To cite this version:**

Jean Dexheimer. Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plante-hôte.. Revue forestière française, 1997, 49 (Spécial), pp.43-56. 10.4267/2042/5674 . hal-03443929

HAL Id: hal-03443929

<https://hal.science/hal-03443929v1>

Submitted on 23 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ÉTUDE STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE DES INTERFACES ENTRE LE CHAMPIGNON ET LA PLANTE-HÔTE

J. DEXHEIMER

Le phénomène symbiotique joue un rôle majeur dans les biocénoses et il est admis qu'il a été un facteur important de l'évolution de la vie sur terre. Les mycorhizes sont contemporaines de l'acquisition du mode de vie aérien des végétaux vasculaires et des structures évoquant des mycorhizes ont été observées sur des lames minces de végétaux fossiles du Dévonien (- 370 millions d'années) (*in* Harley et Smith, 1982). Dans notre monde actuel, les mycorhizes sont observées sous tous les climats et dans toutes les formations végétales, depuis les steppes polaires jusqu'aux forêts tropicales. La majorité des végétaux vasculaires est mycorhizée et rares sont les espèces ou les familles végétales qui ne sont pas concernées par le phénomène. C'est ainsi que beaucoup de plantes cultivées et la plupart des arbres sont associés à un symbiote mycorhizien.

La grande abondance de ces associations et leur intérêt économique ont suscité de nombreuses études pour comprendre leur fonctionnement, leur organisation, les modalités de leur établissement et de leur maintien sur un système racinaire.

Le symbiote fongique s'associe de diverses manières avec les racines de la plante-hôte, ce qui conduit à la réalisation de structures mycorhiziennes différentes qui ont été décrites comme des **ectomycorhizes**, des **endomycorhizes** et des **ectendomycorhizes**. Chacun de ces types mycorhiziens présente une organisation qui lui est propre.

Dans un premier temps, nous présenterons l'organisation des divers types de mycorhizes puis nous analyserons la structure de la zone de contact entre les deux partenaires ou **interface**.

LES DIVERS TYPES DE MYCORHIZES ET LEUR ORGANISATION

Quel que soit le type mycorhizien, le champignon reste confiné dans le cortex racinaire et ne franchit jamais la barrière endodermique ⁽¹⁾.

(1) Endodermique : relatif à l'endoderme. L'endoderme est l'assise de cellules la plus profonde du parenchyme cortical. Il entoure le cylindre central ou stèle qui contient les faisceaux criblés et vasculaires.

Les ectomycorhizes (figures 1 et 2)

Elles sont ainsi nommées parce que le champignon ne pénètre pas dans les cellules de l'hôte. Leur structure est complexe et comprend plusieurs zones.

Le champignon forme un manchon dense autour de la racine, c'est le **manteau**. Puis les hyphes du champignon s'insinuent entre les cellules du cortex racinaire et édifient une sorte de réseau entre les cellules, c'est le **réseau de Hartig**. Ce réseau peut, suivant les partenaires en présence, être très développé (figure 2, p. 45) et s'étendre jusqu'au cylindre central, ou au contraire rester limité aux premières assises cellulaires (figure 1, p. 45). En général, la racine qui héberge le champignon est profondément transformée. Son allongement est réduit et elle présente la morphologie d'une racine courte. Dans beaucoup de mycorhizes, les cellules corticales superficielles modifient leur morphogénèse et s'allongent dans le sens radial en prenant une disposition caractéristique en "arêtes de poisson" (figure 1, p. 45).

Ces mycorhizes sont essentiellement formées par des Ascomycètes ou des Basidiomycètes et sont surtout observées chez les végétaux ligneux. La plupart des arbres de nos forêts, aussi bien feuillus que conifères, sont ectomycorhizés. Les ectomycorhizes se rencontrent aussi sur le système racinaire de nombreuses espèces d'arbres tropicaux.

Dans la plupart des ectomycorhizes, les cellules corticales de l'hôte dégèrent rapidement ou se transforment en cellules à tanins alors que le réseau de Hartig contient encore des hyphes vivantes (figure 9, p. 50).

Les endomycorhizes

Elles sont ainsi nommées parce que le champignon pénètre dans les cellules de l'hôte. Dans ces cellules, il différencie une structure dont la morphologie permet de distinguer plusieurs types d'endomycorhizes : mycorhizes à vésicules et arbuscules ou mycorhizes vésiculo-arbusculaires (mycorhizes VA, VAM,...), mycorhizes à pelotons.

- Les mycorhizes à vésicules et arbuscules (figures 3 et 4)

C'est le type mycorhizien le plus largement répandu. Les plantes endomycorhizées peuvent être des végétaux herbacés (par exemple la plupart de nos plantes cultivées : tabac, tomate, blé, maïs,...) ou ligneux (Érables, Merisier, Frênes, If,...). Ces mycorhizes se trouvent aussi chez des Ptéridophytes y compris leurs prothalles (Lycopode) ou même chez certaines Hépatiques. Dans ce cas, comme le végétal n'a pas de vraies racines et que la structure symbiotique est formée à l'intérieur du thalle, on parle de **mycothalle**.

Bien que très répandues, ces mycorhizes sont formées par des champignons appartenant à la seule famille des Endogonacées. Les représentants de cette famille ont des hyphes qui ne possèdent pas de cloisons et nous mentionnerons particulièrement les genres *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora*.

L'organisation de la mycorhize est bien différente de celle d'une ectomycorhize. Le champignon ne forme pas de manchon équivalent d'un manteau et des hyphes isolées pénètrent dans la racine en s'insinuant entre les cellules corticales. Ces hyphes intercellulaires progressent au niveau de la lamelle moyenne et, surtout, dans les méats où la résistance est moindre. Elles édifient un réseau lâche d'hyphes qui est bien moins structuré qu'un réseau de Hartig.

À partir de ces hyphes, des ramifications perforent la paroi cellulaire et pénètrent à l'intérieur de la cellule. L'hyphe de pénétration se ramifie un grand nombre de fois pour réaliser une structure rappelant un petit arbre avec un tronc, des grosses branches et des ramifications de plus en plus fines. C'est l'**arbuscule**, structure caractéristique de ce type de mycorhize (figure 3, p. 45).

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

Figure 1 **Coupe longitudinale dans une ectomycorhize de Truffe (*Tuber melanosporum*) sur du Noisetier (*Corylus avellana*).**

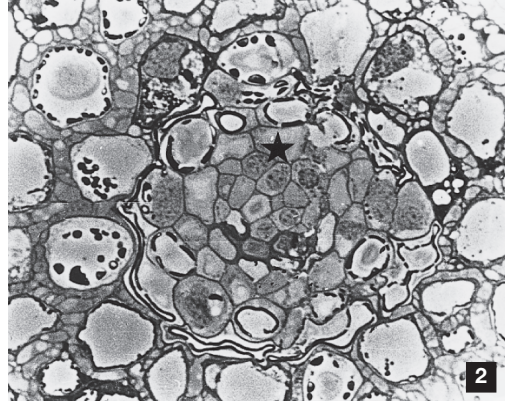
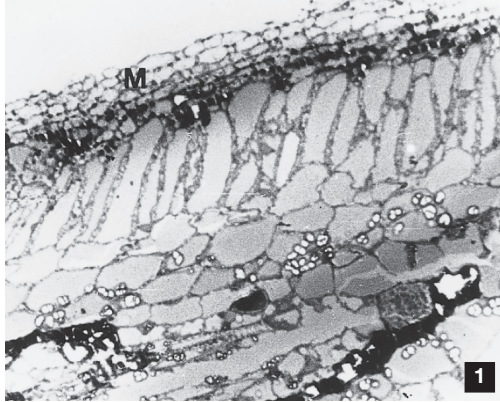
Microscopie photonique. Le manteau (M) forme un manchon dense autour de la racine. Les hyphes du réseau de Hartig s'insinuent entre les cellules corticales. Remarquer que les cellules de la couche externe sont allongées radialement et disposées en "arête de poisson".

Cliché J.-C. PARGNEY ($\times 200$)

Figure 2 **Coupe transversale de la partie centrale d'une ectomycorhize de *Laccaria amethystea* sur *Picea abies*.**

Microscopie photonique. Le réseau de Hartig est très développé et s'étend jusqu'au cylindre central (étoile). Les hyphes ne franchissent jamais la barrière endodermique.

Cliché I. KOTTKE ($\times 500$)



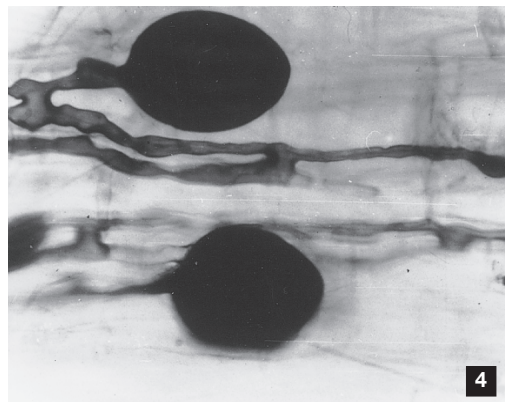
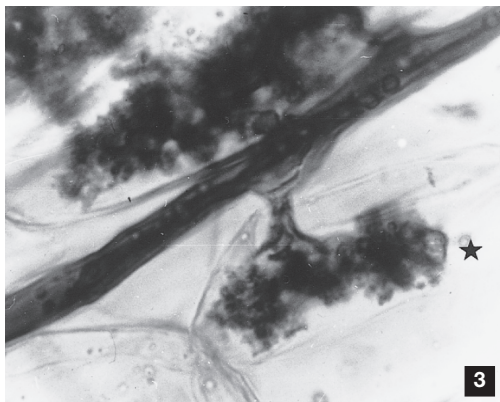
Figures 3 et 4 **Portion de racine d'*Eucalyptus globulus* infecté par un champignon des mycorhizes à vésicules et arbuscules (*Glomus intraradices*).**

Microscopie photonique. La coloration par le bleu trypan met en évidence les hyphes du champignon dans la racine.

Figure 3. La grande hyphe intercellulaire a donné naissance à des arbuscules intracellulaires dont un (étoile) est particulièrement visible.

Figure 4. Certaines hyphes se dilatent pour former des vésicules.

($\times 800$)



Enfin, certaines hyphes se dilatent à leur extrémité pour former d'énormes ampoules inter- ou intracellulaires. Ce sont les **vésicules** (figure 4, p. 45).

Dans certaines mycorhizes à vésicules et arbuscules et notamment les mycorhizes des végétaux ligneux, les arbuscules sont observés dans les cellules corticales profondes à proximité du cylindre central. Dans les cellules corticales périphériques envahies par le champignon, l'hyphe ne se ramifie pas et s'enroule sur elle-même, formant un **peloton**. Il a été montré que cette structure est différenciée dans des cellules dégénérescentes et qu'elle n'est probablement pas fonctionnelle.

La durée de vie d'un arbuscule est relativement brève, puisqu'elle est évaluée à quelques dizaines d'heures. Après ce temps, les structures cytoplasmiques du champignon dégénèrent et il ne persiste plus que des débris de parois dans la cellule-hôte vivante.

Compte tenu du nombre considérable d'espèces endomycorhizées VA, il est évident que cette structure classique présente des variantes. Ainsi, le réseau intercellulaire peut ne pas se former et le champignon se propage d'une cellule à l'autre en perforant les parois ou bien l'arbuscule peut naître à partir d'un peloton (mycorhizes de certaines Liliacées).

- *Les mycorhizes à pelotons*

Dans ce type d'endomycorhize, le champignon pénètre dans les cellules de la racine mais ne forme que très rarement un réseau intercellulaire. L'infection se propage directement d'une cellule à l'autre.

Lorsqu'une hyphe pénètre dans une cellule du cortex racinaire, elle s'enroule sur elle-même pour former un peloton comme dans certaines cellules des mycorhizes VA. Toutefois, contrairement au type mycorhizien précédent, c'est le seul type de formation intracellulaire et elles sont établies dans des cellules actives.

Ces mycorhizes à pelotons sont essentiellement formées par des Ascomycètes ou des Basidiomycètes. Ce sont par exemple les mycorhizes des Orchidées ou les mycorhizes de divers genres d'Éricacées (*Calluna*, *Erica*, *Gaultheria*, *Vaccinium*). Dans cette famille, elles sont qualifiées de **mycorhizes éricoïdes**. Le partenaire fongique est un Ascomycète : *Hymenoscyphus ericae*. Chez les Orchidées, le partenaire est souvent un Basidiomycète appartenant au genre *Rhizoctonia*.

Dans les mycorhizes éricoïdes, les cellules corticales dégénèrent rapidement ; au contraire, dans les mycorhizes d'Orchidées, ces cellules restent vivantes et c'est le peloton d'hyphes qui dégénère et qui est digéré par la cellule.

Les ectendomycorhizes

Ce sont des mycorhizes présentant à la fois des structures d'ectomycorhizes et des structures d'endomycorhizes. C'est ainsi que chez l'Éricacée *Arbutus unedo* (figure 5, p. 47), le champignon forme un manteau, un réseau de Hartig et des pelotons intracellulaires (Münzenberger *et al.*, 1992). Chez les Éricacées, ce type de mycorhizes est qualifié de **mycorhizes arbutoïdes**.

Parfois, les ectendomycorhizes montrent des organisations beaucoup plus insolites. C'est le cas des **mycorhizes monotropoïdes** (*Monotropa hypopitys*) (figure 6, p. 47). Le champignon forme un manteau, un réseau de Hartig. À partir des hyphes de la base du manteau ou des hyphes du réseau de Hartig, une ramification en forme de coin très aigu perce la paroi cellulaire et représente la formation endomycorhizienne. Cette formation intracellulaire si particulière est qualifiée par les Anglo-Saxons de "cheville" (peg). L'hyphe ne se ramifie pas, mais la surface de contact avec l'hôte est accrue par le développement très important de digitations pariétales (Dexheimer, 1993). Björkman (1960) a montré que, par l'intermédiaire de ces mycorhizes si particulières, les monotropes se comportent comme des parasites des racines d'arbres.

Figure 5 **Coupe longitudinale dans une ectendomycorhize de *Laccaria amethystea* sur *Arbutus unedo*.**

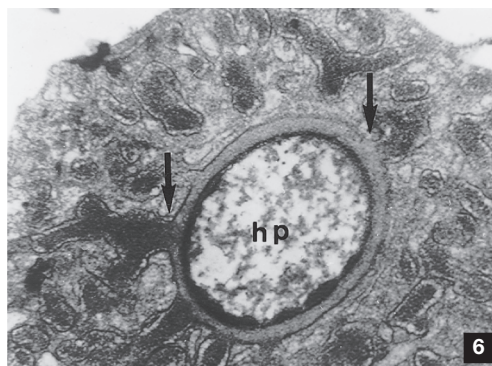
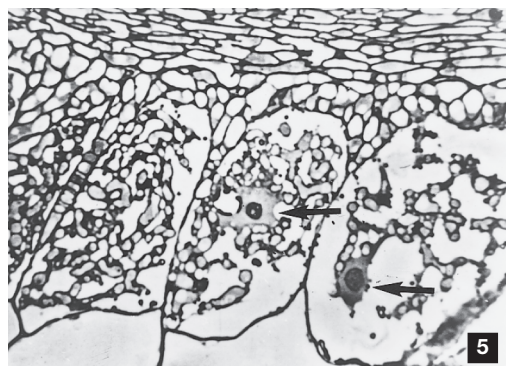
Microscopie photonique. Les structures ectomycorhiziennes sont représentées par un manteau et un réseau de Hartig. Le champignon forme aussi des pelotons dans les cellules corticales vivantes. Remarquer les noyaux dans deux d'entre elles (flèches).

Cliché B. MÜNZENBERGER et al. ($\times 500$)

Figure 6 **Coupe transversale de l'hyphe de pénétration (hp) d'une ectendomycorhize de *Monotropa hypopitys*.**

Microscopie électronique. Les structures pariétales de l'interface émettent des digitations de forme très complexe dans le cytoplasme de la cellule infectée (flèches).

($\times 25\ 000$)



L'organisation fine des interfaces

Pour les informaticiens, une interface définit une frontière entre deux systèmes ou deux unités permettant des échanges d'information. Cette définition peut s'appliquer quasiment sans modification aux interfaces des symbioses mycorhiziennes. En effet, une mycorhize résulte de l'association de deux organismes présentant des zones de contact plus ou moins développées et cette interface constitue un site privilégié pour les échanges entre les deux partenaires. Il apparaît donc comme particulièrement important, pour comprendre le fonctionnement d'une mycorhize, de bien connaître l'organisation fine des interfaces.

Avant d'aborder l'analyse de la structure fine des interfaces, il est indispensable de rappeler l'organisation de base des cellules des végétaux vasculaires et des cellules fongiques.

Dans toute cellule, le cytoplasme et le noyau constituent la partie vivante de la cellule, **c'est le symplasme**. À l'extérieur, le cytoplasme est limité par une membrane continue, la membrane plasmique ou plasmalemme. Chez les végétaux vasculaires et la plupart des champignons, la cellule est entourée d'une paroi rigide, **c'est l'apoplasme**. La cellulose est un des composants majeurs, mais il s'y ajoute ou s'y substitue des polymères divers : substances pectiques ⁽²⁾, hémicelluloses ⁽³⁾, et chez les champignons, chitine ⁽⁴⁾ et callose. Chez les végétaux vasculaires, la paroi primaire présente une structure relativement simple et homogène. Au contraire, chez les champignons, la paroi est formée de plusieurs couches.

(2) Substances pectiques : composés de type pectine. La pectine est un polysaccharide, polymère de l'acide D-galacturonique. La pectine est présente en grande quantité dans les fruits et est responsable du phénomène de prise en gelée.

(3) Hémicellulose : polysaccharide, polymère de D-glucose, D-xylose, L-arabinose et acide D-glucuronique.

(4) Chitine : polysaccharide, polymère de la N-acétylglucosamine. La chitine est un composant caractéristique de la paroi des cellules des champignons, ainsi que du squelette externe des crustacés et des insectes.

La paroi est séparée du plasmalemme ⁽⁵⁾ par un espace plus ou moins important, le périplasma. Il est parfois très ténu, mais peut être aussi très large.

Dans le cas d'une simple juxtaposition entre un végétal vasculaire (P1) et les hyphes d'un champignon (P2), l'interface comprend (schéma 1, A, p. 49) :

- le plasmalemme du premier organisme (P1),
- le périplasma de P1,
- la paroi de P1 (**PH**),
- un espace plus ou moins large entre les partenaires,
- la paroi du deuxième organisme P2 (**PC**),
- le périplasma de P2,
- le plasmalemme de P2.

La réalisation d'une structure fonctionnelle adaptée aux échanges implique des modifications plus ou moins profondes ; de plus, compte tenu de la diversité des structures mycorhiziennes, il existe plusieurs types d'interfaces (Dexheimer et Pargney, 1992).

Nous allons présenter successivement l'organisation des interfaces au niveau du réseau de Hartig d'une ectomycorhize et au niveau d'un arbuscule d'une endomycorhize à vésicules et arbuscules.

L'interface du réseau de Hartig

Le réseau de Hartig se développe entre les cellules corticales, au niveau de la lamelle moyenne (figure 9, p. 50). Une observation même très rapide d'un réseau de Hartig montre que les espaces entre les hyphes, d'une part, et entre les hyphes et les cellules corticales de l'hôte, d'autre part, ne sont pas vides mais occupés par une substance fibrillaire, le ciment (figures 8 et 10, p. 50), essentiellement formé par des polysaccharides auxquels est associée une fraction protéique plus ou moins importante. Comme les deux partenaires conservent leur paroi, l'interface au niveau du réseau de Hartig se présente de la manière suivante (schéma 1, B, p. 49 et figure 10, p. 50) :

- le plasmalemme de l'hôte,
- le périplasma de l'hôte,
- la paroi de l'hôte (**PH**),
- le ciment (**CI**),
- la paroi du champignon (**PC**),
- le périplasma du champignon,
- le plasmalemme du champignon.

Le caractère le plus remarquable de cette interface est la présence d'un ciment entre les partenaires. Enfin, si les hyphes isolées ont une paroi complexe, pluristratifiée, dans le réseau de Hartig, la structure pariétale fongique est simplifiée et semble formée d'une seule couche homogène (figure 10, p. 50).

De même, la paroi de l'hôte, qui présente une limite externe bien délimitée dans les jeunes mycorhizes, montre ensuite une zone de transition progressive avec le ciment (figure 8, p. 50).

L'origine du ciment est complexe et ses composants proviennent de l'hôte et du champignon.

(5) Plasmalemme : membrane souple entourant la cellule et située sous la paroi rigide ou apoplasme.

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

En effet, nous rappelons que le réseau de Hartig se développe entre les cellules, au niveau de la lamelle moyenne qui est dissociée. Toutefois, elle ne disparaît pas totalement et une partie des polysaccharides qui la composent participe à la genèse du ciment.

Ce dernier renferme aussi des polysaccharides d'origine fongique. En effet dans le manteau, formation uniquement fongique, les hyphes ne sont pas libres, mais la structure est rendue cohérente par du ciment qui unit les hyphes.

Schéma 1

ORGANISATION DES INTERFACES

PC : paroi du champignon ; **PH** : paroi de l'hôte ; **CA** : couche d'apposition ; **CI** : ciment. Les traits noirs en haut et en bas des dessins représentent le plasmalemme de l'hôte et du champignon. Les lignes pointillées indiquent les équivalences de structure dans les trois schémas.

A – Dans le cas d'une simple juxtaposition des partenaires, les parois ne sont pas modifiées. La paroi du champignon a été représentée avec 3 couches. Les deux partenaires sont séparés par un espace vide symbolisant l'absence de cohérence de la structure.

B – Interface d'une ectomycorhize au niveau du réseau de Hartig. La paroi du champignon est simplifiée et n'est plus représentée que par une seule couche. La paroi de l'hôte ne montre pas de modifications significatives. L'espace entre les deux partenaires est occupé par le ciment qui rend la structure cohérente et assure la continuité apoplasmique entre les deux organismes.

C – Interface d'un arbuscule dans une endomycorhize VA. Comme dans l'interface précédente, la paroi du champignon présente une structure simplifiée et amincie. De plus la paroi de l'hôte est profondément modifiée puisqu'elle correspond à la couche d'apposition ancrée directement sur la paroi de l'endophyte. L'espace occupé par le ciment n'existe plus car les deux partenaires sont soudés l'un à l'autre. La matrice est en continuité avec le périplasma de l'hôte.

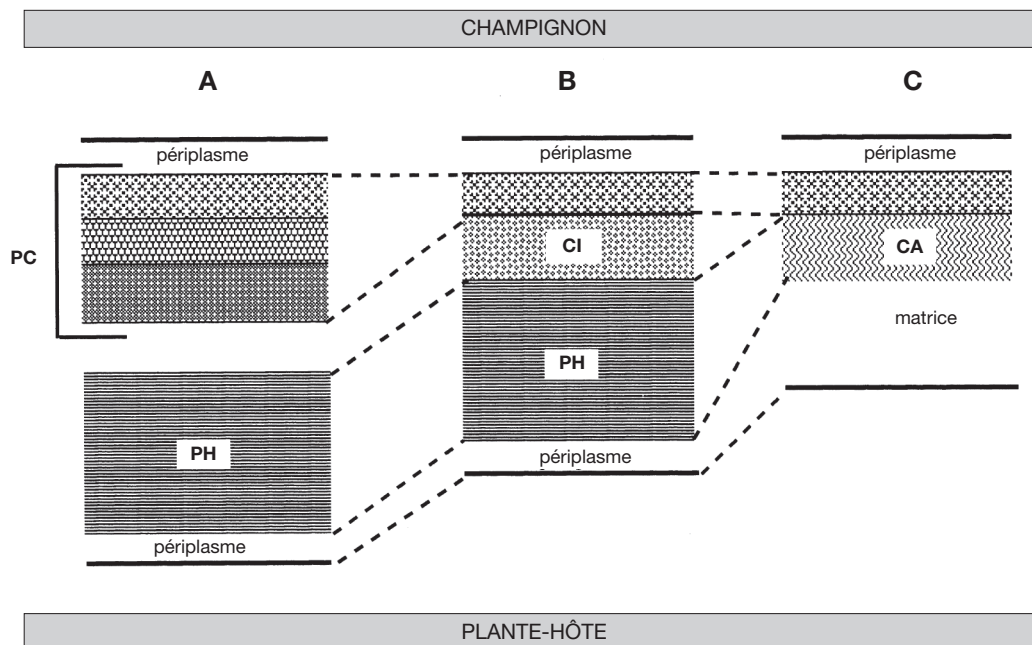


Figure 7 **Ectomycorhize de *Pisolithus tinctorius* sur des racines d'*Eucalyptus globulus*.**
Microscopie photonique. Les hyphes superficiels du manteau montrent très distinctement la transformation de la couche pariétale externe en ciment fibrillaire (étoile). Remarquer dans la partie libre des hyphes la structure pluristratifiée de la paroi fongique (flèche). Coloration de mise en évidence des polysaccharides. ($\times 50\ 000$)

Figure 8 **Même matériel. Réseau de Hartig d'une zone âgée de la mycorhize.**
Microscopie photonique. Coloration de mise en évidence des polysaccharides. La paroi de la cellule corticale est fortement contrastée et se distingue donc nettement du ciment (Ci). Remarquer que des éléments de cette paroi semblent "diffuser" dans le ciment (étoile). ($\times 50\ 000$)

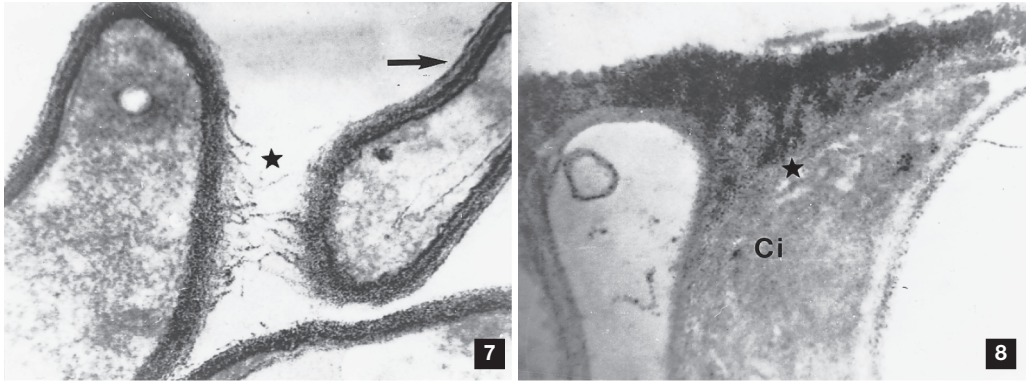
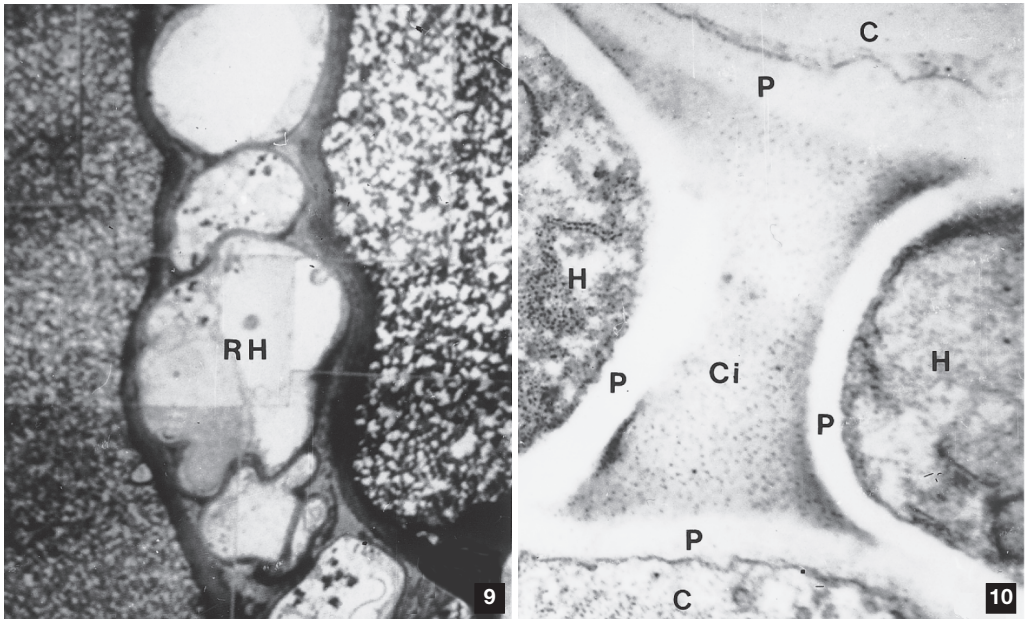


Figure 9 **Mycorhize d'*Hebeloma crustuliniforme* sur des racines de *Pinus nigra*.**
Montage de plusieurs clichés représentant un réseau de Hartig (RH) entre deux cellules corticales. Les hyphes sont disposées en simple file, il s'agit d'un réseau unisérié. Il occupe la position de la lamelle moyenne. Les cellules corticales montrent un contenu sombre et granuleux correspondant à l'accumulation de tanins. ($\times 15\ 000$)

Figure 10 **Détail de l'interface dans le réseau de Hartig. Ectomycorhize de Truffe (*Tuber melanosporum*) sur du Noisetier (*Corylus avellana*).**
Le ciment (Ci) remplit tous les espaces entre les hyphes (H) et les cellules corticales (C), assurant la continuité apoplasmique. Les parois (P) des deux partenaires sont nettement délimitées. Cliché J.-C. PARGNEY ($\times 55\ 000$)



Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

L'analyse du passage entre les hyphes libres et les hyphes associées dans le manteau montre que la couche pariétale externe se transforme pour donner le ciment (figure 7, p. 50). De même, dans le réseau de Hartig où les parois fongiques présentent une structure simple, les couches qui ont disparu ont contribué à la formation du ciment. Toutefois, il est à noter que la chitine, composant important des parois fongiques, n'y est jamais décelée (figure 11, ci-dessous).

Enfin, nous avons signalé ci-dessus que, dans les mycorhizes âgées, la limite entre les parois de l'hôte et le ciment devenait floue, comme si la paroi se désagrégeait dans le ciment et libérait ses composants (figure 8, p. 50) qui viendraient s'ajouter à la fraction polysaccharidique préexistante.

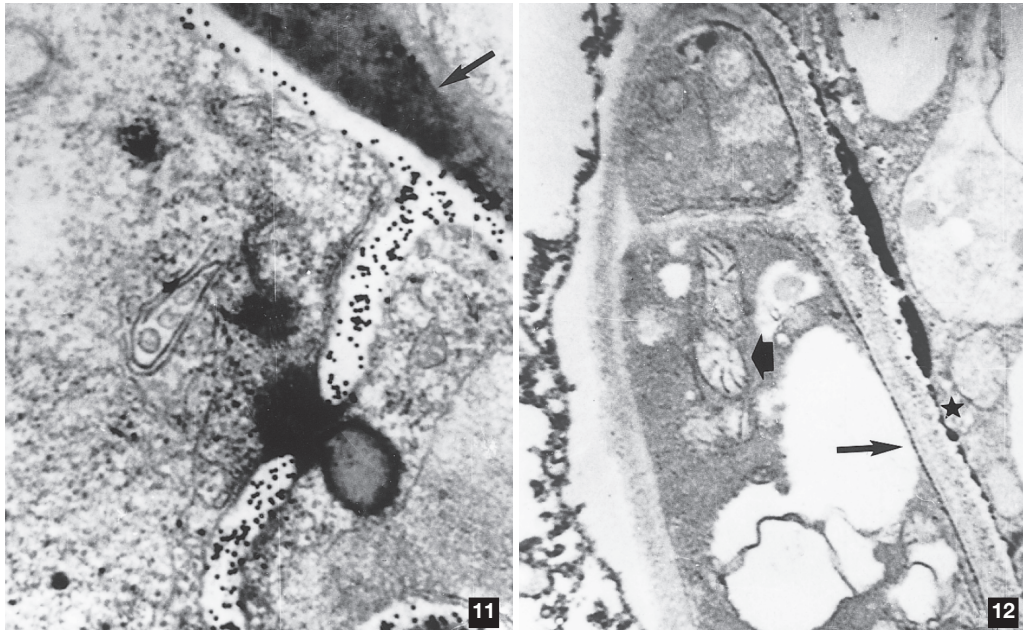
Dans le réseau de Hartig, le ciment a donc une nature mixte puisqu'il résulte du mélange de composants pariétaux provenant des deux partenaires.

En plus de jouer un rôle majeur dans la cohérence de la structure, le ciment, occupant tous les espaces entre les partenaires, assure la continuité apoplasmique entre les cellules de l'hôte et les hyphes du champignon.

Figure 11 **Même matériel. Mise en évidence de la chitine par une lectine (WGA) marquée par l'or colloïdal.**
Les particules d'or (granules noirs), qui marquent la chitine, sont strictement localisées sur la paroi des hyphes, le ciment (flèche) n'est pas marqué.
Cliché J.-C. PARGNEY (× 30 000)

Figure 12 **Mycorhize de *Pisolithus tinctorius* sur des racines d'*Eucalyptus globulus*.**
Localisation des activités ATPasiques.

L'hyphe du réseau de Hartig est encadrée d'un côté par une cellule corticale vivante où sont visibles des organites cytoplasmiques, de l'autre côté par une cellule corticale dégénérante. Le plasmalemme de la cellule corticale vivante est fortement marqué par des précipités sombres correspondant à une forte activité ATPasique (étoile). La zone de plasmalemme des hyphes adjacente à cette cellule montre une activité très nette (ligne sombre continue) (flèche). Au contraire, du côté de la cellule corticale dégénérante, le plasmalemme du champignon ne présente aucune activité ATPasique. Remarquer que les mitochondries du champignon (membrane et crêtes) sont aussi réactives (flèche épaisse).
(× 30 000)



L'interface au niveau des arbuscules

Les arbuscules sont des structures intracellulaires et leur formation suppose la pénétration d'une hyphe dans la cellule. Elle est réalisée à la suite de la perforation de la paroi par une ramification des hyphes intercellulaires.

Au point de pénétration, la paroi est dissociée puis enfoncée. Toutefois, le plasmalemme qui limite le cytoplasme de la cellule de l'hôte n'est jamais rompu et cette membrane est invaginée par les hyphes qui se développent à l'intérieur de la cellule (figure 15, p. 53). L'interface est donc toujours délimitée, du côté de l'hôte, par une membrane de nature plasmalemmique (figures 13 et 14, ci-dessous). Le champignon n'est pas en contact direct avec le cytoplasme de l'hôte, puisqu'il reste toujours à l'extérieur du plasmalemme dans un espace, la **matrice**, en continuité avec le périplasme péricellulaire. De plus, les parois des hyphes de l'arbuscule sont entourées d'un halo de fibrilles polysaccharidiques fixées sur la paroi des hyphes, c'est la **couche d'apposition ou couche d'isolement** (figures 13 et 14, ci-dessous). Ce halo, très diffus autour des fines branches de l'arbuscule, devient beaucoup plus compact et plus organisé autour du tronc et des grosses branches (figures 15 et 16, p. 53).

Figure 13 **Racine de Merisier (*Prunus avium*) infectée par un champignon des mycorhizes à vésicules et arbuscules (*Glomus intraradices*).**

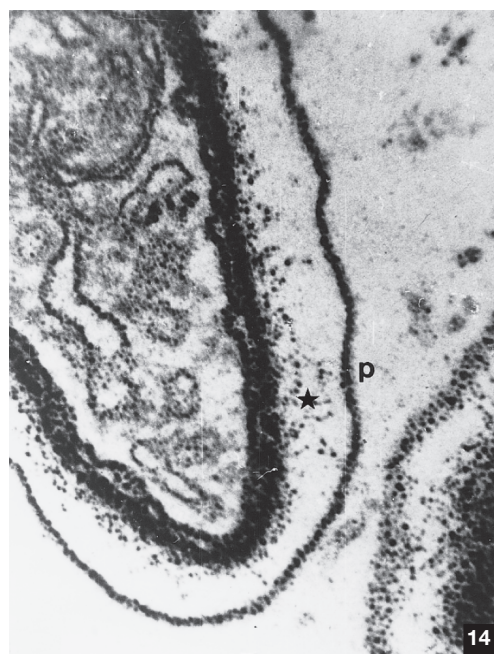
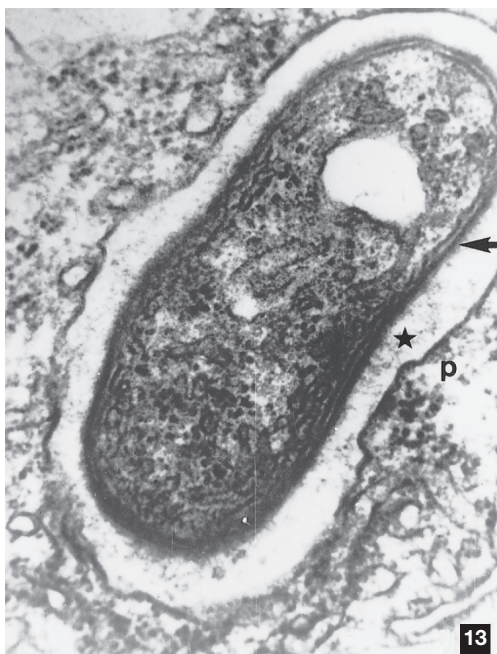
Coupe transversale au niveau d'une petite branche de l'arbuscule. Double coloration par le plomb et l'acétate d'uranyle. Détail de l'organisation de l'interface. Le cytoplasme de l'hôte est délimité par une membrane plasmalemmique continue (p). Dans la matrice (espace clair), le halo de fibrilles qui entourent l'hyphe correspond à la couche d'apposition (étoile). La paroi de l'hyphe est très mince (flèche).

(× 60 000)

Figure 14 **Racine d'*Allium cepa* infectée par un champignon des mycorhizes à vésicules et arbuscules (*Glomus mosseae*).**

Mise en évidence des polysaccharides. Cette réaction met nettement en évidence la nature polysaccharidique des fibrilles de la couche d'apposition (étoile). La membrane plasmalemmique de l'hôte qui entoure l'interface est bien visible (p).

(× 60 000)



Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

Il a été montré qu'au niveau de la zone de pénétration, la couche d'apposition se raccorde avec la paroi de l'hôte et que les matériaux qui la constituent sont assemblés sur le plasmalemme de l'hôte (figure 15, ci-dessous).

Compte tenu de ces faits, la couche d'apposition est interprétée comme étant l'expression d'une réaction de défense de la cellule envahie qui tente de reconstituer la paroi rompue. La couche d'apposition est donc l'équivalent d'une paroi cellulaire très modifiée.

Figure 15 **Même matériel que la figure précédente (p. 52). Coupe longitudinale au niveau de l'hyphe de pénétration ("tronc de l'arbuscule").**

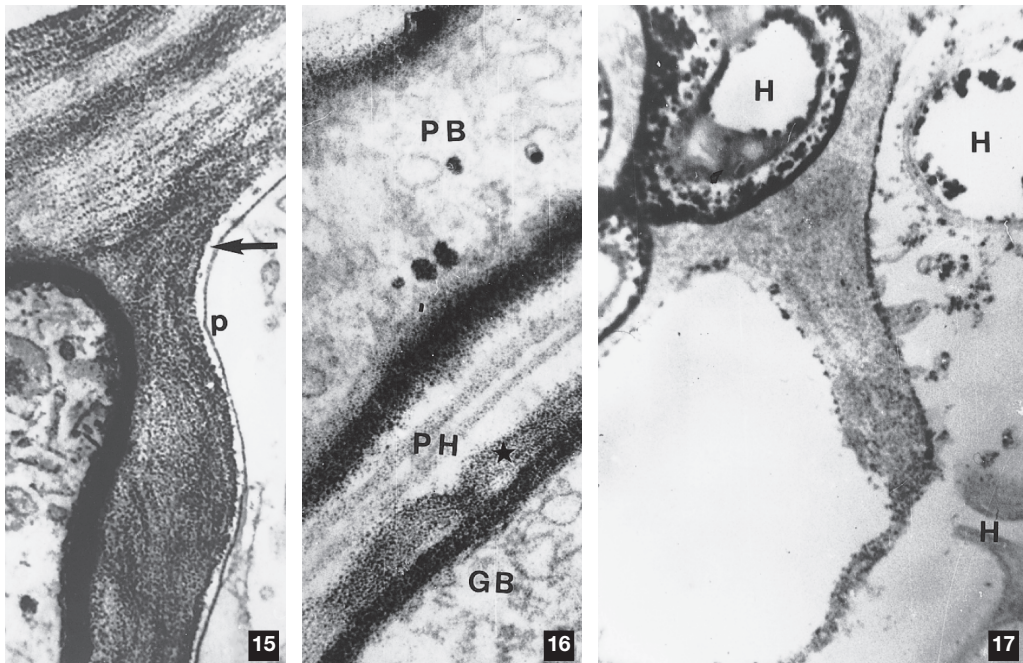
Mise en évidence des polysaccharides. La paroi du champignon est très réactive et apparaît en noir. La couche d'apposition qui la recouvre est épaisse et bien organisée. Elle se raccorde à la paroi de la cellule-hôte (flèche) et montre la même structure que cette dernière. Le plasmalemme n'est pas rompu (p). ($\times 25\ 000$)

Figure 16 **Racine de Merisier (*Prunus avium*) infecté par un champignon des mycorhizes à vésicules et arbuscules (*Glomus intraradices*).**

En bas du cliché, coupe transversale d'une grosse branche de l'arbuscule (GB) ; dans la partie supérieure, coupe longitudinale d'une petite branche (PB). Entre les deux, une mince couche du cytoplasme de l'hôte (PH). La paroi de l'hyphe de la grosse branche est doublée d'une couche d'apposition continue et dense (étoile). Au contraire la couche d'apposition de la petite branche est réduite à un halo lâche de fibrilles. ($\times 30\ 000$)

Figure 17 **Racine d'Érable (*Acer pseudoplatanus*) infecté par un champignon des mycorhizes à vésicules et arbuscules (*Glomus intraradices*).**

Mise en évidence des activités ATPasiques. En haut, à gauche, les branches de l'arbuscule (H) sont vivantes et actives. Les activités ATPasiques sont très fortes au niveau de l'interface, particulièrement sur le plasmalemme de l'hôte. En haut, à droite, l'hyphe (H), très vacuolisée, est dégénéréscente et les activités sont beaucoup plus discrètes. Enfin, dans la partie inférieure du cliché, les hyphes (H) sont mortes et réduites à leurs parois. Il n'y a pas d'activité ATPasique. ($\times 25\ 000$)



De même, la paroi du champignon présente une structure simplifiée par rapport aux hyphes externes. Elle est formée d'une seule couche très mince où il est impossible de distinguer une structure fibrillaire. D'après certains auteurs, cet aspect serait la conséquence d'une polymérisation incomplète de la chitine.

L'interface de l'arbuscule comprend donc (schéma 1, C, p. 49 et figures 13 et 14, p. 52) :

- le plasmalemme de l'hôte,
- la matrice, équivalent du périplasma,
- la couche d'apposition équivalente de la paroi de l'hôte (**CA**),
- la paroi du champignon (**PC**),
- le périplasma du champignon,
- le plasmalemme du champignon.

Les interfaces des endomycorhizes à pelotons présentent la même organisation et, comme dans les mycorhizes VA, le plasmalemme n'est jamais rompu et le champignon est entouré d'une couche d'apposition.

À l'aide de techniques cytochimiques, il est possible de mettre en évidence diverses activités enzymatiques dont les activités ATPasiques ⁽⁶⁾ du plasmalemme. Ces dernières sont particulièrement intéressantes car elles sont considérées comme des marqueurs des transports actifs.

Dans le réseau de Hartig (figure 12, p. 51), ces activités sont localisées sur le plasmalemme des hyphes et le plasmalemme des cellules corticales de l'hôte. Toutefois, lorsque ces cellules dégèrent ou se transforment en cellules à tanins, leur structure cytoplasmique se désintègre, le plasmalemme est détruit et corrélativement l'activité ATPasique du champignon disparaît dans les zones adjacentes à ces cellules.

De même, au niveau des arbuscules des mycorhizes VA (figure 17, p. 53), des activités ATPasiques sont décelées sur le plasmalemme du champignon et le long du plasmalemme de l'hôte qui borde l'interface. Paradoxalement, le plasmalemme périphérique, qui entoure la cellule, très actif dans une cellule non infectée, ne montre qu'une activité réduite voire nulle. L'invasion par le champignon induit une redistribution des activités, liée probablement aux sites d'échanges actifs.

Comme dans les ectomycorhizes, ces activités dépendent de l'intégrité des deux partenaires. Lorsque l'arbuscule dégère puis se détruit, les activités ATPasiques du plasmalemme de l'hôte disparaissent.

Autrement dit, dans les deux types de mycorhizes, le fonctionnement est essentiellement basé sur la présence de deux partenaires vivants : ce sont des mycorhizes de type biotrophique ou mutualiste.

Ce n'est pas le cas pour toutes les mycorhizes. Ainsi, dans les mycorhizes d'Orchidées, une partie importante des apports à la plante-hôte est réalisée par la digestion du champignon. Dans cette situation, la mycorhize fonctionne sur le mode nécrotrophique.

En conclusion, les activités ATPasiques du plasmalemme montrent que l'interface est le site d'échanges actifs entre les partenaires. Les caractéristiques de l'organisation morphologique des interfaces traduisent, d'autre part, la réalisation de structures adaptées aux échanges. Ainsi, les parois, notamment chez le partenaire fongique, présentent une structure simplifiée et sont parfois très minces. De plus, dans les endomycorhizes VA, la paroi de l'hôte est remplacée par la couche d'apposition dont la trame polysaccharidique est lâche.

(6) ATPasique : relatif à l'ATPase. L'ATPase est une enzyme qui intervient dans la transformation de l'adénosine triphosphate ou ATP en adénosine diphosphate ou ADP. Cette réaction joue un rôle clé dans les transferts d'énergie au sein de la cellule et les déplacements de protons à travers le plasmalemme.

Le fonctionnement des symbioses mycorhiziennes

Enfin, il n'y a pas de solution de continuité apoplasmique entre les partenaires, puisque, dans les ectomycorhizes, le ciment occupe tous les espaces et, dans les endomycorhizes, la couche d'apposition est soudée sur la paroi fongique.

La comparaison des deux types d'interface met en évidence des points communs dans leur organisation.

La structure des parois est simplifiée et, chez le champignon, dans les deux types de mycorhizes, elle est réduite à une seule couche.

De plus, les deux partenaires n'ont pas de contact cytoplasmique direct puisqu'ils sont toujours séparés par des éléments pariétaux dont une partie provient du champignon (paroi fongique et partie du ciment pour les ectomycorhizes) et l'autre de la plante-hôte (paroi des cellules de l'hôte et partie du ciment pour les ectomycorhizes, couche d'apposition pour les endomycorhizes). Cette organisation implique donc que les échanges entre les partenaires se font toujours à travers ces structures pariétales et sont de type apoplasmique.

Compte tenu de leur nature complexe, certains auteurs (Strullu, 1986) qualifient ces structures d'apoplasme mixte et insistent sur la similitude structurale et fonctionnelle des interfaces dans les diverses mycorhizes.

En réalité, à côté de ces similitudes, l'interface des ectomycorhizes est bien différente de l'interface des endomycorhizes.

Dans une ectomycorhize, les parois des partenaires, même si leur structure est simplifiée, conservent leur individualité et la continuité apoplasmique est assurée par le ciment, strate nouvelle qui occupe tous les espaces vides entre les partenaires.

Au contraire, dans les endomycorhizes, la paroi est détruite et la couche d'apposition ne représente qu'une paroi de substitution qui a une structure bien différente d'une vraie paroi.

Enfin, dans ces mycorhizes, la cohérence de l'association est bien plus forte, car les fibrilles de la couche d'apposition sont ancrées directement sur la paroi du champignon. Il n'y a plus de couche intermédiaire et les deux partenaires sont littéralement soudés l'un à l'autre.

L'étude structurale et fonctionnelle des interfaces montre donc sans ambiguïté qu'une mycorhize est plus qu'une juxtaposition de deux organismes. C'est une entité biologique nouvelle, de nature mixte et où la structure et le fonctionnement des deux partenaires s'adaptent pour réaliser une coopération de type mutualiste.

J. DEXHEIMER

Laboratoire de Biologie forestière, associé à l'INRA

UNIVERSITÉ HENRI-POINCARÉ

BP 239

F-54506 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY CEDEX

BIBLIOGRAPHIE

- BJÖRKMÄN (E.). — *Monotropa hypopitys* L. - An epiparasite on tree roots. — *Physiol. Plant.*, vol. 13, 1960, pp. 308-327.
- DEXHEIMER (J.), GÉRARD (J.). — Application de quelques techniques cytochimiques à l'étude des interfaces des ectendomycorhizes de *Monotropa* (*Monotropa hypopitys* L.). — *Acta Bot. Gallica*, vol. 140, 1993, pp. 459-472.
- DEXHEIMER (J.), PARGNEY (J.-C.). — Comparative anatomy of the host-fungus interface in mycorrhizas. — *Experientia*, vol. 47, 1991, pp. 312-321.
- HARLEY (J.L.), SMITH (S.E.). — *Mycorrhizal Symbiosis*. — London : Academic Press, 1983.
- MÜNZENBERGER (B.), KOTTKE (I.), OBERWINKLER (F.). — Ultrastructural investigations of *Arbutus unedo*-*Laccaria amethystea* mycorrhiza synthesized *in vitro*. — *Trees*, vol. 7, 1992, pp. 40-47.
- STRULLU (D.G.). — Vers un modèle unifié de fonctionnement des symbioses ectomycorhiziennes. — *Physiol. vég.*, vol. 24, 1986, pp. 219-225.

ÉTUDE STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE DES INTERFACES ENTRE LE CHAMPIGNON ET LA PLANTE-HÔTE (Résumé)

Dans une première partie, l'auteur décrit l'organisation des divers types de mycorhizes (ectomycorhizes, endomycorhizes, ectendomycorhizes). Puis, il analyse l'organisation ultrastructurale de l'interface entre le partenaire fongique et la plante-hôte.

Les parois des deux partenaires sont toujours séparées par un ensemble pariétal d'origine mixte et de structure complexe, adapté aux échanges et dont l'organisation varie suivant le type mycorrhizien. Dans les ectomycorhizes aussi bien que dans les endomycorhizes, les échanges se font toujours par la voie apoplasmique.

Une mycorhize peut être considérée comme une entité biologique nouvelle où les deux partenaires sont associés pour réaliser une coopération de type mutualiste.

A STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ANALYSIS OF FUNGUS / HOST PLANT INTERFACES (Abstract)

In the first part of the article, the author describes the organization of various types of mycorrhizae (ectomycorrhizae, endomycorrhizae, ectendomycorrhiza). He then goes on to analyze the fine structure of the interface between the fungal partner and the host plant.

The two partners in the symbiosis are always separated by a parietal formation of mixed origin whose complex structure is consonant with exchanges organized according to the mycorrhizal type. Ectomycorrhizae and endomycorrhizae always follow the apoplasmic route.

A mycorrhiza may be considered as a new biological entity in which the two partners associate for the purpose of mutualistic cooperation.
