

Atelier 3

Potentiel du végétal et innovations culturelles : sélection végétale, interactions plantes-insectes

Par : Lilian Ceballos

Comment les végétaux vivent-ils et communiquent-ils ?

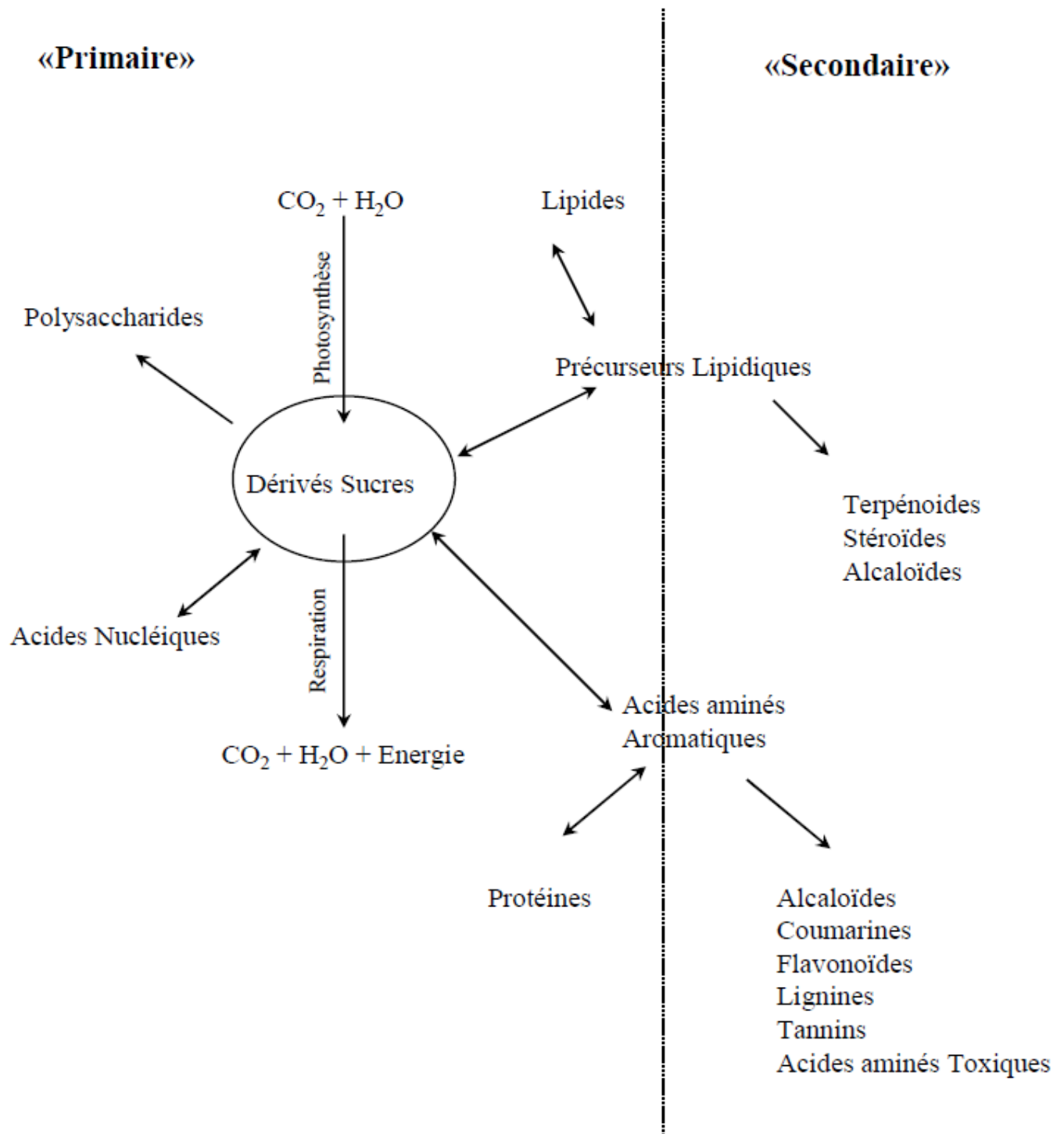
Bien que l'homme dépende des végétaux pour sa nutrition, l'humanité a souvent considéré les plantes comme des êtres primitifs, juste capables de croissance végétative intense. En fait, les plantes tirent leur énergie de la photosynthèse qui transforme eau et gaz carbonique en sucres plus ou moins complexes (tableau 1). La photosynthèse leur confère ainsi une autonomie énergétique (autotrophie) : les végétaux au sens large (algues et plantes) sont les producteurs primaires de la biosphère. Ces matières organiques végétales constituent les ressources alimentaires dont dépendent les animaux pour leur nutrition (hétérotrophie).

L'énergie photosynthétique se répartit entre **métabolisme primaire** et **métabolisme secondaire**. Les molécules du **métabolisme primaire** (cellulose, hémicellulose..) sont indispensables à la **croissance** et au **développement** du végétal. Maintenues à des concentrations stables, elles assurent l'intégrité structurale et fonctionnelle des cellules végétales. Par contraste, les molécules du **métabolisme secondaire** ne sont pas indispensables à la survie individuelle du végétal mais sont **indispensables à la survie de la population** (Hartmann 1998). Leur fonction consiste à **moduler les interactions de la plante avec son environnement** (écran UV, défenses anti-pathogènes, molécules anti-oxydantes, signaux d'attraction des pollinisateurs ou d'insectes auxiliaires...). Au niveau de l'individu, l'allocation de l'énergie photosynthétique à la croissance ou à la défense est soumise à la sélection: l'allocation des ressources énergétiques est orientée vers la croissance chez les plantes annuelles et vers les fonctions secondaires chez les plantes pérennes.

Longtemps considérées comme des « **déchets métaboliques** » sous prétexte que leurs concentrations variaient beaucoup d'une plante à l'autre mais aussi d'un organe à l'autre, l'écologie a mis en évidence le rôle essentiellement adaptatif et signalétique de ces molécules (Hartmann 1996, Ceballos & Gibernau, 2000). Leur rôle dans la **communication des plantes** entre elles (allélopathie) ou dans **l'attraction des pollinisateurs** est bien connu. Plus récemment, un rôle de **molécules signaux ou SOS** a été mis en évidence (attraction d'ennemis naturels en réponse à la prédation). Enfin, un végétal peut émettre des molécules **SOS à destination d'un autre végétal** qui réagit en mobilisant préventivement des défenses chimiques (« Talking trees¹ »).

¹: Des Acacias surbroutés par des kudus émettent une molécule volatile à destination de ses proches congénères. Les Acacias voisins, en réponse à ce signal SOS, accumulent des tanins condensés dans leur feuillage qui devient indigestible. En situation désertique, les kudus consomment cette ressource végétale rare mais toxique : dans certains cas, l'intoxication aboutit à la mort de l'individu.

Tableau 1 : Origine biosynthétique des métabolites primaires et secondaires



Utilisation par les végétaux de l'énergie photosynthétique : allocation aux fonctions primaires (croissance) ou secondaires (défense, communication).

Evolution, diversité et fonction des métabolites secondaires

L'histoire évolutive des plantes explique en grande partie les fonctionnalités naturelles et la plasticité des végétaux (voir tableau 2). D'un point de vue morphologique, la diversification des végétaux terrestres conduit à l'apparition de structures anatomiques comme la **graine**, les **cuticules**, cires ou cutines qui jouent un rôle important dans les processus de résistance et d'adaptation. D'un point de vue biochimique, les plantes terrestres diffèrent des bactéries et des algues par l'expansion du métabolisme secondaire qui conduit à la synthèse d'une multitude de molécules secondaires aux propriétés et fonctions variées (lignines, cires, terpènes, tannins, alcaloïdes, flavonoïdes, anthocyanes). Ces molécules participent aux réponses d'acclimatation des végétaux au milieu terrestre: lignines et flavonoïdes sont présents chez les lichens et les champignons ascomycètes, premiers colonisateurs du milieu terrestre. Par ailleurs, ces défenses végétales peuvent être **constitutives** (présentes pendant tout le cycle végétal, même en l'absence de lésions) ou **induites** (synthèse en réponse à la prédation). Il faut souligner que la synthèse de ces molécules a un coût métabolique élevé : les défenses induites représentent une optimisation de l'allocation à la défense et sont présentes chez les végétaux évolués.

L'émergence de l'eau et la conquête du milieu terrestre représentait un stress majeur pour les végétaux. D'une part, le sol est un milieu complexe qui ne préexistait pas à la conquête des milieux terrestres. D'autre part, malgré l'atmosphère et la couche d'ozone, l'abandon du milieu très protecteur que constitue l'eau les exposait à la déshydratation, au rayonnement UV et à ses effets mutagènes, à la pesanteur. L'établissement des végétaux dans des habitats encore limités (présence d'eau indispensable pour la reproduction) provoque une augmentation de la densité des populations végétales, ce qui conduit à une compétition entre végétaux. De plus, la pression des micro-organismes (bactéries, virus, champignons) et des premiers animaux terrestres s'ajoutent aux stress physiques. Les premiers participent à la décomposition du matériel végétal qui est leur source de carbone, tandis que les seconds consomment les tissus végétaux facilement assimilables (feuilles, bourgeons floraux). La phytophagie est donc ancienne, avec la présence attestée de moisissures décomposant le bois et d'insectes phytophages dès le Dévonien (- 395 Ma). La réponse végétale à la phytophagie consiste à protéger les parties consommées (feuilles, bourgeons) par des moyens mécaniques (épines, téguments...) ou chimiques (tanins, terpènes, alcaloïdes...). Dans un second temps, l'adaptation à la phytophagie implique des évolutions morphologiques (protection accrue des bourgeons végétatifs ou de la graine des Angiospermes dans une cavité close). En même temps, les Angiospermes sont pollinisés par des animaux qui se spécialisent pour le transfert du pollen : la coévolution des pollinisateurs avec leur plante est un mutualisme (nectar en échange de la pollinisation des fleurs). La coévolution des deux partenaires modèle leur évolution au niveau morphologique (nectar, glandes nectarifères..) et chimique (attraction par une odeur spécifique). En effet, le pollinisateur répond à la perception de substances volatiles (terpènes) qui sont émises par les tissus floraux : il se spécialise sur un bouquet d'arômes qui demeure répulsif pour les herbivores. C'est cette multiplication des interactions biotiques et abiotiques et la diversification fonctionnelle des métabolites secondaires qui conduit à la création d'écosystèmes de plus en plus complexes et à la diversification des niches écologiques, base de la biodiversité actuelle.

Les fonctions remplies par ces molécules sont variées: la lignine joue un rôle dans le soutien et le port dressé des arbres, et est impliquée dans la réponse aux agressions biologiques ou physiques. Les cires et cutines imperméabilisent les parties aériennes (cuticules) et interviennent dans la réparation des lésions. Les tanins jouent un rôle défensif contre les herbivores et augmentent la résistance du bois aux moisissures. Les alcaloïdes sont considérés comme des défenses contre l'herbivorie. Les flavonoïdes remplissent de nombreuses fonctions (pigments floraux, antifongiques, écrans UV, induction de nodulation, antioxydants...) et sont universellement présents chez les végétaux. De plus, la fonction de ces molécules est multiple et varie selon l'organe ou le cycle végétal : à titre d'exemple, la lutéoline (flavonoïdes, pigment jaune) va jouer un rôle d'attraction des pollinisateurs (vers les fleurs de genets), mais aussi un rôle d'écran UV au niveau des tissus floraux ; au niveau des feuilles, la lutéoline joue un rôle d'écran UV mais aussi anti-oxydant (piégeur de radicaux oxydants produits pendant la photosynthèse) ; enfin au niveau des racines, elle a une fonction protectrice (antifongique) contre les pathologies des jeunes plantules (fonte des semis) et chez les légumineuses, une fonction d'attraction des bactéries symbiotiques fixatrices d'azote (Ceballos et al. 1998, 2002). La multifonctionnalité des métabolites secondaires (leur aptitude à remplir plusieurs fonctions) constitue

une de leurs caractéristiques essentielles, ce qui explique à la fois leur variabilité et leur répartition universelle (Ceballos & Gibernau, 2000).

Présentation du livre « Le potentiel du végétal »

Depuis la Révolution Néolithique, l'agriculture se caractérise par une artificialisation des milieux. Aujourd'hui, les agroécosystèmes sont devenus des déserts en termes de biodiversité, conséquence de l'industrialisation de l'agriculture. La lutte chimique a permis des pratiques culturales qui ont provoqué une spécialisation excessive des fermes : le développement des monocultures, l'alimentation du bétail à base de maïs ensilé et de tourteaux de soja ont séparé spatialement les cultures et les troupeaux, alors que la fumure des champs a toujours constitué une valorisation des déchets animaux par l'amélioration des sols. Le prolongement de cette logique s'observe aussi dans la politique européenne de spécialisation régionale qui ne peut qu'accroître l'empreinte écologique de l'agriculture en multipliant les transports. La relocalisation des activités agricoles est clairement un impératif fondamental pour une agriculture durable.

L'agroécologie propose une vision plus systémique du fonctionnement des agroécosystèmes en valorisant les synergies et les processus naturels : la fertilité des sols recouvre alors une importance capitale et l'accent est porté non seulement sur la biomasse aérienne produite (le rendement) mais aussi sur la vie du sol et/ou l'attraction d'ennemis naturels localement présents. Puisque l'agriculture doit intégrer des critères de durabilité, il convient donc de repenser l'agriculture, non pas de manière idéologique (agriculteurs conventionnels contre biologiques) mais de manière intégrée : même les agriculteurs conventionnels sont demandeurs de méthodes naturelles si elles sont efficaces et aisément praticables. Par ailleurs, l'impératif de durabilité ne leur laissera pas d'autres choix que de repenser le modèle mécanisé et chimique qu'ils ont suivi au détriment de leur autonomie et de leur santé.

Le développement de l'écologie fonctionnelle a renouvelé la vision du végétal en réactualisant de nombreuses questions relatives à l'agronomie : comment les végétaux produisent-ils leur biomasse ? comment répondent-ils aux stress environnementaux (sécheresse, salinité, métaux lourds, gels, tempêtes..) auxquels ils sont confrontés ? Comment réagissent-ils aux attaques des ravageurs ? Comment se structurent les écosystèmes et quelles leçons tirer pour la conception d'agroécosystèmes innovants ?

Un tour d'horizon des fonctionnalités naturelles des plantes (défense, communication, symbiose, interactions durables) permet d'envisager le développement d'applications agricoles effectives et pratiques. Ces fonctionnalités végétales peuvent servir de base à une intensification écologique des systèmes de production : cela permettrait d'optimiser l'utilisation de l'espace au moment où l'urbanisation anarchique concurrence les terres agricoles.

Fonctions végétales et applications agroécologiques

1- Un tour d'horizon des fonctions végétales

Les interactions écologiques des plantes avec les organismes associés sont médiées par la production de molécules défensives et/ou par l'échange de signaux chimiques, mais on découvre depuis une dizaine d'années la complexité de ces signaux et des réseaux d'interactions qu'ils soutiennent (Stafford et al. 1997).

1-1- Communication, croissance et signaux chimiques

Vers la fin des années 1980, le rôle des signaux chimiques dans les interactions durables a attiré l'attention des chercheurs. Ces signaux sont indispensables à la rencontre des partenaires et régulent le développement de la symbiose. Par exemple, les plantes de la famille des Légumineuses entretiennent une symbiose avec les bactéries du genre *Rhizobium* qu'elles abritent au niveau de leurs racines. Ces bactéries fixent l'azote atmosphérique au bénéfice de leurs plantes-hôtes qui

reçoivent des sucres en échange. La découverte du rôle des flavonoïdes dans la nodulation a mis en lumière leurs fonctions de régulation des interactions durables. La sécrétion de flavonoïdes par la graine et/ou la racine induit la nodulation par son rôle attracteur des bactéries vers la racine d'une part, par ses effets morphogénétiques d'autre part (formation des nodules racinaires). En fait, l'échange de signaux végétaux (flavonoïdes inducteurs) et bactériens (lipochitoooligosaccharides) constitue une véritable boucle signalétique qui régule l'attraction des rhizobia et le développement des nodules. Fait remarquable, la graine contrôle l'intensité de l'attraction et de l'effet inducteur de nodulation en modulant la composition relative de ses exsudats.

Des processus similaires sont impliqués dans la rencontre des partenaires et la mise en place des mycorhizes: la boucle signalétique implique des signaux racinaires qui sont aussi des flavonoïdes. Ces symbioses revêtent une importance capitale en écologie et microbiologie des sols: elles constituent la base fonctionnelle de la nutrition végétale dans le cadre d'une agriculture durable (voir tableau 3). De même, il a été montré que les grains de pollen sont enrobés de flavonoïdes qui stimulent la croissance du tube germinatif et régulent la fécondation (Mo et al. 1992). En cas d'incompatibilité génétique, un stress oxydatif au niveau des tissus du style interrompt la croissance du tube germinatif: la présence de flavonoïdes antioxydants bloque ce stress oxydatif dans le cas de compatibilité sexuelle entre les partenaires (Mo et al. 1992).

Ces fonctions régulatrices de métabolites secondaires ont rarement été considérées par les théories relatives aux défenses végétales qui se sont souvent limitées à l'analyse des interactions antagonistes (parasitisme, prédation). L'élucidation de ces boucles signalétiques souligne l'importance des signaux dans les processus de régulation de la croissance et de la densité des peuplements végétaux.

1-2- Défenses végétales et phytophagie

Le rôle des métabolites secondaires dans la physiologie végétale a été longtemps réduit à un rôle défensif de protection contre les herbivores (Fraenkel 1959; Ehrlich & Raven 1964). La plante essaie de détourner les herbivores en produisant une substance toxique. La production de molécules défensives est la réponse végétale aux dégâts causés par les herbivores: il s'agit ici de **défense directe**.

Plus surprenant, un végétal brouté peut émettre un signal volatil à destination de ses voisins tout en accumulant des défenses dans ses propres tissus. Le signal émis (éthylène par exemple) va stimuler l'accumulation de composés défensifs chez les arbres voisins, et cela avant même que ces arbres ne soient attaqués par les herbivores. A l'échelle de la communauté végétale, ce recrutement d'arbres « avertis » est avantageux puisqu'il diminue l'impact de l'herbivorie.

Par ailleurs, une plante attaquée peut émettre des signaux volatils qui vont attirer des ennemis naturels du ravageur. On parle alors de **défense indirecte**. Ainsi, à la fin des années 1980, plusieurs équipes ont démontré que la consommation de feuilles de maïs par des mites herbivores provoque l'émission de substances volatiles qui attirent spécifiquement des mites prédatrices ou des parasitoïdes (Dicke & Sabelis 1988, Turlings et al. 1990). En pratique, la manipulation de ces signaux permet d'augmenter l'efficacité du recrutement par la plante d'ennemis naturels des herbivores et la compréhension de ces interactions est nécessaire pour l'optimisation des méthodes de contrôle biologique.

Un mécanisme similaire a été mis en évidence au niveau du sol: une molécule, le β -caryophyllène, est émise par les racines de maïs en réponse à leur attaque par la chrysomèle. Les auteurs démontrent que cette molécule est le signal végétal responsable de l'attraction des nématodes entomopathogènes vers les racines lésées (Rasmann et al. 2005). Ces nématodes, guidés vers les racines lésées par le signal induit, consomment les chrysomèles prédatrices.

La diversité et la sophistication des défenses indirectes permettent d'envisager de sélectionner les variétés de maïs sur leur aptitude à activer ces défenses indirectes: les racines des variétés émettrices ne produisent le signal qu'en réponse aux lésions causées par les chrysomèles alors qu'un maïs Bt, par exemple, produit la toxine Bt constitutivement, même en l'absence d'herbivores. La permanence de la pression de sélection (production continue de toxines Bt par tous les tissus) facilite la sélection d'une résistance de l'insecte ravageur à la toxine Bt. Au contraire, l'induction spécifique de la synthèse d'une molécule en réponse à l'attaque du ravageur diminue la probabilité de sélectionner une résistance chez le ravageur parce que la pression de sélection est discontinuée et que seul le tissu

lésé induit la synthèse de la molécule active. De plus, le mécanisme impliqué limite considérablement la possibilité de contre-adaptation : le signal induit n'a pas d'effet direct sur le ravageur. La probabilité d'évolution de résistance chez ce dernier est ainsi minimale. D'ailleurs, les promoteurs de PGM pensent à introduire ce mécanisme de défense indirecte par transgène, mais une sélection classique pourrait parvenir au même résultat.

En conclusion, la synthèse spécifique de molécules induites est un mécanisme défensif évolutivement plus stable que la production continue et généralisée de toxines. La production constitutive de toxines génère inévitablement une **course aux armements ou aux contre-adaptations** entre les plantes et leurs ravageurs: alors que les plantes primitives sont riches en défenses constitutives, les plantes les plus évoluées investissent dans des défenses induites qui représentent une économie d'énergie métabolique (la toxine n'est produite qu'en présence de l'herbivore) tout en diminuant la probabilité de contre-adaptation par le ravageur. Par ailleurs, des mécanismes défensifs efficaces et stables peuvent être perdus au cours de la domestication des plantes, ce qui est le cas des variétés de maïs américaines (Rasmann et al. 2005). En effet, les variétés cultivées depuis des millénaires sont systématiquement sélectionnées pour une **forte productivité** alliée à de **faibles taux de molécules défensives** ou anti-nutritionnelles. Cette sélection unidirectionnelle est d'autant plus néfaste que ces molécules contre-sélectionnées jouent de nombreux rôles dans la défense végétale directe ou indirecte : la perte du signal dans les génotypes nord-américains et les conséquences de cette perte sur la susceptibilité de ces variétés à la chrysomèle illustrent assez notre ignorance des interactions que les plantes entretiennent avec leur environnement. L'ignorance de ces mécanismes empêche le choix d'alternatives écologiquement saines tout en nous orientant vers des stratégies écologiquement aberrantes (biotechnologies, monocultures...). Ces stratégies, qui favorisent la localisation des plantes par les ravageurs et l'évolution de contre-adaptations par ces ravageurs, ne peuvent aboutir à une agriculture durable soucieuse de productions de qualité et de protection des milieux naturels.

2- Applications en agriculture

Communication et signalisation dans les relations plantes-insectes (Marion-Poll)

Les interactions que les plantes entretiennent avec les insectes sont médiées par l'échange de signaux chimiques. Ce langage chimique peut aboutir à l'attraction ou à la répulsion de l'insecte par la plante, ou de manière plus sophistiquée à l'attraction par la plante d'un ennemi naturel du ravageur. Les applications pratiques sont potentiellement nombreuses : attraction et/ou répulsion d'organismes, plantes pièges, confusion sexuelle, défense indirecte des végétaux...

Sélection participative en collaboration avec des agriculteurs (Goldringer)

A l'origine, les graines sont des structures de reproduction des végétaux permettant la diffusion et le maintien de l'espèce dans l'espace (dispersion) et dans le temps (dormance). Depuis la révolution néolithique, la domestication des semences s'accompagne de la sélection de traits désavantageux pour l'espèce (maintien du grain sur l'épi par exemple). Après 1945, la sélection des semences s'est effectué sur les critères nouveaux des variétés améliorées (pailles courtes, absorption d'intrants).

Globalement, la domestication a conduit à une érosion de la diversité génétique dans l'espèce. Par exemple, le Mexique recèle 25000 variétés locales de maïs, l'Inde et l'Irak plusieurs milliers de variétés de riz et de blé. Cette diversité intraspécifique reflète la diversité d'adaptations locales présentes dans ces populations végétales. Suite au tsunami de 2004, les rizières ont été envahies par l'eau salée, au préjudice des variétés cultivées : mais des repousses spontanées ont permis de sélectionner des variétés tolérantes à des niveaux de salinité très élevés (Shiva 2006).

Autre exemple, les grains de céréales contiennent des molécules (acide férulique, caféïque..) qui participent à la protection du grain (Ceballos 1993). Localisées au niveau des téguments, en particulier dans l'assise protéique, elles sont éliminées par les pratiques industrielles modernes qui éliminent cette assise accusée de colorer la farine. Plus généralement, ces molécules qui remplissent un rôle protecteur, sont localisées dans les épidermes (peau des fruits), au niveau de l'écorce pour les aliments solides. En raison des fonctions qu'ils jouent pour la plante, on les retrouve au niveau des interfaces de la plante avec son environnement.

Le travail de recherche participative ici présenté permet d'améliorer les plantes en fonction des besoins des agriculteurs (et non des marchés) mais aussi dans le sens d'une adaptation à un milieu ou à des conditions locales spécifiques. Par exemple, l'épaisseur des téguments, la présence de molécules défensives ou inductrices est fonction des conditions locales : le développement de la graine est modulé par les conditions environnementales rencontrées, ce qui constitue un enregistrement des conditions environnementales extrêmes déjà connues.

Conclusion

La considération des fonctions essentielles que ces molécules jouent dans la physiologie des plantes est capitale pour la compréhension des interactions entre plantes et herbivores. Elle détermine la localisation et la concentration de ces molécules au niveau des différents organes végétaux. L'étude de ces interactions souligne la plasticité du végétal et la diversité et l'originalité des innovations végétales

Armé de ces connaissances, il est possible de définir des itinéraires cultureux visant à conserver ces molécules dans les aliments et à optimiser leur disponibilité au niveau des organes consommés. Pendant longtemps, ces molécules ont été taxées de « déchets métaboliques », et elles ont été souvent contre sélectionnées parce qu'elles étaient considérées comme désavantageuses. Par exemple, les tanins qui se lient aux protéines ont pour cette raison été éliminés par sélection des semences de légumineuses parce qu'ils étaient censés diminuer la valeur énergétique des fourrages, donc la rentabilité d'un élevage productif dont le seul souci est la prise de poids journalière. La conséquence sur ces semences sans tanins est une plus grande susceptibilité des semences aux pathogènes en particulier fongiques, d'où une fuite en avant désespérée. Pour défendre la luzerne dont on a éliminé les tanins, on pourra toujours essayer de les réintroduire par génie génétique.

Références bibliographiques

- Baas W. J. 1989. Secondary plant compounds, their ecological significance and consequences for the carbon budget. Introduction to the carbon/nutrient cycle theory. *In* : *Causes and consequences of variation in growth rates and productivity of higher plants* (Lambers H., Cambridge M. L., Konings H. and Pons T. L. eds). S. P.B. Academic publishing, The Hague, pp. 313-340.
- Ceballos L., Hossaert-McKey M., McKey D., and Andary C. 1998. Rapid deployment of allelochemicals in exudates of germinating seeds of *Sesbania* (Fabaceae): roles of seed anatomy and histolocalization of polyphenolic compounds in anti-pathogen defense of seedlings. *Chemoecology* 8, 141-151.
- Ceballos L. & Gibernau M. 2000. Molecular multifunctionality in terrestrial plants. *Annals of Chemical Ecology*, 19: 145-159.
- Ceballos L., Hossaert-McKey M., McKey D., and Andary C. 2002. Impact of sublethal attacks on seeds of *Sesbania* (Fabaceae) by *Hyalymenus tarsatus* (Coroideae). *Ecoscience* 9 : 28-36.
- Ceballos L. 1993. "Caractérisation et maîtrise de la moucheture du blé dur" (Contrat MRE-IRTAC N°90 G 0759), Laboratoire de Botanique, Phytochimie et Mycologie, Faculté de pharmacie, Montpellier.
- Egley G. H., Paul R. N. Jr., Duke S. O., and Vaughan K. C. 1985. Peroxidase involvement in lignification in water-impermeable seed coats of weedy leguminous and malvaceous species. *Plant, Cell and Environment* 8, 253-260.
- Ehrlich P. R. and Raven P. H. 1964. Butterflies and plant : a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
- Fraenkel G. S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129, 1466-1470.
- Hartwig, U. A., Joseph C. M. & Phillips D. A. 1991. Flavonoids released naturally from alfalfa seeds enhance growth rate of *Rhizobium meliloti*. *Plant Physiology* 95, 797-803.
- Hartwig U. A. 1993. Polyphenols as signal molecules to control microorganisms populations in the rhizosphere. *In* *Polyphenolic phenomena*. (Ed. A. Scalbert), pp. 137-143. INRA éditions, Paris.
- Jansen M. A. K., Gaba V. and Greenberg B. M. 1998. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science* 4, 131-135.
- Li J., Ou-Lee T., Raba R., Amundson R. G. and Last R. L. 1993. Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B radiation. *Plant Cell* 5, 171-179.
- Maxwell C.A. and Phillips D.A. 1990. Concurrent synthesis and release of *nod*-gene-inducing-flavonoids from alfalfa roots. *Plant Physiology* 93, 1552-1558.
- Mc Dougall G. J. 1993. Phenolic cross links in growth and development of plants. *In* *Polyphenolic phenomena*. (Ed. A. Scalbert), pp. 129-136. INRA éditions, Paris.
- MoY., Nagel C. and Taylor L. P. 1992. Biochemical complementation of chalcone synthase mutants define a role for flavonols in functional pollen. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 89, 7213-7217.
- Müller R. B., Klauke A. and Wengel E. 1995. *Tnpho A*-induced symbiotic mutants of *Bradyrhizobium japonicum* that impair cell and tissue differentiation in *Glycine max* nodules. *Planta* 197, 163-175.
- Nicholas C. D., Lindstrom J. T. and Vodkin L. O. 1993. Variation of proline rich cell wall proteins with anthocyanin mutations. *Plant Molecular Biology* 21, 145-156.
- Spaank H. P. 1995. The molecular basis of infection and nodulation by rhizobia: the ins and outs of symbiogenesis. *Annu. Rev. Phytopathol.* 33: 345-368.

- Stabell E., Upadhyaya M. K. and Ellis B. E. 1996. Development of seed coat-imposed dormancy during seed maturation in *Cynoglossum officinale*. *Physiol. Plant.* 97, 28-34.
- Staehelin C. J., Müller R. B., Mellor A. W. and Boller T. 1992. Chitinase and peroxidase in effective and ineffective soybean nodules. *Planta* 187, 295-300.
- Stafford H.A. 1997. Role of flavonoids in symbiotic and defense functions in legume roots. *Botanical Reviews* 63, 27-39.
- Stahl E. 1888. Pflanzen und Schnecken. Biologische Studien über die schutzmittel der pflanzen gegen schneckenfraß. *Jenaer Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaften* 22, 557-684.
- Takahama U. and Oniki T. 1997. A peroxidase/phenolics/ascorbate system can scavenge hydrogen peroxide in plant cells. *Physiologia Plantarum* 101, 845-852.
- Van Camp W., Van Montagu M. and Inze D. 1998. H₂O₂ and NO : redox signals in disease resistance. *Trends in Plant Science* 9, 330-334.
- Xie Z. P., Staehelin C., Vierheilig H., Wiemken A., Jabbouri S., Broughton W. J., Vogeli-Lange R. & Boller T. 1995. Rhizobial nodulation factors stimulate mycorrhizal colonization of nodulating and non-nodulating soybeans. *Plant Physiology* 108: 1519-1525.
- Yamasaki H., Sakihama Y. and Ikehara N. 1997. Flavonoid-peroxidase reaction as a detoxification mechanism of plant cells against H₂O₂. *Plant Physiol.* 115, 1405-1412.
- Young J. P. W. & Johnston A. W. B. 1989. The evolution of specificity in the Legume-Rhizobium symbiosis. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 341-349.

Tableau 2: Evolution des végétaux et des interactions durables

Temps Géologiques (Ma)	Evolution des interactions
Précambrien 4000-2000	Origine de la vie ²
Précambrien 2000-500	
Cambrien 600	Microalgues Terrestres ¹ Apparition et diversification des invertébrés (ex., trilobites) ²
Ordovicien 500	Origine des vertébrés et diversification des invertébrés marins ²
Silurien 435	Flore terrestre (Lichens, champignons ascomycètes) ¹
Dévonien 395	Lichens , plantes vasculaires fossiles montrant des mycorhizes ¹ Champignons dégradant le bois ³ ; premières plantes à graines ; origine des insectes sans ailes et des amphibiens ; domination des poissons ²
Carbonifère 350	Fougères, forêts de fougères à graines et prêles, origine des insectes modernes et des reptiles ; domination des amphibiens ²
Permien 270	Apparition des insectes modernes (scarabées) et extinction des insectes primitifs et des premiers amphibiens ² Insectes foreurs ³ , Herbivores vertébrés
Triassique 230	Diversification des champignons mycorhiziens des racines de Cycas fossiles ¹ Domination des reptiles ; diversification des insectes ²
Jurassique 190	Apparition des conifères modernes ; pic des dinosaures ; origine des plantes à fleurs , oiseaux, mammifères et insectes modernes ; extinction de nombreux groupes d'insectes ²
Crétacé 135	Diversification des plantes à fleurs ; origine de certains ordres modernes de mammifères et d'insectes ; début d'extinction des dinosaures ²
Tertiaire 70	Diversification des plantes à fleurs, oiseaux, mammifères et insectes ²
Eocene 40	Ectomycorrhizes du Pin ¹