

Biologie végétale

Croissance et développement

3^e édition

Sous la direction de
Jean-François Morot-Gaudry

Directeur de recherche honoraire à l'INRA de Versailles,
membre de l'Académie d'agriculture

et

Roger Prat

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

Isabelle Bohn-Courseau

Professeure agrégée de biologie,
en BCPST1, lycée Victor Hugo, Besançon

Catherine Perrot-Rechenmann

Directeur de recherche au CNRS,
Gif-sur-Yvette

Frédéric Gévaudant

Maître de conférences à l'Université
de Bordeaux

Michèle Reisdorf-Cren

Maître de conférences à l'Université
de Versailles-Saint-Quentin

Marc Jullien

Professeur à AgroParisTech

Luc Richard

Maître de conférences à l'Université
Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris)

Céline Masclaux-Daubresse

Directrice de recherche à l'INRA
de Versailles

Arnould Savouré

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

François Parcy

Directeur de recherche
au CNRS de Grenoble

DUNOD

Toutes les illustrations ont été réalisées par Roger Prat.

Couverture : i.stock.com/Photopips

<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>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, 2017
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-075886-9

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	IX
Introduction	1
Chapitre 1 Les phytohormones	6
1. Comment définir les hormones végétales et leur mode d'action ?	6
1.1 Définition	6
1.2 Le concept d'hormone	7
1.3 Homéostasie	7
1.4 Notions de dose-réponse et de sensibilité tissulaire	8
1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones	9
2. Présentation générale des phytohormones	10
2.1 Auxines	10
2.2 Gibbérellines	11
2.3 Cytokinines	12
2.4 Brassinostéroïdes	13
2.5 Acide abscissique (ABA)	14
2.6 Éthylène	15
2.7 Jasmonates	15
2.8 Autres molécules : strigolactones, acide salicylique	16
2.9 Les hormones peptidiques	17
3. Méthodes d'étude des effets des hormones	17
3.1 Apports exogènes d'hormones	17
3.2 Outils moléculaires : gènes, rapporteurs	18
3.3 Outils génétiques	18
3.4 Combinaisons d'approches expérimentales	19
4. Transport à longue et courte distances : exemple de l'auxine	19
4.1 Historique	19
4.2 Le transport de l'auxine	21
4.3 Les réponses tropiques	24
5. Voies de signalisation	24
5.1 Les récepteurs	25
5.2 Voie de signalisation de l'éthylène	27
6. Conclusion	31

L'essentiel	33
Exercices	34
Solutions	35
Chapitre 2 Perception et transduction des signaux abiotiques	36
1. comment les plantes se comportent-elles face à l'environnement ?	37
2. Contraintes de l'environnement et réponses adaptatives	39
3. Perception du stimulus	40
3.1 La perception de contraintes osmotiques : les osmosenseurs	41
3.2 La perception du froid	42
4. Signalisation intercellulaire	42
5. Transduction du signal	42
5.1 Les protéines G	43
5.2 Les protéines kinases/phosphatases	43
5.3 La signalisation lipidique	47
5.4 La signalisation calcique	50
5.5 Les espèces réactives de l'oxygène (<i>reactive oxygen species</i> ou ROS)	52
6. Voies de signalisation et régulation de l'expression de gènes	53
7. Photorécepteurs et développement	54
7.1 Perception de la lumière rouge : les phytochromes	55
7.2 Rôles biologiques des phytochromes	59
7.3 Perception de la lumière bleue : cryptochromes et phototropines	62
8. Le stomate : un exemple de réseau coordonné de voies de signalisation	65
9. Perspectives de recherche et applications agronomiques	67
L'essentiel	68
Exercices	69
Solutions	70
Chapitre 3 Méristèmes et architecture végétale	71
1. Structure et développement du végétal	71
1.1 Structure d'une plante Spermatophyte	72

1.2 Particularités du développement végétal	76
2. La diversité des méristèmes	78
2.1 L'activité méristématique dans la lignée verte	78
2.2 Les méristèmes d'une Angiosperme	78
3. Le méristème apical caulinaire (MAC), un domaine cellulaire très organisé	80
3.1 Structure du MAC en couches et en zones cellulaires	80
3.2 Communication entre les cellules du MAC	82
4. Fonctionnement du MAC et développement de la partie aérienne du végétal	83
4.1 Maintien d'une réserve de cellules souches au cours du développement	84
4.2 Initiation des organes de la partie aérienne	87
4.3 Coordination des fonctions du MAC	89
4.4 Activité du MAC et architecture végétale	93
5. Structure et fonctionnement du méristème apical racinaire	97
5.1 Description de la racine et du méristème racinaire	97
5.2 Les signaux d'information de position dans le méristème racinaire	99
6. Conclusion	100
6.1 Caractéristiques des niches de cellules souches	100
6.2 Information de position et fonctionnement intégré des cellules du MAC	100
6.3 Les biotechnologies à l'assaut du méristème	102
L'essentiel	103
Exercices	104
Solutions	105
Chapitre 4 La paroi et la croissance cellulaire	106
1. Les propriétés multifonctionnelles de la paroi	106
2. Composition et structure de la paroi	109
2.1 Composition et synthèse des constituants de la paroi primaire	109
2.2 Structure de la paroi primaire	114
2.3 La paroi secondaire	116
3. La croissance cellulaire et l'auxine	118
3.1 Les composantes physicochimiques de la croissance diffuse	118
3.2 La théorie de la « croissance acide » induite par l'auxine	119
3.3 L'axe de croissance de la cellule	124

4. La paroi : un carrefour de régulations hormonales	125
L'essentiel	127
Exercices	128
Solutions	129

Chapitre 5 Le développement et la germination des graines 130

1. La double fécondation	131
2. L'embryogenèse	133
2.1 L'embryogenèse précoce : mise en place d'une polarité apico-basale	133
2.2 L'organogenèse embryonnaire : mise en place de la symétrie bilatérale	135
2.3 Contrôle de l'organisation embryonnaire	136
2.4 Le développement de l'albumen	137
3. La maturation de la graine d' <i>A. thaliana</i>	139
3.1 Accumulation des réserves	140
3.2 Dessiccation de la graine	142
4. La régulation de la maturation de la graine d' <i>A. thaliana</i>	143
4.1 Mise en évidence d'éléments de signalisation de l'acide abscissique, l'ABA	143
4.2 Transition entre l'embryogenèse et la maturation : aspects moléculaire et hormonal	145
4.3 Régulation de l'acquisition de la tolérance à la dessiccation	146
5. Dormance	147
5.1 Définitions et caractéristiques	147
5.2 Rôles des téguments de la graine chez <i>A. thaliana</i>	147
5.3 Mise en place de la dormance	148
6. La germination des graines	149
6.1 L'imbibition	149
6.2 Dormance/germination : effet de l'équilibre hormonal	150
6.3 Mobilisation des réserves de la graine en germination	155
7. Dormance et germination : un dialogue hormonal	156
L'essentiel	159
Exercices	160
Solutions	161

Chapitre 6	La floraison	162
1.	Particularités de la floraison chez les plantes	162
2.	Description morphologique de la floraison	165
2.1	L'induction florale et évocation florale	165
2.2	L'initiation florale et la floraison	166
3.	Le contrôle de la floraison par la vernalisation	167
3.1	Description et historique	167
3.2	Mécanisme moléculaire	169
4.	Le contrôle de la floraison par la photopériode	173
4.1	Description et historique	173
4.2	Mécanisme moléculaire	175
5.	Le développement des fleurs	179
5.1	Introduction/évolution	179
5.2	Le développement des organes floraux	180
5.3	Le développement des méristèmes floraux	183
	L'essentiel	186
	Exercices	187
	Solutions	188
Chapitre 7	Le développement du fruit	189
1.	Qu'est-ce qu'un fruit ?	189
2.	Les différents types de fruits	190
3.	La structure du fruit	191
4.	Le développement du fruit	193
4.1	Le développement du fruit après fécondation	194
4.2	Le développement des fruits parthénocarpiques	195
4.3	La maturation des fruits charnus	196
4.4	Contrôle génétique de la maturation	198
4.5	La déhiscence des fruits secs	199
5.	Conclusion	201
	L'essentiel	203
	Exercices	204
	Solutions	205

Chapitre 8	La plante et son environnement biotique	206
1.	Présentation de l'environnement biotique des plantes	206
2.	Agents phytopathogènes et ravageurs	208
2.1	Défenses préexistantes de la plante	209
2.2	Activation des défenses de la plante	210
2.3	Le modèle gène pour gène	213
2.4	Les réponses systémiques de défense des plantes	216
2.5	Spécificités de modes d'attaque de différents types d'agents pathogènes et réponses adaptées défensives de la plante	217
2.6	Différentes méthodes de lutte – exemple de la pyrale et du maïs	224
3.	Symbioses et associations	225
3.1	Symbioses bactériennes	225
3.2	Les symbioses mycorhiziennes	229
3.3	Les lichens	232
4.	Conclusion	233
	L'essentiel	234
	Exercices	235
	Solutions	236
Chapitre 9	Sénescence des feuilles	237
1.	Développement et sénescence de la feuille	237
1.1	Le développement de la feuille	237
1.2	La sénescence développementale séquentielle	238
1.3	Le recyclage des constituants foliaires	239
1.4	Régulation et contrôle de l'entrée en sénescence	240
1.5	Nature du signal	241
1.6	Les facteurs de transcription impliqués	242
2.	Mort cellulaire programmée, apoptose et autophagie	242
2.1	Apoptose	242
2.2	Autophagie	243
3.	Conclusion	244
	L'essentiel	245
	Glossaire	246
	Bibliographie	250
	Index	251

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, Université Pierre et Marie Curie ;
- Stéphanie Breuil, Professeur 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, Directeur de recherche, CNRS, INRA-Versailles ;
- Patrick Laufs, Directeur de Recherche, INRA-Versailles ;
- Valérie Lefebvre, Chercheur post-doctoral INRA-Versailles.
- Christian Mazars, Chargé de recherches CNRS-Toulouse ;
- David Vendehenne, Professeur, Université de Dijon ;

Les auteurs remercient Émile Miginiac, Professeur émérite à l'Université Pierre et Marie Curie, 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.

Plan de l'ouvrage

Introduction : Jean-François Morot-Gaudry

Chapitre 1 : Catherine Perrot-Rechenmann

Chapitre 2 : Arnould Savouré

Chapitre 3 : Isabelle Bohn-Courseau

Chapitre 4 : Luc Richard

Chapitre 5 : Marc Jullien

Chapitre 6 : François Parcy

Chapitre 7 : Frédéric Gévaudant

Chapitre 8 : Michèle Reisdorf-Cren

Chapitre 9 : Céline Masclaux-Daubresse

À la découverte de votre livre

Chapitre 1 Les phytohormones

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

Introduction

Les plantes synthétisent comme les animaux des molécules actives, dites hormones 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

Compétences : le concept de phytohormones, les principes fondamentaux des réactions biologiques, les différentes approches de leur étude.

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

Attitudes : les voies de signalisation hormonale en prenant l'abscisic acide 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 long et court 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.

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

1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones

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.

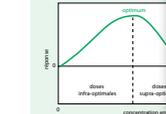


Figure 1.2 - Courbe dose-réponse.

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.

Classification une hormone est perçue par un récepteur (ou parle de **voie de signalisation**) (Chapitre 2), et se traduit le plus souvent par une fermeture des gènes, grâce codant des protéines qui sécrètent d'autres cibles, et ainsi de suite pour aboutir à une coordonnée (Fig. 1.3).

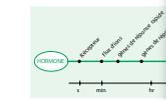


Figure 1.3 - Schéma simplifié d'une voie de signalisation. L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale de perception à l'organe ou la plante peut être de plusieurs jours en fonction de l'événement vers lequel on procède.

2.1 Auxines

Nature. L'acide indole-3-acétique (AIA) (Fig. 1-1) est l'auxine naturelle la plus largement répandue mais il existe d'autres auxines naturelles comme l'acide indole-3-butérique (AIB), l'acide phényl-acétique (AP) et l'acide 3-indole acétique.

L'AIA est un acide faible avec un pKa d'environ 4,7. Elle est présente sous sa forme dissociée, anionique d'une courte chaîne latérale carbonée portant un groupement amine.

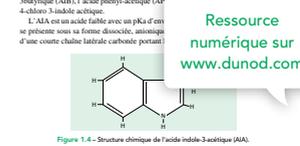


Figure 1.4 - Structure chimique de l'acide indole-3-acétique (AIA).

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 ».

Transport. L'AIA est transporté de cellule à cellule par des transporteurs d'efflux et d'influx ce qui permet un transport polarisé. C'est la seule phytohormone pour laquelle un transport actif a été clairement démontré. Le phénomène contribue aussi au transport de l'auxine des feuilles vers les racines (Fig. 4.2).

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 agissent sur les trois niveaux cellulaires coordonnés qui sous-tendent l'ensemble des processus de croissance chez les plantes, à savoir la division, l'expansion et la différenciation cellulaires (Chapitres 3 et 4). En particulier, les auxines :

ressource numérique sur www.dunod.com

4.3 Coordination des fonctions du méristème

a) La plasticité du méristème. Le MAC présente une organisation remarquable étant maintenue au cours du temps, mais en équilibre avec sans cesse. Le méristème n'est donc pas un dynamique, continuellement renouvelé par des divisions méristématiques vers les primordia. Le fonctionnement coordonné entre les différents axes de la plante.

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.

ENCART 2.3 Contrôle de la phylloclase

2 Dans les années 1930, May et Robert Snow ont étudié la phylloclase chez le méristème caulinaire de l'Arabidopsis thaliana. Par induction, ils ont pu observer que le primordium subérite était initié méristème intact. Ils conclurent alors qu'un pré-équilibre.

Cette même expérience fut refaite par Ward et al. d'une lignée d'Arabidopsis thaliana qui a une taille nettement plus petite. Ils ont observé que la position du méristème subérite était plus élevée que dans les Arabidopsis sauvages. Ils ont observé que les nouvelles cellules disponibles pour l'initiation méristématique à adapter son fonctionnement agissent sur l'activité des cellules à travers le méristème.

Pour expliquer cette influence des primordia adjacents, Wardley a utilisé l'auxine qui agit par l'initiation des organes, un primordium adjacent. Cette théorie des champs inhibiteurs est récente donnée sur le rôle de l'auxine dans la phylloclase.

Les cytokinines (CK) sont des petites molécules à division cellulaire, notamment en facilitant la transcription ainsi la régulation du gène KIN (Chapitre 2), quelques cellules à l'apex du méristème et diffusent au sein de la plante. Elles jouent un rôle crucial dans la maintenance du gène STM et d'autres gènes de la famille KIN.

1.5 Principes généraux du mode d'action des phytohormones

Le 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.

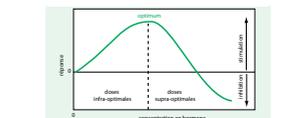


Figure 1.2 - Courbe dose-réponse.

DÉFINITION

Le 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.

Classification une hormone est perçue par un récepteur, ce qui engendré une cascade d'événements (ou 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, grâce codant 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).

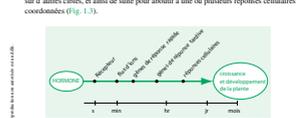


Figure 1.3 - Schéma simplifié d'une voie de signalisation hormonale. L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale de perception du signal des réponses intégrées à l'organe ou la plante peut être de plusieurs jours. Pendent les laps de temps un ensemble d'événements vont se produire en cascade.

Introduction

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

La graine, organe de dissémination caractéristique des spermaphytes, 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 : 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 post-embryonnaire, 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 post-embryonnaire, 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 tige a une origine superficielle. Fréquemment la croissance caulinaire dérivant du

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

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 alors 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 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, constituées des organes reproducteurs mâles, les étamines qui produisent le pollen, et les 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 (@)¹ 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

1. Comme dans le premier tome, le signe @ indique la présence d'un complément en ligne sur le site Dunod.com.

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, micro-propagation.

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 et 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 et 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).

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. **(Des compléments d'information sont accessibles sur la page associée à l'ouvrage sur le site [dunod.com](http://www.dunod.com).)**

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.



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 (2 à 3 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 5 chromosomes;
• il présente une faible proportion de séquences non codantes; il est entièrement
• séquencé depuis 2000, des cartes physiques et génétiques des 5 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.

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. 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.

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

Chez les plantes, une large part de leur développement est post-embryonnaire 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 réponses 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 cellules donc des organes (*Chapitre 4*). Ces deux réponses sont très étroitement contrôlées 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 et 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 la concentration en hormone, une réponse physiologique déterminée. Ce concept d'hormone n'est guère transposable point par point à l'ensemble des phytohormones à l'exception de l'auxine qui est produite 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 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 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.

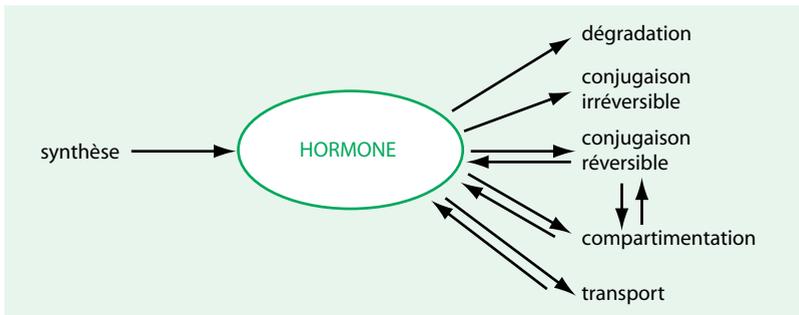


Figure 1.1 – Processus impliqués dans l'homéostasie.

Toute variation naturelle interne (étape de développement) ou environnementale (sécheresse, froid, insectes...) 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 où 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.