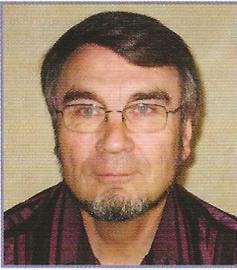


LA RÉPONSE DES PLANTES AUX STRESS DE L'ENVIRONNEMENT



GÉRARD LEDOIGT
Professeur, Université Blaise Pascal Clermont-Ferrand

Les plantes sont parmi les systèmes vivants les plus sensibles aux variations de l'environnement. En effet, leur immobilité leur interdit de se soustraire à une contrainte environnementale, par une stratégie de fuite. La physiologie du stress est, à l'heure actuelle, l'un des axes majeurs de recherche en physiologie végétale. De nombreuses voies de signalisation en réponse à différents stimuli (blessure, chaleur, produits chimiques, vent, chocs électriques...) sont connues.

La perception et la réponse aux stimuli de l'environnement sont indissociables de la vie. Ces mécanismes sont localisés au niveau des cellules avec intégration au fonctionnement ou au métabolisme de l'organisme. La réponse des plantes aux traumatismes peut représenter une réaction contre des agresseurs animaux ou correspondre à l'accroissement de l'attraction des fleurs pour les insectes, permettant ainsi une pollinisation croisée (figure 1) ; elle peut aussi se caractériser par une plus grande croissance des pousses vers la lumière, source de l'énergie photosynthétique.

La réponse des plantes à l'environnement est induite par des contraintes comme le vent ou des blessures mais l'est aussi par des forces comme la gravité ou des champs électromagnétiques, qu'elles peuvent percevoir comme des traumatismes.

Le vent est l'un des signaux de l'environnement des plus soudains et des plus influents pour la modification du développement des plantes. Des céréales stressées par le vent montrent une réduction considérable de leur croissance et de leur rendement; par exemple, il a été observé jusqu'à 25% de baisse de production du blé, par grand vent en début de montaison (en dehors des phénomènes de verse). De même, le fait de secouer des pousses de liquidambar pendant 30 secondes par jour, durant 3 semaines, réduit leur poids de 20 à 30% par rapport à celui des pousses non agitées ; ce traitement agit aussi sur des mécanismes physiologiques en induisant une dormance précoce de la plante.

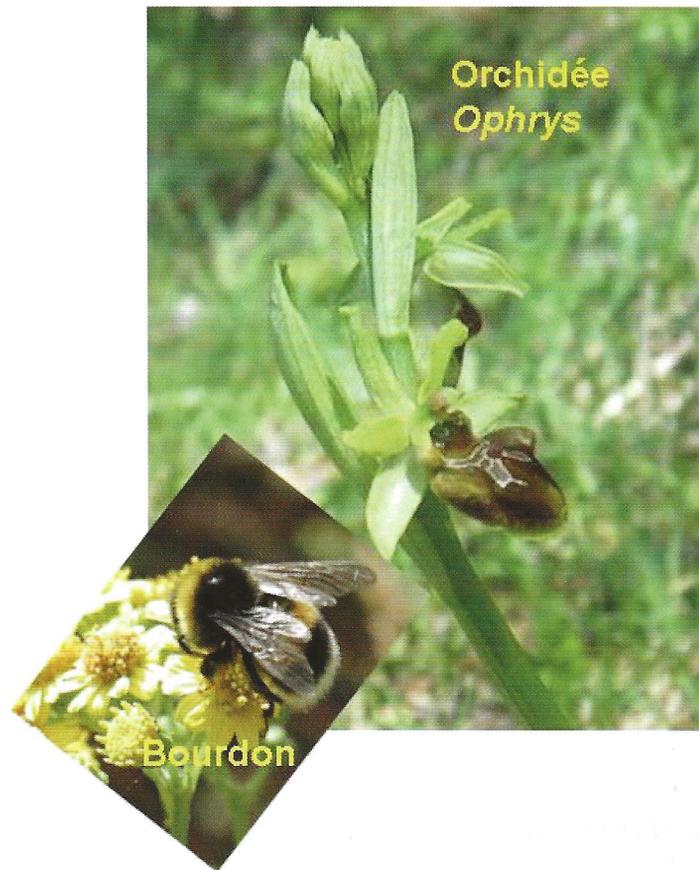


Figure 1 : convergence évolutive entre la fleur d'une orchidée d'Auvergne, une ophrys, et un bourdon qui participe à la pollinisation croisée de ces plantes.

En Asie, depuis longtemps le fait de traumatiser en permanence les rameaux et racines de jeunes arbres a permis l'obtention de plantes de taille réduite, appelées bonsaïs, qui présentent une croissance harmonieuse de leur structure.

En Afrique du Sud, il a été rapporté que des antilopes Koudou, élevées en espace clos, étaient mortes de faim et d'indigestion à cause de l'absorption de feuilles d'acacia, qui entrent habituellement, pour partie, dans leur alimentation. Il a été montré que ces arbres synthétisaient des tanins indigestes en réponse au broutage. De plus, les plantes de mêmes espèces, situées dans un périmètre d'une dizaine de

mètres se mettaient aussi à synthétiser des tanins en réponse à l'agression de leur voisin. Cette observation a permis la découverte des premiers messagers moléculaires émis par les plantes, notamment l'éthylène, précédemment décrit comme hormone végétale. D'autres messagers volatils à effet systémique sur les plantes, comme le méthylsalicylate ou le méthyljasmonate, ont ensuite été mis en évidence.

Les agressions de l'environnement représentent bien un véritable état de stress pour les plantes. En effet, à la suite de la perception du traumatisme ou du signal, les plantes peuvent amplifier, mémoriser, diffuser ce signal dans l'ensemble de leur organisme (réponse systémique) ou vers d'autres organismes de même espèce ou d'espèce différente (tritrophie, notamment).

Il existe une synergie entre les stress. Par exemple un accroissement de la température de cultures végétales peut amener une plus grande tolérance au sel, de même, un dessèchement peut entraîner, pour les plantes, une meilleure résistance au froid.

Une phase importante de la réponse aux contraintes est l'activation générale des défenses de la plante. Des molécules de signalisation, messagers et hormones, incluant aussi le calcium intracellulaire, les espèces d'oxygène actif, des dérivés de lipides (acide jasmonique) et l'éthylène ont été impliqués dans la réponse aux stress. Certains gènes sont ainsi rapidement activés chez les plantes stressées. Ils codent pour des calciprotéines, des enzymes de la lignification, des enzymes des voies métaboliques de défense, des facteurs de transcription et des protéines kinases. Ces outils moléculaires géniques sont très utiles pour élucider les mécanismes de perception des traumatismes, de transduction des signaux et de la régulation des réponses aux différents types de stress de l'environnement.

TRANSMISSION DE L'INFORMATION CHEZ LES ORGANISMES VÉGÉTAUX ET DÉVELOPPEMENT DES MÉCANISMES DE DÉFENSE.

Les plantes transmettent les informations locales (traumatismes, blessures, agressions, infestations, infections) aux autres parties de la plante, soit par les vaisseaux (hormones et molécules messagères) ou par les cellules proches des vaisseaux (onde de dépolarisation), soit par les airs (molécules volatiles) en permettant une réponse rapide d'ensemble.

Les plantes communiquent entre elles, ou avec d'autres êtres vivants (insectes dans le cas de la tritrophie) par l'intermédiaire de molécules volatiles.

Elles transmettent donc l'information recueillie à l'ensemble de leur organisme par l'intermédiaire de messagers moléculaires ou d'ondes électriques. Certains neurotransmetteurs, comme le GABA (l'acide gamma aminobutyrique), sont retrouvés chez les plantes et ont une fonction de transmission de l'information. D'autres messagers, comme l'auxine, sont plus spécifiques aux plantes (« neurotransmetteur des plantes »), mais des formes moléculaires proches sont aussi retrouvées chez les animaux. Des systèmes membranaires de jonction cellulaire sont observés chez les plantes et sont le site actif de transport de molécules; ils présentent donc une fonction similaire à celle des synapses (jonctions nerveuses) des animaux. Les cellules des vaisseaux de la sève sont le lieu de transfert d'ondes électriques et représentent donc des sortes de « nerfs » végétaux. La centralisation et la gestion de ces informations sont situées aux extrémités racinaires.

Les plantes possèdent des mécanismes de défense à plusieurs niveaux, contre les stress biotiques et abiotiques. À la suite de la reconnaissance du stimulus, les récepteurs des plantes induisent une cascade de signaux de défense (figure 2)

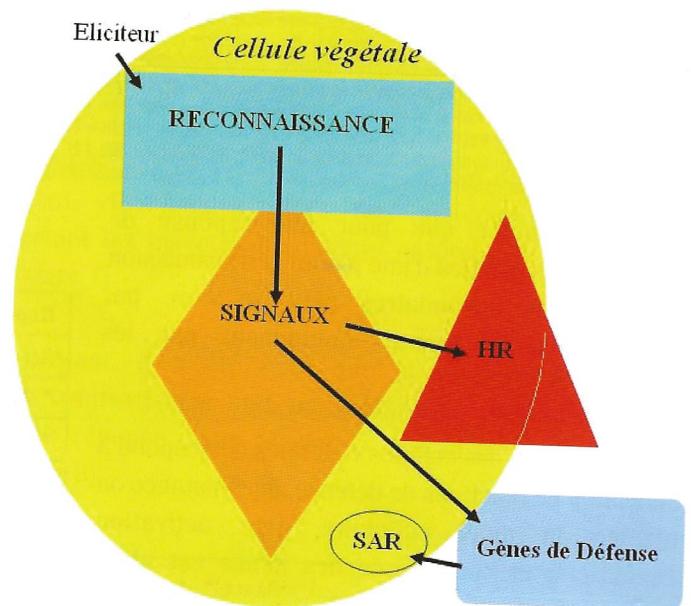


Figure 2 : le mécanisme de transduction du signal environnemental chez une cellule végétale. Le stimulus de départ (éliciteur) est tout d'abord reconnu par la cellule ; cela amène l'induction de signaux qui vont déclencher soit l'activation de gènes de défense, entraînant une réponse systémique acquise (SAR), soit la mort cellulaire (HR, réaction d'hypersensibilité lors d'une réponse à un pathogène)

La transduction, ou transfert, des réponses de défense des plantes passe par des signaux moléculaires endogènes comme l'acide salicylique (SA) et méthyl-salicylate (MeSA) volatil, l'éthylène, l'acide jasmonique (JA) et méthyl-jasmonate (MeJA) volatil, l'acide abscissique (ABA), ainsi que par des messagers secondaires comme le calcium (Ca⁺⁺), l'AMP cyclique (AMPc) et l'inositol-3-phosphate (InP3) issu des phospholipides membranaires.

L'expression d'un même gène peut être modifiée en fonction du type de stress et selon la localisation tissulaire de ce gène. Dans certains cas, comme chez la bryone (*Bryonia dioica*), les caractéristiques thigmomorphogénétiques (changements d'aspects des plantes) sont conservées à travers les cals (il y a un maintien de l'expression génique du stress). Cette réaction de défense peut déboucher sur la mort cellulaire par apoptose, en réponse à des signaux d'infection ou d'agression (figure 3).

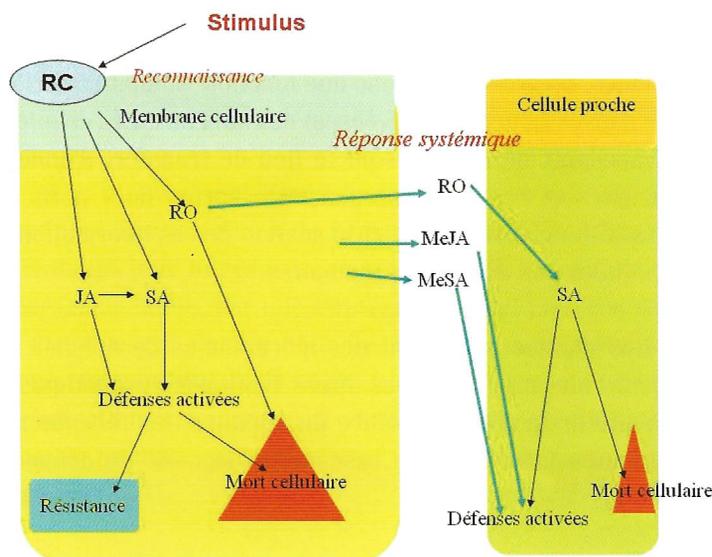


Figure 3 : transduction du signal à la suite de la stimulation d'une cellule végétale. Le stimulus est reconnu par un récepteur membranaire (RC) de la cellule. Cette information est relayée, dans la cellule, par différents messagers secondaires comme le jasmonate (JA), le salicylate (SA) ou des résidus d'oxygène actif (RO). Cette information peut être transmise à d'autres cellules de la plante, ou d'une plante voisine, par des produits volatils, comme le méthyljasmonate (MeJA), le méthylsalicylate (MeSA) ou des molécules d'oxygène actif (RO).

Il faut noter que pour une réponse de l'ensemble des cellules d'une plante la transmission de messagers secondaires peut se faire par l'intérieur de la plante, notamment par les vaisseaux.

La réponse des cellules végétales correspond à l'activation de réactions de défense, de résistance ou entraîne la mort cellulaire. Une activation séquentielle et coordonnée des gènes est alors observée (figure 4)

RÉPONSES À L'AGRESSION PAR DES HERBIVORES.

La production de dérivés de l'acide jasmonique est associée aux blessures provoquées par des herbivores, par des insectes ou par des pathogènes. Des traitements par le MeJA induit la résistance aux herbivores chez beaucoup de plantes. Cette réponse passe par la production des propres molécules de la plante ; cela est souvent observé lorsque des inducteurs de défense des plantes (élicitation), comme des hormones végétales ou des messagers secondaires, sont amenés sur une plante.

L'addition de méthyl-jasmonate à des suspensions de cellules végétales entraîne un accroissement de la synthèse d'ARNm de PAL (phényl-alanine ammonia lyase), une enzyme clé de la voie des phénylpropanoïdes dans le métabolisme des plantes, suivi d'une augmentation de l'activité enzymatique PAL.

En effet, le broutage des feuilles d'arbres induit une réponse de défense des plantes dont la rapidité et la durée dépend de l'espèce végétale considérée. La réponse des plantes aux herbivores, qu'ils soient mammifères ou insectes, est caractérisée par l'émission de molécules de défense, comme des tanins ou des alcaloïdes, toxiques pour les prédateurs, et de molécules volatiles messagères, pour, d'une part prévenir les végétaux de même espèce, des risques d'agression (émission d'éthylène par exemple), et parfois, pour prévenir des animaux prédateurs des herbivores (émission de différents terpènes et polyphénols). Ce dernier système de défense est appelé tritrophie (figure 5).

Ainsi, par exemple, une fabacée, le haricot de lima (*Phaseolus lunatus*), peut être infestée par des acariens tel le tétranyque tisserand ou acarien jaune (*Tetranychus urticae*) ; la plante émet alors des produits volatils (métabolites secondaires) qui vont, d'une part, alerter les autres parties de la même plante (réponse systémique), les autres plantes de la même espèce et, d'autre part, des acariens prédateurs des herbivores, *Phytoseiulus persimilis* (figure 5).

Il a été montré que l'infestation de pommiers (*Malus domestica*) par le tétranyque tisserand ou par un autre type d'acarien, l'araignée rouge (*Panonychus ulmi*) entraîne la production, par la plante, de molécules volatiles en quantités relatives et de caractéristiques différentes, spécifiques de l'acarien présent (figure 6).

Réponses des plantes (défense)	Apparition (vitesse relative)
Réponses cellulaires (métabolisme)	Rapide
* flux d'ions	
* stress oxydant	
* dépôt de callose	
* modifications intracellulaires	
* brunissement	
* apoptose (hypersensibilité)	
Activation locale de gènes (LAR)	Rapide à intermédiaire
* voie des phénylpropanoïdes	
* phytoalexines	
* PR-protéines (liées à la pathogénèse)	
* peroxydases	
* lipoxygénases	
Activation systémique de gènes	Intermédiaire à lente
* β -1,3 glucanase	
* chitinases	
* PR-protéines	
* inhibiteurs de protéases	

Figure 4 : évolution du métabolisme des plantes au cours de leur réponse à un traumatisme

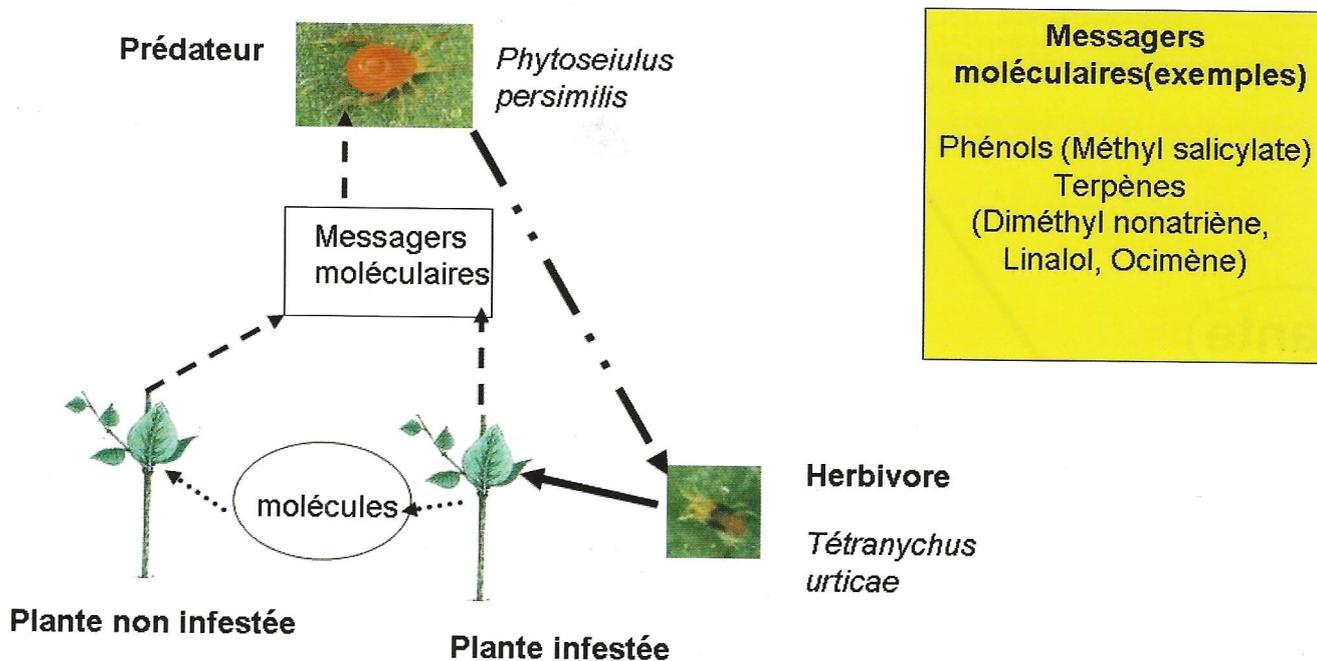


Figure 5 : La Tritrophie

Dans le même temps, chez le haricot de lima, une sesquiterpène synthase, enzyme impliquée dans la biosynthèse des produits volatils, est induite par l'activité alimentaire de l'acarien jaune mais n'est pas induite par une blessure seule.

Des pousses de maïs répondent aux blessures d'insectes herbivores en relâchant de grandes quantités de terpénoïdes caractéristiques. Cette émission de molécules rend ces pousses très attractives pour des guêpes, *Cotesia marginiventris*, prédatrices de ces insectes. De même, 3 composés volatils (beta-ocimène, cis-alpha bergamotène et linalool) sont induits par l'alimentation de chenilles, mais non à la suite de blessures seules.

Des plants de tabac sauvage, *Nicotiana attenuata* traités par MeJA (transformé en JA), déclenchent l'élicitation d'une

émission rapide, transitoire de JA endogène qui, ensuite, entraîne l'accroissement des taux de nicotine (neurotoxine), d'inhibiteurs de protéases trypsiques et amène la résistance aux larves de l'insecte *Manduca sexta*. La plante produit aussi des molécules volatiles pour attirer les ennemis naturels de l'herbivore, un ichneumon. L'induction de la réponse à l'agression peut se faire grâce à l'hydrolyse de molécules végétales par des enzymes de la salive des chenilles qui créent elles-mêmes alors des molécules messagères alertant les insectes prédateurs naturels de ces chenilles (Figure 7).

Ainsi, il a été noté que la réponse des plantes aux traumatismes suit un mécanisme analogue à celui de la réponse aux blessures des organismes animaux (figure 8).

Produits	<i>Tetranychus urticae</i>	<i>Panonychus ulmi</i>
Z-3-hexenyl acétate	0,3%	6,3%
E,E- α -farne sène	54,7%	15,7%
Méthyl salicylate	0,2%	1,5%
Linalool	0,3%	1,3%
E-4,8-diméthyl-1,3,7-nonatriène	8,5%	49,4%
E- β -ocimène	23,8%	10,1%
autres	12,2%	15,7%

Figure 6 : analyse des produits volatils émis par des feuilles de pommier (*Malus domestica* cv Summer Red) infestées par 2 types d'acariciens, *Tetranychus urticae* et *Panonychus ulmi*.

Les produits émis sont principalement les mêmes, mais leur proportion relative varie en fonction du type d'infestation.

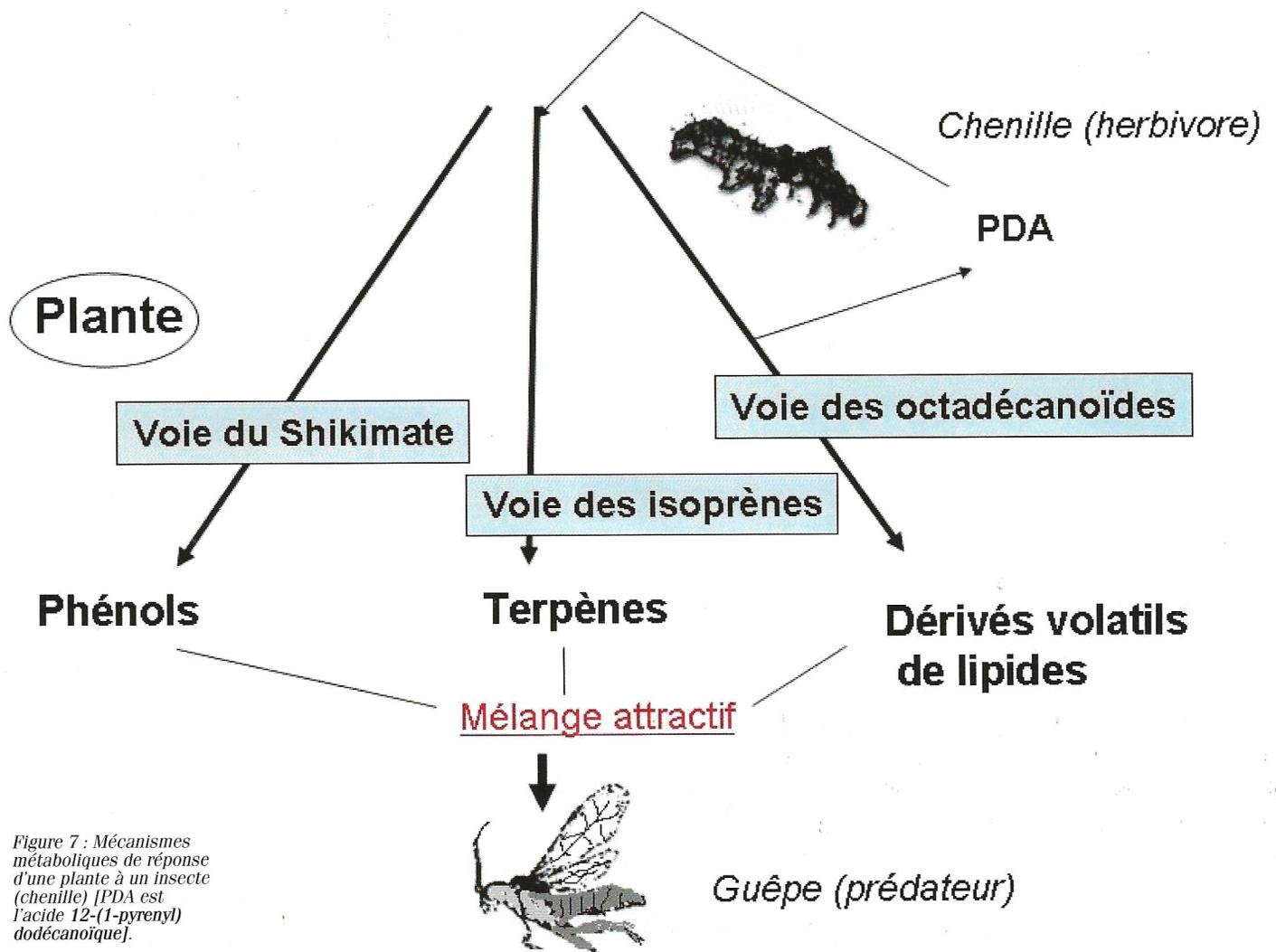


Figure 7 : Mécanismes métaboliques de réponse d'une plante à un insecte (chenille) [PDA est l'acide 12-(1-pyrenyl) dodécanoïque].

SYMBIOSES ET PATHOGÉNÉTÉS

Les plantes légumineuses peuvent développer une symbiose avec des bactéries du sol, *Rhizobium*, pour puiser l'azote atmosphérique par l'intermédiaire de nitrogénases synthétisées par les bactéries. En contrepartie, les racines des plantes développent des nodules pour accueillir les bactéries, en les protégeant et en les nourrissant ainsi. Le développement des nodules racinaires dépend d'un facteur Nod synthétisé par la bactérie. L'induction de cette synthèse bactérienne est effectuée par la reconnaissance de flavonoïdes émis par la plante, notamment à la suite de blessure.

De même, la tumorigenèse des plantes par *Agrobacterium tumefaciens*, qui est une bactérie du sol, débute par l'émission de flavonoïdes particuliers, des acétosyringones, émis par la plante à la suite d'une blessure, parmi beaucoup d'autres molécules de défense émises à la suite du traumatisme. La bactérie présente des récepteurs membranaires pour les acétosyringones, ce qui va ensuite activer le mécanisme de transfert de l'ADN plasmidique bactérien qui est la cause de la tumorigenèse, appelé « Crown-gall » ou galle du collet. Les monocotylédones, comme les céréales, qui ne produisent pas d'acétosyringone dans leurs polyphénols de défense,

développent peu de tumeurs ; en revanche s'il est ajouté de l'acétosyringone à un tissu blessé de plantes monocotylédones, le transfert du fragment de plasmide bactérien dans la plante est observé en présence d'*Agrobacterium tumefaciens*.

LA RÉPONSE AUX RAYONNEMENTS NON IONISANTS : NOUVEAU TYPE DE TRAUMATISME?

Les ondes générées par l'activité humaine nous entourent. Du téléphone portable à la radio en passant par les lignes électriques et le four micro-ondes de la cuisine, ce phénomène a largement investi notre vie quotidienne, jusqu'à devenir un élément incontournable de liberté, de confort et de sécurité. Guglielmo Marconi inventa la télégraphie sans fil en 1896 et, depuis, l'usage des ondes s'est transformé. Notre biosphère est immergée dans des réseaux d'ondes électromagnétiques qui transmettent sons et images.

A la suite d'une exposition de plantes à des ondes électromagnétiques de fréquence 900MHz, qui correspond à l'une des ondes porteuses de l'information en téléphonie mobile, à une faible amplitude, il a été remarqué l'expression de mécanismes de défense par la plante.

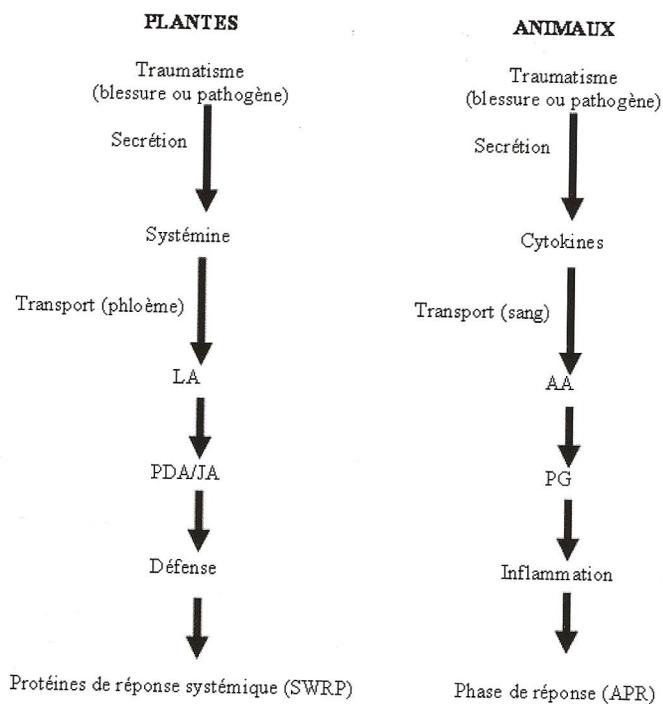


Figure 8 : Schéma comparatif des caractéristiques de réponses des plantes et des animaux aux traumatismes.
 (LA : acide linoléique ; PDA : acide phytodienoïque ; JA : acide jasmonique ; AA : acide arachidonique ; PG : prostaglandines ; SWRP : systemic wound response proteins ; APR : acute phase response)

Figure 9 : Réponse des plantes (tomates, *Lycopersicon esculentum*) à l'exposition à un champ électromagnétique (CEM) continu de 900 MHz, en chambre réverbérante à brassage de mode.

Amplitude du champ	Temps d'exposition	Réponse (expression des gènes de défense)
0,5 V.m ⁻¹	10 min	non
5 V.m ⁻¹	2 min	non
5 V.m ⁻¹	10 min	oui
40 V.m ⁻¹	10 min	oui

Après analyse protéomique chez le lin, 4 protéines interviennent dans la réponse aux stress mécaniques, 7 à un choc de froid et 3 à une irradiation à 0.9 GHz. En utilisant *Arabidopsis* il a été mis en évidence des modifications de 4 protéines après un choc de froid ainsi que de deux autres après une irradiation de 2 h à 0.9 GHz.

Suite à une exposition de plants de tomates à un champ électromagnétique (CEM) de 900 MHz, il a été observé une réaction de défense des cellules végétales, caractérisée par une expression spécifique de gènes liés à la réponse aux agressions.

Ces données indiquent une reconnaissance de ce signal comme étant un traumatisme, dont la réponse dépend de seuils de puissance et d'exposition à l'irradiation (figure 9).

CONCLUSION.

Les plantes réagissent aux signaux de l'environnement par des réponses appropriées, caractérisées par l'expression de programmes géniques spécifiques. Ces mécanismes de réponse peuvent faire intervenir d'autres organismes.

Ainsi des systèmes de signaux significatifs physico-chimiques ont été établis avec les structures vivantes de l'environnement proche. Les signaux reconnus par les plantes comprennent toute variation des conditions de leur environnement.