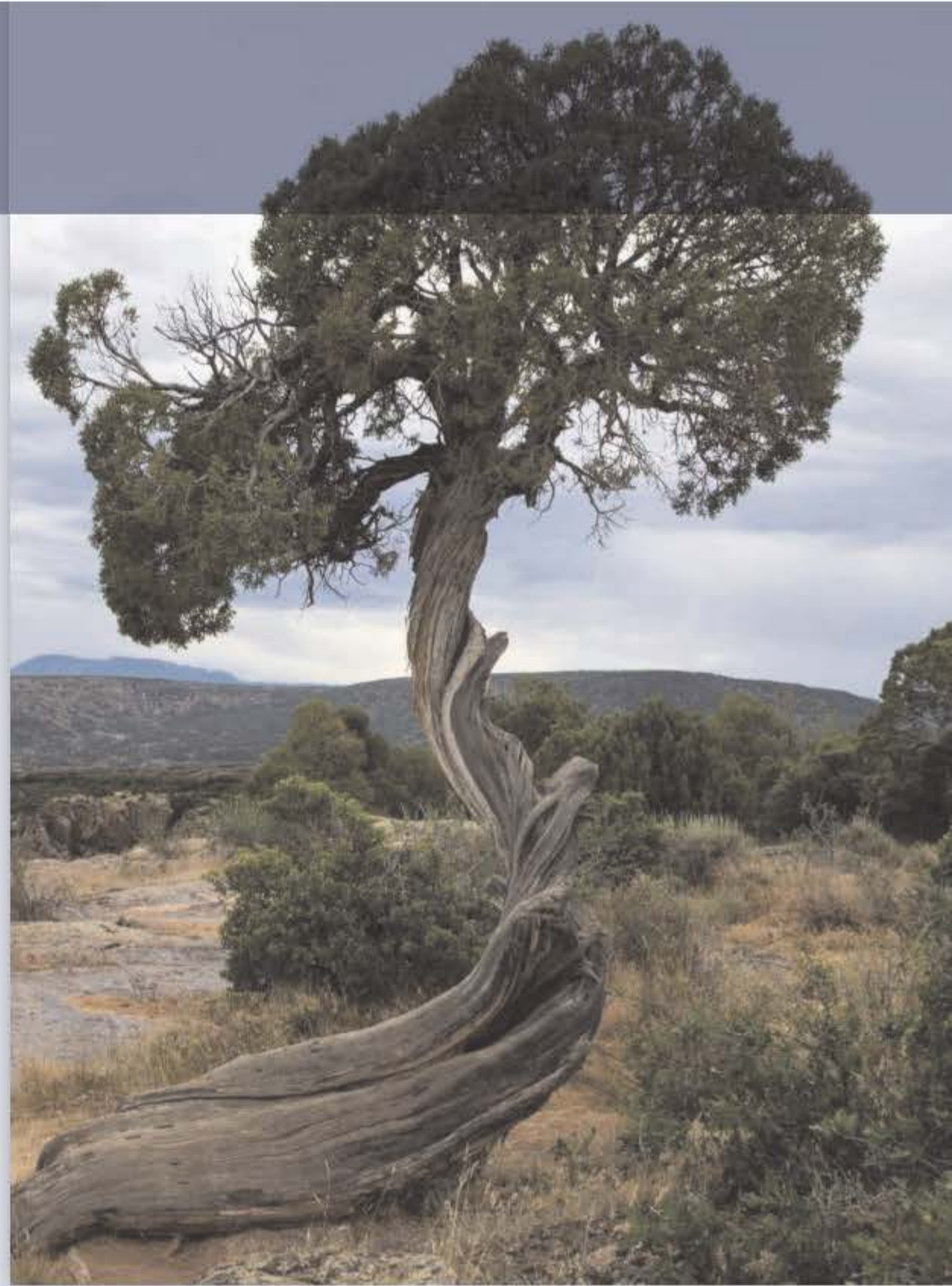


CHAPITRE 40

Les systèmes sensoriels des plantes

Aperçu du chapitre

- 40.1 Les réponses à la lumière
- 40.2 Les réponses à la gravité
- 40.3 Les réponses aux stimulus mécaniques
- 40.4 Les réponses à l'eau et à la température
- 40.5 Les hormones et les systèmes sensoriels



Introduction

Tous les organismes perçoivent leur environnement et interagissent avec lui. La survie et la croissance des plantes sont fortement influencées par des facteurs abiotiques, parmi lesquels l'eau, le vent et la lumière. L'influence du milieu sur la croissance de la plante rend largement compte de la diversité de forme de plantes adultes appartenant à une même espèce. On étudiera ici comment les plantes perçoivent ces facteurs et transmettent les signaux qui provoquent une réponse physiologique optimale de croissance ou de développement. Bien qu'on puisse observer les réponses à l'échelle macroscopique, c'est au niveau de la cellule que s'effectue le mécanisme de réponse. Les signaux sont perçus quand ils interagissent avec leur récepteur, provoquant un changement de leur forme et altérant leur capacité à réagir avec des molécules de signalisation.

Les hormones jouent un rôle important dans la communication interne qui provoque les réponses à l'environnement ; elles sont en relation avec celui-ci de diverses manières.

40.1 Les réponses à la lumière

Objectifs

1. Comparer le phytochrome et la chlorophylle
2. Énumérer les processus de croissance influencés par le phytochrome
3. Définir le phototropisme

Le chapitre 8 a été consacré à la description de la photosynthèse, processus par lequel les plantes convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique, contenue dans des liaisons entre atomes. On y a décrit les pigments capables d'absorber l'énergie lumineuse ; on a vu que les chlorophylles sont les pigments primaires de la photosynthèse. Les plantes contiennent également d'autres pigments, dont une des fonctions est de détecter la lumière et de transmettre cette information pour initier une réponse. La chlorophylle absorbe la lumière rouge, mais elle n'est pas un récepteur semblable au phytochrome : elle transfère de l'énergie, alors que le phytochrome transfère de l'information.

Plusieurs facteurs de l'environnement, parmi lesquels la lumière, peuvent initier la floraison et d'autres événements importants du développement d'une plante. La **photomorphogenèse** est un développement non directionnel déclenché par la lumière. Elle peut aboutir à des changements complexes de forme, par exemple à la production de fleurs. Contrairement à la morphogenèse, le phototropisme est un processus de croissance directionnelle. Tous deux compensent l'incapacité des plantes de se déplacer pour éviter des conditions du milieu défavorables et trouver des conditions favorables.

Le P_{fr} facilite l'expression des gènes de réponse à la lumière

Le **phytochrome**, une hétéroprotéine, est présent dans toutes les plantes ainsi que dans quelques genres d'algues vertes. Récemment des homologues du phytochrome ont été identifiés chez d'autres protistes, chez des bactéries et des champignons.

Le phytochrome existe sous deux formes interconvertibles, P_r et P_{fr}. Dans la première conformation, P_r, le phytochrome absorbe la lumière rouge de longueur d'onde 660 nm ; dans la seconde, P_{fr}, il absorbe la lumière rouge lointain de 730 nm. La lumière solaire contient plus de rouge que de rouge lointain. P_r est biologiquement inactif ; en présence de photons rouges, il est instantanément converti en P_{fr}, la forme active ; lorsque celui-ci absorbe un photon de lumière rouge lointain, il est reconverti en P_r. En d'autres mots, les réactions biologiques qui sont affectées par le phytochrome le sont lorsque du P_{fr} est présent. Lorsque presque tout le phytochrome se trouve sous la forme P_r, les réactions n'ont pas lieu (figure 40.1).

La teneur en P_{fr} est également régulée par dégradation. L'ubiquitine est une protéine qui fixe P_{fr} et le transporte à un **protéasome**, un destructeur de protéines formant un cylindre creux ; lorsqu'une protéine traverse ce cylindre elle y est progressivement hydrolysée, ses acides aminés libérés pouvant resservir à la synthèse d'autres polypeptides (voir chapitre 16). Ce processus de dégradation du P_{fr} est régulé précisément pour maintenir la teneur adéquate de phytochrome dans la cellule.

Le **phytochrome** est constitué d'un petit *chromophore*, sensible à la lumière, et d'une *apoprotéine*, de dimension plus importante. L'apoprotéine facilite l'expression des gènes de réponse à la lumière (figure 40.2). Plus de 2500 gènes d'*Arabidopsis*, soit environ 7 % de son génome, sont impliqués dans des réponses commençant par un changement de conformation des phytochromes. Les phytochromes sont impliqués dans de nombreuses voies de signalisation menant à l'expression de gènes. Certaines de ces voies font aussi intervenir des protéines kinases ou des protéines G (décrites au chapitre 9).

Le phytochrome, localisé dans le cytosol, migre dans le noyau pour faciliter la transcription des gènes de réponse à la lumière. C'est quand il est converti en P_{fr} qu'il entre dans le noyau, où il se lie à d'autres protéines, formant un complexe de transcription qui conduit à l'expression de gènes régulés par la lumière (figure 40.3). Le site de fixation protéique du phytochrome (figure 40.2) est essentiel pour interagir avec les facteurs de transcription.

Le phytochrome agit également via les voies de signalisation de protéines kinases. Lorsqu'il se trouve sous forme P_{fr}, le domaine protéine kinase de l'apoprotéine phosphoryle une sérine et l'acide aminé terminal N du phytochrome lui-même (autophosphorylation), ou il phosphoryle la sérine d'une autre protéine intervenant dans la signalisation de la lumière (figure 40.4). La phosphorylation initie une cascade de

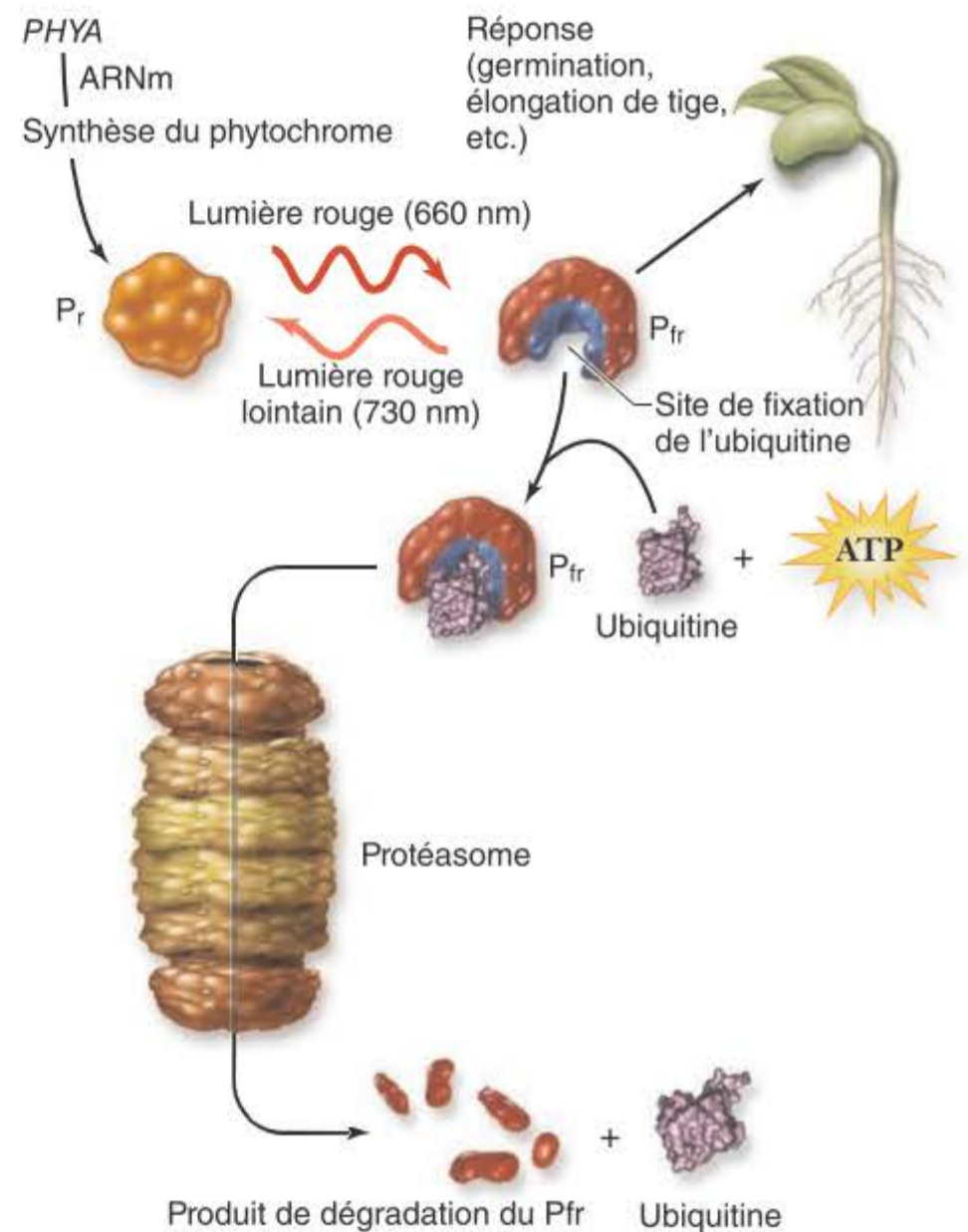


Figure 40.1 Mode de fonctionnement du phytochrome. *PHYA* est l'un des 5 gènes de phytochromes d'*Arabidopsis*. Lorsqu'il est exposé à la lumière rouge, P_r est converti en P_{fr}, la forme active qui induit une réponse dans la plante. P_{fr} est transformé en P_r s'il est exposé au rayonnement rouge lointain. La quantité de P_{fr} est contrôlée par la dégradation de la protéine. La protéine ubiquitine fixe le P_{fr} et l'apporte au protéasome pour dégradation.

signalisation qui active des facteurs de transcription et aboutit à la transcription des gènes régulés par la lumière.

Bien que le phytochrome soit impliqué dans de nombreuses voies de signalisation, il n'initie pas directement l'expression des quelque 7 % du génome d'*Arabidopsis*. En fait, le phytochrome initie l'expression de gènes régulateurs majeurs qui gèrent les interactions complexes aboutissant à la morphogenèse et au phototropisme. L'expression de gènes n'est que la première étape, des hormones jouant aussi des rôles importants.

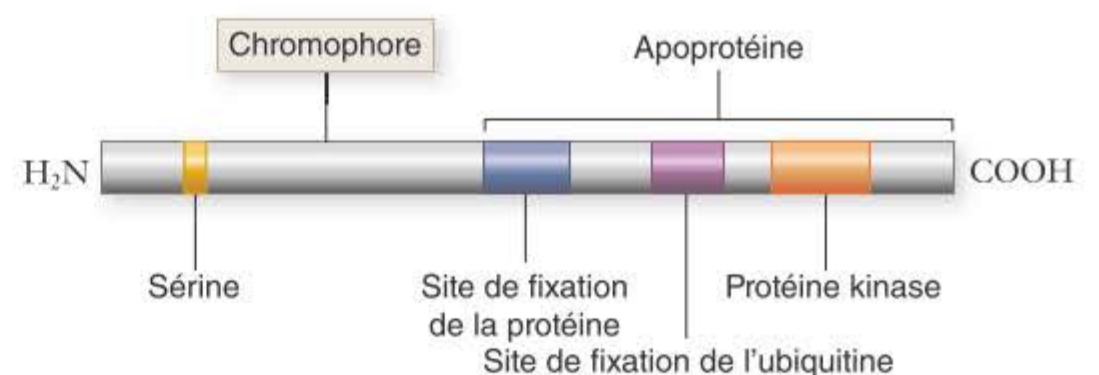
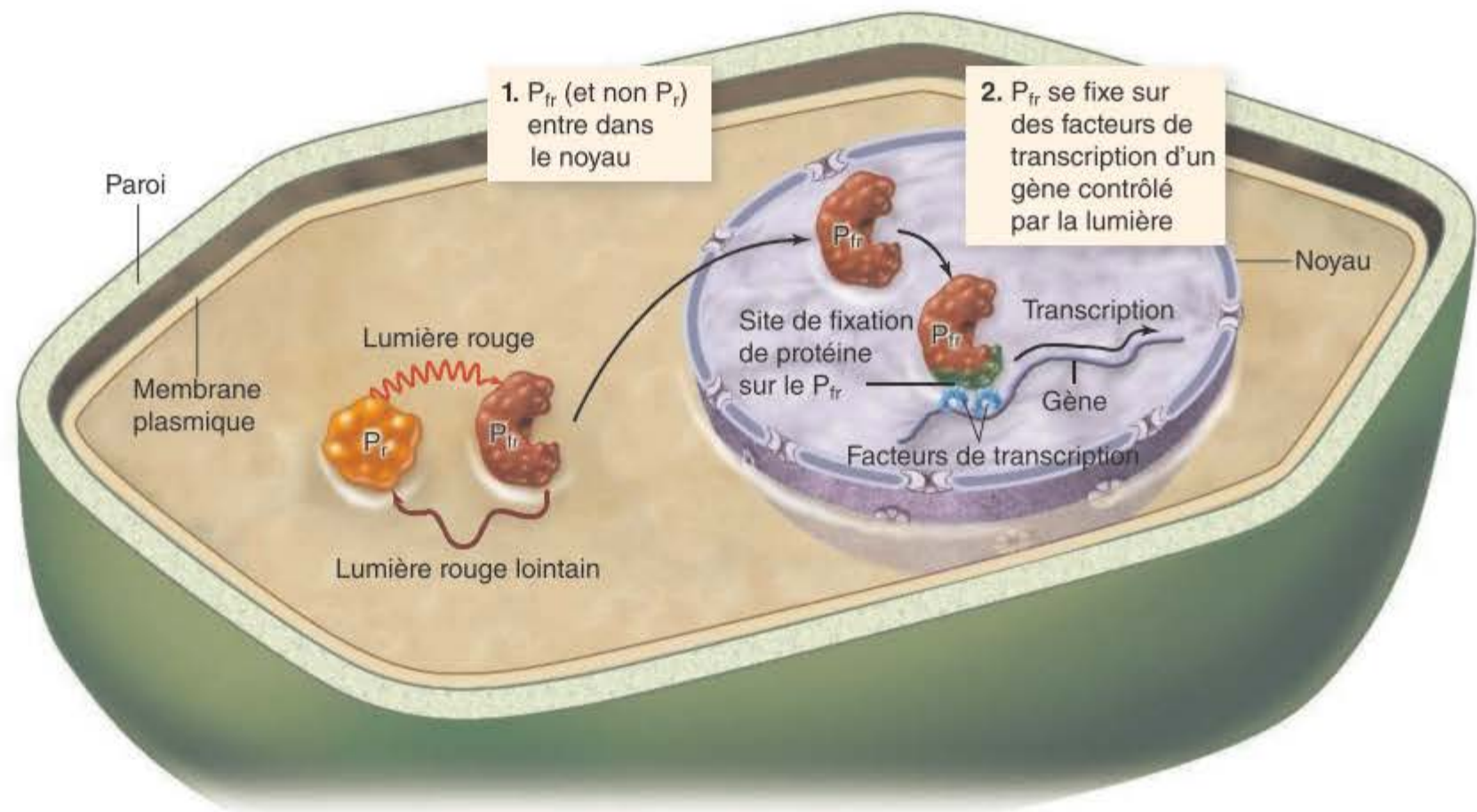


Figure 40.2 Phytochrome. Les différentes parties de la molécule de phytochrome ont des rôles distincts dans la régulation de la croissance et du développement par la lumière. La conformation du phytochrome change en fonction des quantités relatives de lumières rouge et rouge lointain. Le changement de conformation influence la capacité du phytochrome de se fixer à d'autres protéines qui participent au processus de signalisation. Le site de fixation de l'ubiquitine permet la dégradation du phytochrome, tandis que le domaine de la protéine kinase permet la poursuite de la signalisation via une phosphorylation.

Figure 40.3 Le P_{fr} entre dans le noyau et contrôle l'expression du gène.



? **Question** Considérons une graine présentant une mutation affectant le domaine protéine kinase du phytochrome ; faut-il s'attendre à observer des réponses dépendant de la lumière rouge lorsqu'on la fait germer ? Justifier la réponse.

Bien qu'on parle souvent du phytochrome, il faut savoir que plusieurs phytochromes différents ont été identifiés, chacun exerçant des fonctions spécifiques. Chez *Arabidopsis*, cinq phytochromes (de PHYA à PHYE) ont été caractérisés ; ils ont des rôles distincts (bien que se recouvrant partiellement) dans la régulation de la croissance et du développement par la lumière.

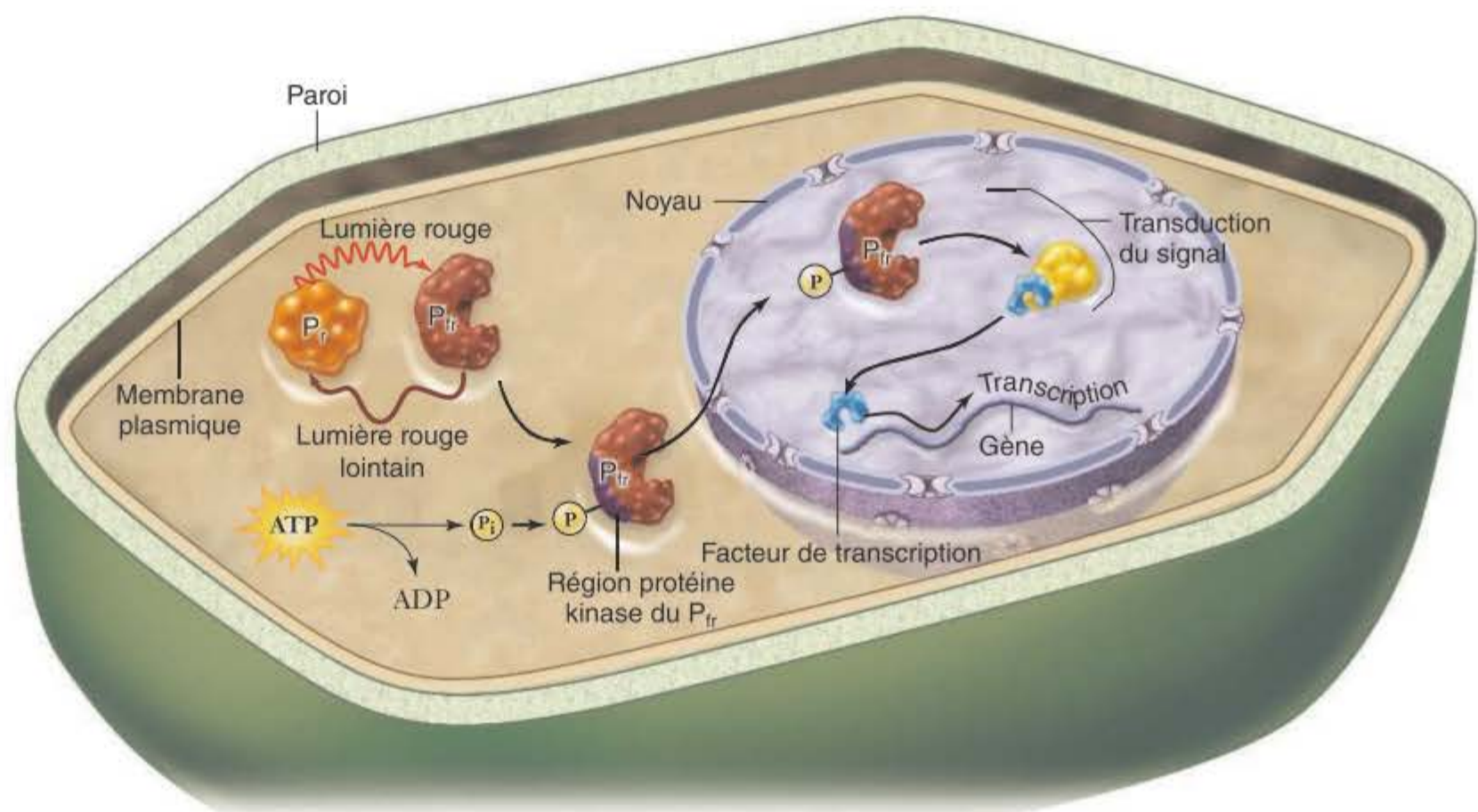
Phytochrome et chlorophylle sont des pigments se présentant sous diverses formes et absorbant la lumière dans des gammes très spécifiques et étroites du spectre. L'un utilise la lumière comme source d'information, l'autre comme source d'énergie. On a vu au chapitre 8 que la

chlorophylle intervient dans la première étape de la chaîne de transfert d'électrons utilisée pour convertir l'énergie. Le phytochrome quant à lui constitue le premier maillon dans la transmission de l'information concernant les teneurs relatives en lumières rouge et rouge lointain, transmission dans une voie de signalisation menant à l'expression de gènes et, finalement, à des changements de développement (figure 40.4). Le phytochrome transmet de l'information, la chlorophylle transmet de l'énergie.

De nombreuses réponses de croissance sont liées à l'action du phytochrome

Le phytochrome est impliqué dans de nombreux aspects de la croissance des plantes, en particulier la germination, l'élongation des tiges et l'évaluation de l'encombrement spatial des plantes voisines.

Figure 40.4 Le domaine kinase du P_{fr} phosphoryle le P_{fr} , entraînant, directement ou indirectement, l'expression d'un gène régulé par la lumière. Dans cet exemple, le signal mène à la libération d'un facteur de transcription d'un complexe protéique.



Germination

La germination des graines de nombreuses espèces est inhibée par la lumière rouge lointain et stimulée par la lumière rouge. La chlorophylle absorbe fortement la lumière rouge mais pas le rouge lointain ; la lumière qui atteint le sol après avoir été filtrée par le feuillage des arbres contient donc une quantité réduite de lumière rouge. La lumière rouge lointain inhibe la germination des graines sous-jacentes en convertissant P_{fr} en P_r , la forme active du phytochrome.

Il en résulte que les graines disposées à la surface du sol sous des plantes décidues, qui perdent leurs feuilles en hiver, sont plus aptes à germer au printemps, après que les feuilles mortes se soient décomposées ; les plantules issues de leur germination sont alors exposées à l'insolation directe et à une quantité accrue de lumière rouge. Cette adaptation augmente considérablement la chance pour les plantules de s'établir avant que les feuilles des arbres qui les surplombent réduisent la lumière disponible pour leur photosynthèse.



Analyse de données Le rapport rouge/rouge lointain de la lumière solaire directe est de 1,2 tandis que sous la canopée il n'est que de 0,13. Expliquer la raison de cette différence et ses effets.

Élongation des tiges

L'étiollement, élongation grêle et pâle des plantules croissant à l'obscurité, est une stratégie de conservation d'énergie permettant aux plantes maintenues à l'obscurité d'atteindre la lumière avant de mourir. C'est le manque de lumière rouge qui induit cet étiollement. Tant qu'elles sont à l'obscurité, les plantules consacrent à l'allongement de leurs entrenœuds l'énergie dont elles disposent ; dès qu'elles sont éclairées, elles verdissent. C'est la lumière rouge qui, en accroissant la teneur en P_{fr} , permet à la plante d'acquies sa morphologie normale. Cette stratégie est utile pour des graines enfouies dans le sol ou sous la litière.

Le mutant (*det2*) d'*Arabidopsis* s'étiolpe peu à l'obscurité ; ses plantules ne parviennent pas à s'allonger à l'obscurité (figure 40.5). Ce mutant est déficient en une enzyme nécessaire à la biosynthèse de l'hormone brassinostéroïde, ce qui a conduit les chercheurs à suspecter que ce métabolite joue un rôle dans les réponses des plantes à la lumière en relation avec le phytochrome. (Les brassinostéroïdes et d'autres hormones seront étudiées sous la section 40.5).

Évaluation de l'encombrement des plantes voisines

Les lumières rouge et rouge lointain signalent aux plantes à quelle distance elles se situent par rapport à leurs voisines. L'ombrage fait par le feuillage accroît le rapport rouge lointain/rouge ; d'une certaine façon, les plantes mesurent la quantité de rouge lointain que la réflexion de la lumière sur leurs voisines leur apporte. Plus les plantes sont proches les unes des autres, plus élevé est le rapport rouge lointain/rouge qu'elles perçoivent et plus elles ont tendance à s'allonger rapidement et à entrer en compétition pour la lumière. Si on couvre la tige d'un écran opaque, la plante ne perçoit plus l'information et cesse de s'allonger.

La lumière affecte la direction de la croissance

Les *phototropismes*, réponses de croissance orientée, contribuent à la diversité des formes que l'on observe au sein d'une même espèce pendant que les pousses se dirigent vers la lumière. Les tropismes sont particulièrement fascinants car ils mettent au défi d'établir la connexion entre un signal de l'environnement, la perception de ce signal au niveau

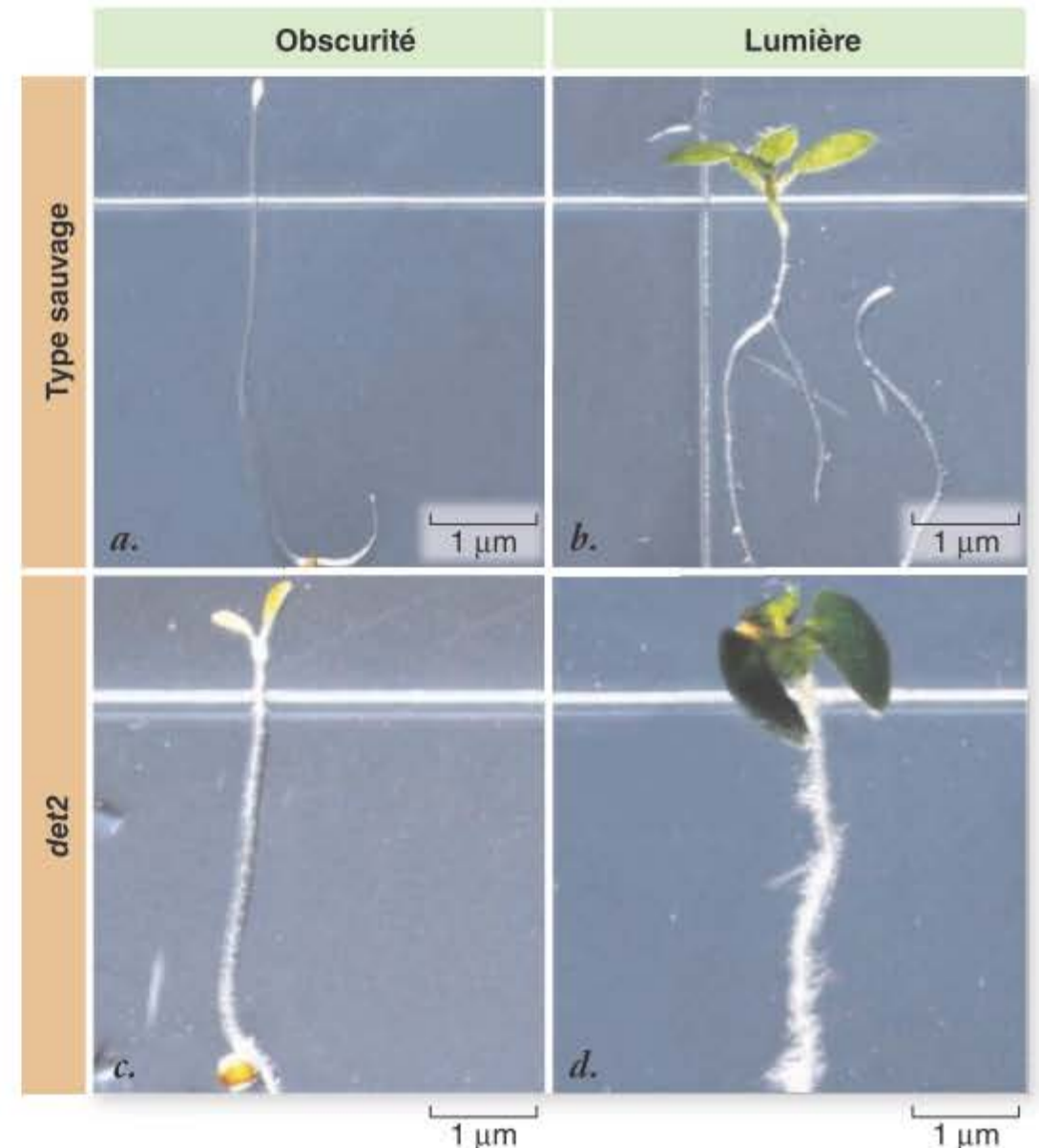


Figure 40.5 L'étiollement est contrôlé par la lumière et le gène *det2* d'*Arabidopsis*. *det2* est nécessaire à l'étiollement de plantes croissant à l'obscurité.

cellulaire, sa transduction en une séquence métabolique et enfin une réponse consistant en une modification de la croissance.

Phototropisme positif des tiges

Les réponses phototropiques comprennent la courbure de tiges et d'autres organes vers la lumière bleue (aux environs de 460 nm) (figure 40.6). Les tiges sont généralement dotées d'un phototropisme positif, c'est-à-dire qu'elles croissent en direction de la source lumineuse, tandis que la plupart des racines ne répondent pas au stimulus

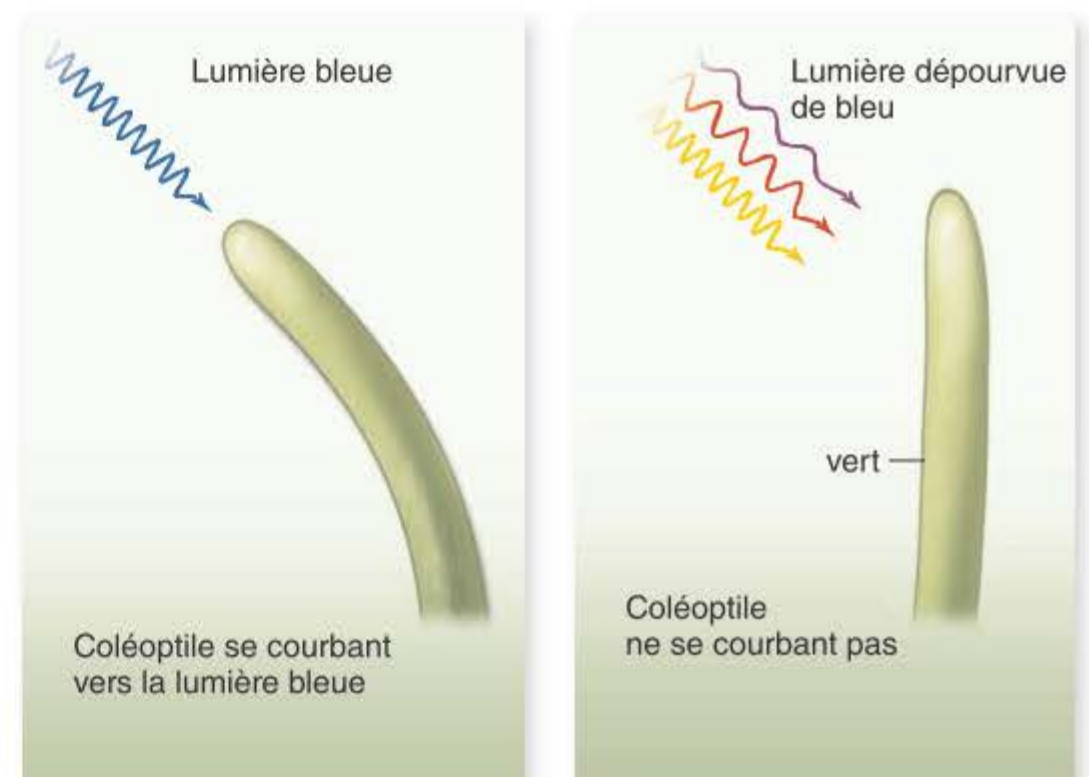


Figure 40.6 Phototropisme. Des coléoptiles d'avoine croissant en direction de la lumière bleue. Les couleurs indiquent la lumière atteignant les coléoptiles. Les flèches indiquent la direction de la lumière.

lumineux, ou, dans des cas exceptionnels, manifestent un léger phototropisme négatif.

Les réactions phototropiques des tiges ont clairement une valeur adaptative assurant une exposition élevée à la lumière disponible. Elles jouent également un rôle important dans la détermination de l'architecture générale de la plante. Les feuilles elles-mêmes peuvent manifester des réactions phototropiques individuelles ; la position des feuilles conditionne fortement l'efficacité photosynthétique de la plante. Une phytohormone dénommée *auxine* (décrite sous la section 40.2) est probablement impliquée dans la plupart, si pas dans toutes les réponses phototropiques.

Les récepteurs de la lumière bleue

L'identification récente de récepteurs de lumière bleue dans les plantes mène à des découvertes passionnantes concernant la façon dont le signal lumineux est connecté à la réponse phototropique. Un récepteur de la lumière bleue, dénommé **phototropine 1 (PHOT1)** a été identifié par la caractérisation d'un mutant ne manifestant pas de réaction phototropique.

La protéine PHOT1 possède deux régions sensibles à la lumière, dont la conformation change en réponse à la lumière bleue. Ce changement active une autre région de la protéine, qui a un rôle de kinase. Le PHOT1, de même qu'un récepteur similaire, le PHOT2, sont des kinases réceptrices propres aux plantes. Une portion de PHOT1 est une kinase qui se phosphoryle elle-même (figure 40.7). Il sera intéressant de découvrir l'histoire de la voie de transduction du signal de PHOT1, qui dévoilera comment les plantes croissent en direction de la lumière.

Les horloges circadiennes sont indépendantes de la lumière mais peuvent être réglées par elle

Les **rythmes circadiens** sont particulièrement communs chez les organismes eucaryotes ; ils sont en relation avec le cycle terrestre jour-nuit, bien que pas exactement ajustés au cycle de 24 heures (on connaît en outre des rythmes plus courts et d'autres beaucoup plus longs).

Jean de Mairan, un astronome français, fut le premier à identifier les rythmes circadiens, en 1729. Il étudiait la sensitive, *Mimosa pudica*, plante qui replie ses folioles et ses feuilles la nuit. Lorsque de Mairan plaçait les plantes dans l'obscurité continue, elles continuaient à «dor-

mir» et à «veiller» comme elles le faisaient quand elles étaient exposées à la nuit et au jour. Ceci constitue une des quatre caractéristiques d'un rythme circadien : il doit persister en absence d'influence extérieure. Les plantes présentant un rythme circadien ne doivent donc pas forcément subir des cycles jour/nuit pour que leur cycle se poursuive.

Un cycle circadien doit en outre être proche de 24 heures et pouvoir être remis à l'heure ou synchronisé. Bien que les plantes maintenues à l'obscurité conservent un cycle, celui-ci se désynchronise, sa période s'éloignant progressivement de 24 heures. C'est sous l'action du phytochrome et de photorécepteurs de lumière bleue que le cycle est entraîné à se maintenir proche de 24 heures dans les conditions naturelles.

D'autres eucaryotes, les humains entre autres, présentent des rythmes circadiens ; on peut s'en rendre compte à l'occasion de voyages comportant des changements de fuseaux horaires, qui rompent le rythme et requièrent une resynchronisation.

Une autre caractéristique d'un cycle circadien est que l'horloge est capable de compenser des différences de température de sorte que la durée du cycle reste inchangée. Ceci est unique en considération de ce qu'on connaît des réactions biochimiques, dont les vitesses varient presque toujours significativement avec la température.

Il semble que des horloges circadiennes aient vu le jour indépendamment chez divers organismes au cours de l'évolution.

Les mouvements réversibles des feuilles soumis au rythme circadien, décrits plus haut, sont actionnés par des variations de pression de turgescence ; on décrira ce type de changements plus loin (section 40.3).

Synthèse 40.1

Les plantes croissent et se développent en réponse à des signaux du milieu extérieur. Le phytochrome, un récepteur de lumières rouge ou rouge lointain, transfère de l'information, alors que la chlorophylle transfère de l'énergie. Le phytochrome influence la germination, l'élongation des tiges et d'autres aspects de la croissance. Le phototropisme est une croissance dirigée en réponse à la lumière ; il est contrôlé par un récepteur de lumière bleue. Les rythmes circadiens sont des cycles de 24 heures entretenus par le cycle jour-nuit.

- En quoi la possession simultanée des pigments phytochrome et chlorophylle constitue-t-elle un avantage ?

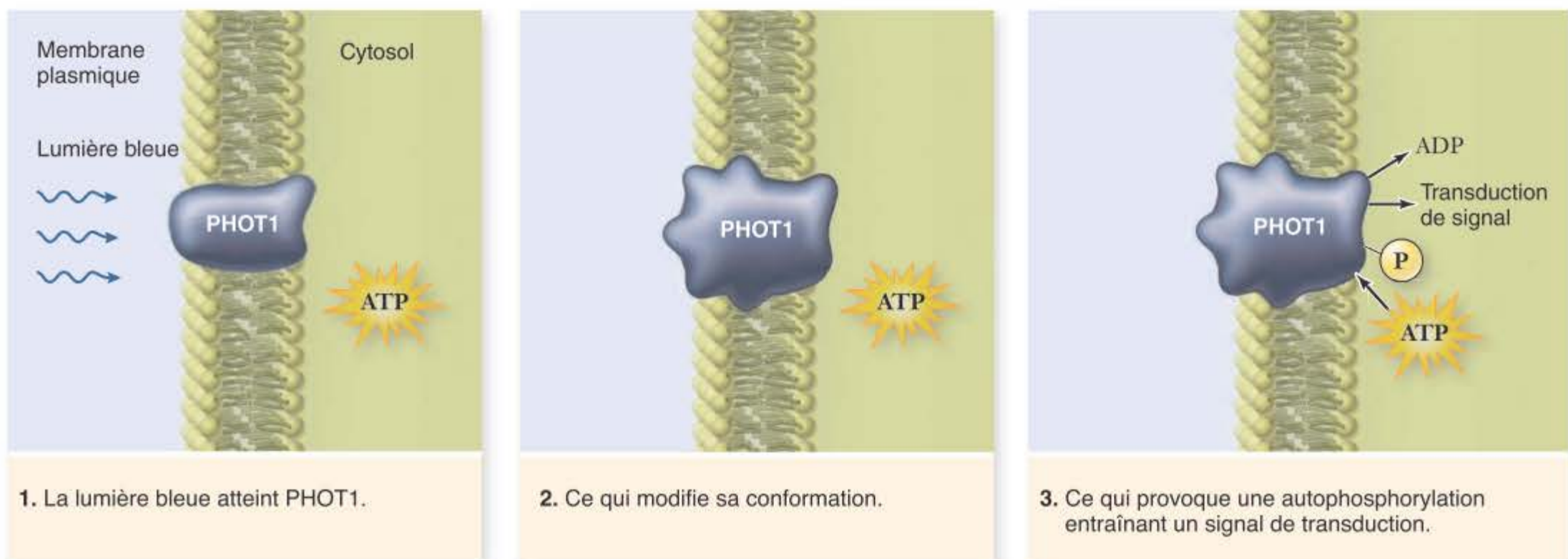


Figure 40.7 Récepteur de lumière bleue. La lumière bleue active la région sensible à la lumière de PHOT1, qui à son tour stimule l'autophosphorylation de la région kinase de PHOT1. Cette opération constitue la première étape d'une voie de transduction de signal menant à la croissance phototropique.

40.2 Les réponses à la gravité

Objectifs

1. Identifier les structures qui détectent la gravité dans les cellules
2. Expliquer comment les tiges et les racines se courbent en réponse à la gravité

Si une plante en pot est disposée horizontalement, la pousse se courbe et croît vers le haut. Le même phénomène se produit lorsqu'une tempête provoque la verse dans un champ. Ce sont deux exemples de **gravitropisme**, réponse d'une plante au champ gravitationnel terrestre (figure 40.8). Compte tenu de ce que la croissance des plantes est également influencée par la lumière, il est important de séparer les effets du phototropisme lors de l'étude du gravitropisme.

Les plantes s'orientent selon le champ gravitationnel : aperçu

Des réponses à la pesanteur sont présentes lors de la germination, la radicule et la tige croissant respectivement vers le bas et vers le haut. Comment se fait-il que la réponse de la tige au champ de gravitation soit *négative* (croissance à l'encontre de la pesanteur) alors que celle de la racine est positive ? Les auxines jouent un rôle essentiel dans les réponses gravitropiques, mais elles ne sont peut-être pas la seule manière de transmettre l'information gravitropique dans la plante. La possibilité d'expérimenter en apesanteur dans la navette spatiale et la station spatiale internationale a accéléré la recherche dans ce domaine. L'analyse de mutants en matière de gravitropisme a également amélioré notre compréhension du phénomène. Il semble que quatre étapes mènent à la réponse à la gravité :

1. La pesanteur est perçue par une cellule.
2. Un signal mécanique est converti en signal physiologique dans cette cellule.
3. Le signal physiologique est transféré dans d'autres cellules.
4. Une élongation cellulaire différentielle se réalise dans les cellules situées dans les parties supérieures et inférieures de la racine ou de la tige.



Figure 40.8 Réponse à la gravité. Ce plant de tomate a été placé horizontalement pendant sept semaines. Noter la réponse négative de la tige à la gravité.

Question Où faut-il s'attendre à trouver les concentrations les plus élevées en auxine dans la plante ?

Le mécanisme de perception de la gravité est en débat. Dans la tige, les cellules perceptrices de la gravité (statocytes) se trouvent dans l'endoderme qui entoure les tissus conducteurs le long de l'axe de la tige (figure 40.9a) et le signal se dirige vers les cellules épidermiques (l'endoderme n'est bien visible qu'aux niveaux de l'hypocotyle et de l'épicotyle). Dans la racine, c'est au niveau de la coiffe qu'a lieu la perception de la gravité, d'où un signal est transmis dans la zone d'élongation, provoquant l'élongation différentielle des cellules (figure 40.9b).

Tant dans les racines que dans les tiges, des amyloplastes sédimment en direction du centre du champ gravitationnel et sont peut-être impliqués dans la perception de la gravité. Ces amyloplastes interagissent avec le cytosquelette. Il est certain que l'auxine joue un rôle dans la transmission d'un signal depuis les cellules sensibles à la gravité jusqu'au site de réaction, où a lieu la croissance. Le lien entre amyloplastes et auxines n'est pas encore bien compris.

La tige se courbe vers le haut, à l'encontre du centre de gravité

L'augmentation de concentration de l'auxine dans la région de la tige tournée vers le sol a pour conséquence que les cellules y grandissent plus que celles de la zone supérieure. Il en résulte une courbure de la tige vers

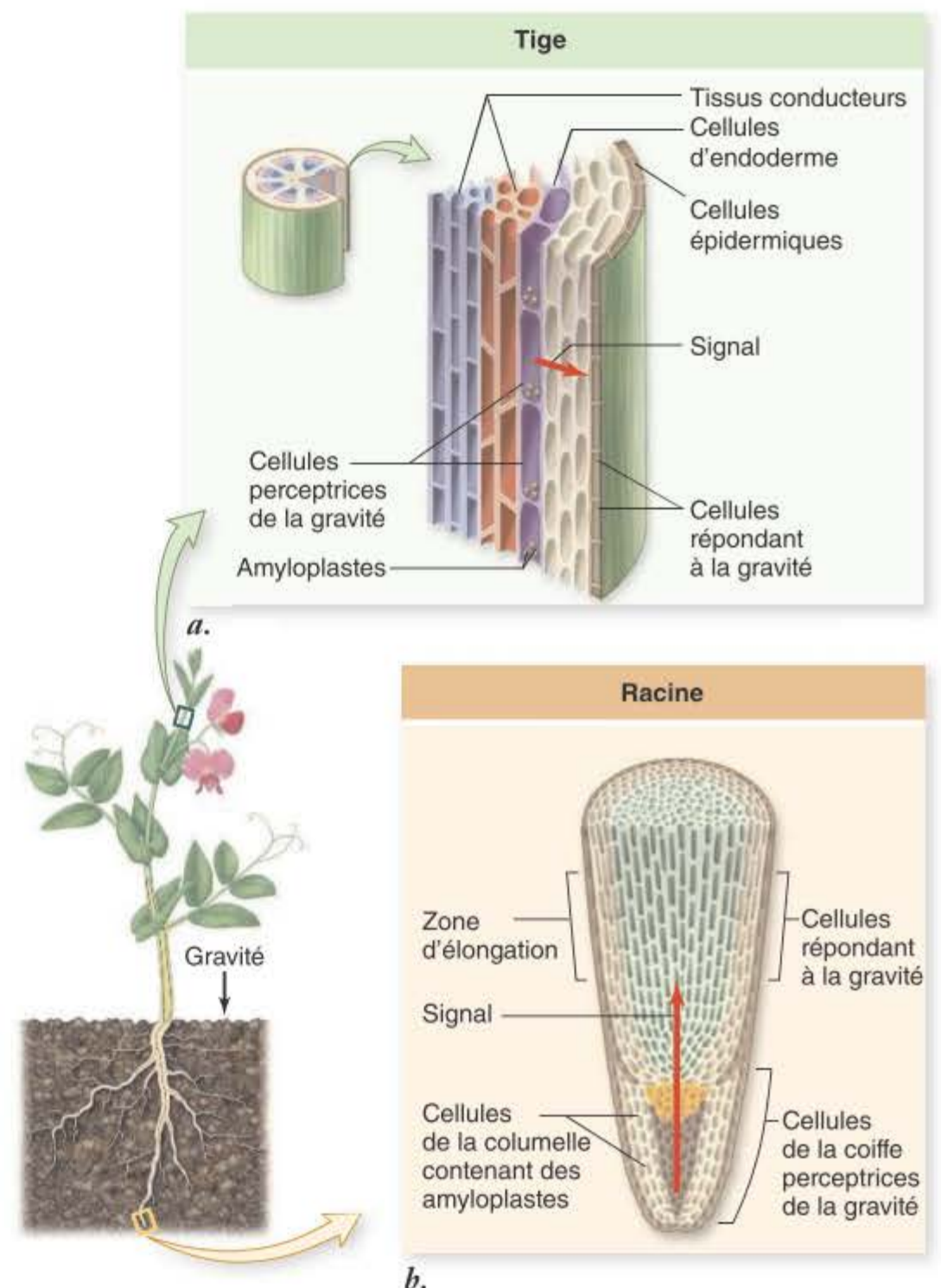


Figure 40.9 Sites de perception de la gravité et de réponse, dans la racine et la tige.

le haut, à l'encontre de la force de pesanteur ; autrement dit, une *réponse gravitropique négative*.

De telles différences de concentration n'ont pas été aussi clairement démontrées en ce qui concerne la racine. Il n'en reste pas moins que les zones supérieures d'une racine couchée horizontalement croissent plus rapidement que les zones sous-jacentes, avec pour conséquence une croissance de la racine vers le bas ; on parle de *réponse gravitropique positive*.

Deux mutants d'*Arabidopsis*, *scarecrow* (*scr*) et *short root* (*shr*), ont été identifiés par le phénotype aberrant de leurs racines, mais le gravitropisme de leurs tiges est également affecté (figure 40.10). Les deux gènes sont nécessaires au développement normal de l'endoderme (voir figure 36.16). En absence d'un endoderme fonctionnel, contenant des amyloplastes, les tiges ne réagissent pas normalement à la pesanteur.

La racine s'oriente vers le centre de gravité

Dans les racines, les cellules perceptrices de la gravité sont situées dans la coiffe, et les cellules qui croissent de manière différentielle se trouvent dans la zone distale d'élongation, la plus proche de la coiffe. La question de savoir comment l'information est transférée de l'une à l'autre de ces zones reste intrigante. L'auxine est peut-être impliquée, mais si on bloque le transport d'auxine, le tropisme a malgré tout lieu dans la zone distale d'élongation. On a émis l'hypothèse d'un signal de nature électrique, impliquant une polarisation de membranes, et cette hypothèse fut testée à bord de la navette spatiale ; le mécanisme exact n'est cependant pas encore connu.

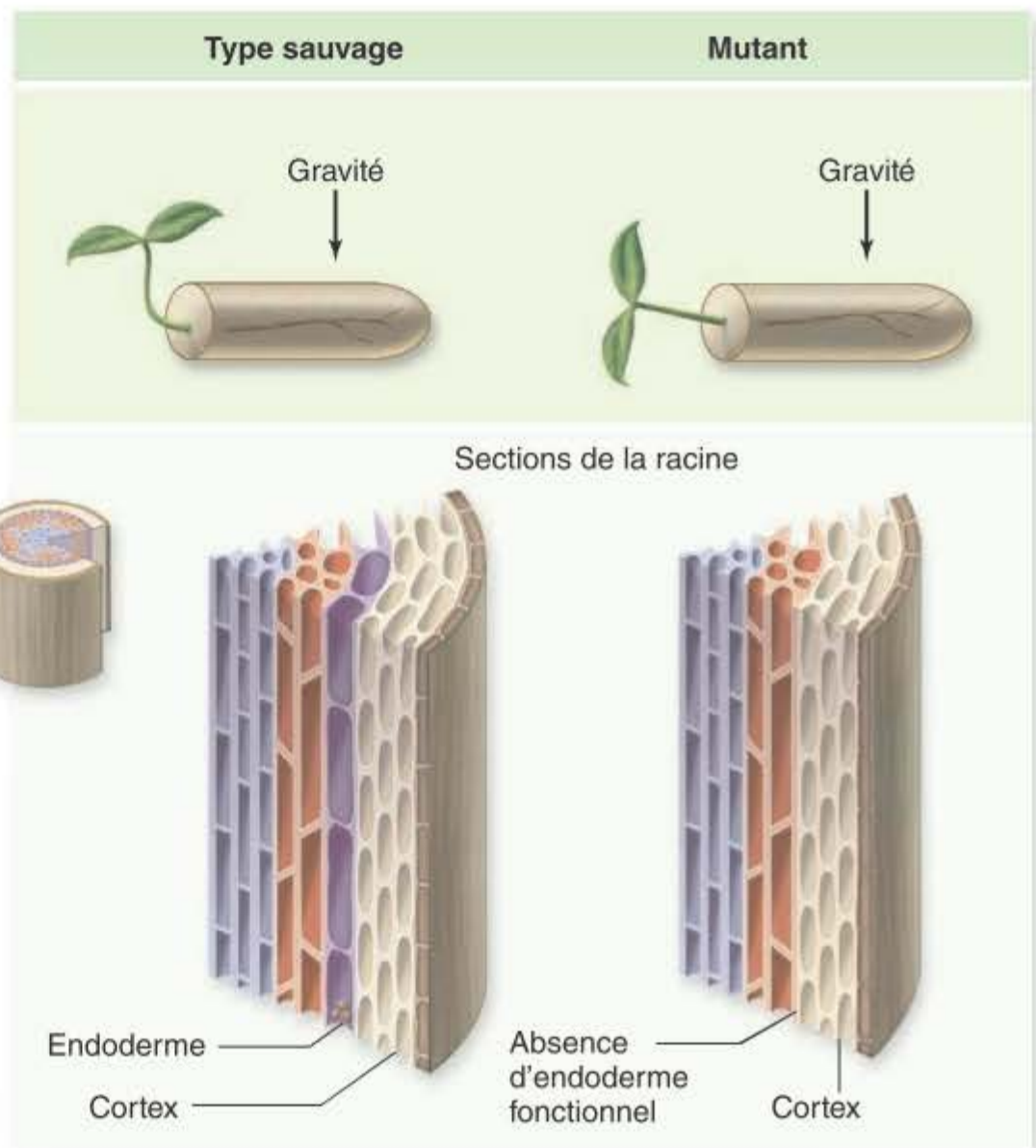
Les mutants auxiniques confirment le rôle essentiel des auxines dans le gravitropisme des racines, même si les auxines ne sont pas impliquées dans la transmission du signal depuis la coiffe jusqu'à la zone d'élongation. Des mutations empêchant l'influx et l'efflux d'auxine élimine la réponse gravitropique en altérant le transport directionnel de cette hormone.

Il peut être surprenant d'apprendre que dans les forêts pluviales des tropiques les racines de certaines plantes croissent vers le haut au lieu de réaliser le gravitropisme positif caractéristique des autres racines. Il se fait que l'eau de pluie dissout des nutriments, lors de son passage par la canopée luxuriante de la forêt et ensuite au cours de son ruissellement le long des troncs. Cette eau représente une source de nutriments pour les racines plus sûre que l'eau du sol, pauvre en éléments nutritifs. L'explication de cette observation sur base des hypothèses actuelles constitue un défi. Il a été suggéré que les racines sont plus sensibles à l'auxine que les tiges et que les auxines peuvent en fait inhiber la croissance du côté de la racine orientée vers le sol, avec pour résultat un géotropisme positif. Il est possible que dans les plantes tropicales décrites ci-dessus, la sensibilité des racines aux auxines soit réduite.

Synthèse 40.2

Le gravitropisme est la réponse des plantes à la gravité. Dans les cellules de l'endoderme des tiges et dans celles de la coiffe des racines, des amyloplastes sédimentent, permettant à la plante de percevoir la direction de l'attraction gravitationnelle. En réponse les cellules situées du côté de la tige orientée vers le sol, ou du côté de la racine orientée vers le ciel, croissent plus rapidement que celles situées de l'autre côté ; il en résulte une courbure vers le haut pour la tige, vers le bas pour la racine.

- *Qu'advierait-il de la forme d'une plante croissant en condition d'apesanteur, par exemple dans un satellite en orbite ?*



b.

Figure 40.10 Les amyloplastes de l'endoderme de la tige sont nécessaires au gravitropisme. *a.* La racine des mutants *scr* et *shr* d'*Arabidopsis* ont un développement anormal car elle ne possède pas d'assise endodermique différenciée. *b.* Le défaut d'endoderme de la racine s'étend dans la tige, supprimant la réponse gravitropique positive de celle-ci.

40.3 Les réponses aux stimulus mécaniques

Objectifs

1. Définir la thigmomorphogénèse
2. Comparer thigmotropisme et thigmonastie
3. Expliquer pourquoi le mouvement des feuilles de la sensitive n'est pas un exemple de tropisme

Des plantes réagissent de différentes façons au toucher et à d'autres stimulus, selon l'espèce considérée et le type de stimulus. Dans certains cas, la plante change de forme de manière permanente, processus appelé **thigmomorphogénèse** ; des arbres soumis à des vents unidirectionnels fréquents représentent un bon exemple de ce phénomène (voir la photo d'introduction du chapitre). D'autres réponses, comme celle de la sensitive (*Mimosa pudica*), sont rapides et réversibles. De telles réponses ne constituent pas des tropismes ; elles sont dues à des changements de potentiel hydrique de cellules, entraînant des mouvements de turgescence ; on parle alors de **thigmonastie**.

Des réponses irréversibles sont déclenchées par le toucher

Le **thigmotropisme** est une croissance orientée d'une plante ou d'une partie de plante suite au contact d'un objet ou sous l'action du vent. La thigmonastie est très semblable au thigmotropisme sauf que l'orientation de la croissance n'est pas déterminée par la direction du signal.

Des plantes grandes et sveltes sont plus susceptibles de se briser sous l'effet du vent ou de la pluie que des plantes ramassées, aux entrenœuds courts. Des signaux du milieu extérieur, comme des vents dominants ou le frottement d'une plante sur une plante voisine suffisent à induire un changement morphogénétique menant à la formation d'entrenœuds courts et larges. Dans certains cas, le simple fait de toucher du doigt une tige de manière répétée suffit à provoquer une modification de la croissance.

Certaines plantes produisent des tiges transformées en vrilles, dont la fonction est d'accrocher la plante à un support externe (figure 40.11). Lorsqu'une vrille entre en contact avec un objet, des cellules épidermiques spécialisées perçoivent le contact et induisent une croissance asymétrique, entraînant la vrille à s'enrouler autour de l'objet, parfois dans un délai aussi court que 3 à 10 minutes. L'auxine et l'éthylène semblent impliqués dans les mouvements de la vrille et sont capables d'induire l'enroulement en absence de tout stimulus de contact. Il est étonnant que les vrilles de certaines espèces se tournent vers le site du stimulus (croissance thigmotropique), tandis que celles d'autres espèces se tournent toujours dans le sens horlogique, quel que soit le côté de la vrille qui entre en contact avec l'objet. Chez certaines plantes, comme la clématite, le liseron et la cuscute, ce sont des pétioles ou des tiges non modifiées qui s'enroulent autour de tiges ou d'autres supports.

La réponse au toucher sans doute la plus spectaculaire est la fermeture brusque de la feuille de dionée. Comme décrit au chapitre 38, les feuilles modifiées de la dionée se ferment en réponse à un stimulus de contact, piégeant ainsi des insectes ou d'autres sources potentielles de protéines ; la fermeture du piège ne prend pas plus de 0,5 secondes. C'est l'augmentation de volume de cellules de l'épiderme ou du méso-



Figure 40.11 Thigmotropisme. Le thigmotropisme de ces tiges volubiles provoque leur enroulement autour de l'objet avec lequel elles sont entrées en contact.

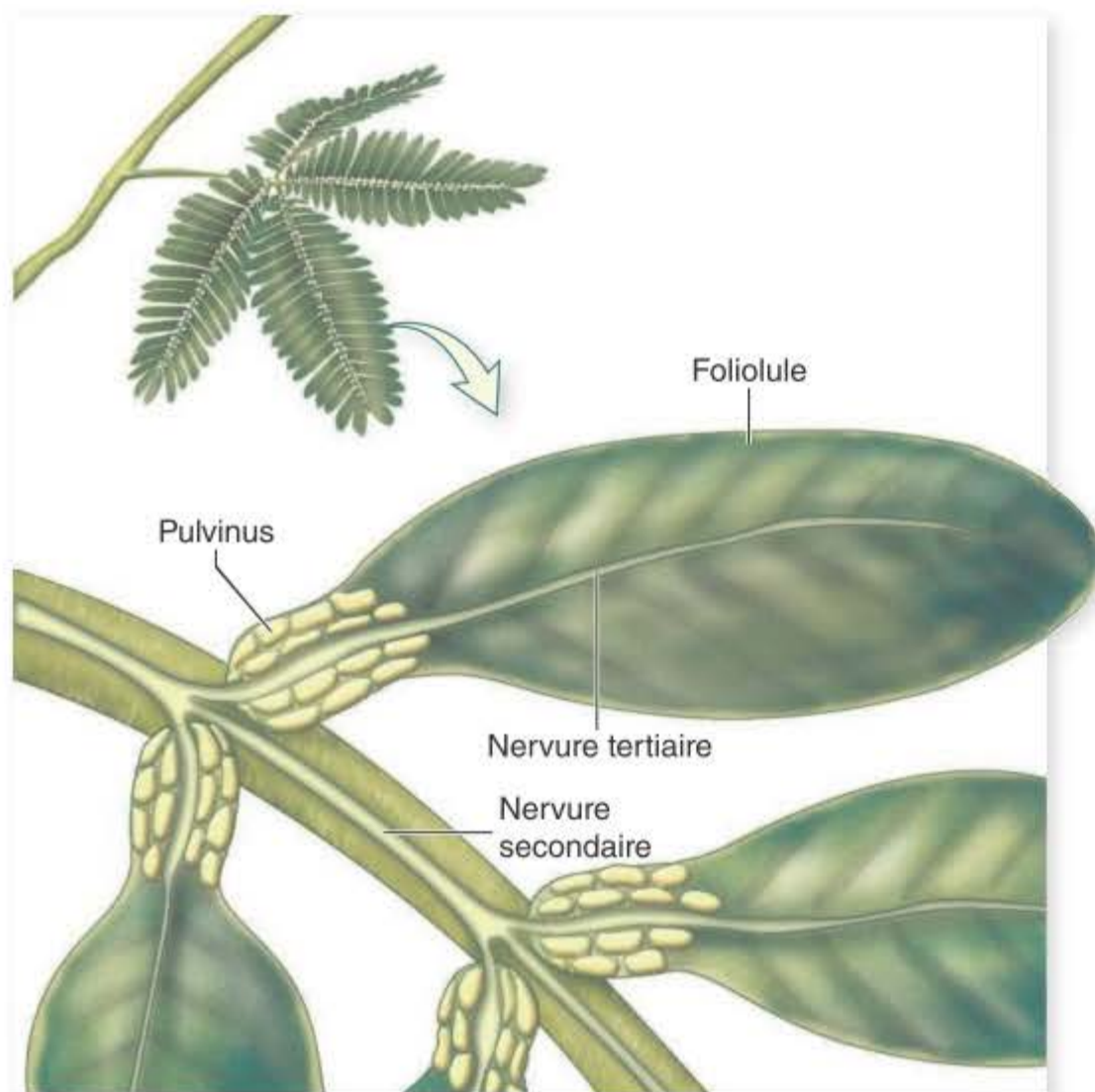
phylle qui provoque la fermeture du piège ; la vitesse de fermeture est assurée par la forme de la feuille, dont les lobes passent brusquement de concave à convexe (par rapport au centre du piège). Ce qui est particulièrement étonnant c'est que les cellules de la face abaxiale de la feuille croissent effectivement ; leur paroi s'assouplit en réponse à un signal électrique qui circule dans la feuille lorsque les trichomes sensibles de l'épiderme adaxial sont heurtés et la forte pression de turgescence de l'eau des cellules impliquées gonfle les cellules dont les parois sont assouplies. Ce mécanisme de croissance est différent des autres mouvements de turgescence (dont il sera brièvement question plus loin) ; dans le cas présent, l'eau impliquée dans la croissance est présente dans les cellules avant le début de l'opération, et non transférée en réponse au signal électrique.

Lorsqu'une proie digestible est capturée, le piège se rouvre environ 24 heures plus tard, suite à la croissance des cellules de la face adaxiale de la feuille. Une feuille de dionée ne peut être excitée qu'environ quatre fois avant de mourir, vraisemblablement en raison de l'énergie considérable requise par l'opération.

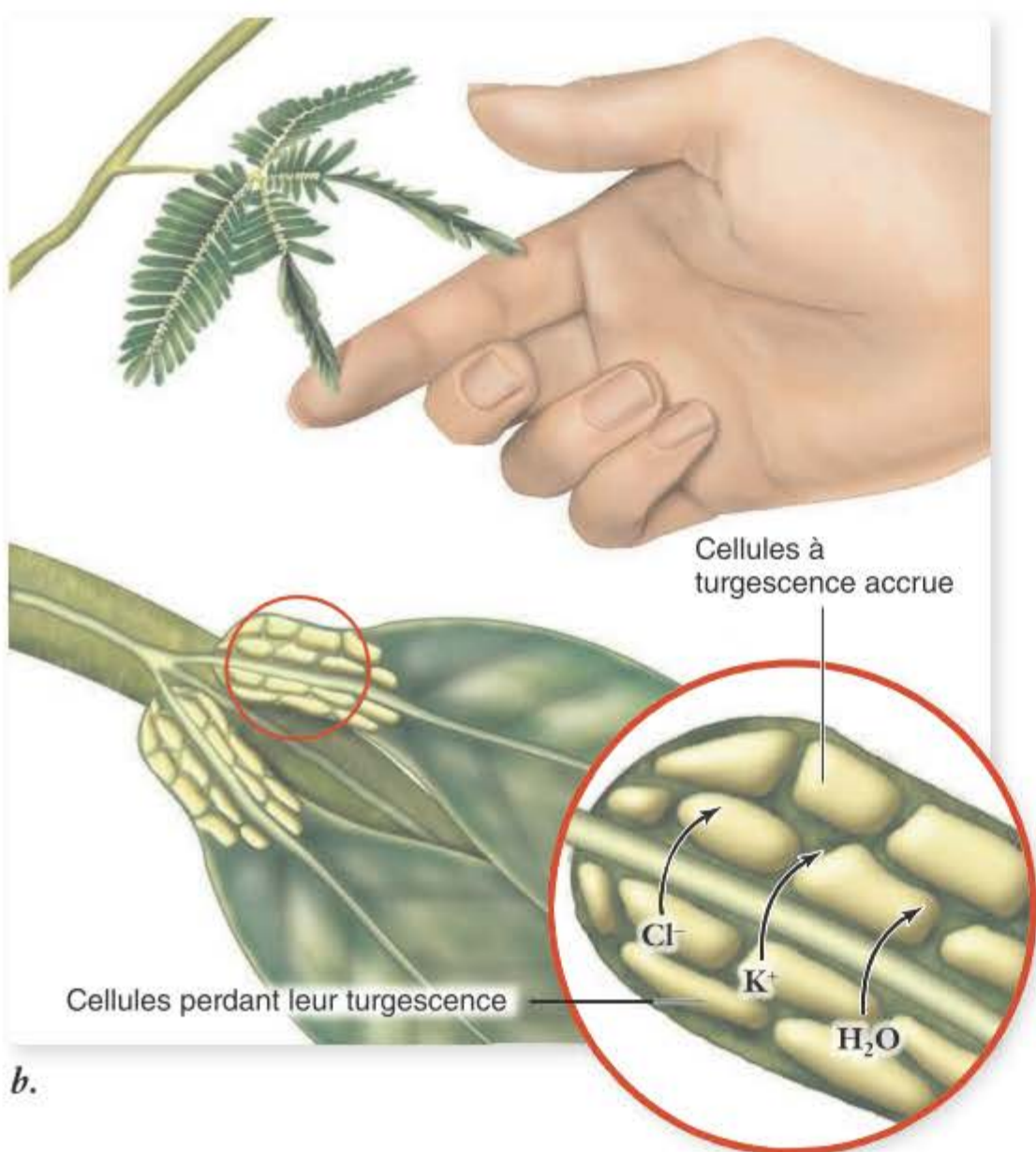
Arabidopsis constitue un modèle précieux pour l'étude des réponses des plantes au contact. Un gène a été identifié, qui est exprimé 100 fois plus 10 à 30 minutes après un contact. Le gène code une protéine similaire à la calmoduline, qui fixe Ca^{2+} , impliquée dans de nombreux processus physiologiques. Compte tenu de la valeur de la génétique moléculaire pour décortiquer les voies menant d'un signal extérieur à une réponse sous forme de croissance, ce gène de contact fournit une première étape prometteuse dans la compréhension de la réaction des plantes au toucher.

Les réponses réversibles au toucher et à d'autres stimulus font intervenir la pression de turgescence

Contrairement aux tropismes, certains mouvements de plantes induits par contact ne sont pas basés sur des processus de croissance mais plutôt sur des variations, réversibles, de turgescence de cellules spécialisées. La turgescence est la pression régnant dans une cellule sous l'effet de l'eau qui y pénètre par diffusion, comme décrit au chapitre 37. Si de l'eau quitte une cellule turgescence, celle-ci se dégonfle, provoquant un mou-



a.



b.

Figure 40.12 a. Les limbes de *Mimosa* sont divisés en quatre folioles, divisées chacune en de nombreuses foliolules ; à la base de chacune des feuilles, folioles et foliolules se trouve une structure gonflée appelée pulvinus. b. Lorsque des feuilles sont touchées, des ions quittent les cellules situées dans une moitié des pulvinus ; l'eau suit par osmose et la diminution de pression de turgescence d'un des côtés des pulvinus provoque le plissement des feuilles, folioles et foliolules.

vement de la plante ; de l'eau qui pénètre dans une cellule flasque provoque aussi un mouvement, suite à la reprise de turgescence de la cellule.

De nombreuses plantes, entre autres au sein de la famille des Légumineuses (Fabacées), effectuent des mouvements foliaires en réponse à un contact ou à d'autres stimulus. Ces changements d'orientation des feuilles sont principalement associés à des changements rapides de turgescence dans les pulvinus, renflements pluricellulaires situés à la base de chaque feuille, foliole ou foliolule des deux côtés de leur nervure. Lorsque des feuilles munies de pulvinus, comme celles de la sensitive (*Mimosa pudica*), sont stimulées par le vent, la chaleur, le toucher ou, dans certains cas une lumière intense, un signal électrique est généré. Celui-ci est traduit en un signal chimique donnant lieu à la migration d'ions potassium depuis les cellules situées dans une moitié du pulvinus jusqu'aux espaces intercellulaires de l'autre moitié ; il en résulte une osmose rapide d'un côté du pulvinus. La perte de turgescence dans une moitié du pulvinus force la feuille, la foliole et la foliolule à se plier. Dans la sensitive ce phénomène est particulièrement rapide, il se produit une ou deux secondes après que les feuilles aient été touchées (figure 40.12). Dans un intervalle d'environ 15 à 30 minutes, l'eau rediffuse généralement dans les cellules d'où elle provenait, et la feuille reprend sa position originelle.

Certains mouvements de turgescence sont déclenchés par la lumière. Les feuilles de diverses plantes suivent le soleil, leurs limbes s'orientant perpendiculairement à son rayonnement ; on connaît cependant peu de choses sur le mécanisme de ce mouvement dirigé. De telles feuilles peuvent bouger assez rapidement (jusqu'à 15° par heure) ; leur mouvement maximise la photosynthèse et est analogue à celui des panneaux solaires conçus pour suivre le soleil (figure 40.13).

Certains des changements réversibles les plus familiers parmi ceux qui sont déterminés par la pression de turgescence sont les rythmes circadiens réalisés par des feuilles et des fleurs qui s'épanouissent le jour et se referment la nuit ou vice versa. Les fleurs de belles-de-nuit (*Mirabilis jalapa*) par exemple s'ouvrent l'après-midi, celles de l'onagre (*Oenothera*) s'ouvrent la nuit. On a déjà vu que les folioles de sensitive se relèvent aussi la nuit. Les feuilles de haricot sont horizontales le jour, quand leurs pulvinus sont turgescents, mais prennent une orientation plus ou moins verticale la nuit lorsque leurs pulvinus perdent leur turgescence (figure 40.14). Ces mouvements de repos réduisent la transpiration durant la nuit, tandis que la surface photosynthétique est optimisée pendant la journée.



Figure 40.13 Héliotropisme. Les fleurs de tournesol (*Helianthus annuus*) suivent le mouvement du soleil chaque jour.

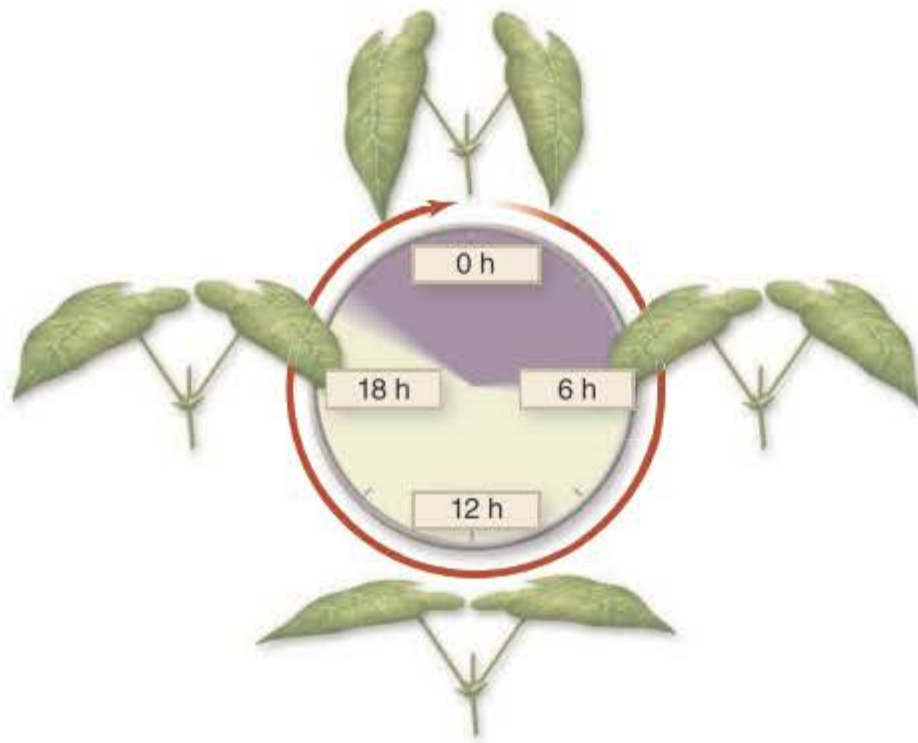


Figure 40.14 Mouvements nyctinastiques des feuilles de haricot (*Phaseolus vulgaris*). Les limbes des feuilles de haricot se disposent horizontalement pendant la journée, verticalement la nuit.

Synthèse 40.3

La thigmomorphogenèse est un changement de croissance en réponse à un stress mécanique (contact physique ou vent). Le thigmotropisme est une croissance directionnelle, tandis que la thigmonastie ne l'est pas. Un tropisme est une réponse de croissance irréversible ; un mouvement déclenché par un contact est réversible et basé sur des changements de pression de turgescence.

- Quels avantages une plante tire-t-elle de feuilles se pliant suite à une stimulation ?

40.4 Les réponses à l'eau et à la température

Objectifs

1. Identifier les facteurs de l'environnement menant à la dormance
2. Expliquer pourquoi la dormance des graines est une innovation importante dans l'évolution
3. Identifier les types de biomolécules le plus directement affectées par les températures basses ou élevées

Il arrive qu'une modification de la direction de la croissance ne suffise pas à protéger la plante de conditions difficiles. La capacité d'arrêter de croître et de se mettre en état de dormance lorsque les conditions deviennent défavorables, par exemple lors de changements de saisons, constitue un atout pour la survie. L'exemple extrême est celui de la dormance des graines, mais il existe des exemples de stratégies intermédiaires permettant de se mettre à l'abri de périodes de stress.

Les plantes ont aussi développé des adaptations à des fluctuations de température à court terme, comme celles qui se produisent lors de

vagues de chaleur ou de froid. Ces stratégies comprennent des changements de composition des membranes et la synthèse de protéines de choc thermique.

La dormance est une réponse à l'eau, à la température ou à la lumière

En régions tempérées, on associe généralement dormance et hiver, saison durant laquelle le gel et l'inaccessibilité de l'eau qui l'accompagne rendent la croissance de la plupart des plantes impossible. Pendant cette saison, les bourgeons des arbres et arbustes décidus sont dormants et les méristèmes apicaux restent bien protégés sous des écailles enveloppantes. Les herbes pérennes passent l'hiver dans le sol à l'état de tiges ou de racines épaisses emplies de matières de réserves. Beaucoup d'autres plantes, parmi lesquelles la plupart des annuelles, passent l'hiver à l'état de graines. La dormance des graines débute souvent en automne, avec la chute des feuilles.

L'abscission d'organes

Les feuilles des plantes décidues sont souvent tombées lorsque la plante entre en état de dormance ; le processus menant à la chute des feuilles ou d'autres organes se nomme **abscission**.

L'abscission peut être utile avant même que la dormance soit effective. Des feuilles ombragées par exemple, dont la photosynthèse n'est plus productive, sont éliminées. Les pétales, qui sont des feuilles modifiées, peuvent subir la sénescence dès que la pollinisation a eu lieu. Les fleurs d'orchidées restent longtemps fraîches ; dès que leur pollinisation est assurée cependant, un changement hormonal se déclenche, qui induit la sénescence des pétales. Ce comportement a du sens en termes d'allocation des ressources énergétiques, puisque les pétales ne sont plus nécessaires pour attirer des pollinisateurs. Un avantage de l'abscission est qu'elle permet d'économiser des ressources par l'élimination de certains puits.

Sur une plus grande échelle, les plantes décidues des régions tempérées produisent de nouvelles feuilles au printemps, puis les perdent à l'automne. Dans les régions tropicales cependant, la production de feuilles et leur abscission par certaines espèces sont corrélées aux saisons humide et sèche. Les plantes sempervirentes, la plupart des conifères entre autres, réalisent généralement un renouvellement complet de leurs feuilles tous les deux à sept ans, perdant périodiquement certaines d'entre elles, mais pas toutes à la fois.

L'abscission comporte des changements au niveau d'une *zone d'abscission* située à la base du pétiole (figure 40.15). Les jeunes feuilles produisent des hormones (spécialement des cytokinines) qui inhibent le développement d'assises spécialisées de cellules dans la zone d'abscission. Lorsqu'une feuille vieillit, des changements hormonaux se produisent, qui provoquent la différenciation de deux assises cellulaires. Une *couche protectrice*, parfois épaisse de plusieurs couches de cellules, se développe à la base du pétiole ; ses cellules s'imprègnent de subérine, imperméable. Une *couche séparatrice* se forme sur la face orientée vers le limbe ; ses cellules subissent parfois des divisions, gonflent et deviennent gélatineuses.

Lorsque les températures chutent, ou lorsque la durée et l'intensité de la lumière diminuent, ou encore à la suite d'autres modifications du milieu, des enzymes dégradent les pectines de la lamelle mitoyenne des cellules de cette assise. Sous l'action du vent ou de la pluie, la feuille se sépare alors facilement de la tige, laissant une cicatrice foliaire hermétique qui protège la plante de l'invasion par des microorganismes.

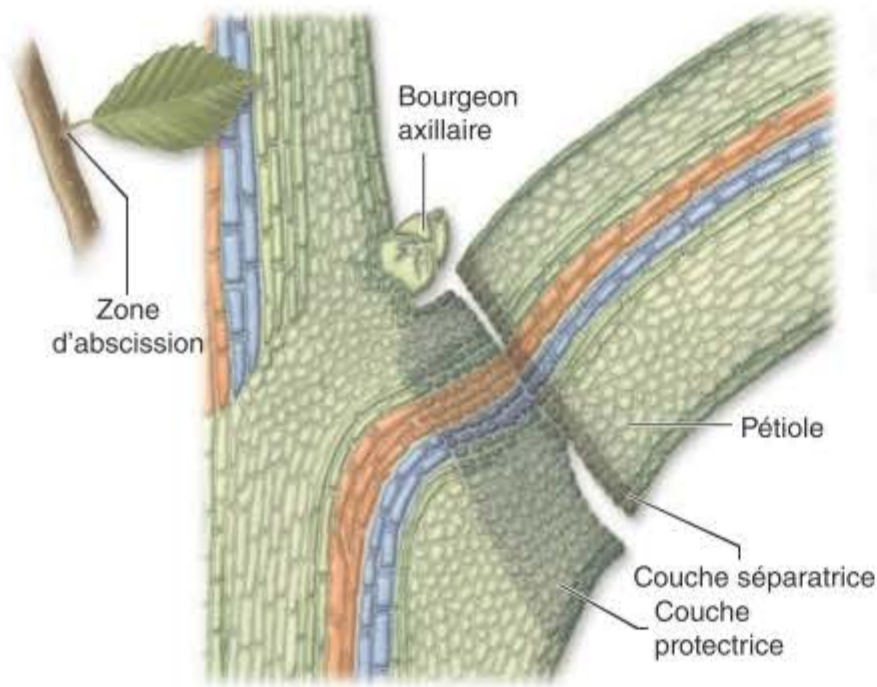


Figure 40.15 **Abscission foliaire.** Des changements hormonaux dans la zone d'abscission des feuilles induisent l'abscission. Deux couches de cellules s'y différencient respectivement en une couche protectrice et en une couche séparatrice ; dans cette dernière les pectines se dégradent, permettant une abscission aisée de la feuille sous l'effet du vent ou de la pluie.

Pendant que la zone d'abscission se développe, la chlorophylle présente dans la feuille se dégrade, révélant les pigments caroténoïdes, jaunes et oranges, jusqu'alors masqués par la coloration verte intense des chlorophylles. Des *anthocyanes* et des *bétalaines* s'accumulent aussi parfois, dans les vacuoles des cellules foliaires, contribuant elles aussi à la gamme de couleurs des feuilles automnales (voir figure 40.16).

Dormance des graines

La dormance des graines constitue une innovation extraordinaire dans l'évolution des plantes à graines : elle permet aux graines d'attendre pour germer que les conditions soient favorables au développement de la plantule. C'est un processus complexe, enclenché par une augmentation de concentration d'acide abscissique (ABA), qui mène la graine en état de dormance (figure 40.17). La synthèse d'ARN et de protéines diminue tandis que la graine se déshydrate et que le spermoderme durcit, constituant une « capsule temporelle » pour l'embryon.

Certaines graines peuvent rester dans cet état de dormance pendant des centaines et même milliers d'années. Dans les régions à saison sèche, la dormance des graines a lieu principalement durant cette saison. Les pluies déclenchent la germination lorsque les conditions de survie sont meilleures.



Figure 40.16 **Changement de couleur des feuilles au cours de la préparation à l'abscission**

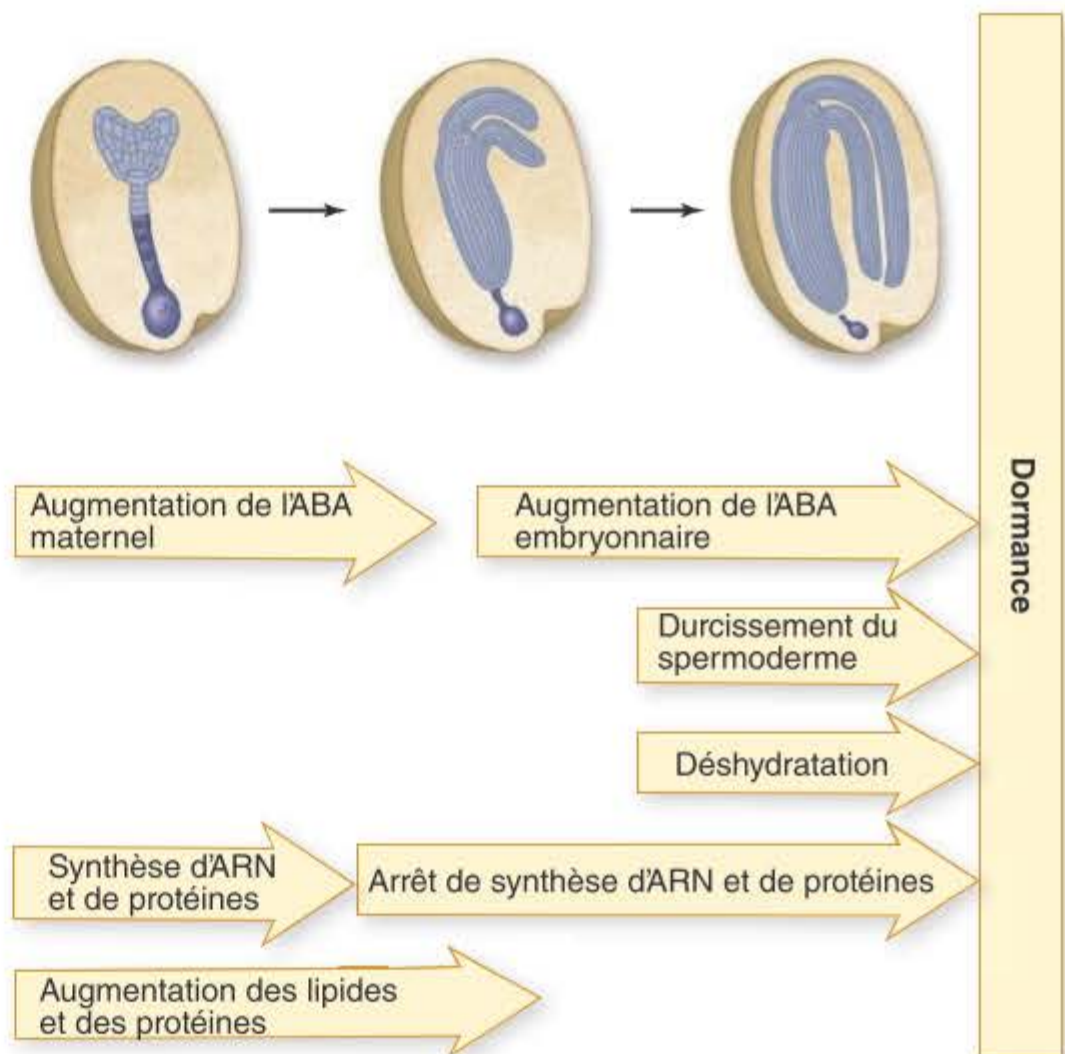


Figure 40.17 **Dormance des graines.** L'accumulation de réserves nutritives, la différenciation du spermoderme et la déshydratation sont des étapes préalables nécessaires à l'entrée en dormance ; celle-ci requiert de l'acide abscissique (ABA) provenant du tissu maternel et du tissu embryonnaire.

Les plantes annuelles sont fréquentes dans les régions à saisons sèches. Les graines sont idéales pour permettre aux plantes de survivre durant ces saisons où la disponibilité en eau est insuffisante pour permettre la croissance. Lorsqu'il pleut, les graines germent et la plante croît rapidement, s'étant adaptée à la brièveté relative des périodes où l'eau est disponible.

Après une période de longueur appropriée et dans des conditions de milieu favorables, la dormance des bourgeons, des tiges souterraines, des racines et des graines est levée. Les exigences varient selon les espèces. Certaines graines par exemple germent durant les saisons froides tandis que leur germination est inhibée par les températures élevées. Les variations de la durée du jour ont une influence spectaculaire sur la dormance ; c'est ainsi que, sous les climats tempérés, l'entrée en dormance des arbres a généralement lieu lorsque la durée du jour raccourcit, alors que la dormance est plus rare chez les arbres des régions proches de l'équateur, où la longueur des jours est presque constante au cours de l'année.

Certaines plantes survivent à des températures extrêmes

Il arrive que des changements rapides de température se produisent et que l'entrée en dormance ne soit pas possible. Comment des plantes survivent-elles à des températures extrêmes ? De nombreuses adaptations, parmi lesquelles des stratégies de réponse rapide, aident certaines plantes à supporter de brusques augmentations ou diminutions de température.

Basses températures

La connaissance de la composition lipidique des membranes d'une plante permet de prédire son degré de sensibilité au froid. Les plantes sont d'autant plus résistantes que leurs lipides sont insaturés ; les lipides saturés se disposent en effet de manière plus dense et se solidifient à température plus élevée que les lipides insaturés (voir chapitre 5). Des

40.5 Les hormones et les systèmes sensoriels

Arabidopsis génétiquement modifiés de manière à contenir un pourcentage plus élevé d'acides gras saturés se sont révélés plus sensibles au froid.

Lors d'un abaissement brusque de température, l'enzyme désaturase transforme les liaisons simples des lipides saturés en liaisons doubles. Ceci abaisse la température à laquelle la membrane devient rigide et ne peut plus fonctionner convenablement.

Même des membranes très insaturées ne suffisent pas à protéger les plantes du gel, car les cellules meurent de déshydratation en raison de la transformation de l'eau liquide en cristaux de glace qui ne peuvent servir au métabolisme. Certaines plantes cependant sont capables de maintenir l'eau en état de surfusion leur permettant de survivre à des températures aussi basses que $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$; dans ces plantes, la formation de cristaux est limitée aux espaces extracellulaires, où ils ne peuvent endommager les organites cellulaires ; leurs cellules doivent en outre être capables de supporter une déshydratation graduelle.

L'acquisition de la tolérance au froid ou au gel lors de chutes de températures s'explique par une augmentation de concentration de solutés. En outre, des protéines antigels empêchent la formation de cristaux de glace. Des cristaux de glace peuvent également se former par nucléation autour de bactéries naturellement présentes à la surface des feuilles, rendant les feuilles plus sensibles aux basses températures ; certaines bactéries ont été génétiquement modifiées de manière telle qu'elles ne provoquent pas de nucléation de cristaux de glace. La pulvérisation, sur le feuillage, de telles bactéries modifiées serait susceptible d'améliorer la tolérance au froid de certaines plantes de culture.

Températures élevées

Les températures élevées sont nuisibles car elles dénaturent les protéines, qui perdent alors leurs fonctions. Si la température augmente brusquement de 5 ou 10°C , des protéines de choc thermique (HSP) sont produites. Ces protéines sont capables de stabiliser d'autres protéines de manière telle qu'elles ne se déplient pas ou ne se plient pas mal suite à l'élévation de température. Dans certains cas, les HSP induites par une augmentation de température protègent également les plantes d'autres stress, entre autres du froid.

Des plantes peuvent survivre à des températures élevées normalement létales à condition d'y être exposées graduellement. On dit que ces plantes ont acquis une *thermotolérance*. L'étude de mutants incapables d'acquérir une thermotolérance, en particulier de mutants *hot* d'*Arabidopsis*, aide à mieux comprendre le phénomène d'acclimatation. Un des gènes *HOT* code une HSP. La caractérisation d'autres gènes *HOT* indique que la synthèse d'HSP ne suffit pas à assurer la thermotolérance ; certains de ces gènes stabilisent les membranes et sont nécessaires à l'activité protéique.

Synthèse 40.4

Des changements saisonniers (température, lumière, disponibilité en eau...) induisent la dormance de plantes ; dans les arbres décidus, l'abscission des feuilles fait partie de l'entrée en dormance. La dormance des graines empêche la germination tant que les conditions du milieu ne sont pas favorables à la croissance. Aux basses températures, les lipides membranaires tendent à se solidifier ; de plus, des cristaux de glace peuvent se former dans les tissus. Aux températures élevées, les protéines sont dénaturées.

- Pourquoi l'abscission des feuilles est-elle avantageuse pour les arbres à feuilles larges, alors que de nouvelles feuilles devront être produites au printemps ?

Objectifs

1. Discuter les propriétés des hormones
2. Comparer auxines et cytokinines
3. Choisir une hormone et schématiser la manière dont elle affecte la transcription de gènes

Les réponses sensorielles qui altèrent la morphologie font appel à des systèmes physiologiques complexes. Nombre de voies de signalisation interne impliquent des hormones végétales, qui sont l'objet de la présente section. Des hormones interviennent dans les réponses à l'environnement de même que dans la régulation interne du développement (voir chapitre 41).

Les hormones régulatrices de la croissance sont liées à l'environnement

Les hormones sont des substances produites en faible, ou même souvent en très faible quantité, dans une partie d'un organisme et transportées dans une autre partie, où elles induisent des réponses physiologiques ou de développement. La manière dont les hormones agissent en une situation donnée est influencée par l'hormone et par le tissu qui reçoit le message.

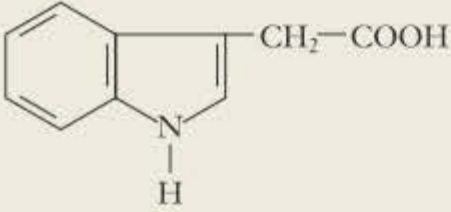
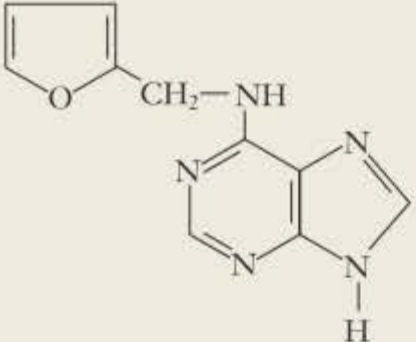
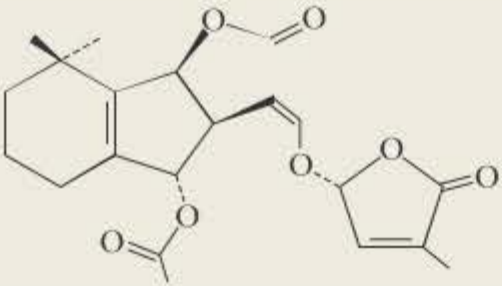
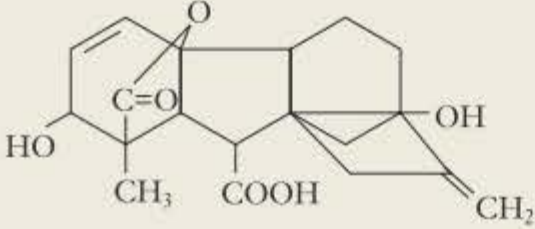
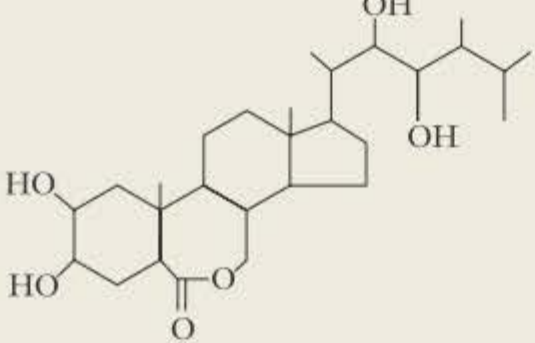
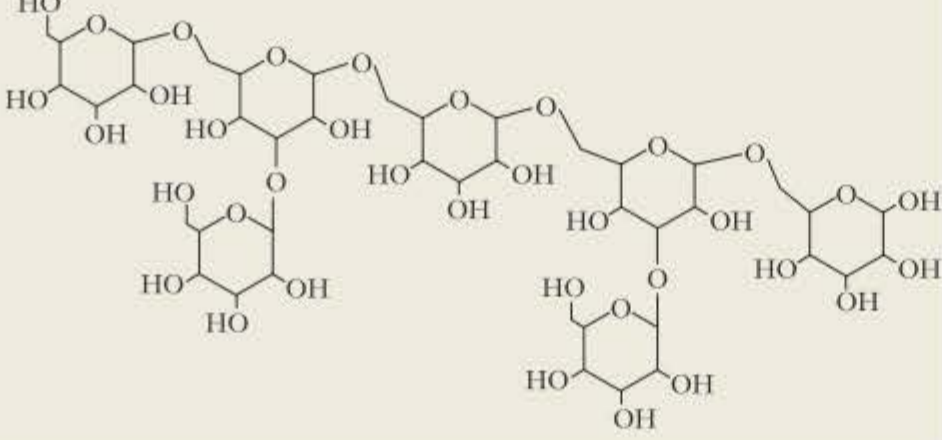

Chez les animaux, les hormones sont habituellement produites en des sites définis, le plus souvent dans des glandes. Chez les plantes, les hormones ne sont pas produites dans des tissus spécialisés. On a identifié huit groupes principaux d'hormones végétales : auxines, cytokinines, strigolactones, gibbérellines, brassinostéroïdes, oligosaccharines, éthylène et acide abscissique (tableau 40.1). La recherche actuelle est centrée sur la biosynthèse des hormones et sur la caractérisation de leurs récepteurs qui sont impliqués dans les voies de transduction du signal. La base moléculaire de la fonction des hormones reste dans une large mesure énigmatique.

Considérant le grand nombre d'aspects du fonctionnement et du développement des plantes dans lesquels des hormones sont impliquées, on se limitera, dans la présente section, à présenter une brève vue d'ensemble de ces hormones. Des exemples spécifiques d'activité d'hormones sont intégrés dans le reste de l'ouvrage à l'occasion de la description de divers aspects spécifiques de la biologie des plantes.

L'auxine intervient dans l'élongation et dans le plan d'organisation des plantes

Les premiers pas vers la découverte d'une hormone végétale, appelée auxine, datent de plus de cent ans. L'auxine accroît la plasticité des parois cellulaires végétales et intervient dans l'élongation des tiges. Les cellules peuvent s'agrandir en réponse à des changements de pression de turgescence, à condition que la plasticité des parois permette leur expansion. L'auxine joue un rôle dans le ramollissement des parois. La découverte de l'auxine et de son rôle dans la croissance des plantes constitue un exemple élégant d'élaboration de protocoles expérimentaux réfléchis, raison pour laquelle elle est exposée ici.

TABLEAU 40.1
Fonctions des principales hormones végétales

	Hormone	Fonctions principales	Sites de production ou de présence
Auxines		Promotion de l'élongation de la tige ; formation de racines adventives ; inhibition de l'abscission foliaire ; promotion de la division cellulaire (en association avec les cytokinines) ; induction de la synthèse d'éthylène ; promotion de la dormance des bourgeons latéraux	Méristèmes apicaux ; autres régions immatures
Cytokinines		Stimulation de la division cellulaire, mais uniquement en présence d'auxine ; promotion du développement des chloroplastes ; synthèse d'enzymes dans les graines germantes ; retardement de la sénescence des feuilles ; promotion de la formation de bourgeons	Méristèmes apicaux des racines ; fruits immatures
Strigolactones		Inhibition de croissance des bourgeons axillaires ; régulation positive de la croissance secondaire ; concentration régulée par les auxines	Racines ; cambium
Gibbérellines		Promotion de l'élongation des tiges ; stimulation de la synthèse d'enzymes dans les graines germantes	Apex de tiges et de racines
Brassinostéroïdes		Fonctions chevauchant celles des auxines et des gibbérellines	Pollen, graines immatures, tiges, feuilles
Oligosaccharines		Défense contre les pathogènes ; implications possibles dans le développement reproducteur	Parois
Éthylène		Contrôle de l'abscission des feuilles, des fleurs et des fruits ; promotion du mûrissement des fruits	Méristèmes apicaux des racines et des tiges ; nœuds ; fleurs vieillissantes ; fruits mûrissant

TABEAU 40.1 Fonctions des principales hormones végétales (suite)

Hormone	Fonctions principales	Sites de production ou de présence
<p>Acide abscissique</p> 	<p>Inhibition de la croissance des bourgeons ; contrôle de la fermeture des stomates ; un certain contrôle de la dormance des graines ; inhibition des effets d'autres hormones</p>	<p>Feuilles, fruits, coiffes, graines</p>

Découverte de l'auxine

Vers la fin de sa vie, le grand évolutionniste Charles Darwin se voua de plus en plus à l'étude des plantes. En 1880, il publia, avec son fils Francis, un ouvrage intitulé *The Power of Movement of Plants*. Ils y présentaient les expériences systématiques qu'ils avaient effectuées concernant la réponse des plantes à la lumière, réponse qui reçut le nom de phototropisme. Ils utilisaient comme matériel expérimental des plantules d'avoine (*Avena sativa*) et d'alpiste des Canaries (*Phalaris canariensis*), sur lesquelles ils firent de nombreuses observations.

Charles et Francis Darwin savaient que des plantules éclairées unilatéralement se courbaient fortement vers la lumière. Lorsqu'ils recouvraient le sommet de la pousse d'un mince tube de verre, celle-ci se courbait comme si elle n'était pas couverte. Si par contre ils remplaçaient le tube de verre par un capuchon métallique qui ne permettait pas à la lumière d'atteindre l'apex de la pousse, celle-ci ne se courbait pas (figure 40.18). Ils montrèrent en outre que le fait d'entourer d'une feuille métallique la région de la pousse sous-jacente à son sommet n'empêchait pas la courbure.

Pour expliquer ces observations inattendues, les Darwin émirent l'hypothèse que les tiges éclairées unilatéralement se courbent en direction de la lumière en réponse à une « influence » qui est transmise de haut en bas, depuis sa source, située à l'apex.

Quelque trente ans plus tard, les physiologistes danois Peter Boysen-Jensen et hongrois Arpad Paal démontrèrent alors, indépendamment, que le stimulus provoquant la courbure était d'origine chimique. Ils montrèrent que si l'apex d'une plantule de graminée était excisé et ensuite remis en place non sans avoir intercalé un petit bloc d'agar le séparant du reste de la plantule, celle-ci croissait comme si rien ne s'était passé. Il apparaissait évident que quelque chose passait du sommet de la plantule jusqu'à la région où se produisait la courbure, en traversant le bloc d'agar.

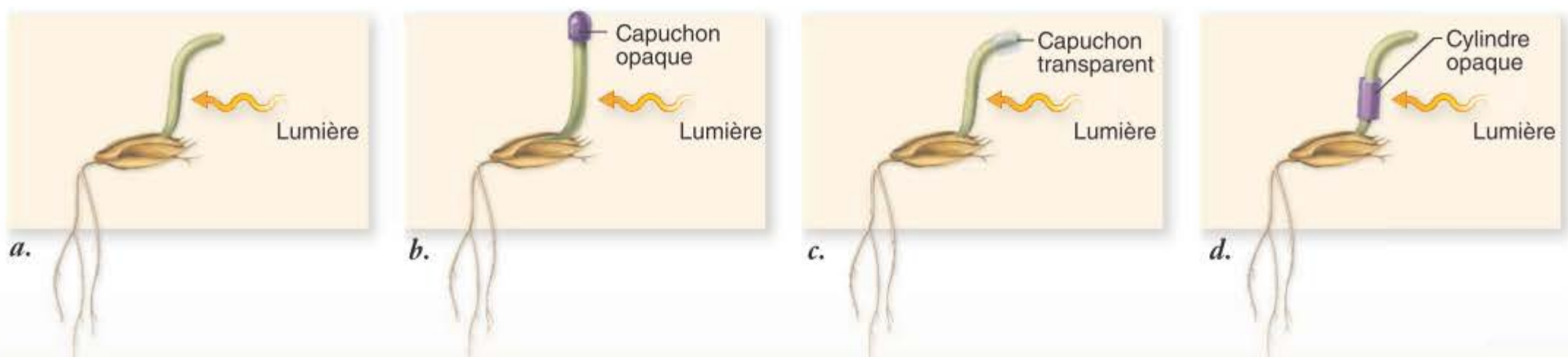
? **Question** Sur base des expériences de Paal, suggérer un mécanisme expliquant pourquoi des plantules se courbent vers la lumière.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse : l'apex des plantes détecte la direction de la lumière.

Prédiction : l'apex de la tige d'une plantule de graminée croîtra vers la source lumineuse s'il n'est pas recouvert.

Expérience : on réalise quatre traitements : a. Plantule non traitée ; b. Plantule dont l'apex est couvert d'un capuchon opaque ; c. Plantule dont l'apex est couvert d'un capuchon transparent ; d. Cylindre opaque disposé sous l'apex.



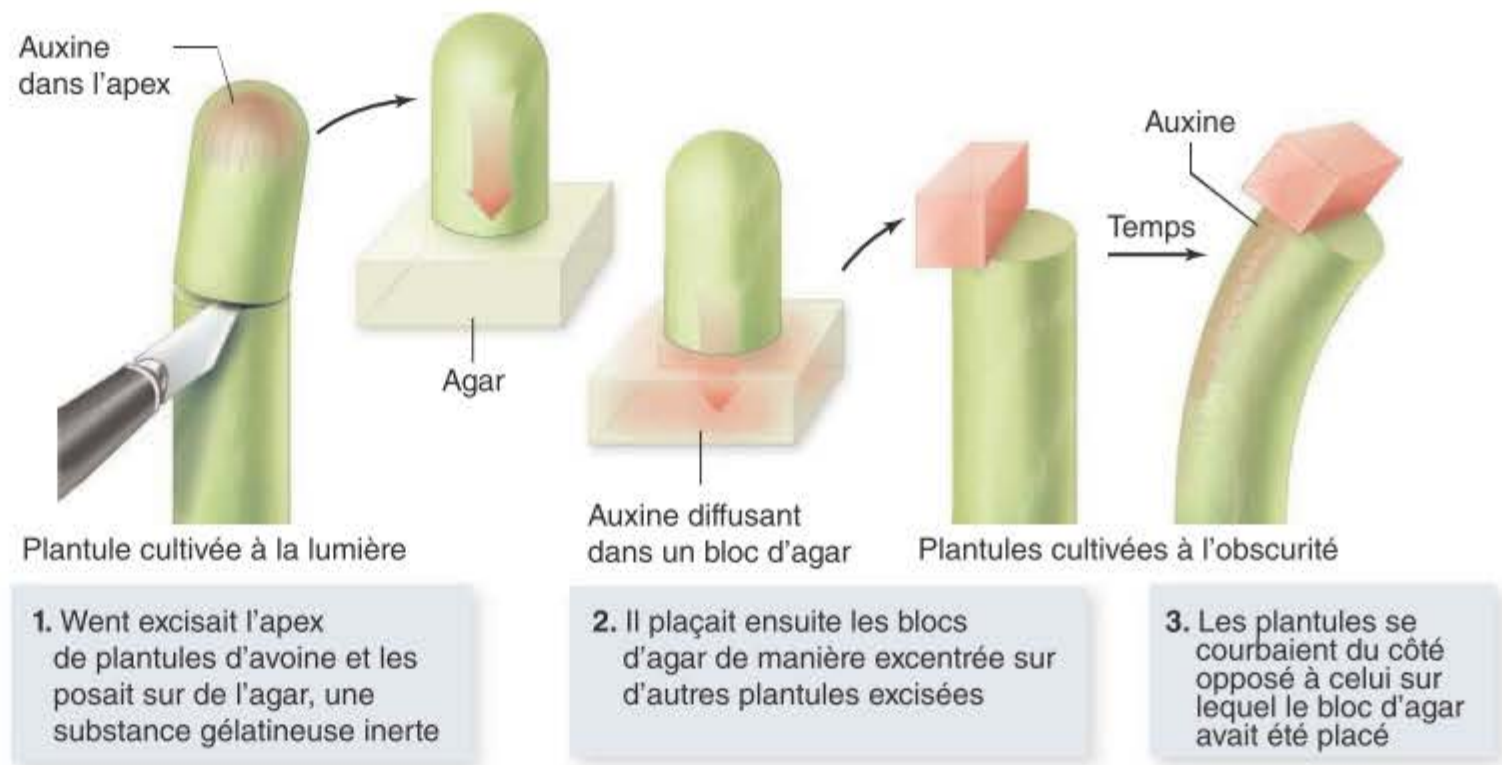
Résultat : a. La plantule témoin se courbe normalement vers la source lumineuse ; b. Pas de courbure ; c. Courbure ; d. Courbure.

Conclusion : en réponse à la lumière, une « influence » provoquant la courbure est transmise de l'apex de la tige vers la zone sous-jacente, où se réalise la courbure.

Expériences complémentaires : Comment pourrait-on déterminer si la réponse à la lumière dans l'apex implique le mouvement d'un signal d'un côté de la tige vers l'autre côté ? (Suggestion : voir la figure 40.19).

Figure 40.18 Les apex de tiges perçoivent un faisceau lumineux unidirectionnel

Figure 40.19 L'expérience de Frits Went. Went conclut qu'une substance, qu'il dénomma *auxine*, promeut l'élongation des cellules et que cette substance s'accumule du côté de la plantule d'avoine opposé à la face éclairée.



En 1926, le physiologiste hollandais Fritz Went fit faire un pas important aux expériences de Paal. Went excisa des pointes de plantules d'avoine qui avaient été éclairées normalement et les disposa sur de l'agar. Il mena la même opération en partant de plantules qui avaient été maintenues à l'obscurité. Went découpa ensuite des petits blocs de l'agar sur lequel il avait déposé les pointes des plantules cultivées à la lumière et les disposa de manière excentrée au sommet des plantules décapitées qui avaient été maintenues à l'obscurité (figure 40.19). Bien que ces plantules n'aient pas été exposées elles-mêmes à la lumière, elles se courbèrent du côté opposé à celui sur lequel le bloc d'agar était déposé.

Comme témoin, Went déposa des blocs d'agar pur sur des plantules décapitées et nota soit une absence d'effet, soit une légère courbure du côté où les blocs d'agar avaient été déposés. Finalement, Went excisa des segments de portions inférieures de plantules cultivées à la lumière et posa ces segments sur le sommet décapité de plantules cultivées à l'obscurité ; ici encore, il n'observa aucun effet.

Les résultats de ses expériences permirent à Went d'établir que la substance qui avait diffusé dans l'agar à partir des pointes de plantules cultivées à la lumière provoquait la courbure de plantules qui auraient normalement dû rester droites. Il montra aussi que ce messenger chimique stimulait la croissance des cellules de la plantule situées du côté où il se déversait par comparaison avec la croissance des cellules situées du côté opposé (figure 40.20). En d'autres mots, la substance augmente l'élongation des cellules. Il donna le nom d'*auxine* à la substance qu'il avait mise en évidence.

encore provoquer la migration de l'auxine du côté éclairé de la pousse vers le côté maintenu à l'ombre. C'est cette troisième hypothèse qui s'est vérifiée. Dans une expérience simple mais efficace le botaniste états-unien Winslow Briggs inséra verticalement une mince lame de mica transparent entre la partie éclairée d'une tige et la partie non éclairée (figure 40.21). Il constata que la lumière unilatérale ne provoque pas de courbure dans ce cas et que les concentrations en auxine des parties éclairées et non éclairées sont semblables. Il en conclut que la réponse normale de la plante à une lumière unilatérale implique une migration de l'auxine de côté éclairé vers le côté non éclairé et que la barrière de mica empêchait la réponse en bloquant cette migration.

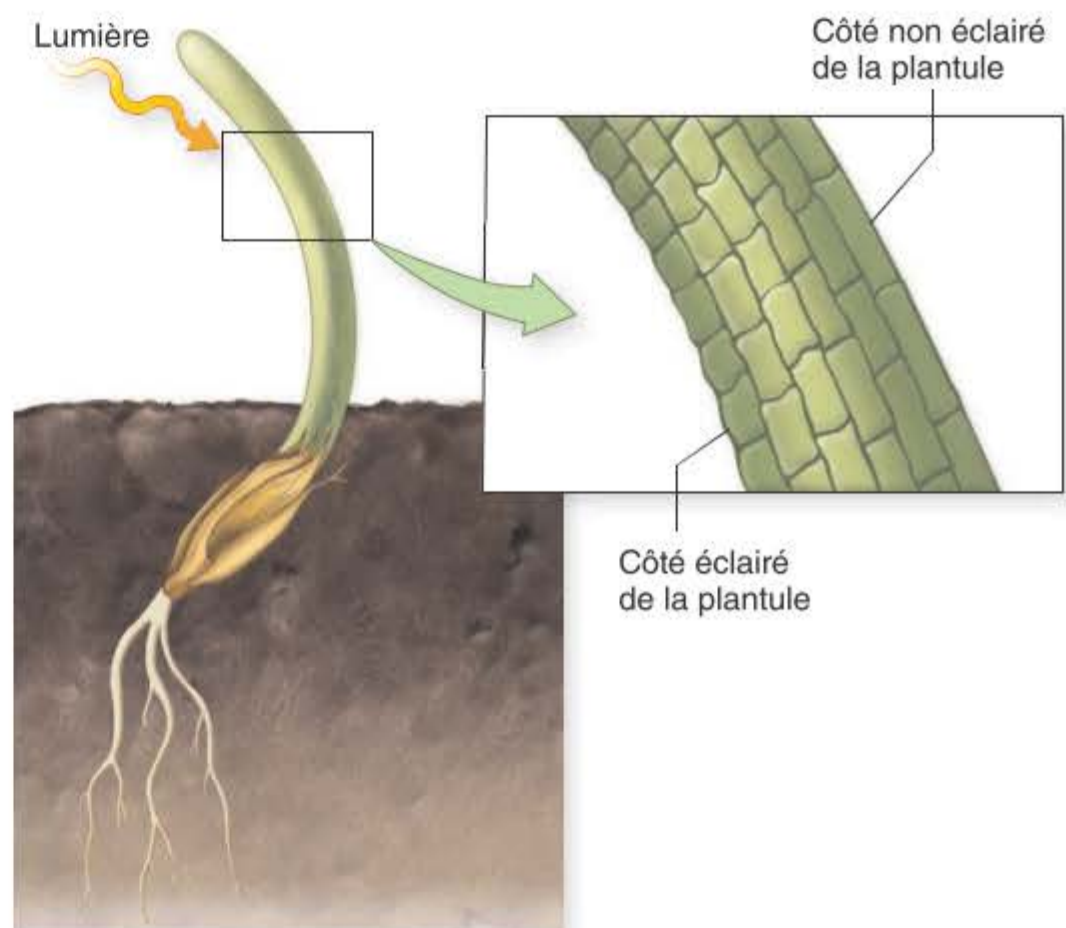
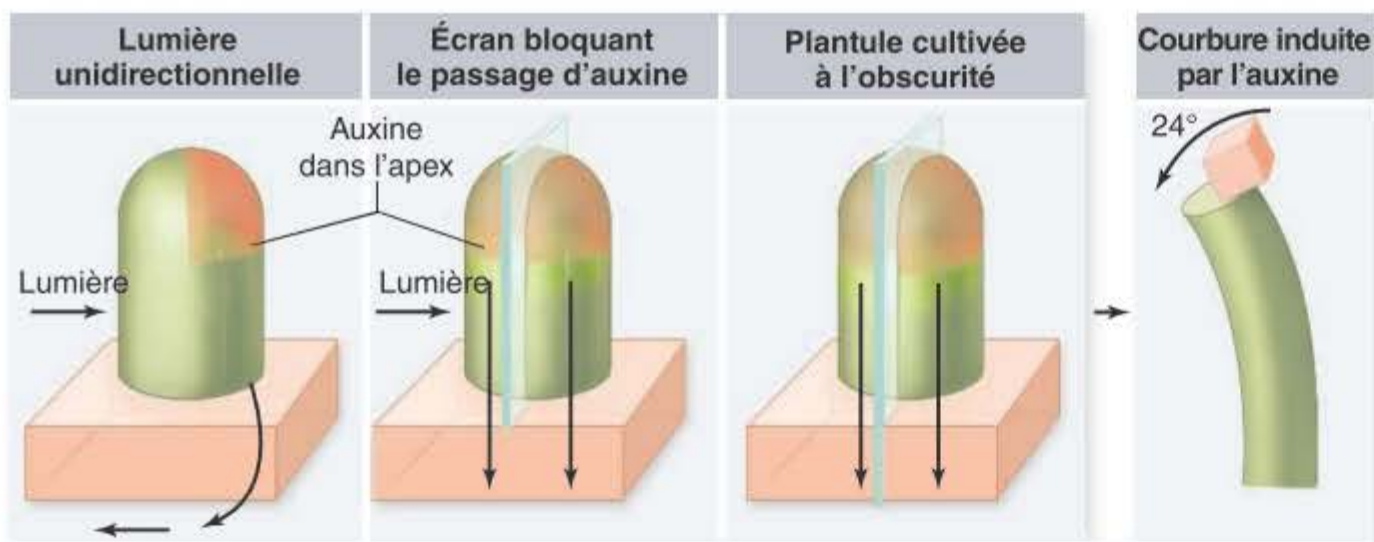


Figure 40.20 L'auxine provoque l'élongation des cellules du côté non exposé à la lumière. Les cellules non éclairées contiennent plus d'auxine et grandissent plus vite que les cellules éclairées, ce qui provoque une courbure dirigée vers la source lumineuse. Des expériences ultérieures montrèrent comment la teneur en auxine est plus élevée du côté ombragé.

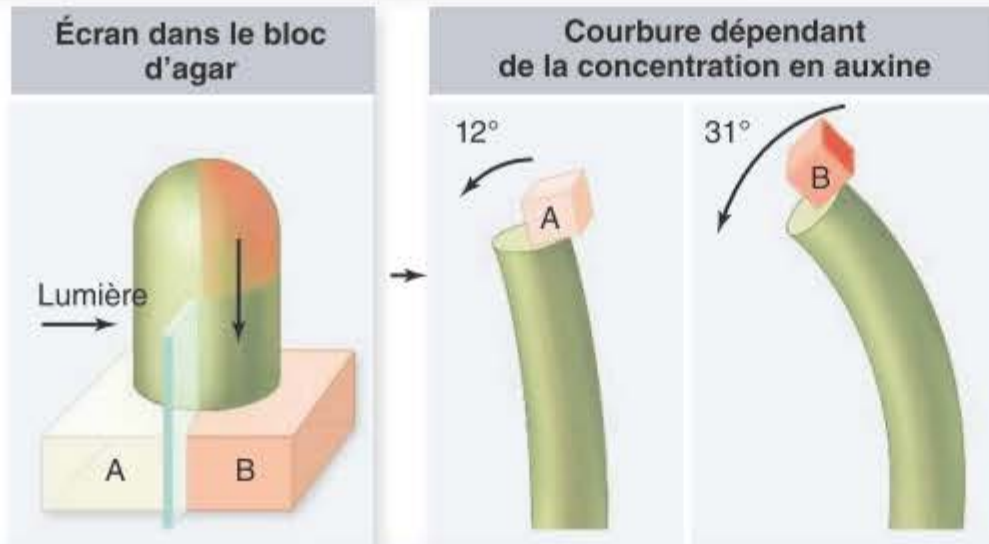
Analyse de données Les expériences de Went requièrent la capacité de l'expérimentateur de distinguer courbure et non courbure des tiges. Expliquer comment quantifier ce degré de courbure.

Les effets de l'auxine

L'action des auxines adapte la plante à son environnement d'une manière qui lui est hautement avantageuse. Elle promeut la croissance et l'élongation et facilite la réponse de la plante à son environnement. Des signaux provenant du milieu influencent directement la distribution de l'auxine dans la plante. Comment l'environnement, et spécifiquement la lumière, exerce-t-elle cette influence ? Théoriquement, la lumière pourrait détruire l'auxine, diminuer la sensibilité des cellules à l'auxine, ou



La quantité d'auxine produite par l'apex éclairé d'un seul côté est la même, qu'un écran divise ou non l'apex, et est la même que celle produite par un apex non éclairé. Les trois blocs d'agar provoquent en effet la même courbure sur une plantule décapitée.



La séparation de la base de l'apex et du bloc d'agar donne lieu à deux blocs d'agar dont la concentration en auxine est différente, et qui produisent donc des angles de courbure différents lorsqu'ils sont placés sur des plantules décapitées.

Figure 40.21 Phototropisme et auxine : les expériences de Winslow Briggs. Une lumière directionnelle provoque l'accumulation d'auxine dans la région non éclairée de l'apex, auxine qui migre verticalement dans la tige sous-jacente. L'insertion de barrières dans l'apex révèle que la lumière affecte le déplacement de l'auxine plutôt que sa vitesse de synthèse.

Les effets des auxines sont nombreux et variés. Les auxines stimulent l'activité du cambium et des tissus conducteurs. Elles sont présentes en grande quantité dans le pollen et jouent un rôle essentiel dans le développement des fruits. Des auxines synthétiques sont utilisées commercialement à cet effet : normalement, les fruits ne se développent pas si la fécondation n'a pas eu lieu et si les graines ne sont pas présentes, mais dans de nombreux cas ils le font si on leur applique des auxines. La pollinisation peut induire la libération d'auxine chez certaines espèces, menant au développement du fruit avant même qu'il y ait fécondation.

Mode de fonctionnement des auxines

En dépit de cette longue histoire des recherches sur les auxines, le mécanisme moléculaire de leur action est mal compris. La structure chimique de l'auxine naturelle la plus courante, l'**acide indolyl acétique (AIA)**, ressemble à celle de l'acide aminé tryptophane, à partir duquel il est probablement synthétisé par les plantes (figure 40.22).

Une protéine fixatrice de l'auxine (ABP1) se fixe sur un récepteur de membrane, initiant ainsi une voie de signalisation qui contrôle l'entrée de la cellule dans le cycle cellulaire. Cette voie de l'ABP1 est essentielle pour le rôle de l'auxine dans la division cellulaire.

Plus récemment, on a identifié deux familles de protéines intervenant dans des changements rapides, induits par l'auxine, de l'expression de gènes : les facteurs de réponse à l'auxine (ARF) et les protéines Aux/IAA. La transcription peut être soit stimulée soit supprimée par les ARF, qui se fixent sur l'ADN ; quant aux protéines Aux/IAA, elles interviennent un peu plus tôt dans la voie de réponse à l'auxine : elles répriment, en s'y fixant, les protéines qui activent l'expression des gènes *ARF*.

Les gènes *ARF* sont activés quand les protéines Aux/IAA sont dégradées dans un protéasome après marquage par l'ubiquitine. La liaison de l'auxine avec une protéine ARF ne suffit pas à initier l'expression de gène en réponse au signal de l'auxine, à cause de la répression de

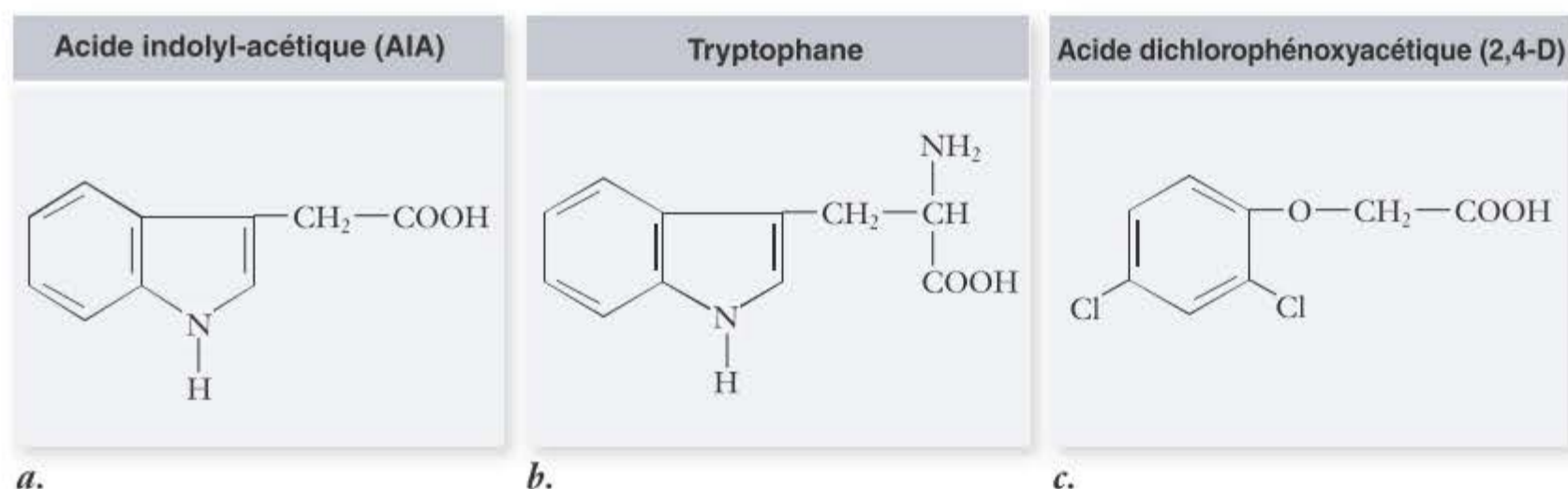


Figure 40.22 Les auxines. a. L'acide indolyl-acétique (AIA), la principale auxine naturelle. b. Le tryptophane, l'acide aminé à partir duquel les plantes synthétisent probablement l'AIA. c. L'acide dichlorophénoxyacétique (2,4-D), une auxine de synthèse largement utilisée comme herbicide.

l'activité de l'ARF par Aux/IAA. Comment donc la plante détecte-t-elle l'auxine et dégrade-t-elle les protéines Aux/IAA ?

L'identification tant recherchée du récepteur de l'auxine suggère la manière dont les plantes perçoivent l'auxine et y répondent. L'auxine se lie directement à la protéine TIR1 (transport inhibitor response protein 1). TIR1 fait partie d'un complexe protéique dénommé SCF, présent chez tous les eucaryotes. SCF est l'acronyme des trois sous-unités polypeptidiques dont il est constitué : Skp, Cullin et F-box. L'auxine se fixe sur TIR1 dans le complexe SCF à condition que des protéines Aux/IAA soient présentes. Le complexe SCF dégrade alors ces protéines Aux/IAA par la voie de l'ubiquitine.

Cinq étapes mènent de la perception de l'auxine à l'expression de gènes induite par l'auxine (figure 40.23) :

1. L'auxine se lie à TIR1 dans le complexe SCF.
2. Le complexe SCF activé fixe l'ubiquitine sur les protéines Aux/IAA.
3. Les protéines Aux/IAA sont dégradées dans le protéasome.
4. Les protéines Aux/IAA ne sont plus disponibles pour fixer et réprimer les activateurs de transcription d'ARF.
5. Les facteurs de transcription facilitent la transcription des gènes de réponse à l'auxine.

Contrairement au cas des hormones animales, il n'y a pas émission d'un signal vers des cellules spécifiques entraînant une réponse prévisible. Il y a plus vraisemblablement plusieurs sites de perception des auxines. Les auxines sont également uniques parmi les hormones végétales en ce qu'elles sont transportées vers la base de la plante. Deux familles de gènes impliqués dans le transport des auxines ont été identi-

fiées chez *Arabidopsis*. Les protéines (PIN) de l'une d'elles interviennent dans le transport basipète des auxines, tandis que deux autres protéines fonctionnent dans l'apex de la racine où elles contrôlent la réponse à la gravité décrite précédemment (section 40.2).

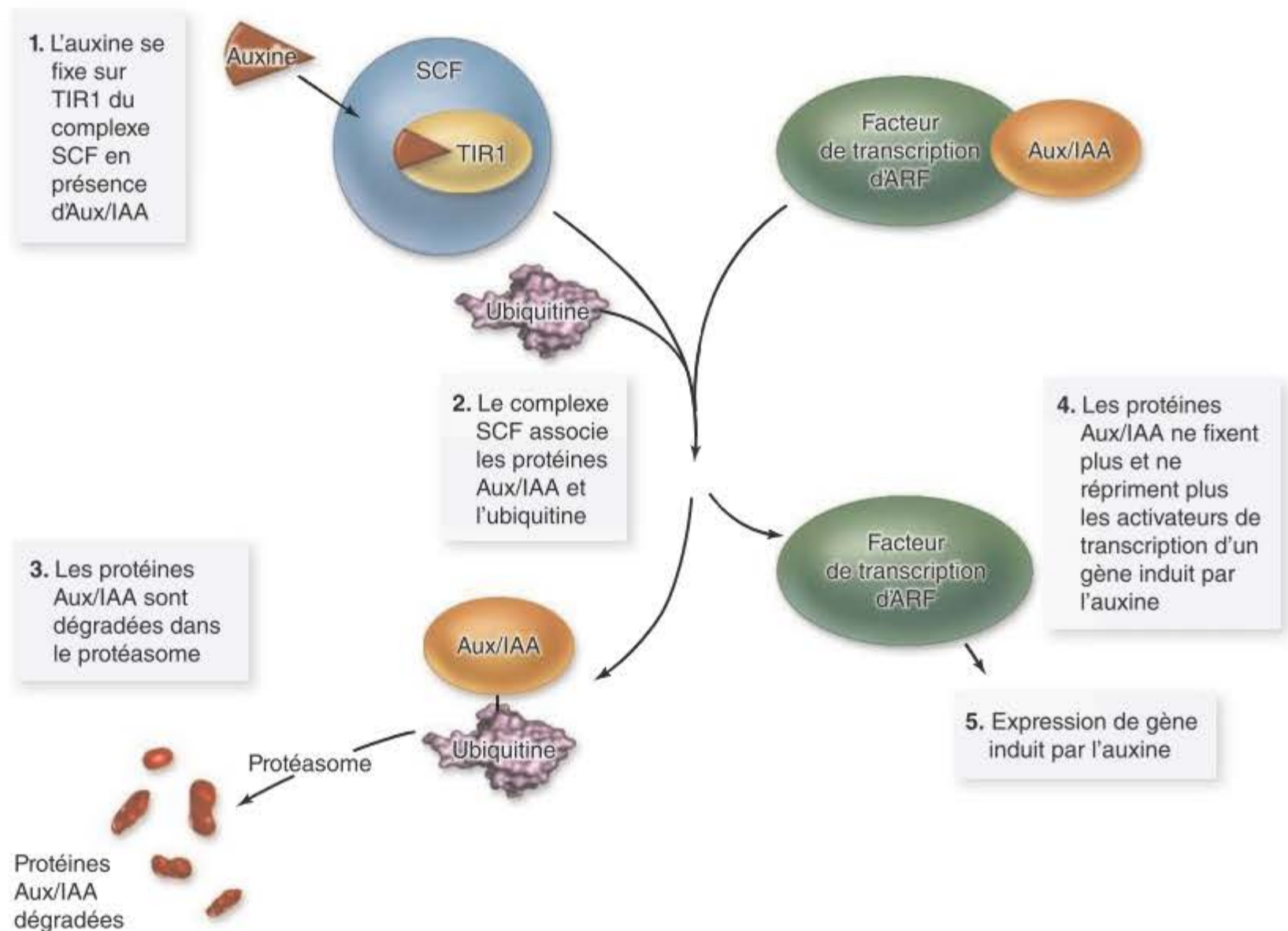
Un des effets directs de l'auxine est un accroissement de la plasticité des parois cellulaires, mais ceci ne fonctionne que sur des parois jeunes dépourvues d'épaississements secondaires et implique, ou non, des changements rapides d'expression de gènes. L'**hypothèse de la croissance acide** fournit un modèle liant l'auxine à l'expansion de la paroi (figure 40.24) ; selon cette hypothèse, l'auxine induit les cellules sensibles à transporter activement des ions hydrogène du cytoplasme dans les parois. L'abaissement de pH dans la paroi active des enzymes qui rompent des liaisons entre les fibres de celle-ci.

L'hypothèse a été confirmée par diverses expériences : des tampons qui empêchent l'acidification des parois bloquent l'expansion cellulaire ; divers composés qui libèrent des ions hydrogène de la cellule peuvent aussi provoquer l'expansion cellulaire ; enfin, on a pu observer le mouvement d'ions hydrogène en réponse à une application d'auxine. On postule que la fermeture brusque du piège de la dionée fait intervenir une réponse de croissance acide permettant aux cellules de croître en 0,5 secondes et de fermer le piège.

Les auxines synthétiques

Des auxines de synthèse, comme l'*acide naphthyl acétique (ANA)* ou l'*acide indolyl butyrique (AIB)*, ont de nombreuses utilisations en agriculture et horticulture, en particulier pour la prévention de l'abscission. Des auxines de synthèse sont utilisées pour empêcher la chute des pommes avant qu'elles n'arrivent à maturité, ainsi que celle des baies durant le

Figure 40.23 Régulation de l'expression de gènes par l'auxine. L'auxine active une voie d'ubiquitinylation qui libère des facteurs de transcription d'ARF de la répression par des protéines Aux/IAA. Il en résulte l'expression de gènes induite par l'auxine.



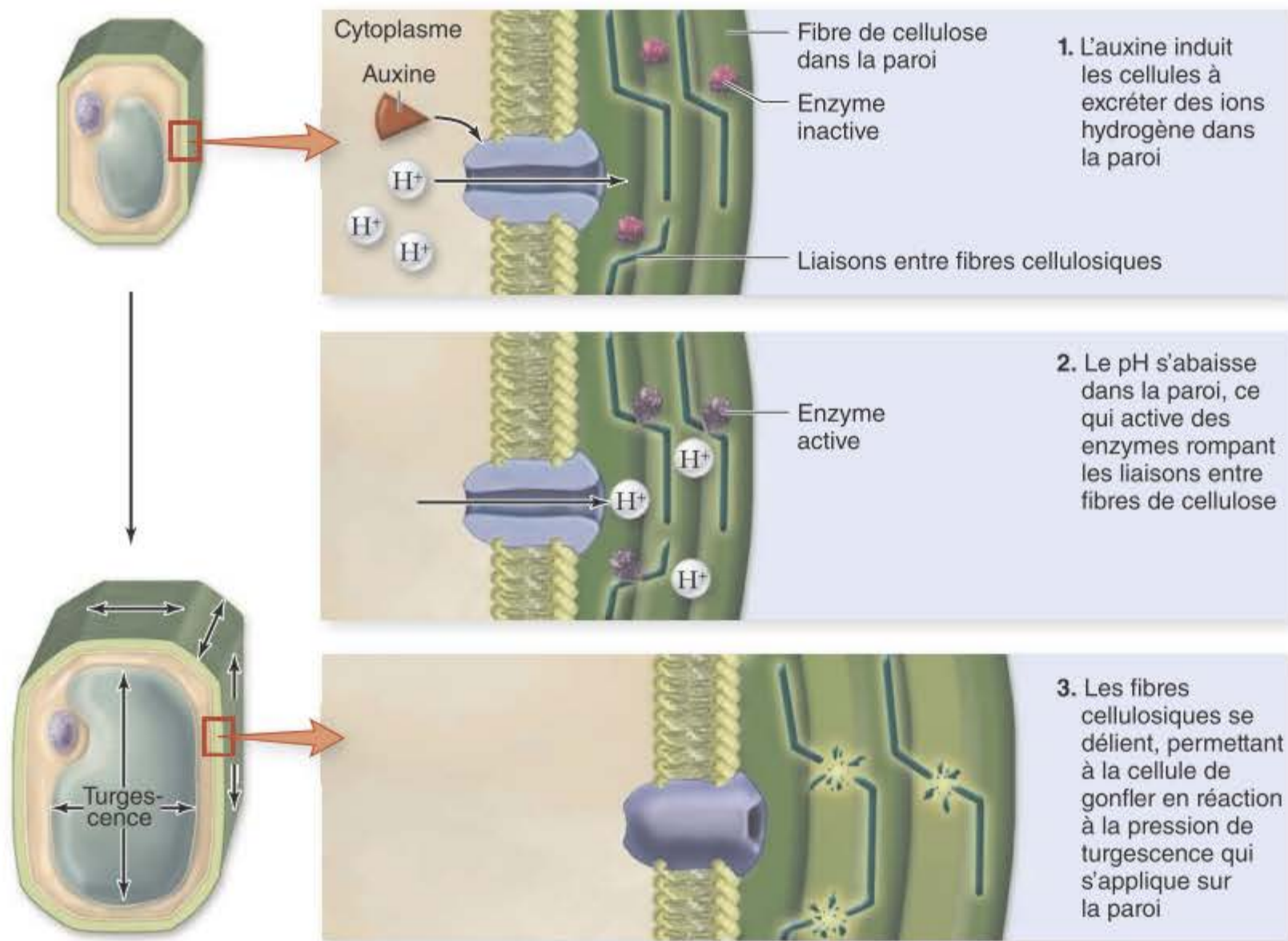


Figure 40.24 L'hypothèse de la croissance acide. L'auxine stimule la libération d'ions hydrogène de cellules cibles, ce qui modifie le pH de leurs parois cellulaires. Cette acidification optimise l'activité d'enzymes responsables de la rupture de liaisons dans la paroi, ce qui permet à celle-ci de s'étendre.

transport des rameaux de houx. Des auxines synthétiques sont également utilisées pour favoriser la floraison et la fructification des ananas et pour induire la rhizogenèse de boutures.

Des auxines synthétiques sont couramment employées comme herbicides. Pour cette utilisation, elles sont appliquées à des concentrations supérieures à celles de l'AIA naturellement présent dans les plantes. L'une des principales auxines synthétiques utilisées comme herbicides est l'acide 2,4 - dichlorophénoxyacétique habituellement désigné **2,4-D** (voir figure 40.22c). Il tue sélectivement les dicotylées à grandes feuilles, considérées comme mauvaises herbes dans les pelouses ; la croissance axiale des tiges de ces dicotylées est totalement inhibée.

L'acide 2,4,5-trichlorophénoxyacétique, mieux connu sous la désignation 2,4,5-T, est très semblable au 2,4-D. Il fut utilisé à grande échelle en tant qu'herbicide à large spectre pour tuer les graines et les plantules de plantes ligneuses. Il acquit une triste notoriété durant la guerre du Vietnam, en tant que composant du défoliant de la jungle connu sous le nom d'agent orange. Lors de sa synthèse industrielle, le 2,4,5-T est inévitablement contaminé par de faibles quantités de dioxine. À des concentrations aussi faibles que quelques parts par milliard, la dioxine a provoqué des maladies du foie et des poumons, la leucémie, des avortements, des anomalies à la naissance et la mort chez des animaux de laboratoire.

Les cytokinines stimulent la division et la différenciation cellulaires

Les cytokinines constituent un autre groupe d'hormones de croissance naturelles des plantes. Des études menées par le botaniste australien Gottlieb Haberlandt aux environs de 1913 démontrèrent la présence

d'une substance inconnue dans divers tissus de plantes vasculaires ; appliquée à des segments de tubercules de pomme de terre, elle induit la transformation des cellules parenchymateuses en cellules méristématiques et produit un phellogène. Il fut ultérieurement démontré que le lait de coco induit la différenciation d'organes à partir de cals de tissus végétaux cultivés et que ce lait de coco contient des cytokinines, responsables du phénomène observé. Des recherches se focalisèrent ensuite sur le rôle des cytokinines dans le processus de différenciation des tissus de cal.

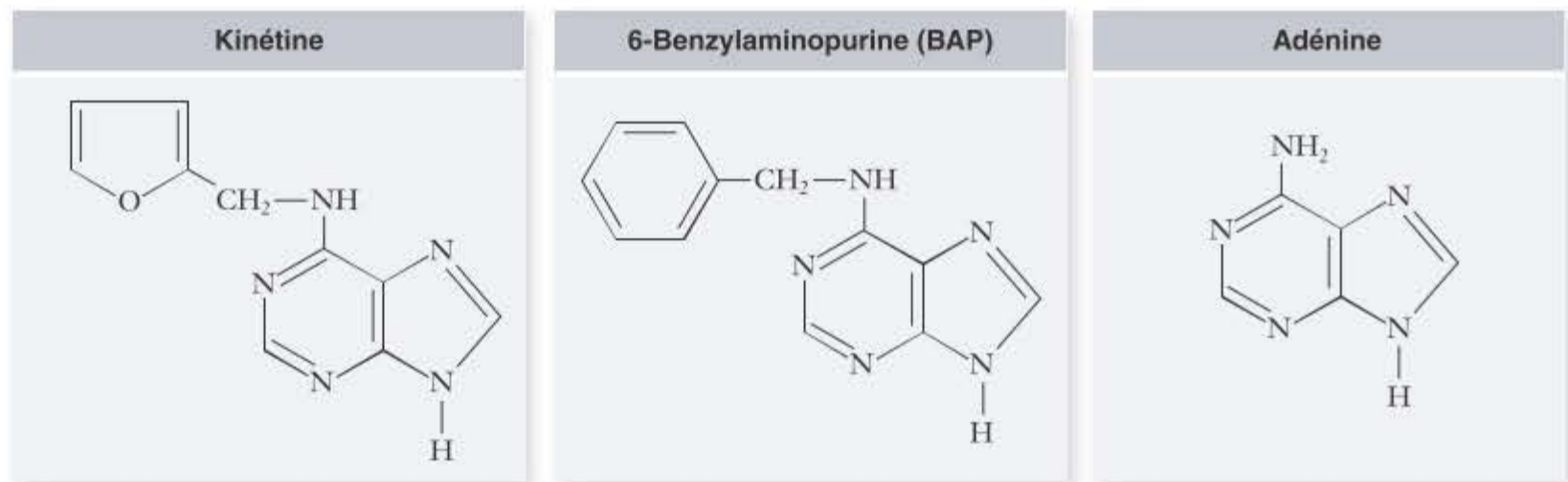
Les *cytokinines* sont des hormones végétales qui, en combinaison avec l'auxine, stimulent la division et la différenciation des cellules végétales. La majorité des cytokinines sont produites dans l'apex méristématique des racines, d'où elles sont transportées dans toute la plante. Les fruits en développement sont aussi d'importants sites de production de cytokinines. Chez les mousses, les cytokinines induisent la formation de bourgeons végétatifs sur le gamétophyte. Il semble que, en coopération avec d'autres hormones, les cytokinines participent à la régulation des modes de croissance chez toutes les plantes.

Les cytokinines sont des purines qui paraissent dérivées de l'adénine (figure 40.25). Diverses autres molécules, inconnues à l'état naturel, exercent des effets similaires à ceux des cytokinines. Les cytokinines stimulent la croissance des bourgeons latéraux en rameaux (figure 40.26) ; elles inhibent par contre la formation de racines latérales, qui est stimulée par les auxines.

En conséquence de ces relations, l'équilibre entre cytokinines et auxine participe, avec de nombreux autres facteurs, à la morphologie de la plante. De plus, l'application de cytokinines à des feuilles détachées de la plante retarde leur jaunissement ; elles fonctionnent donc comme hormones contre le vieillissement.

Figure 40.25

Quelques cytokinines. Deux des cytokinines souvent utilisées, la kinétine et la 6-benzylaminopurine. Il y a lieu de noter leur ressemblance avec la base purique adénine.



L'action des cytokinines, comme celle d'autres hormones, a été étudiée en termes d'effets sur la croissance et sur la différenciation de cals de tissus cultivés en milieux contrôlés. Des fragments de tissus végétaux cultivés *in vitro* forment des tiges, des racines ou une masse de tissus indifférenciés selon les teneurs relatives en auxines et en cytokinines du milieu de culture (figure 40.27).

Lors des premières expériences de culture de cellules *in vitro*, l'addition de lait de coco au milieu de culture était indispensable. Par la suite, des chercheurs ont découvert que le lait de coco était riche en acides aminés et autres composés azotés nécessaires à la croissance, parmi lesquels des cytokinines ; ces dernières stimulent apparemment la synthèse ou l'activation de protéines requises spécifiquement par la cytotinèse.

Les cytokinines sont également utilisées par des pathogènes de plantes. C'est ainsi que la bactérie *Agrobacterium* incorpore, dans le génome de la plante, des gènes stimulant la production de cytokinine et d'auxine. Il en résulte des divisions cellulaires massives et la formation d'une tumeur, ou galle, généralement dénommée *crown gall* (figure 40.28). La question de savoir comment ces gènes responsables de la synthèse d'hormones ont abouti dans le génome bactérien au cours de l'évolution

est interpellante ; la coévolution ne fonctionne pas toujours à l'avantage de la plante.

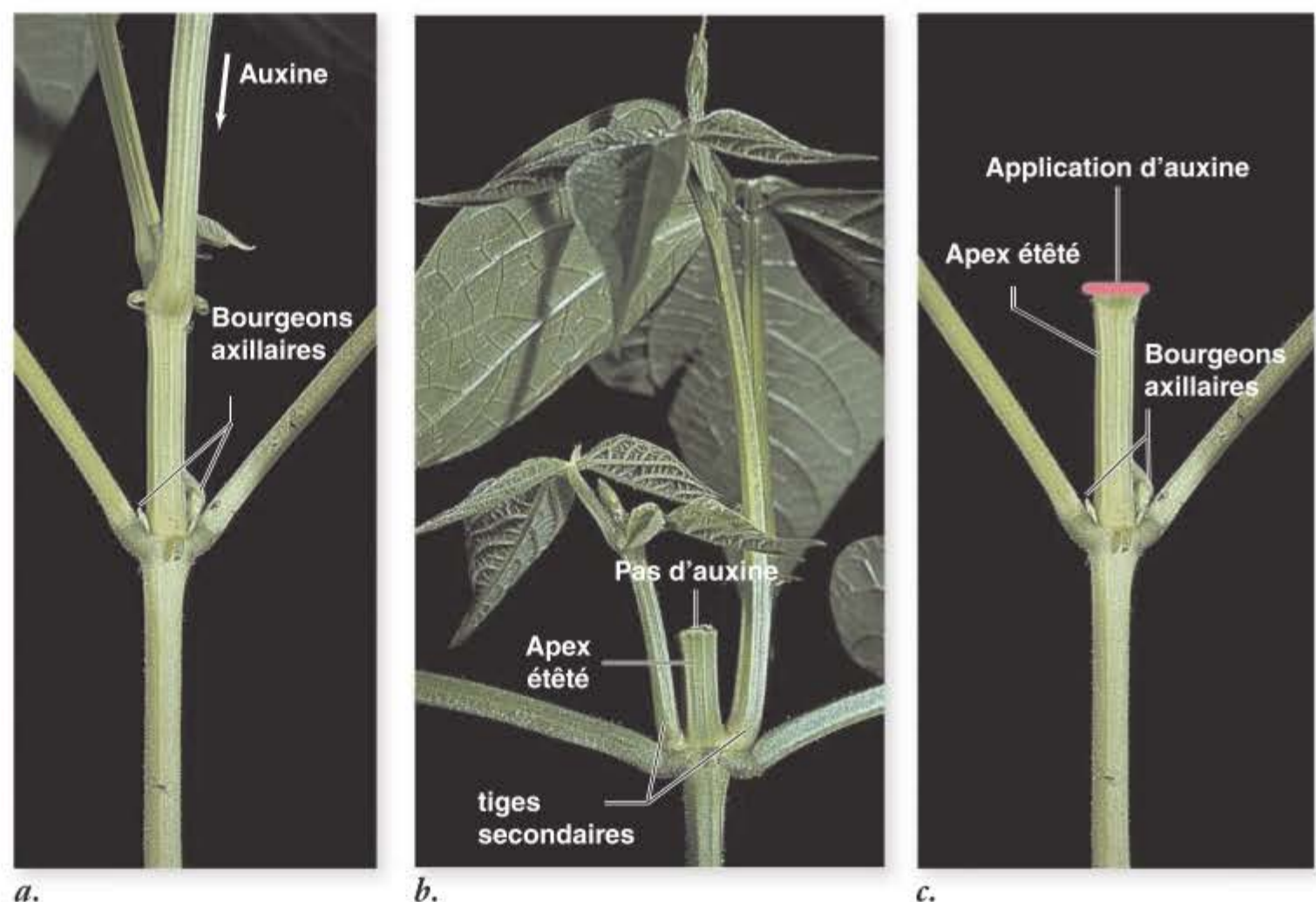
Les strigolactones inhibent la croissance des bourgeons axillaires

La forme d'une plante est partiellement déterminée par l'étendue de la croissance des bourgeons axillaires et pendant des décennies on a attribué celle-ci aux actions antagonistes de l'auxine et de la cytokinine. L'étude de mutants de pois (*Pisum sativum*), de pétunia (*Petunia hybrida*) et d'arabette (*Arabidopsis thaliana*) a mis en évidence un signal provenant des racines et inhibant la croissance des bourgeons axillaires (les auxines quant à elles migrent dans l'autre direction, depuis le sommet de la tige). Ce signal a été identifié, il s'agit d'un nouveau type d'hormones végétales, les strigolactones, dérivées des caroténoïdes, pigments absorbant la lumière bleue et jouant un rôle important dans la photosynthèse (figure 40.29).

L'auxine régule directement la transcription de deux gènes de strigolactone, *MAX3* et *MAX4*, impliqués dans la ramification. Les pro-

Figure 40.26 Les cytokinines stimulent la croissance des bourgeons axillaires.

a. Lorsque le méristème apical d'une plante est intact, l'auxine du bourgeon apical inhibe la croissance des bourgeons axillaires. b. Si le bourgeon apical est excisé, les cytokinines sont capables d'induire le débourrement des bourgeons axillaires. c. Si le bourgeon apical est excisé et de l'auxine appliquée sur la section, le débourrement des bourgeons axillaires n'a pas lieu.



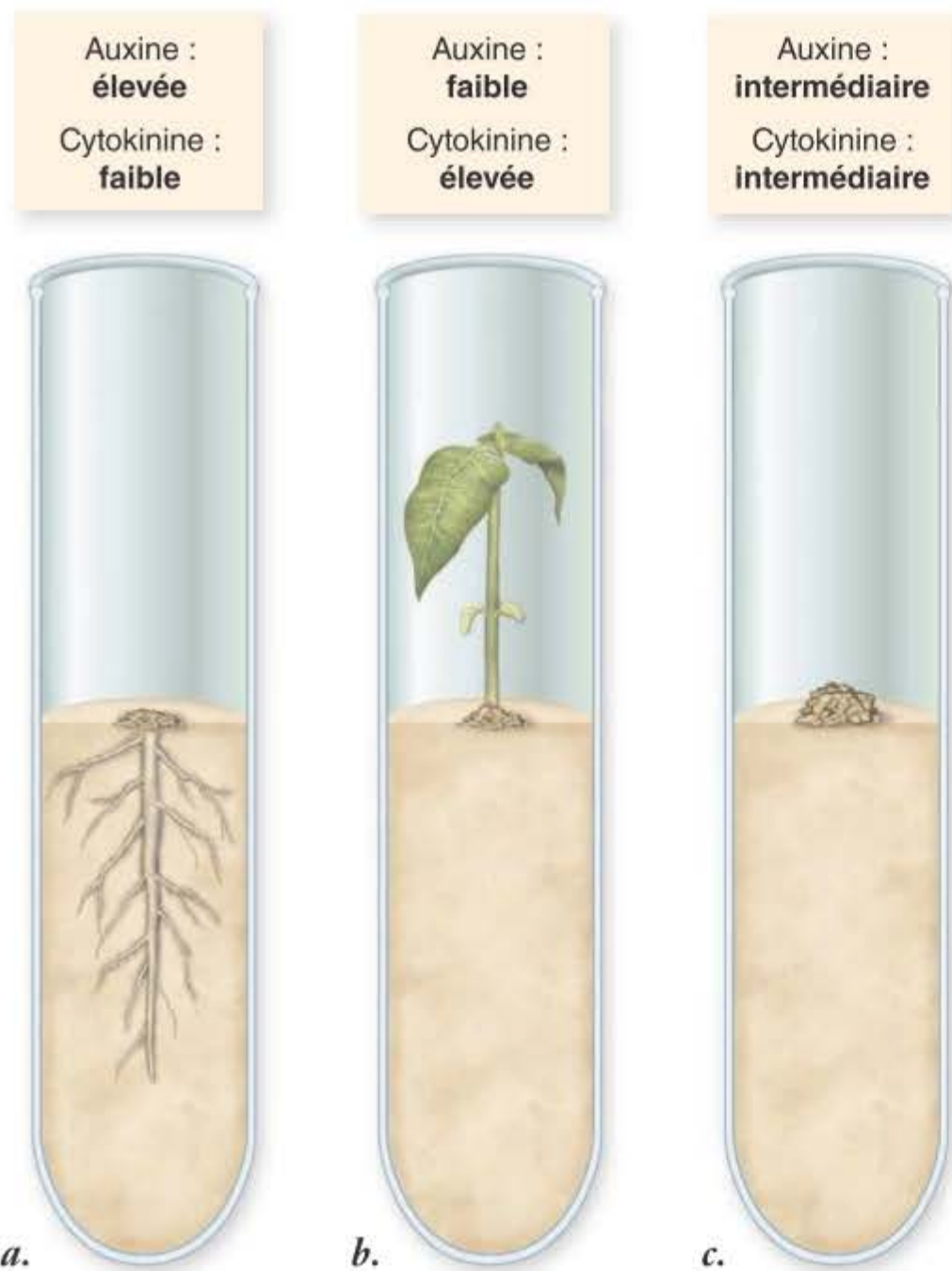


Figure 40.27 Les concentrations relatives en cytokinine et en auxine affectent la régénération d'organes *in vitro*. Chez le tabac : a. des rapports auxine/cytokinine élevés favorisent le développement de racines (rhizogenèse) ; b. des rapports élevés cytokinine/auxine favorisent le développement de tiges (caulogenèse) ; c. des concentrations intermédiaires donnent lieu à la formation de cellules indifférenciées (callogenèse). Ces réponses aux rapports de concentration entre cytokinine et auxine diffèrent selon l'espèce considérée.

moteurs de ces deux gènes contiennent des éléments de réponse à l'auxine. Un traitement à l'auxine accroît l'expression de *MAX3* et *MAX4*.

De nouveaux rôles des strigolactones sont actuellement mis en évidence, tels que la régulation, en coordination avec l'auxine, du cambium fasciculaire.



Figure 40.28 Crown gall. Il arrive que les cytokinines soient utilisées par un pathogène aux détriments de la plante. Ici, la bactérie *Agrobacterium tumefaciens* a incorporé un fragment de son ADN dans le génome de la plante. Ce fragment comporte les gènes codant les enzymes nécessaires à la synthèse de cytokinine et d'auxine. L'augmentation de concentration de ces hormones dans la plante provoque des divisions cellulaires en masse et la formation d'une tumeur.

Les gibbérellines stimulent la croissance et l'utilisation des nutriments

Les gibbérellines doivent leur nom au champignon *Gibberella fujikuroi*, parasite des plantes de riz dont il provoque une croissance anormalement forte. Le phytopathologiste japonais Eiichi Kurosawa étudiait une maladie du riz dite maladie des plantules folles, dans les années 1920. En cultivant *Gibberella* en milieu contrôlé, il obtenait, dans le milieu de culture, une substance qui, appliquée au riz, induisait la maladie des

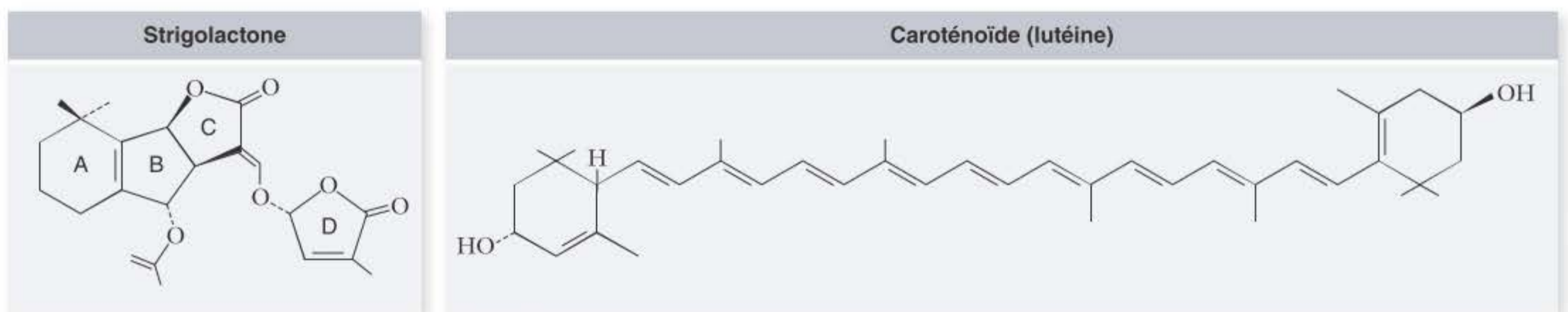


Figure 40.29 Les strigolactones sont des hormones végétales dérivées des caroténoïdes.

plantules folles. Cette substance (tableau 40.1) fut isolée et sa formule de structure fut identifiée par des chimistes japonais en 1939 et confirmée par des chimistes anglais en 1954.

Considérée dans un premier temps comme une simple curiosité, la gibbérelline s'est depuis lors avérée une représentante d'une importante classe de plus de cent phytohormones naturelles. Ce sont toutes des acides et elles sont habituellement désignées GA (pour gibberellic acid) suivi d'un indice (GA_1 , GA_2 , etc.) permettant de les distinguer.

Les gibbérellines, qui sont synthétisées dans les apex des tiges et des racines, ont d'importants effets sur l'élongation des tiges, effets qui sont encore accentués par les auxines. L'application de gibbérellines à certains mutants nains de diverses plantes permet à ceux-ci de retrouver une croissance et un développement normaux (figure 40.30); ces mutants produisent trop peu de gibbérelline et répondent à un apport artificiel de celles-ci; d'autres sont néanmoins incapables de réagir à la gibbérelline.

Les nombreuses gibbérellines font toutes partie d'une même voie de biosynthèse complexe (voie des terpènes) qu'on a pu décortiquer en utilisant des mutants de maïs déficients en gibbérelline; si nombre d'entre elles sont des formes intermédiaires lors de la production de GA_1 , certaines cependant semblent avoir des rôles spécifiques.

Les gibbérellines affectent de nombreux autres aspects de la croissance et du développement des plantes. Dans certains cas, elles accélèrent la germination, apparemment en se substituant aux besoins en froid ou en lumière. Les gibbérellines sont utilisées commercialement pour allonger les entre-noeuds des inflorescences de la vigne, ce qui fournit plus d'espace aux fruits lors de leur formation et leur permet donc de plus grossir (figure 40.31).

Les gibbérellines provoquent les réponses cellulaires via une voie de signalisation aboutissant à la transcription de gènes. Le récepteur de GA a été identifié; lorsque la gibbérelline s'y fixe, il libère d'un représ-



Figure 40.30 Effets des gibbérellines. Le mutant de pois (à gauche) est déficient en gibbérelline; l'application de gibberelline sur l'apex de tige de ce type de mutant assure son développement normal (à droite). On a identifié d'autres mutants déficients en ce qui concerne la perception de gibbérellines, qui ne répondent pas à des applications de gibbérellines.



Figure 40.31 L'application de gibbérellines accroît la distance entre les grains de raisin. Les raisins de droite sont plus gros car l'espace entre chacun d'eux est plus important.

seur des facteurs de transcription dépendant de GA. Ces facteurs de transcription peuvent alors affecter l'expression de gènes (figure 40.32).

Chez les fougères, des molécules de type gibbérelline servent de phéromones; émises par un gamétophyte, elles déclenchent le développement des structures reproductrices mâles sur les gamétophytes voisins.

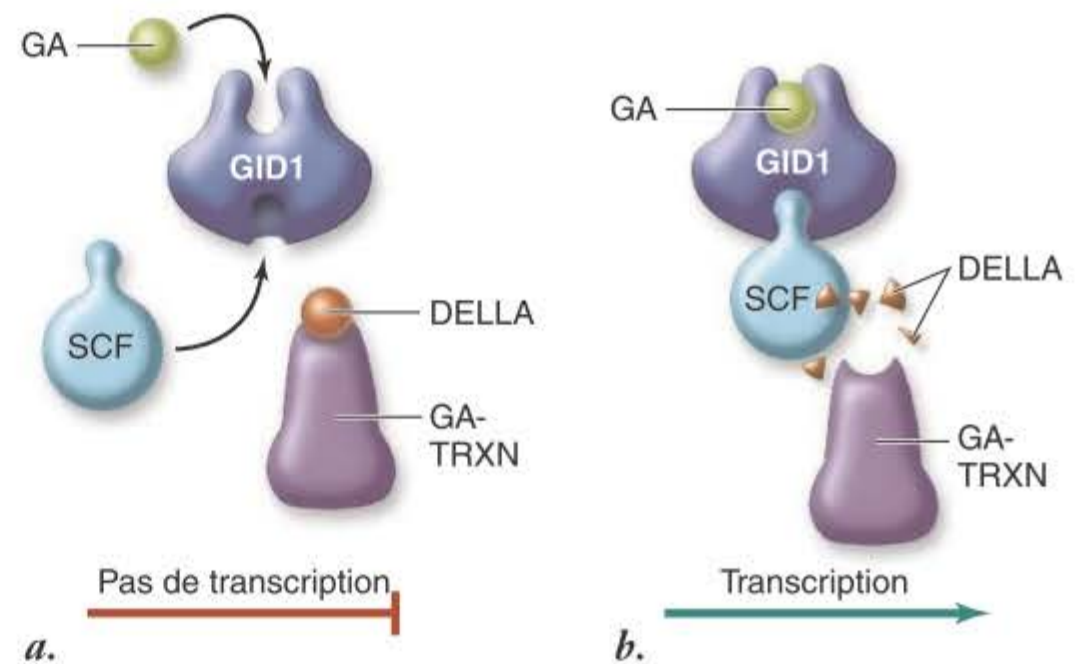


Figure 40.32 Les gibbérellines activent des facteurs de transcription dépendant de la gibbérelline (GA-TRXN). a. Quand il est lié à la protéine DELLA, GA-TRXN ne peut pas se lier à un promoteur. b. GA active un complexe protéique qui dégrade les protéines DELLA, permettant ainsi à GA-TRXN de se fixer sur un promoteur et induisant ainsi la transcription d'un gène.

Les brassinostéroïdes ont une structure similaire à celle de certaines hormones animales

Bien qu'on connaisse les *brassinostéroïdes* depuis quarante ans, ce n'est que récemment que leur statut d'hormone végétale leur a été reconnu. C'est dans du pollen de chou (*Brassica oleracea*) qu'ils furent découverts, d'où leur nom. Leur absence historique lors des discussions sur les hormones est peut-être partiellement due au chevauchement de leurs fonctions avec celles d'autres phytohormones, en particulier avec celles des auxines et des gibbérellines. Des effets additifs de ces trois classes ont été rapportés.

L'application de la génétique moléculaire à l'étude des brassinostéroïdes a permis de progresser dans la compréhension de leur biosynthèse et, dans une certaine mesure, de leur rôle dans des séquences de transduction de signaux. Ce qui est particulièrement intrigant, c'est la ressemblance de ces molécules avec les hormones stéroïdes animales (figure 40.33). Un des gènes codant une enzyme de la voie de biosynthèse des brassinostéroïdes est très semblable à celui d'une enzyme intervenant dans la biosynthèse de la testostérone et de stéroïdes proches. Des brassinostéroïdes ont été identifiés dans des algues et semblent ubiquistes dans le règne végétal. Il est plausible que leur origine soit antérieure à la séparation des végétaux et des animaux.

Les brassinostéroïdes ont un large spectre d'effets physiologiques : élongation, division cellulaire, courbure des tiges, développement des tissus conducteurs, retardement de sénescence, polarisation de membranes et développement reproducteur. Des signaux en provenance de l'environnement peuvent déclencher l'action des brassinostéroïdes ; c'est ainsi que des faibles niveaux de lumière bleue accroissent la teneur en brassinostéroïdes, avec pour conséquence l'allongement des hypocotyles, mécanisme de tolérance à l'ombrage (figure 40.34).

Des mutants altérant la réponse aux brassinostéroïdes ont été identifiés, mais les voies de transduction du signal restent à découvrir. Du point de vue de l'évolution, il sera intéressant de comparer ces voies avec les voies de transduction des signaux des stéroïdes animaux.

Les oligosaccharines agissent en tant que molécules signal de défense

Les parois des cellules végétales sont composées de nombreux glucides complexes. Certains fragments de ces composés pariétaux résultant d'at-

taques de pathogènes fonctionnent comme molécules signal ; on les nomme *oligosaccharines*.

Les oligosaccharines sont libérées de la paroi par des enzymes sécrétées par des pathogènes. On pense qu'il s'agit de molécules signal de réponses de défense, comme dans le cas des réponses hypersensibles discutées au chapitre 39.

On connaît une oligosaccharine qui inhibe l'élongation, stimulée par les auxines, des tiges de pois ; elle est active à des concentrations de 10 à 100 fois inférieures à celles des hormones classiques ; on a vu comment les rapports de concentration entre auxines et cytokinines peuvent affecter l'organogenèse in vitro (voir figure 40.27).

Des oligosaccharines affectent également le phénotype de tissus régénérés de tabac ; elles inhibent la rhizogenèse et favorisent la production de fleurs par les tissus compétents pour régénérer des fleurs. La question de savoir comment ces résultats, obtenus in vitro, peuvent être transposés in vivo reste ouverte.

L'éthylène induit la maturation des fruits et participe aux défenses des plantes

Bien avant que sa fonction hormonale soit identifiée, l'éthylène ($H_2C=CH_2$), un hydrocarbure gazeux, était connu pour provoquer la chute des feuilles des plantes lorsqu'il était libéré accidentellement par des fuites dans les réseaux d'éclairage public assuré, au XIX^e siècle, par le gaz. L'éthylène est en réalité un produit naturel du métabolisme végétal qui, en quantités infimes, interagit avec d'autres phytohormones.

Lorsque l'auxine est transportée dans la tige à partir de l'apex, elle stimule la production d'éthylène dans les tissus voisins des bourgeons axillaires. La croissance de ces bourgeons est inhibée par l'éthylène, qui supprime aussi l'élongation des tiges et des racines, vraisemblablement de la même manière. Un récepteur de l'éthylène a été identifié et caractérisé ; il semble être apparu précocement dans l'évolution des organismes photosynthétiques, partageant des caractéristiques avec des protéines perceptrices de l'environnement qu'on a identifiées chez des bactéries.

L'éthylène joue un rôle majeur dans le développement des fruits. Dans un premier temps, l'auxine, qui est produite en quantités significatives dans les fleurs pollinisées et les fruits en développement, stimule la synthèse d'éthylène qui, à son tour, accélère la maturation du fruit. Des glucides complexes sont décomposés en sucres simples, les chlorophylles sont détruites, les parois s'amollissent et des composés volatils associés à l'odeur et à la saveur des fruits mûrs sont synthétisés.

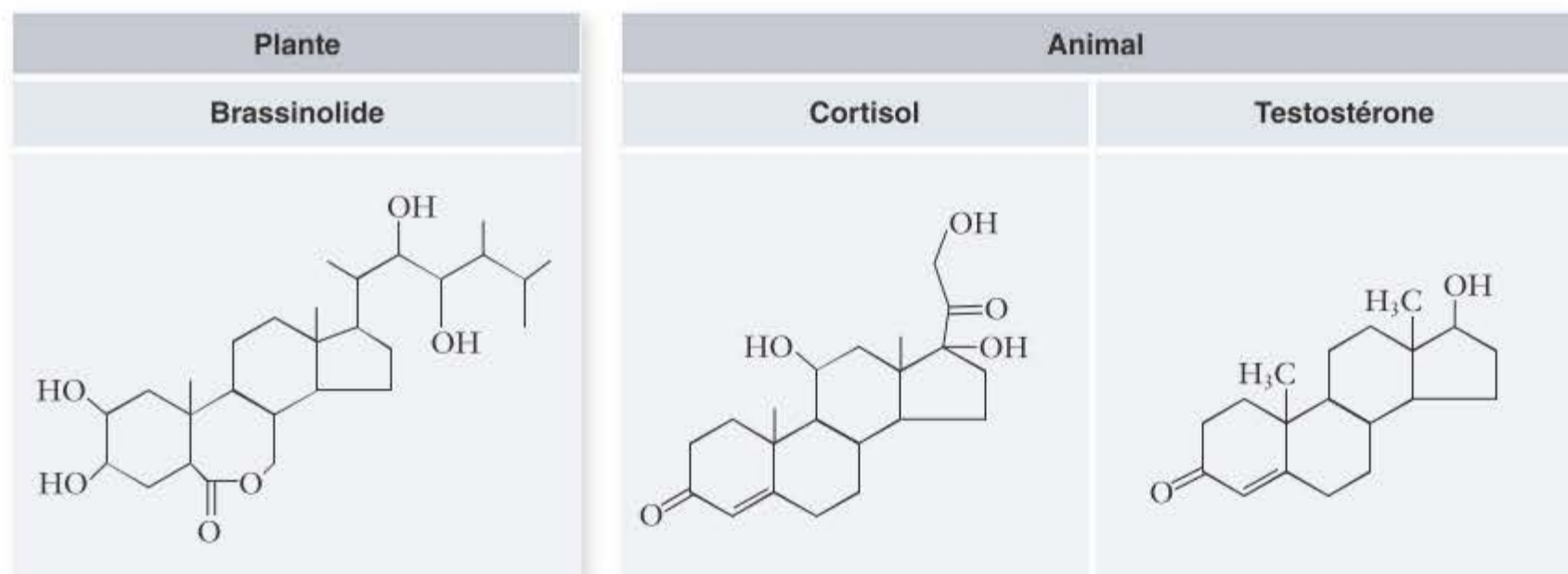


Figure 40.33 Les brassinostéroïdes. La brassinolide et d'autres brassinostéroïdes ont des structures similaires à celles des hormones stéroïdes animales, comme le cortisol, la testostérone et l'oestradiol.

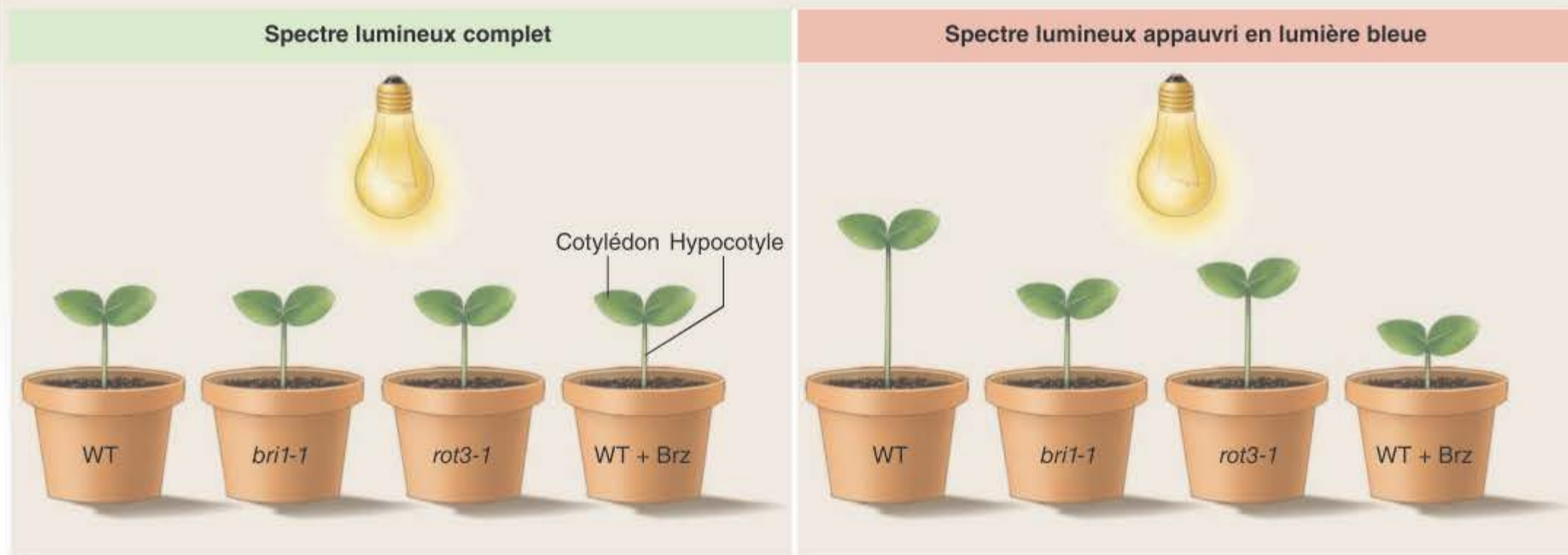
DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Question : Les brassinostéroïdes (BRs) contrôlent-ils l'évitement de l'ombre médié par la lumière bleue ?

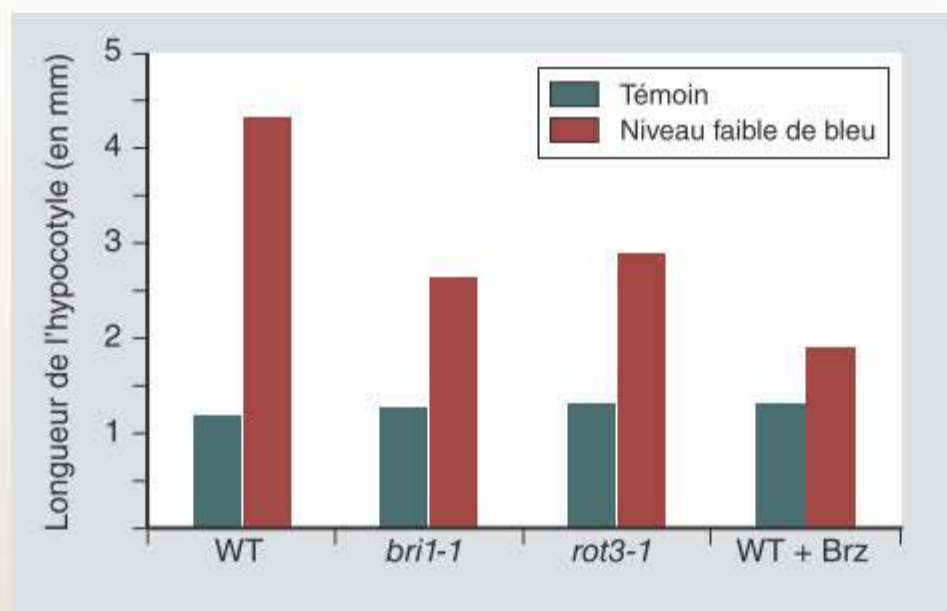
Hypothèse : En conditions de faible intensité de lumière bleue la voie de signalisation BR est nécessaire pour l'élongation de l'hypocotyle.

Prédiction : En conditions de faible intensité de lumière bleue des plantes présentant de faibles niveaux de signalisation BR ont des hypocotyles plus courts que ceux des plantes témoins.

Expérience : Des mutants d'*Arabidopsis* présentant une voie de signalisation BR déficiente (*bri1-1*) ou une biosynthèse déficiente de BR (*rot3-1*) ainsi que des types sauvages (WT) traités par le brassinazole (Brz), un inhibiteur de BR, sont cultivés sous éclairage de spectre complet et sous niveaux faibles de lumière bleue. La longueur des hypocotyles est mesurée après cinq jours.



Résultats : Les trois traitements inhibant la voie de signalisation BR ont réduit la longueur des hypocotyles en conditions de faible intensité de lumière bleue, mais n'ont pas eu d'effet en conditions normales.



Question complémentaire : Comparer le pourcentage d'augmentation de longueur des hypocotyles des types WT et *bri1-1*. Quels facteurs pourraient-ils expliquer pourquoi l'inhibition de la voie de signalisation BR ne supprime pas complètement l'élongation de l'hypocotyle en conditions de faible niveau de lumière bleue ?

Figure 40.34 La lumière bleue affecte l'élongation de l'hypocotyle en régulant les brassinostéroïdes.

Source : Keuskamp, DH, R Sasidharan, I Vos, et al. (2011) Blue-light-mediated shade avoidance requires combined auxin and brassinosteroid action in *Arabidopsis* seedlings.

L'une des premières observations qui mena à la reconnaissance du caractère hormonal de l'éthylène fut celle de la maturation prématurée de bananes sous l'action de gaz émis par des oranges. Ces relations ont donné lieu à d'importantes applications commerciales de l'éthylène ; les tomates par exemple sont souvent récoltées vertes, puis soumises, en temps opportun, à une atmosphère contenant de l'éthylène. L'éthylène est également utilisé à grande échelle pour accélérer la maturation des oranges et des citrons. Le dioxyde de carbone au contraire inhibe la

maturation ; les fruits sont souvent transportés dans des conteneurs dont l'atmosphère est enrichie en dioxyde de carbone afin de retarder leur maturation jusqu'au moment où ils seront mis sur le marché.

Dans le domaine de la biotechnologie, on a cloné un des gènes impliqués dans la biosynthèse de l'éthylène et sa copie antisens a été insérée dans le génome de la tomate (figure 40.35). La copie antisens d'un gène est la séquence de nucléotides complémentaire de celle du gène. Tant la séquence normale que la séquence antisens sont transcrites

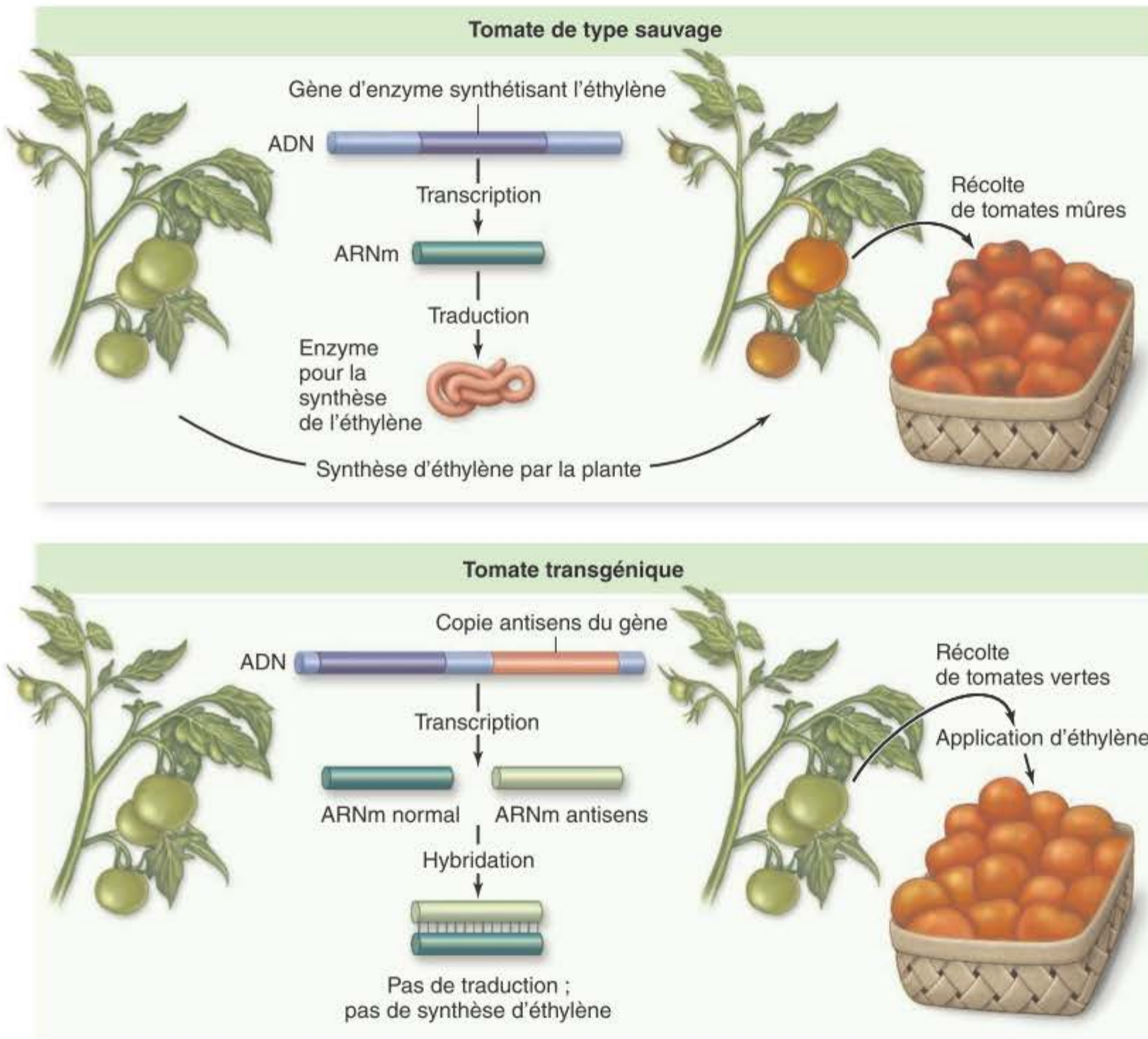


Figure 40.35 Régulation génétique de la maturation des fruits. La copie antisens d'un gène responsable de la synthèse d'éthylène empêche celle-ci et la maturation ultérieure du fruit transgénique. Le brin antisens est complémentaire de la séquence du gène concerné. Après transcription, l'ARN_m antisens s'apparie à l'ARN normal et le double brin ainsi formé ne peut être traduit en protéine. L'éthylène n'est pas synthétisé et le fruit ne mûrit pas. Il est plus robuste dans cet état pour supporter le transport et sa maturation pourra être induite plus tard par exposition à l'éthylène. C'est ainsi que des tomates normales risqueraient d'être déjà endommagées et pourries avant d'atteindre les magasins, alors que les tomates transgéniques restent fraîches plus longtemps.

dans ces tomates transgéniques, et les ARN produits s'apparient ; il en résulte un blocage de la traduction, qui requiert de l'ARN simple brin. Il n'y a donc pas de synthèse d'éthylène et les tomates transgéniques ne mûrissent pas. Des tomates vertes vigoureuses peuvent être transportées sans risque de maturation et de pourrissement ; leur exposition ultérieure à l'éthylène permet de les faire mûrir quand elles doivent être commercialisées.

Des études ont montré que l'éthylène joue un rôle écologique important. La production d'éthylène augmente rapidement lorsqu'une plante est exposée à l'ozone et à d'autres substances toxiques, à des températures extrêmes, à la sécheresse, aux attaques de pathogènes et d'herbivores et à d'autres stress. Cette production accrue entraîne la chute des feuilles ou des fruits qui avaient été endommagés par ces stress. Une partie des dommages associés à l'exposition à l'ozone est due à l'éthylène produit par les plantes.

La production d'éthylène par des plantes attaquées par des herbivores ou infectées par des pathogènes peut être un signal activant les mécanismes de défense des plantes, parmi lesquels la synthèse de molécules toxiques pour les agresseurs.

L'acide abscissique bloque la croissance et induit la dormance

L'acide abscissique semble être synthétisé principalement par les feuilles adultes, les fruits et les coiffes des racines. L'hormone doit son nom au fait que son application à des plants de coton stimule l'abscission des fruits, mais il y a peu de preuves qu'elle exerce un rôle important dans ce processus. C'est en réalité l'éthylène qui favorise la sénescence et l'abscission.

L'acide abscissique induit probablement la différenciation des bourgeons d'hiver, bourgeons dormants qui persistent en hiver. Cette formation comporte la transformation de primordiums foliaires en écailles de bourgeons (figure 40.36a). Comme l'éthylène, l'acide abscissique bloque la croissance des bourgeons latéraux et entraîne leur dormance, exerçant ainsi un effet opposé à l'un des effets des gibbérellines ; par son action stimulatrice de la sénescence, il promeut aussi la sénescence en contrecarrant l'auxine.

L'acide abscissique intervient dans la dormance des graines et est antagoniste des gibbérellines durant la germination. Lorsque les

Figure 40.36 Les effets de l'acide abscissique.

a. L'acide abscissique intervient dans la formation de ces bourgeons dormants de tilleul d'Amérique ; ces bourgeons restent dormants tout l'hiver et leurs écailles, des feuilles modifiées, les protègent de la dessiccation. *b.* L'acide abscissique est également nécessaire à la dormance des graines ; ce mutant vivipare de maïs est déficient en acide abscissique et les embryons commencent à germer sur l'épi en développement. *c.* L'acide abscissique affecte aussi la fermeture des stomates en agissant sur la sortie des ions potassium des cellules de garde.



embryons de maïs se développent dans le grain sur l'épi, une augmentation de la teneur en acide abscissique induit la dormance et empêche la germination précoce, appelée viviparité (figure 40.36b). L'hormone est aussi importante dans le contrôle de l'ouverture et de la fermeture des stomates (figure 40.36c).

L'acide abscissique est présent chez toutes les plantes et semble avoir servi très tôt de régulateur de croissance dans l'évolution du règne végétal. On connaît relativement peu à propos de la nature exacte de ses effets physiologiques et biochimiques ; ceux-ci sont très rapides, ils se manifestent souvent endéans une ou deux minutes et ils doivent donc être au moins partiellement indépendants de l'expression de gènes.

Le fait de disposer du séquençage complet du génome de la plante modèle *Arabidopsis* facilite l'identification des gènes qui sont transcrits en réponse à l'acide abscissique. Les teneurs en acide abscissique augmentent considérablement lorsque la plante subit un stress, en particulier la sécheresse. Comme d'autres hormones végétales, l'acide abscissique pourra probablement faire l'objet d'applications commerciales lorsqu'on connaîtra mieux son mode d'action.

Synthèse 40.5

Les hormones sont des substances produites en faibles quantités dans une région de la plante et transportées dans d'autres régions, où elles provoquent des réponses physiologiques ou de développement. Auxines et cytokinines sont produites dans les méristèmes et promeuvent la croissance ; les auxines stimulent la croissance par élongation des cellules, tandis que les cytokinines la stimulent par division des cellules. L'acide abscissique par contre inhibe la croissance et promeut la dormance.

- Soit un mutant dont la hauteur ne serait pas influencée par l'intensité lumineuse. Indiquer quelles hormones pourraient être affectées par cette mutation et proposer une expérience qui permettrait de déterminer quelle est la voie de synthèse ou de signalisation de l'hormone qui est probablement affectée.



40.1 Les réponses à la lumière

Le P_{fr} facilite l'expression des gènes de réponse à la lumière (figure 40.1)

Le phytochrome se présente sous deux formes convertibles. La forme P_r , inactive, absorbe la lumière rouge, ce qui la convertit en P_{fr} ; celui-ci est reconverti en P_r lorsqu'il absorbe de la lumière infrarouge. Le P_{fr} entre dans le noyau, où il se lie à d'autres protéines, formant ainsi un complexe de transcription qui permet l'expression de gènes contrôlés par la lumière. Il peut également activer une cascade de facteurs de transcription.

De nombreuses réponses de croissance sont liées à l'action du phytochrome

Le P_{fr} est impliqué dans la germination des graines, l'élongation des tiges et l'évaluation des distances entre plantes. La lumière infrarouge inhibe la germination en inactivant le P_{fr} , la lumière rouge la stimule en activant le P_r .

Les plantes disposées en populations denses reçoivent beaucoup d'infrarouge, réfléchi par les plantes voisines; elles y répondent en s'allongeant, ce qui les rend compétitives pour la recherche de lumière.

La lumière affecte la direction de la croissance

Les phototropismes sont des réponses de croissance directionnelle des tiges, orientée vers la lumière bleue. Les phototropines agissent comme photorécepteurs de la lumière bleue.

Les horloges circadiennes sont indépendantes de la lumière mais peuvent être réglées par elle

Les rythmes circadiens sont synchronisés avec le cycle jour-nuit sous l'action du phytochrome et de récepteurs de lumière bleue. L'absence de lumière les désynchronise mais ils peuvent être « remis à l'heure » lorsque la lumière revient.

40.2 Les réponses à la gravité

Les plantes s'orientent en fonction du champ gravitationnel : aperçu

Le gravitropisme est la réponse de la croissance au champ de la gravitation.

Les plantes perçoivent la gravité par la sédimentation d'amyloplastes dans certaines de leurs cellules; cette perception donne lieu à un signal physiologique qui provoque l'élongation d'autres cellules. On pense que c'est l'auxine qui transmet le signal.

Les tiges se courbent vers le haut, à l'encontre de la force de gravité

Les tiges se dirigent à l'encontre de la gravité, on dit qu'elles manifestent un gravitropisme négatif. Lorsque l'auxine s'accumule du côté de la tige orienté vers le sol, les cellules s'y allongent, provoquant le redressement de la tige.

Les racines se courbent vers le centre de gravité

Les racines manifestent un gravitropisme positif. Si la coiffe est disposée horizontalement, les cellules de la racine tournées vers le ciel s'allongent, provoquant la croissance de la racine vers le bas.

40.3 Les réponses aux stimulus mécaniques

Des réponses irréversibles sont déclenchées par le toucher

Le thigmotropisme est une croissance irréversible d'une plante, orientée vers le stimulus physique ou à son opposé. Il en résulte un changement de forme de la plante, appelé thigmomorphogenèse.

Les thigmonasties sont indépendantes de la direction du stimulus; elles sont généralement produites par des changements de pression de turgescence.

Les réponses réversibles au toucher et à d'autres stimulus font intervenir la pression de turgescence

Les réponses induites par contact résultent de changements de pression de turgescence. Un stimulus provoque un signal électrique, qui a pour conséquence une perte d'ions potassium et d'eau par des cellules des pulvini. La diminution de turgescence qui en résulte provoque le mouvement des feuilles.

Des changements de pression de turgescence induits par la lumière interviennent dans l'orientation de feuilles vers le soleil, dans l'ouverture de fleurs et dans le positionnement de feuilles au repos.

40.4 Les réponses à l'eau et à la température

La dormance est une réponse à l'eau, à la température ou à la lumière

La dormance est l'arrêt de la croissance qui se produit lorsqu'une plante est exposée à un stress environnemental. L'abscission saisonnière des feuilles des arbres décidus a lieu en automne. La dormance des graines postpose la germination jusqu'à ce que les conditions du milieu soient favorables.

Certaines plantes survivent à des températures extrêmes

Les plantes réagissent aux basses températures en accroissant la quantité de lipides insaturés de leurs membranes, en limitant aux espaces intercellulaires la formation de cristaux de glace et en synthétisant des protéines antigèle.

Des plantes exposées à des augmentations rapides de température produisent des protéines de choc thermique, qui aident à la stabilisation des autres protéines.

40.5 Les hormones et les systèmes sensoriels

Les hormones régulatrices de la croissance sont liées à l'environnement

Les hormones sont produites en faibles quantités dans une partie de la plante et transportées dans une autre partie, où elles induisent des réponses physiologiques et de développement.

Les auxines interviennent dans l'élongation et le plan d'organisation de la plante

Les auxines sont produites dans les méristèmes apicaux et les parties jeunes des plantes. Elles affectent la transcription de l'ADN en se fixant sur une protéine. Les auxines promeuvent l'élongation des tiges, la rhizogenèse (formation de racines adventives) les divisions cellulaires et la dormance des bourgeons axillaires; elles inhibent l'abscission des feuilles et induisent la synthèse d'éthylène.

Les cytokinines stimulent la division et la différenciation cellulaires

Les cytokinines sont des purines synthétisées dans les méristèmes apicaux des racines et dans les fruits en développement. Elles promeuvent la mitose, le développement des chloroplastes et la formation de bourgeons; elles retardent la sénescence.

Les strigolactones inhibent la croissance des bourgeons axillaires

Les strigolactones sont produites dans les racines; elles migrent dans les tiges où elles régulent la croissance des bourgeons axillaires et le développement du cambium.

Les gibbérellines stimulent la croissance et l'utilisation des nutriments

Les gibbérellines sont synthétisées dans les apex de tiges et de racines, les jeunes feuilles et les graines. Elles promeuvent l'élongation des tiges et la synthèse d'enzymes dans les graines germinantes. Dans les fougères, les gibbérellines fonctionnent comme phéromones.

Les brassinostéroïdes ont une structure similaire à celle de certaines hormones animales

Les brassinostéroïdes sont des stéroïdes synthétisés dans le pollen, les graines immatures, les tiges et les feuilles. Ils produisent une large gamme d'effets en relation avec la croissance, la sénescence et le développement reproducteur.

Les oligosaccharines agissent comme molécules signal de défense

Des pathogènes sécrètent des enzymes qui produisent des oligosaccharines par dégradation partielle des parois; ces molécules induisent des réponses de défense contre le pathogène. Les oligosaccharines inhibent aussi l'élongation stimulée par les auxines et la rhizogenèse; elles stimulent la production de fleurs.

L'éthylène induit la maturation des fruits et participe aux défenses des plantes

Racines, méristèmes apicaux de tiges, fleurs sénescents et fruits mûrissants synthétisent de l'éthylène, un gaz qui contrôle l'abscission des feuilles, des fleurs et des fruits, promeut la maturation des fruits et inhibe l'élongation des racines et des tiges. L'éthylène active une réponse de défense lors de l'attaque de pathogènes ou d'herbivores.

L'acide abscissique bloque la croissance et induit la dormance

Les feuilles adultes, les fruits, les coiffes et les racines synthétisent de l'acide abscissique. L'acide abscissique inhibe la croissance des bourgeons et les effets d'autres hormones, il induit la dormance des graines et contrôle la fermeture des stomates.

COMPRÉHENSION

- Lequel de ces phénomènes est-il stimulé par la lumière bleue ?
 - la germination de graines
 - l'évaluation des espacements entre plantes voisines
 - le phototropisme
 - l'élongation des tiges
- Les tiges et les racines manifestent respectivement
 - une réponse phototropique positive et une absence de réponse phototropique
 - une réponse phototropique négative et une absence de réponse phototropique
 - une absence de réponse phototropique et une réponse phototropique positive
 - une absence de réponse phototropique et une réponse phototropique négative
- Dans la tige, la gravité est perçue par les cellules

a. épidermiques	c. du périoderme
b. corticales	d. de l'endoderme
- Laquelle de ces structures est-elle le plus directement affectée par le froid ?
 - les protéines nucléaires
 - les inclusions vacuolaires
 - le cytosquelette
 - les lipides membranaires
- Laquelle des affirmations suivantes ne s'applique-t-elle PAS à une graine prête à entrer en dormance ?
 - la graine perd de l'eau
 - la teneur en acide abscissique de l'embryon diminue
 - le spermoderme durcit
 - la synthèse protéique cesse
- Certains mutants nains peuvent être induits à grandir normalement par application

a. d'auxine	c. d'éthylène
b. d'acide abscissique	d. de gibbérelline

APPLICATIONS

- Suite à laquelle de ces séries de traitements des graines seraient-elles induites à germer ?
 - rouge ; rouge lointain
 - rouge lointain ; rouge
 - rouge ; rouge lointain ; rouge ; rouge lointain ; rouge ; rouge lointain ; rouge ; rouge lointain
 - les séries a et c
- Que faut-il s'attendre à observer si on met à germer à l'obscurité des graines de mutant *det2* d'*Arabidopsis* ?
 - les graines germent normalement mais les plantes ne s'étiolent pas à la recherche de lumière
 - les graines ne germent pas par manque de lumière
 - les graines germent et les plantes s'étiolent à la recherche de lumière
 - les graines germent mais les plantules meurent immédiatement car elles sont incapables de synthétiser des sucres à l'obscurité
- Lorsque Charles et Francis Darwin s'intéressèrent au phototropisme des plantes, ils découvrirent que
 - l'auxine est responsable de la croissance dépendant de la lumière
 - c'est l'apex de la tige qui perçoit la lumière
 - c'est la région sous-jacente à l'apex de la tige qui perçoit la lumière
 - seule la lumière rouge stimule le phototropisme

- Laquelle de ces déficiences empêcherait-elle l'expression de gènes induite par l'auxine ?
 - Le facteur de transcription d'ARF est incapable de fixer les protéines Aux/IAA
 - TIR1 a un défaut au niveau du site de fixation de l'auxine
 - les protéines Aux/IAA ont un défaut qui les empêche de fixer l'ubiquitine mais pas le facteur de transcription d'ARF
 - b et c sont corrects
- Un fruit non mûr est enfermé dans un sac gonflé comme un ballon ; ce n'est qu'après l'avoir sorti du sac qu'il mûrit ; comment interpréter cette observation ?
 - le sac empêche la lumière d'atteindre le fruit, qui ne mûrit donc pas
 - le sac maintient le fruit dans une atmosphère fraîche, l'empêchant de mûrir
 - la concentration élevée en CO₂ dans le sac empêche le fruit de mûrir
 - la concentration élevée en O₂ dans le sac empêche le fruit de mûrir
- Soit un mutant d'*Arabidopsis* à tige très courte et dont un important gène induit par la gibbérelline n'est pas transcrit comme l'indique l'absence de l'ARN correspondant à ce gène. Laquelle des mutations suivantes ne donnerait-elle PAS lieu à ce phénotype ?
 - une mutation dans le facteur de transcription de GA empêche la fixation des protéines DELLA
 - L'enzyme nécessaire à la biosynthèse de GA est déficiente
 - La protéine GID1 ne peut fixer la protéine SCF
 - Il y a une mutation dans la région promotrice du gène induit par GA où le facteur de transcription de GA se fixe normalement
- Une plante croissant dans une navette spatiale ne manifeste pas de

a. phototropisme	c. rythme circadien
b. photomorphogénèse	d. gravitropisme

RÉVISION

- Si on laisse des pommes de terre trop longtemps à l'obscurité, elles forment des longs jets blancs portant de toutes petites feuilles. Comment s'appelle ce phénomène ? en expliquer la cause.
- Trouver la définition de taxie dans le glossaire. Comparer tropisme et taxie.
- Le modèle actuellement proposé pour expliquer le gravitropisme considère que c'est la sédimentation d'amyloplastes dans certaines cellules qui permet la perception de la gravité. Suggérer un mécanisme plausible de cette perception ne faisant pas appel à la sédimentation de particules.
- Les agriculteurs qui réalisent des cultures de plantes dont les semis se font en serre avant transplantation en champ peuvent préparer les plantules à la transition entre serre et champ en les brossant doucement chaque jour pendant quelques semaines. Pourquoi cette opération est-elle bénéfique ?