

Séance commune

Mardi 20 mars 2007 de 14h30 à 17h

SENSIBILITÉ DES VÉGÉTAUX AUX STIMULI DE L'ENVIRONNEMENT

Coordinateurs

Michel THELLIER, membre de l'Académie des sciences et de l'Académie d'Agriculture de France

et **Georges PÉDRO**, membre correspondant de l'Académie des sciences et
Secrétaire perpétuel honoraire de l'Académie d'Agriculture de France

INTRODUCTION

Michel THELLIER

Membre de l'Académie des Sciences, Membre de l'Académie d'Agriculture de France
*Laboratoire AMMIS, FRE CNRS 2829, Faculté des Sciences de l'Université de Rouen, F-76821
Mont-Saint-Aignan Cedex, France*
(Michel.Thellier@univ-rouen.fr)

On dit parfois des personnes auxquelles l'âge ou la maladie ont fait perdre toute sensibilité au monde extérieur qu'elles sont devenues de véritables « légumes ». Pourtant, les végétaux sont loin d'être insensibles aux stimuli, biotiques ou abiotiques, de leur environnement. Ne pouvant se déplacer, comme le font les animaux, pour rechercher leur nourriture et pour fuir leurs prédateurs ou des conditions défavorables, les plantes réagissent à ces stimulations environnementales par des modifications de leur métabolisme et/ou de leur développement. Il arrive que la réponse se produise dans un organe différent de celui qui a reçu le stimulus ou même que la réponse soit différée jusqu'à la réception d'un autre stimulus. Certains des senseurs, des systèmes de reconnaissance, des mécanismes de transport et de stockage d'information, des activations/inhibitions de transcription et de traduction et des modifications post-traductionnelles qui sont alors mis en jeu commencent à être bien compris. Nous en verrons trois exemples dans les exposés qui vont suivre i) reconnaissance entre une plante supérieure et des microorganismes symbiotes, ii) réponses morphogénétiques des plantes aux signaux abiotiques de l'environnement et iii) double rôle du CO₂, à la fois substrat et signal pour les processus photosynthétiques qui se déroulent dans les feuilles vertes.

Perception de signaux symbiotiques chez la légumineuse-modèle *Medicago truncatula*

Clare Gough, Charles Rosenberg, Frédéric Debellé, Fabienne Maillet et Jean Dénarié
Laboratoire des Interactions Plantes-Microorganismes CNRS-INRA, Castanet-Tolosan, France
(jean.denarie@toulouse.inra.fr)

Les légumineuses, grâce à leur aptitude à établir une symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote (les *Rhizobium*), ont une importance écologique et agronomique considérable. Les *Rhizobium* induisent la formation de nodosités sur les racines de leurs hôtes, à l'intérieur desquelles ils fixent l'azote de l'air. Ces bactéries produisent des signaux moléculaires, les facteurs Nod, qui induisent de façon spécifique dans les racines de leurs hôtes, à de très faibles concentrations, des réponses symbiotiques qui incluent une réorganisation du cytosquelette dans des cellules épidermiques et corticales, la transcription de gènes de nodulines précoces, et la formation d'un primordium nodulaire.

L'utilisation de la légumineuse-modèle *Medicago truncatula* a permis d'identifier des gènes impliqués dans la perception des facteurs Nod, dans la transduction du signal et dans des réponses précoces de la plante à l'infection [1]. Les gènes *NFP* et *LYK3* codent pour des récepteurs kinases à domaine LysM, récepteurs présomptifs des facteurs Nod [2]. Trois gènes contrôlant la transduction du signal Nod sont également impliqués dans l'infection par des champignons endomycorhiziens : *DMI1* et *DMI2* sont nécessaires pour l'induction d'oscillations calciques et *DMI3* est une protéine kinase calcium et calmoduline-dépendante qui contribue à la traduction du signal calcique en réponse cellulaire [3-5]. Les voies de signalisation activées par les partenaires symbiotiques bactériens et fongiques possèdent donc des éléments communs. Le gène *NSP1*, qui intervient en aval de la signalisation calcique, est un activateur de transcription spécifique de l'infection par *Rhizobium*. Et le gène *RPG*, nécessaire pour la croissance polaire induite par *Rhizobium* dans les poils absorbants au cours de l'infection, n'est pas impliqué dans l'infection fongique.

L'observation de plusieurs réponses de *M. truncatula* à des champignons mycorhiziens suggère l'existence de signaux fongiques diffusibles qui pourraient jouer lors de la symbiose mycorhizienne un rôle analogue à celui joué par les facteurs Nod dans la symbiose fixatrice d'azote [6]. Des études sont en cours pour identifier et caractériser ces nouveaux signaux.

Des recherches de développement, en collaboration avec une entreprise privée, ont permis de montrer que le traitement de graines de légumineuses (soja, luzerne, arachide), par des cultures de *Rhizobium* enrichies en facteurs Nod, peut stimuler la formation des nodosités et accroître les rendements de manière significative. De tels produits sont maintenant commercialisés et utilisés à grande échelle.

- [1] Catoira et al. (2000) *Plant Cell*, **12** : 1647.
- [2] Arrighi et al. (2006) *Plant Physiol.*, sous presse
- [3] Wais et al. (2000) *PNAS*, **97** : 13407.
- [4] Ané et al. (2004) *Science*, **303** : 1361.
- [5] Lévy et al (2004) *Science*, **303** : 1364.
- [6] Olah et al. (2005) *Plant J.*, **44** : 195.

Mise en mémoire de stimuli abiotiques chez les plantes : rôle du calcium

Camille Ripoll, Marie-Claire Verdus, Vic Norris, Marc Tafforeau, Michel Thellier
Laboratoire AMMIS, FRE CNRS 2829, Faculté des sciences de l'Université de Rouen, F-76821
Mont-Saint-Aignan Cedex, France
(Camille.Ripoll@univ-rouen.fr)

Les plantes sont sensibles à des signaux abiotiques très divers (stimuli mécaniques, choc de froid, choc osmotique, etc.) auxquels elles répondent principalement par des modifications de leur développement [3]. Nous montrons ici, sur le modèle de l'induction de méristèmes épidermiques dans l'hypocotyle de lin [8], que le calcium joue un rôle clé dans la perception, mais aussi dans un mécanisme de mémorisation, de ces signaux abiotiques par les végétaux. En effet, lorsque des plantules de lin, âgées de quelques jours, sont soumises à un stimulus abiotique immédiatement suivi par une déplétion temporaire (de l'ordre de la journée) du calcium dans le milieu de culture, elles développent de nombreux méristèmes dans l'épiderme de leur hypocotyle. Lorsque la déplétion calcique est différée de plusieurs jours, l'apparition des méristèmes est différée d'autant, tout en conservant un déroulement dans le temps très similaire à celui observé lorsque la déplétion n'est pas différée. Cela met en évidence l'existence, chez cette plante, d'un système de mémorisation des signaux abiotiques dépendant du calcium [6, 8]. De nombreux autres exemples de mémorisation de stimuli par différents végétaux ont été décrits par divers auteurs (pour une brève revue, cf. [7]). Le rôle du calcium dans les processus de mémorisation de signaux abiotiques par les végétaux pourrait être encore plus complexe qu'on ne le considère classiquement [4], d'autant que le phénomène de « condensation des ions », jusqu'ici quasiment ignoré par les biologistes, pourrait y jouer un rôle déterminant [5]. Nous sommes également en train de montrer que le calcium pourrait être impliqué dans un mécanisme de bascule permettant à la plantule de lin d'exprimer ou non ses méristèmes.

Pour avancer dans l'étude de ce processus de mémorisation de signaux, il est important de pouvoir disposer de méthodes d'imagerie, à la résolution subcellulaire, pour le calcium et les autres ions inorganiques, ainsi que pour les agents pharmacologiques utilisés pour obtenir des indications sur les mécanismes d'intervention de ces ions. Parmi ces méthodes nous développons au laboratoire l'imagerie par spectrométrie de masse d'ions secondaires (SIMS) [1]. En effet, celle-ci permet de produire simultanément des images des isotopes marqueurs des ions et molécules dans le même tissu ou la même cellule et ce avec une grande sensibilité (pour une revue de la méthode SIMS, cf. [2]).

Nous discutons l'importance qu'un tel mécanisme de mémorisation pourrait avoir dans l'intégration des signaux abiotiques chez les végétaux, spécialement pour leur permettre de parvenir à optimiser leur développement compte tenu des stimuli multiples et variés qu'ils reçoivent en permanence de leur environnement en conditions naturelles.

- [1] Derue C, Gibouin D, Demarty M, Verdus MC, Lefebvre F, Thellier M, Ripoll C (2006) Dynamic-SIMS imaging and quantification of inorganic ions in frozen-hydrated plant samples. *Microsc Res Tech.* **69**, 53-63.
- [2] Guerquin-Kern JL, Wu TD, Quintana C, Croisy A (2005) Progress in analytical imaging of the cell by dynamic secondary ion mass spectrometry (SIMS microscopy). *Biochim. Biophys. Acta* **1724**, 228-238.

- [3] Jaffe MJ, Forbes S (1993) Thigmomorphogenesis: the effect of mechanical perturbations on plants. *Plant Growth Regul.* **12**, 313-324.
- [4] Knight H, Brandt S, Knight MR (1998) A history of stress alters drought calcium signalling pathways in *Arabidopsis*. *Plant J.* **16**, 681-687.
- [5] Ripoll C, Norris V, Thellier M (2004) Ion condensation and signal transduction. *BioEssays* **26**, 549-557.
- [6] Tafforeau M, Verdus MC, Norris V, Ripoll C, Thellier M (2006) Memory processes in the response of plants to environmental signals. *Plant Signaling & Behavior* **1**, 9-14.
- [7] Thellier M, Le Sceller L, Norris V, Verdus MC, Ripoll C (2000) Long-distance transport, storage and recall of morphogenetic information in plants: the existence of a primitive plant “memory”. *CR Acad. Sci. Paris (Sciences de la Vie/Life Sciences)* **323**, 81-91.
- [8] Verdus MC, Thellier M, Ripoll C (1997) Storage of environmental signals in flax : their morphogenetic effect as enabled by a transient depletion of calcium. *Plant J.* **12**, 1399-1410.

Relations écophysiologicals et signalisation par le CO₂ dans les feuilles des végétaux

Ulrich LÜTTGE

Membre associé étranger de l'Académie d'Agriculture de France

Institut für Botanik, Technische Universität Darmstadt, Schnittspahnstrasse 3-5, D64287

Darmstadt, Allemagne

(Luetttge@bio.tu-darmstadt.de)

Le dioxyde de carbone participe à de multiples fonctions de signalisation chez les végétaux [3]. La plus anciennement connue est celle qui contrôle l'ouverture et la fermeture des pores stomatiques des feuilles. Cette fonction est d'une importance capitale pour le comportement écologique des plantes en relation avec les situations de stress par manque d'eau, ou par élévation de température ou d'éclairement. Il existe ainsi un véritable dilemme entre le risque de carence nutritive (stomates fermés bloquant l'absorption du CO₂) et celui de la dessiccation (stomates ouverts responsables d'une perte d'eau par transpiration).

Plus récemment, on s'est aperçu que le CO₂ jouait un rôle de « signal interne » particulièrement important pour la synchronisation/désynchronisation des processus photosynthétiques dans les feuilles [2, 5]. Ceci a remis à l'ordre du jour le concept ancien de feuilles hétérobaires/homobaires [1, 2, 4, 6], dans lesquelles les contraintes anatomiques dues à l'arrangement des nervures ainsi que les contraintes physiologiques dues aux gradients de diffusion peuvent conduire à une distribution non homogène des pressions partielles de gaz dans les feuilles. Cela se traduit par la formation sur les feuilles de patches différant par le comportement de leurs stomates [1], ce qui intervient dans la coordination du métabolisme général. Cela joue également un rôle dans la rythmicité biologique de la photosynthèse, où chaque cellule verte contient une copie de l'horloge biologique (ou oscillateur) et où la diffusion latérale du CO₂ dans les feuilles est le signal permettant la synchronisation de ces horloges individuelles [2, 5].

La recherche de la nature moléculaire des senseurs de CO₂ mis en jeu se poursuit activement dans un certain nombre de laboratoires. Toutefois, il est déjà certain que la signalisation se fait en un réseau dans lequel i) les concentrations internes de CO₂, les sucres et les acides organiques représentent les pools (c'est-à-dire les nœuds du réseau) et ii) la fixation du CO₂ par les carboxylases, les décarboxylations par les décarboxylases, la respiration, la photorespiration et la diffusion stomatique représentent les processus (les liaisons du réseau) qui relient entre eux les pools [3].

[1] Beyschlag W, Eckstein J (1997) Stomatal patchiness. *Progress in Botany* **59**, 283-298.

[2] Duarte HM, Jakovljevic I, Kaiser F, Lüttge U (2005) Lateral diffusion of CO₂ in leaves of the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana* Hamet et Perrier. *Planta* **220**, 809-816.

[3] Lüttge U, Hütt MT (2006) Spatiotemporal patterns and distributed computation. A formal link between CO₂ signalling, diffusion and stomatal regulation. *Progress in Botany* **68** (in press).

[4] Neger FW (1918) Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. *Flora* **111**, 152-161.

[5] Rascher U, Hütt MT, Siebke K, Osmond B, Beck F, Lüttge U (2001) Spatiotemporal variation of metabolism in a plant circadian rhythm: the biological clock as an assembly of coupled individual oscillators. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**, 11801-11805.

[6] Terashima I (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photos. Res.* **31**, 195-212.