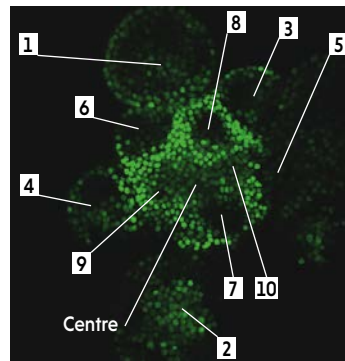
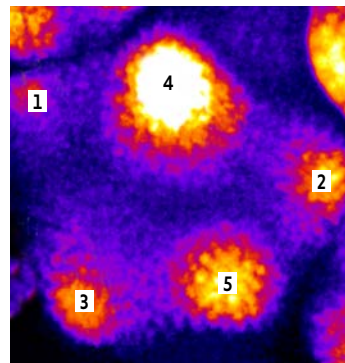
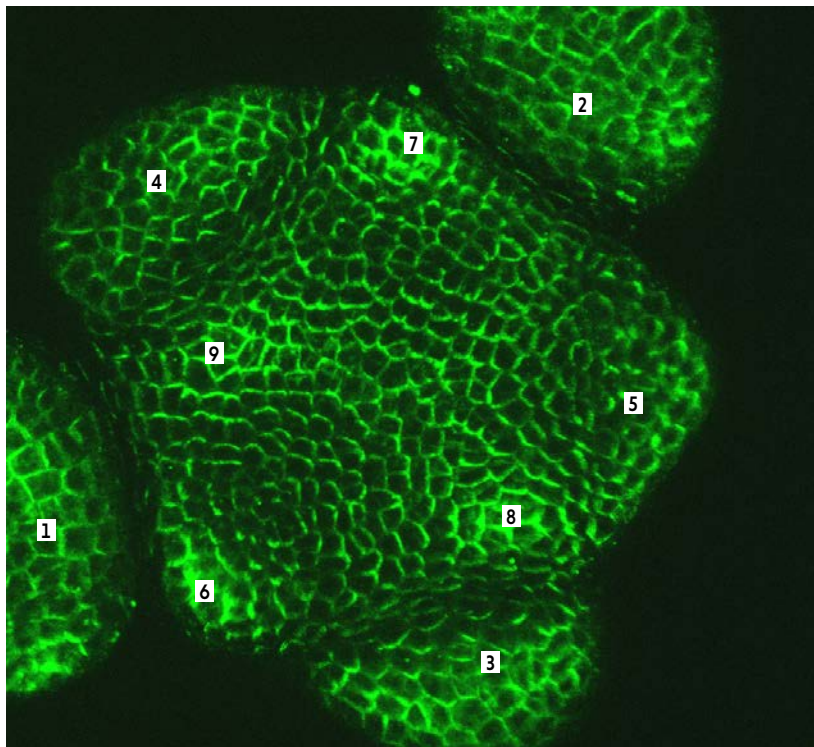




LES MOLÉCULES DE LA PHYLLOTAXIE

Dans le méristème, plusieurs molécules influent sur le lieu et le moment où apparaîtra le prochain organe : une hormone, l'auxine, s'accumule dans les organes en formation (en bas à droite, repérée avec un biocapteur fluorescent dégradé par l'auxine) grâce à des transporteurs, les pompes PIN, qui l'aident à franchir la membrane des cellules (à gauche). 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 (en haut 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...

nature des champs inhibiteurs prédits par ce modèle ? Même si de nombreuses questions persistent, beaucoup de progrès ont été accomplis au cours des quinze dernières années, notamment en étudiant la formation des fleurs chez l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), une plante facile à cultiver en laboratoire.

Paradoxalement, la quête d'un signal inhibiteur a d'abord commencé par la découverte... d'un activateur ! En effet, en 2000, Cris Kuhlemeier, de l'université de Berne, en Suisse, et ses collègues démontrent que chez l'arabette et la tomate, une hormone végétale, l'auxine, et plus particulièrement son transport dans les tissus sont nécessaires à la formation de nouveaux organes. On sait depuis longtemps que cette hormone se déplace dans la plante de manière active grâce à des transporteurs membranaires – des molécules qui l'aident à franchir la membrane des cellules. Cris Kuhlemeier et ses collègues ont montré que si l'on supprime ce transport actif, les fleurs ne se forment plus chez l'arabette. Mais si l'on applique localement de l'auxine sur une plante dont le transport est compromis, alors une fleur se remet à pousser !

Cette expérience clé suggère que le transport d'auxine entraîne une accumulation locale de cette hormone, laquelle est 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 (voir la figure ci-dessus). 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? Pas si sûr, la réalité est plus complexe. D'abord, le mécanisme moléculaire qui permet aux transporteurs de s'orienter correctement dans les cellules pour accumuler ou dissiper l'auxine reste inconnu. Plusieurs hypothèses s'affrontent sans qu'on puisse encore les départager: 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. Donneraient-ils une information qui positionnerait les 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, grâce à l'étude de mutants, de perturbations génétiques ciblées ou à des suivis précis de la croissance en microscopie, 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 page 33). 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 toujours défaut.

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

Les cactus arborent souvent de magnifiques motifs géométriques, comme celui-ci, de phyllotaxie de type (8,13), à l'instar de la pomme de pin.