

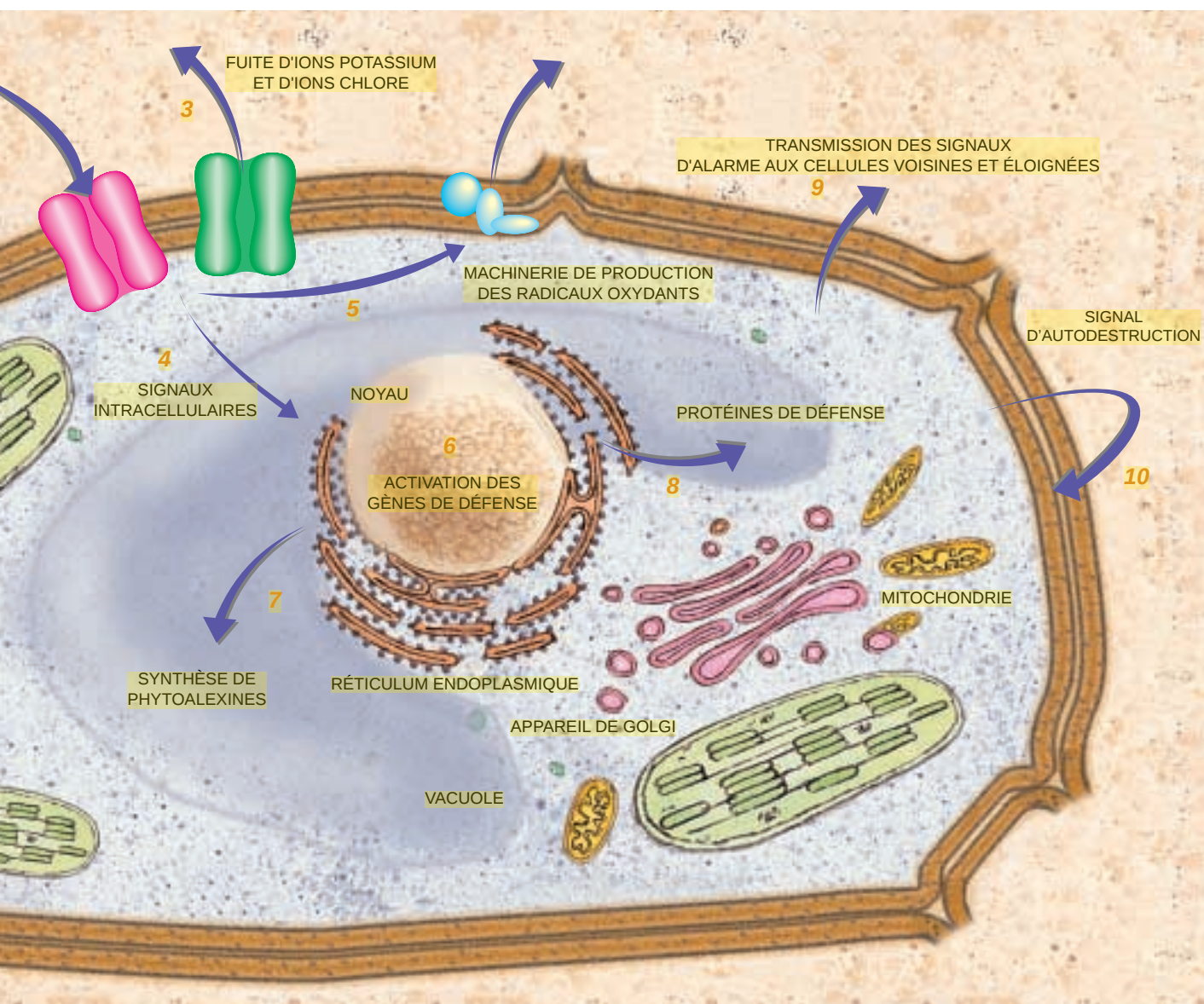
d'antimicrobiens. Ainsi, H_2O_2 inhibe la germination des spores de plusieurs champignons pathogènes. Des plants transgéniques de pomme de terre exprimant l'enzyme glucose oxydase qui produit H_2O_2 résistent mieux à la bactérie *Erwinia*, responsable du «feu bactérien», et au champignon *Phytophthora infestans*, qui attaqua la pomme de terre et fut responsable de la famine en Irlande au début du XX^e siècle, que les plantes qui ne l'expriment pas. Les radicaux oxydants renforcent également la paroi végétale : le mécanisme d'éllicitation conduit parfois très rapidement à la polymérisation, en présence de H_2O_2 des protéines de la paroi végétale.

Les radicaux oxydants activent les gènes de défense, et la forme la plus stable, H_2O_2 , semble déclencher la synthèse de phytoalexines chez le tabac. Cette molécule stimule aussi l'expression des protéines de défense : des plants transgéniques de tabac qui accumulent H_2O_2 expriment naturellement des protéines PR. On a observé un résultat similaire chez la pomme de terre et chez le soja. Ainsi, les formes réactives de l'oxygène participent au déclenchement de diverses réactions de défense.

Outre leur rôle dans le déclenchement des réactions de défense, les formes oxydantes interviendraient dans les réactions liées à la mort de certaines

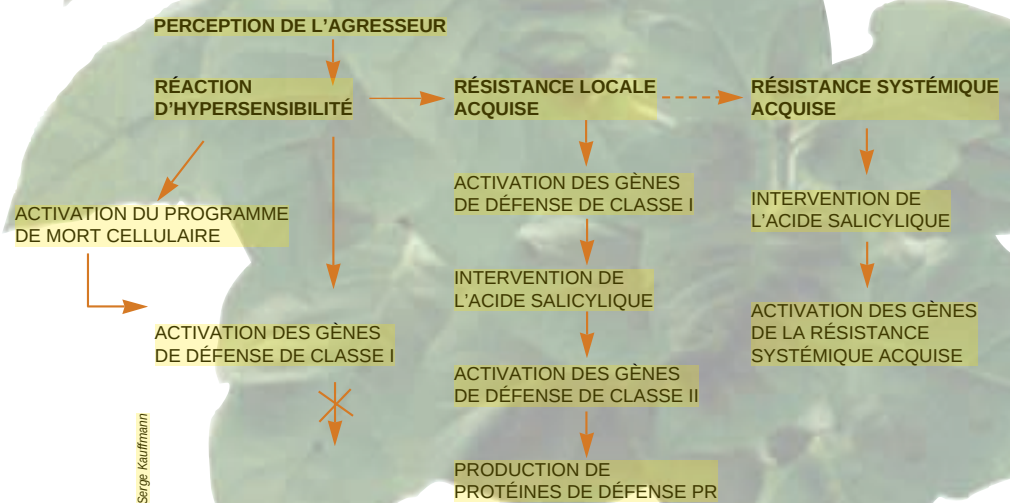
cellules végétales : parce que ces radicaux peroxydent les lipides qui constituent les membranes, ils sont toxiques pour les cellules végétales. Enfin, les formes oxydantes pourraient aussi jouer le rôle de molécule signal dans le déclenchement de la mort cellulaire programmée.

Le monoxyde d'azote, NO , est une forme particulière de radical oxygéné qui intervient dans différentes situations normales ou pathologiques, par exemple les mécanismes inflammatoires chez les mammifères. Récemment, on a montré que l'application de substances libérant NO sur des feuilles de tabac déclenche la synthèse de protéines PR. Ainsi, NO fonctionne comme



sium et d'ions chlore (3). Ensuite, des signaux d'alarme sont émis vers l'intérieur de la cellule (4) et vers la machinerie de production des radicaux oxydants. La cascade des réactions, qui s'enchaînent ou se déroulent parallèlement, aboutit à l'activation des gènes de défense (6),

puis à la synthèse d'antibiotiques végétaux, les phytoalexines (7), et de protéines de défense (8). La cellule infectée transmet les signaux d'alarme aux cellules voisines et éloignées (9) et s'autodétruit (10). Elle meurt avant que les étapes 7 et 8 soient achevées.



Serge Kaufmann

4. LA PERCEPTION D'UN AGENT PATHOGENE déclenche plusieurs cascades de réactions. La première, la réaction d'hypersensibilité, est la plus localisée, puisqu'elle ne concerne que la ou les toutes premières cellules infectées. Les signaux d'autodestruction (ou mort cellulaire programmée) sont émis en même temps que des signaux d'activation de l'expression de différents gènes (classe i) indispensables notamment à la production des antibiotiques végétaux. Toutefois, la cellule infectée meurt avant d'avoir eu le temps de produire ces molécules de défense. Simultanément, des signaux sont émis vers les cellules voisines qui, elles, produisent de grandes quantités d'antibiotiques végétaux et de protéines de défense (produits des gènes de classe ii) : c'est la réaction de résistance locale acquise. Ces deux réactions localisées ont pour but d'arrêter la progression de l'agent pathogène. Enfin, des signaux sont émis vers la plante entière, laquelle se met dans un état de veille qui potentialise son aptitude à lutter contre une éventuelle nouvelle agression : c'est la résistance systémique acquise. L'acide salicylique est un signal indispensable à l'établissement de ces résistances.

une molécule signal aussi bien chez les animaux que chez les végétaux.

Des réactions locales à la résistance globale

Trois types de molécules endogènes semblent agir dans la signalisation intercellulaire lors de l'interaction d'une plante et d'un agent pathogène : l'acide salicylique (dont dérive l'aspirine), l'éthylène et l'acide jasmonique. Depuis quelques années, un grand nombre d'études ont confirmé que l'acide salicylique joue un rôle clé de molécule signal dans la résistance systémique acquise. L'acide jasmonique et l'éthylène se sont également révélés indispensables au bon fonctionnement des voies de signalisation parallèles à celle de l'acide salicylique.

La production d'acide salicylique augmente localement et globalement après infection par différents types d'agents pathogènes. L'acide salicylique participe à la fois au confinement de l'agresseur sur le site primaire d'infection et à la mise en place de la résistance systémique acquise. Il déclenche l'expression de protéines de défense, notamment des protéines PR. On sait depuis longtemps que le signal responsable de l'établissement de la résistance systémique acquise est transporté

par voie générale des feuilles où a lieu l'infection primaire jusqu'aux feuilles non infectées. Ce signal chimique est peut-être l'acide salicylique : des expériences de marquage ont montré qu'une partie de l'acide salicylique présent dans les portions non infectées d'une plante provient de l'acide salicylique synthétisé dans la feuille infectée. Toutefois, d'autres expériences menées par le groupe de John Ryals, alors aux Laboratoires *Ciba-Geigy*, aux États-Unis, indiquent que l'acide salicylique ne serait pas le «vrai» signal mobile.

Ce groupe a établi l'importance de l'acide salicylique dans l'acquisition de la résistance locale et de la résistance systémique. Les expériences ont été faites sur des plants de tabac exprimant un gène bactérien qui code l'enzyme salicylate hydroxylase, laquelle catalyse la dégradation de l'acide salicylique. Dans ces plantes, l'activation des gènes commandés par l'acide salicylique diminue ; elle est même parfois totalement inhibée. Ces plantes transgéniques n'acquièrent aucune résistance systémique, et la résistance locale est notablement atténuée, voire abolie.

Outre son rôle dans l'expression des protéines de défense, l'acide salicylique participerait aussi, localement, au mécanisme de mort cellulaire hypersensible :

quand on bloque l'accumulation précoce d'acide salicylique lors d'une attaque du tabac par le virus de la mosaïque du tabac, la mort cellulaire des cellules infectées est retardée.

L'éthylène, une hormone végétale volatile, participe à plusieurs mécanismes physiologiques, notamment au mûrissement et au vieillissement des plantes, mais aussi à leurs mécanismes de défense. Il ne semble pas conditionner toutes les résistances dans toutes les espèces végétales, mais seulement la résistance à certains types d'agents pathogènes. L'éthylène étant un gaz, il diffuse partout dans la plante, et jouerait un rôle de signal endogène mobile.

Une dernière entité chimique, l'acide jasmonique, et son dérivé, le méthyle jasmonate, sont synthétisés à partir de l'acide linoléique ; ils participent à la croissance et au développement des plantes, mais également à la signalisation aboutissant aux réactions de défense. Les différentes voies de signalisation – celle de l'acide salicylique et celles de l'éthylène et de l'acide jasmonique – ne sont pas indépendantes. Dans certains cas, les signaux agissent en synergie pour activer la synthèse des protéines de défense. Par exemple, dans des plantules de tabac, l'expression des gènes des protéines PR est supérieure lorsque l'on applique sur les feuilles une combinaison de méthyle jasmonate et d'éthylène.

Ainsi, la transduction des signaux dans les cellules ou entre elles repose sur différents systèmes d'interaction. De nombreux composants de la signalisation intracellulaire sont les mêmes dans les différentes espèces étudiées, et certains participent aussi à la signalisation chez les animaux. De surcroît, bien que les signaux intercellulaires tels que l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène soient aussi présents ensemble dans de nombreuses interactions, ils semblent commander deux voies de signalisation intercellulaires distinctes : une voie où intervient l'acide salicylique et une autre pour l'acide jasmonique et l'éthylène. Selon la voie empruntée, les plantes acquièrent des résistances à des agents pathogènes différents. Ces différentes voies ne sont pas complètement indépendantes et une régulation fine s'exerce entre les différents composants pour optimiser l'établissement de la résistance.

D'autres signaux interviennent pour amplifier les réactions de défense.