

Séance commune

Académie des sciences / Académie d'agriculture de France

mardi 24 mars 2009
à l'Académie des sciences
Institut de France

Le développement végétatif des plantes

Coordinateurs

Georges PELLETIER, *Académie des sciences, Académie d'agriculture de France*
Jean François MOROT-GAUDRY, *Académie d'agriculture de France*

Morphogenèse et croissance racinaire : le rôle de la nutrition minérale et en particulier du phosphate

Laurent Nussaume, *Directeur de laboratoire CEA*
Laboratoire de biologie du développement des plantes
UMR 6191 CNRS/CEA/Université Aix-Marseille, CEA Cadarache
(lnussaume@cea.fr)

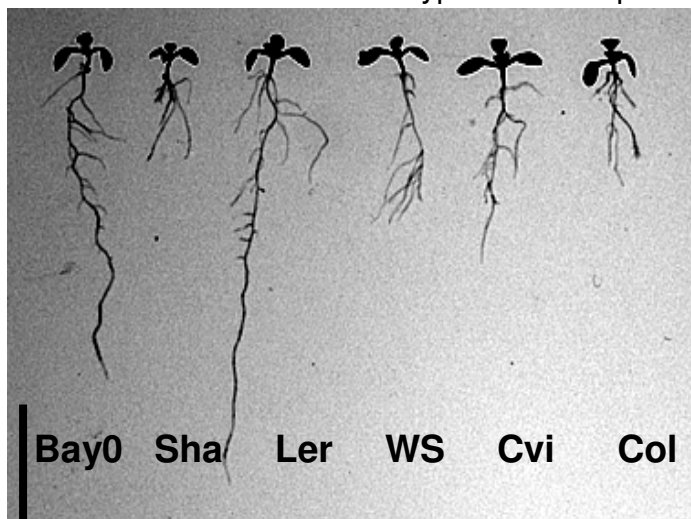
La racine constitue un organe plastique capable d'un très grand nombre de modifications physiologiques et morphologiques. Ces dernières facilitent diverses fonctions essentielles au développement des plantes comme l'ancrage, l'exploration du sol et la prise de nutriments (eau, sels minéraux). De rapides progrès ont été effectués ces dernières années pour élucider les mécanismes mis en jeu dans l'acquisition de l'identité des diverses assises constituant une racine. Après un bref aperçu de l'état des connaissances, l'exposé se focalisera sur la réponse de la plante à la carence en phosphate du sol. Cet anion constitue en effet un élément nutritif majeur qui module très fortement l'architecture de la plante. Des approches de génétique ont permis de modifier notre vision des processus mis en jeu. Les baisses de croissance observées ne sont pas des conséquences directes de carences métaboliques mais résultent de cascades de transduction complexes. Les mécanismes de perception mis en jeu demeurent encore aujourd'hui presque totalement inconnus. On suspecte la présence de voies de perception et de transduction redondantes. Ceci expliquerait l'échec de la majorité des approches génétiques utilisées jusqu'ici pour tenter de les identifier, les mutations se trouvant

compensées par des protéines de fonction homologue. Pour contourner cet obstacle nous avons utilisé la génétique chimique. Cette approche consiste à cribler des milliers de composants pour identifier des inhibiteurs des voies de perception du phosphate. Ces derniers possèdent, en théorie, la capacité de bloquer une famille de protéines homologues et donc de contourner les problèmes liés à la redondance fonctionnelle. Cette expérience, couronnée de succès a permis d'identifier diverses molécules permettant de supprimer ou de mimer la carence en phosphate chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*.

Bibliographie :

- (1) Misson J., Raghothama K., Jain A., Jouhet J., Block M., Bligny R., Ortet P., Creff A., Somerville S., Rolland N., Doumas P., Nacry P., Herrerra-Estrella L., Nussaume L. et Thibaud M.-C. (2005) Transcriptional analysis using the *Arabidopsis thaliana* whole genome Affymetrix gene chips determined plants responses to phosphate deprivation. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 102, 11934-9.
- (2) Reymond M., Svistoonoff S., Loudet O., Nussaume L. et Desnos T. (2006). Identification of QTL controlling root growth response to phosphate starvation in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell and Environn** 29, 115-125.
- (3) Hirsch J., Marin E., Floriani M., Chiarenza S., Richaud P., Nussaume L. et Thibaud MC. (2006), Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in *Arabidopsis* plants. **Biochimie**. 88, 1767-1771.
- (4) Svistoonoff S., Creff A., Reymond M., Ricaud L., Blanchet A., Nussaume L. et Desnos T. (2007). Root tip contact with low-phosphate media reprogrammes plant root architecture. **Nature Genetics**, 39, 792-796.
- (5) Parizot B., Laplaze L., Ricaud L., Boucheron-Dubuisson E., Bayle V., Bonke M., De Smet I., Poethig R. S., Helariutta Y., Haseloff J., Chriqui D., Beeckman T., et Nussaume L. (2008). Diarch symmetry of the vascular bundle in *Arabidopsis* root encompasses the pericycle and is reflected in distich lateral root initiation. **Plant Physiol**. 146, 140-148.

Exemple de diversité de réponse à la carence en phosphate observée chez divers écotype d'*Arabidopsis thaliana*



Développement du méristème végétatif caulinaire

Jan Traas, *Directeur INRA*

Laboratoire de Reproduction et Développement des Plantes

INRA/CNRS/UCBL/ENS-Lyon

46, Allée d'Italie

69364 Lyon

(jan.traas@ens-lyon.fr)

L'organogenèse continue chez les plantes supérieures est assurée par des groupes de cellules non différenciées appelés méristèmes, mis en place durant l'embryogenèse. Au moins une partie des cellules méristématiques peuvent être considérées comme l'équivalent des cellules souches animales, puisqu'elles sont capables de générer à la fois des cellules identiques à elles-mêmes et des cellules destinées à se différencier.

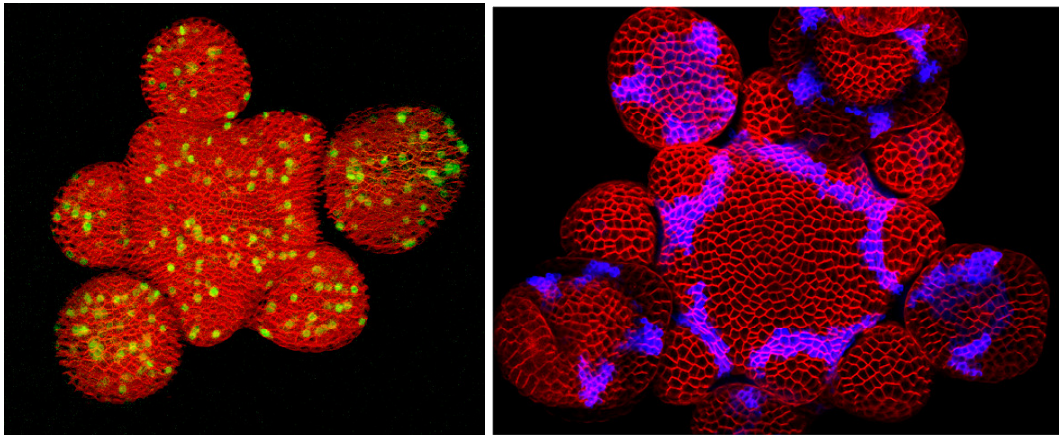
Dans cet exposé, je considérerai principalement le méristème apical caulinaire, qui génère toutes les parties aériennes de la plante. Des approches génétiques, menées principalement chez quelques espèces modèles, *Arabidopsis thaliana*, *Antirrhinum majus* et *Zea mays*, ont révélé une partie des mécanismes moléculaires qui sous-tendent l'organisation des méristèmes. Associées aux approches biochimiques et cellulaires, ces données ont fourni une solide base à la compréhension de l'intégration des processus cellulaires au sein du méristème. Ainsi, plusieurs régulateurs ont été identifiés : ceux qui déterminent l'identité des organes produits, ceux qui définissent les frontières entre les organes et ceux qui contrôlent leurs initiation et croissance.

Comme chez les animaux, les analyses ont révélé l'importance des facteurs de transcription et des réseaux de signalisation qui intègrent les différents comportements cellulaires dans des domaines distincts du méristème apical et qui assurent leur fonctionnement coordonné. Actuellement, nos connaissances concernant ce méristème sont si complexes que des approches de modélisation sont devenues indispensables afin de comprendre les mécanismes qui sont en jeu. Ainsi, des collaborations entre biologistes et informaticiens ont permis, par exemple, de mieux comprendre comment les cellules interagissent pour initier des fleurs et des feuilles.

Références bibliographiques et figures :

- (1) BARBIER DE REUILLE P., BOHN-COURSEAU I., LJUNG K., MORIN H., CARRARO N., GODIN C. and TRAAS J. **2006**
- (2) Computer simulations reveal properties of the cell-cell signaling network at the shoot apex in *Arabidopsis*.
- (3) **Proc Natl Acad Sci USA**.103(5):1627-1632

- (4) HAMANT O., HEISLER MG., JONSSON H., KRUPINSKI P., UYTTEWAAL M., BOKOV P., CORSON F., SAHLIN P., BOUDAUD A., MEYEROWITZ EM., COUDER Y., TRAAS J. **2008**
- (5) Developmental patterning by mechanical signals in Arabidopsis
- (6) **Science**, 322 (5908), 1650-1655



Un grand nombre de lignées transgéniques exprimant des marqueurs, permettent une analyse fine in vivo. Les deux images montrent des méristèmes d'inflorescence vivants, visualisés au microscope confocal. Les cellules sont colorées en orange/rouge. Sur l'image à gauche, des cellules en phase mitotique expriment un marqueur fluorescent jaune. A droite, les cellules expriment un marqueur de la frontière entre le méristème propre et les jeunes boutons floraux.

Les strigolactones, de nouvelles hormones qui contrôlent la ramification des plantes

Catherine RAMEAU, Directeur de recherche à l'INRA,
Station de Génétique et Amélioration des Plantes, Versailles
(Catherine.Rameau@versailles.inra.fr)

Les plantes sont fixées au sol et doivent intégrer de multiples facteurs endogènes et environnementaux pour coordonner leur différenciation et leur développement. Cette coordination repose sur l'action de molécules qui agissent à de très faibles concentrations et qui constituent des signaux de communication entre les cellules et entre les organes. On les désigne sous le terme générique d'hormones végétales. Les travaux réalisés jusqu'à présent ont mis en évidence moins d'une dizaine d'hormones mais il est tout à fait vraisemblable que d'autres restent à découvrir.

Notre travail sur le contrôle génétique et physiologique de la ramification de la plante, à partir d'une importante collection de mutants hyper-ramifiés (mutants *ramosus*) de pois vient d'aboutir à l'identification d'une nouvelle classe d'hormones végétales, les strigolactones, qui répriment le débourrement des bourgeons axillaires situés à l'aisselle de chaque feuille (Gomez-Roldan et al., 2008; Umehara et al., 2008). La théorie classique de la dominance apicale élaborée à partir des années 30 (Thimann and Skoog, 1933) et qui est basée sur des expériences de décapitation du bourgeon apical et d'application exogène d'hormones stipulait que l'auxine (acide indole acétique) et la famille des cytokinines (isopentényle adénine, zéatine) étaient les deux seules hormones impliquées dans le contrôle du développement des bourgeons axillaires. Nos expériences suggèrent que les strigolactones sont en fait le messenger secondaire de l'auxine dans le processus où l'apex de la plante empêche le développement des bourgeons sous-jacents.

Les strigolactones sont connues depuis de nombreuses années pour être synthétisées au niveau des racines des plantes et exsudées dans la rhizosphère. Elles agissent comme stimulants de la germination de graines de plantes parasites, l'orobanche et la striga (Cook et al., 1966). Ces plantes parasites, dont les millions de graines constituent une véritable pollution des sols, provoquent des dégâts majeurs sur de nombreuses cultures en Afrique notamment (Striga) et dans le bassin méditerranéen (Orobanche). Plus récemment, Akiyama et al., 2005 ont démontré que ces composés ont un rôle majeur dans la mise en place, chez plus de 80% des plantes, des symbioses mycorhiziennes à arbuscules avec des champignons (Glomales). Les strigolactones stimulent la germination des spores et la prolifération des hyphes du champignon (Besserer et al., 2006). Dans ces associations, le champignon contribue à l'alimentation hydrique et minérale de la plante et la plante fournit au champignon les sucres synthétisés grâce à la photosynthèse.

Ces molécules qui résultent du clivage de caroténoïdes sont vraisemblablement très anciennes. Leur implication dans la mise en place des symbioses endomycorhiziennes laisse penser qu'elles ont eu un rôle déterminant dans la colonisation du milieu terrestre par les plantes il y a environ 450 M d'années. Nous avons obtenu par recombinaison homologue un mutant chez une mousse, *Physcomitrella patens*, déficient en strigolactones. L'analyse du phénotype de ce mutant montre que ces hormones ont aussi chez ces organismes non-vasculaires que sont les Bryophytes un rôle dans leur développement.

Le développement des feuilles

Patrick Laufs, Directeur de Recherche à l'INRA,
Laboratoire de Biologie Cellulaire, Institut Jean Pierre Bourgin, Versailles
(Patrick.Laufs@versailles.inra.fr)

Les feuilles sont après les fleurs les organes végétaux qui présentent la plus grande diversité de leurs formes. Une distinction majeure se fait entre les feuilles simples, formées par une seule unité comme la feuille de tabac ou d'arabidopsis et les feuilles composées regroupant plusieurs sous unités appelées folioles comme chez le pois ou la tomate. De plus, chaque feuille ou foliole peut présenter un limbe à bord lisse ou au contraire plus ou moins découpé en dents ou lobes. Ainsi les principales variables de la forme des feuilles sont la présence ou non de folioles, leur position et le niveau de découpe du limbe. D'un point de vue évolutif, le caractère composé très répandu parmi les espèces est apparu plusieurs fois de façon indépendante, indiquant que les feuilles composées (ou simples) ne sont pas toutes homologues. Des données de génétique moléculaire accumulées durant la douzaine d'années écoulées ont permis de définir le rôle des principaux acteurs génétiques au cours du développement foliaire.

Quelque soit leur morphologie mature, les feuilles sont initiées par les méristèmes apicaux caulinaires sous la forme de petites excroissances initialement symétriques. Un élément central du recrutement des cellules du primordium foliaire au sein du méristème est la disparition de l'expression des gènes KNOX codant pour des protéines à homéodomaine. Ces gènes sont exprimés dans les méristèmes et leur activité est nécessaire au maintien de l'identité méristématique. La disparition de l'expression des gènes KNOX est définitive dans le cas du développement des feuilles simples alors qu'elle n'est que transitoire dans la plupart des feuilles composées, le retour de leur expression au cours du développement foliaire conditionnant la formation des folioles. Une exception notable est le pois où les gènes KNOX ne sont pas exprimés dans les feuilles. La formation de la feuille composée de pois repose sur le gène UNIFOLIATA, orthologue du gène LEAFY d'arabidopsis impliqué dans l'identité florale. Récemment des éléments transversaux aux voies KNOX et LFY ont été identifiés. Il s'agit des gènes de frontière NAM/CUC3 isolés initialement chez plusieurs espèces pour leur rôle au sein de l'apex où ils définissent les domaines frontières autour des primordia d'organes et assurent ainsi leur individualisation. Au cours du développement foliaire, l'activité des gènes NAM/CUC3 est non seulement nécessaire pour réaliser tous les types de découpe (du limbe mais aussi entre les folioles) mais aussi pour la formation des folioles et ceci grâce à une boucle d'activation réciproque des voies KNOX ou LFY selon l'espèce.

Une des caractéristiques générales des feuilles est leur aspect plat associé à une polarisation tissulaire entre la face supérieure (appelée aussi adaxiale) et la face inférieure (appelée abaxiale). La juxtaposition de domaines cellulaires ayant les identités adaxiale et abaxiale est nécessaire à la mise en place d'un limbe, une structure radiale se développant par défaut. De même chez les feuilles composées, les folioles se forment au niveau des zones de jonction entre les domaines ad- et

abaxiaux. Les sites de formation des folioles sont déterminés précisément par des accumulations locales de l'hormone végétale auxine.

Plusieurs des acteurs impliqués dans le développement foliaire interviennent déjà au cours de l'initiation des primordia foliaire dans l'apex, permettant ainsi de dresser un parallèle entre développement méristématique et foliaire