



HAL
open science

Impact de la diversité cultivée sur l'immunité agroécologique

Laura Mathieu, Diana Ortiz-Vallejo, Pierre-Emmanuel Courty, Elsa Ballini

► **To cite this version:**

Laura Mathieu, Diana Ortiz-Vallejo, Pierre-Emmanuel Courty, Elsa Ballini. Impact de la diversité cultivée sur l'immunité agroécologique. 2024. hal-04786194

HAL Id: hal-04786194

<https://hal.science/hal-04786194v1>

Preprint submitted on 15 Nov 2024

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.

Impact de la diversité cultivée sur l'immunité agroécologique

Chapitre de livre BESTIM - Editions ACTA écrit par :

Laura Mathieu (UMR PHIM - INRAE Montpellier), Diana Ortiz (UMR ABSys - INRAE Montpellier), Pierre-Emmanuel Courty (INRAE Dijon), Elsa Ballini (UMR PHIM - Institut Agro Montpellier).

Introduction

Augmenter la diversité génétique est une stratégie prophylactique prometteuse pour lutter contre les bioagresseurs^{1,2}. Parmi les différents types de diversification des cultures, les mélanges d'espèces ou de variétés sont une pratique de plus en plus répandue qui consiste à augmenter la diversité intra-parcellaire.

Les mélanges modifient la propagation et l'évolution des bioagresseurs ainsi que les réponses de défense des plantes via différents mécanismes. Par exemple, la présence d'une plante voisine peut modifier la dispersion de l'agent pathogène ainsi que son agressivité^{3,4}. Un premier processus, l'effet barrière, se produit lorsque les plantes résistantes interceptent les spores, empêchant ainsi leur accès aux hôtes sensibles⁵. Un autre processus possible est celui de l'effet dilution, résultant d'une diminution de la proportion d'hôtes sensibles, et donc d'une réduction des ressources disponibles pour les agents pathogènes et de la concentration de spores atteignant leur hôte⁵. Les changements d'architecture dans les couverts en mélanges peuvent également impacter le microclimat, celui-ci pouvant intervenir dans la modification de l'épidémie, en altérant les conditions de développement des agents pathogènes⁵.

Les mélanges influencent également les dynamiques des populations pathogènes en favorisant leur diversification tout en réduisant les niveaux d'infection sur l'hôte³. Ce processus est un moyen d'améliorer la durabilité des résistances avec les mélanges. Cette diversification des populations pathogènes peut permettre la mise en place d'un autre processus : la prémunition, ou l'induction des défenses. Ce processus se déclenche lorsqu'une plante est exposée à des génotypes de pathogènes avirulents, ce qui induit des réponses de défense renforcées contre les attaques futures par des pathogènes plus agressifs/virulents.

Enfin, les interactions entre plantes au sein des mélanges inter- ou intra-spécifiques peuvent entraîner des modifications de leur immunité à travers l'échange de signaux. L'importance de ces mécanismes et la hiérarchisation de leurs effets sur les maladies restent encore peu caractérisées. Ce chapitre vise cependant à résumer divers exemples démontrant le rôle des plantes en tant que modulateurs de l'immunité de leurs voisines, via l'échange de signaux lors des interactions entre plantes.

Des processus dépendant des interactions plante-plante impactent la sévérité aux maladies

Des études récentes ont démontré l'importance de la modification de la sensibilité par le voisinage. Par exemple, des études ont quantifié le pourcentage de mélanges présentant une modification de sévérité aux maladies à une moyenne de 11 % et pouvant atteindre celui conféré par l'immunité basale constitutive⁶. L'immunité et la résistance des plantes peuvent être modifiées par divers mécanismes impliquant des signaux biotiques et abiotiques émis par les plantes voisines (Figure 1). Les principaux signaux recensés peuvent être directs, avec des signaux biotiques comme les

composés volatiles, les exsudats racinaires ou des signaux abiotiques avec l'architecture de la plante et la disponibilité en nutriments, mais également indirects avec les microbes ou les plantes parasites^{7,8}. Les connaissances liées à la perception de ces signaux et aux réponses moléculaires et phénotypiques restent, pour la plupart, encore une énigme.

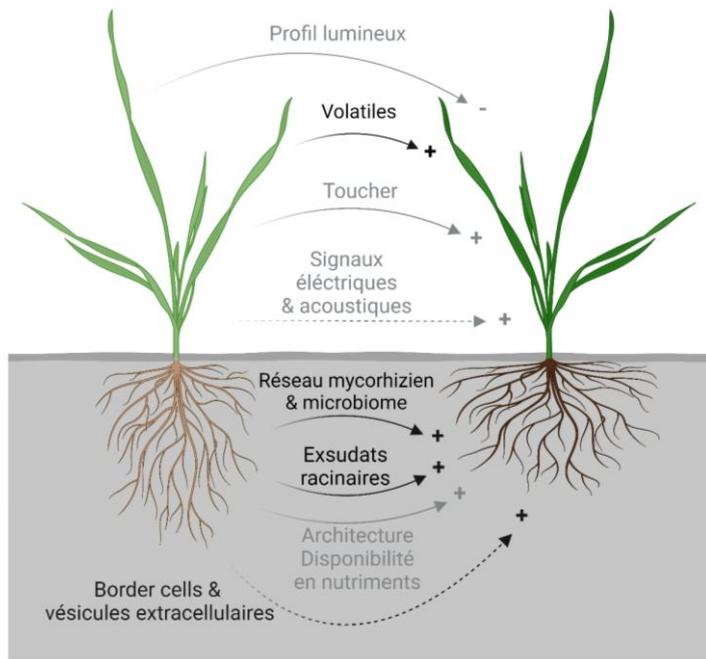


Figure 1: Signaux impliqués dans les interactions plante-plante et leurs effets sur l'immunité et la résistance des plantes. Les signaux abiotiques sont indiqués en gris et les signaux biotiques en noir. Les signaux dont l'implication dans les interactions plante-plante a été prouvée sont représentés par des lignes pleines, tandis que ceux potentiellement impliqués dans les interactions plante-plante sont représentés par des lignes pointillées. Plusieurs de ces signaux sont échangés par voie aérienne et/ou souterraine.

- Les signaux d'origine biotiques

Les exsudats racinaires incluent différents composés allélochimiques, tels que les benzoxazinoïdes, les flavonoïdes et le loliolide⁷. Parmi les benzoxazinoïdes, la molécule du DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-méthoxy-1,4-benzoxazin-3-one) est un exsudat racinaire produit par diverses espèces de la famille des Poaceae en réponse à la présence de plantes voisines⁸. Ce métabolite secondaire est également reconnu pour ses propriétés antimicrobiennes et insecticides⁹, ainsi que pour sa capacité à déclencher des réponses allélopathiques en modulant l'expression des gènes de défense des plantes¹⁰. D'autres exsudats racinaires, tels que l'allantoïne et le loliolide, peuvent également induire des réponses de défense et augmenter la résistance à l'herbivorie chez *Arabidopsis* et la tomate¹¹.

Les composés organiques volatils (COV) sont un groupe de molécules sécrétées par les plantes de manière constitutive ou en réponse à des dommages, des menaces ou des stimuli environnementaux. Ils sont connus pour émettre des signaux d'alerte entre plantes voisines, leur permettant de se préparer aux menaces en déclenchant leurs propres réponses de défense¹². Par exemple, il a été démontré que les plants de soja cultivés à proximité de menthes saines développent des propriétés de défense accrues contre les ravageurs herbivores. Cette amélioration est due à l'induction de gènes de défense dans leurs feuilles après la détection des composés volatils émis par la menthe¹³. Il a aussi été montré que les plants d'*Arabidopsis* infectés par la bactérie pathogène *Pseudomonas syringae* émettent les COV α -pinène et β -pinène, qui induisent des réponses de défense à la fois dans les feuilles de la plante infectée et dans celles des plantes voisines¹⁴. Ces deux exemples illustrent comment les COV sont utilisés lors de la signalisation entre plantes, qu'elles soient saines ou malades, et leur rôle dans la modulation de leur immunité.

- Les signaux d'origine abiotiques

Les plantes ont un impact sur les profils lumineux perçus par leurs voisines. La réponse à l'ombrage, appelée syndrome d'évitement de l'ombre (SAS), est très étudiée et bien caractérisée¹⁵. Les plantes sont capables de détecter la présence de voisins grâce à leurs photorécepteurs¹⁶ et de déclencher une cascade de signalisation impliquant plusieurs phytohormones¹⁵. Cela réduit également l'expression des gènes associés à la défense et la résistance aux pathogènes (de Wit et al. 2013). Un signal d'alerte précoce de la concurrence lumineuse est la réduction du rapport lumière rouge / lumière rouge lointaine (R:FR). Ce faible rapport R:FR inhibe la résistance aux maladies dépendante de l'acide salicylique et de l'acide jasmonique, notamment en réduisant la phosphorylation d'un régulateur des défenses¹⁷, mais aussi en diminuant l'expression de gènes liés aux défenses¹⁸. Le syndrome d'évitement de l'ombre est une réponse bien connue au profil lumineux qui se caractérise par une réduction de la résistance aux maladies et des réponses de défense.

Les signaux abiotiques jouent également un rôle crucial dans les interactions plante-plante. L'architecture racinaire, par exemple, s'adapte en réponse à la présence de plantes voisines et aux conditions nutritionnelles^{19,20}. Des études montrent que des mélanges interspécifiques ou des infestations légères modifient la morphologie racinaire, optimisant l'absorption des nutriments et influençant la compétition entre plantes²¹. Le toucher entre les racines est également un signal pouvant induire des interactions plante-plante.

De plus, la disponibilité en nutriments au niveau des racines joue également un rôle clé dans la régulation de ces interactions. Ainsi, les mélanges interspécifiques favorisent l'exsudation de flavonoïdes dans les racines de blé, tandis qu'un apport accru en azote tend à la réduire²⁵. Dans les mélanges intraspécifiques de riz, un locus chez les plantes voisines a été identifié comme modifiant la sensibilité des plantes focales à la pyriculariose et pourrait être associé à la disponibilité en phosphate²². Par ailleurs, lorsque le maïs est associé à des légumineuses, l'intensité des symptômes liée à la rouille diminue, et le rendement et la concentration en micro-nutriments augmente²³. Cela suggère qu'une meilleure acquisition de nutriments pourrait renforcer la résistance des cultures aux maladies dans les systèmes d'association.

Le son fait partie des stimuli qui influencent mécaniquement toute surface qu'ils rencontrent, y compris celle des plantes. Une étude récente a montré que l'exposition au son de la mastication des feuilles par des herbivores pouvait déclencher chez l'*Arabidopsis thaliana* une réponse de défense similaire à celle d'une véritable attaque d'herbivores. De plus, des changements induits par le son dans les signatures de calcium et les concentrations d'espèces réactives de l'oxygène, impliquées dans les réponses de défense, ont été observés chez l'*Arabidopsis*²⁴. En utilisant des techniques d'intelligence artificielle, il a été démontré que les plantes génèrent des sons distincts correspondant à des types de stress spécifiques, tels qu'une blessure ou une déshydratation. Cela suggère que les plantes voisines pourraient être capables de distinguer ces différents sons de stress pour s'acclimater et réagir en conséquence²⁴. Ces observations ont conduit à l'hypothèse que le son pourrait servir de signalisation entre les plantes, modifiant ainsi leur immunité. Cependant, cette hypothèse nécessite encore d'être explorée par de futures études.

- Les autres signaux potentiels

D'autres signaux potentiels, encore peu étudiés, pourraient intervenir dans les interactions plante-plante³³, tels que les signaux tactiles^{34,35}, électriques³⁶, acoustiques³⁷, les cellules frontières (border cells)³⁸, les peptides, l'ADN et les vésicules extracellulaires³⁹. Ces derniers pourraient contribuer à la translocation de molécules de défense entre plantes, renforçant ainsi leur résistance. Bien que ces signaux ne soient pas encore prouvés, leur diversité suggère une multiplicité d'interactions à explorer.

- Les vecteurs de signaux

Les réseaux mycorhiziens communs et le microbiome pourraient également être des médiateurs essentiels dans les interactions plante-plante, notamment par la médiation de signaux de stress et le transfert de ressources. Les réseaux mycorhiziens, formés par le mycélium des champignons mycorhiziens à arbuscules, qui unissent les racines de plantes de même espèce ou d'espèces différentes, facilitent la transmission inter-plantes de signaux de défense, augmentant ainsi la résistance des plantes voisines aux pathogènes²⁵. Ces réseaux peuvent induire, parfois rapidement (de 24 à 50 h)²⁵, des réponses de défense des plantes (activité des enzymes de défense et expression des gènes liés à la défense) et des échanges d'informations par le biais de phytohormones telles que l'acide jasmonique, le jasmonate de méthyle et le riboside de zéatine^{26,27}. Ces réseaux peuvent agir sur la compétition par le biais de l'allélopathie²⁵. Ils contribuent à étendre la zone bioactive des substances allélochimiques dans le sol ou modifient les substances chimiques organiques volatiles des feuilles²⁸. Par conséquent, ces réseaux représentent un potentiel considérable pour la lutte contre les ravageurs des cultures grâce à des mécanismes de signalisation plante-plante souterraine.

En parallèle, les interactions entre plantes via le microbiome du sol modifient les communautés microbiennes, favorisent des fonctions microbiennes qui peuvent être bénéfiques pour les plantes et contribuent à la suppression des maladies²⁹⁻³¹. Ces processus reposent principalement sur des signaux indirects influençant les interactions microbe-microbe et renforçant la résilience des plantes. En plus des interactions via le microbiome du sol, le mycobote d'une plante, c'est-à-dire l'ensemble des champignons, peut être influencé par ses voisines et impacter son développement³².

Conclusion

La présence de plantes dite "compagnes", "voisines", "de services" est largement documentée comme présentant un service écosystémique important pour la gestion des bioagresseurs. Ces organismes, seuls ou associés à des microorganismes (cf § holobionte) sont de véritables acteurs clés de lutte biologique à part entière, bien qu'ils soient absents des définitions officielles de biocontrôle. Leurs actions comme stimulateur des défenses de plantes pourraient pourtant en faire un atout non négligeable dans la conception d'un agro-système plus durable. Ainsi, une compréhension plus approfondie des interactions plante-plante et de la signalisation plante-plante pourraient conduire à l'amélioration de la protection des cultures et contribuer à garantir la sécurité alimentaire en réduisant les pertes de récoltes liées aux ravageurs.

Références

1. Tibi, A., Martinet, V. & Vialatte, A. Protect crops by increasing plant diversity in agricultural areas. Summary report of the collective scientific assessment. 13.
2. Gibson, A. K. Genetic diversity and disease: The past, present, and future of an old idea. *Evolution* **76**, 20–36 (2022).
3. Borg, J. *et al.* Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures: A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research* **221**, 298–313 (2018).
4. Affichard, M., Jacquelin, M., Khalil, T., Andrivon, D. & Le May, C. Consideration of the Disease Complexes, the Missing Link to Correctly Analyze the Impact of Intercropping on Disease

- Development. *Agronomy* **14**, 1210 (2024).
5. Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J. & Habib, R. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron. Sustain. Dev.* **32**, 273–303 (2012).
 6. Pélissier, R. *et al.* The genetic identity of neighboring plants in intraspecific mixtures modulates disease susceptibility of both wheat and rice. *PLoS Biol* **21**, e3002287 (2023).
 7. Mathieu, L., Ballini, E., Morel, J.-B. & Méteignier, L.-V. The root of plant-plant interactions: Belowground special cocktails. *Current Opinion in Plant Biology* **80**, 102547 (2024).
 8. Kong, C.-H. *et al.* Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nat Commun* **9**, 3867 (2018).
 9. Niculaes, C., Abramov, A., Hannemann, L. & Frey, M. Plant Protection by Benzoxazinoids—Recent Insights into Biosynthesis and Function. *Agronomy* **8**, 143 (2018).
 10. Venturelli, S. *et al.* Plants Release Precursors of Histone Deacetylase Inhibitors to Suppress Growth of Competitors. *The Plant Cell* **27**, 3175–3189 (2015).
 11. Murata, M. *et al.* Loliolide, a Carotenoid Metabolite, Is a Potential Endogenous Inducer of Herbivore Resistance. *Plant Physiol.* **179**, 1822–1833 (2019).
 12. Ninkovic, V., Markovic, D. & Rensing, M. Plant volatiles as cues and signals in plant communication. *Plant, Cell & Environment* **44**, 1030–1043 (2021).
 13. Sukegawa, S., Shiojiri, K., Higami, T., Suzuki, S. & Arimura, G. Pest management using mint volatiles to elicit resistance in soy: mechanism and application potential. *The Plant Journal* **96**, 910–920 (2018).
 14. Systemic acquired resistance networks amplify airborne defense cues | Nature Communications. <https://www.nature.com/articles/s41467-019-11798-2>.
 15. Huber, M., Nieuwendijk, N. M., Pantazopoulou, C. K. & Pierik, R. Light signalling shapes plant–plant interactions in dense canopies. *Plant, Cell & Environment* **44**, 1014–1029 (2021).
 16. Roig-Villanova, I. & Martínez-García, J. F. Plant Responses to Vegetation Proximity: A Whole Life

- Avoiding Shade. *Front. Plant Sci.* **7**, (2016).
17. de Wit, M. *et al.* Perception of low red:far-red ratio compromises both salicylic acid- and jasmonic acid-dependent pathogen defences in Arabidopsis. *The Plant Journal* **75**, 90–103 (2013).
 18. Cerrudo, I. *et al.* Low Red/Far-Red Ratios Reduce Arabidopsis Resistance to Botrytis cinerea and Jasmonate Responses via a COI1-JAZ10-Dependent, Salicylic Acid-Independent Mechanism. *Plant Physiol* **158**, 2042–2052 (2012).
 19. Wang, C.-Y., Li, L.-L., Meiners, S. J. & Kong, C.-H. Root placement patterns in allelopathic plant–plant interactions. *New Phytologist* **237**, 563–575 (2023).
 20. Finch, J. A. *et al.* Wheat root length and not branching is altered in the presence of neighbours, including blackgrass. *PLoS ONE* **12**, e0178176 (2017).
 21. Wang, Z. *et al.* Adult-plant resistance of Panax notoginseng to nematodes and interspecific facilitation with pine trees. *J Pest Sci* **96**, 1271–1286 (2023).
 22. Pélissier, R. *et al.* A major genetic locus in neighbours controls changes of gene expression and susceptibility in intraspecific rice mixtures. *New Phytologist* **nph.18778** (2023) doi:10.1111/nph.18778.
 23. Wu, J. *et al.* Facilitation between intercropped species increases micronutrient acquisition and controls rust disease on maize. *Field Crops Research* **307**, 109241 (2024).
 24. Demey, M. L., Mishra, R. C. & Van Der Straeten, D. Sound perception in plants: from ecological significance to molecular understanding. *Trends in Plant Science* **28**, 825–840 (2023).
 25. Barto, E. K., Weidenhamer, J. D., Cipollini, D. & Rillig, M. C. Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends Plant Sci* **17**, 633–637 (2012).
 26. Interplant Communication of Tomato Plants through Underground Common Mycorrhizal Networks | PLOS ONE.
<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0013324>.

27. Calabrese, S. *et al.* Imbalanced Regulation of Fungal Nutrient Transports According to Phosphate Availability in a Symbiocosm Formed by Poplar, Sorghum, and *Rhizophagus irregularis*. *Front. Plant Sci.* **10**, 1617 (2019).
28. Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T.J.A., Birkett,... - Google Scholar.
https://scholar.google.com/scholar?hl=fr&as_sdt=0%2C5&q=Babikova%2C+Z.%2C+Gilbert%2C+L.%2C+Bruce%2C+T.J.A.%2C+Birkett%2C+M.%2C+Caulfield%2C+J.C.%2C+Woodcock%2C+C.%2C+Pickett%2C+J.A.%2C+Johnson%2C+D.+2013.+Underground+signals+carried+through+common+mycelial+networks+warn+neighbouring+plants+of+aphid+attack.+Ecology+Letters+16%2C+835%E2%80%93843.&btnG=.
29. Ren, X. *et al.* Intercropping with *Trifolium repens* contributes disease suppression of banana Fusarium wilt by reshaping soil protistan communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **361**, 108797 (2024).
30. Jin, X., Shi, Y., Wu, F., Pan, K. & Zhou, X. Intercropping of wheat changed cucumber rhizosphere bacterial community composition and inhibited cucumber Fusarium wilt disease. *Sci. agric. (Piracicaba, Braz.)* **77**, e20190005 (2019).
31. Sun, X. *et al.* High bacterial diversity and siderophore-producing bacteria collectively suppress Fusarium oxysporum in maize/faba bean intercropping. *Frontiers in Microbiology* **13**, (2022).
32. Hu, J. *et al.* Neighbourhood effect of weeds on wheat root endospheric mycobiota. 2022.09.02.506399 Preprint at <https://doi.org/10.1101/2022.09.02.506399> (2022).
33. Bilas, R. D., Bretman, A. & Bennett, T. Friends, neighbours and enemies: an overview of the communal and social biology of plants. *Plant, Cell & Environment* **44**, 997–1013 (2021).
34. Braam, J. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* **165**, 373–389 (2005).
35. Markovic, D. *et al.* Airborne signals synchronize the defenses of neighboring plants in response to touch. *Journal of Experimental Botany* **70**, 691–700 (2019).
36. Volkov, A. G. & Shtessel, Y. B. Electrical signal propagation within and between tomato plants. *Bioelectrochemistry* **124**, 195–205 (2018).

37. Khait, I. *et al.* Sounds emitted by plants under stress are airborne and informative. *Cell* **186**, 1328-1336.e10 (2023).
38. Hawes, M. *et al.* Root Border Cells and Their Role in Plant Defense. *Annu Rev Phytopathol* **54**, 143–161 (2016).
39. Zhou, Q. *et al.* Extracellular vesicles: Their functions in plant–pathogen interactions. *Molecular Plant Pathology* **23**, 760–771 (2022).