

> nécessaire à la formation d'un organe. Mais qu'en est-il des champs inhibiteurs? L'expérience des biologistes suisses fournit aussi une piste de réponse: pour empêcher la formation d'un organe à un endroit, il suffit peut-être d'empêcher l'auxine de s'y accumuler. Et si les fleurs en formation concentraient si bien l'auxine qu'elles en privaient les cellules de leur voisinage?

Pour tester cette hypothèse dans des réseaux de cellules observées au microscope, plusieurs équipes dans le monde ont combiné études biologiques et modélisation informatique. En particulier, leurs résultats indiquent que la disposition du réseau des transporteurs membranaires d'auxine et sa dynamique sont compatibles avec les modèles où les fleurs en formation accumulent de l'auxine tout en privant leur voisinage de cette hormone. En outre,

ils montrent que la zone centrale du méristème est insensible à l'auxine.

Tous ces phénomènes ont lieu dans l'épiderme, la couche cellulaire la plus externe de la plante. Pour se débarrasser rapidement de l'excès d'auxine, les jeunes organes en formation dissipent l'hormone accumulée dans les tissus internes, grâce à la construction précoce de leur système vasculaire. À mesure qu'elles grandissent, les fleurs se séparent du méristème et cessent d'entrer en compétition avec les plus jeunes pour l'auxine. Ce modèle moléculaire a depuis reçu des confirmations chez d'autres plantes évolutivement assez éloignées de l'arabette comme la tomate, le maïs ou l'orge.

Une seule molécule pour jouer le rôle d'activateur et d'inhibiteur: le mystère des champs inhibiteurs de la phyllotaxie est-il levé? La réalité est plus complexe. D'abord, le mécanisme

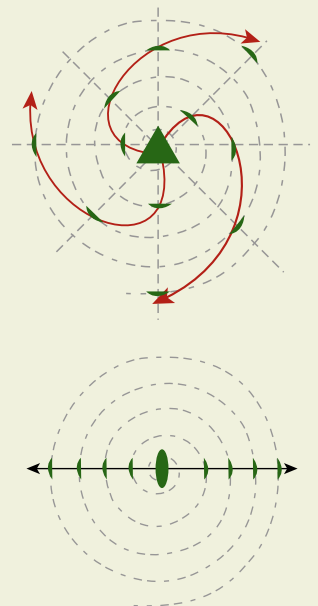
LE CAS DES MOUSSES

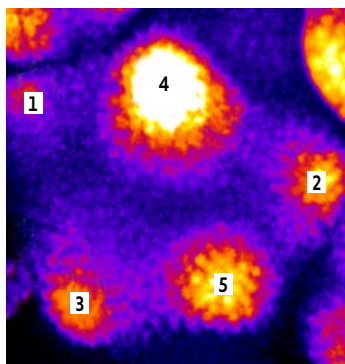
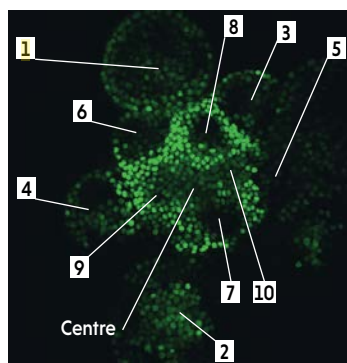
Et si on reposait le problème depuis le début? Comme une enquête où l'objectif serait le même – comprendre la phyllotaxie –, mais le déroulement tout autre, car les plantes en question fonctionneraient différemment de celles dont nous avons parlé jusque-là. Ces plantes sont les mousses, un groupe de végétaux terrestres apparu il y a entre 340 et 440 millions d'années, soit bien plus ancien que celui des plantes à fleurs comme l'arabette, dont l'origine remonte à seulement 200 à 245 millions d'années. L'ancêtre commun de ces deux groupes ne présentait probablement pas de feuilles. Cet organe serait apparu indépendamment et aurait été maintenu au cours de l'évolution des deux groupes, sans doute parce qu'il représente une solution optimale à la captation de l'énergie lumineuse pour la photosynthèse. La ressemblance ne s'arrête pas là. Les mousses aussi disposent leurs feuilles de façon régulière autour d'une tige, à la différence près que le méristème qui les produit est constitué d'une seule cellule, contre des centaines pour les méristèmes des plantes à fleurs. À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan de division. Comme chez les plantes à fleurs, la production rythmique de feuilles

conduira à une phyllotaxie très régulière pouvant être spiralée ou distique (*voir la figure*). Champs inhibiteurs pour les plantes à fleurs contre forme et plan de division cellulaire pour les mousses, les mécanismes semblent donc très différents. Mais se pourrait-il quand même que les signaux moléculaires contrôlant la phyllotaxie chez les plantes à fleurs jouent un rôle chez les mousses? Ce n'est pas impossible, car on trouve de l'auxine et des cytokinines chez ces plantes. Ayant un répertoire limité de molécules de signalisation, les plantes les recyclent constamment dans diverses combinaisons au cours de l'évolution. L'auxine est vraisemblablement présente dans le méristème des mousses et son export vers les feuilles par les transporteurs membranaires PIN, eux aussi détectés chez les mousses, est nécessaire pour son bon fonctionnement. On a montré que l'accumulation d'auxine en l'absence des pompes PIN bloque la formation des feuilles, mais le rôle que joue ce processus sur la façon dont elles s'organisent autour de la tige reste inconnu. Les cytokinines, elles, régulent la prolifération cellulaire et l'amorce des tiges chez les mousses, mais là aussi leur rôle exact dans la phyllotaxie n'a pas encore été démontré. Beaucoup de pistes restent donc à explorer pour comprendre dans quelle mesure des plantes très éloignées évolutivement peuvent prendre une apparence similaire...

Yoan Coudert, université de Lyon, ENS de Lyon, UCB Lyon 1, CNRS, Inria

Chez les mousses, le méristème qui produit les feuilles est constitué d'une cellule unique. Selon sa forme et son plan de division, les feuilles construisent une phyllotaxie spiralée (*en haut*) ou distique (*en bas*).





Les molécules de la phyllotaxie. Dans le méristème, plusieurs molécules influent sur le lieu et le moment où apparaît un organe : une hormone, l'auxine, s'accumule dans les organes en formation (à gauche, en vert,) grâce à des transporteurs, les pompes PIN, qui l'aident à franchir la membrane des cellules. Sans auxine, pas d'organe ! En accumulant l'hormone, celui-ci en prive son voisinage direct. Une autre protéine, AHP6, s'accumule elle aussi dans les lieux des futurs organes (à droite). Tant qu'elle y est assez concentrée, elle inhibe l'activité d'une autre hormone, la cytokinine, ce qui retarde leur croissance. Ainsi, les organes poussent l'un après l'autre (les numéros)...

moléculaire qui permet aux transporteurs de s'orienter correctement dans les cellules pour accumuler ou dissiper l'auxine reste inconnu. Plusieurs hypothèses s'affrontent : les transporteurs s'orientent-ils vers la cellule qui est la plus concentrée en auxine ? Ou s'orientent-ils pour maximiser l'intensité des flux de cette hormone ? On sait donc que les champs inhibiteurs correspondent à des zones de faibles concentrations en auxine créées par les transporteurs, mais on ne sait pas encore quels mécanismes contrôlent les transporteurs !

UN SIGNAL MÉCANIQUE ?

Par ailleurs, le signal chimique fourni par l'auxine pourrait bien être secondé par un signal mécanique. En effet, entourées d'une paroi rigide, les cellules végétales sont mises sous pression par l'eau qu'elles emmagasinent. De plus, la forme des tissus engendre des tensions locales qui modifient le comportement de molécules du cytosquelette, de grands polymères qui contrôlent la mécanique et l'architecture des cellules. Et lorsque le tissu grandit et se déforme, les cellules et leur cytosquelette réagissent à ces tensions nouvelles en modifiant les propriétés des parois cellulaires (rigidité et direction de croissance), ce qui modifie en retour les forces mécaniques. Des champs mécaniques complexes émergent donc du tissu en croissance. Influent-ils sur le positionnement des nouveaux organes ? Un tel rôle direct n'a encore pas été démontré. En revanche, chez l'arabette, la mécanique semble intervenir de manière indirecte.

Tout d'abord, notre laboratoire a montré que les forces mécaniques influent sur l'orientation des transporteurs d'auxine. Ensuite, plusieurs équipes ont mis en évidence que l'accumulation locale d'auxine promeut la synthèse des composés de la paroi des cellules et la ramollit, tout en favorisant la croissance cellulaire. Tous ces événements sont probablement essentiels pour déclencher la croissance de la feuille ou fleur.

Deux signaux : est-ce suffisant cette fois ? L'une de nos découvertes récentes permet d'en douter. Car, à force de chercher, nous avons finalement trouvé un inhibiteur diffusant

autour des organes en formation : il s'agit d'une petite molécule, nommée AHP6, qui, quand elle est suffisamment concentrée, inhibe l'activité d'une autre hormone végétale, la cytokinine (voir la figure ci-dessus). Étonnamment, le champ que produit AHP6 ne perturbe pas l'angle entre deux organes, mais impose un rythme régulier à la formation des organes : la formation de deux organes successifs est bien séparée dans le temps, ce qui conduit à un agencement plus régulier des fleurs le long des tiges.

L'image qui émerge est donc celle d'un champ inhibiteur à plusieurs composantes. La répartition d'auxine en est l'élément central, mais d'autres facteurs contribuent à la robustesse du motif. Pourquoi l'auxine n'est-elle pas la seule productrice du champ inhibiteur ? Cette question, encore sans réponse, est l'une des voies de recherche actuelles.

Enfin, la quête de la nature des champs inhibiteurs a quelque peu oblitéré d'autres éléments du modèle : quels facteurs assurent une croissance continue ? Pourquoi les organes ne peuvent-ils pas se former au centre du méristème, même si, comme nous l'avons démontré, l'auxine s'y accumule ? Qu'est-ce qui fait varier le paramètre de contrôle prédit par les modèles déterministes ? Est-ce juste la croissance de la plante comme supposé ou un autre mécanisme plus spécifique, encore inconnu ? Des éléments de réponse disparates existent dans la littérature scientifique, mais leur intégration au sein d'un modèle moléculaire cohérent fait encore défaut.

LA PART DU HASARD

Il est aussi possible que les modèles déterministes soient insuffisants pour décrire les phyllotaxies. Une grande partie de la force d'un modèle scientifique réside dans son pouvoir explicatif, voire prédictif. Plus il reproduit d'observations réelles, plus on est en mesure de proposer des explications aux phénomènes observés en étudiant les paramètres et le fonctionnement du modèle. Or le modèle géométrique déterministe peine à reproduire certaines de nos observations. En effet, au fil de nos études de la phyllotaxie spiralee chez *Arabidopsis thaliana*, nous avons ➤