

Les réponses des végétaux aux stimulus internes et externes

39



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ Figure 39.1 Une plante «vampire»?

CONCEPTS CLÉS

- 39.1** Les voies de transduction du signal font le lien entre la réception du signal et la réponse
- 39.2** Les régulateurs de croissance végétaux coordonnent la croissance, le développement et les réponses aux stimulus
- 39.3** Les réponses des végétaux à la lumière sont vitales pour leur survie
- 39.4** Les végétaux réagissent à de nombreux stimulus autres que la lumière
- 39.5** Les végétaux réagissent aux attaques des agents pathogènes et des herbivores



Immuable, ou presque

Lentement, la chasseuse se fraie un passage dans les broussailles en direction de l'ombre, là où elle a plus de chances de débusquer sa proie. Quand elle a commencé sa chasse, elle ne disposait que d'une semaine de réserves. Si elle ne trouve pas bientôt de quoi se nourrir, elle mourra. Mais voilà qu'enfin elle détecte une odeur prometteuse. Elle dirige sa tige droit vers la source de l'odeur et, une fois le butin à sa portée, elle le prend au lasso. À cet instant, elle détecte la présence d'une victime plus attirante ! Elle se tourne alors vers elle, l'enserme comme un serpent, perce sa proie et, tel un vampire, la vide de ses nutriments.

Notre chasseuse est une cuscute (du genre *Cuscuta*), une plante à fleurs parasitique et non photosynthétique. Dès sa germination, la plantule de la cuscute, mue par la réserve d'énergie qu'elle a stockée durant son développement embryonnaire, se met à la recherche d'une plante hôte (figure 39.1). Si elle n'en trouve pas dans la première semaine de sa vie, elle meurt au bout de ses réserves. La cuscute attaque en pointant ses vrilles vers sa proie, comme on le voit sur la photo ci-contre, pour l'emprisonner. En une heure, soit elle vampirise sa victime, soit elle cherche d'autres cibles. Si elle reste accrochée à la proie qu'elle parasite, il lui faut plusieurs jours pour pénétrer le phloème à l'aide d'appendices appelés haustoria (haustorium au singulier), des suçoirs qui lui permettent de se nourrir. Elle s'enroule davantage ou non autour de sa proie, selon la quantité de nutriments qu'elle y trouvera.

Comment la cuscute réussit-elle à repérer sa proie ? Les biologistes savent depuis longtemps que cette plante pousse en direction de l'ombre (n'est-ce pas l'endroit idéal pour trouver une tige ?), mais ils pensaient que la cuscute entraînait en contact par hasard avec une plante hôte à vampiriser. Or, de nouvelles études révèlent que

ce sont les substances chimiques libérées par une proie potentielle qui attirent la cuscute et la font se tourner sur-le-champ dans cette direction.

De prime abord, le comportement de *Cuscuta* peut sembler fort insolite, mais lorsqu'on y réfléchit, les plantes photosynthétiques ne perçoivent-elles pas leur environnement, elles aussi, lorsqu'elles tirent avantage d'un meilleur ensoleillement ou d'une poche de sol particulièrement riche? Plus encore: ces comportements relèvent de voies de transduction du signal qui ne sont pas si différentes de certaines des voies qui vous permettent d'interagir avec votre environnement. En effet, à l'échelle de la réception du signal et de la transduction du signal, vos cellules et les cellules végétales sont beaucoup plus semblables que différentes. En tant qu'animal, cependant, votre façon de répondre aux stimulus de l'environnement est généralement très différente de celle des végétaux. Les animaux réagissent plutôt par le mouvement, et les végétaux par la modification de leur croissance et de leur développement.

Pour survivre dans leur environnement, les végétaux doivent également s'adapter aux changements qui se produisent dans le temps, comme le changement de saison. En outre, ils interagissent avec toutes sortes d'organismes. Ces interactions physiques et chimiques s'effectuent par des voies de transduction du signal qui sont complexes. Dans le présent chapitre, nous verrons quelles substances chimiques internes régulent la croissance et le développement des végétaux, puis comment les végétaux perçoivent les stimulus de leur environnement et y réagissent.

CONCEPT 39.1

Les voies de transduction du signal font le lien entre la réception du signal et la réponse

Les cuscutes captent des signaux particuliers de leur environnement et leur répondent de façon à favoriser leur survie et à assurer leur succès reproducteur, mais elles sont loin d'être uniques à cet égard. Prenons l'exemple d'une pomme de terre (*Solanum tuberosum*) oubliée depuis longtemps au fond d'un placard. Les tubercules, des tiges souterraines modifiées, ont donné naissance à des pousses à partir des « yeux » (bourgeons axillaires) de la pomme de terre, mais ces dernières ressemblent peu aux pousses normales d'une plante. En effet, elles n'ont pas des tiges robustes portant de grandes feuilles vertes et soutenues par de longues racines. Ayant émergé dans l'obscurité, elles sont plutôt d'une blancheur spectrale et sont constituées de longues tiges minces portant de petites feuilles repliées, et de courtes racines (**figure 39.2a**). Ces adaptations morphologiques à la croissance dans l'obscurité, que décrit le terme **étiollement**, prennent tout leur sens quand on considère que, normalement, une pomme de terre germe sous terre et que la croissance des pousses se déroule dans l'obscurité. Dans de telles conditions, des feuilles déployées constitueraient un obstacle à la progression de la pousse dans le sol et elles se feraient endommager. Au contraire, avec des feuilles repliées et souterraines, il y a peu d'évaporation d'eau, et la plante n'a pas besoin d'un système racinaire complexe pour remplacer la perte d'eau par transpiration. En

outre, l'énergie dépensée en vue de produire de la chlorophylle serait un pur gaspillage, puisqu'il n'y a pas du tout de lumière pour la photosynthèse. Ainsi, une pousse de pomme de terre qui croît à l'obscurité emploie toute son énergie à l'allongement de ses tiges. Cette adaptation permet aux pousses de percer la surface du sol avant l'épuisement de leurs réserves de nutriments situées dans les tubercules. La réaction d'étiollement illustre comment la morphologie et la physiologie d'une plante s'adaptent à son milieu en établissant des interactions complexes entre les signaux internes et externes.

Dès que la pousse reçoit de la lumière, la morphologie et la biochimie de la plante subissent d'importants changements que l'on regroupe sous le terme général de **verdissement**: l'allongement des tiges ralentit, les feuilles grandissent, les racines s'allongent, et toute la pousse commence à produire de la chlorophylle. En somme, la pousse commence à ressembler à une plante normale (**figure 39.2b**). Dans la présente section, nous expliquerons comment la réception d'un signal – dans le cas présent, la lumière – par une cellule végétale est convertie en réponse (verdissement). Nous verrons en cours de route les connaissances que l'étude des mutants a permis d'acquérir sur les étapes de la communication cellulaire à l'échelle moléculaire: la réception des signaux, la transduction des signaux et la réponse aux signaux (**figure 39.3**).

La réception du signal

Ce sont d'abord des récepteurs qui perçoivent les signaux. Ces récepteurs sont des protéines qui changent de forme selon les stimulus reçus. Par exemple, le récepteur qui permet le verdissement est un type de *phytochrome* appartenant à une classe de photorécepteurs que nous examinerons plus loin dans le présent chapitre. Contrairement à la plupart des récepteurs, qui se trouvent dans la membrane plasmique, ce phytochrome se trouve dans le cytoplasme. Des études effectuées sur la tomate (*Solanum lycopersicum*), une espèce étroitement apparentée à la

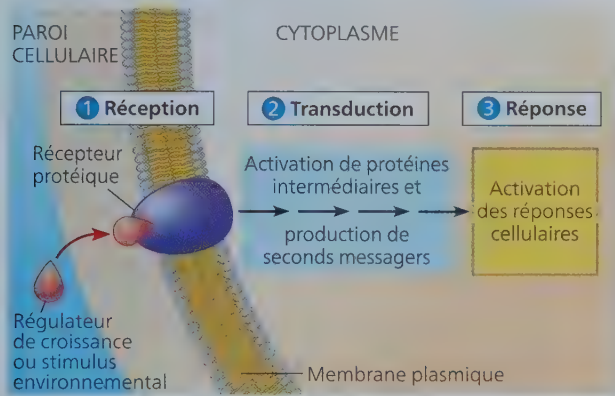
▼ **Figure 39.2** Le verdissement, causé par la lumière, d'un tubercule de pomme de terre qui a germé dans l'obscurité.



(a) **Avant l'exposition à la lumière.** Un tubercule de pomme de terre qui germe dans l'obscurité a de longues tiges chétives et des feuilles repliées; ces adaptations morphologiques permettent aux pousses de progresser dans le sol. Les racines sont courtes, mais le besoin en eau est faible, en raison de la perte d'eau minimale des pousses.

(b) **Après une semaine d'exposition à la lumière du jour.** Le plant de pomme de terre commence à ressembler à une plante normale possédant de grandes feuilles vertes, de courtes tiges robustes et de longues racines. Cette transformation commence quand un pigment précis, le phytochrome, perçoit la lumière.

▼ **Figure 39.3 Révision d'un modèle général des voies de transduction du signal.** Comme nous l'avons vu au concept 11.1, un régulateur de croissance (une hormone), ou tout autre stimulus qui interagit avec un récepteur protéique spécifique, peut provoquer l'activation séquentielle de protéines intermédiaires et également la production de seconds messagers qui participent au processus. Le signal est propagé, entraînant, à la fin, les réponses cellulaires. Dans ce diagramme, le récepteur se trouve à la surface de la cellule cible, mais, dans d'autres cas, le stimulus interagit avec les récepteurs situés dans la cellule.



potomane, ont permis aux chercheurs de mettre en évidence le rôle essentiel du phytochrome dans le verdissement. En effet, le plant de tomate mutant appelé *aurea*, qui contient peu de phytochrome, verdit moins que les plants de type sauvage en présence de lumière. (Le nom *aurea* vient du mot latin signifiant « doré », car, en l'absence de chlorophylle, les pigments accessoires jaunes et orangés appelés *caroténoïdes* deviennent apparents.) De plus, les chercheurs ont pu obtenir un verdissement normal de cellules de feuille de mutants *aurea* en y injectant du phytochrome extrait d'autres végétaux, puis en exposant les cellules à la lumière. Ces expériences ont montré que le phytochrome est un récepteur de lumière dans le processus de verdissement.

La transduction du signal

Les récepteurs peuvent être sensibles aux moindres signaux environnementaux (externes) et chimiques (internes). Ainsi, une lumière extrêmement faible, dans certains cas un éclairage équivalant à quelques secondes de lumière provenant de la lune, suffit à déclencher le verdissement. La transduction de ces signaux extrêmement faibles fait intervenir des **seconds messagers**, des petites molécules et des ions présents dans la cellule et capables d'amplifier le signal perçu par le récepteur et de le transférer à d'autres protéines qui produisent une réponse (figure 39.4). Au concept 11.3, nous avons vu plusieurs sortes de seconds messagers (voir les figures 11.12 et 11.14). Examinons maintenant les rôles particuliers que jouent deux types de seconds messagers dans le processus du verdissement : les ions calcium (Ca^{2+}) et le GMP cyclique, ou GMPc. (Rappelons que l'acronyme GMP est celui de la *guanosine monophosphate*, parfois appelée « acide guanylique ».)

La variation de la concentration cytosolique de Ca^{2+} joue un rôle important dans la transduction du signal par le phytochrome. La concentration de Ca^{2+} cytosolique est généralement

très faible (environ 10^{-7} mol/L); toutefois, l'activation du phytochrome entraîne l'ouverture des canaux ioniques à Ca^{2+} et une augmentation transitoire de Ca^{2+} cytosolique (100 fois plus). En réponse à la lumière, le phytochrome subit un changement de structure qui mène à l'activation de la guanylyl cyclase, une enzyme qui produit le GMPc, un second messager. Pour que la réponse de verdissement soit complète, il doit y avoir production d'ions Ca^{2+} et de GMPc. L'injection du GMPc dans les cellules du plant de tomate *aurea*, par exemple, provoque seulement un verdissement partiel.

La réponse au signal

Enfin, les seconds messagers régulent une ou plusieurs activités cellulaires. Le plus souvent, ces réponses impliquent une activité accrue d'enzymes particulières. Il existe deux principaux mécanismes qui permettent à une voie de transduction de favoriser une étape enzymatique dans une voie biochimique : la modification posttraductionnelle et la régulation transcriptionnelle. La régulation transcriptionnelle augmente ou diminue la synthèse de l'ARNm qui code pour une enzyme précise, tandis que la modification posttraductionnelle active des enzymes existantes.

La modification posttraductionnelle des protéines existantes

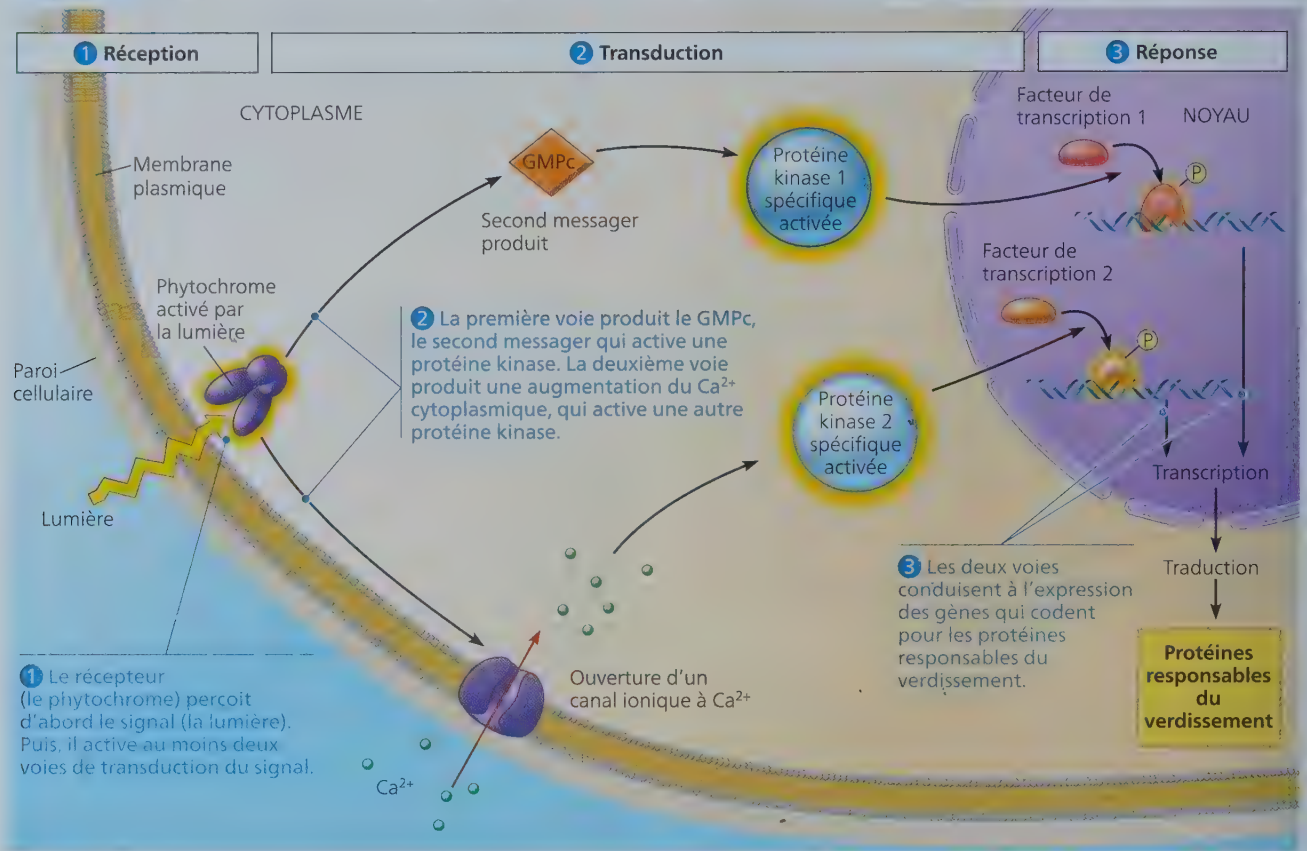
Dans la plupart des voies de transduction du signal, les protéines existantes sont modifiées par la phosphorylation d'acides aminés spécifiques, ce qui influe sur l'hydrophobicité et l'activité des protéines. De nombreux seconds messagers, notamment le GMPc et le Ca^{2+} , activent directement les protéines kinases. Il arrive souvent qu'une protéine kinase en phosphoryle une autre, qui elle-même en phosphoryle une autre, et ainsi de suite (voir la figure 11.10). Cette cascade de phosphorylation, qui fait habituellement intervenir les facteurs de transcription, peut faire le lien entre le stimulus initial et la réponse suscitée au niveau de l'expression génique. Comme nous le verrons bientôt, de nombreuses voies de transduction du signal régulent finalement la synthèse de nouvelles protéines, en activant ou en inactivant certains gènes.

Les voies de transduction du signal doivent également avoir un moyen de se fermer lorsqu'il n'y a plus de signal, par exemple lorsqu'on remet une pomme de terre qui germe dans le placard. Les protéines phosphatases, des enzymes qui déphosphorylent certaines protéines, sont importantes dans ces processus d'« inactivation ». À tout moment, le fonctionnement d'une cellule dépend de l'équilibre entre les différentes actions des protéines kinases et phosphatases.

La régulation transcriptionnelle

Comme nous l'avons vu au concept 18.2, les protéines appelées *facteurs de transcription spécifiques* se fixent sur des régions précises de l'ADN et régulent la transcription de gènes précis (voir la figure 18.10). Dans le cas du verdissement causé par le phytochrome, la phosphorylation active plusieurs de ces facteurs de transcription lorsque les conditions lumineuses sont appropriées. L'activation de certains de ces facteurs dépend de leur phosphorylation par des protéines kinases activées par le GMPc ou les ions Ca^{2+} .

▼ **Figure 39.4** Exemple de transduction du signal chez les végétaux : le rôle du phytochrome dans le verdissement.



FAITES DES LIENS ► Quelle case dans la figure 11.17 illustre le mieux la voie de transduction du signal dépendante du phytochrome au cours du verdissement? Expliquez votre réponse.

Le mécanisme qui fait qu'un signal est à l'origine de modifications du développement peut dépendre de facteurs de transcription qui sont des activateurs (qui *augmentent* la transcription de gènes précis) ou des répresseurs (qui *réduisent* la transcription), ou des deux. Prenons l'exemple de mutants de l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*). Bien qu'on les fasse croître dans l'obscurité, ces mutants présentent la morphologie de plants exposés à la lumière: ils ont des feuilles déployées et des tiges courtes et robustes. La seule chose qui les distingue de plants exposés à la lumière est leur pâleur. Ils ne sont pas verts, parce que l'étape finale de la production de chlorophylle nécessite la présence de lumière directe. En fait, chez ces mutants, le répresseur qui inhibe normalement l'expression des gènes activés par la lumière est absent. Lorsqu'une mutation élimine le répresseur, la voie normalement inhibée se poursuit. Cela explique le fait que, exception faite de leur pâleur, ces mutants ont l'aspect de plants croissant à la lumière.

Les protéines du verdissement

Durant le verdissement, quels types de protéines sont activées ou nouvellement transcrites par la phosphorylation? La plupart sont des enzymes qui participent directement à la photosynthèse, tandis que d'autres fournissent des précurseurs chimiques nécessaires à la production de la chlorophylle, ou

encore influent sur la concentration des régulateurs de croissance des végétaux (hormones végétales). Par exemple, la concentration de deux types de régulateurs de croissance qui favorisent l'allongement de la tige (auxines et brassinostéroïdes) diminue à la suite de l'activation du phytochrome. Cette diminution explique le ralentissement de l'allongement de la tige qui accompagne le verdissement.

Si nous avons longuement décrit la transduction du signal qui entre en jeu dans le verdissement d'un plant de pomme de terre, c'est pour vous donner un aperçu de la complexité des modifications biochimiques que comporte ce seul processus. Chaque régulateur de croissance végétal, chaque stimulus environnemental activeront une ou plusieurs voies de transduction du signal d'une complexité comparable. Comme dans le cas du plant de tomate mutant *aurea*, l'isolation de mutants (une approche génétique) et les techniques de biologie moléculaire aident les chercheurs à discerner ces voies. Cependant, ces récentes recherches se fondent sur une longue histoire d'études physiologiques et biochimiques rigoureuses portant sur le fonctionnement des végétaux. Dans la prochaine section, nous verrons que ce sont les expériences classiques qui ont fourni les premiers indices montrant que les signaux moléculaires transportés, appelés hormones végétales, sont les régulateurs internes de la croissance des végétaux.

1. Quelles sont les différences morphologiques entre les plantes qui croissent dans l'obscurité et celles qui croissent à la lumière ? Expliquez comment l'étiollement aide une plantule à affronter la compétition avec succès.
2. Le cycloheximide inhibe la synthèse des protéines. Prédisez l'effet de ce médicament sur le verdissement.
3. **ET SI ?** ▶ Le Viagra, un médicament prescrit pour traiter les troubles érectiles, inhibe une enzyme qui dégrade le GMP cyclique. Si les cellules des feuilles d'un plant de tomate possèdent une enzyme semblable, peut-on prédire que l'application de Viagra causera un verdissement normal des feuilles du mutant *aurea* ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 39.2

Les régulateurs de croissance végétaux coordonnent la croissance, le développement et les réponses aux stimulus

Une **hormone**, dans le sens premier du terme, est une molécule de signalisation produite en faibles concentrations dans une partie de l'organisme et transportée dans des organes ou des tissus cibles. Elle se fixe alors à un récepteur précis et déclenche des réponses. Chez les animaux, les hormones sont généralement, par définition, transportées dans l'appareil circulatoire. De nos jours, cependant, de nombreux phytobiologistes font valoir que les définitions étroites établies par les spécialistes en physiologie animale sont trop limitées pour décrire les processus physiologiques des végétaux. Par exemple, les végétaux ne possèdent pas de circulation sanguine pour transporter les molécules de signalisation semblables à des hormones. De plus, certaines molécules de signalisation qui sont considérées comme des hormones végétales n'agissent que localement. Enfin, certaines molécules de signalisation présentes chez les végétaux, comme le glucose, le sont généralement à des concentrations des centaines de fois plus élevées qu'une hormone type. Pourtant, elles activent des voies de transduction du signal qui modifient grandement le fonctionnement des plantes d'une manière semblable à celle d'une hormone. Par conséquent, de nombreux phytobiologistes préfèrent le terme *régulateur de croissance végétal* pour décrire les composés organiques, soit naturels, soit synthétiques, qui modifient ou régissent un ou plusieurs processus physiologiques précis dans une plante. À l'heure actuelle, les termes *hormone végétale* et *régulateur de croissance végétal* sont utilisés à peu près indifféremment, mais nous utiliserons le terme *régulateur de croissance végétal* et nous adhérons au critère selon lequel les régulateurs de croissance végétaux sont actifs à de très faibles concentrations.

Les régulateurs de croissance végétaux sont produits en très faible quantité, mais cette quantité infime peut exercer des effets considérables sur la croissance et le développement d'une plante. Presque tous les aspects de la croissance et du développement des végétaux sont, jusqu'à un certain point, sous régulation

hormonale. Chaque régulateur de croissance produit plusieurs effets, selon sa concentration, le site d'action et le stade de développement de la plante. Inversement, plusieurs régulateurs de croissance peuvent influencer sur un seul processus. Habituellement, l'effet d'un régulateur de croissance dépend autant du rapport entre sa concentration et celles des autres régulateurs de croissance que de sa quantité absolue. Ce sont souvent les interactions entre différents régulateurs de croissance, et non l'action isolée de chacun, qui régissent la croissance et le développement d'une plante. Nous décrivons ces interactions dans la section suivante.

Les régulateurs de croissance végétaux : un aperçu

Le **tableau 39.1** présente les principales familles de régulateurs de croissance et leurs actions : les auxines, les cytokinines, les gibbérellines, l'acide abscissique, l'éthylène, les brassinostéroïdes, les jasmonates et les strigolactones.

Les auxines

C'est une série d'expériences classiques sur les réactions des tiges à la lumière qui a mis les scientifiques sur la piste des régulateurs de croissance végétaux en tant que messagers chimiques. Comme vous le savez, une plante d'intérieur posée sur le rebord d'une fenêtre pousse en direction de la lumière. Toute réaction de croissance qui fait que les organes de la plante s'orientent vers le stimulus ou en direction opposée est appelée **tropisme** (du grec *tropos*, «tour», «direction»). Lorsqu'une pousse croît vers la lumière ou s'en éloigne, on parle de **phototropisme**. Le premier phénomène est appelé phototropisme positif, et le second, phototropisme négatif.

Dans un écosystème naturel comme une forêt dense, le phototropisme oriente la croissance des pousses vers la lumière dont elles ont besoin pour la photosynthèse. Cette réponse est le résultat d'une différence de croissance entre les cellules situées sur les côtés opposés des pousses. Les cellules situées du côté sombre s'allongent plus rapidement que celles qui sont situées du côté éclairé.

À la fin du 19^e siècle, Charles Darwin et son fils Francis ont été parmi les premiers à faire des expériences sur le phototropisme (**figure 39.5**). Ils ont ainsi observé que la plantule d'une graminée enveloppée dans sa gaine protectrice, le coléoptile (voir la figure 38.9b), se courbait vers la lumière seulement si l'apex de son coléoptile était bien présent. S'ils enlevaient l'apex ou le recouvraient d'un capuchon opaque, le coléoptile ne se courbait pas. En revanche, s'ils plaçaient un capuchon transparent sur l'apex ou s'ils recouvraient une autre partie du coléoptile d'une gaine opaque, la réaction de phototropisme se produisait bien. Les Darwin en ont conclu que l'apex du coléoptile était le lieu de perception de la lumière. Toutefois, ils ont noté que la réaction de croissance différentielle qui menait à la courbure du coléoptile se produisait à une certaine distance sous l'apex. Charles et Francis Darwin ont donc supposé que l'apex transmettait un message à la région du coléoptile qui s'allongeait. Quelques dizaines d'années plus tard, le scientifique danois Peter Boysen-Jensen (1883-1959) a démontré que le signal était une substance chimique mobile. Il a isolé l'apex du reste du coléoptile avec un cube de gélose (matière gélatineuse) qui empêchait le contact cellulaire entre les deux parties, mais pas

Tableau 39.1 Vue d'ensemble des régulateurs de croissance végétaux

Catégories de régulateurs de croissance végétaux	Sites de synthèse ou d'action	Principales fonctions
Auxines (AIA)	Les méristèmes apicaux caulinaires et les jeunes feuilles sont les principaux sites de synthèse des auxines. Les méristèmes apicaux racinaires produisent également des auxines, bien que la racine dépende de la pousse pour la majeure partie de ses auxines. Les graines et les fruits en formation ont un taux élevé d'auxines, mais il n'a pas clairement été établi si elles sont nouvellement synthétisées ou transportées à partir des tissus producteurs.	Stimulent l'allongement de la tige (en faible concentration seulement); favorisent la formation de racines latérales et adventives; régulent la formation des fruits; augmentent la dominance apicale; jouent un rôle dans le phototropisme et le gravitropisme; favorisent la différenciation vasculaire; retardent l'abscission des feuilles.
Cytokinines	Ces régulateurs de croissance sont synthétisés surtout dans les racines et sont transportés jusque dans les divers organes, mais il existe aussi de nombreux sites de synthèse mineurs.	Régulent la division cellulaire dans les pousses et les racines; modifient la dominance apicale et favorisent la croissance de bourgeons latéraux; favorisent le déplacement des nutriments dans les tissus cibles; stimulent la germination des graines; retardent la sénescence des feuilles.
Gibbérellines (GA ₃)	Les méristèmes des bourgeons apicaux des pousses et des racines, les jeunes feuilles et les graines en formation sont les principaux sites de synthèse.	Stimulent l'allongement des tiges, la formation du pollen, la croissance des tubes polliniques, la fructification, ainsi que la formation et la germination des graines; régulent la détermination du sexe et la transition de la phase juvénile à la phase adulte.
Acide abscissique (ABA)	Presque toutes les cellules végétales peuvent synthétiser l'acide abscissique et sa présence a été détectée dans les principaux organes et tissus vivants; peut être transporté dans le phloème ou le xylème.	Inhibe la croissance; favorise la fermeture des stomates en période de sécheresse; favorise la dormance des graines et inhibe la germination hâtive; favorise la sénescence des feuilles; favorise la tolérance à la dessiccation.
Éthylène	Ce régulateur de croissance à l'état gazeux peut être produit par la plupart des parties de la plante. Il est produit en concentrations élevées au cours de la sénescence, de l'abscission des feuilles et de la maturation de certains types de fruits. La synthèse est également stimulée par les blessures et le stress.	Favorise la maturation de nombreux fruits, l'abscission des feuilles et la triple réponse dans les plantules (inhibition de l'allongement des tiges, promotion de l'expansion latérale et croissance horizontale); augmente la vitesse de la sénescence; favorise la formation des racines et des poils absorbants; favorise la floraison dans la famille des broméliacées (p. ex., les ananas).
Brassinostéroïdes	Ces composés sont présents dans tous les tissus végétaux, bien que différents intermédiaires prédominent dans les divers organes. Les brassinostéroïdes produits à l'intérieur de la plante agissent près du site de synthèse.	Favorisent l'expansion et la division cellulaires dans les pousses; à de faibles concentrations, favorisent la croissance des racines; à des concentrations élevées, inhibent la croissance des racines; favorisent la différenciation du xylème et inhibent la différenciation du phloème; favorisent la germination des graines et l'allongement des tubes polliniques.
Jasmonates	Ces composés forment un petit groupe de molécules apparentées qui dérivent de l'acide linoléique (un acide gras). Les jasmonates sont synthétisés dans plusieurs parties de la plante et circulent dans le phloème vers d'autres tissus.	Régulent toutes sortes de fonctions, dont la maturation des fruits, le développement des fleurs, la production de pollen, l'enroulement des vrilles, la croissance des racines, la germination des graines et la sécrétion de nectar; les plantes produisent également des jasmonates en réponse au broutement d'un herbivore ou à l'action d'un agent pathogène.
Strigolactones	Ces régulateurs de croissance et signaux extracellulaires dérivés des caroténoïdes sont produits dans les racines en réponse à de faibles concentrations de phosphate ou à un flux élevé d'auxines provenant de la pousse.	Favorisent la germination des graines, la régulation de la dominance apicale et l'attraction des eumycètes mycorhiziens vers les racines.

la diffusion des substances chimiques. Ses plantules se sont courbées normalement vers la lumière. Le chercheur a ensuite isolé l'apex du reste du coléoptile avec une barrière imperméable, comme du mica minéral. Dans ce cas, aucun phototropisme ne s'est produit.

Des recherches subséquentes ont montré que l'apex du coléoptile libérait une substance chimique qu'il était possible de recueillir par diffusion dans des cubes de gélose. Les petits cubes de gélose contenant cette substance chimique pouvaient induire une courbure phototropique même dans l'obscurité totale si le cube de gélose était décentré sur la partie coupée du coléoptile

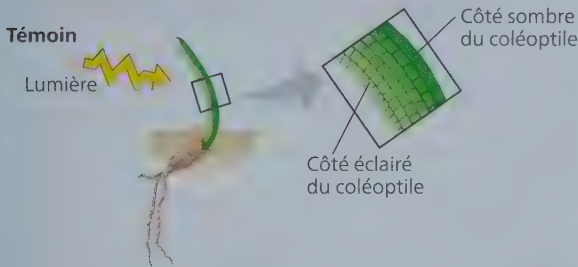
décapité. Les coléoptiles s'inclinaient vers la lumière parce que la substance chimique en question se trouvait en plus forte concentration du côté sombre que du côté éclairé. Comme cette substance chimique stimulait la croissance en descendant dans le coléoptile, elle a été nommée *auxine* (du grec *auxein*, « accroître »). Plus tard, l'auxine a été purifiée, et sa structure chimique, identifiée : il s'agissait d'acide indolacétique (AIA). Le terme **auxine** désigne toute substance chimique qui favorise l'allongement des coléoptiles. Les auxines ont toutefois plusieurs fonctions chez les plantes à fleurs. La principale auxine naturelle qu'on trouve chez les végétaux est l'acide indolacétique (AIA).

Quelle partie du coléoptile perçoit la lumière, et comment le signal est-il transmis ?

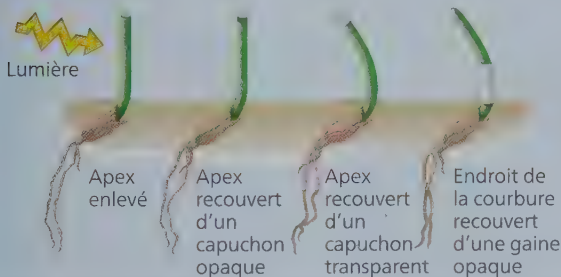
■ **HYPOTHÈSE** ■ En 1880, Charles et Francis Darwin avaient observé que le coléoptile d'une graminée se courbait vers la lumière seulement lorsque l'apex était bien présent. Ils ont alors émis l'hypothèse que l'apex était responsable de la perception de la lumière. En 1913, Peter Boysen-Jensen a émis l'hypothèse que l'apex transmettait le signal phototropique par le biais d'une substance chimique mobile et activée par la lumière.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier leur hypothèse et ainsi déterminer quelle partie perçoit la lumière, Charles et Francis Darwin ont enlevé et recouvert diverses parties des coléoptiles de plantules d'une graminée. De son côté, Peter Boysen-Jensen a isolé des coléoptiles avec différents matériaux pour déterminer comment le signal phototropique était transmis.

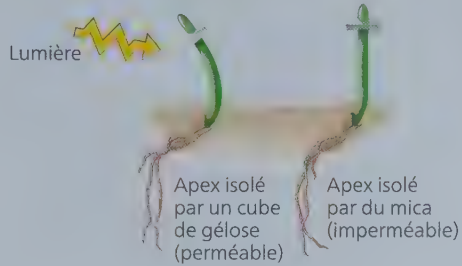
■ **RÉSULTATS** ■



Darwin et Darwin: Le phototropisme se produit seulement quand l'apex est éclairé.



Boysen-Jensen: Le phototropisme se produit si l'apex est séparé par une barrière perméable, mais pas s'il est séparé par une barrière imperméable.



Sources des données: C. R. Darwin, *The power of movement in plants*, John Murray, London (1880); P. Boysen-Jensen, *Concerning the performance of phototropic stimuli on the Avena coleoptile*, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Comptes rendus de la Société botanique allemande)* 31 : 559-566 (1913).

■ **CONCLUSION** ■ L'expérience des Darwin laisse supposer que seul l'apex du coléoptile perçoit la lumière. La courbure phototropique, toutefois, se produit à une certaine distance du site de la perception de la lumière (à l'apex). Les résultats de Boysen-Jensen donnent à penser que le signal est transmis par une substance chimique mobile activée par la lumière.

ET SI ? ► Comment pourrait-on déterminer quelles couleurs de la lumière sont plus efficaces pour induire une courbure phototropique ?

Il existe plusieurs autres composés naturels ou synthétiques qui ont des effets semblables à ceux de l'AIA.

L'auxine est principalement produite dans les apex des pousses et elle descend dans la tige, d'une cellule à l'autre, à une vitesse d'environ 1 cm/h. Elle ne se déplace que de l'apex d'une pousse vers la base, jamais dans le sens inverse. Ce type de transport unidirectionnel est qualifié de *transport polaire*. Le transport polaire n'est pas lié à la force gravitationnelle, car l'auxine monte même lorsqu'on place une pousse ou un coléoptile à l'envers. La polarité du déplacement de l'auxine est plutôt attribuable à la répartition polaire de la protéine de transport de ce régulateur de croissance dans les cellules. Concentrés à l'extrémité basale de la cellule, les transporteurs d'auxine l'entraînent hors de la cellule. L'auxine peut alors entrer dans

l'extrémité apicale de la cellule voisine (figure 39.6). L'auxine provoque divers effets, notamment la stimulation de l'allongement cellulaire et la régulation de l'architecture végétale.

Le rôle de l'auxine dans l'allongement cellulaire Une des premières fonctions de l'auxine est de stimuler l'allongement des cellules dans les jeunes pousses en croissance. En migrant vers la zone d'élongation cellulaire (voir le concept 35.3), elle favorise la croissance des cellules, probablement en se fixant à un récepteur situé dans la membrane plasmique. L'auxine n'a d'effet sur la croissance que si sa concentration se situe entre 10^{-8} et 10^{-4} mol/L. À plus forte concentration, elle inhibe l'allongement cellulaire. On croit qu'une forte concentration d'auxine entraîne la synthèse d'un autre régulateur de

croissance, l'éthylène, qui a généralement un effet inhibiteur sur la croissance. Nous aborderons cette interaction hormonale dans la section portant sur l'éthylène.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

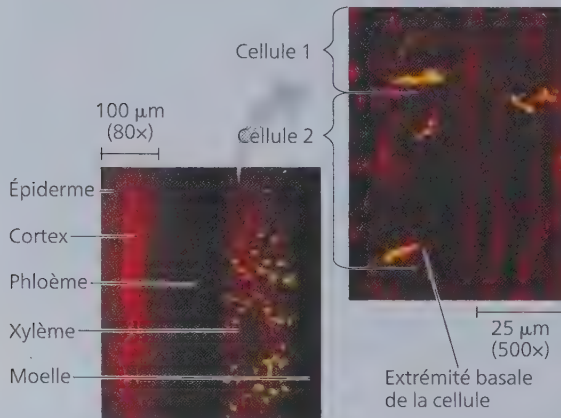
INVESTIGATION

Qu'est-ce qui cause le mouvement polaire de l'auxine de l'apex de la pousse vers sa base ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Leo Gälweiler et ses collègues ont émis l'hypothèse selon laquelle la concentration de la protéine de transport de l'auxine à l'extrémité basale des cellules est responsable du transport polaire de l'auxine.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour savoir comment l'auxine est transportée de manière unidirectionnelle, les chercheurs ont conçu une expérience qui permet de localiser la protéine de transport de ce régulateur de croissance. Ils ont utilisé une molécule fluorescente jaune-vert pour marquer les anticorps qui se lient à la protéine de transport de l'auxine. Ils ont ensuite appliqué les anticorps sur des tiges d'*Arabidopsis* coupées longitudinalement.

■ **RÉSULTATS** ■ La micrographie photonique de gauche montre que la protéine de transport de l'auxine ne se trouve pas dans tous les tissus de la tige, mais seulement dans le parenchyme du xylème. Sur la micrographie photonique de droite, un plus fort grossissement révèle que ces protéines se trouvent surtout à l'extrémité basale des cellules.



Source des données: L. Gälweiler et coll., Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, *Science* 282: 2226-2230 (1998).

■ **CONCLUSION** ■ Les résultats confirment l'hypothèse selon laquelle la concentration de la protéine de transport de l'auxine à l'extrémité basale des cellules est responsable du transport polaire de l'auxine.

ET SI ? ► Si les protéines de transport de l'auxine étaient uniformément réparties aux deux extrémités des cellules, est-ce que le transport polaire des auxines serait encore possible ? Expliquez votre réponse.

Selon une hypothèse dite de *la croissance acidodépendante*, les pompes à protons jouent un rôle important dans la croissance cellulaire provoquée par l'auxine. Dans la zone d'élongation d'une pousse, l'auxine active les pompes à protons (H^+) situées dans la membrane plasmique. Cette action fait augmenter la différence de potentiel entre les deux côtés de la membrane (potentiel de membrane) et, en quelques minutes, entraîne une baisse du pH dans la paroi cellulaire. L'acidification de la paroi active les **expansines**, des enzymes qui rompent les liaisons non covalentes (liaisons hydrogène) entre les microfibrilles de cellulose et d'autres constituants de la paroi cellulaire, et affaiblissent la trame de la paroi (**figure 39.7**). L'augmentation du potentiel de membrane accroît l'absorption d'ions par la cellule, ce qui provoque une absorption osmotique d'eau et une augmentation de la turgescence. Cette turgescence accrue de même que la plus grande plasticité de la paroi permettent l'allongement de la cellule.

De plus, l'auxine modifie rapidement l'expression génique. Ainsi, en quelques minutes, les cellules dans la zone d'élongation produisent de nouvelles protéines. Certaines de ces protéines sont des facteurs de transcription de courte vie qui inhibent ou déclenchent l'expression d'autres gènes. Pour soutenir leur croissance après l'allongement initial rapide, les cellules doivent fabriquer davantage de matériel cytoplasmique, membranaire et de la paroi. L'auxine stimule également cette croissance soutenue.

Le rôle de l'auxine dans le développement des végétaux

Le transport polaire de l'auxine est un élément central qui régit l'organisation spatiale, ou *plan d'organisation*, de la plante en croissance. Comme nous le verrons, l'auxine joue un rôle dans presque tous les aspects des plans d'organisation des végétaux. L'auxine est synthétisée dans les apex des pousses et elle transporte des informations intégrées au sujet de la croissance, de la taille et du milieu environnant des différents rameaux. Ce flux d'information régit les plans de ramification. Un flux réduit d'auxine provenant d'une branche, par exemple, indique que la branche n'est pas suffisamment productive : de nouvelles branches sont requises ailleurs. Par conséquent, les bourgeons latéraux sous le rameau sont libérés de la dormance et commencent leur croissance.

Le transport de l'auxine joue également un rôle clé dans l'établissement de la *phyllotaxie* (voir la figure 36.3), la disposition des feuilles sur la tige. Selon un modèle novateur, le transport polaire d'auxine dans l'extrémité de la pousse crée des pics localisés de concentration d'auxine qui déterminent le site de formation d'un primordium foliaire et, ainsi, les différentes phyllotaxies trouvées dans la nature.

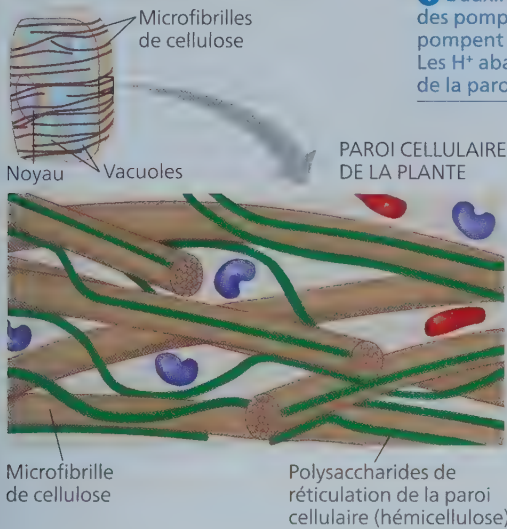
Le transport polaire de l'auxine à partir du bord de la feuille dirige également les motifs des nervures des feuilles. Les inhibiteurs du transport polaire de l'auxine donnent des feuilles qui manquent de continuité vasculaire le long du pétiole. Leurs nervures principales sont larges, d'organisation relâchée, leurs nervures secondaires sont plus nombreuses, et une bande dense de cellules vasculaires de formes irrégulières se trouve près du bord des feuilles.

L'activité du cambium, le méristème qui produit les tissus ligneux, est également régie par le transport de l'auxine. Lorsqu'une plante entre en dormance à la fin d'une saison de croissance, il se produit une réduction de la capacité de transport de l'auxine et de l'expression des gènes qui codent pour les transporteurs d'auxine.

▼ **Figure 39.7** L'allongement cellulaire provoqué par l'auxine: l'hypothèse de la croissance acidodépendante.

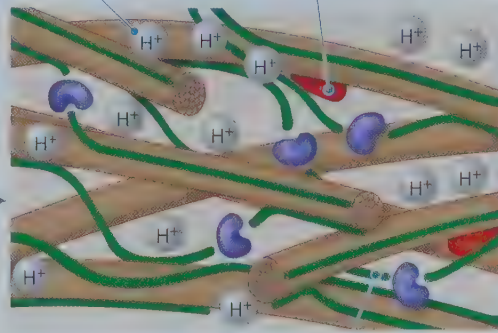
L'expansion de la cellule s'effectue dans une direction essentiellement perpendiculaire à l'orientation générale des microfibrilles de la paroi cellulaire (voir la figure 35.31).

Paroi cellulaire avant l'activation des pompes à proton par l'auxine



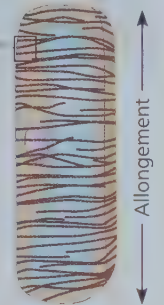
1 L'auxine stimule l'activité des pompes à protons, qui pompent les H^+ du cytoplasme. Les H^+ abaissent le pH de la paroi cellulaire.

2 Le faible pH active les protéines en forme de coin appelées expansines (en rouge), qui séparent les microfibrilles (en brun) des polysaccharides (en vert).



3 Les polysaccharides sont scindés par les enzymes intervenant dans le relâchement de la paroi cellulaire. Ce processus permet aux microfibrilles de glisser et rend la paroi cellulaire plus extensible. En même temps, il se forme davantage de microfibrilles (non montrées). L'absorption de l'eau ainsi que la turgescence permettent à la cellule de s'allonger.

Relâchement de la paroi cellulaire, ce qui permet l'allongement cellulaire



Les effets de l'auxine sur le développement des végétaux ne sont pas limités à la plante sporophyte que nous voyons habituellement. Des découvertes récentes donnent à penser que l'organisation des gamétophytes femelles microscopiques des angiospermes est régie par un gradient d'auxine.

Les utilisations pratiques des auxines Les auxines, aussi bien naturelles que synthétiques, ont de nombreuses applications commerciales. Par exemple, l'acide indolbutyrique (AIB), une auxine naturelle, est utilisé dans la propagation végétative des plantes par bouturage. Le traitement d'une feuille ou d'une tige détachée avec une poudre contenant de l'AIB entraîne souvent la formation de racines adventives près de la surface coupée.

Certaines auxines synthétiques, comme l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique (2,4-D), servent couramment d'herbicides. Les monocotylédones, telles que les graminées qu'on trouve dans une pelouse (pâturin [*Poa sp.*], agrostide [*Agrostis sp.*], fétuque [*Festuca sp.*], etc.) et le maïs (*Zea mays*), peuvent rapidement inactiver ces auxines synthétiques. Par contre, les eudicotylédones en sont incapables et meurent donc d'une surdose de régulateurs de croissance. L'usage du 2,4-D dans les champs de céréales ou des pelouses permet d'éliminer les eudicotylédones à feuilles larges.

L'auxine synthétisée par les graines en formation favorise la fructification. Les plants de tomate cultivés en serre produisent souvent peu de graines, et donnent ainsi des fruits peu développés. Cependant, ceux sur lesquels on pulvérise des auxines synthétiques fructifient de façon normale; on peut donc obtenir des tomates de serre commercialement viables.

Les cytokinines

Les chercheurs ont découvert les **cytokinines** en faisant des essais par tâtonnements pour trouver des additifs chimiques qui

favoriseraient la croissance et le développement des cellules végétales mises en culture. Dans les années 1940, ils ont stimulé la croissance d'embryons végétaux en ajoutant dans leur milieu de culture du lait de coco, l'albumen liquide de la graine géante du cocotier (*Cocos nucifera*). Plus tard, d'autres chercheurs ont constaté qu'il était possible d'induire la division de cellules de tabac (*Nicotiana tabacum*) en ajoutant des échantillons d'ADN dégradé au milieu de culture. Ils ont ainsi découvert que les ingrédients actifs des deux additifs expérimentaux étaient des formes modifiées d'adénine, l'un des constituants des acides nucléiques. Ces régulateurs de croissance ont été nommés cytokinines, parce qu'ils provoquaient la cytokinèse, ou division cellulaire. La plus répandue des nombreuses cytokinines végétales naturelles est la zéatine, ainsi nommée parce qu'on l'a découverte dans les grains du maïs (*Zea mays*). On connaît bien les effets des cytokinines sur la division et la différenciation cellulaires, la dominance apicale et le vieillissement.

La régulation de la division et de la différenciation cellulaires

Les cytokinines sont produites dans les tissus en croissance active, notamment les racines, les embryons et les fruits. Celles qui sont formées dans les racines atteignent leurs tissus cibles en montant dans la plante par la sève brute du xylème. Agissant de concert avec l'auxine, les cytokinines stimulent la division cellulaire et influent sur la différenciation. L'observation de leurs effets sur des cellules en culture permet de comprendre leurs fonctions dans une plante intacte. Ainsi, en l'absence de cytokinines dans le milieu de culture, les cellules de parenchyme prélevées sur une tige grossissent beaucoup, mais ne se divisent pas. Par contre, elles se diviseront si on ajoute des cytokinines et de l'auxine. L'ajout de cytokinines seules n'entraîne aucun effet. En outre, le rapport entre les concentrations de cytokinines

et d'auxine régule la différenciation des cellules. Si les concentrations des deux régulateurs de croissance atteignent certains niveaux, la masse de cellules continue de croître, tout en demeurant un amas indifférencié qu'on appelle cal (voir la figure 38.15). Si la concentration en cytokinines augmente, des pousses émergent du cal. Si c'est la concentration de l'auxine qui augmente, ce sont des racines qui se forment.

La régulation de la dominance apicale La dominance apicale, c'est-à-dire la capacité du bourgeon apical à inhiber le développement des bourgeons axillaires, est soumise à la régulation des glucides et de divers régulateurs de croissance, dont l'auxine, les cytokinines et les strigolactones. Les besoins de la pousse en glucides sont un facteur fondamental pour le maintien de la dominance apicale. L'excision du bourgeon apical supprime les besoins apicaux en glucides et augmente rapidement la disponibilité des glucides (saccharose) pour les bourgeons axillaires. Cette plus grande disponibilité des glucides suffit pour déclencher le développement des bourgeons axillaires. Cependant, la croissance ne sera pas aussi vigoureuse dans tous les bourgeons : en général, seulement un des bourgeons axillaires les plus proches de la zone sectionnée deviendra le nouveau bourgeon apical.

Chez les végétaux, trois régulateurs de croissance végétaux (auxine, cytokinines et strigolactones) contribuent à déterminer l'allongement de certains bourgeons axillaires (figure 39.8). Chez une plante intacte, l'auxine transportée depuis le bourgeon apical jusque vers le bas de la pousse empêcherait indirectement la croissance des bourgeons axillaires, ce qui provoquerait l'allongement de la tige aux dépens de la ramification latérale. Le flux polaire de l'auxine vers le bas de la pousse active la synthèse des strigolactones, qui inhibent directement la croissance des bourgeons. De leur côté, les cytokinines qui migrent des racines jusqu'au système caulinaire bloqueraient l'action de l'auxine et des strigolactones en déclenchant la croissance des bourgeons axillaires. Ainsi, dans une plante intacte, les

bourgeons axillaires riches en cytokinines qui se trouvent près de la base de la plante sont souvent plus longs que les bourgeons riches en cytokinines situés plus près du bourgeon apical. Les mutants qui produisent des cytokinines en quantités excessives (ou les plants traités aux cytokinines) ont également tendance à être plus touffus que la normale.

L'excision du bourgeon apical, là où s'effectue une bonne partie de la biosynthèse de l'auxine, entraîne la diminution des concentrations d'auxine et de strigolactones dans la tige, surtout à proximité de la surface coupée (voir la figure 39.8). Les bourgeons axillaires les plus proches de la zone sectionnée croissent alors de façon vigoureuse, et l'un de ces bourgeons axillaires finit par devenir le nouveau bourgeon apical. L'application d'auxine sur le bout coupé de la tige empêcherait à nouveau la croissance des bourgeons latéraux.

Le retard de la sénescence Les cytokinines ralentissent le vieillissement de certains organes végétaux en inhibant la décomposition des protéines, en stimulant la synthèse de l'ARN et des protéines, et en mobilisant les nutriments des tissus environnants. Des feuilles détachées qu'on plonge dans une solution de cytokinines restent vertes beaucoup plus longtemps que si on ne les avait pas trempées.

Les gibbérellines

Au début du 20^e siècle, des agriculteurs d'Asie ont trouvé dans leurs rizières des plants si hauts et si grêles qu'ils ployaient avant d'avoir atteint la maturité. En 1926, on a découvert qu'un eumycète (ascomycète), *Gibberella fujikuroi*, causait cette « maladie de la plantule folle » (en anglais, *foolish seedling disease*, ou maladie de Bakaŋae). Dans les années 1930, les scientifiques ont constaté que l'eumycète sécrétait une substance chimique, à laquelle on a donné le nom de **gibbérelline**, qui provoquait un allongement excessif des tiges du riz. Puis, dans les années 1950, les chercheurs ont découvert que les végétaux fabriquaient

► Figure 39.8 La dominance apicale et l'excision du bourgeon apical.

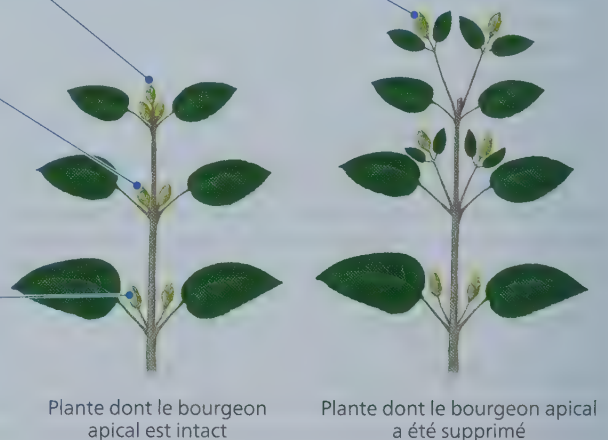
La dominance apicale est l'inhibition de la croissance des bourgeons axillaires par le bourgeon apical d'une pousse. L'excision du bourgeon apical permet la croissance des rameaux latéraux. Plusieurs régulateurs de croissance participent à ce processus, dont l'auxine, les cytokinines et les strigolactones.

Le bourgeon apical est un important tissu cible pour les glucides et une région où s'effectue une bonne partie de la biosynthèse des auxines.

L'auxine qui descend dans la tige depuis le bourgeon apical produit des strigolactones qui inhibent la croissance des bourgeons axillaires.

Les cytokinines en provenance des racines contrent les effets de l'auxine et des strigolactones, limitant ainsi la croissance des bourgeons axillaires. Par conséquent, les bourgeons axillaires les plus éloignés de l'apex s'allongent de plus en plus.

La suppression du bourgeon apical permet aux autres bourgeons de recevoir plus de glucides pour leur croissance. Les concentrations d'auxine et de strigolactones diminuent également, surtout près de la zone sectionnée. Cette diminution entraîne une accélération de la croissance des bourgeons axillaires, surtout ceux les plus proches de l'apex, dont l'un deviendra le nouveau bourgeon apical.



Plante dont le bourgeon apical est intact

Plante dont le bourgeon apical a été supprimé

également des gibbérellines. Depuis ce temps, les scientifiques ont répertorié plus de 100 gibbérellines naturelles. Mais chaque espèce végétale en compte un nombre beaucoup plus petit. Il semble que les « plantules folles » de riz atteintes souffrent d'un excès de gibbérellines. Les gibbérellines ont différents effets sur les végétaux, comme l'allongement de la tige ainsi que la stimulation de la fructification et de la germination des graines.

L'allongement des tiges Les jeunes racines et les jeunes feuilles sont les principaux sites de production des gibbérellines. L'effet le mieux connu de ces régulateurs de croissance est de stimuler la croissance des feuilles et de la tige en favorisant l'allongement et la division cellulaires. Il semble qu'elles activent des enzymes qui causent un relâchement de la paroi cellulaire, ce qui facilite la pénétration des expansines. Ainsi, l'auxine et les gibbérellines agissent de concert pour favoriser l'allongement de la tige.

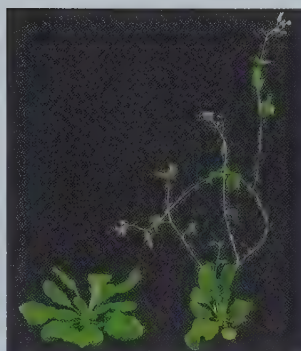
Pour constater les effets des gibbérellines sur l'allongement des tiges, on peut traiter certaines variétés naines (mutantes) avec ces régulateurs de croissance. Ainsi, les plants de pois nains (dont ceux étudiés par Mendel ; voir le concept 14.1) atteignent une certaine hauteur après un traitement aux gibbérellines. Mais on n'obtient souvent aucune réaction si on traite des plantes de type sauvage avec des gibbérellines. Apparemment, ces plantes produisent déjà une dose optimale de ce régulateur de croissance. La *montée à graines* ou *montaison* c'est-à-dire la croissance rapide d'une tige florale, est l'exemple le plus évident de l'effet d'allongement que causent les gibbérellines (**figure 39.9a**).

La fructification Chez de nombreux végétaux, l'auxine et les gibbérellines sont toutes les deux nécessaires à la formation des fruits. La production de raisins « Thompson » (*Vitis vinifera*) sans pépins est la principale application commerciale des gibbérellines (**figure 39.9b**). Ces régulateurs de croissance favorisent le grossissement des fruits. Or, le consommateur recherche de gros fruits. De plus, les gibbérellines allongent les entrenœuds sur la grappe ; les raisins sont ainsi plus espacés. Cela permet une bonne circulation de l'air entre les fruits, ce qui prévient l'infection par des levures et d'autres microorganismes.

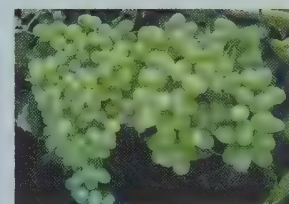
La germination L'embryon contenu dans la graine est une importante source de gibbérellines. Après l'imbibition d'eau, il libère des gibbérellines qui font sortir la graine de sa dormance et provoquent la germination. Certaines graines qui ont besoin pour germer de conditions spéciales, telles que l'exposition à la lumière ou au froid, quittent leur dormance si on les traite aux gibbérellines. Les gibbérellines assurent la croissance des plantules des céréales en déclenchant la synthèse d'enzymes digestives comme l' α -amylase, qui mobilise les nutriments emmagasinés (**figure 39.10**).

L'acide abscissique

Dans les années 1960, un groupe de recherche qui étudiait les variations chimiques précédant la dormance des bourgeons et l'abscission des feuilles des arbres à feuillage caduc (dont les feuilles tombent à l'automne) et une autre équipe qui s'intéressait aux variations chimiques précédant l'abscission des fruits du coton (*Gossypium sp.*) ont isolé le même composé : l'**acide abscissique** (ABA). Ironiquement, on ne considère plus aujourd'hui que l'ABA joue un rôle majeur dans la dormance des bourgeons ou l'abscission des feuilles. Par contre, ce régulateur



(a) Certaines plantes prennent la forme d'une rosette : elles restent basses et ont des entrenœuds très courts, comme dans le cas d'*Arabidopsis thaliana* illustrée à gauche. Lorsque ces plantes passent à la phase de reproduction, elles sécrètent massivement des gibbérellines, ce qui provoque la montée à graines. Les entrenœuds s'allongent alors rapidement, de sorte que les bourgeons floraux qui se forment aux extrémités des tiges (à droite) prennent de la hauteur.



(b) La grappe de raisins « Thompson » sans pépins de gauche représente la vigne témoin non traitée. Celle de droite se développe sur une vigne traitée aux gibbérellines au cours de la formation des fruits.

▲ **Figure 39.9** Les effets des gibbérellines sur l'allongement des tiges et la fructification.

de croissance végétal joue un rôle important dans d'autres fonctions. Contrairement aux régulateurs de croissance que nous avons étudiés jusqu'à maintenant (l'auxine, les cytokinines, les gibbérellines et les brassinostéroïdes), qui stimulent la croissance végétale, l'ABA *ralentit* la croissance. Souvent, il contre les effets des régulateurs qui stimulent la croissance. C'est le rapport entre la concentration d'ABA et la concentration d'un ou de plusieurs régulateurs qui stimulent la croissance qui détermine la manifestation physiologique finale. Nous examinerons ici deux des effets de l'ABA sur les végétaux : la dormance de la graine et la résistance à la sécheresse.

La dormance des graines La dormance des graines augmente la probabilité que la germination des graines n'ait lieu que dans des conditions optimales de luminosité, de température et d'humidité pour la survie des plantules (voir le concept 38.1). Qu'est-ce qui empêche une graine tombée à l'automne de germer immédiatement pour ensuite ne pas survivre à l'hiver ? Quels mécanismes font en sorte que cette graine ne germe qu'au printemps ? Qu'est-ce qui empêche une graine de germer dans l'intérieur obscur et humide du fruit ? La réponse à ces questions se trouve dans l'ABA. La concentration d'ABA peut augmenter de 100 fois durant la maturation des graines. Cette concentration élevée dans les graines en développement inhibe la germination et entraîne la production de protéines qui aident les graines à supporter l'extrême déshydratation qui accompagne la maturation.

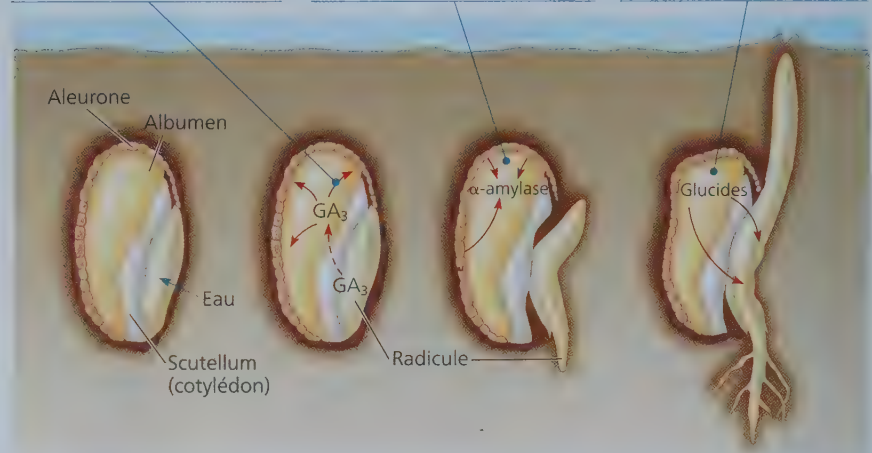
De nombreux types de graines en dormance germeront si on en retire l'ABA ou qu'on l'inactive. Les graines de certaines plantes du désert sortent de leur dormance uniquement quand des pluies abondantes en lessivent l'ABA. D'autres graines ont besoin d'une exposition à la lumière ou d'une longue exposition

► **Figure 39.10** La mobilisation des nutriments par les gibbérellines pendant la germination des graines de céréales comme l'orge (*Hordeum vulgare*).

① Une fois que la graine a absorbé de l'eau, l'embryon libère de l'acide gibbérellique (GA_3), qui envoie un stimulus à l'aleurone, la mince couche externe de l'albumen.

② L'aleurone réagit en synthétisant et en sécrétant des enzymes digestives qui hydrolysent les nutriments emmagasinés dans l'albumen. Un exemple est l' α -amylase, qui hydrolyse l'amidon.

③ Les glucides et autres nutriments absorbés de l'albumen par le scutellum (cotylédon) nourrissent l'embryon pendant la période de croissance où il devient une plantule.



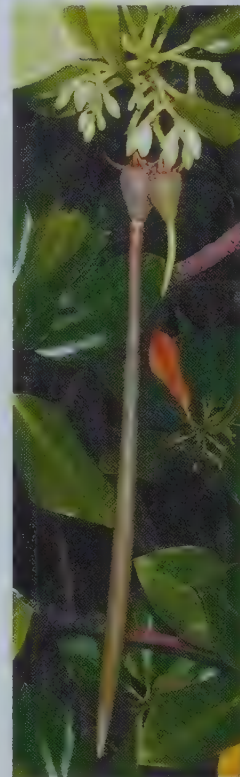
au froid pour inactiver l'ABA. Le rapport entre la concentration d'ABA et celle des gibbérellines détermine souvent si la graine restera en dormance ou germera. L'ajout d'ABA dans des graines qui ont commencé à germer les fait reprendre leur dormance. De l'ABA inactivé ou en concentrations faibles peut causer une germination précoce (hâtive) (**figure 39.11**). Ainsi, un plant de maïs mutant dont les grains germent quand ils sont encore sur l'épi se caractérise par l'absence d'un facteur de transcription fonctionnel nécessaire au déclenchement, par l'ABA, de l'expression de certains gènes. La germination précoce des graines du palétuvier rouge (*Rhizophora mangle*), causée par de faibles concentrations d'ABA, est en fait une adaptation qui aide les jeunes plantules à se fixer comme des dards dans la boue molle sous l'arbre parent.

La résistance à la sécheresse L'ABA joue un rôle important dans la signalisation liée à la sécheresse. Quand une plante commence à flétrir, l'ABA s'accumule dans les feuilles et provoque la fermeture des stomates, ce qui réduit la transpiration et la perte d'eau. Par son action sur les seconds messagers tels que le calcium, l'ABA provoque l'ouverture des canaux ioniques à potassium des membranes des cellules stomatiques, lesquelles se vident d'une grande partie de leur potassium. La perte osmotique d'eau qui accompagne ce phénomène diminue la turgescence des cellules stomatiques et ferme les stomates (voir la figure 36.14). Dans certains cas, le manque d'eau affaiblit le système racinaire avant le système caulinaire. L'ABA transporté des racines aux feuilles peut alors agir comme un « système d'alarme précoce ». De nombreux mutants particulièrement prédisposés au flétrissement ne produisent pas d'ABA.

L'éthylène

Dans les années 1800, quand on éclairait les rues au gaz de houille, ou gaz d'éclairage, les fuites provoquaient la chute précoce des feuilles des arbres situés près des conduites. En 1901, il a été démontré que l'**éthylène** était le principal facteur actif

▼ **Figure 39.11** La germination précoce des graines sur un palétuvier rouge de type sauvage et sur un plant de maïs mutant.



► Les graines du palétuvier rouge (*Rhizophora mangle*) ne produisent que de faibles concentrations d'ABA et elles germent alors qu'elles sont encore sur l'arbre. Dans ce cas, une germination hâtive représente une adaptation utile: une fois sortie de la graine, la racine de la plantule semblable à un dard s'enfonce profondément dans les vasières où poussent les palétuviers.



▲ La germination précoce sur cet épi de maïs mutant est causée par l'absence d'un facteur de transcription fonctionnel pour l'action de l'ABA.

du gaz d'éclairage. Mais on a accepté l'idée que l'éthylène était un régulateur de croissance végétal seulement lorsqu'une technique appelée chromatographie en phase gazeuse a permis de l'identifier plus simplement.

Les végétaux sécrètent de l'éthylène en réaction à des stress comme les sécheresses, les inondations, les pressions externes exercées par un liquide ou un solide, les blessures et les infections. Ils en produisent également au cours de la maturation des fruits et de la mort programmée des cellules (l'apoptose), ainsi que lorsqu'on leur donne des concentrations élevées d'auxines. En fait, de nombreux effets qu'on attribuait jadis à l'auxine, par exemple l'inhibition de l'allongement des racines, sont peut-être attribuables à la production d'éthylène déclenchée par l'auxine. Examinons quatre des nombreux effets de l'éthylène sur les végétaux : la triple réponse aux contraintes physiques, la sénescence, l'abscission des feuilles et la maturation des fruits.

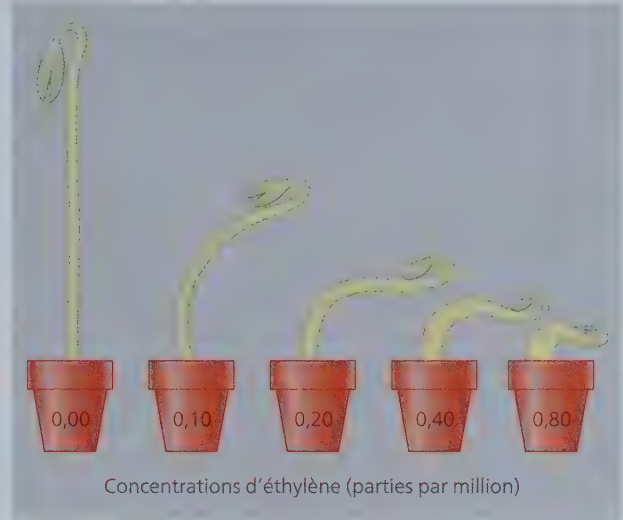
La triple réponse aux contraintes physiques Imaginons une plantule de pois poussant vers le haut dans le sol et butant contre une pierre. Lorsque l'apex délicat de la tige se heurte sur l'obstacle, la contrainte exercée par l'obstacle entraîne une production d'éthylène dans la plantule. L'éthylène conduit la plantule à effectuer une manœuvre de croissance appelée **triple réponse** qui lui permet de contourner l'obstacle. Les trois parties de cette réaction sont le ralentissement de l'allongement de la tige, son épaississement (qui la rend plus forte) et sa courbure (qui la fait croître horizontalement). Lorsque les effets de l'impulsion initiale de l'éthylène diminuent, la tige reprend sa croissance verticale. Si elle rencontre de nouveau une barrière, une autre poussée de production d'éthylène survient, et la tige continue sa progression horizontale. Mais si elle ne touche aucun objet solide, la production d'éthylène diminue, et la tige, qui ne rencontre plus aucun obstacle, peut reprendre sa croissance normale vers le haut. C'est donc l'éthylène, plutôt que l'obstacle physique lui-même, qui est à l'origine de la croissance horizontale de la tige. En effet, des plantules poussant normalement et ne rencontrant aucun obstacle réagissent par une triple réponse quand on leur vaporise de l'éthylène (**figure 39.12**).

Les études effectuées sur les mutants d'*Arabidopsis thaliana* qui présentent une triple réponse anormale nous montrent comment les biologistes procèdent pour isoler une voie de transduction du signal. Les mutants *ein* (pour *ethylene-insensitive*, « insensibles à l'éthylène ») ne manifestent pas de triple réponse après une exposition à l'éthylène (**figure 39.13a**). Certains d'entre eux sont insensibles à la présence de ce régulateur de croissance en raison de l'absence de récepteurs d'éthylène fonctionnels. Des mutants d'un type différent présentent une triple réponse même hors du sol, dans l'air, où il n'y a aucun obstacle physique. Certains ont un défaut de régulation qui les fait produire de l'éthylène à une concentration 20 fois plus élevée que la normale. On peut faire retrouver le phénotype de type sauvage à ces mutants *eto* (pour *ethylene-overproducing*, « produisant de l'éthylène en excès ») en traitant les plantules avec des substances qui inhibent la synthèse de l'éthylène. D'autres mutants, appelés *ctr* (pour *constitutive triple response*, « présentant une triple réponse constitutive »), présentent une triple réponse dans la partie aérienne du plant, mais ne réagissent pas aux substances qui inhibent la synthèse de l'éthylène (**figure 39.13b**). (Les gènes constitutifs sont des gènes qui sont continuellement exprimés dans toutes les cellules d'un organisme.) Chez les mutants *ctr*, la transduction du signal lié à l'éthylène est continuellement active, même en l'absence d'éthylène.

Le gène modifié chez les mutants *ctr* code pour une protéine kinase. Le fait que cette mutation *déclenche* la triple réponse à

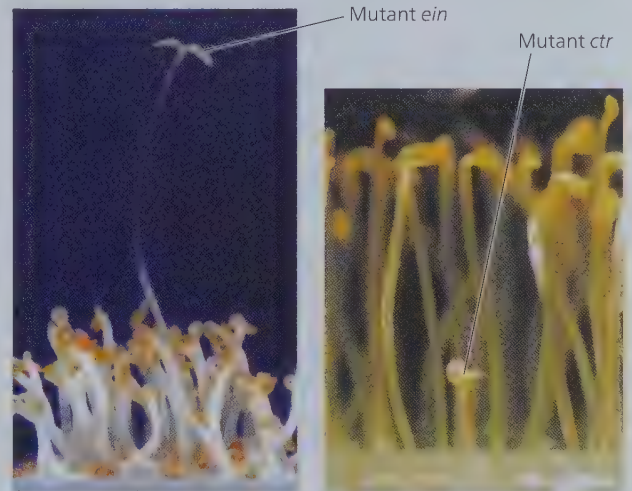
▼ **Figure 39.12** La triple réponse induite par l'éthylène.

En présence d'éthylène, un régulateur de croissance végétal gazeux, les plantules de pois qui croissent dans la pénombre présentent la triple réponse, c'est-à-dire un ralentissement de l'allongement de la tige, son épaississement et sa croissance horizontale. Plus la concentration d'éthylène est élevée, plus la réponse est grande.



HABILITÉS VISUELLES ► Si l'on combinait la mutation *ein* avec la mutation *eto* (qui fait produire de l'éthylène en quantités excessives), le phénotype de la plante porteuse de cette double mutation serait-il différent du phénotype de la plante porteuse d'une seule mutation ? Expliquez votre réponse.

▼ **Figure 39.13** La triple réponse à l'éthylène chez les mutants d'*Arabidopsis*.



(a) **Mutant *ein***. Un mutant *ein* (insensible à l'éthylène) n'affiche pas de triple réponse en présence d'éthylène.
 (b) **Mutant *ctr***. Un mutant *ctr* (présentant une triple réponse constitutive) affiche la triple réponse, même en l'absence d'éthylène.

l'éthylène permet de penser que la kinase normale produite par l'allèle sauvage est un régulateur *négatif* de la transduction du signal lié à l'éthylène. Par conséquent, la fixation de l'éthylène

sur le récepteur provoque habituellement une inactivation de la kinase ; et l'inactivation de ce régulateur négatif permet la synthèse des protéines nécessaires à la triple réponse.

La sénescence Observez la chute d'une feuille à l'automne ou la mort d'une plante annuelle après sa floraison. Ou bien pensez à la dernière étape de la différenciation d'un élément de vaisseau du xylème, dont le contenu vivant est alors détruit et qui devient ainsi un tube creux. Tous ces événements résultent de la **sénescence**, la mort programmée de certaines cellules ou de certains organes, ou même de la plante entière. Les cellules, les organes et les plantes génétiquement programmés pour mourir à un moment donné ne font pas qu'arrêter leur métabolisme cellulaire et attendre la mort. Au contraire, ils vivent l'un des moments les plus intenses de leur vie : à l'échelle moléculaire, le déclenchement de la mort cellulaire programmée, c'est-à-dire l'apoptose, nécessite l'expression de nouveaux gènes. Pendant l'apoptose, des enzymes nouvellement produites dégradent de nombreuses substances chimiques, notamment la chlorophylle, l'ADN, l'ARN, les protéines et les lipides membranaires. La plante peut alors récupérer une grande partie des produits de ces dégradations. Une poussée de production d'éthylène est presque toujours associée à l'apoptose des cellules au cours de la sénescence.

L'abscission foliaire Chez les arbres à feuillage caduc, la chute des feuilles prévient la dessiccation au cours des saisons où l'eau se fait très rare pour les racines. Avant l'abscission des feuilles mortes, une grande partie de leurs nutriments essentiels se dirigent vers les cellules parenchymateuses de la tige pour y être entreposés jusqu'au printemps, où ils retournent dans les jeunes feuilles. Les couleurs automnales des feuilles résultent d'un mélange de pigments rouges nouvellement fabriqués et de caroténoïdes jaunes et orange déjà existants (voir le concept 10.2) que la chlorophylle vert foncé masquait pendant l'été.

Quand une feuille tombe, à l'automne, elle se détache de la tige à une zone d'abscission qui se forme d'abord près de la base de son pétiole (**figure 39.14**). La paroi des petites cellules parenchymateuses de cette zone devient très mince et aucune cellule fibreuse n'entoure le tissu conducteur. En outre, des enzymes hydrolysent les polysaccharides de la paroi cellulaire, ce qui affaiblit encore la zone d'abscission. Enfin, la masse de la feuille et l'action du vent provoquent une rupture dans la zone d'abscission. Avant même la chute de la feuille, une couche de suber (liège) cicatrise le rameau pour empêcher les agents pathogènes d'envahir la plante.

L'abscission résulte d'une modification du rapport entre la concentration de l'éthylène et celle de l'auxine. Une vieille feuille produit de moins en moins d'auxine, ce qui rend les cellules de la zone d'abscission plus sensibles à l'éthylène. Quand l'éthylène domine dans la zone d'abscission, les cellules produisent des enzymes qui dégradent la cellulose et d'autres constituants de la paroi cellulaire.

La maturation des fruits Les fruits charnus immatures sont généralement aigres, durs et verts, des propriétés qui aident à protéger les graines en formation contre les herbivores. Après leur maturation, les fruits contribuent à attirer les animaux qui dispersent les graines (voir les figures 30.10 et 30.11). Dans le cas des **fruits climactériques**, un pic de production d'éthylène dans les fruits déclenche cette maturation. La dégradation

enzymatique des constituants des parois cellulaires ramollit le fruit, et la transformation de l'amidon et des acides en glucides simples le rend plus sucré. La production des nouveaux arômes et l'apparition des nouvelles couleurs des fruits aident à attirer des animaux, qui les mangent et en dispersent les graines.

Une cascade de réactions a lieu durant la maturation du fruit. Tout d'abord, l'éthylène déclenche la maturation, qui, en retour, provoque la production de plus d'éthylène. Il en résulte une grande poussée de production d'éthylène. L'éthylène étant un gaz, le stimulus de maturation se propage de fruit en fruit. Si on cueille ou achète un fruit vert, on peut en accélérer la maturation en l'enveloppant dans un sac de papier, où l'éthylène s'accumulera. À l'échelle commerciale, les producteurs font mûrir de nombreux types de fruits dans d'énormes conteneurs dans lesquels ils introduisent de l'éthylène. À l'inverse, il leur arrive aussi de retarder la maturation causée par l'éthylène naturel. Ainsi, ils entreposent les pommes dans des caissons où ils injectent du dioxyde de carbone (CO₂). La circulation de l'air empêche l'accumulation de l'éthylène, et le CO₂ inhibe la synthèse de nouvelles molécules d'éthylène. Grâce à cette méthode, les pomiculteurs vendent pendant l'été les pommes qu'ils ont cueillies l'automne précédent.

Étant donné l'importance que revêt l'éthylène pour la physiologie des fruits après récolte, la manipulation génétique du mécanisme de transduction du signal lié à l'éthylène pourrait avoir des applications commerciales très intéressantes. Par exemple, en trouvant une façon d'inhiber la transcription d'un des gènes nécessaires à la synthèse de l'éthylène, les biologistes moléculaires ont créé des tomates qui mûrissent à la demande. On cueille ces fruits quand ils sont encore verts, et ils ne mûrissent pas tant qu'on ne les expose pas à l'éthylène. L'amélioration de ce genre de méthode permettra de réduire le gaspillage de fruits et de légumes, un problème qui conduit à la perte de près de la moitié des récoltes aux États-Unis et au Canada, et de plus de 10% des récoltes en France.

▼ **Figure 39.14** L'abscission d'une feuille d'érable (*Acer sp.*).

L'abscission résulte d'une modification du rapport entre la concentration de l'éthylène et celle de l'auxine. La zone d'abscission apparaît dans cette section longitudinale sous la forme d'une bande verticale, à la base du pétiole. Après la chute de la feuille, une couche protectrice de suber ferme la cicatrice foliaire, ce qui empêche les agents pathogènes d'envahir l'arbre (MP).



Les régulateurs de croissance récemment découverts

L'auxine, les gibbérellines, les cytokinines, l'acide abscissique et l'éthylène sont souvent considérés comme les cinq régulateurs de croissance «classiques» chez les végétaux. Cependant, d'autres substances chimiques découvertes plus récemment viennent s'ajouter à ces importants régulateurs de la croissance des plantes.

Les **brassinostéroïdes** sont des stéroïdes semblables au cholestérol et aux hormones sexuelles des animaux. Les brassinostéroïdes provoquent l'allongement et la division cellulaires dans les tiges et les plantules à des concentrations de seulement 10^{-12} mol/L. De plus, ils retardent l'abscission des feuilles (chute des feuilles) et favorisent la différenciation du xylème. Ces effets ressemblent tellement à ceux de l'auxine au point de vue qualitatif qu'il a fallu des années aux phytophysiologistes pour déterminer que les brassinostéroïdes n'étaient pas des auxines.

Ce sont des études sur un mutant d'*Arabidopsis thaliana* qui ont permis d'établir que les brassinostéroïdes sont des régulateurs de croissance végétaux à part entière. En effet, même si ce mutant pousse dans le noir, il présente des caractères morphologiques semblables à ceux des plants croissant à la lumière. Les chercheurs ont ainsi constaté que la mutation touche un gène qui, en temps normal, code pour une enzyme semblable à celle qui participe à la synthèse de stéroïdes dans les cellules des mammifères. Ils ont également trouvé que des plants mutants manquant de brassinostéroïdes peuvent retrouver le phénotype normal de type sauvage s'ils reçoivent des brassinostéroïdes en laboratoire.

Les **jasmonates**, dont le *jasmonate* et le *jasmonate de méthyle*, sont des molécules dérivées d'acides gras. Ils accomplissent d'importantes fonctions dans les défenses des plantes (voir le concept 39.5) et, comme nous le verrons ici, dans leur développement. Le jasmonate de méthyle a été isolé pour la première fois de l'envoûtant parfum de la fleur de jasmin (*Jasminum grandiflorum*). Les jasmonates ont commencé à susciter un réel intérêt lorsqu'on s'est rendu compte qu'ils sont produits en réaction à des blessures et qu'ils jouent un rôle clé dans la régulation des défenses contre les herbivores et les agents pathogènes. Au fil des études sur la transduction du signal chez des mutants et sur les effets des jasmonates administrés en laboratoire à des plantes, les scientifiques ont vite compris que les jasmonates et leurs dérivés assurent la régulation de divers processus chez les végétaux, tels la sécrétion du nectar, la maturation des fruits, la production de pollen, le moment de la floraison, la germination des graines, la croissance des racines, la formation des tubercules, les symbioses mycorhiziennes et l'enroulement des vrilles. Dans ces processus, les jasmonates interviennent également dans des interactions avec le phytochrome et avec divers régulateurs de croissance, dont les gibbérellines, l'auxine et l'éthylène.

Les **strigolactones** sont des substances chimiques qui circulent dans le xylème; elles provoquent la germination des graines, inhibent la formation de racines adventives, contribuent à l'établissement d'associations mycorhiziennes et, comme nous l'avons déjà mentionné, elles aident à la régulation de la dominance apicale. Leur découverte récente est associée à des études sur des plantes du genre *Striga*, composé de plantes parasites sans racines, au nom pittoresque, qui s'introduisent dans les racines des autres plantes afin de détourner les nutriments essentiels à leur profit, ce qui freine la croissance de celles-ci. (Dans une légende roumaine, *Striga* est une créature vampirique qui vit

pendant des milliers d'années sans avoir besoin de s'alimenter plus d'une fois tous les 25 ans environ.) Également connues sous le nom d'herbes des sorcières, les *Striga* peuvent s'avérer les plus grands obstacles à la production alimentaire en Afrique, car elles infestent environ les deux tiers des régions consacrées aux cultures céréalières. Chaque plant de *Striga* produit des dizaines de milliers de graines minuscules qui peuvent rester très longtemps en dormance dans le sol et germer quand un hôte approprié commence à croître. Par conséquent, il est impossible d'éradiquer les plants de *Striga* en faisant pousser des cultures non céréalières pendant plusieurs années.

RETOUR SUR LE CONCEPT 39.2

1. La fusiococcine est une toxine fongique qui stimule la pompe à protons de la membrane plasmique des cellules végétales. Comment cette toxine peut-elle affecter la croissance de sections isolées de la tige ?
2. **ET SI ?** ► Si une plante possède la double mutation *ctr* et *ein*, quel est le phénotype résultant de la triple réponse ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► Quel type de processus de rétroaction est illustré par la production d'éthylène au cours de la maturation des fruits ? Expliquez votre réponse. (Voir la figure 1.10.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 39.3

Les réponses des végétaux à la lumière sont vitales pour leur survie

La lumière est un facteur environnemental particulièrement important dans la vie des végétaux. Essentielle à la photosynthèse, elle active aussi de nombreux événements clés de leur croissance et de leur développement, et leur fournit une indication du temps qui passe, des jours et des saisons. L'ensemble de ces événements détermine le processus appelé **photomorphogenèse**.

Les végétaux perçoivent non seulement la présence de la lumière, mais aussi sa direction, son intensité et sa longueur d'onde (couleur). Un graphique appelé **spectre d'action** décrit l'efficacité relative des différentes longueurs d'onde émises par un rayonnement dans le déroulement d'un processus donné (voir la figure 10.10b). Les spectres d'action sont utiles dans l'étude de *tout* processus qui dépend de la lumière. En comparant les spectres d'action correspondant aux réponses diverses des végétaux, les chercheurs peuvent déterminer les réponses qui font intervenir les mêmes photorécepteurs (pigments). Ils comparent également les spectres d'action aux spectres d'absorption des pigments; une corrélation étroite pour un pigment donné permet de penser que le pigment est le photorécepteur qui régule la réponse. Les spectres d'action révèlent que la lumière rouge et la lumière bleue sont les couleurs les plus importantes dans la régulation de la photomorphogenèse d'une plante. Ils ont permis aux chercheurs de distinguer deux grands groupes de photorécepteurs: les **photorécepteurs sensibles à la lumière bleue** et les **phytochromes**, des photorécepteurs qui absorbent la plus grande partie de la lumière rouge.

Les photorécepteurs sensibles à la lumière bleue

La lumière bleue déclenche diverses réponses chez les végétaux, notamment le phototropisme, l'ouverture des stomates provoquée par la lumière (voir la figure 36.13) et le ralentissement de l'allongement de l'hypocotyle causé par la lumière lorsqu'une plantule perce le sol. Dans les années 1970, les phytophysiologistes avaient tellement de mal à définir l'identité biochimique du photorécepteur de la lumière bleue qu'ils utilisaient l'expression « cryptochrome » (du grec *kruptos*, « caché », et *chrôma*, « couleur ») pour faire référence à ce récepteur présumé. Une vingtaine d'années plus tard, les biologistes moléculaires qui analysaient des plants mutants d'*Arabidopsis thaliana* ont constaté que les plantes utilisaient au moins trois types de pigments différents pour percevoir la lumière bleue. Les *cryptochromes*, des molécules apparentées aux enzymes de réparation de l'ADN, interviennent dans l'inhibition induite par la lumière bleue de l'allongement de la tige qui se produit, par exemple, lorsqu'une plantule émerge du sol. La *phototropine* est une protéine kinase qui joue un rôle dans l'ouverture des stomates déclenchée par la lumière bleue, dans les déplacements des chloroplastes en réponse à la lumière et dans la régulation des courbures phototropiques (figure 39.15), comme celles étudiées dans les plantules de graminées par les Darwin.

Les phytochromes: des photorécepteurs

Quand, au début du présent chapitre, nous avons présenté le mécanisme de transduction du signal chez les végétaux, nous avons parlé du rôle que jouent les pigments végétaux appelés phytochromes dans le verdissement. Les phytochromes forment une autre classe de photorécepteurs qui régulent de nombreuses réponses des végétaux à la lumière. Examinons deux autres exemples : la germination des graines et l'héliophilie.

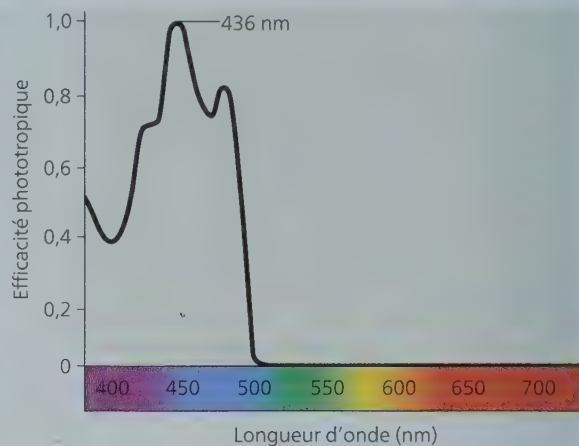
Les phytochromes et la germination des graines

La découverte des phytochromes est le fruit de plusieurs études portant sur la germination des graines. En raison de leur réserve de nutriments limitée, de nombreuses sortes de graines, surtout les petites, ne germent que dans des conditions quasi optimales, notamment en ce qui concerne la luminosité. Ces graines restent fréquemment en dormance durant des années, attendant la luminosité appropriée. Par exemple, la mort d'un arbre qui faisait de l'ombre ou le labourage d'un champ peuvent créer une luminosité favorable à la germination.

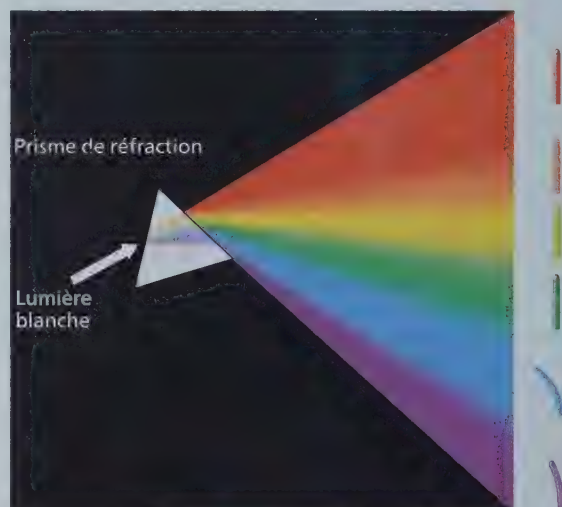
Dans les années 1930, les scientifiques ont déterminé le spectre d'action pour la germination des graines de laitue (*Lactuca sativa*), un processus déclenché par la lumière. Durant quelques minutes, ils ont exposé des graines gorgées d'eau à des lumières monochromes (d'une seule couleur) de différentes longueurs d'onde, avant de les mettre dans l'obscurité. Deux jours plus tard, ils ont noté le nombre de graines ayant germé dans chacune des conditions. Ils ont découvert que le pourcentage de germination atteignait son maximum lorsque les graines de laitues étaient exposées à de la lumière rouge de longueur d'onde de 660 nm, mais que la germination était inhibée par une lumière rouge lointain, c'est-à-dire une lumière dont la longueur d'onde est proche de la limite supérieure du spectre visible pour l'humain (730 nm), et ce, par comparaison avec les témoins maintenus dans l'obscurité (figure 39.16). Que se passe-t-il si on expose les graines de laitue

▼ Figure 39.15 Le spectre d'action pour le phototropisme induit par la lumière bleue dans les coléoptiles de maïs.

La courbure phototropique vers la lumière est régulée par la phototropine, un photorécepteur sensible à la lumière bleue et violette, mais principalement à la lumière bleue.



(a) Ce spectre d'action illustre que seule la lumière de longueur d'onde inférieure à 500 nm (lumière bleue et violette) induit la courbure.



(b) Lorsque les coléoptiles sont exposés à la lumière de diverses longueurs d'onde, comme illustré ici, la lumière violette entraîne une légère courbure, et la lumière bleue, la courbure la plus prononcée vers la source lumineuse. Les autres couleurs ne causent aucune courbure.

à un éclair de lumière rouge puis à un éclair de lumière rouge lointain, ou inversement, à un éclair de lumière rouge lointain puis à un éclair de lumière rouge ? C'est le dernier éclair qui détermine la réponse de la graine : les effets de la lumière rouge et de la lumière rouge lointain sont réversibles.

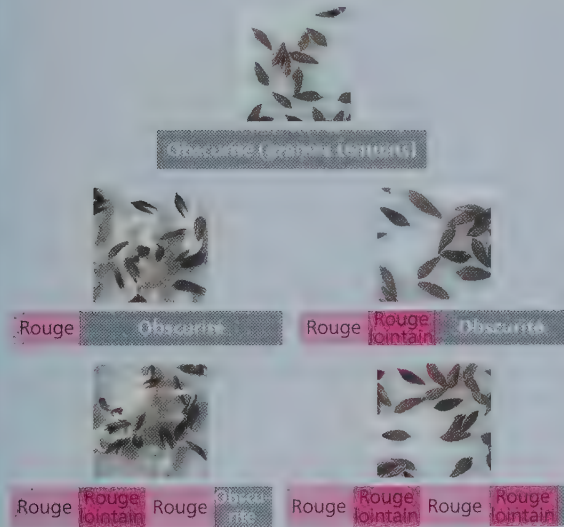
Les phytochromes sont les photorécepteurs à l'origine des effets opposés de la lumière rouge et de la lumière rouge lointain. À ce jour, les chercheurs ont découvert, chez *Arabidopsis thaliana*, cinq phytochromes affichant chacun une légère différence dans la structure de leur chromophore. Dans la plupart

Comment la séquence des éclairs de lumière rouge et de lumière rouge lointain influe-t-elle sur la germination des graines ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Des scientifiques du United States Department of Agriculture (ministère de l'Agriculture des États-Unis) se sont intéressés aux effets de l'exposition à la lumière rouge et à la lumière rouge lointain sur la germination des graines de laitue. Ils ont formulé l'hypothèse selon laquelle la germination des graines dépend du type de lumière reçue lors de la dernière exposition.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour tester leur hypothèse, ils ont exposé brièvement des échantillons de graines de laitue à la lumière rouge et à la lumière rouge lointain. Ensuite, ils ont placé les graines dans l'obscurité et comparé les résultats avec les graines témoins, qui n'avaient pas été exposées à la lumière.

■ **RÉSULTATS** ■ La barre sous chaque photo indique la séquence d'exposition aux éclairs de lumière rouge, aux éclairs de lumière rouge lointain et dans l'obscurité. Le pourcentage de germination a été considérablement plus élevé chez les graines dont la dernière exposition avait été à la lumière rouge (à gauche). La germination a été inhibée chez les échantillons de graines dont la dernière exposition avait été à la lumière rouge lointain (à droite).



Source des données : H. Borthwick et coll., A reversible photoreaction controlling seed germination, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 38 : 662-666 (1952).

■ **CONCLUSION** ■ La lumière rouge stimule la germination, tandis que la lumière rouge lointain l'inhibe. La dernière exposition à la lumière est déterminante. Les effets de la lumière rouge et de la lumière rouge lointain sont réversibles.

ET SI ? ► Le phytochrome répond plus rapidement à la lumière rouge qu'à la lumière rouge lointain. Si on avait exposé les graines à la lumière blanche au lieu de les placer dans l'obscurité après les traitements à la lumière rouge et à la lumière rouge lointain, aurait-on obtenu des résultats différents ?

des phytochromes, la partie qui absorbe la lumière, le chromophore, est photoréversible ; il prend, en alternance, deux formes, selon la couleur de la lumière à laquelle il est exposé. Sous la forme P_r , il absorbe la lumière rouge et se convertit en P_{ri} , ce qui l'amène à absorber la lumière rouge lointain et à se convertir en P_r (figure 39.17). L'interconversion $P_r \leftrightarrow P_{ri}$ sert d'interrupteur pour les divers événements du développement des végétaux qui sont déclenchés par la lumière. La forme P_{ri} du phytochrome provoque de nombreuses réponses à la lumière chez les végétaux. Ainsi, le phytochrome P_r présent dans les graines de laitue exposées à la lumière rouge est converti en P_{ri} , ce qui amorce les réponses cellulaires conduisant à la germination. Quand on expose à la lumière rouge lointain les graines qui avaient déjà été exposées à la lumière rouge, le P_{ri} se reconvertit en P_r , ce qui inhibe la germination.

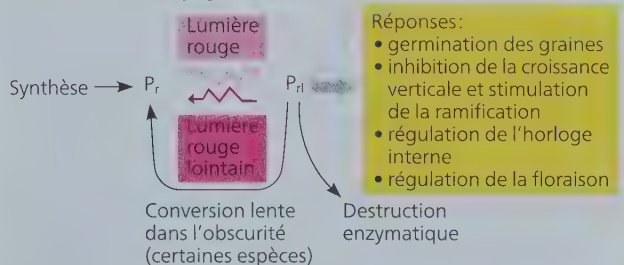
Comment l'interconversion des phytochromes explique-t-elle le déclenchement de la germination par la lumière dans la nature ? Les végétaux synthétisent la forme P_r du phytochrome. Si leurs graines sont dans l'obscurité, le pigment reste à peu près sous cette forme (voir la figure 39.17). La lumière du soleil contient la lumière rouge et la lumière rouge lointain, mais la conversion en P_{ri} est plus rapide que la conversion en P_r . Par conséquent, le rapport entre la forme P_{ri} et la forme P_r augmente

▼ **Figure 39.17 Le phytochrome : un mécanisme de conversion moléculaire.** L'absorption de la lumière rouge pousse le P_r à se transformer en P_{ri} . La lumière rouge lointain inverse cette conversion. Dans la plupart des cas, c'est la forme P_{ri} du pigment qui déclenche les réponses physiologiques et le développement chez les végétaux.

Deux sous-unités identiques. Chaque sous-unité possède deux domaines.



(a) Structure d'un phytochrome



(b) Mécanisme de conversion moléculaire

au soleil. Lorsque les graines sont exposées à la lumière solaire adéquate, la production et l'accumulation de P_{fr} provoquent la germination.

Les phytochromes et l'héliophilie

Le phytochrome renseigne aussi la plante sur la *qualité* de la lumière. Comme les rayonnements de la lumière solaire comprennent à la fois le rouge et le rouge lointain, la transformation $P_r \leftrightarrow P_{fr}$ atteint durant la journée un équilibre dynamique où le rapport entre les deux formes du phytochrome traduit les quantités respectives de lumière rouge et de lumière rouge lointain. Ce mécanisme de perception permet aux végétaux de s'adapter aux variations de luminosité. Prenons l'exemple d'un arbre héliophile, qui doit bénéficier d'une intensité lumineuse relativement forte. Si d'autres arbres lui font de l'ombre, le rapport entre les deux formes du phytochrome penche en faveur de P_r , car le couvert forestier bloque plus de lumière rouge que de lumière rouge lointain. En effet, la chlorophylle des feuilles du couvert forestier absorbe la lumière rouge et laisse passer la lumière rouge lointain (voir la figure 10.10). Ce rapport favorisant la lumière rouge lointain pousse l'arbre à consacrer la majeure partie de ses ressources à la croissance en hauteur. Au contraire, la lumière solaire directe augmente la proportion de P_{fr} , ce qui provoque la ramification et inhibe la croissance verticale.

Outre le fait qu'ils leur permettent de percevoir la lumière, les phytochromes font que les végétaux peuvent suivre la succession des jours et des saisons. Pour comprendre le rôle qu'ils jouent dans ce rapport au temps, nous devons d'abord examiner la nature de l'horloge interne des végétaux.

L'horloge biologique et les rythmes circadiens

Chez les végétaux, on observe au cours d'une journée une oscillation de nombreux processus, comme la transpiration et la synthèse de certaines enzymes. Certaines de ces fluctuations cycliques sont des réactions aux variations de luminosité et de température qui accompagnent le cycle de 24 heures du jour et de la nuit. On peut régir ces facteurs externes en faisant pousser des plantes dans des chambres de culture où l'on maintient des conditions précises de lumière et de température. Même dans ces conditions artificielles constantes, de nombreux processus physiologiques des végétaux, comme l'ouverture et la fermeture des stomates et la production des enzymes photosynthétiques, continuent d'osciller selon une période approximative de 24 heures (une période est la durée d'un cycle). Ainsi, chez de nombreuses légumineuses, les feuilles s'abaissent pendant la nuit pour se redresser au petit matin (figure 39.18). Un plant de haricot, par exemple, présente des mouvements nyctinastiques (« au rythme de l'alternance des jours et des nuits »), même si on l'expose à une lumière ou à une obscurité constante. Par conséquent, ce ne sont pas uniquement le coucher et le lever du soleil qui provoquent une réaction dans les feuilles. On appelle **rythmes circadiens** (du latin *circa*, « autour », et *dies*, « jour ») les cycles physiologiques dont la période est d'environ 24 heures et qui ne sont pas directement régis par une variable environnementale.

Les recherches récentes appuient l'hypothèse voulant que l'horloge des rythmes circadiens soit interne et qu'elle ne constitue pas une réponse à certains cycles environnementaux subtils mais envahissants, comme le géomagnétisme ou les radiations

cosmiques. Les organismes, notamment les végétaux et les humains, gardent une activité rythmique même si on les place au fond d'une mine ou en orbite autour de la Terre. Toutefois, cette horloge se règle précisément sur une période de 24 heures grâce aux stimulus extérieurs quotidiens.

Lorsqu'un organisme est maintenu dans un milieu stable, la période de ses rythmes circadiens ne reste pas à 24 heures. En effet, elle varie entre 21 et 27 heures, selon la réaction étudiée. Ainsi, dans l'obscurité continue, les mouvements nyctinastiques d'un plant de haricot s'étendent sur une période de 26 heures. L'allongement et le raccourcissement des périodes ne traduisent pas une défaillance de l'horloge biologique. Celle-ci marque encore parfaitement le temps, mais elle n'est plus synchronisée avec le monde extérieur. Pour essayer de comprendre les mécanismes qui gouvernent les rythmes circadiens, il faut d'abord faire la différence entre l'horloge et le processus cyclique qu'elle régit. Par exemple, à la figure 39.18, les feuilles du plant de haricot représentent les « aiguilles » de l'horloge biologique, mais leurs mouvements ne sont pas l'horloge elle-même. Si on attache des feuilles de haricot durant plusieurs heures et qu'on les délie, elles prennent aussitôt la position correspondant au moment de la journée. On peut entraver une manifestation du rythme biologique, mais pas le rythme lui-même.

Au cœur des mécanismes moléculaires qui contrôlent les rythmes circadiens, il y a des oscillations dans la transcription de certains gènes. Des modèles mathématiques proposent que la période de 24 heures provienne de boucles de rétro-inhibition (réaction négative) qui font intervenir la transcription de quelques gènes centraux de l'horloge interne. Certains gènes de l'horloge interne peuvent coder pour les facteurs de transcription qui inhibent, après un décalage de temps, la transcription du gène qui code pour le facteur de transcription lui-même. Ces boucles de rétro-inhibition, de concert avec un décalage de temps, suffisent à produire des oscillations.

Des chercheurs ont utilisé une nouvelle technique pour identifier les mutants du rythme circadien chez *Arabidopsis thaliana*. L'un des principaux rythmes circadiens chez les végétaux est la production quotidienne de protéines associées à la photosynthèse. Des biologistes moléculaires ont relié la source de ce rythme au promoteur qui déclenche la transcription des gènes responsables de ces protéines de photosynthèse. Pour trouver les mutants du rythme circadien, les scientifiques ont abouti à ce

▼ Figure 39.18 Les mouvements nyctinastiques du haricot

(*Phaseolus vulgaris*). Les mouvements des feuilles résultent de changements réversibles de la pression de turgescence dans les cellules situées des deux côtés des pulvini (organes moteurs), des renflements situés à la base des feuilles qui commandent les mouvements.



promoteur le gène codant pour une enzyme responsable de la bioluminescence des lucioles, appelée luciférase. Lorsqu'elle active le promoteur dans le génome d'*Arabidopsis thaliana*, l'horloge biologique stimule également la production de luciférase. La plante commence alors à luire en suivant un rythme circadien. On a ainsi pu isoler les mutants du rythme circadien en sélectionnant les individus qui luisaient plus longtemps ou moins longtemps que la normale. Les gènes modifiés de certains de ces mutants transforment les protéines qui se lient normalement aux photorécepteurs. Il est possible que les mutations en question perturbent un mécanisme qui règle l'horloge biologique en fonction de la luminosité.

Les effets de la lumière sur l'horloge biologique

Comme nous l'avons vu chez le haricot, la période de rythme circadien des mouvements des feuilles est de 26 heures. Supposons que, à l'aube, nous plaçons un plant de haricot dans un placard sombre durant 72 heures. Les feuilles ne se redresseraient, la deuxième journée, que deux heures après l'aube réelle et, la troisième, que quatre heures après, etc. Coupée des stimulus environnementaux, une plante se désynchronise par rapport à son milieu naturel. On observe également ce phénomène de désynchronisation quand on traverse plusieurs fuseaux horaires. À destination, les horloges fixées aux murs ne sont pas synchrones avec notre horloge interne. La plupart des organismes sont probablement sujets au décalage horaire.

C'est la lumière qui règle l'horloge biologique sur une période quotidienne précise de 24 heures. Les phytochromes et les photorécepteurs sensibles à la lumière bleue peuvent régler les rythmes circadiens chez les végétaux. Mais on connaît mieux le fonctionnement des phytochromes que celui des autres photorécepteurs. Ce mécanisme implique le déclenchement et l'arrêt de réponses cellulaires au moyen de l'interconversion $P_r \leftrightarrow P_{ni}$.

Réexaminons la réaction photoréversible illustrée à la figure 39.17. Dans l'obscurité, le rapport des phytochromes penche progressivement en faveur de la forme P_r . Cette réaction est en partie attribuable au cycle des phytochromes en général. En effet, ces pigments sont synthétisés sous la forme P_r , et les enzymes détruisent plus la forme P_{ni} que la forme P_r . Chez certaines espèces végétales, P_{ni} se convertit progressivement en P_r au coucher du soleil. Dans l'obscurité, le P_r ne peut se transformer en P_{ni} , mais, au lever du soleil, la conversion du P_r se fait rapidement et provoque l'augmentation de la concentration de P_{ni} . C'est cette augmentation quotidienne du P_{ni} à l'aube qui règle l'horloge biologique : les feuilles de haricot atteignent leur position nocturne maximale 16 heures après l'aube.

Dans la nature, les interactions entre les phytochromes et l'horloge biologique permettent aux végétaux d'évaluer la durée de la nuit et du jour. Cependant, les durées relatives de la nuit et du jour changent tout au cours de l'année (sauf à l'équateur). Ce changement permet aux végétaux d'adapter leurs activités selon les saisons.

Le photopériodisme et les réactions aux changements de saison

Imaginons ce qui se passerait si une plante produisait des fleurs au moment où les insectes pollinisateurs sont absents, ou si un arbre à feuillage caduc produisait des feuilles au milieu de l'hiver.

L'alternance des saisons revêt une grande importance dans le cycle de développement de la plupart des végétaux. La germination, la floraison, ainsi que le début et la fin de la dormance des bourgeons représentent des stades de développement qui surviennent généralement à des moments précis de l'année. La photopériode, c'est-à-dire le rapport entre la durée du jour et celle de la nuit au cours d'une journée, est le stimulus environnemental qui permet à la majorité des végétaux de déceler la période de l'année. Une réaction physiologique associée à certaines durées du jour ou de la nuit, comme la floraison, est appelée **photopériodisme**.

Le photopériodisme et la régulation de la floraison

Au début du 20^e siècle, en étudiant la variété mutante de tabac (*Nicotiana tabacum*) «Maryland Mammoth», des chercheurs ont levé le voile sur le mécanisme qui permet aux végétaux de déceler les saisons. Les plants atteignaient une hauteur exceptionnelle, mais ne fleurissaient pas pendant l'été. Ils ont fini par fleurir en serre au mois de décembre. Après avoir tenté de déclencher la floraison en faisant varier la température, l'humidité et l'apport de nutriments minéraux, les chercheurs se sont aperçus que c'était le raccourcissement des jours pendant l'hiver qui provoquait la floraison. Des expériences ont montré que la floraison n'a lieu que si la photopériode était inférieure à 14 heures. Les plants «Maryland Mammoth» ne fleurissaient pas en été parce que, à la latitude du Maryland, les photopériodes sont trop longues.

Les chercheurs ont qualifié la variété «Maryland Mammoth» de **plante de jours courts**, ou nyctipériodique, parce qu'elle semblait avoir besoin, pour fleurir, d'une photopériode inférieure à une durée critique. Parmi les plantes de jours courts, on trouve les chrysanthèmes (*Chrysanthemum spp.*), les poinsettias (*Euphorbia pulcherrima*) et certaines variétés de soja (*Glycine max*). Ces plantes fleurissent à la fin de l'été, en automne ou en hiver. Un autre groupe de plantes dont la floraison dépend de la photopériode ne fleuriront que si la photopériode est supérieure à un certain nombre d'heures. Ces plantes sont dites **plantes de jours longs**, ou héméropériodiques, et fleurissent généralement à la fin du printemps ou au début de l'été. L'épinard (*Spinacia oleracea*), par exemple, fleurit lorsque la durée du jour dépasse 14 heures. Le radis (*Raphanus sativus*), la laitue, la bette-rave (*Beta vulgaris*), les iris (*Iris spp.*) et de nombreuses variétés de graminées sont également des plantes de jours longs. Les **plantes indifférentes**, comme la tomate, le maïs, le riz (*Oryza sativa*) et le pissenlit (*Taraxacum officinale*), ne subissent pas l'influence de la photopériode ; elles fleurissent quand elles arrivent à maturité, quelle que soit la photopériode.

La durée critique de la nuit Dans les années 1940, les chercheurs ont découvert que c'était la durée de la nuit, et non celle du jour (photopériode), qui régissait la floraison chez les plantes de jours courts et de jours longs. Plusieurs études portaient sur la lampourde glouteron (*Xanthium strumarium*), une plante de jours courts qui fleurit uniquement quand la durée du jour est inférieure à 16 heures (et celle des nuits, supérieure à 8 heures). S'ils interrompaient la photopériode par une brève exposition à l'obscurité, les plantes fleurissaient quand même. En revanche, s'ils interrompaient la durée de la nuit en exposant les lampourdes à une faible lumière durant quelques minutes, celles-ci ne fleurissaient pas. On a observé le même phénomène chez d'autres plantes de jours courts (**figure 39.19a**). Les lampourdes

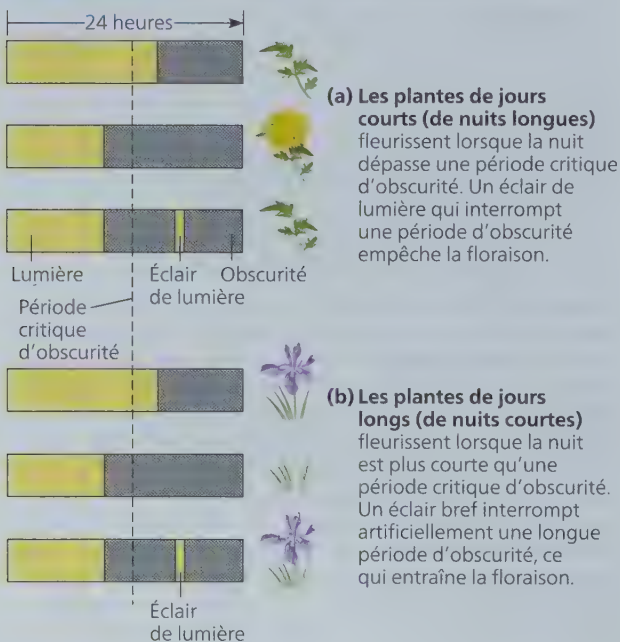
sont insensibles à la durée du jour, mais elles ont besoin d'au moins 8 heures d'obscurité continue pour fleurir. Il serait ainsi plus exact de parler de plantes de nuits longues plutôt que de plantes de jours courts, mais cette dernière expression du lexique de la physiologie végétale a été consacrée. De même, les plantes de jours longs sont en réalité des plantes de nuits courtes. En effet, si on fait pousser une plante de jours longs dans des conditions de nuits longues qui ne favorisent habituellement pas la floraison, elle fleurira si la durée de la nuit est interrompue par quelques minutes de lumière (**figure 39.19b**).

Notons que la distinction entre plantes de jours longs et plantes de jours courts repose *non pas* sur la durée absolue de la nuit, mais sur le fait que la floraison exige un nombre d'heures d'obscurité maximal (plantes de jours longs) ou minimal (plantes de jours courts). Dans les deux cas, la durée critique réelle de la nuit est propre à chaque espèce végétale.

La lumière rouge est celle qui interrompt le plus efficacement la période d'obscurité. Le spectre d'action et les expériences de photoréversibilité montrent que les phytochromes perçoivent la lumière rouge (**figure 39.20**). Par exemple, si un éclair de lumière rouge (r) est immédiatement suivi d'un éclair de lumière rouge lointain (rl) pendant la période d'obscurité, la plante ne perçoit aucune interruption dans la durée de la nuit. Comme dans le cas de la germination des graines régie par les phytochromes, la photoréversibilité $P_r \leftrightarrow P_{fr}$ se manifeste lors de la floraison.

Les végétaux mesurent avec précision la durée de la nuit. Ainsi, certaines plantes de jours courts ne fleurissent pas si la nuit dure une seule minute de moins que le temps critique. Les fleurs de certaines espèces éclosent exactement le même jour tous les ans. Les végétaux évaluent la durée de la nuit grâce à leur horloge biologique, qui se règle avec l'aide des phytochromes, ce qui leur permet de connaître la saison. L'industrie de la floriculture

▼ **Figure 39.19** La régulation photopériodique de la floraison.



▼ **Figure 39.20** Les effets réversibles de la lumière rouge et de la lumière rouge lointain sur la réaction photopériodique. Un éclair de lumière rouge (r) raccourcit la période d'obscurité. L'éclair de lumière rouge lointain (rl) qui suit annule l'effet de la lumière rouge.



HABILETÉS VISUELLES ► Dans des conditions de jours longs (comme dans le premier exemple ci-dessus) ou de jours courts (comme dans le deuxième exemple), quel serait l'effet d'un seul éclair de lumière rouge lointain sur chaque plante ?

(production de fleurs) utilise ce concept pour produire des fleurs hors saison. Par exemple, les chrysanthèmes sont des plantes de jours courts qui fleurissent normalement en automne. Pour retarder leur floraison jusqu'à la fête des Mères, en mai, les floriculteurs ponctuent chaque longue nuit d'un éclair de lumière pour en faire deux courtes nuits.

Certaines plantes fleurissent après avoir été éclairées une seule journée correspondant à la photopériode qui convient à leur floraison. D'autres ont besoin de plusieurs jours de la photopériode appropriée ou encore ne réagissent à la photopériode qu'après avoir été exposées à un premier stimulus environnemental, telle une période de froid. Ainsi, le blé d'hiver (*Triticum aestivum*) ne fleurit qu'après une exposition de plusieurs semaines à des températures inférieures à 10 °C. On appelle **vernalisation** (d'un mot latin signifiant « printemps ») l'exposition au froid nécessaire à la floraison. Quelques semaines après la vernalisation du blé d'hiver, les jours longs (les nuits courtes) entraînent la floraison.

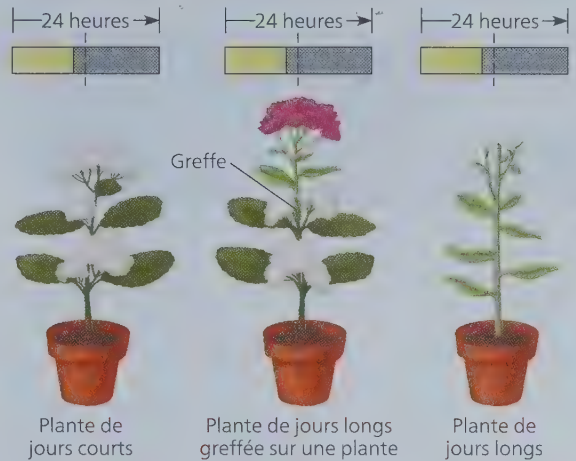
Existe-t-il un régulateur de croissance de la floraison ?

Bien que les fleurs se forment à partir des méristèmes de bourgeons apicaux ou axillaires, ce sont les feuilles qui déclenchent les changements de la photopériode et envoient des molécules de signalisation aux bourgeons pour qu'ils fleurissent. Pour déclencher la floraison d'une plante de jours courts ou d'une plante de jours longs, il suffit dans bien des cas d'exposer une seule feuille aux conditions correspondant à la photopériode appropriée. De

fait, s'il ne reste même qu'une feuille sur la plante, cette feuille décèle la photopériode, et les bourgeons floraux se développent. Cependant, une plante qui a perdu toutes ses feuilles ne décèle pas la photopériode.

Des expériences classiques ont révélé que le signal de floraison pouvait se déplacer à travers une greffe provenant d'une plante dont la floraison a été stimulée vers une plante dont la floraison n'a pas débuté, et ainsi provoquer la floraison. De plus, le signal de la floraison semble être de même nature chez les plantes de jours courts que chez les plantes de jours longs, malgré les différentes conditions photopériodiques requises pour que les feuilles envoient ce signal (**figure 39.21**). La molécule de signalisation hypothétique déclenchant la floraison, appelée **florigène**, est restée inconnue pendant plus de 70 ans, alors que les scientifiques concentraient leur attention sur de petites molécules semblables à des régulateurs de croissance. Cependant, de grosses macromolécules, comme l'ARNm et des protéines, peuvent se déplacer dans la voie symplastique par les plasmodesmes et réguler le développement des végétaux. Il semble actuellement que le florigène soit une protéine. Un gène appelé locus de floraison *t* (*FLOWERING LOCUS T* ou *FT*) est activé dans les cellules des feuilles dans des conditions qui favorisent la floraison, et la protéine FT se déplace dans le symplaste vers le méristème apical caulinaire. Elle déclenche alors le processus qui fait passer le méristème d'un bourgeon de l'état végétatif à la floraison.

▼ **Figure 39.21** Une preuve expérimentale de l'existence d'un régulateur de croissance de la floraison. Une plante de jours courts fleurit et une plante de jours longs ne fleurit pas si elles sont cultivées séparément dans des conditions de jours courts. Cependant, les deux fleurissent si elles sont greffées l'une sur l'autre et exposées à des jours courts. Ce résultat indique qu'une substance qui déclenche la floraison (florigène) passe à travers la greffe et induit la floraison chez les plantes de jours courts et de jours longs.



ET SI ? ► Si la floraison était inhibée dans les deux parties des plantes greffées, que pourrait-on conclure ?

RETOUR SUR LE CONCEPT 39.3

1. Si une enzyme dans des feuilles de soja cultivé en plein champ est plus active à midi et moins active à minuit, est-ce que son activité est sous régulation circadienne ?
2. **ET SI ?** ► Une plante fleurit dans une chambre de culture à conditions contrôlées où l'on maintient un cycle quotidien de 10 heures de lumière et de 14 heures d'obscurité. Est-ce une plante de jours courts ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► Les végétaux décèlent la qualité de leur environnement lumineux en utilisant les photorécepteurs sensibles à la lumière bleue et les phytochromes qui absorbent la lumière rouge. Après avoir revu la figure 10.10, énoncez une raison pour laquelle les plantes sont si sensibles à la longueur d'onde de ces couleurs.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 39.4

Les végétaux réagissent à de nombreux stimulus autres que la lumière

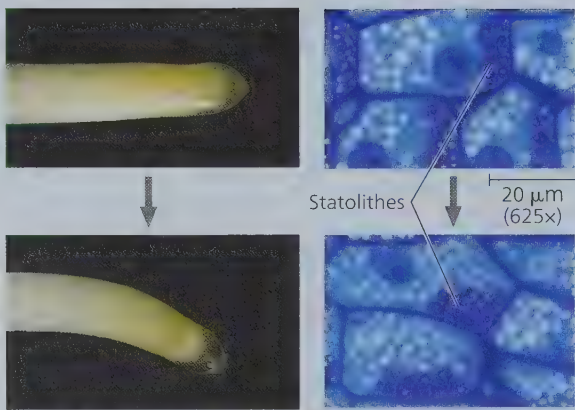
Les végétaux ne peuvent se déplacer, mais la sélection naturelle a fait apparaître des mécanismes qui leur permettent de s'adapter à tout un éventail de conditions environnementales par des processus de croissance et des processus physiologiques. La lumière est si importante pour le développement d'une plante que nous lui avons consacré toute la section précédente. Nous étudierons maintenant les réponses des végétaux à certains autres stimulus environnementaux courants.

La force gravitationnelle

Comme les végétaux sont photoautotrophes, il n'est pas surprenant que soient apparus, au cours de leur évolution, des mécanismes qui leur permettent de croître en direction de la lumière. Mais qu'est-ce qui pousse la plante à croître vers le haut quand elle est sous terre et ne peut percevoir de lumière ? De même, quel facteur environnemental pousse la racine à croître vers le bas ? La réponse à ces deux questions est la force gravitationnelle.

Si on couche une plante sur le côté, sa tige se courbera vers le haut, et sa racine, vers le bas. La réaction des racines à la force gravitationnelle est appelée **gravitropisme positif** (**figure 39.22a**), tandis que celle des tiges (des pousses) est un **gravitropisme négatif**. Le gravitropisme se manifeste dès la germination de la graine, de sorte que la racine s'enfonce dans le sol et que la pousse recherche la lumière, quelle que soit la position de la graine lorsqu'elle tombe sur le sol.

Les végétaux distinguent le haut du bas parce que des **statolithes**, des constituants cytoplasmiques denses, se déposent sous l'influence de la force gravitationnelle dans la partie inférieure des cellules. Les statolithes des plantes vasculaires sont des plastes spécialisés (amyloplast) contenant des grains d'amidon denses (**figure 39.22b**). Dans les racines, les statolithes se trouvent à l'intérieur de certaines cellules de la coiffe. Une hypothèse propose que le regroupement des statolithes dans la partie inférieure de ces cellules déclenche une nouvelle répartition du calcium, qui elle-même provoque le transport latéral de l'auxine dans la racine. Le calcium et l'auxine s'accumulent du côté inférieur de la zone d'élongation de la racine. À forte concentration, l'auxine inhibe l'allongement cellulaire, ce qui ralentit la croissance du côté inférieur de la racine. L'allongement des cellules supérieures étant plus rapide que celui des cellules inférieures, la racine croît en descendant verticalement.



(a) Au fil des heures, une racine primaire de maïs orientée horizontalement se courbera graduellement par gravitropisme jusqu'à ce que sa pointe soit orientée à la verticale (MP).

(b) Quelques minutes après avoir placé la racine à l'horizontale, des plastes appelés statolithes migrent vers les parties inférieures des cellules de la coiffe. Cette accumulation des statolithes dans la partie inférieure des cellules constitue peut-être le mécanisme de perception de la force gravitationnelle qui entraîne la nouvelle répartition de l'auxine et une différence de vitesse d'allongement cellulaire entre les deux côtés de la racine (MP).

▲ **Figure 39.22** L'hypothèse des statolithes expliquant le gravitropisme positif des racines.

Il n'est peut-être pas nécessaire de faire intervenir la « chute des statolithes » pour expliquer le gravitropisme des racines. Par exemple, des chercheurs ont découvert des mutants d'*Arabidopsis thaliana* et de tabac dépourvus d'organites agissant comme statolithes, mais qui présentent quand même un gravitropisme, bien que plus lent que celui des plantes de type sauvage. Il se pourrait que toute la cellule aide la racine à percevoir la force gravitationnelle par une attraction physique des protéines qui attachent le protoplaste à la paroi cellulaire. Cette attraction étirerait les protéines du côté supérieur des cellules et les comprimerait du côté inférieur. Les organites denses (en plus des grains d'amidon) peuvent également contribuer au gravitropisme en tordant le cytosquelette au fur et à mesure qu'ils sont attirés par la force gravitationnelle. En raison de leur densité, les statolithes amplifieraient la perception de la force gravitationnelle par un mécanisme qui fonctionne plus lentement en leur absence.

Les stimulus mécaniques

Les arbres qui poussent sur le flanc d'une montagne exposé au vent ont habituellement un tronc plus court et plus trapu que les arbres de la même espèce qui poussent dans des endroits abrités. Cet arrêt de croissance lui permet de résister aux fortes bourrasques. Le terme **thigmomorphogénèse** (du grec *thigma*, « toucher ») désigne les variations de forme qui résultent d'une perturbation mécanique. Les végétaux sont très sensibles aux contraintes mécaniques : le fait même de mesurer une feuille avec une règle influe sur la croissance de celle-ci. Si on frotte quelques fois par jour les tiges d'un jeune plant, la plante sera plus courte à maturité qu'une plante témoin (**figure 39.23**).

▼ **Figure 39.23** La thigmomorphogénèse chez *Arabidopsis thaliana*. On a frotté, deux fois par jour, la plante courte, à droite. Par contre, on n'a pas touché la plante de gauche, qui a poussé beaucoup plus haut.



Au cours de leur évolution, certaines espèces végétales sont devenues des « spécialistes du toucher ». La capacité de ces plantes à réagir de manière précise aux stimulus mécaniques fait partie intégrante de leurs « stratégies de développement ». Ainsi, la plupart des vignes et des plantes grimpantes portent des vrilles qui s'enroulent autour des objets (voir la figure 35.7). Ces structures de préhension poussent droit, jusqu'à ce qu'elles touchent un objet. En réponse à ce contact, leurs cellules se mettent à croître à des vitesses différentes selon le côté où elles se trouvent. On appelle **thigmotropisme** la réaction d'orientation consécutive au contact (stimulus tactile). Cette réaction permet aux vignes de profiter de supports pour grimper aux arbres et aux arbustes.

Il existe également des végétaux spécialistes du toucher qui réagissent à un stimulus mécanique par des mouvements rapides des feuilles. Ainsi, lorsqu'on touche la feuille composée de la sensitive (*Mimosa pudica*), elle s'abaisse et ses folioles se replient (**figure 39.24**). Cette réaction, qui se produit une ou deux secondes seulement après le contact, est provoquée par une diminution rapide de la turgescence dans les cellules des pulvini, des organes moteurs spécialisés situés dans les articulations des feuilles. Les cellules motrices perdent leurs ions potassium, puis se vident de leur eau par osmose et deviennent brusquement flasques. Au bout d'une dizaine de minutes, les cellules retrouvent leur turgescence, et la feuille reprend sa forme habituelle. La fonction de cette réaction reste encore obscure. On pense que le repliement des feuilles et la diminution de leur surface permettent à la plante de paraître moins feuillue et moins attirante pour les herbivores. On présume aussi que cette réaction décourage les herbivores, car le repliement des feuilles laisse apparaître les épines de la tige.

Les mouvements rapides des feuilles ont ceci de remarquable que le stimulus se propage dans toute la plante. Si on touche une foliole de sensitive, elle se replie. Puis la foliole voisine en fait autant, et ainsi de suite jusqu'à ce que toutes les folioles se soient repliées. À partir du point de contact, le stimulus se répand dans toute la plante à la vitesse d'environ 1 cm/s. De plus, si on

► **Figure 39.24** Le changement rapide de la turgescence dans le mouvement des folioles de la sensitive (*Mimosa pudica*).



(a) En l'absence de stimulus, les folioles sont déployées.



(b) Après un contact, les folioles se replient les unes sur les autres.

fixe des électrodes à la feuille, on peut déceler une impulsion électrique voyageant à la même vitesse. Cette impulsion, appelée **potentiel d'action**, ressemble à celui détecté chez les animaux, mais elle est des milliers de fois plus lente. On observe de tels potentiels d'action chez un grand nombre d'algues et de végétaux. Il constitue peut-être une forme de communication interne. Par exemple, chez la dionée attrape-mouches (*Dionaea muscipula*), les potentiels d'action se propagent des poils sensitifs du piège jusqu'aux cellules qui le ferment (voir la figure 37.16). Dans le cas de la sensitive, un stimulus violent tel que le fait de toucher une feuille avec une aiguille chaude provoque le fléchissement de *toutes* les feuilles et folioles de la plante. Cette réaction générale implique la transduction de molécules de signalisation venant de la région lésée jusque vers les autres parties de la pousse.

Les stress environnementaux

Des facteurs environnementaux peuvent changer au point de menacer la survie, la croissance et la reproduction d'une plante. Les stress environnementaux tels que les inondations, la sécheresse ou des températures extrêmes peuvent avoir un effet dévastateur sur le rendement des cultures. Dans les écosystèmes naturels, les végétaux incapables de supporter un stress environnemental meurent ou sont délogés par d'autres végétaux, ce qui conduit à leur extinction locale. Par conséquent, les stress environnementaux jouent un rôle important dans la répartition géographique des végétaux. Dans la dernière section du présent chapitre, nous aborderons les réactions de défense des végétaux aux stress **biotiques** (facteurs vivants) courants, comme les herbivores et les agents pathogènes. Voyons maintenant quelques stress **abiotiques** (facteurs non vivants) auxquels les végétaux sont souvent exposés. Comme ces facteurs abiotiques jouent un rôle déterminant dans les récoltes, les scientifiques tentent actuellement de déterminer les effets que les changements climatiques pourraient exercer sur le rendement des récoltes (voir la rubrique **Résolution de problème**).

La sécheresse

Au cours d'une journée ensoleillée et sèche, une plante peut flétrir parce qu'elle perd de l'eau par transpiration plus rapidement qu'elle peut en absorber du sol. Une sécheresse prolongée, évidemment, tuera une plante. Heureusement, les végétaux possèdent des systèmes de régulation qui leur permettent de résister à des manques d'eau moins dramatiques.

Un grand nombre de réponses d'une plante à la sécheresse lui permettent de conserver son eau en réduisant sa transpiration. Tout d'abord, le manque d'eau dans une feuille provoque la fermeture des stomates, ce qui permet de réduire considérablement la transpiration (voir la figure 36.14). Ensuite, le manque d'eau entraîne l'augmentation de la synthèse de l'acide abscissique et de sa sécrétion dans la feuille. Ce régulateur de croissance contribue à maintenir les stomates en position fermée en agissant sur la membrane plasmique des cellules stomatiques. Enfin, les feuilles réagissent au manque d'eau de plusieurs autres façons. Par exemple, lorsqu'elles flétrissent à cause d'un manque d'eau, les feuilles de graminées s'enroulent en forme de tubes pour réduire la surface exposée à l'air et au vent secs, et ainsi ralentir la transpiration. D'autres plantes, comme l'ocotillo (*Fouquieria splendens*; voir la figure 36.15), perdent leurs feuilles en réaction à des sécheresses saisonnières. Les réponses des feuilles aident les plantes à conserver leur eau, mais elles réduisent également la photosynthèse. C'est l'une des raisons pour lesquelles la sécheresse diminue le rendement des cultures. Les plantes peuvent même tirer profit de certains signaux d'alarme. En effet, les plantes voisines qui ont commencé à flétrir transmettent des substances chimiques qui permettent aux autres de se préparer à réagir plus rapidement et plus fortement au stress d'une sécheresse imminente (voir la rubrique **Habiletés scientifiques**).

L'inondation

L'excès d'eau cause également un problème aux végétaux. Par exemple, une plante d'intérieur trop arrosée peut suffoquer en raison du manque d'espaces d'air (lacunes) dans lesquels les végétaux puisent les molécules d'oxygène (O_2) nécessaires à la respiration cellulaire qui a lieu dans leurs racines. Toutefois, certaines plantes ont une structure adaptée aux habitats très humides. Par exemple, les palétuviers (*Rhizophora spp.*), ces arbres qui poussent dans les marais côtiers, ont des racines submergées qui sont contiguës à des racines aériennes. Ces dernières leur fournissent un accès à l' O_2 (voir la figure 35.4). Mais lorsque l' O_2 vient à manquer, que font les plantes moins adaptées aux milieux aquatiques dans les sols gorgés d'eau? En fait, la carence en O_2 entraîne la production d'éthylène, qui provoque la mort par apoptose de certaines des cellules dans le cortex de la racine. La destruction de ces cellules crée des canaux d'air qui font office de « tubas » et amènent l' O_2 aux racines submergées (figure 39.25).

RÉSOLUTION DE PROBLÈME

Quels seront les effets des changements climatiques sur le rendement des cultures ?

La croissance des végétaux est considérablement limitée par la température de l'air, la disponibilité de l'eau et le rayonnement solaire. C'est pourquoi le nombre de jours par année où ces trois variables climatiques sont propices à la croissance des plantes est un des paramètres utiles pour estimer le rendement d'une culture. Camilo Mora (de la University of Hawaii, à Manoa) et ses collègues ont analysé des modèles du climat sur l'ensemble de la planète dans le but de prédire les effets des changements climatiques sur les jours propices à la croissance des plantes d'ici 2100.

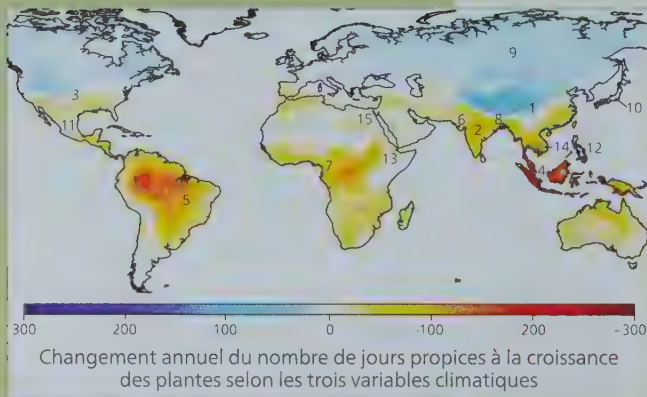
Dans cet exercice, vous examinerez les effets prévus des changements climatiques sur le rendement des cultures et vous en déterminerez l'incidence sur les humains.

Votre méthode

Analysez la carte et le tableau. Ensuite, répondez aux questions ci-dessous.

Vos données

Les chercheurs ont effectué des projections quant au changement annuel du nombre de jours propices à la croissance des plantes pour trois variables climatiques : la température, la disponibilité de l'eau et le rayonnement solaire. Pour ce faire, ils ont soustrait les moyennes récentes (1996-2005) aux moyennes prédites pour le futur (2091-2100). La carte du monde montre les changements prévus si aucune mesure n'est prise pour ralentir les changements climatiques. Les nombres sur la carte correspondent à l'emplacement des 15 nations les plus peuplées. À droite de la carte, le tableau indique le type d'économie de chaque pays (principalement industriel [🏭] ou agricole [🌾]) et son classement au regard du revenu annuel par personne.



Source des données: Camilo Mora et coll., Suitable days for plant growth disappear under projected climate change: Potential human and biotic vulnerability, *PLoS Biol* 13(6): e1002167 (2015).

Nation	Emplacement sur la carte	Population en 2014 (estimation en millions)	Type d'économie	Catégorie du revenu*
Chine	1	1 350	🏭	\$\$\$
Inde	2	1 221	🌾	\$\$
États-Unis	3	317	🏭	\$\$\$\$
Indonésie	4	251	🌾	\$
Brésil	5	201	🌾	\$\$\$
Pakistan	6	193	🌾	\$\$
Nigéria	7	175	🌾	\$\$
Bengladesh	8	164	🌾	\$
Russie	9	143	🏭	\$\$\$\$
Japon	10	127	🏭	\$\$\$\$
Mexique	11	116	🌾	\$\$\$
Philippines	12	106	🌾	\$\$
Éthiopie	13	94	🌾	\$
Vietnam	14	92	🌾	\$
Égypte	15	85	🌾	\$\$

* Basé sur les catégories de la Banque mondiale: \$ = faible: <1 035 \$; \$\$ = intermédiaire, tranche inférieure: 1 036 \$ à 4 085 \$; \$\$\$ = intermédiaire, tranche supérieure: 4 086 \$ à 12 615 \$; \$\$\$\$ = élevé: >12 615 \$.

Votre analyse

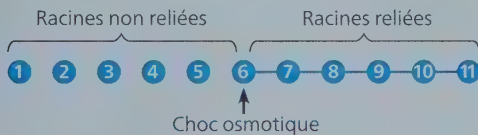
1. Camilo Mora a entrepris cette étude après avoir parlé avec une personne qui estimait que les changements climatiques amélioreraient la croissance des plantes puisqu'ils feraient augmenter le nombre de jours où la température serait supérieure au point de congélation. D'après les données de la carte du monde, que répondriez-vous à cette personne ?
2. Que vous indiquent les données du tableau au sujet des conséquences des changements prévus sur l'humain ?

Interpréter les résultats expérimentaux à partir d'un diagramme à bandes

■ LES PLANTES STRESSÉES PAR UNE SÉCHERESSE COMMUNIQUENT-ELLES LEUR ÉTAT À LEURS VOISINS ? ■

Des chercheurs ont voulu savoir si les plantes pouvaient informer leurs voisins de leur état de stress causé par une sécheresse et, le cas échéant, si elles le faisaient en utilisant des signaux souterrains ou aériens. Dans le présent exercice, vous interpréterez un diagramme à bandes qui représente des diamètres stomatiques afin de savoir si les plantes peuvent informer leurs voisins de leur état de stress.

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont placé 11 plants de pois (*Pisum sativum*) en pots à distance égale les uns des autres et en rangée. Des tubes reliaient les systèmes racinaires des plants 6 à 11, leurs voisins immédiats, ce qui permettait aux substances chimiques de passer des racines d'un plant aux racines du plant voisin sans se déplacer dans le sol. Les systèmes racinaires des plants 1 à 6, eux, n'étaient pas reliés. Les chercheurs ont soumis le plant 6 à un choc osmotique à l'aide d'une solution fortement concentrée en mannitol, un sucre naturel souvent utilisé pour simuler le stress d'une sécheresse chez les plantes vasculaires.



Quinze minutes après le choc osmotique imposé au plant 6, les chercheurs ont mesuré les diamètres des stomates dans les feuilles de tous les plants. Par ailleurs, ils ont effectué un essai témoin dans lequel le plant 6 a reçu de l'eau plutôt que du mannitol.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Quelle comparaison pouvez-vous faire entre les diamètres stomatiques des plants 6 à 8 et 9 et 10 et les diamètres des stomates des autres plants de l'expérience ? Quels renseignements cela nous donne-t-il au sujet de l'état des plants 6 à 8 et des plants 9 et 10 ? (Pour plus d'information sur l'interprétation des diagrammes, voir l'appendice F.)
2. Les résultats de l'expérience appuient-ils l'hypothèse selon laquelle les plantes peuvent informer leurs voisins du stress déclenché par la sécheresse ? Si c'est le cas, les résultats indiquent-ils que cette

■ RÉSULTATS ■



Source des données : O. Falik et coll., Rumor has it... : Relay communication of stress cues in plants, *PLoS ONE* 6(11) : e23625 (2011).

communication fait intervenir le système caulinaire ou le système racinaire ? Dans chacune de vos réponses, indiquez sur quels résultats vous vous basez.

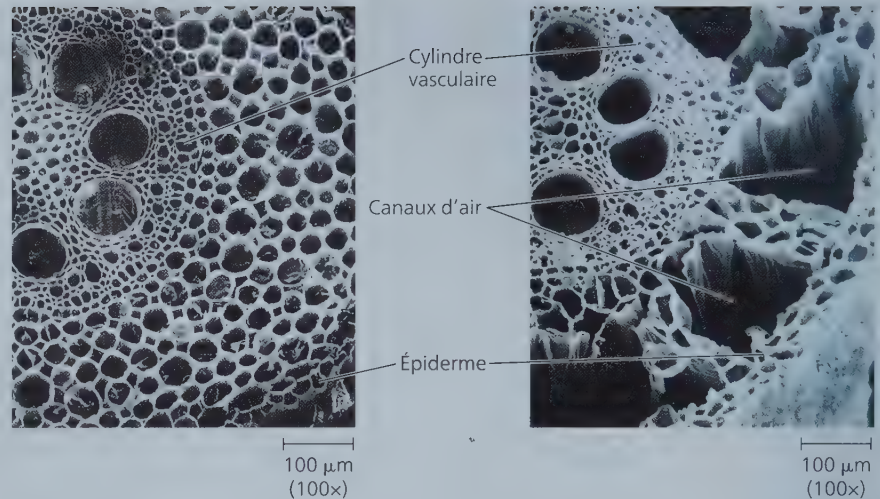
3. Pourquoi fallait-il s'assurer que des substances chimiques ne pouvaient pas se déplacer dans le sol d'un plant à un autre ?
4. Lorsque les chercheurs ont effectué la même expérience, mais durant 1 heure plutôt que 15 minutes, ils ont obtenu les mêmes résultats, à la différence que les diamètres stomatiques des plants 9 à 11 étaient comparables à ceux des plants 6 à 8. Proposez une explication.
5. Dans l'essai témoin, pourquoi les chercheurs ont-ils donné de l'eau au plant 6 plutôt que du mannitol ? Que nous indiquent les résultats de cet essai témoin ?

La salinité

Un excès de chlorure de sodium ou d'autres sels dans le sol menace les végétaux pour deux raisons. Premièrement, en abaissant le potentiel hydrique de la solution du sol, le sel peut provoquer une carence en eau dans les végétaux, même si le sol contient beaucoup d'eau. En effet, si elles se trouvent dans un milieu dont le potentiel hydrique est plus faible que celui de leurs tissus, les racines perdent de l'eau au lieu d'en absorber (voir la figure 36.12). Deuxièmement, le sodium et certains autres ions présents dans un sol salin sont toxiques pour les végétaux quand

leur concentration est trop élevée. De nombreux végétaux peuvent réagir à une salinité modérée du sol en produisant des solutés bien tolérés à des concentrations élevées. Ces composés majoritairement organiques maintiennent le potentiel hydrique des cellules à un niveau inférieur à celui de la solution du sol sans toutefois permettre l'absorption de quantités toxiques de sel. Cependant, la plupart des végétaux ne peuvent survivre longtemps à une salinité élevée. Les halophytes représentent l'exception. Ces plantes qui tolèrent une salinité élevée sont munies de glandes spécialisées qui expulsent les sels de l'épiderme des feuilles.

► **Figure 39.25** Le changement de structure des racines du maïs en réaction à l'inondation et au manque d'O₂. (a) Coupe transversale d'une racine témoin qui a poussé dans un milieu de culture hydroponique aéré. (b) Racine qui a poussé dans un milieu de culture hydroponique privé d'aération. L'apoptose (mort cellulaire programmée) déclenchée par l'éthylène a créé les canaux d'air (MEB).



(a) Racine témoin (milieu aéré)

(b) Racine expérimentale (milieu privé d'aération)

La chaleur

Une température excessive peut affaiblir et même tuer une plante en dénaturant ses enzymes et en perturbant son métabolisme. La transpiration permet le refroidissement par évaporation, ce qui aide les feuilles à abaisser leur température. Ainsi, par une journée chaude, la température d'une feuille peut être de 3 à 10 °C inférieure à celle de l'air ambiant. Un temps chaud et sec tend également à déshydrater de nombreux végétaux. La fermeture des stomates en réaction à ce stress permet à la plante de conserver son eau, mais au détriment du refroidissement par évaporation. Ce dilemme est l'une des raisons pour lesquelles les journées très chaudes et très sèches font autant de victimes chez les végétaux.

La plupart des végétaux déclenchent une réponse de secours qui leur permet de survivre à un stress thermique. Au-dessus d'une certaine température, soit environ 40 °C chez la plupart des végétaux des régions tempérées, les cellules commencent à synthétiser des **protéines de choc thermique** qui contribuent à protéger les autres protéines du stress thermique. On observe également ce type de réponse chez les animaux et les microorganismes. Certaines des protéines de choc thermique sont des protéines chaperonnes (les chaperonines), qui, en temps normal, servent de support temporaire et aident les autres protéines à acquérir leur structure fonctionnelle. En réponse à un choc thermique, ces molécules se lieraient à d'autres protéines pour prévenir leur dénaturation.

Le froid

Quand la température extérieure chute, le changement de fluidité dans les membranes cellulaires est un problème auquel les végétaux sont exposés. En effet, lorsque la température d'une membrane descend sous une valeur critique, les phospholipides se figent dans des structures cristallines, et la fluidité de la membrane diminue. Ce phénomène affecte le transport des solutés à travers la membrane et il exerce un effet négatif sur les fonctions

des protéines membranaires. Les végétaux réagissent au froid en modifiant la composition lipidique de leurs membranes afin qu'elles contiennent une plus grande proportion d'acides gras insaturés, car ceux-ci favorisent la fluidité à basse température. Une telle modification prend de quelques heures à quelques jours. C'est pourquoi les chutes de température qui surviennent hors saison sont généralement plus dommageables pour les végétaux qu'une diminution progressive de la température de l'air à l'automne.

Le gel constitue un autre type de stress dû au froid. À des températures se situant sous le point de congélation, de la glace se forme dans la paroi des cellules et dans les espaces intercellulaires, chez la plupart des végétaux. Généralement, le cytosol ne gèle pas aussi rapidement que le milieu environnant, parce qu'il contient plus de solutés que la solution très diluée présente dans la paroi cellulaire. La présence de solutés abaisse le point de congélation d'une solution. La diminution de la quantité d'eau liquide dans la paroi cellulaire provoquée par la formation de glace abaisse le potentiel hydrique extracellulaire, ce qui fait sortir l'eau du cytosol. La cellule est endommagée et peut même mourir à cause de l'augmentation de la concentration d'ions dans le cytosol. La survie de la cellule dépend grandement de sa capacité à résister à la déshydratation. Dans les régions aux hivers rigoureux, les plantes indigènes sont adaptées au stress induit par le gel. En effet, avant l'arrivée de l'hiver, les cellules de nombreuses espèces qui résistent au gel augmentent la concentration cytosolique de certains de leurs solutés, comme les glucides, dont elles supportent bien les concentrations élevées et qui les aident à limiter la perte d'eau causée par le gel extracellulaire. Par ailleurs, l'augmentation de la proportion d'acides gras insaturés dans les lipides membranaires permet aux membranes de conserver une fluidité adéquate.

ÉVOLUTION De nombreux organismes, parmi lesquels certains vertébrés, eumycètes, bactéries et de nombreuses espèces de végétaux, possèdent des protéines spéciales qui retardent la

croissance des cristaux de glace, ce qui les aide à éviter les dommages causés par le gel. Décrites pour la première fois chez les poissons de l'Arctique dans les années 1950, ces *protéines antigel* permettent la survie à des températures inférieures à 0 °C. Ces protéines se lient aux petits cristaux de glace et inhibent leur croissance ou, dans le cas des végétaux, empêchent la cristallisation de la glace. Les cinq principales classes de protéines antigel sont différentes les unes des autres par leurs séquences d'acides aminés, mais elles possèdent des structures tridimensionnelles semblables, ce qui semble indiquer une évolution convergente. Étonnamment, les protéines antigel du seigle d'hiver (*Secale cereale*) sont homologues aux protéines de défense antifongiques, mais elles sont produites en réponse aux températures froides et aux jours plus courts, et non en réaction aux agents pathogènes fongiques. En intégrant des gènes des protéines antigel dans les génomes des plantes au moyen de techniques du génie génétique, on a pu accomplir des progrès dans l'augmentation de la tolérance au gel des cultures.

RETOUR SUR LE CONCEPT 39.4

1. Les images thermiques sont des photographies de la chaleur émise par un objet. Les chercheurs ont utilisé des images thermiques de plantes pour isoler des mutants qui produisent de l'acide abscissique en excès. Essayez d'expliquer pourquoi ces mutants sont plus chauds que les plantes sauvages dans des conditions normalement non stressantes.
2. Un employé d'une serre trouve que les chrysanthèmes installés près des allées sont souvent moins hauts que ceux poussant plus au centre des tablettes. Donnez une explication de cet effet de bordure très fréquent en horticulture.
3. **ET SI ?** ► Si on enlève la coiffe d'une racine, est-ce que la racine réagira encore à la force gravitationnelle ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 39.5

Les végétaux réagissent aux attaques des agents pathogènes et des herbivores

Grâce à la sélection naturelle, de nombreux types d'interactions avec d'autres espèces de leurs communautés sont apparus chez les végétaux. Certaines de ces interactions interspécifiques sont bénéfiques aux deux parties – par exemple, l'association de certains végétaux avec des eumycètes mycorhiziens (voir la figure 37.15) ou avec des pollinisateurs (voir les figures 38.4 et 38.5). Cependant, la plupart des interactions avec d'autres organismes n'apportent aucun avantage aux végétaux. En tant que producteurs primaires, les végétaux se trouvent à la base de la plupart des réseaux alimentaires et peuvent se faire manger par un grand nombre d'herbivores (animaux qui se nourrissent de plantes). Ils sont également sujets aux infections par différents virus, bactéries et eumycètes qui peuvent léser leurs tissus, et même causer leur mort. Afin de contrer ces menaces, les végétaux recourent à différents moyens de défense pour

dissuader les animaux, prévenir les infections et combattre les agents pathogènes envahissants.

Les défenses contre les agents pathogènes

Les tissus de revêtement des végétaux constituent une barrière physique qui représente la première ligne de défense contre les infections. Dans la structure primaire, il s'agit de l'épiderme et, dans la structure secondaire, du périoderme (voir la figure 35.19). Mais cette ligne de défense n'est pas impénétrable. Les lésions mécaniques des feuilles causées par les herbivores, par exemple, constituent des ouvertures à l'invasion par les agents pathogènes. Même quand les tissus végétaux sont intacts, les virus, les bactéries ainsi que les spores et les hyphes des eumycètes peuvent quand même s'introduire dans les plantes par des ouvertures naturelles telles que les stomates. Une fois qu'un agent pathogène a percé les lignes de défense mécaniques d'une plante, celle-ci doit compter sur sa prochaine ligne de défense, qui comprend deux types de réponses immunitaires : l'immunité déclenchée par des PAMP et l'immunité déclenchée par des effecteurs.

L'immunité déclenchée par des PAMP

Lorsqu'un agent pathogène envahit une plante, celle-ci réagit en activant la première de ses deux lignes de défense immunitaires. Elle met en œuvre une riposte chimique destinée à isoler l'agent pathogène et à le circonscrire au foyer d'infection. Cette première ligne de défense immunitaire est appelée *immunité déclenchée par des PAMP* et dépend de la capacité de la plante à reconnaître les **motifs moléculaires associés aux agents pathogènes** (*pathogen-associated molecular patterns* ou PAMP en anglais), autrefois appelés *éliciteurs*. Les PAMP sont des séquences moléculaires spécifiques de certains pathogènes. Par exemple, la *flagelline*, une protéine constituant une importante partie des flagelles des bactéries, est un PAMP. En tombant sur le sol, la pluie éclabousse les pousses des plantes, et ces éclaboussures contiennent toutes sortes de bactéries du sol, dont certaines variétés sont pathogènes. Si des bactéries pathogènes pénètrent dans la plante, une séquence d'acides aminés spécifique de la flagelline de leurs flagelles est détectée par un récepteur de type Toll (également présent chez les animaux où il joue un rôle majeur dans les défenses immunitaires innées ; voir le concept 43.1). Le système immunitaire inné est le système ancestral qui s'est développé au cours de l'évolution et qui domine chez les végétaux, les eumycètes, les insectes et les organismes multicellulaires primitifs. Contrairement aux vertébrés, les végétaux n'ont pas de système immunitaire adaptatif (acquis) : ils ne fabriquent donc pas d'anticorps ni ne font intervenir de lymphocytes T, pas plus qu'ils ne possèdent de cellules mobiles qui patrouillent leurs structures afin de débusquer et d'attaquer les agents pathogènes.

La capacité des végétaux à reconnaître les PAMP entraîne la mise en route d'une cascade d'événements de signalisation qui permet la production locale de *phytoalexines*, des métabolites secondaires agissant comme des antimicrobiens à large spectre et aux propriétés fongicides et bactéricides. Les parois cellulaires s'épaississent également, entravant la progression de l'agent pathogène. La deuxième ligne de réponse immunitaire qu'oppose ensuite la plante est semblable à la première, et même plus forte : l'immunité déclenchée par des effecteurs.

L'immunité déclenchée par des effecteurs

ÉVOLUTION Au cours de l'évolution, les végétaux et les agents pathogènes se sont engagés dans une véritable course aux armements. Certains agents pathogènes sont ainsi devenus capables d'échapper à l'immunité déclenchée par des PAMP des végétaux. Ces agents pathogènes injectent directement dans les cellules végétales des **effecteurs**, c'est-à-dire des protéines qui sapent le système immunitaire inné de la plante. Par exemple, certaines bactéries libèrent dans la cellule végétale des effecteurs qui bloquent la détection de leur flagelline. Les agents pathogènes peuvent alors détourner le métabolisme de l'hôte à leur avantage.

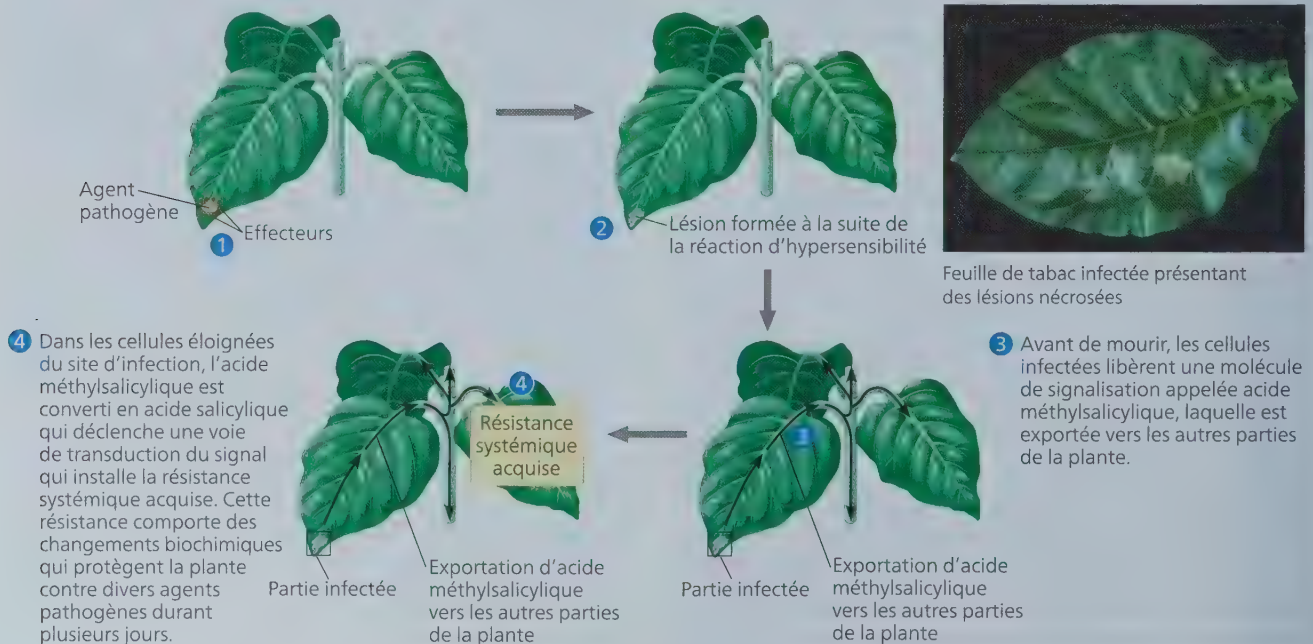
Au cours de l'évolution, la capacité des effecteurs bactériens de supprimer l'immunité déclenchée par des PAMP a entraîné l'apparition de l'*immunité déclenchée par des effecteurs*. Comme il existe des milliers d'effecteurs bactériens, cette défense immunitaire des végétaux comporte des centaines de gènes de résistance (*R*) aux maladies. Chaque gène *R* code pour une protéine *R* qui peut être activée par un effecteur spécifique. Les voies de transduction du signal permettent ensuite à la plante de fourbir son arsenal de réactions de défense, dont la *réaction d'hypersensibilité*, qui se manifeste localement, et la *résistance systémique acquise*, qui est générale. Les réponses locales et systémiques aux agents pathogènes exigent des modifications génétiques

considérables et l'engagement de ressources cellulaires. Par conséquent, une plante n'active ces défenses qu'après avoir décelé l'invasion par un agent pathogène.

La réaction d'hypersensibilité La **réaction d'hypersensibilité** fait référence à la mort des cellules et des tissus au site d'infection ou à proximité. Dans certains cas, la réaction d'hypersensibilité empêche l'agent pathogène de se propager; dans d'autres, elle semble n'être qu'un effet de l'ensemble de la réaction immunitaire. Comme le montre la **figure 39.26**, la réaction d'hypersensibilité est déclenchée par des effecteurs associés à la défense immunitaire. Cette réaction fait partie d'un système de défense complexe faisant intervenir des enzymes et des substances chimiques qui s'attaquent à la paroi cellulaire de l'agent pathogène et nuisent à son métabolisme et à sa reproduction. L'immunité déclenchée par des effecteurs stimule aussi la formation de lignine et la réticulation dans la paroi cellulaire de la plante, ce qui empêche l'agent pathogène de se propager vers d'autres parties de la plante. Une réaction d'hypersensibilité se manifeste par des lésions à la surface d'une feuille, comme l'illustre la photographie dans la partie supérieure droite de la figure 39.26. Bien qu'elle semble «malade», la feuille survivra, et sa réaction de défense aidera à protéger le reste de la plante.

▼ **Figure 39.26** Les réactions de défense contre les agents pathogènes. Les végétaux peuvent souvent empêcher la propagation systémique d'une infection en déclenchant une réaction d'hypersensibilité. Cette réponse isole l'agent pathogène en produisant des lésions qui forment des cercles de nécrose autour de la zone d'infection.

- 1 Souvent, les agents pathogènes infectent les cellules des feuilles en sécrétant des effecteurs, qui sont des protéines capables d'outrepasser l'immunité déclenchée par des PAMP.
- 2 En présence d'effecteurs, il se produit une réaction d'hypersensibilité dans les cellules situées au foyer d'infection ou à proximité: les cellules élaborent des molécules antimicrobiennes, isolent la zone infectée en modifiant leur paroi et s'autodétruisent. Cette réponse localisée entraîne la formation de lésions; ces zones de nécrose privent l'agent pathogène de nutriments et contribuent ainsi à protéger d'autres parties de la feuille infectée.



La résistance systémique acquise

La réaction d'hypersensibilité est localisée et spécifique. Cependant, comme nous l'avons déjà signalé, les invasions par les agents pathogènes peuvent également produire des molécules de signalisation qui « sonnent l'alarme » d'une infection dans toute la plante. La **résistance systémique acquise** qui s'ensuit provient de l'expression, dans toute la plante, de gènes de défense. Cette résistance est non spécifique et fournit à la plante une protection qui peut durer plusieurs jours contre divers agents pathogènes. Par exemple, l'acide méthylsalicylique produit autour du site d'infection est transporté par le phloème dans toute la plante, où il est converti en **acide salicylique** dans des endroits éloignés des sites d'infection. L'acide salicylique déclenche une voie de transduction du signal qui incite le système de défense à réagir rapidement à une autre infection (voir l'étape 4 de la figure 39.26).

Les épidémies de maladies végétales, comme la brûlure de la pomme de terre (voir le concept 28.6), qui a causé la famine en Irlande dans les années 1840, peuvent causer des souffrances humaines incalculables. D'autres maladies, comme la maladie hollandaise de l'orme (voir le concept 31.5) et l'encre des chênes rouges (voir le concept 54.5), peuvent modifier radicalement les structures des communautés. Les épidémies végétales sont souvent le résultat du transport de plantes ou de bois d'œuvre infectés partout dans le monde. Avec la mondialisation du commerce, ces épidémies vont devenir beaucoup plus fréquentes. Afin de s'y préparer, les phytobiologistes accumulent les graines des plantes sauvages apparentées aux cultures dans des installations spéciales d'entreposage. Des scientifiques espèrent que des plantes non domestiquées apparentées auraient des gènes qui pourront freiner la prochaine épidémie végétale. Ces scientifiques, ainsi que des milliers d'autres phytobiologistes, perpétuent la très ancienne tradition de curiosité qui nous pousse à enrichir nos connaissances sur ces producteurs qui nourrissent notre espèce et la biosphère.

Les défenses contre les herbivores

L'**herbivorisme** (le fait de se nourrir de végétaux) représente un danger pour les végétaux dans tous les écosystèmes. Les dommages mécaniques infligés par les herbivores peuvent réduire la taille d'une plante et ainsi sa capacité d'obtenir les ressources dont elle a besoin. Ils peuvent aussi perturber sa croissance puisque beaucoup d'espèces végétales consacrent une partie de leur précieuse énergie à se défendre contre les herbivores. Les dommages subis peuvent également ouvrir la porte aux infections virales, bactériennes et fongiques. Pour se protéger des herbivores, les végétaux ont recours à des méthodes qui relèvent de tous les niveaux de l'organisation biologique (voir la **figure 39.27**) : défenses physiques, comme les épines et les trichomes (voir la figure 35.9) ainsi que défenses chimiques, comme les substances toxiques, malodorantes ou inappétentes.

RETOUR SUR LE CONCEPT 39.5

1. Quels sont quelques-uns des inconvénients causés par l'arrosage des champs avec des insecticides à usage général ?
2. Les insectes broyeurs endommagent les plantes et réduisent la surface disponible pour la photosynthèse des feuilles. De plus, ils rendent les plantes plus vulnérables aux attaques des agents pathogènes. Expliquez pourquoi.
3. De nombreux agents pathogènes fongiques obtiennent leur nourriture en forçant les cellules végétales à sécréter des nutriments dans les espaces intracellulaires. Serait-il avantageux pour l'eumycète de tuer la plante hôte de façon à ce que tous les nutriments puissent en sortir ?
4. **ET SI ?** ► Supposons qu'un scientifique découvre qu'une population de végétaux poussant dans un endroit venteux est plus sujette à la défoliation par les insectes qu'une population de la même espèce poussant dans un endroit à l'abri du vent. Formulez une hypothèse qui pourrait expliquer cette observation.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les stratégies de défense des végétaux contre les herbivores

FAITES DES LIENS

Les herbivores sont des animaux qui se nourrissent de plantes, et on les trouve partout dans la nature. Pour se protéger de leur action destructrice, les végétaux ont recours à des stratégies très diverses qui nous montrent à quel point les processus biologiques relèvent de tous les niveaux de l'organisation du vivant : à l'échelle de la molécule, de la cellule, du tissu, de l'organe, de l'organisme, de la population ou encore de la communauté. (Voir la figure 1.3.)

► Défenses à l'échelle moléculaire

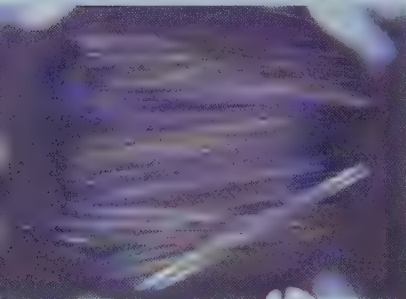
À l'échelle moléculaire, les végétaux produisent des composés chimiques qui dissuadent les herbivores. En général, ces composés sont des terpénoïdes, des dérivés du phénol et des alcaloïdes. Certains terpénoïdes imitent des hormones d'insectes, de sorte que les insectes qui s'attaquent à la plante meurent prématurément et meurent. Parmi les dérivés phénoliques que la plante synthétise souvent après avoir été attaquée par un herbivore, mentionnons les tannins, au goût désagréable, qui nuisent à la digestion des protéines. Quant aux alcaloïdes, pensons à la morphine, à l'héroïne et à la codéine, qui sont des alcaloïdes narcotiques provenant du pavot somnifère (*Papaver somniferum*), la plupart ont un goût répulsif et affectent le système nerveux des animaux. Ces alcaloïdes s'accumulent dans des cellules sécrétoires appelées laticifères, qui exsudent un latex blanchâtre (opium) lorsque la plante est blessée.



Fruit du pavot somnifère

▼ Défenses à l'échelle cellulaire

Certaines cellules végétales sont elles-mêmes spécialisées dans la protection contre les herbivores. Ainsi, les trichomes sur les feuilles et les tiges d'une plante éloignent les insectes broyeurs. Les laticifères et, en général, les vacuoles centrales des cellules végétales servent parfois à stocker des substances chimiques qui ont un effet dissuasif vis-à-vis des herbivores. Les *idioblastes* sont des cellules spécialisées situées dans les feuilles et les tiges de nombreuses espèces, dont le taro (*Colocasia esculenta*). Certains idioblastes renferment des cristaux d'oxalate de calcium en forme d'aiguilles, appelés *raphides*. Ces raphides, qui transportent des substances irritantes, pénètrent dans les tissus mous de la langue et du palais de l'herbivore. Ces fines aiguilles facilitent l'entrée de l'irritant (vraisemblablement une protéase) dans les tissus de l'animal pour ensuite faire enfler ses lèvres, sa bouche et sa gorge. La cuisson détruit cet irritant.



Raphides contenus dans le taro

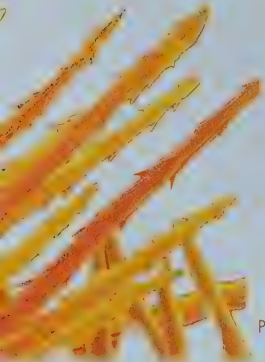


▲ Défenses à l'échelle tissulaire

Certaines feuilles éloignent les herbivores parce qu'elles possèdent une épaisse excroissance de tissu sclérenchymateux durci qui les rend très coriaces et donc difficiles à broyer. La photo ci-dessus montre une coupe transversale de la principale nervure d'une feuille d'olivier (*Olea europaea*); les cellules rouge vif aux parois épaisses qu'on y voit sont des fibres coriaces de sclérenchyme.

▼ Défenses à l'échelle des organes

La forme d'un organe végétal peut elle aussi dissuader un herbivore en causant de la douleur ou en rendant la plante non appétissante. Ainsi, les épines (feuilles ou tiges modifiées) sont des défenses mécaniques contre les herbivores. Les poils qui recouvrent les épines de certains cactus possèdent de redoutables pointes qui déchirent la peau lorsqu'on les retire. De son côté, la feuille de l'arbre flocon de neige (*Trevesia palmata*) possède une forme qui donne l'impression qu'elle a été partiellement grignotée et qui la rend probablement moins intéressante pour les herbivores. Certaines plantes imitent la présence d'œufs d'insectes sur leurs feuilles et dissuadent ainsi les insectes d'y pondre leurs propres œufs. Par exemple, les glandes des feuilles de certaines espèces de *Passiflora* (fleurs de la passion) ressemblent beaucoup aux œufs jaune vif du papillon *Heliconius*.



Poils piquants recouvrant les épines d'un cactus



Feuille de l'arbre flocon de neige

Glandes ressemblant à des œufs sur la feuille de *Passiflora*

► Défenses à l'échelle de l'organisme

Les dommages mécaniques causés par les herbivores peuvent modifier en profondeur la physiologie d'une plante et engendrer des réponses qui préviendront d'autres attaques de la part des prédateurs. Par exemple, chez le tabac sauvage (*Nicotiana attenuata*), le moment de la floraison change en fonction des activités des herbivores. Habituellement, cette espèce fleurit la nuit et émet alors du benzylacétone, une substance chimique qui attire les sphinx et les incite à la pollinisation. Malheureusement pour la plante, ces papillons de nuit en profitent souvent pour pondre leurs œufs sur ses feuilles. Or, les larves du sphinx sont... herbivores. Qu'à cela ne tienne, lorsque la plante est infestée de larves de sphinx, elle cesse de produire du benzylacétone et ouvre ses fleurs non plus la nuit, mais à l'aube, quand les sphinx sont absents. Ce sont alors les colibris qui viennent les polliniser. La plante n'est donc plus exposée à de nouvelles pontes et continue d'attirer des pollinisateurs, même s'ils sont d'un autre type. Les études ont montré que ce sont les sécrétions buccales des larves se nourrissant des feuilles qui incitent la plante à ouvrir ses fleurs à un autre moment.



Colibri pollinisant un plant de tabac sauvage

▼ Défenses à l'échelle de la population

Chez certaines espèces, c'est le comportement coordonné de toute une population qui aide à éloigner les herbivores. En effet, certaines plantes peuvent informer leurs congénères de leur détresse en libérant des molécules qui préviennent leurs voisins de la même espèce qu'une attaque est en cours. Par exemple, lorsque des plants du haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*) sont infestés par des araignées rouges, ils libèrent un cocktail de substances chimiques qui «annoncent» l'attaque aux plants non infestés. Recevant cet avertissement, les plants non infestés entament des modifications biochimiques qui les rendent moins sujets à une attaque par les araignées rouges.

Un autre exemple de stratégie de défense utilisée à l'échelle d'une population est la production simultanée et de façon synchronisée d'énormes quantités de graines après un long intervalle (en anglais, *masting*). Quelles que soient les conditions environnementales, l'horloge interne de chaque plant de la population indique qu'il est temps de fleurir. Les populations de bambou (de la famille des graminées), par exemple, ont une croissance exclusivement végétative durant plusieurs décennies, puis, soudain, elles fleurissent en masse, produisent d'énormes quantités de graines et meurent. La quantité de graines peut atteindre 80 000 kg par hectare, ce qui dépasse de beaucoup les besoins des herbivores locaux (principalement des rongeurs). Résultat : une partie des graines échappent aux herbivores, germent et poussent afin de donner une nouvelle génération.



Plants de bambou en floraison

FAITES DES LIENS ► Tout comme les adaptations permettant aux végétaux de se protéger des herbivores, une multitude de processus biologiques relèvent de plusieurs niveaux de l'organisation du vivant (figure 1.3). Donnez des exemples d'adaptations photosynthétiques spécialisées qui comportent des modifications à l'échelle moléculaire (concept 10.4), à l'échelle tissulaire (concept 36.4) et à l'échelle de tout l'organisme (concept 36.1).

▼ Défenses à l'échelle de la communauté

Certaines espèces de plantes «recrutent» des animaux prédateurs qui les aident à se protéger de certains herbivores. Les guêpes parasitoïdes, par exemple, injectent leurs œufs dans des chenilles qui se nourrissent sur la plante. Ces œufs éclosent à l'intérieur des chenilles, et les larves sorties des œufs dévorent les chenilles de l'intérieur. Une fois sorties de leur hôte, les larves forment à la surface de la feuille des cocons dont elles émergeront adultes. Dans cette triste histoire, la plante est complice, car ce sont les feuilles endommagées par les chenilles qui libèrent les composés qui attirent les guêpes parasitoïdes. Le stimulus qui déclenche cette réaction est la combinaison de deux facteurs : les dommages causés à la feuille par une chenille qui s'en nourrit et un composé spécifique de la salive de cette chenille.



Cocons de guêpes parasitoïdes sur leur hôte (une chenille)



Guêpe adulte émergeant d'un cocon

RÉVISION DU CHAPITRE 39

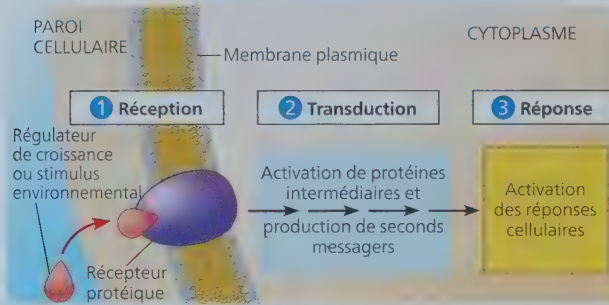


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 39.1

Les voies de transduction du signal font le lien entre la réception du signal et la réponse (p. 922 à 925)



? Quels sont les deux moyens courants par lesquels les voies de transduction du signal favorisent l'activité d'enzymes spécifiques?

CONCEPT 39.2

Les régulateurs de croissance végétaux coordonnent la croissance, le développement et les réponses aux stimulus (p. 925 à 935)

Les régulateurs de croissance régissent la croissance et le développement des végétaux en influant sur la division, l'allongement et la différenciation cellulaires. Certains régulateurs de croissance régulent également les réponses des végétaux aux stimulus environnementaux.

Régulateur de croissance végétal	Principales réactions
Auxine	Stimule l'allongement cellulaire; régule la ramification et l'inclinaison des organes.
Cytokinines	Stimulent la division cellulaire des végétaux; favorisent la croissance tardive des bourgeons; retardent la mort des organes.
Gibbérellines	Stimulent l'allongement des tiges; aident les graines à sortir de la dormance et à utiliser les réserves emmagasinées.
Acide abscissique	Favorise la fermeture des stomates en réaction à la sécheresse; favorise la dormance des graines.
Éthylène	Régule la maturation des fruits et la triple réponse.
Brassinostéroïdes	Chimiquement analogues aux hormones sexuelles des animaux; provoquent l'allongement et la division cellulaires.

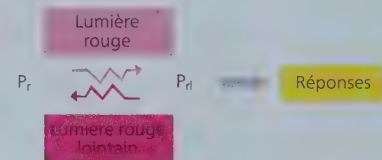
Régulateur de croissance végétal	Principales réactions
Jasmonates	Agissent comme intermédiaires dans la défense de la plante contre les insectes herbivores; régulent une grande variété de processus physiologiques.
Strigolactones	Régulent la dominance apicale, la germination des graines et les associations mycorhiziennes.

? Le vieil adage selon lequel «une pomme pourrie gâte tout le panier» est-il vrai? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 39.3

Les réponses des végétaux à la lumière sont vitales pour leur survie (p. 935 à 941)

- Les **photorécepteurs sensibles à la lumière bleue** régulent l'allongement de l'hypocotyle, l'ouverture des stomates et le phototropisme.
- Les **phytochromes** agissent comme des interrupteurs moléculaires qui régulent l'héliophilie et la germination de nombreux types de graines. La lumière rouge active les phytochromes et la lumière rouge lointain les désactive.



- La conversion des phytochromes fournit également des informations sur la durée du jour (photopériode) et, par conséquent, sur le temps de l'année. Le **photopériodisme** régule le temps de la floraison chez de nombreuses espèces. Les **plantes de jours courts** nécessitent une nuit plus longue que la durée critique pour la floraison. Les **plantes de jours longs** nécessitent une nuit plus courte que la période critique pour la floraison.
- De nombreux rythmes circadiens du comportement des végétaux sont régis par une horloge circadienne interne. Les **rythmes circadiens** continuent d'osciller sur une période d'environ 24 heures, mais se règlent précisément sur une période de 24 heures grâce aux effets de l'aube et du crépuscule sur la forme (P_r et P_{fr}) des phytochromes.

? Pourquoi les phytophysiologistes ont-ils proposé l'existence d'une molécule mobile (florigène) qui déclenche la floraison?

CONCEPT 39.4

Les végétaux réagissent à de nombreux stimulus autres que la lumière (p. 941 à 947)

- Le **gravitropisme** est la courbure d'un organe en réaction à la force gravitationnelle. Les racines ont un gravitropisme positif, tandis que les tiges présentent un gravitropisme négatif. Les **statolithes**, des plastes remplis d'amidon, permettent aux racines de percevoir la force gravitationnelle.

- Le **thigmotropisme** est une réaction d'orientation consécutive au contact. Les mouvements rapides de la feuille sont produits grâce à la transmission d'impulsions électriques.
- Les plantes sont sensibles aux stress environnementaux, notamment la sécheresse, l'inondation, la salinité et les extrêmes de température.

Stress environnemental	Principale réaction
Sécheresse	Production d'ABA, ce qui réduit les pertes d'eau par la fermeture des stomates
Inondation	Formation de canaux d'air qui aident les racines à survivre à la privation d'O ₂
Salinité	Évitement de la perte d'eau par osmose par la production de solutés tolérés à des concentrations élevées
Chaleur	Synthèse de protéines de choc thermique qui réduisent la dénaturation des protéines à des températures élevées
Froid	Rajustement de la fluidité des membranes; évitement de la perte d'eau par osmose; production de protéines antigel

? Les plantes qui se sont acclimatées à la sécheresse sont souvent plus résistantes au gel. Proposez une explication à ce phénomène.

CONCEPT 39.5

Les végétaux réagissent aux attaques des agents pathogènes et des herbivores (p. 947 à 951)

- La **réaction d'hypersensibilité** isole l'infection et détruit l'agent pathogène ainsi que les cellules hôtes situées dans la zone d'infection. La **résistance systémique acquise** est une réaction de défense généralisée dans les organes éloignés du site d'infection.
- En plus des défenses mécaniques telles que les épines et les poils (trichomes), les végétaux produisent des composés chimiques toxiques ou au goût désagréable, de même que des substances qui attirent les animaux carnivores afin qu'ils s'attaquent aux herbivores.

? Comment les insectes rendent-ils les végétaux plus vulnérables aux attaques des agents pathogènes ?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Le régulateur de croissance qui aide les végétaux à répondre à la sécheresse est :
 - a) l'auxine.
 - b) l'acide abscissique.
 - c) la cytokinine.
 - d) l'éthylène.
2. L'auxine favorise l'allongement cellulaire de toutes les façons suivantes, *sauf* par :
 - a) l'absorption accrue de solutés.
 - b) l'activation génique.
 - c) la dénaturation, induite par un acide, des protéines des parois cellulaires.
 - d) le relâchement des parois cellulaires.

3. Charles et Francis Darwin ont découvert que :
 - a) l'auxine est responsable de la courbure phototropique.
 - b) la lumière rouge est plus efficace dans le phototropisme des pousses.
 - c) la lumière détruit l'auxine.
 - d) la lumière est perçue par l'apex des coléoptiles.
4. Comment une plante peut-elle réagir à une chaleur *extrême* ?
 - a) Elle peut orienter ses feuilles pour augmenter le refroidissement par évaporation.
 - b) Elle peut créer des canaux d'air pour la ventilation.
 - c) Elle peut produire des protéines de choc thermique, lesquelles empêchent ses propres protéines de se dénaturer.
 - d) Elle peut augmenter la proportion d'acides gras insaturés dans ses membranes cellulaires pour en réduire la fluidité.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

5. Une plante de jours longs peut émettre une molécule de signalisation de floraison prématurément si on l'expose à un éclair de :
 - a) lumière rouge lointain pendant la nuit.
 - b) lumière rouge pendant la nuit.
 - c) lumière rouge, suivi d'un éclair de lumière rouge lointain pendant la nuit.
 - d) lumière rouge lointain pendant le jour.
6. Si la durée critique de la nuit est de 9 heures pour une plante de jours longs, lequel des cycles de 24 heures empêche sa floraison ?
 - a) 16 heures de clarté et 8 heures d'obscurité.
 - b) 14 heures de clarté et 10 heures d'obscurité.
 - c) 4 heures de clarté, 8 heures d'obscurité, 4 heures de clarté et 8 heures d'obscurité.
 - d) 8 heures de clarté, 8 heures d'obscurité, un éclair lumineux et 8 heures d'obscurité.
7. Un mutant qui présente une courbure gravitropique normale, mais qui n'emmagasine pas l'amidon dans ses plastes, devrait dicter une réévaluation du rôle _____ dans le gravitropisme.
 - a) de l'auxine
 - b) du calcium
 - c) des statolithes
 - d) de la croissance différentielle
8. **FAITES UN DESSIN** ► Indiquez la réponse à chacune des conditions suivantes en dessinant une plantule qui pousse droit ou qui présente la triple réponse.

	Témoin	Présence d'éthylène	Ajout d'un inhibiteur de l'éthylène
Type sauvage			
Mutant <i>ein</i> (insensible à l'éthylène)			
Mutant <i>eto</i> (produisant de l'éthylène en excès)			
Mutant <i>ctr</i> (présentant une triple réponse constitutive, en l'absence d'éthylène)			

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

