

✓ BIBLIOGRAPHIE

F. Parcy, **La floraison**, *Biologie végétale : croissance et développement*, sous la direction de J.F. Morot-Gaudry et R. Prat, vol. 2, chap. 6, pp. 157-181, Dunod, 2009.

S.D. Michaels, **Flowering time regulation produces much fruit**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 12, pp. 75-80, 2009.

A. Giakountis et G. Coupland, **Phloem transport of flowering signals**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 11, pp. 687-694, 2008.

J.A.D. Zeevaart, **Leaf-produced floral signals**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 11, pp. 541-547, 2008.

Y. Kobayashi et D. Weigel, **Move on up, it's time for change**, *Genes & Dev.*, vol. 21, pp. 2371-2384, 2007. <http://genesdev.cshlp.org/content/21/19/2371.full>

✓ SITES WEB

L. Taiz et E. Zeiger, *A Companion to Plant Physiology* <http://4e.plantphys.net/index.php>

La durée du jour influe sur la floraison. Diverses protéines sont impliquées, dont les principales sont la protéine Constans (CO, en marron), la protéine FT (en rouge) et la protéine FD (en vert). La quantité de l'ARN messenger de la protéine CO dans les cellules des feuilles évolue en fonction du rythme circadien : l'ARN est synthétisé durant la nuit et en fin d'après-midi, mais pas dans le reste de la journée (courbe a). Plus il y a d'ARN messenger, plus la protéine correspondante, CO, est synthétisée. Toutefois, cette protéine est stable à la lumière, alors qu'elle est dégradée dans l'obscurité. En fin d'après-midi (b), la quantité de protéines CO stables devient suffisante pour activer le gène FT, qui code la protéine FT (c). Celle-ci passe alors, par de petits canaux présents dans les parois cellulaires, dans les tubes criblés du phloème (d), qui véhiculent la sève. Elle est alors transportée dans la tige jusqu'aux cellules du méristème apical (e). Là, elle se lie à une autre protéine, nommée FD (f). Ensemble, ces deux protéines activent une série de gènes codant des protéines qui construisent le bouton floral, d'où sortira la fleur.

floraison. Une plante qui en est privée fleurit tardivement. Si au contraire, on lui fait produire par transgénèse une grande quantité de cette protéine, elle fleurit quasi instantanément après la germination en ne produisant qu'une ou deux feuilles ! La protéine FT est un puissant inducteur de la floraison.

D'autres recherches ont montré que la protéine CO stimule la synthèse de la protéine FT dans la feuille, en provoquant la transcription du gène correspondant. La grande différence entre les deux molécules, c'est que la première ne provoque la floraison que si elle est produite dans la feuille. Même si l'on force sa synthèse dans la pointe de la tige, la plante ne fleurit pas. Au contraire, la seconde, FT, déclenche la floraison lorsqu'on active son expression dans la feuille aussi bien que dans le méristème apical de la tige.

Le florigène : un rôle universel ?

Des deux molécules, la protéine FT semblait donc la meilleure candidate au titre de florigène. Restait à identifier la nature de la substance qui voyage dans la sève : est-ce l'ARN messenger codant FT, la protéine elle-même, ou une autre molécule ?

Des chercheurs avaient observé, en couplant la protéine FT à une protéine fluorescente, qu'elle se déplace dans la sève. En 2007, l'équipe de Markus Schmid, de l'Institut Max Planck de Tübingen, montre que si l'on inhibe cette migration en attachant la protéine FT à une grosse protéine, on l'empêche d'agir depuis la feuille, mais pas depuis le méristème. Et dès que l'on fournit à la plante une enzyme qui détache FT de cette grosse protéine, elle agit de nouveau depuis la feuille. C'était la preuve que le florigène est bien la protéine FT.

On a ensuite décrypté son mode d'action : une fois arrivée dans la pointe de la tige, elle s'associe à un facteur de transcription (nommé FD, *flowering locus D*) et déclenche ainsi l'expression de la cascade des gènes et des protéines qui vont bâtir le bouton floral d'où surgira la fleur.

D'après les recherches menées jusqu'à présent, le rôle de la protéine FT semble universel chez les plantes à fleurs : par exemple, celle du tabac fait fleurir la tomate, celle de l'arabette fait fleurir le peuplier. Ses effets sur la floraison du peuplier sont doublement spectaculaires.

Un arbre a normalement une phase juvénile, qui dure 10 à 15 ans : bien que les conditions soient favorables chaque année au printemps, il croît sans jamais fleurir. Après cette phase sans fleurs, la floraison se produit chaque année. Or si l'on augmente par transgénèse la quantité de protéine FT dans des plantules de peupliers, la floraison se produit au bout de quatre à cinq semaines ! C'est ce qu'a montré en 2006 le groupe d'Ove Nilsson, de l'Université d'Umea, en Suède. De quoi accélérer l'étude de l'amélioration des arbres par croisements entre variétés, peu avancée en raison du temps très long qui sépare deux générations. Qui plus est, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à la transgénèse : pour provoquer la floraison, il devrait suffire de greffer une branche qui produit de grandes quantités de protéine FT, si l'on extrapole les résultats obtenus avec l'arabette des Dames et la tomate.

La deuxième surprise est venue quand des arbres transgéniques synthétisant beaucoup de protéine FT ont été cultivés en jours courts. Dans ces conditions, un arbre normal se comporte comme à l'automne : il perd ses feuilles et arrête de grandir, et des écailles protectrices se forment autour des bourgeons. Or les arbres transgéniques surproduisant FT ont continué à pousser, insensibles au changement de la photopériode. Cette expérience montre que la diminution de la quantité de florigène joue un rôle à l'automne quand les bourgeons entrent en dormance.

Pourtant, le florigène n'a pas encore livré tous ses secrets. Des études indiquent que le saccharose ou certaines hormones végétales sont d'autres facteurs mobiles capables de déclencher la floraison. Ils jouent sans doute un rôle complémentaire de celui de la protéine FT. Quoi qu'il en soit, les découvertes récentes sur la biologie de la floraison sont ainsi allées au-delà des espérances. Leurs applications potentielles sont nombreuses. Par exemple, en maîtrisant la floraison, on pourrait étendre les territoires de culture pour faire face à la demande grandissante. Il faudrait pour cela que les mécanismes découverts chez les plantes modèles soient généralisables aux différentes espèces cultivées. Les premières études semblent montrer que c'est effectivement le cas, l'évolution étant souvent plus prompte à ajuster des mécanismes existants qu'à en inventer de nouveaux. ■

Vivre dans des milieux



Ron Gilg/Peter Arnold, Inc.

hypersalés



1. LE LAC ROSE, au Sénégal, tient sa couleur des micro-organismes qu'il abrite, des archées qui prolifèrent dans son eau surchargée en sel.

Les haloarchées, des micro-organismes unicellulaires vivent, depuis des centaines de millions d'années, dans des milieux où la concentration en sel est parfois égale à dix fois celle de l'eau de mer !

Shiladitya DasSarma

Vus du ciel, le lac Rose au Sénégal ou les étangs de la baie de San Francisco, aux États-Unis, ressemblent à des mosaïques de rouges et de violets (voir la figure 1). D'où viennent ces couleurs étonnantes ? Elles sont dues à des micro-organismes unicellulaires qui prospèrent dans ces eaux riches en sel, les archées halophiles, ou haloarchées. De quoi s'agit-il ?

Les archées, comme les bactéries, sont des procaryotes, c'est-à-dire des micro-organismes unicellulaires dépourvus de noyau. La distinction entre archées et bactéries est récente, elle date de 1977, quand Carl Woese, de l'Université de l'Illinois, à Urbana-Champaign, a mis en évidence des différences notables. Ainsi, les archées se distinguent des bactéries par des caractéristiques moléculaires proches de celles des eucaryotes, organismes dont les cellules sont pourvues d'un noyau comme les levures, les plantes ou les humains. Depuis, le vivant est divisé en trois règnes : les archées, les bactéries et les eucaryotes. Grâce aux archées, l'universalité du code génétique a été définitivement prouvée, car les trois règnes utilisent le même, à quelques petites variations près. Ce code, qui permet de stocker dans les gènes l'information nécessaire à la fabrication des protéines, est le même pour tous les organismes vivants !

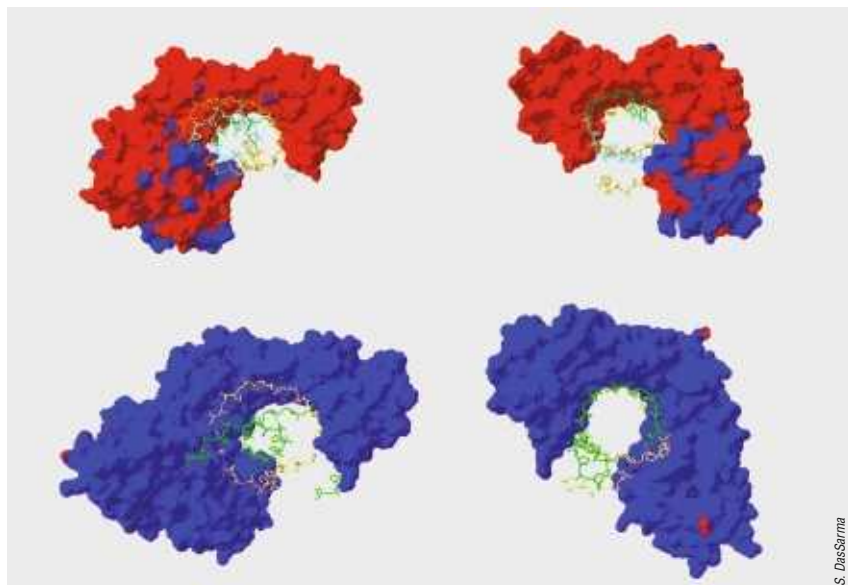
Parmi les archées, les haloarchées sont à part : elles sont dites extrémophiles, car elles vivent dans des conditions extrêmes, en l'occurrence les milieux très riches en sel. Elles ont besoin d'une concentration minimale de 90 grammes de sel par litre d'eau pour croître et on les trouve dans les

poches de saumure profondément enfouies dans le sol, qui atteignent parfois une concentration de 340 grammes de sel par litre d'eau ! Rappelons que la mer contient en moyenne 35 grammes de sel par litre. Cependant, contrairement à la majorité des autres organismes extrémophiles telles les bactéries qui ne vivent que dans des environnements bien particuliers, les haloarchées résistent à un grand nombre de conditions : elles vivent habituellement en présence d'oxygène, mais supportent son absence ; elles peuvent devenir phototrophes et utiliser l'énergie lumineuse ; elles survivent à des variations de température, d'acidité et de concentration en ions métalliques. Elles résistent aussi à la dessiccation et aux rayonnements ionisants. En outre, les archées halophiles sont aisément cultivables en laboratoire : saupoudrez-les dans de l'eau de mer, et le tour est joué !

Les haloarchées sont des cellules de formes très diverses. Par exemple, *Halobacterium* NRC-1, l'organisme dont il sera surtout question dans cet article, est une cellule ronde remplie de petites vésicules de gaz (voir la figure 2). Lorsqu'elle est mise en culture, la solution devient rapidement rose vif. Cette archée contient en effet des pigments spécifiques qui confèrent sa couleur à la solution. Ces pigments sont en partie regroupés dans une membrane cellulaire modifiée nommée « membrane pourpre ». À l'instar des bactéries, les



2. HALOBACTERIUM NRC-1, observée ici au microscope électronique à transmission, est dotée de vésicules de gaz grâce auxquelles la cellule flotte et peut ainsi gagner des eaux de surface où elle peut capter plus de lumière.



3. LA FORME D'UN COMPLEXE PROTÉIQUE (constitué de deux protéines, TBP et TFB) se liant à l'ADN est semblable chez *Halobacterium* NRC-1 (en haut) et chez *Homo sapiens* (en bas), même après plusieurs millions d'années d'évolution divergente. Cependant, les charges électriques de surface sont distinctes : le rouge indique les charges négatives des régions protéiques acides, tandis que le bleu correspond aux charges positives des parties basiques.

haloarchées n'ont pas de noyau, et leur ADN « flotte » à l'intérieur de la cellule.

Les haloarchées sont donc originales à plusieurs titres. L'étude de leur génome a révélé des propriétés étonnantes et a éclairci en partie le mystère de leur origine. Désormais, on comprend mieux comment ces micro-organismes survivent dans des milieux aussi divers que les cheminées hydrothermales ou les marais salants dépourvus d'oxygène.

Halobacterium NRC-1 fut la première haloarchée (et l'une des toutes premières archées) dont on a étudié le génome. NRC-1 est à maints égards une haloarchée type, largement répandue dans les milieux hypersalins. Le génome de cette espèce est spontanément instable, de sorte que des voies métaboliques entières sont parfois modifiées.

Quand l'ADN parle...

Cette curiosité s'explique par la présence d'un grand nombre d'éléments génétiques mobiles, similaires aux « gènes sauteurs » (ou transposons) décrits par la généticienne Barbara McClintock chez le maïs. Les transposons sont des fragments d'ADN qui se détachent, se multiplient et s'insèrent au hasard en d'autres endroits du génome. De la sorte, ils bouleversent le fonctionnement de certains gènes, par exemple en augmentant leur expression ou en la diminuant. Ce sont des éléments essentiels dans l'évolution des génomes, car ils sont source de nouveauté. C'est la première fois que de tels éléments ont été découverts chez une archée.

Nos études ont montré que le génome de NRC-1 est constitué d'un grand chromosome circulaire, et de deux petits brins d'ADN également circulaires, des plasmides nommés pNRC100 et pNRC200. Outre des séquences communes, ces plasmides contiennent beaucoup de transposons, des motifs répétés qui peuvent déplacer des fragments de plasmide et donc en modifier l'expression. Environ 40 gènes de ces plasmides coderaient des protéines indispensables, notamment les enzymes de la synthèse de l'ADN et de l'ARN. La cellule ne pouvant fonctionner sans ces gènes, les plasmides pNRC sont des minichromosomes plutôt que des plasmides, qui sont par définition non essentiels.

Nous fûmes surpris de découvrir que les 2 630 protéines de *Halobacterium* NRC-1 sont en moyenne beaucoup plus