

Symbiose rhizobium/ légumineuse : un nouveau sésame

Eric Giraud

> Les légumineuses présentent l'énorme avantage par rapport aux autres plantes de pouvoir s'associer à des bactéries du sol communément appelées rhizobiums. Cette association aboutit à la formation d'un petit organe particulier au niveau des racines, le nodule, au sein duquel les bactéries, grâce à leur activité nitrifiante, fixent l'azote atmosphérique et transfèrent celui-ci à la plante sous une forme combinée assimilable. En contrepartie, la plante fournit les éléments nutritifs assurant le développement de la bactérie. C'est donc une véritable symbiose avec un échange bénéfique pour les 2 partenaires. Grâce à cette association symbiotique, les légumineuses participent à la revégétalisation des écosystèmes pauvres en azote, en s'établissant comme flore pionnière, initiatrice d'une succession écologique. Elles constituent par ailleurs une source d'alimentation extrêmement importante aussi bien pour l'homme (soja, pois, haricot...) que pour l'animal (trèfle, luzerne...). Si les légumineuses ont été utilisées empiriquement depuis l'Antiquité pour améliorer ou entretenir la fertilité des sols, il n'y a qu'une quinzaine d'année que le mécanisme moléculaire régissant la mise en place de cette symbiose a été découvert [1]. Il s'agit d'un véritable dialogue moléculaire permettant la reconnaissance entre les deux partenaires [2]. La plante sécrète dans le sol des flavonoïdes qui sont perçus par le rhizobium via une protéine régulatrice (NodD). Celle-ci déclenche l'expression des gènes *nod* (nod pour

nodulation) aboutissant à la synthèse d'une molécule signal : le facteur Nod (FN). Les gènes *nodA*, *nodB* et *nodC* sont requis pour la synthèse du squelette de base du FN, consistant en un dérivé lipochito-oligosaccharidique. Selon la bactérie, des décorations variées sont greffées sur ce squelette (sulfate, acétate, méthyle...). La perception du FN par la plante va déclencher un enchaînement d'événements aboutissant à la formation du nodule [3] : (1) déformation des poils absorbants de la racine permettant d'englober la bactérie située à proximité ; (2) formation d'un cordon d'infection conduisant la bactérie jusqu'à un primordium nodulaire ; et (3) libération des bactéries par endocytose dans les cellules du primordium nodulaire. Au sein de ce primordium nodulaire, les bactéries se différencient en bactéroïdes, alors capables de convertir le N₂ en NH₃. Le facteur Nod agit ainsi comme un véritable sésame. Sans celui-ci, la plante maintient un système de défense lui permettant de se protéger de l'intrusion des mille et une bactéries pathogènes qui rôdent autour de ses racines.

Jusqu'à ce jour, les gènes *nodABC* avaient été identifiés chez l'ensemble des rhizobiums étudiés, soit plusieurs centaines de souches réparties sur le globe, ce qui suggérait un mécanisme unique de reconnaissance entre rhizobiums et légumineuses. Nos travaux, réunissant des équipes françaises (IRD, Génoscope, CEA, CIRAD, CNRS) et américaines (Universités du Minnesota et du Missouri,

Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes, UMR113, IRD, CIRAD, AGRO-M, INRA, UM2, TA A-82/J, Campus de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France. giraud@mpl.ird.fr

DOE Joint Genome Institute) montrant que certaines souches de *Bradyrhizobium* sont dépourvues des gènes cano- niques *nodABC*, remettent en question l'universalité de ce mécanisme [4].

Plusieurs études avaient déjà souligné le caractère exceptionnel de ces bactéries, à plusieurs titres. Elles sont tout d'abord photosynthétiques, ce qui est une propriété unique chez les rhizobiums [5]. Elles sont par ailleurs capables d'induire la formation de nodules aussi bien sur les racines que sur les tiges de certaines légumineuses aquatiques tropicales, les *Aeschynomene*, conférant à ces plantes une capacité fixatrice d'azote exceptionnelle (Figure 1). Contrairement aux autres légumineuses, l'infection par la bactérie ne se fait pas par une déformation des poils absorbants mais directement au niveau des zones de blessures provoquées par l'émergence des racines secondaires ou des racines adventives présentes tout le long de la tige. Elles sont aussi retrouvées naturellement associées à une espèce de riz sauvage (*Oryza breviligulata*) qui cohabite dans certaines mares temporaires du Sénégal avec des espèces d'*Aeschynomene* [6]. Les bactéries qui prolifèrent à la surface du système racinaire, sans aboutir dans ce dernier cas à la formation d'un nodule, permettent cependant une augmentation de la croissance de la plante et de la production de riz.

L'analyse de la séquence complète du génome de deux de ces *Bradyrhizobium* photosynthétiques (ORS278 et BTAi1), publiée dans la revue *Science*, a révélé



l'absence d'îlots ou de plasmide symbiotique contenant les gènes *nod* [4]. Curieusement d'autres souches de *Bradyrhizobium* photosynthétiques, telle que la souche ORS285, présentent quant à elles les gènes *nodABC* [7]. Ces bactéries possèdent un spectre d'hôtes plus large. En plus des espèces (*Aeschynomene indica* ou *A. sensitiva*) nodulées par ORS278 et BTAi1, elles sont capables de noduler d'autres espèces telle que *A. afraspera*. L'analyse des propriétés symbiotiques d'un mutant *nod* de la souche ORS285 montre que ce mutant a perdu sa capacité à noduler *A. afraspera*, mais conserve celle de noduler *A. indica* ou *A. sensitiva*. Ce dernier résultat, en

accord avec l'analyse génomique, est une preuve supplémentaire indiquant que la nodulation de certaines espèces de légumineuses peut se faire selon un processus Nod-indépendant.

Comment ces *Bradyrhizobium* rentrent-ils en symbiose avec la légumineuse en l'absence de facteur Nod ? Pour répondre à cette question, nous avons criblé une banque de 9 500 mutants de la souche ORS278 obtenus par insertion aléatoire d'un transposon, en recherchant les clones n'induisant plus la formation de nodule. Une grande proportion des mutants ainsi sélectionnés (14 sur 27) sont affectés dans différents gènes intervenant dans la voie de biosynthèse des purines. Comme les cytokinines sont des dérivés de purine et qu'il a été montré très récemment qu'un récepteur de ces phytohormones jouait un rôle essentiel dans la nodulation chez les autres légumineuses [8], il est proposé qu'une cytokinine produite par la souche ORS278 déclencherait l'organogenèse du nodule chez certaines *Aeschynomene*.

Des études complémentaires demeurent nécessaires pour confirmer que les cytokinines consti-

tuent bien le nouveau sésame de cette symbiose. Cependant, cette découverte, démontrant une fois de plus qu'il existe toujours dans la nature une exception pour confirmer la règle, ouvre déjà de nouvelles pistes pour l'étude des interactions plante-bactérie. ♦

Rhizobium/legume symbiose: a new sesame

RÉFÉRENCES

1. Lerouge P, Roche, Faucher C, et al. Symbiotic host-specificity of *Rhizobium meliloti* is determined by a sulphated and acylated glucosamine oligosaccharide signal. *Nature* 1990 ; 344 : 781-4.
2. Parniske M, Downie JA. Locks, Keys and symbioses. *Nature* 2003 ; 245 : 569-70.
3. Perret X, Staehelin C, Broughton WJ. Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiol Mol Biol Rev* 2000 ; 64 : 180-201.
4. Giraud E, Moulin L, Vallenet D, et al. Legumes symbioses: absence of Nod genes in photosynthetic bradyrhizobia. *Science* 2007 ; 316 : 1307-12.
5. Giraud E, Hannibal L, Fardoux J, et al. Effect of *Bradyrhizobium* photosynthesis on stem nodulation of *Aeschynomene sensitiva*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2000 ; 26 : 14795-800.
6. Chaintreuil C, Giraud E, Prin Y, et al. Photosynthetic bradyrhizobia are natural endophytes of the African wild rice *Oryza breviligulata*. *Appl Environ Microbiol* 2000 ; 66 : 5437-47.
7. Giraud E, Fleischman D. Nitrogen-fixing symbiosis between photosynthetic bacteria and legumes. *Photosynthesis Res* 2004 ; 82 : 115-30.
8. Tirichine L, Sandal N, Madsen LH, et al. A gain-of-function mutation in a cytokinin receptor triggers spontaneous root nodule organogenesis. *Science* 2007 ; 315 : 104-7.

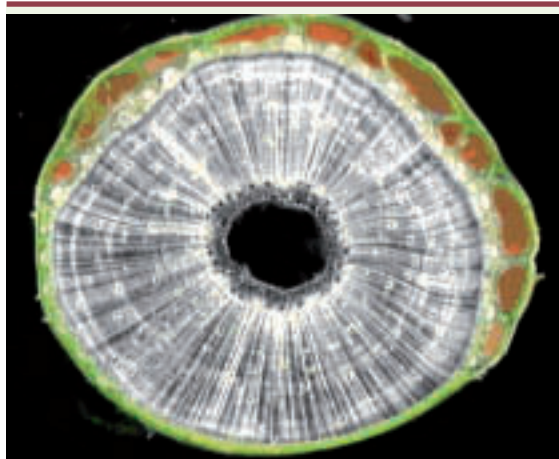



Figure 1. Section transversale d'un nodule de tige sur *Aeschynomene sensitiva* induit par la souche ORS278. La couleur rouge du tissu nodulaire contenant la bactérie est due à la production par la plante de leghémoglobine qui joue un rôle protecteur de la nitrogénase bactérienne vis-à-vis de l'oxygène.

TIRÉS À PART

E. Giraud




Tarifs d'abonnement M/S - 2007

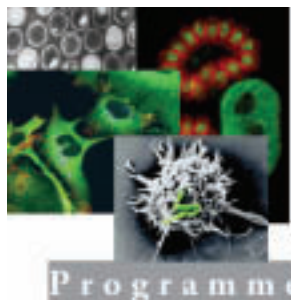
Abonnez-vous

à Médecine/Sciences

> Depuis 20 ans, grâce à m/s, vous vivez en direct les progrès des sciences biologiques et médicales

Bulletin d'abonnement
page 643 et 648 dans ce numéro de m/s





Programme

Institut COCHIN



IFR Alfred Jost



XXIV^e JOURNEE JEAN-CLAUDE DREYFUS HOST-PATHOGEN RELATIONSHIPS RELATIONS HÔTES-PATHOGENES

VENDREDI 21 SEPTEMBRE 2007

Amphithéâtre J.P. Lator, Faculté de Médecine R. Descartes, 24 rue du Faubourg St Jacques, 75014, Paris

8h45 Ouverture par Axel Kahn, Directeur de l'Institut Cochin/IFR Alfred Jost

1^{re} SESSION : BIOLOGIE CELLULAIRE DE L'INFECTION VIRALE – CELL BIOLOGY OF VIRAL INFECTION

Modérateurs : Stéphane EMILIANI, Florence MARGOTTIN-GOGUET (Institut Cochin, Paris) France

Jean-Luc BATTINI, Institut de Génétique Moléculaire, Montpellier (France)

The glucose transporter GLUT1, a specific receptor for all known HTLV and STLV. Le transporteur de glucose GLUT1, un récepteur spécifique de tous les rétrovirus HTLV et STLV.

Moussif BENKIRANE, Institut de Génétique Humaine, Montpellier (France)

Interplay between HIV-1 replication and microRNA machinery. Interaction entre la réplication de VIH-1 et la machinerie des micro-ARN.

Clarisse BELJOZ-TORRENT, Institut Cochin, Paris, France

TIP 47, a cellular cofactor involved in HIV-1 envelope incorporation into virions. TIP 47, un co-facteur cellulaire important pour l'incorporation de l'enveloppe VIH-1 dans les virions.

Pause-Café (Coffee-break)

2^{me} SESSION : L'IMAGERIE MODERNE AU SERVICE DE L'ETUDE DES INTERACTIONS PARASITE-HÔTE. NEW IMAGING TOOLS TO APPROACH PARASITE-HOST INTERACTIONS

Modérateurs : Robert MENARD (Institut Pasteur, Paris) France, Isabelle TARDIEUX (Institut Cochin, Paris) France.

Antonio BARRAGAN, Karolinska Institute, Stockholm, Sweden

Migration of Toxoplasma across biological barriers during acute and reactivated infection – Traversée des barrières cellulaires par Toxoplasma au cours des phases aiguë et chronique de l'infection.

Philippe BASTIN, Institut Pasteur, Paris, France

The Flagellum: a key organelle in trypanosome cell and life cycle – Le Flagelle : un organe essentiel au cycle cellulaire du trypanosome.

Robert MENARD, Institut Pasteur, Paris, France

Imaging the malaria parasite in action – Imagerie du parasite du paludisme en pleine action.

Yasmine BELKAID, National Institute of Health (NIH), Bethesda, (USA)

Origins and roles of Treg during parasite infection – Rôles et origines des Treg au cours des infections parasitaires.

13h15-14h45 Buffet (lunch) et intermède musical

3^{me} SESSION : REPONSE DE L'HOTE A L'INFECTION MICROBIENNE. CELL RESPONSE TO BACTERIAL INFECTION

Modérateurs : Claire POYART, Florence NIEDERGANG (Institut Cochin, Paris) France

Stéphane MERESSE, Centre d'Immunologie, Marseille-Luminy (France)

The type III effector repertoire of Salmonella and its role in virulence – Le répertoire des effecteurs du système de type III de Salmonella et son rôle dans la virulence.

Guy CORNELIS, Biocentrum des Universitäts Basel, Basel, (Switzerland)

The Yersinia injectisome – L'injectisome de Yersinia.

Brigitte GICQUEL, Institut Pasteur, Paris, France

The role of bacterial and host factors in tuberculosis – Rôle des facteurs de l'hôte et des bacilles dans l'infection tuberculeuse.

Pause-Café (Coffee-break)

4^{me} SESSION : REPONSE IMMUNITAIRE A L'INFECTION VIRALE. IMMUNE RESPONSE TO VIRAL INFECTION

Modérateurs : Anne HOSMALIN, Morgane BOMSEL (Institut Cochin, Paris) France

Barbara REHERMANN, National Institute of Health (NIH), Bethesda (USA)

Distinct KIR molecules affect the kinetics of the antiviral natural killer cell response. Des molécules KIR différentes affectent la cinétique de la réponse anti-virale naturel Killer

Rafiek SEKALY, Centre de Recherche du Centre Hospitalier de l'Université de Montréal (CANADA)

T Cell Memory: loss or dysfunction – Mémoire T : perte ou dysfonction

Michaela MÜLLER-TRUTWIN, Institut Pasteur, Paris, France

Comparison of pathogenic and non-pathogenic SIV infection models: impact of early host-virus interactions. Comparaison des modèles d'infections pathogène et non pathogène SIV : impact des interactions précoces entre le virus et l'hôte.

Anne HOSMALIN, Institut Cochin, Paris, France

Role of different dendritic cell populations in HIV antigen presentation to CD8 T lymphocytes – Rôle des différentes populations de cellules dendritiques dans la présentation du VIH aux lymphocytes T CD8.

19h00 – Conclusion

APEMM CONGRES, Institut COCHIN, 22, rue Méchain – 75014 PARIS Tél 01 40 51 64 57 – e-mail charfi@cochin.inserm.fr

Inscriptions sur demande : 55 (avant le 30 août) – Paiement par chèque au nom de APEMM Gestion (Association loi 1901)



Sexualité, relations et prévention chez les homosexuels masculins

Un nouveau rapport au risque

Sous la direction de Michel Bozon et Véronique Doré

Anrs - Collection Sciences sociales et sida

Un nouveau contexte social et épidémiologique s'est mis en place dans les années 2000 parmi les homosexuels masculins. La prévention n'est plus perçue comme condition d'accès, librement acceptée, à la sexualité, mais dans bien des cas comme une contrainte ou un obstacle potentiel aux relations ou à l'épanouissement sexuel. L'enquête Anrs Presse gay montre bien que le « relâchement » est général. Par ailleurs un renouvellement de la sociabilité gay est en cours, avec le développement des rencontres par Internet, qui ont connu un succès fulgurant chez les homosexuels masculins.

Nous avons aujourd'hui besoin d'en savoir beaucoup plus sur les pratiques individuelles de protection des homosexuels masculins. C'est tout l'objet de cet ouvrage.

Pour toute information concernant cet ouvrage : information@anrs.fr

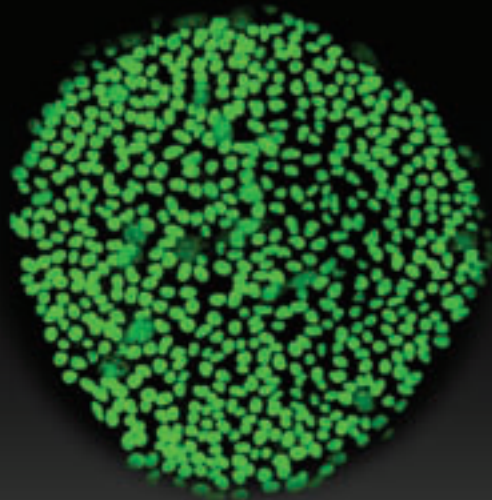
MEDIA + SURFACES = Complete Cell Environments

Introducing a New Collaboration between StemCell Technologies + BD for Optimized Human Embryonic Stem Cell Culture Environments

mTeSR™1
Maintenance Medium for Human Embryonic Stem Cells

- + Feeder-Independent
- + WiCell™ Formulation*
- + Serum-Free
- + Defined

www.stemcell.com



BD Matrigel™
hESC-Qualified Matrix

- + Pre-Qualified as mTeSR™1 - Compatible
- + No Pre-Screening Required

www.bdbiosciences.com/stemcellsource

* Oct-4 Immunostaining of a human ES cell colony in mTeSR™1

* WiCell™ Research Institute has selected StemCell Technologies and BD as trusted partners to develop their new and innovative hESC culture environments. Together, these field leaders will commercialize new products to advance and standardize hESC research.



† Labeling 10 of all Feeder Independent Culture of Human Embryonic Stem Cells. Tissue Methods 3 (3): 307-35, 2008. ©2007 WiCell and other WiCell trademarks are the property of WiCell Research Institute. | StemCell Technologies logo and other StemCell trademarks are the property of StemCell Technologies Inc. | BD logo and BD Matrigel trademarks are the property of Becton, Dickinson and Company.