

Biologie végétale

Croissance et développement

4^e édition

Sous la direction de

Jean-François Morot-Gaudry

Directeur de recherche honoraire à l'INRAE, Université Paris-Saclay, membre de l'Académie d'agriculture

Loïc Lepiniec

Directeur de recherche, INRAE, Université Paris-Saclay

Roger Prat

Professeur honoraire à l'Université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

Frédéric Gévaudant

Maître de conférences à l'Université de Bordeaux

Patrick Laufs

Directeur de recherche, INRAE, Versailles

Céline Masclaux-Daubresse

Directrice de recherche, INRAE, Versailles

François Parcy

Directeur de recherche au CNRS de Grenoble

Catherine Perrot-Rechenmann

Directeur de recherche au CNRS, Gif-sur-Yvette

Loïc Rajjou

Professeur à AgroParisTech, Université de Paris-Saclay

Michèle Reisdorf-Cren

Maître de conférences à l'Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines (UVSQ)

Luc Richard

Maître de conférences Sorbonne-Université, Paris

Arnould Savouré

Professeur à Sorbonne-Université, Paris

DUNOD

Toutes les illustrations ont été réalisées par Roger Prat.

Couverture : SurachaiPung-Adobe Stock.com

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	 <p>DANGER LE PHOTOCOPIAGE TUE LE LIVRE</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	---	--

© Dunod, Paris, 2009, 2012, 2017, 2021
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-082358-1

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Table des matières

Remerciements	XI
Introduction	1
Chapitre 1 Les phytohormones	7
1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?	7
1.1 Définition	7
1.2 Le concept d'hormone	8
1.3 Homéostasie	8
1.4 Notions de dose-réponse et de sensibilité tissulaire	9
1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones	10
2 Présentation générale des phytohormones	11
2.1 Auxines	11
2.2 Gibbérellines	12
2.3 Cytokinines	13
2.4 Brassinostéroïdes	14
2.5 Acide abscissique (ABA)	15
2.6 Éthylène	16
2.7 Jasmonates	16
2.8 Les strigolactones	17
2.9 Les autres molécules : l'acide salicylique et le monoxyde d'azote (NO)	18
2.10 Les hormones peptidiques	18
3 Méthodes d'étude des effets des hormones	19
3.1 Apports exogènes d'hormones	19
3.2 Outils moléculaires : gènes, rapporteurs	19
3.3 Outils génétiques	20
3.4 Combinaisons d'approches expérimentales	20
4 Transport à longue et courte distances: exemple de l'auxine	21
4.1 Historique	21
4.2 Le transport de l'auxine	22
4.3 Les réponses tropiques	25
5 Voies de signalisation	27
5.1 Les récepteurs	28
5.2 Voie de signalisation de l'éthylène	29

6 Conclusion	34
L'essentiel	36
Exercices	37
Solutions	38
Chapitre 2 Perception et transduction des signaux abiotiques	39
1 Comment les plantes se comportent-elles face aux fluctuations de leur environnement ?	40
2 Contraintes de l'environnement et réponses adaptatives	42
3 Perception du stimulus	43
3.1 La perception de contraintes osmotiques: les osmosenseurs	44
3.2 La perception des températures	45
4 Signalisation intercellulaire	45
5 Transduction du signal	46
5.1 Les protéines G	46
5.2 Les protéines kinases/phosphatases	48
5.3 La signalisation lipidique	50
5.4 La signalisation calcique	54
5.5 Les espèces réactives de l'oxygène (Reactive Oxygen Species ou ROS)	57
6 Voies de signalisation et régulation de l'expression de gènes	57
7 Photorécepteurs et développement	58
7.1 Perception de la lumière rouge: les phytochromes	59
7.2 Rôles biologiques des phytochromes	63
7.3 Perception de la lumière bleue: cryptochromes et phototropines	67
8 Le stomate: un exemple de réseau coordonné de voies de signalisation	69
9 Perspectives de recherche et applications agronomiques	72
L'essentiel	73
Exercices	74
Solutions	75

Chapitre 3	Méristèmes et architecture végétale	77
1	Structure et développement du végétal	78
1.1	L'embryon de plante, une structure très simple	78
1.2	La mise en place d'une structure modulaire	79
1.3	Un développement postembryonnaire et très plastique	83
2	Les méristèmes, sièges de l'organogenèse et de l'histogenèse chez les plantes	84
2.1	Diversité et fonctions des méristèmes	84
2.2	Le MAC, une structure multicellulaire complexe	86
2.3	Le MAR contient des cellules souches à l'origine des différents tissus de la racine	88
2.4	Les cellules souches du cambium sont à l'origine du xylème et du phloème secondaires	90
3	Des interactions entre cellules à la base de l'établissement d'une niche de cellules souches	91
3.1	L'interaction entre le centre organisateur et les cellules souches permet de maintenir le MAC	92
3.2	Le centre quiescent est l'organisateur du MAR	96
3.3	Un centre organisateur bien caché dans le cambium	98
3.4	Fonctionnement des niches de cellules souches	98
4	Formation des primordia d'organes par le MAC et phyllotaxie	99
4.1	Maintien des cellules méristématiques dans un état indifférencié	99
4.2	Transition vers un état différencié	101
4.3	Initiation d'un primordium d'organe	101
4.4	Mise en place de la phyllotaxie par le MAC et théorie des champs d'influence	103
5	Activité des méristèmes et architecture végétale	105
5.1	Activité du MAC et port de la plante	105
5.2	Des interactions hormonales et énergétiques régulent la dominance apicale	106
5.3	Contrôle du développement des méristèmes par l'environnement	108
6	Conclusion	109
6.1	Les méristèmes, des structures anciennes qui ont évolué	109
6.2	Des voies de régulation robustes mais souples régulent le fonctionnement des méristèmes	110
6.3	Méristèmes et biotechnologies	110

L'essentiel	112
Exercices	113
Solutions	114
Chapitre 4 La paroi et la croissance cellulaire	115
1 Les propriétés multifonctionnelles de la paroi	115
2 Composition et structure de la paroi	118
2.1 Composition et synthèse des constituants de la paroi primaire	118
2.2 Structure de la paroi primaire	123
2.3 La paroi secondaire	124
3 La croissance cellulaire	126
3.1 Les différents modes de croissance	126
3.2 Les moteurs physicochimiques de la croissance diffuse	126
3.3 Les mécanismes de la croissance diffuse	128
4 La paroi : un carrefour de régulations hormonales	134
L'essentiel	136
Exercices	137
Solutions	138
Chapitre 5 Le développement et la germination des graines	139
1 La fécondation des plantes, simple ou double ?	140
2 L'embryogenèse	144
2.1 L'embryogenèse précoce et la mise en place d'une polarité apico-basale	144
2.2 L'organogenèse embryonnaire : mise en place de la symétrie bilatérale	145
2.3 Contrôle de l'organisation embryonnaire	146
2.4 Le développement de l'albumen	147
3 La maturation des graines	149
3.1 Accumulation des réserves	149
3.2 Dessiccation de la graine	152
4 La régulation du développement de la graine d'<i>A. thaliana</i>	154
4.1 Caractérisation des régulateurs LAFL	154
4.2 Les mécanismes de régulation transcriptionnelle	155
4.3 Transition entre l'embryogenèse et la maturation : aspects moléculaires et hormonaux	156
4.4 Régulation de l'acquisition de la tolérance à la dessiccation	157

5 La dormance	158
5.1 Définitions et caractéristiques	158
5.2 Rôles des téguments de la graine chez <i>A. thaliana</i>	159
5.3 Mise en place de la dormance	159
6 La germination des graines	161
6.1 L'imbibition	161
6.2 Dormance/germination : effet de l'équilibre hormonal	163
6.3 Mobilisation des réserves de la graine en germination	167
7 Dormance et germination : contrôle environnemental et dialogue hormonal	169
7.1 Dormance et environnement	169
7.2 Dialogue hormonal	171
L'essentiel	173
Exercices	174
Solutions	175
Chapitre 6 La floraison	177
1 Particularités de la floraison chez les plantes	177
2 Description morphologique de la floraison	180
2.1 L'induction florale et évocation florale	180
2.2 L'initiation florale et la floraison	180
3 Contrôle de la floraison par la vernalisation	182
3.1 Description et historique	182
3.2 Mécanisme moléculaire	184
3.5 Contrôle de la floraison par la température ambiante	187
4 Contrôle de la floraison par la photopériode	188
4.1 Description et historique	188
4.2 Mécanisme moléculaire	190
5 Le développement des fleurs	194
5.1 Introduction/évolution	194
5.2 Le développement des organes floraux	196
5.3 Le développement des méristèmes floraux	199
L'essentiel	201
Exercices	202
Solutions	203

Chapitre 7	Le développement du fruit	205
1	Qu'est-ce qu'un fruit ?	205
2	Les différents types de fruits	206
3	La structure du fruit	207
4	Le développement du fruit	208
4.1	Le développement du fruit après fécondation	210
4.2	Le développement des fruits parthénocarpiques	211
4.3	La maturation des fruits charnus	212
4.4	Contrôle génétique de la maturation	215
4.5	La déhiscence des fruits secs	216
5	Conclusion	217
	L'essentiel	219
	Exercices	220
	Solutions	221
Chapitre 8	La plante et son environnement biotique	223
1	Présentation de l'environnement biotique des plantes	223
2	Agents phytopathogènes et ravageurs	225
2.1	Défenses préexistantes de la plante	226
2.2	Activation des défenses de la plante	226
2.3	Le modèle gène pour gène	230
2.4	Les réponses systémiques de défense des plantes	233
2.5	Modes d'attaques spécifiques et réponses adaptées de la plante	233
2.6	Différentes méthodes de lutte – exemple de la pyrale et du maïs	241
3	Symbioses et associations	242
3.1	Symbioses bactériennes	242
3.2	Les symbioses mycorhiziennes	245
3.3	Les lichens	247
4	Conclusion	248
	L'essentiel	249
	Exercices	250
	Solutions	251

Chapitre 9	Sénescence des feuilles	253
1	Les feuilles émergent, se développent et meurent	254
1.1	Les grandes phases du développement de la feuille	254
1.2	Un processus génétiquement contrôlé nécessaire au recyclage nutritionnel	255
1.3	Le recyclage des constituants foliaires	257
1.4	Régulation et contrôle de l'entrée en sénescence	257
1.5	Nature du signal et facteurs de transcription impliqués	258
2	Autophagie, protéolyse et sénescence chez les plantes	259
3	Mort cellulaire programmée, sénescence et apoptose : notions ambiguës et faux amis	260
4	Conclusion	262
	L'essentiel	263
	Glossaire	264
	Bibliographie	268
	Index	269



Remerciements

Nous remercions chaleureusement nos collègues chercheurs et enseignants qui ont accepté de relire avec sérieux et compétence les différents chapitres de cet ouvrage :

- Martine Boccara, professeur, Sorbonne-Université, Paris ;
- Isabelle Bohn-Courseau, professeure en BCPST au lycée Victor Hugo, Besançon ;
- Stéphanie Breuil, professeure en lycée, Lyon ;
- David Busti, enseignant à la préparation à l'agrégation SV-STU à l'ENS-Lyon ;
- Alia Dellagi, maître de conférences, AgroParisTech ;
- Elizabeth Faris Crowell, INRA-Versailles ;
- Didier Grandperrin, professeur en BCPST au lycée Janson de Sailly, Paris ;
- Andrée Hartmann, professeur, Université de Strasbourg ;
- Lise Jouanin, directrice de recherche, CNRS, INRA-Versailles ;
- Marc Jullien, professeur à Agro Paris Tech
- Valérie Lefebvre, chercheur postdoctoral INRA-Versailles.
- Christian Mazars, chargé de recherches CNRS-Toulouse ;
- David Vendehenne, professeur, Université de Dijon ;

Les auteurs remercient Émile Miginiac, professeur émérite à Sorbonne-Université, Paris, qui a relu et corrigé l'ensemble des chapitres de cet ouvrage.

Les auteurs remercient Roger Prat qui a réalisé les illustrations de cet ouvrage.

Les auteurs

Introduction : Jean-François Morot-Gaudry

Chapitre 1 : Catherine Perrot-Rechenmann

Chapitre 2 : Arnould Savouré

Chapitre 3 : Patrick Laufs

Chapitre 4 : Luc Richard

Chapitre 5 : Loïc Rajjou et Loïc Lepiniec

Chapitre 6 : François Parcy

Chapitre 7 : Frédéric Gévaudant

Chapitre 8 : Michèle Reisdorf-Cren

Chapitre 9 : Céline Masclaux-Daubresse

À la découverte de votre livre

1 Ouverture de chapitre

Elle donne :

- une **introduction** aux sujets et aux problématiques abordés dans le chapitre
- un rappel des **objectifs** pédagogiques
- le **plan** du chapitre

Chapitre 1 Les phytohormones

Introduction

Les plantes synthétisent comme les animaux des molécules actives, dénommées phytohormones, qui gouvernent l'ensemble des processus de leur croissance, de leur différenciation et de leur développement, leur permettant ainsi de s'adapter sans cesse aux différentes conditions de leur environnement. Ces molécules organiques de régulation diffèrent cependant des hormones animales et présentent des propriétés spécifiques au règne végétal. Leur mode d'action est multiple et complexe, impliquant des récepteurs spécifiques et des voies de signalisation moléculaires pas toujours complètement identifiées. Ce chapitre présente les aspects physiologiques, biochimiques et moléculaires de ces phytohormones, sans oublier leur mode d'étude.

Objectifs

- Connaître** le concept de phytohormones.
- Comprendre** les principales hormones végétales et leur mode d'action.
- Évaluer** les différentes approches de leur étude.
- Établir** leur transport et les aspects moléculaires de leur mode d'action.
- Expliquer** les voies de signalisation hormonale en prenant l'auxine comme exemple.

Plan

- 1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?
- 2 Présentation générale des phytohormones
- 3 Méthodes d'étude des effets des hormones
- 4 Transport à longue et courte distances, exemple de l'auxine
- 5 Voies de signalisation
- 6 Conclusion

1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?

1.1 Définition

Les hormones végétales, encore appelées **phytohormones**, sont des substances organiques naturelles qui influencent l'ensemble des processus physiologiques de croissance, de différenciation et de développement des plantes et leur condition leur capacité d'adaptation aux variations de conditions de l'environnement.

2 Le cours

Le cours, concis et structuré, expose le programme. Il donne :

- un rappel des **définitions** clés
- des **schémas** pour maîtriser le cours, certains sont fournis dans une version numérique

1. Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?

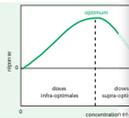


Figure 1.2 - Courbe dose-réponse.

1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones

DÉFINITION

Le message hormonal est assimilé à un signal qui traduit par les cellules pour aboutir à une réponse la seule cellule, d'un tissu, d'un organe ou de la plante entière.

Classiquement une hormone est perçue par un récepteur d'événements (ou partie de voie de signalisation) (Chapitre 2), et se traduit le plus souvent par une activation de gènes, entraînant la production de protéines qui vont agir sur d'autres cellules, et ainsi de suite pour aboutir à un ensemble d'événements soit au niveau de la cellule, soit au niveau de la plante entière (Fig. 1.3).



Figure 1.3 - Schéma simplifié d'une voie de signalisation. L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale du signal intégré à l'origine ou la plante entière de la réponse est plus longue que celle qui sépare l'étape initiale de la réponse au signal.

Chapitre 1 • Les phytohormones

Les réponses s'échelonnent sur un pas de temps allant de quelques secondes à plusieurs jours pour les effets physiologiques observables sur la plante entière.

2 Présentation générale des phytohormones

Cette présentation est générale et très schématisée et ce fait intentionnel. Elle se focalise sur les propriétés et caractéristiques essentielles des phytohormones.

2.1 Auxines

Nature. L'**acide indole-3-acétique** (AIA) ($C_{10}H_9NO_2$) est l'auxine naturelle la plus largement répandue mais il existe d'autres auxines naturelles comme l'acide indole-3-pyruvique (AIP), l'acide phényl-acétique (AP) et l'acide homogényl-acétique.

L'AIA est un acide faible avec un pKa d'environ 4,5. Elle se présente sous sa forme dissociée, anionique d'une courte chaîne latérale carbonée portant un groupement amine.

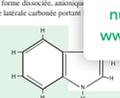


Figure 1.4 - Structure chimique de l'acide indole-3-acétique (AIA).

Voie et sites de synthèse. Deux voies de synthèse à partir d'indole semblent exister, l'une dépendante du tryptophane, l'autre dite « indépendante du tryptophane ». La synthèse a lieu majoritairement dans les primordia foliaires et les jeunes feuilles.

Transport. L'AIA est transporté de cellule à cellule par des transporteurs d'efflux et d'efflux ce qui permet un transport polarisé. C'est la seule phytohormone pour laquelle un transport actif a été clairement démontré. Le phénoène contribue aussi au transport de l'auxine des feuilles vers les racines (Fig. 1.5).

Effets. Les effets des auxines sont multiples. Seuls les principaux effets sont indiqués dans le texte, la liste des effets n'est pas exhaustive. Les auxines jouent un rôle dans les réponses cellulaires coordonnées qui sous-tendent l'ensemble des processus de croissance chez les plantes, à savoir la division, l'expansion et la différenciation cellulaires (Chapitres 3 à 6). En particulier, les auxines :

Ressource numérique sur www.dunod.com

4. Fonctionnement du MAC et développement

4.3 Coordination des fonctions du MAC

a) La plasticité du méristème. Le MAC présente une organisation remarquable étant maintenue au cours du temps, mais en dépit de sa nature dynamique. Le méristème n'est donc pas une structure statique, mais une structure dynamique, continuellement traversée par des flux méristématiques vers les primordia. La fonction de coordination entre les différents axes du MAC est essentielle.

b) Des signaux d'information de position dans le méristème caulinaire.

DÉFINITION

Des analyses génétiques et biochimiques ont mis en évidence le fonctionnement du méristème.

Encadré 1.3.5 Contrôle de la phylloclase

Dans les années 1930, Mary et Robert Snow ont étudié la phylloclase chez la moutarde caucasiennne de l'île de Madagascar. Par incision, ils ont pu observer que le primordium suivait des axes méristématiques distincts. Ils conclurent alors qu'il y avait un espace libre.

Cette même expérience fut refaite par Wardlaw d'une façon rigoureuse, qui a une telle importance que la modification de la position du méristème n'est pas un simple effet de la nouveauté, mais une adaptation fonctionnelle pour l'individu méristématique à adapter son fonctionnement en fonction de l'activité des cellules à travers le méristème. Pour expliquer cette influence des primordia sur le méristème, Wardlaw et Thimmonia ont proposé l'hypothèse de la « fixation des organes » : un primordium agit comme un « point d'arrêt » pour le méristème. Cette théorie des champs inhibiteurs est récente donnée sur le rôle de l'auxine dans le MAC.

Les **cytokinines (CK)** sont des petites molécules de division cellulaire, notamment en facilitant le mouvement ainsi que la production de l'AIA (Chapitre 2) quelques cellules à l'axe central dans le méristème du gène STM et d'autres gènes de la famille AXN.

1. Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?

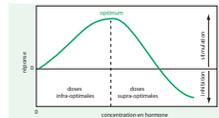


Figure 1.2 - Courbe dose-réponse.

1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones

DÉFINITION

Le message hormonal est assimilé à un signal qui agit sur un récepteur, ce qui engendre une cascade d'événements (ou partie de voie de signalisation ou d'une cascade de transduction) (Chapitre 2), et se traduit le plus souvent par une modification de l'expression de différents gènes, entraînant la production de protéines qui vont agir sur d'autres cellules, et ainsi de suite pour aboutir à une ou plusieurs réponses cellulaires coordonnées (Fig. 1.3).

Classiquement une hormone est perçue par un récepteur, ce qui engendre une cascade d'événements (ou partie de voie de signalisation ou d'une cascade de transduction) (Chapitre 2), et se traduit le plus souvent par une modification de l'expression de différents gènes, entraînant la production de protéines qui vont agir sur d'autres cellules, et ainsi de suite pour aboutir à une ou plusieurs réponses cellulaires coordonnées (Fig. 1.3).

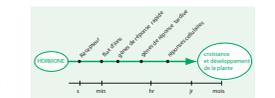


Figure 1.3 - Schéma simplifié d'une voie de signalisation. L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale de perception du signal des réponses intégrées à l'origine ou la plante entière de la réponse est plus longue que celle qui sépare l'étape initiale de la réponse au signal.



Introduction

Ce second tome est consacré aux aspects physiologiques et moléculaires du développement des végétaux supérieurs couvrant la croissance végétative, l'organogenèse, la reproduction et les relations avec le milieu physique et biologique.

La graine, organe de dissémination caractéristique des spermatophytes, est constituée de l'embryon et des réserves (glucides, lipides, protéines) nécessaires à la germination ; le tout est enfermé dans les téguments. L'embryon, formé pendant la phase d'embryogenèse, possède à l'état d'ébauches les organes végétatifs de la jeune plante : la radicule qui donnera la racine principale, la tigelle, la future tige, qui porte en outre des organes de nature foliacée, les cotylédons, et la gemmule, ébauche du bourgeon terminal. La graine, dont la teneur en eau est très faible, entre tout d'abord en vie latente ou **dormance**¹, conditions conférant une grande résistance à l'adversité de l'environnement et jouant un rôle déterminant dans la dispersion et la pérennité des espèces.

Après une intense absorption d'eau, la graine gonfle puis éclate. Les réserves sont hydrolysées et assimilées par l'embryon qui reprend une vie active. La graine germe, la radicule émerge au travers des téguments de la graine (germination *stricto sensu*). La racine et la tigelle s'allongent et donnent naissance à une plantule montrant ses premières **feuilles**, les cotylédons. La plantule grandit et développe des formes et des architectures variées, mais parfaitement définies pour chaque espèce : port herbacé des céréales et port ligneux des arbres par exemple. C'est la période de développement végétatif de la plante. La croissance est assurée par des zones privilégiées, les méristèmes, petits massifs de cellules indifférenciées qui conservent dans chaque organe les propriétés des cellules embryonnaires. Initialement formés dans l'embryon, les méristèmes sont à l'origine de toutes les structures de la plante.

La croissance en longueur des racines est assurée par un méristème apical localisé sous la coiffe. Les cellules qui en dérivent s'allongent dans la zone d'élongation située juste en arrière de l'apex. Les ramifications racinaires, en revanche, se forment, au stade postembryonnaire, à partir d'un massif initial interne qui se développe en une ébauche qui digère les tissus corticaux et fait saillie à l'extérieur. Le processus est sensiblement le même pour la néoformation des racines adventives. Le développement de nouvelles racines (rhizogenèse) comporte donc une phase de dédifférenciation de cellules internes suivie d'une reprise de l'activité méristématique.

La croissance en longueur des tiges est assurée par le méristème apical qui est plus complexe que celui de racine. Les rameaux se développent, au stade postembryonnaire, à partir des bourgeons axillaires situés à l'**aisselle** des feuilles (méristèmes axillaires). Contrairement aux ramifications de la racine, qui ont une origine profonde, celle de la

1. Les mots en couleur sont définis dans le glossaire en fin d'ouvrage.

tige a une origine superficielle. Fréquemment la croissance caulinaire dérivant du méristème apical est suivie par une croissance des **entrenœuds** (méristèmes intercalaires). Les entrenœuds peuvent être longs, cas des plantes volubiles, ou très courts, voire inexistant, cas des plantes en rosettes. Les plantes montrent une croissance indéfinie en produisant en continu des feuilles et les segments de tige sous-jacents.

La croissance en épaisseur des organes végétaux est assurée par les méristèmes secondaires (formation d'un **cambium** et différenciation de structures conductrices secondaires). Ces formations, peu importantes chez les plantes herbacées annuelles, deviennent prépondérantes chez les plantes ligneuses pérennes (arbres notamment).

Les méristèmes permettent non seulement la croissance *sensu stricto* en déterminant la position, le nombre et l'identité des organes mais également des changements d'adaptation en maintenant en permanence des réservoirs de cellules indifférenciées capables de donner de nouveaux tissus et organes. Du fait du manque de mobilité, les plantes doivent s'adapter à tous les milieux et tous les changements de milieu. La morphologie et l'architecture des plantes peuvent être très diverses, exprimant une grande adaptabilité, dépendant à la fois de la génétique et de l'environnement.

Dispensées de mobilité, les plantes ont évolué différemment des animaux. Elles ont développé une anatomie simple, relativement rigide, adaptée à la capture des nutriments et de l'énergie (racines et feuilles). Une paroi pectocellulosique double extérieurement la cellule végétale entourée par la membrane cytoplasmique. Rigide, la paroi joue le rôle de squelette qui assure le maintien de la plante mais conserve une certaine élasticité nécessaire à la croissance et à la division cellulaire. La croissance d'une cellule nécessite donc à la fois une augmentation de son contenu (synthèse de molécules organiques et entrée d'eau et d'ions) et une plasticité de sa paroi.

Après la période végétative, sous l'effet de facteurs internes et externes (effet du froid, de la durée du jour, etc.), la plante va entrer en période de reproduction, élaborant des inflorescences et des organes reproducteurs constitutifs de la fleur. Les fleurs sont des organes biologiquement uniques, constitués des organes reproducteurs mâles, les étamines qui produisent le pollen, et des organes reproducteurs femelles, les carpelles (ovaire des plantes), protégés par les sépales et les pétales souvent aux couleurs chatoyantes, attractives pour les insectes. Qui ne s'est pas émerveillé devant une rose ou une orchidée ! Les fleurs après fécondation se transforment en graines et en fruits dont les réserves assurent une grande partie de notre alimentation. Les approches récentes de génétique ont permis de faire de grands pas dans la compréhension des mécanismes moléculaires mis en place dans le contrôle de la floraison.

Les plantes annuelles parcourent leur cycle de développement de la graine à la graine, en moins d'une année. La plupart de ces plantes germent au printemps et fructifient en été. Les plantes bisannuelles ont leur cycle de développement qui s'étend sur deux ans, venant à fleur la deuxième année. Les plantes pérennes vivent plusieurs années, voire des siècles (cas de certains arbres). La plupart fleurissent chaque année à l'âge adulte. De plus, les plantes ne fleurissent pas toutes au même moment au cours de l'année. Certaines



fleurissent après une période hivernale au printemps ou au début de l'été quand les jours sont longs, d'autres à l'automne quand les jours diminuent. Nous verrons comment les facteurs climatiques modifient la période de floraison. Enfin, certaines plantes quand elles fleurissent, arrêtent toute croissance végétative. D'autres fleurissent et poursuivent leur croissance, émettant éventuellement d'autres bourgeons floraux.

Rappelons que les plantes ne se reproduisent pas uniquement par voie sexuée mais également par voie végétative. Ce mode de reproduction résulte des propriétés de totipotence des cellules végétales, qui confère aux plantes la possibilité de se multiplier végétativement : stolons, drageons, marcotte, bulbes, boutures, greffe, micropropagation.

Le fonctionnement équilibré d'une plante, comme sa croissance et son développement, requiert des échanges d'informations entre les divers organes constitutifs. La modalité la plus fréquente concerne l'échange des signaux chimiques. Les signaux chimiques les plus importants sont des régulateurs de croissance ou phytohormones (auxines, cytokinines, gibbérélines, acide abscissique, éthylène...) qui contrôlent la division, l'élongation et la multiplication cellulaire et finalement l'harmonie de l'organogenèse et du développement de la plante. Ces phytohormones sont des messagers chimiques présents en faible quantité qui sont produits dans une cellule ou un tissu déterminés et qui modulent les processus cellulaires d'autres cellules ou tissus en interagissant avec un récepteur protéique défini. Ces régulateurs peuvent agir soit directement dans leur voisinage adjacent, soit après transport vers des cibles plus lointaines dans des organes différents. Ces corrélations hormonales, sans être ni très rapides, ni très précises, sont toutefois assez souples pour permettre les réponses morphogénétiques indispensables.

Le développement des plantes ne dépend pas seulement de facteurs internes mais également de l'environnement. Les plantes perçoivent des modifications, parfois imperceptibles, d'une caractéristique de l'environnement qui constitue le signal déclencheur d'une cascade de réactions moléculaires aboutissant au franchissement d'une étape de leur cycle de développement. Les plantes sont sensibles par exemple à l'abaissement de température qui permet aux graines dormantes de germer ou aux plantes exigeant la **vernalisation** de fleurir. Les plantes sont capables de percevoir certains rayonnements qui exercent un rôle déterminant sur la quasi-totalité de leur développement, indépendamment de la fourniture d'énergie *via* la photosynthèse. La lumière détermine la taille des plantes adultes, le nombre de feuilles, le début de la floraison, de la fructification et de la sénescence. Tous ces aspects de la vie de la plante sont déterminés selon le processus de photomorphogenèse, faisant intervenir des pigments (phytochromes et cryptochromes) qui captent la lumière ; le signal lumineux est traduit ensuite en modification de l'expression de gènes impliqués dans le développement.

De nombreux travaux sont réalisés afin de savoir comment des cellules perçoivent un signal de l'environnement et comment ce signal est transmis en d'autres sites cellulaires qui vont réagir. C'est ce qu'on nomme communément la réception et la transduction du signal. Au cours de cette transduction, le signal est amplifié (condition nécessaire pour une réponse) et la réaction est très spécifique.



Les plantes ne vivent pas seules et de nombreux prédateurs les entourent. Pour survivre, elles doivent se défendre, mettant au point des mécanismes biochimiques et moléculaires originaux et efficaces de reconnaissance du danger et de défense. Les plantes reconnaissent les pathogènes et déclenchent une cascade de signaux destinés à mettre en place des défenses. Elles disposent d'un système naturel de défense, la réaction hypersensible, sorte de mort cellulaire locale programmée ou de suicide, qui empêche toute progression du prédateur. Cette réaction de défense très violente est suivie de l'expression de gènes de défense qui aboutit à la synthèse de composés nocifs (antibiotiques végétaux, protéines spécifiques, composés aromatiques, etc.) pour l'agresseur. La défense n'est pas seulement localisée aux zones d'attaque mais se transmet rapidement à tous les organes de la plante.

Enfin les plantes, comme tout organisme vivant, vieillissent et meurent. Cette sénescence implique des mécanismes cellulaires et moléculaires proches de ceux intervenant dans l'apoptose et l'autophagie.

Les plantes ont finalement colonisé toute la planète et font partie du paysage dans lequel nous vivons. Les hommes se sont nourris des plantes en cueillant tout d'abord leurs produits puis, au cours de la période historique, en mettant au point des techniques de culture appropriées et en sélectionnant les plantes les plus performantes et les plus intéressantes pour leurs besoins. Les plantes assurent une grande partie de notre nourriture, de notre mode de vie (fibres, papier, ameublement, matériaux de construction) de notre énergie (bois et énergies fossiles) et de nos médicaments. Elles ont permis et déterminé le développement de l'humanité.

Un grand nombre de connaissances accumulées ces dernières années sur la croissance et le développement des plantes a pu être obtenu grâce à l'utilisation de la plante modèle *Arabidopsis thaliana* (Encart 1).

Encart 1 *Arabidopsis thaliana*, plante modèle

- *A. thaliana* appartient à la famille des Brassicacées, tout comme le colza. C'est une
- plante autogame. Elle s'est imposée comme plante modèle en génétique végétale
- pour plusieurs raisons. Son temps de génération est relativement court (deux à trois
- mois pour le passage de la graine à la graine); chaque plante produit un grand
- nombre de descendants (environ 5000 graines par plante); sa transformation *via*
- *Agrobacterium tumefaciens* est aisée. Son génome est petit, 120 Mb répartis sur
- cinq chromosomes; il présente une faible proportion de séquences non codantes;
- il est entièrement séquencé depuis 2000, des cartes physiques et génétiques des
- cinq chromosomes ont été établies. De plus, un certain nombre d'outils ont été mis
- en place, comme les collections de mutants d'insertion couvrant la quasi-totalité de
- son génome.

Dans cet ouvrage, nous avons choisi de présenter d'abord les systèmes de communication entre organes, les médiateurs chimiques, les hormones végétales, et les systèmes de communication entre la plante et le milieu extérieur, la perception du stimulus et la

signalisation cellulaire. Les méristèmes, la paroi et l'élongation cellulaire, le développement de la graine à la plante, la floraison, la fructification, constituent le cœur de ce volume. La plante et son environnement biotique termineront le volume.

Enfin, le choix a été fait de mettre l'accent sur certains aspects actuels des connaissances et de fait de ne pas se placer dans un contexte historique plus exhaustif qui se retrouve dans d'autres ouvrages.

Les phytohormones

Introduction

Les plantes synthétisent, comme les animaux, des molécules actives qui gouvernent l'ensemble des processus développementaux et physiologiques leur permettant ainsi de s'adapter sans cesse aux différentes conditions de leur environnement; ce sont les phytohormones. Ces molécules diffèrent cependant des hormones animales et présentent des propriétés spécifiques au règne végétal. Leurs modes d'action sont multiples et complexes, impliquant des récepteurs spécifiques et des voies de signalisation moléculaires pas toujours complètement identifiées. Ce chapitre présente les aspects physiologiques, biochimiques et moléculaires de ces phytohormones, sans oublier leur mode d'étude.

Objectifs

Définir le concept de phytohormones.

Présenter les principales hormones et leurs rôles biologiques.

Exposer les différentes approches de leur étude.

Étudier leur transport et les aspects moléculaires de leur mode d'action.

Illustrer les voies de signalisation hormonale en prenant l'éthylène comme exemple.

Plan

- 1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?
- 2 Présentation générale des phytohormones
- 3 Méthodes d'étude des effets des hormones
- 4 Transport à longue et courte distances : exemple de l'auxine
- 5 Voies de signalisation
- 6 Conclusion

1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?

1.1 Définition

Les hormones végétales, encore appelées **phytohormones**, sont des substances organiques naturelles qui influencent l'ensemble des processus physiologiques de croissance, de différenciation et de développement des plantes et leur confèrent leur capacité d'adaptation aux variations de conditions de l'environnement.

Chez les plantes, une large part du développement est postembryonnaire avec l'apparition de nouveaux organes et l'acquisition de nouvelles fonctions. Les phytohormones contrôlent et coordonnent aussi bien l'apparition que la croissance et la **différentiation** des organes nouvellement formés. Les deux mécanismes cellulaires responsables de la croissance sont (i) la division cellulaire qui génère de nouvelles cellules et survient le plus souvent dans des méristèmes (*Chapitre 3*) et (ii) l'expansion cellulaire, ou élongation, (quand elle est directionnelle) qui permet l'agrandissement des organes (*Chapitre 4*). Ces deux mécanismes sont très étroitement contrôlés par l'action combinée de plusieurs phytohormones dites de croissance dont l'auxine, les cytokinines, les gibbérellines et les brassinostéroïdes.

D'autres phytohormones comme l'acide abscissique, l'acide jasmonique, l'éthylène ou encore l'acide salicylique sont plus souvent classées comme phytohormones de **stress** au regard de leurs actions dans les réponses aux contraintes biotiques ou abiotiques. Ces hormones peuvent néanmoins être impliquées dans le contrôle d'étapes essentielles de développement comme la maturation des fruits pour l'éthylène ou le développement du pollen pour le jasmonate.

1.2 Le concept d'hormone

Le terme d'hormone vient du grec *hormôn* qui signifie «exciter». Il est utilisé en physiologie animale pour désigner un médiateur chimique produit par un tissu spécialisé et agissant à distance de son lieu de synthèse *via* un transport dans la circulation sanguine, pour contrôler, en fonction de sa concentration, une réponse physiologique déterminée. Ce concept d'hormone n'est pas complètement transposable à l'ensemble des phytohormones, à l'exception de l'auxine qui est produite principalement dans les tissus jeunes, transportée dans d'autres organes où elle agit selon les concentrations locales pour contrôler un ensemble de réponses physiologiques.

ATTENTION !

Il n'existe pas dans la plante d'organe spécialisé dans la production d'une hormone végétale donnée. Ce sont le plus souvent un ensemble de cellules ou un tissu largement réparti dans les plantes qui synthétisent les phytohormones, celles-ci pouvant agir y compris dans les cellules où elles sont produites sans nécessité d'un transport.

1.3 Homéostasie

Remarque Les phytohormones sont des substances actives agissant à faibles concentrations.

Des concentrations excessives en hormones provoquent des effets sévères voire délétères. Des ajustements constants de concentrations sont donc nécessaires pour le maintien de conditions favorables de vie ; ils résultent de l'équilibre entre plusieurs processus, à savoir la biosynthèse, la conjugaison (modification chimique des hormones en composés non actifs ou de moindre activité), la compartimentation (répartition dans les différents

1 Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?

compartiments cellulaires ou stockage dans la vacuole par exemple), la dégradation (catabolisme) et le transport à courtes ou longues distances (Fig. 1.1).

DÉFINITION

L'équilibre entre tous ces processus définit l'**homéostasie**, c'est-à-dire la stabilisation des états qui permettent le maintien du processus vital.

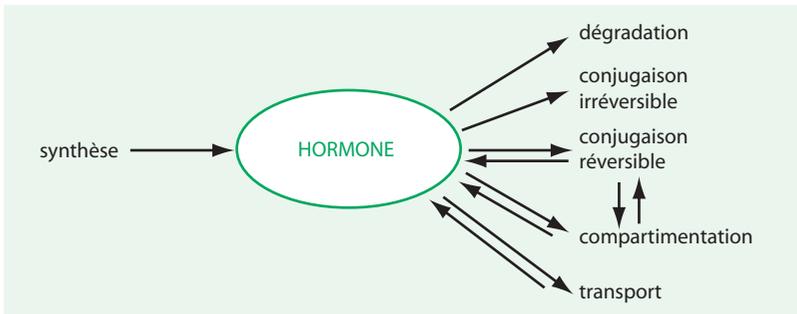


Figure 1.1 – Processus impliqués dans l'homéostasie.

Toute variation naturelle interne (étape de développement) ou environnementale (stress thermique, hydrique ou biotique par exemple) induit un déplacement même transitoire de cet équilibre et provoque des réponses cellulaires.

1.4 Notions de dose-réponse et de sensibilité tissulaire

ATTENTION !

Une phytohormone peut avoir des effets distincts voire opposés sur une même réponse en fonction de la concentration.

Par exemple, nombre de réponses à l'auxine suivent une distribution gaussienne en fonction de la concentration, avec un optimum de réponse pour une concentration x , une réponse moindre pour les concentrations inférieures dites infra-optimales de même que pour les concentrations supérieures ou supra optimales pour lesquelles l'excès d'hormone devient inhibiteur (Fig. 1.2).

ATTENTION !

La concentration optimale varie en fonction des réponses et en fonction des tissus.

Par exemple, la concentration optimale d'auxine stimulant l'élongation cellulaire dans les tissus aériens (**hypocotyle**, tige, feuille) est très largement inhibitrice de l'élongation cellulaire dans la racine. Dans un même tissu, la concentration optimale d'auxine pour stimuler l'élongation est environ 10 fois plus faible que celle qui stimule l'entrée en division des cellules.

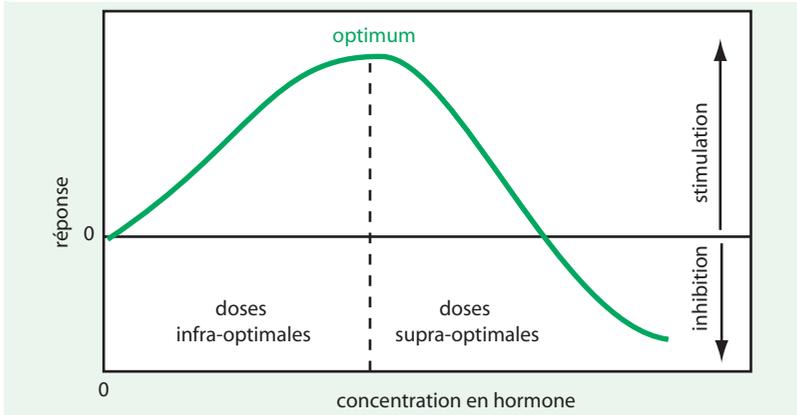


Figure 1.2 – Courbe dose-réponse théorique.

1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones

DÉFINITION

Un message hormonal est assimilé à un signal qui doit être reconnu, lu, interprété et traduit par les cellules pour aboutir à une réponse cellulaire observable à l'échelle de la seule cellule, d'un tissu, d'un organe ou de la plante entière.

Classiquement une hormone est perçue par un **récepteur**, ce qui engendre une cascade d'évènements (on parle de **voie de signalisation** ou d'une cascade de **transduction**) (*Chapitre 2*), et se traduit le plus souvent par une modification de l'expression de différents gènes. Les gènes codent des protéines qui selon leur fonction vont à leur tour agir sur d'autres cibles, et ainsi de suite pour aboutir à une ou plusieurs réponses cellulaires coordonnées (*Fig. 1.3*).

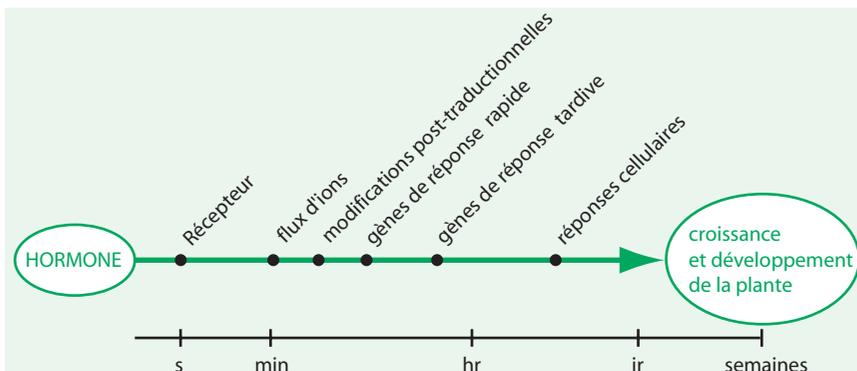


Figure 1.3 – Schéma simplifié d'une voie de signalisation hormonale.

L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale de perception du signal des réponses intégrées à l'organe ou la plante peut être de plusieurs jours. Pendant ce laps de temps un ensemble d'évènements vont se produire en cascade.