

Thème II : Signalisation

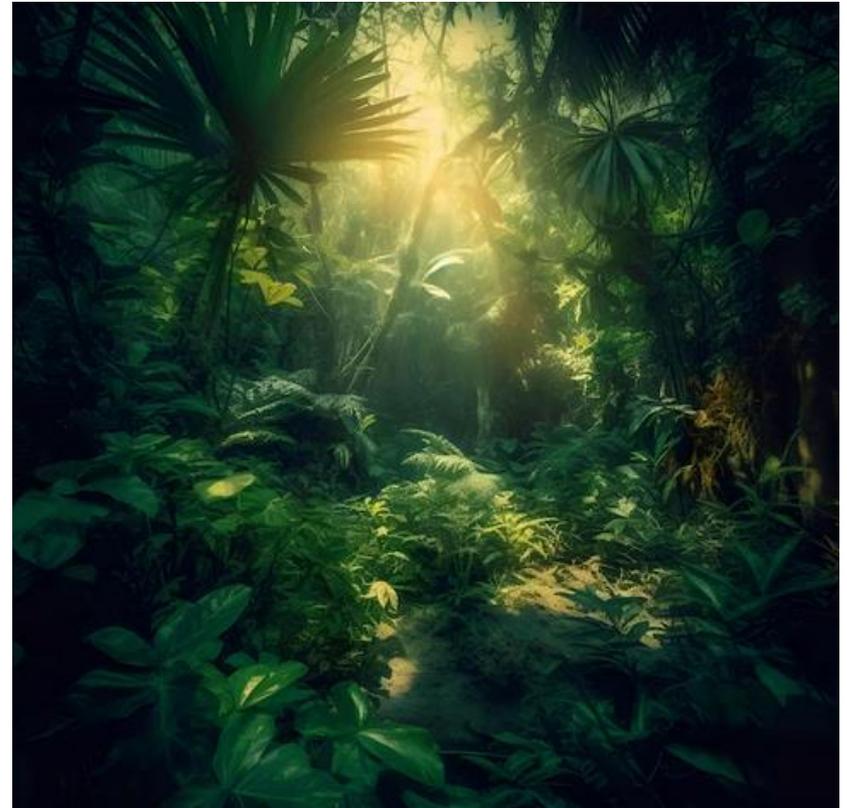
Exemple de la Photomorphogenèse

Introduction : perception de la lumière et photorécepteurs

1 – Les phytochromes et la lumière rouge

2 – Les cryptochromes et la lumière bleue

3 - Les phototropines

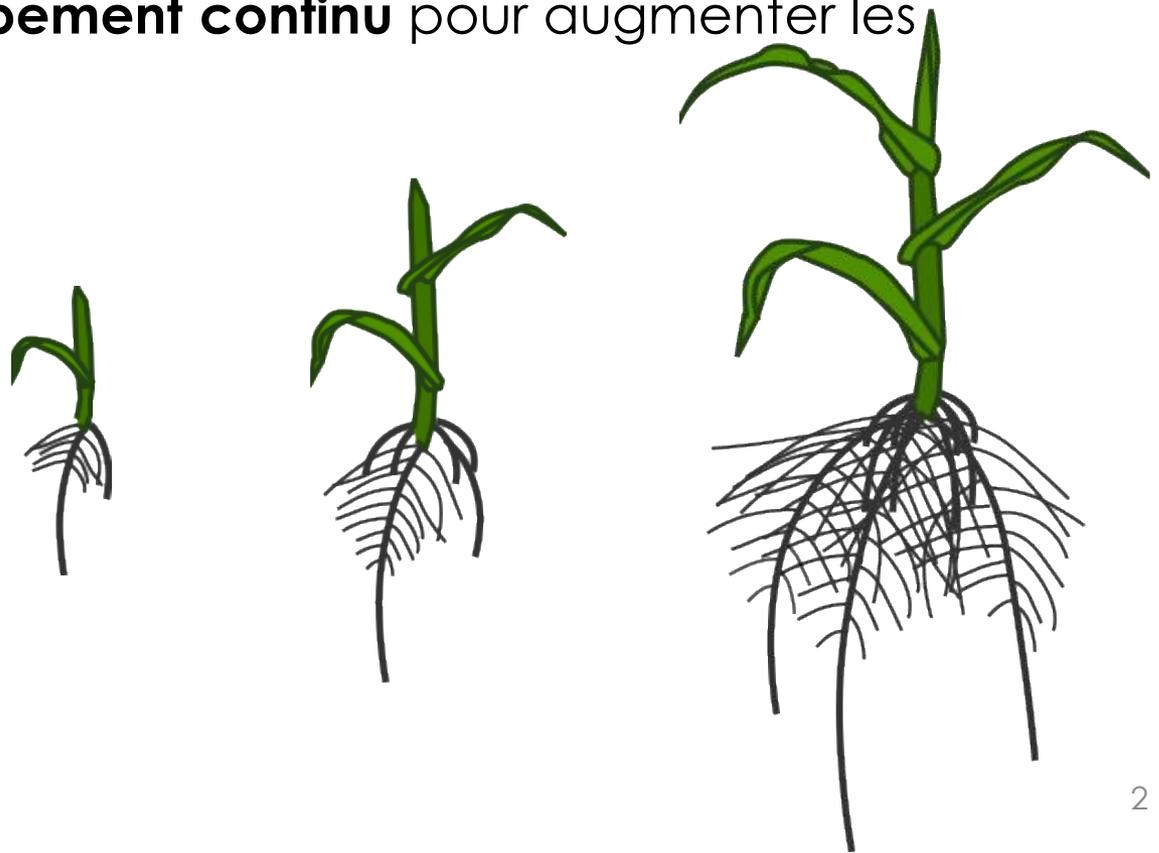


Introduction

Caractéristiques des voies de signalisation dans les cellules végétales

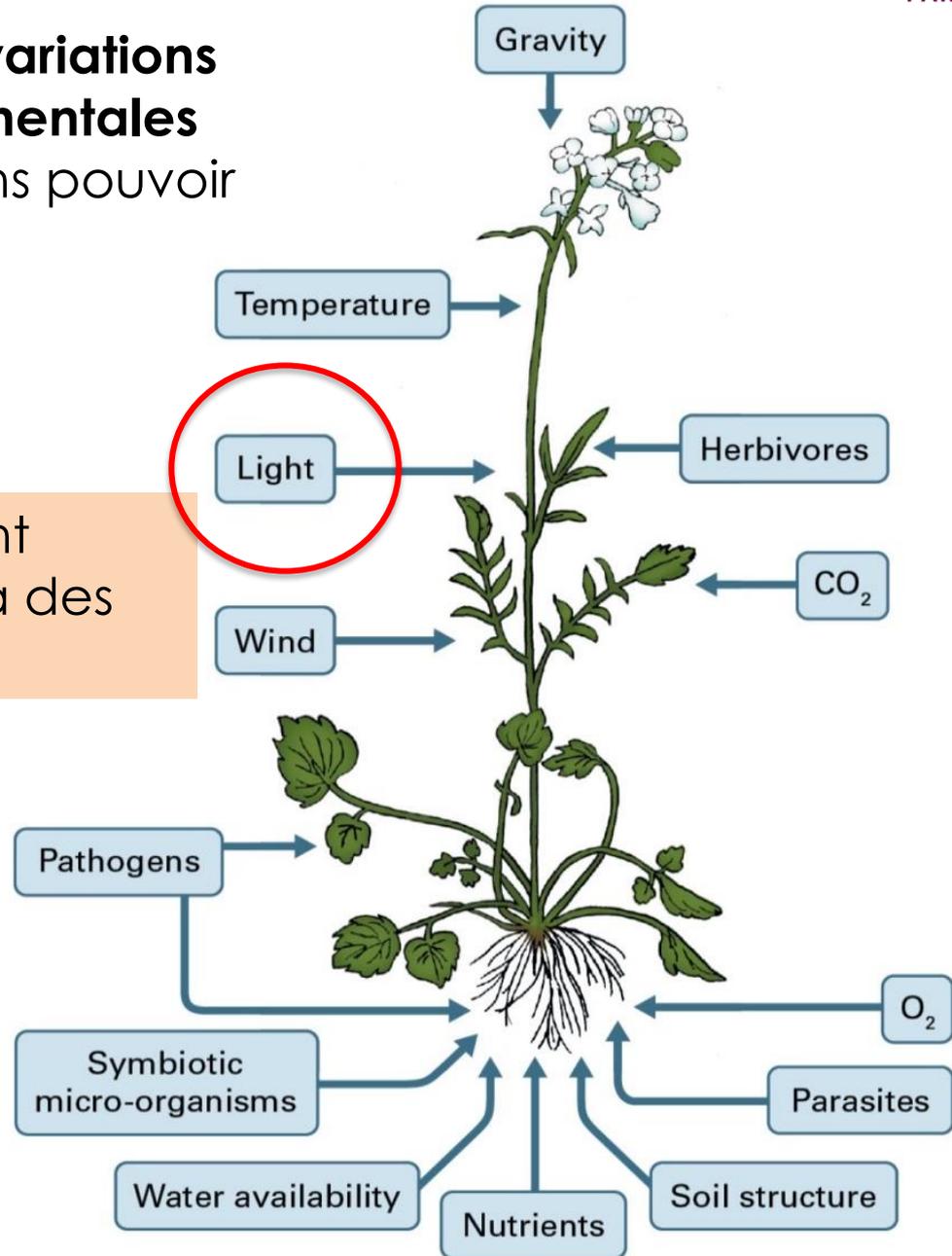
2 contraintes liées à la vie fixée:

→ **Dilution des ressources nutritives** de l'environnement qui nécessite un **développement continu** pour augmenter les surfaces d'échanges

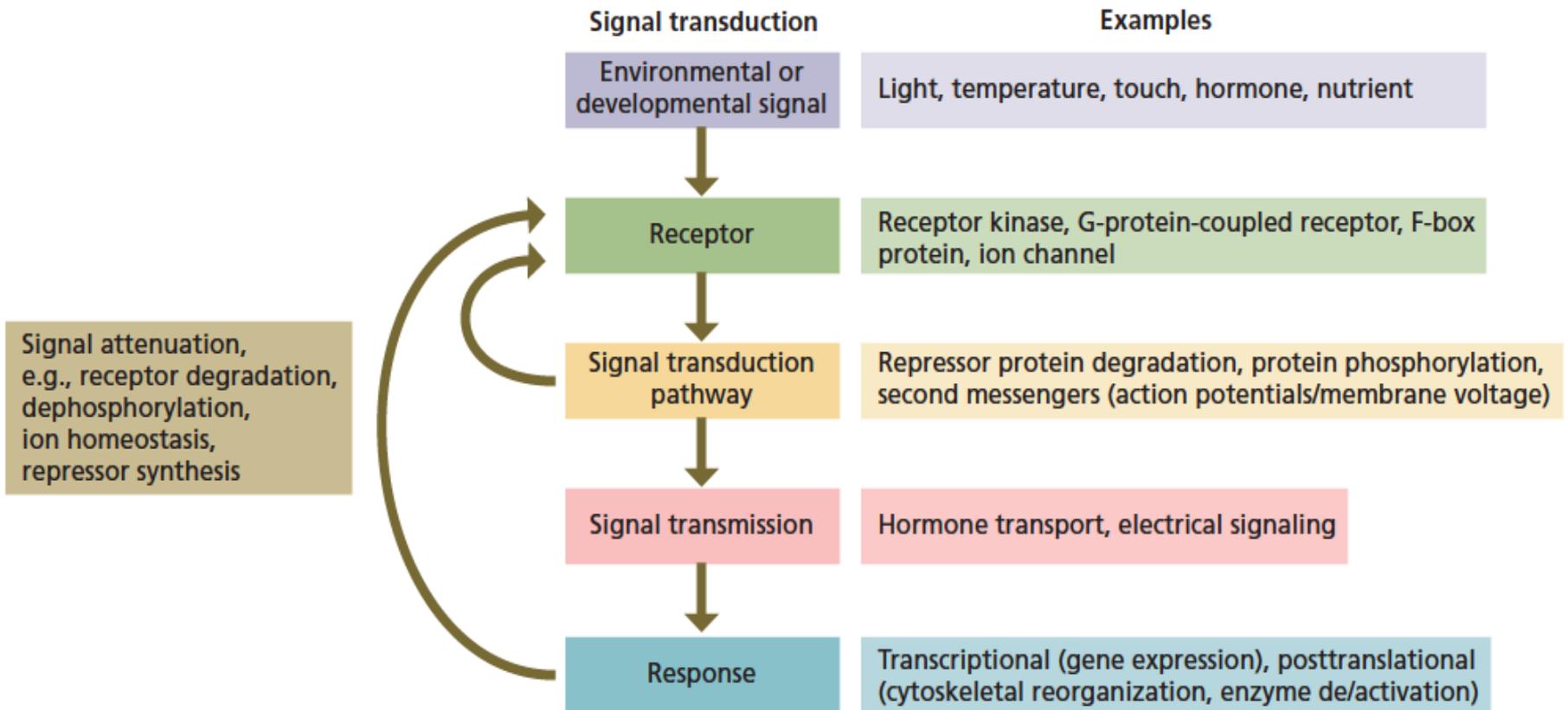


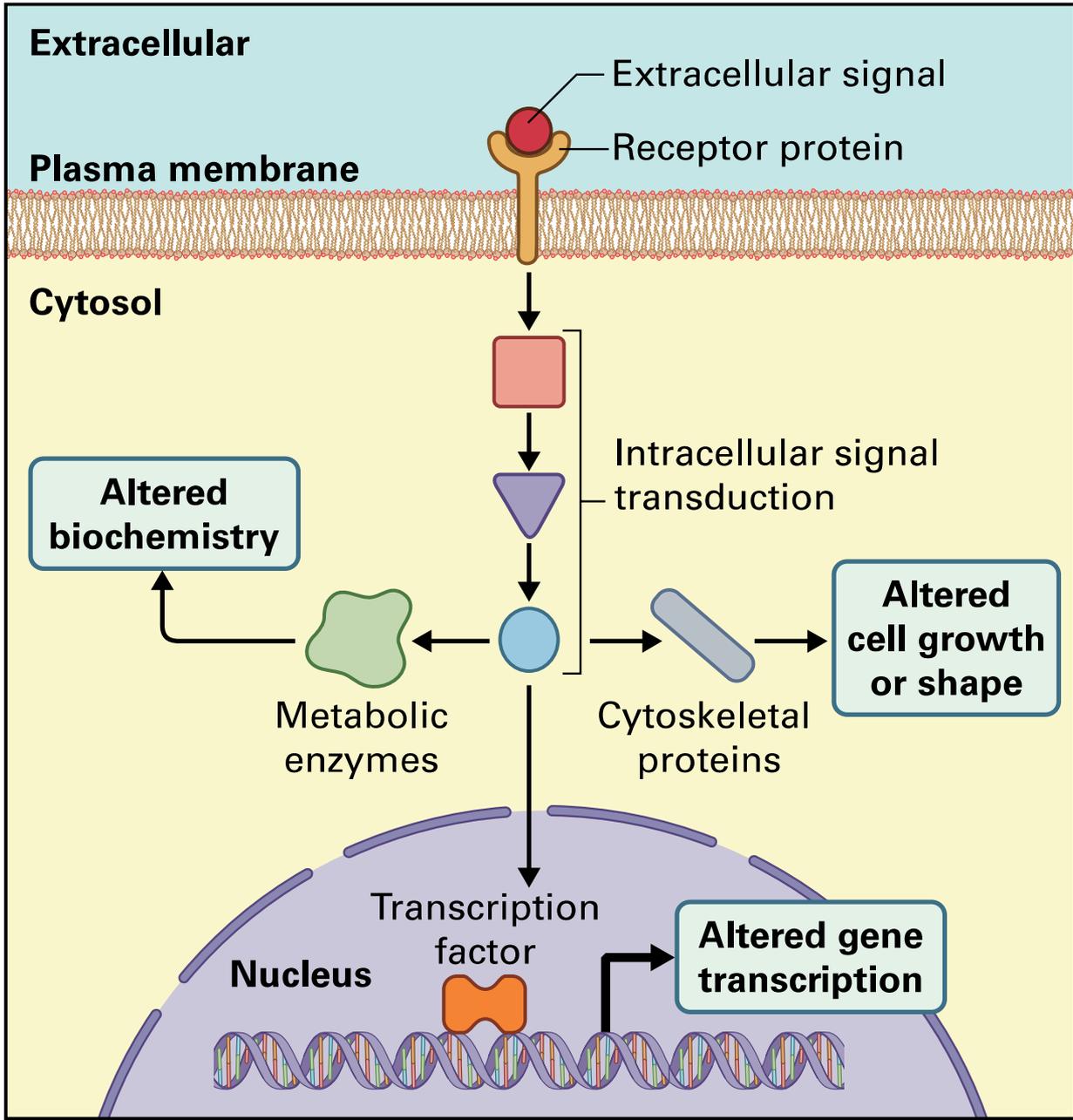
→ Exposition directe aux variations des conditions environnementales biotiques et abiotiques sans pouvoir y échapper

Les cellules végétales sont constamment soumises à des informations complexes

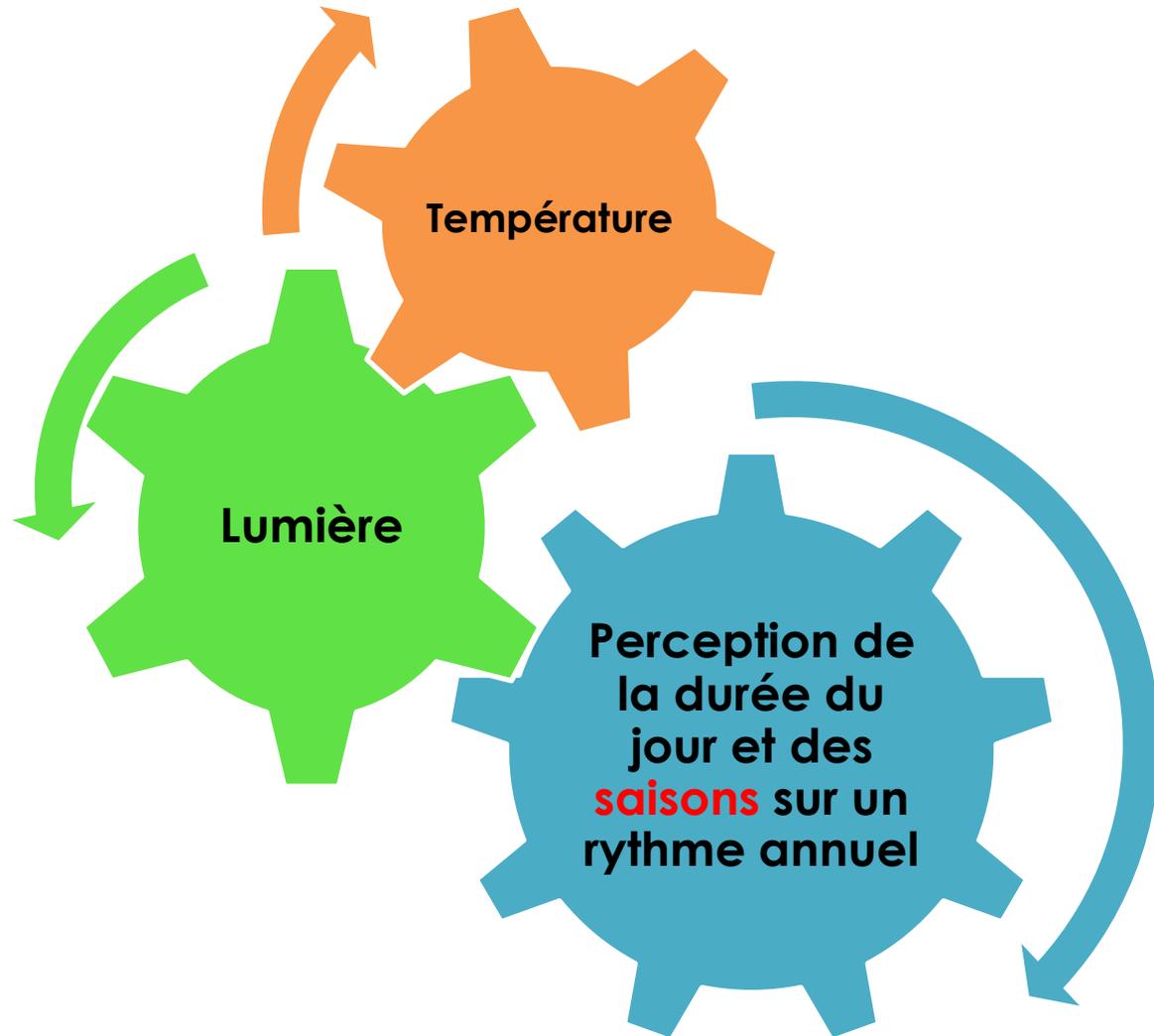


Les voies de signalisations connectent la perception du signal et sa réponse



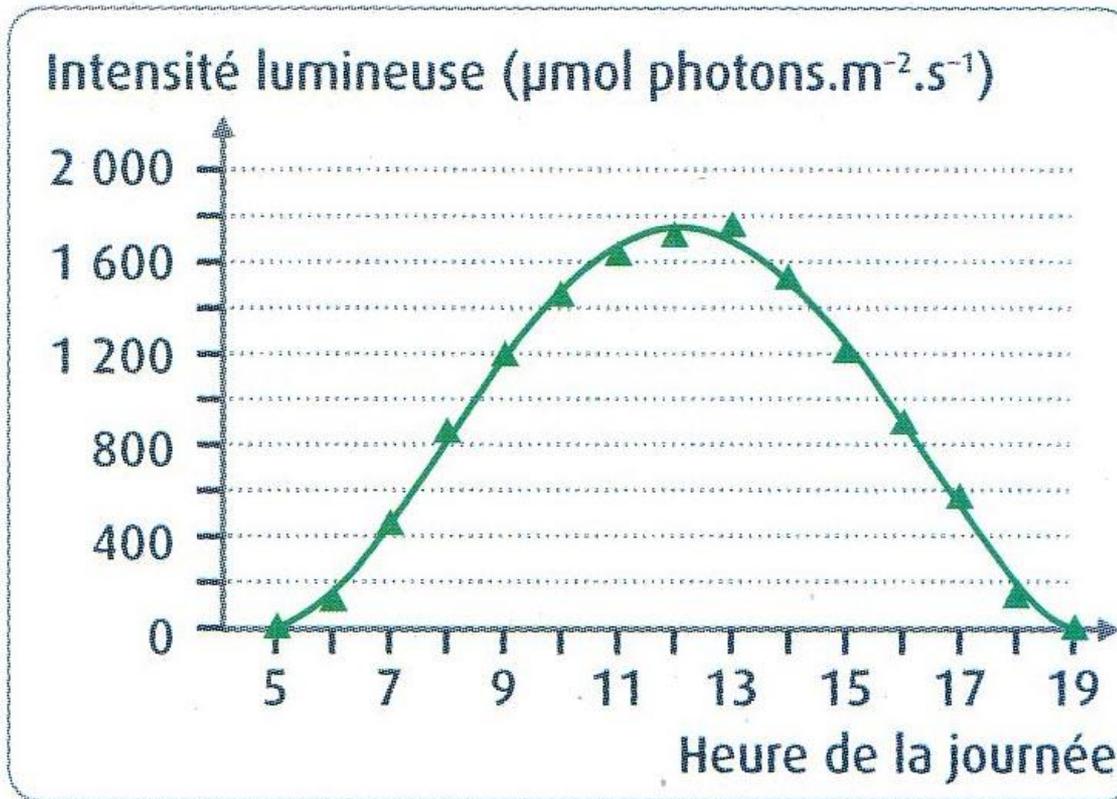


Possibilités d'interférences de plusieurs voies



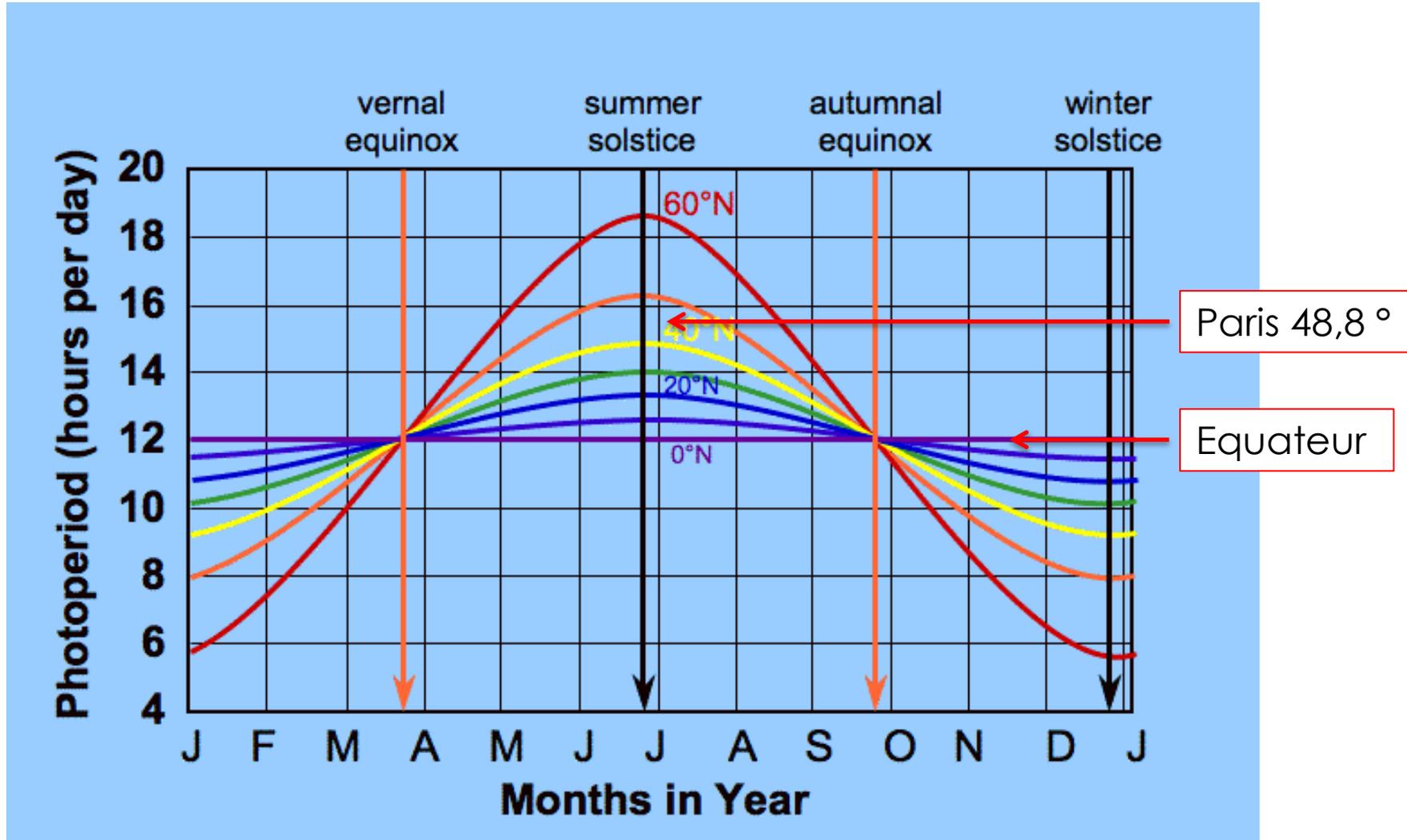
La lumière: un paramètre de l'environnement très variable

→ Variations journalières



Intensité lumineuse au sol à 45°N au cours d'une journée ensoleillée de mai.

→ Variations de la durée du jour en fonction de la latitude et de la période de l'année



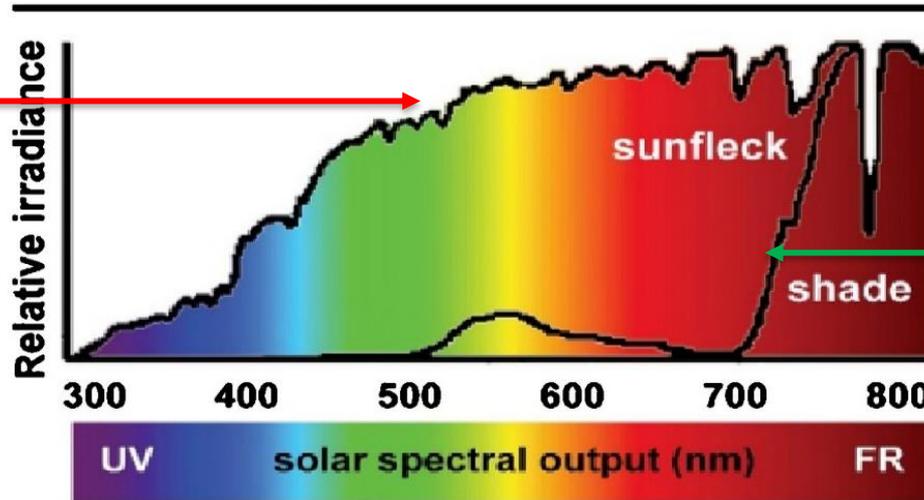
→ Variations en fonction de la position des plantes les unes par rapport aux autres (lumière directe ou filtrée)

CANOPEE

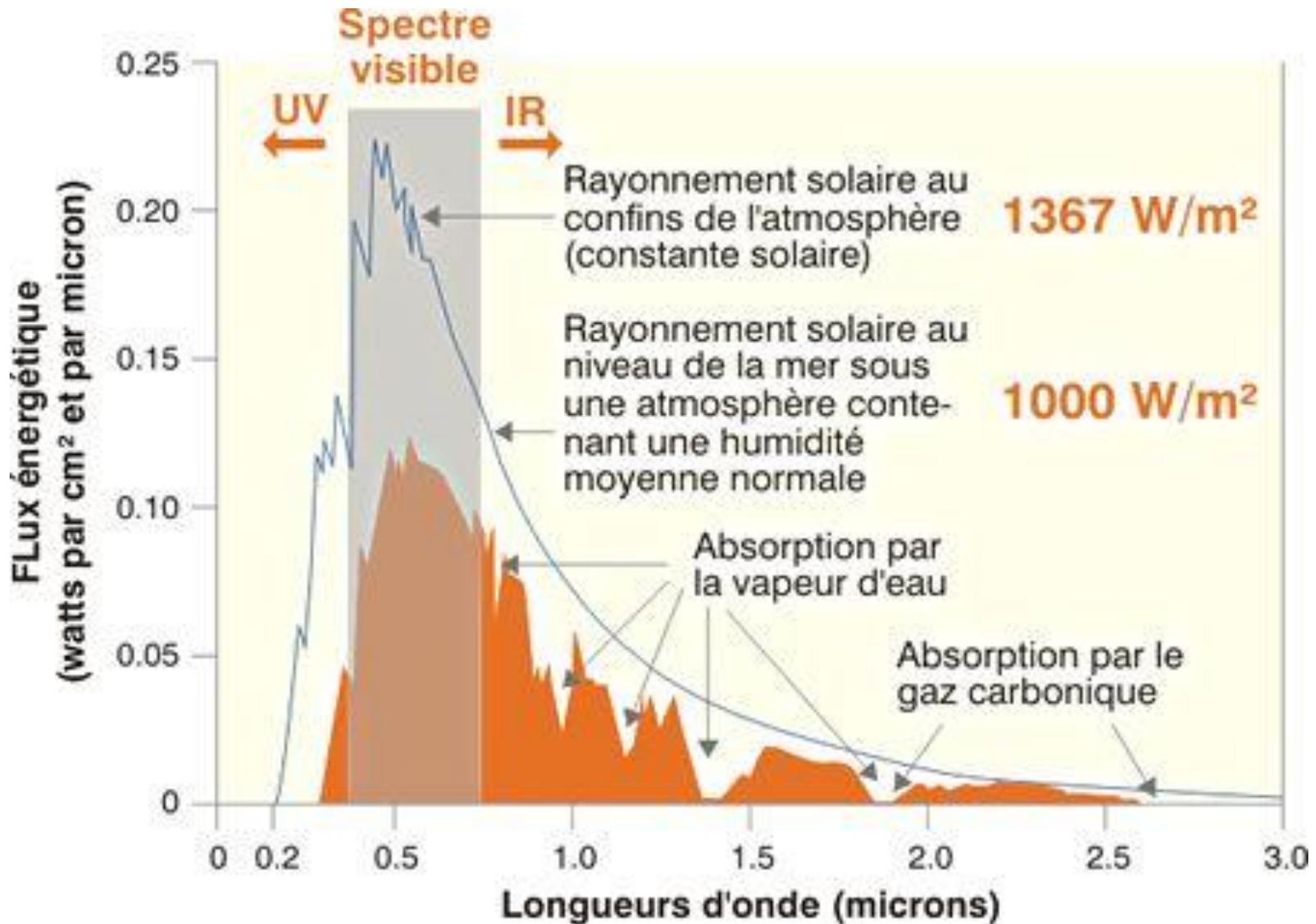
Forte intensité lumineuse
Spectre solaire total

OMBRE

Faible intensité lumineuse
Spectre solaire partiel



→ Quantité d'énergie varie en fonction des longueurs d'ondes et de l'absorption du rayonnement solaire



Des variations d'intensités lumineuses n'induisent pas les mêmes réponses

→ Un rôle métabolique: la PHOTOSYNTHESE

→ Un rôle dans le développement: la PHOTOMORPHOGENESE

PHOTOSYNTHESE

100 à 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$



Lumière perçue par
des pigments



Un rôle
métabolique: la
PHOTOSYNTHESE

PHOTOMORPHOGENESE

0,1 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$



Lumière perçue par
des photorécepteurs



Un rôle dans le
développement: la
PHOTOMORPHOGENESE

Importance de la lumière pour le développement des plantes :

Dark

Skotomorphogenèse

Photomorphogenèse

Light

Etiolated phenotype

De-etiolated phenotype

Plante étiolée
Hypocotyle long
Cotylédons non pigmentés et Fermés

Plante dé-étiolée
Hypocotyle court
Cotylédons pigmentés et ouverts

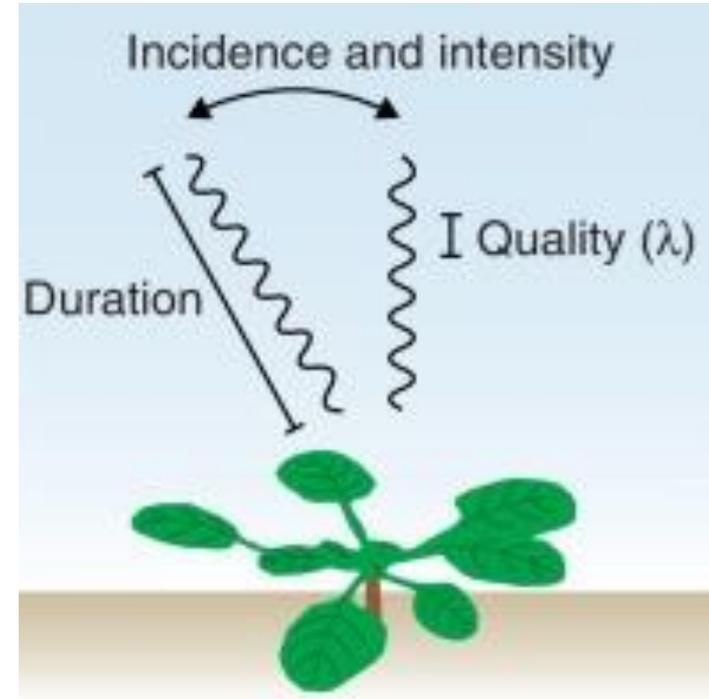
Perception de la lumière et photorécepteurs

Les différents Photorécepteurs



Existence de **Photorécepteurs** qui sont sensibles:

- Au spectres de longueurs d'ondes
- A l'intensité de la lumière
- A l'incidence de la lumière
- A la durée de l'éclairement (incluant la photopériode)

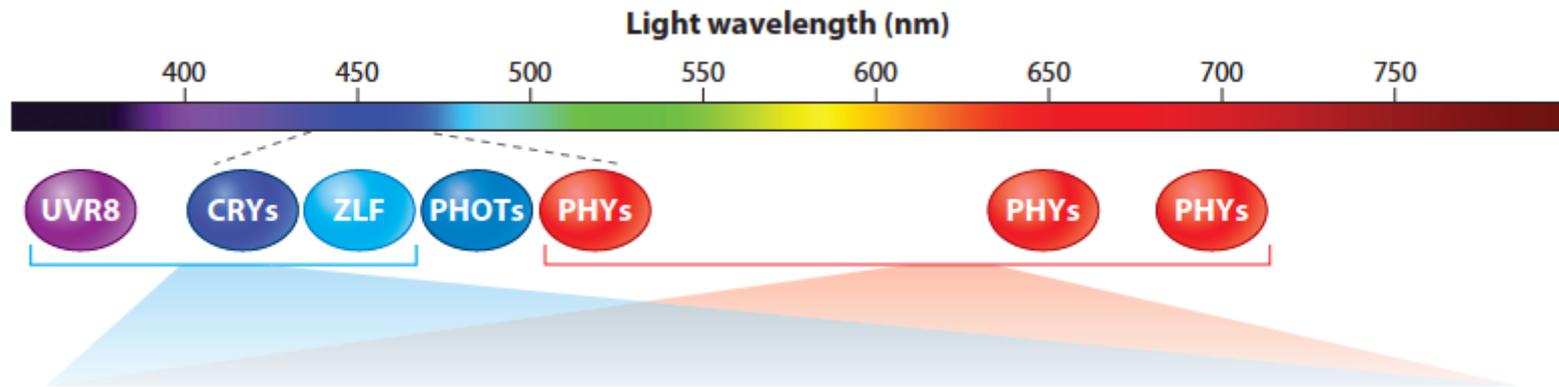


Longueur d'onde (en m)								
Rayons cosmiques	Rayons gamma	Rayons X	Ultra violet	Lumière visible	Infra rouge	Micro ondes	Ondes radio	Grandes ondes
Picomètre		Nanomètre			Micromètre	Millimètre	Mètre	Kilomètre

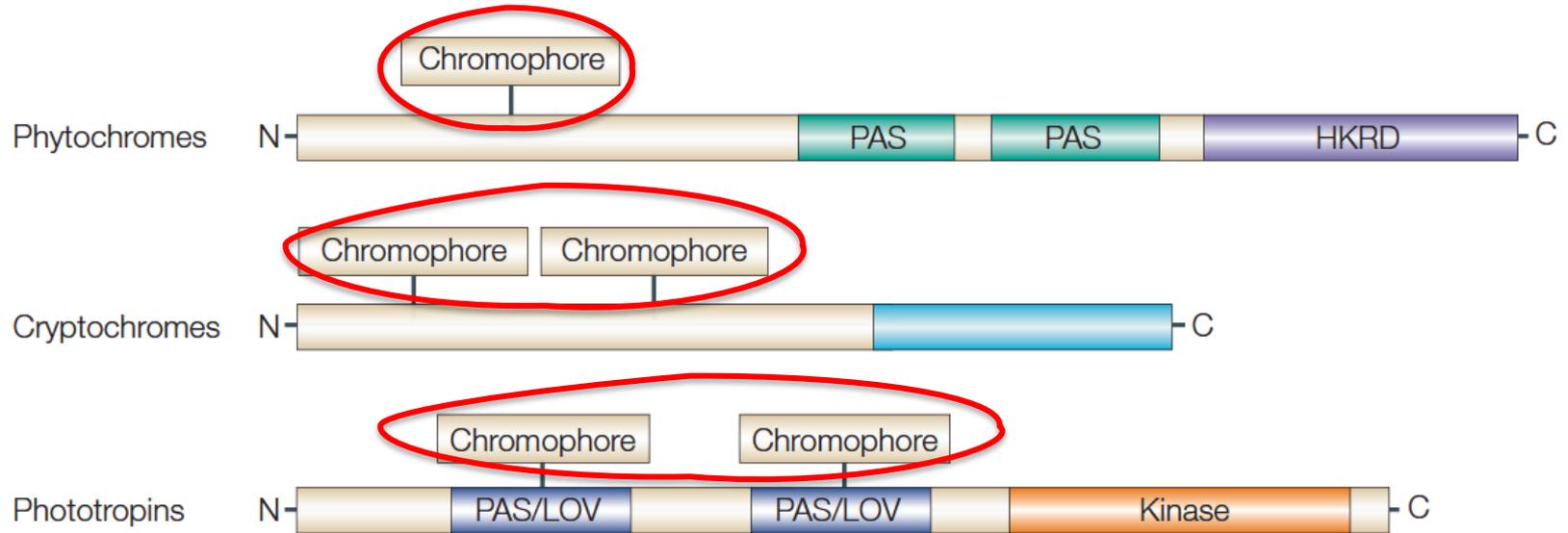


Il existe **5 types de photorécepteurs** en fonction des longueurs d'onde perçues:

- La lumière rouge/rouge lointain est perçue par les **phytochromes (PHY)**
- Les lumières bleue et UV sont perçues par les **cryptochromes (CRY)** et les **phototropines (PHOT)** et des protéines de type **ZLT**
- Les UV par **UVR8**



Structures des photorécepteurs :



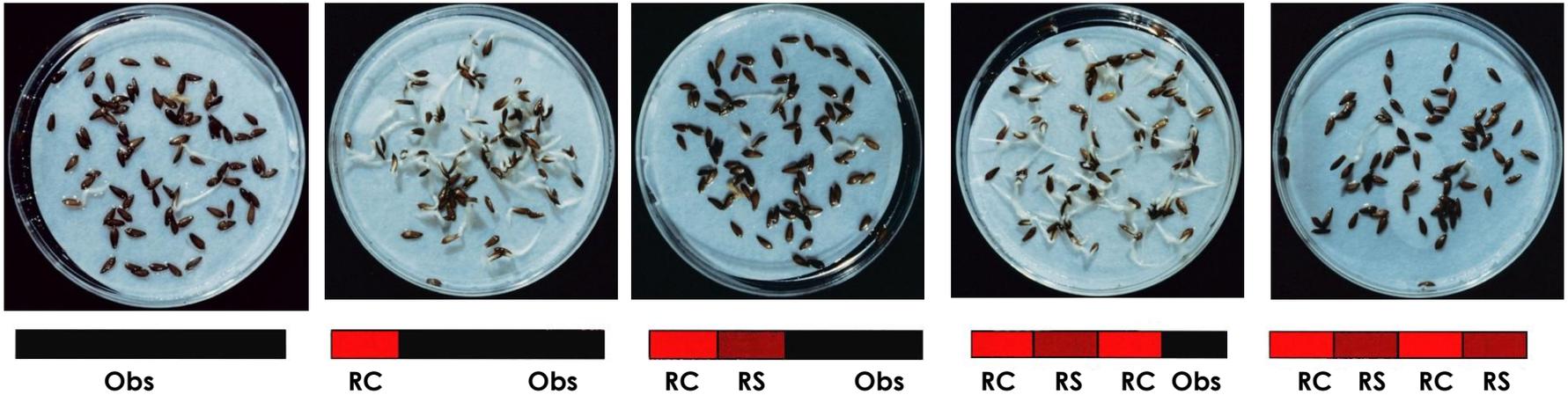
- **Partie N-terminale** → Perception de la lumière via un ou de plusieurs **chromophore(s)** responsables de la perception de la lumière. Exemple: Tétrapyrole, Flavine, etc....

- **Partie C-terminale** → Transmission du signal

1 - Les phytochromes et la lumière rouge

1 – 1 Découverte des phytochromes

germination des semences de laitues (Borthwick *et al.*, 1952)

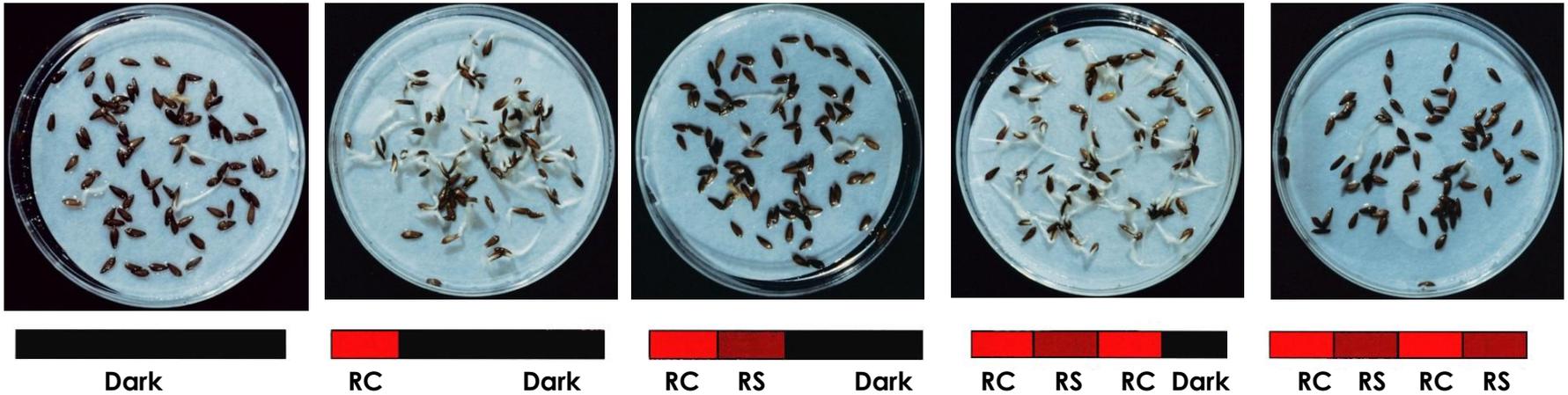


Germination: - + - + -

- La **lumière rouge clair RC** (650-680 nm) stimule la germination
- La **lumière rouge sombre RS** (710-740 nm) inhibe la germination

→ Découverte des phytochromes

germination des semences de laitues (Borthwick *et al.*, 1952)



Germination: -

+

-

+

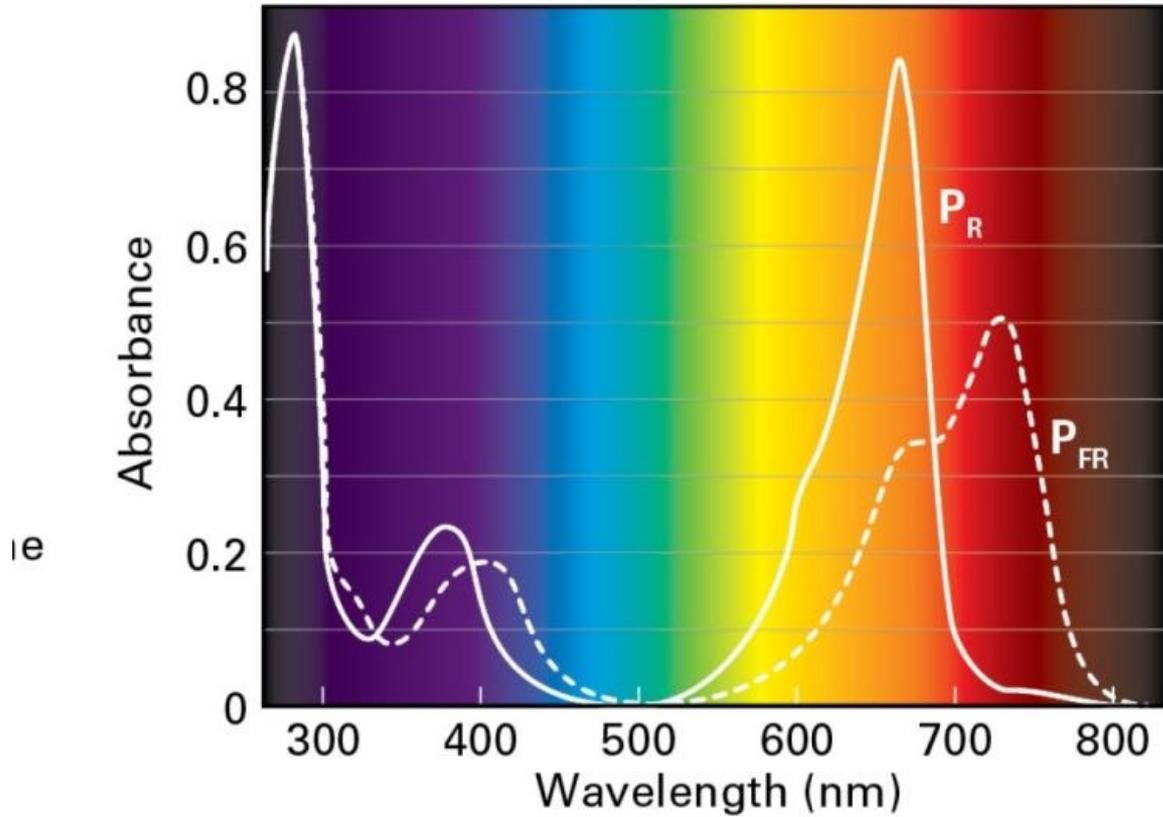
-

→ Importance de la nature du **dernier éclaircissement reçu**

→ **Effet réversible**

→ Substance photosensible ayant une capacité **discriminante importante**

Spectre d'absorption



R = red light (rouge clair)
FR = Far red (rouge lointain)

Absorption spectra of P_R and P_{FR}

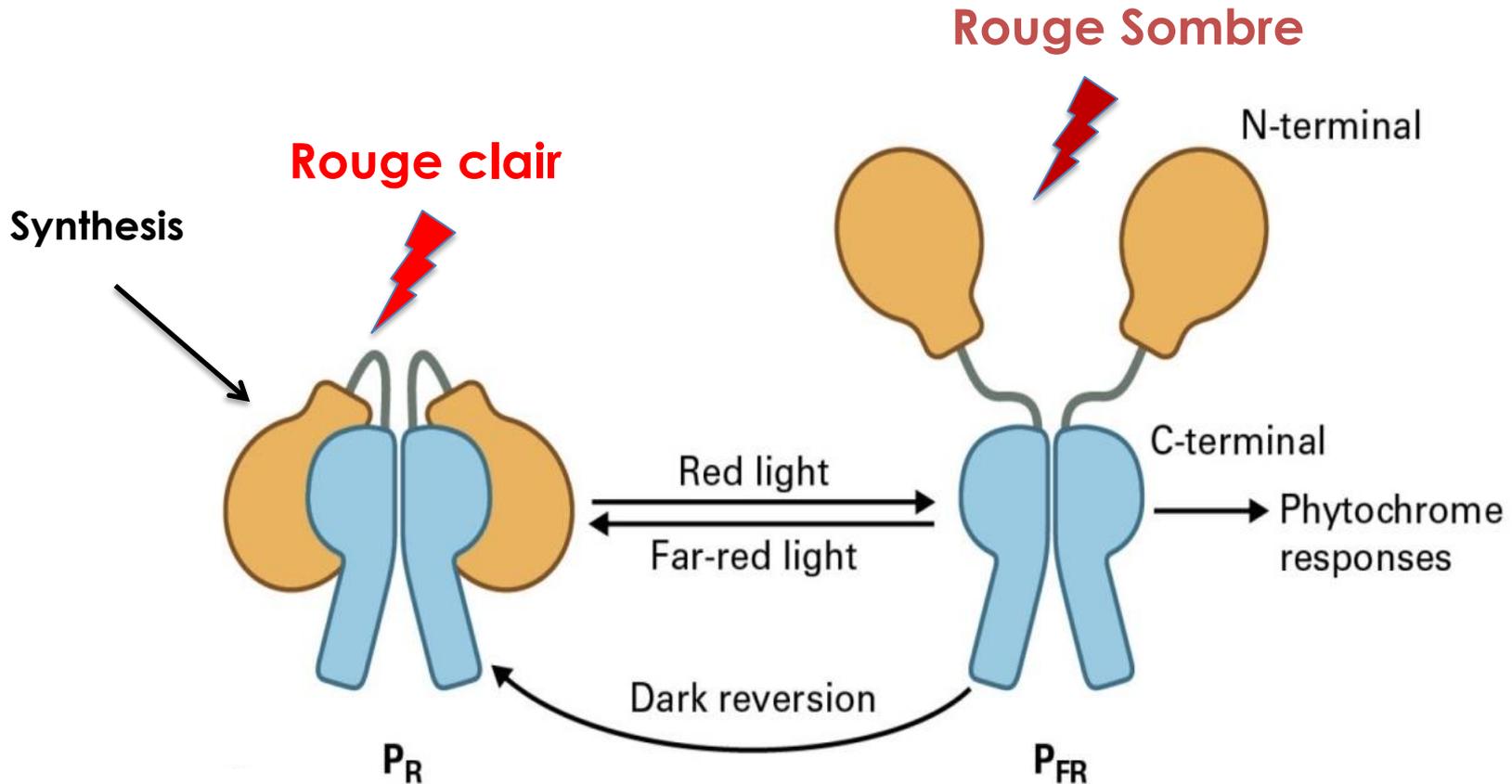
Comment interpréter ces observations?

2 hypothèses:

- Il existe 2 photorécepteurs différents qui ont un effet antagoniste ?
- Il s'agit d'un seul et même photorécepteur qui est photoconvertible et dont les différentes formes n'ont pas les mêmes fonctions ?

**= Un seul photorécepteur
photoconvertible**

1-2 Photoconversion des phytochromes

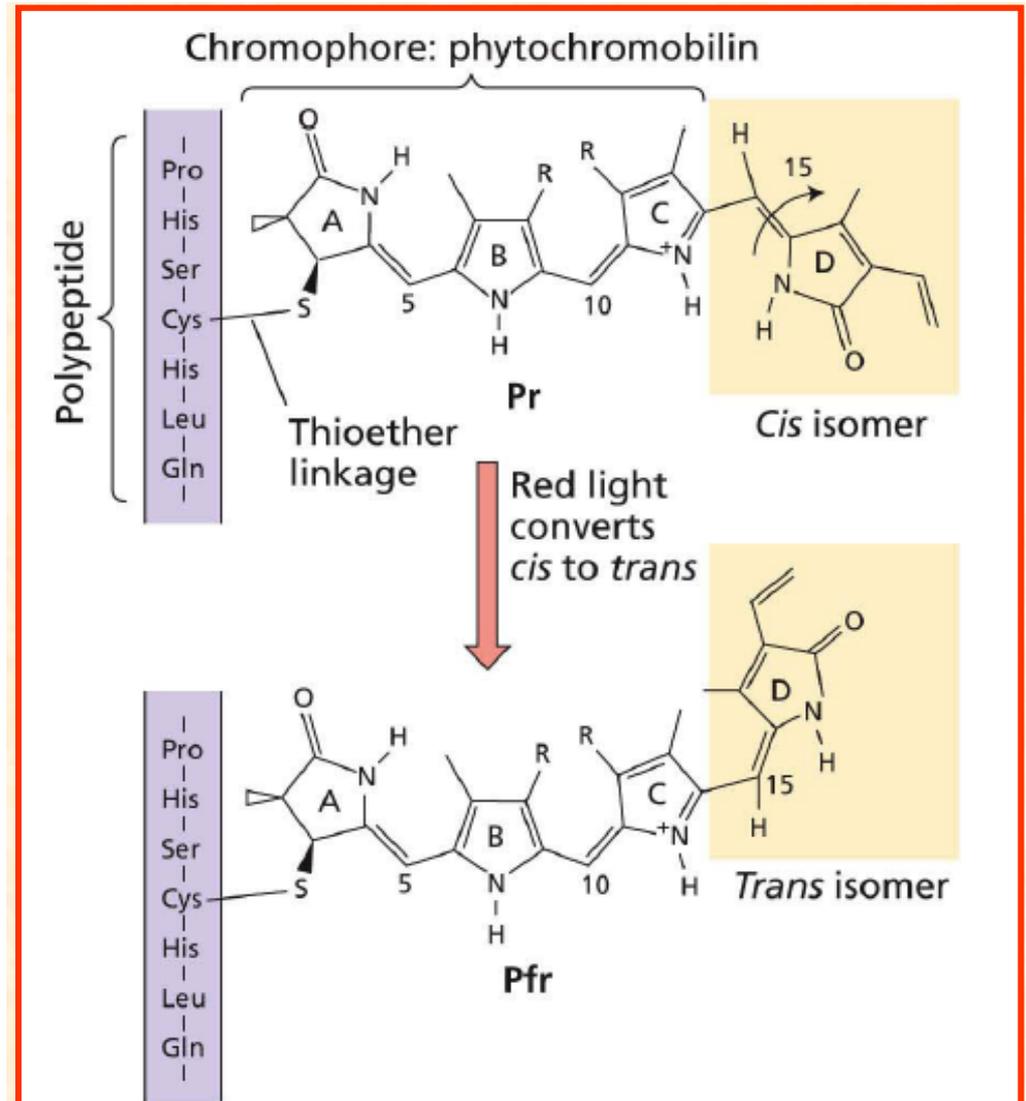


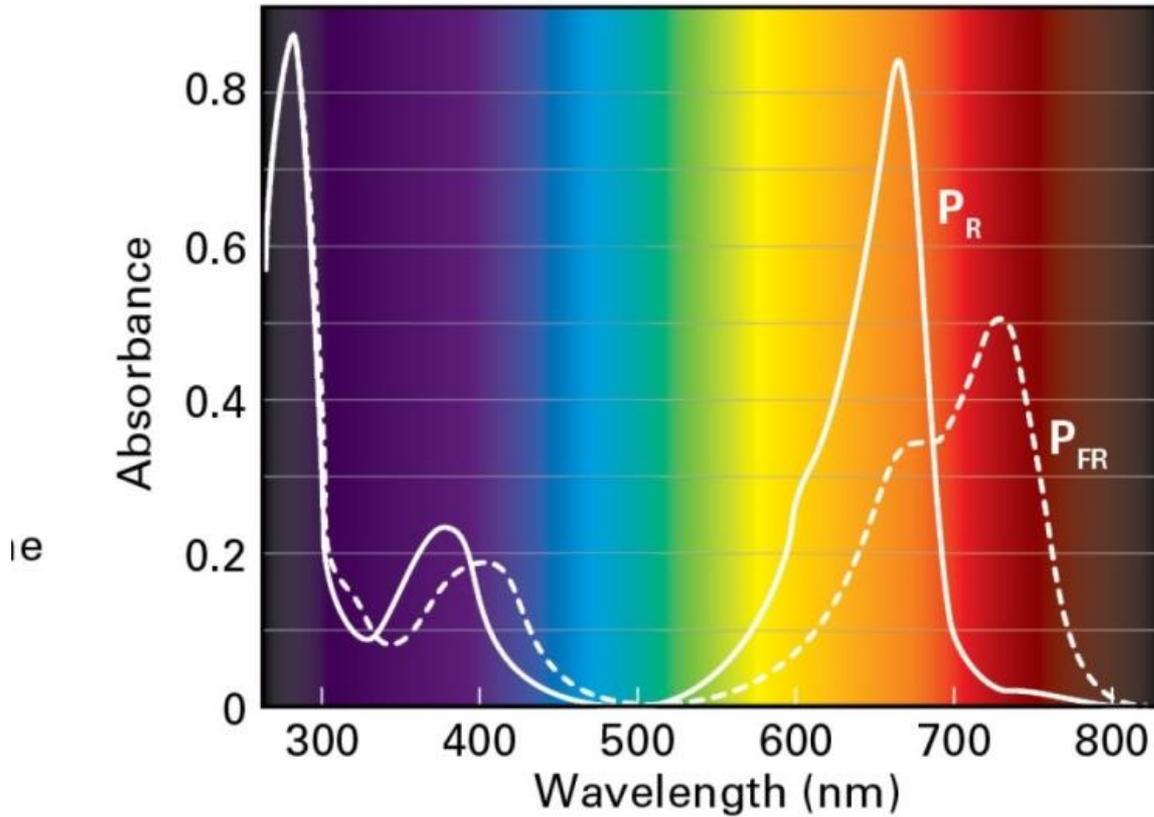
Pr = Forme inactive

Pfr = Forme active

Photoconversion par isomérisation

- **Isomérisation du chromophore**
- Durée = 0,25s
- Demande peu d'énergie



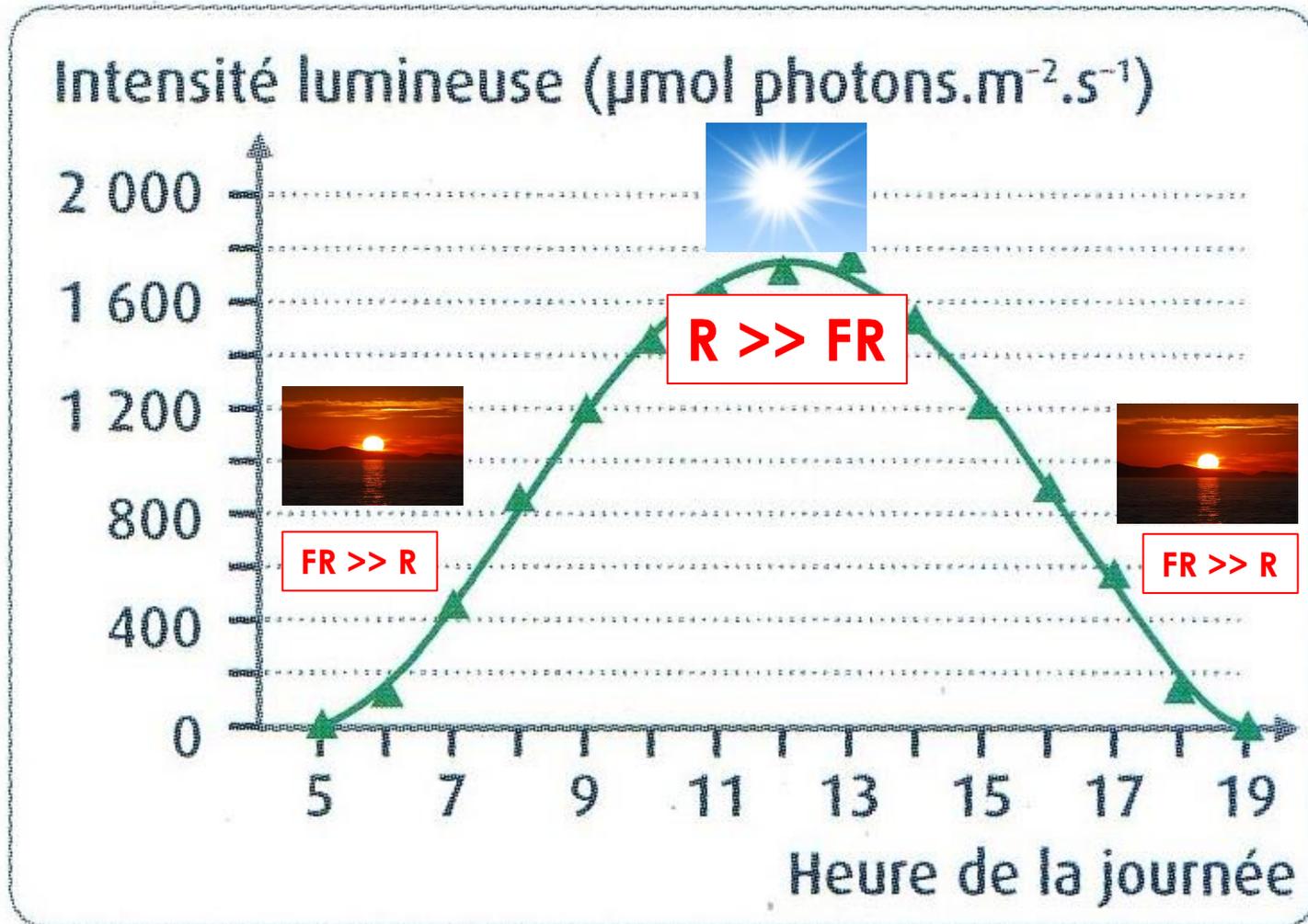


B Absorption spectra of P_R and P_{FR}

→ Permet aux plantes de se positionner dans le temps et dans l'espace

→ Positionnement dans le temps

la qualité du spectre solaire change en fonction de l'heure de la journée ou des saisons



→ Positionnement dans l'espace :

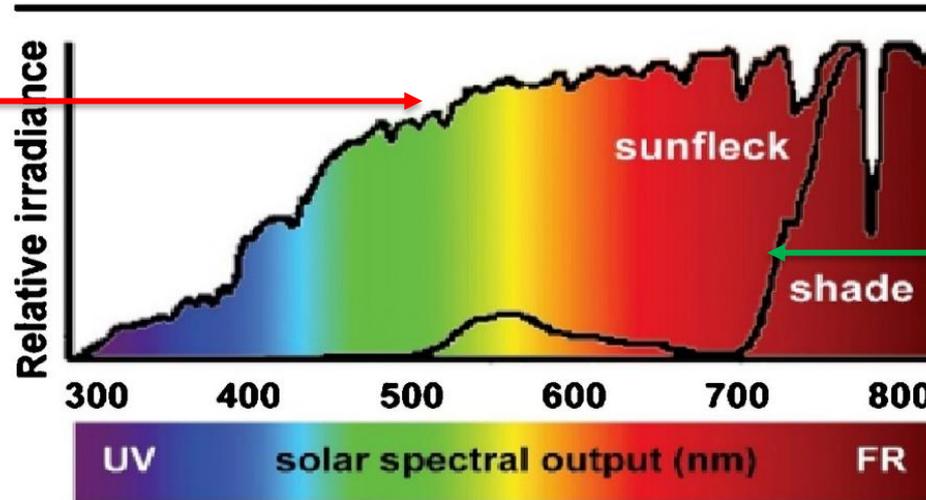
la qualité du spectre solaire change en fonction du positionnement par rapport aux plantes voisines. Au niveau de la canopée, **la chlorophylle absorbe la plupart des rayonnements rouge clair mais pas les rayonnements rouge lointain**

CANOPEE

Forte intensité lumineuse
Spectre solaire total

OMBRE

Faible intensité lumineuse
Spectre solaire partiel



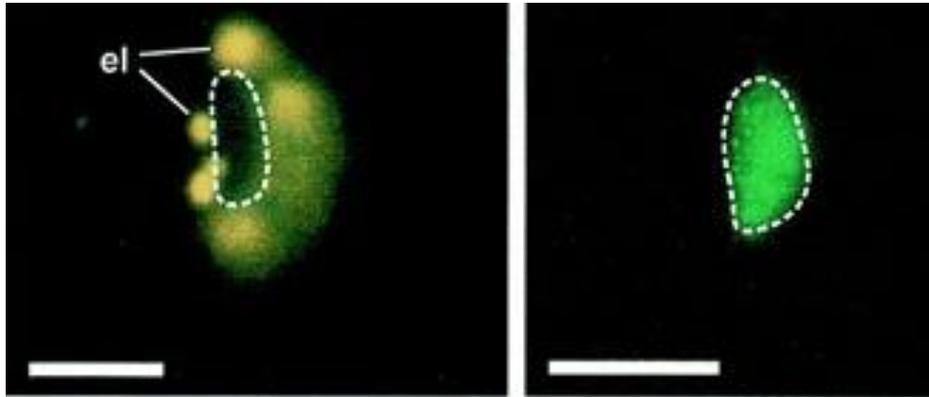
2 exemples d'adaptation à l'environnement spatial :

- Germination
- Evitement de l'ombre

1-3 : Signalisation et modes d'actions moléculaires

A l'obscurité ou en rouge sombre, les phytochromes sont exclus du noyau et un éclaircissement rouge clair provoque leur translocation dans le noyau

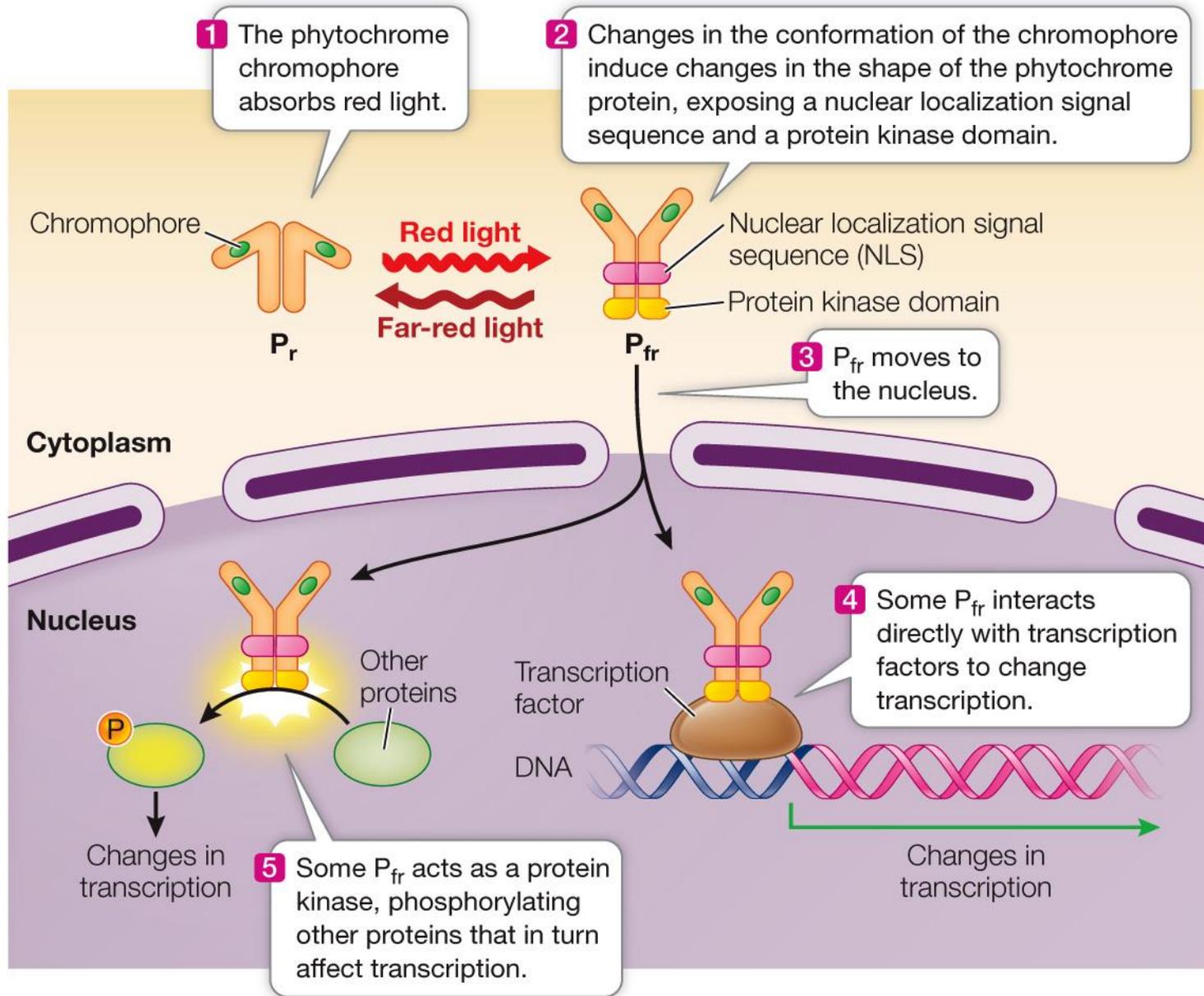
Marquage de la protéine PHY avec une protéine fluorescente (PHY::GFP)
GFP = Green Fluorescent Protein



Localisation de PHY à l'obscurité

Eclaircissement RC

El = etioplastes



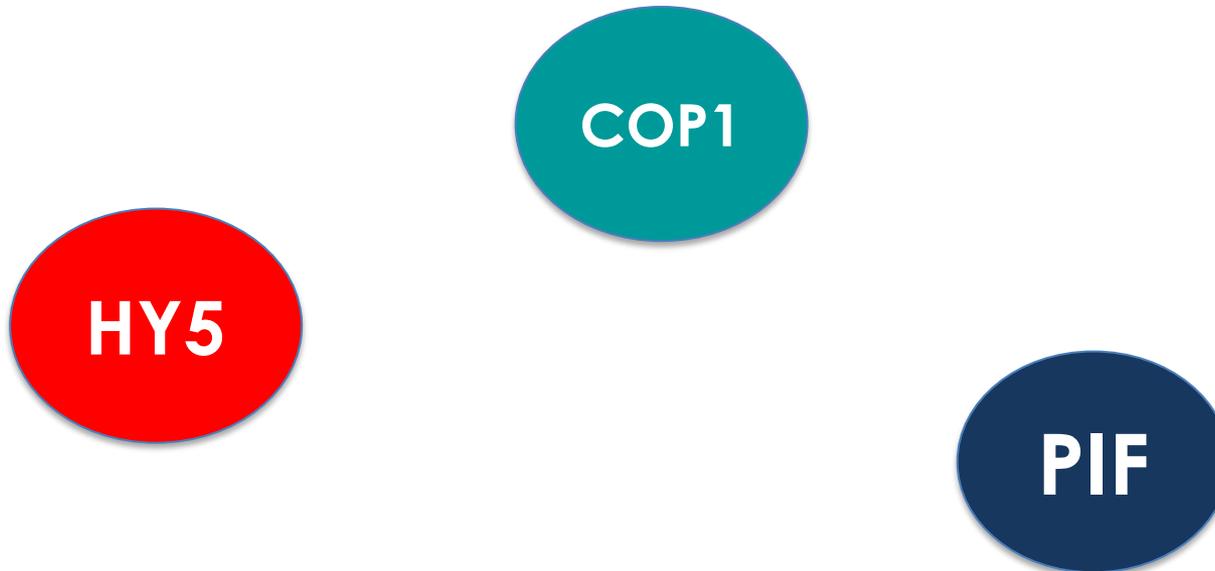
LIFE: THE SCIENCE OF BIOLOGY 11e, Figure 36.14
© 2017 Sinauer Associates, Inc.

Quels sont les acteurs moléculaires impliqués?

→ Approches de génétique

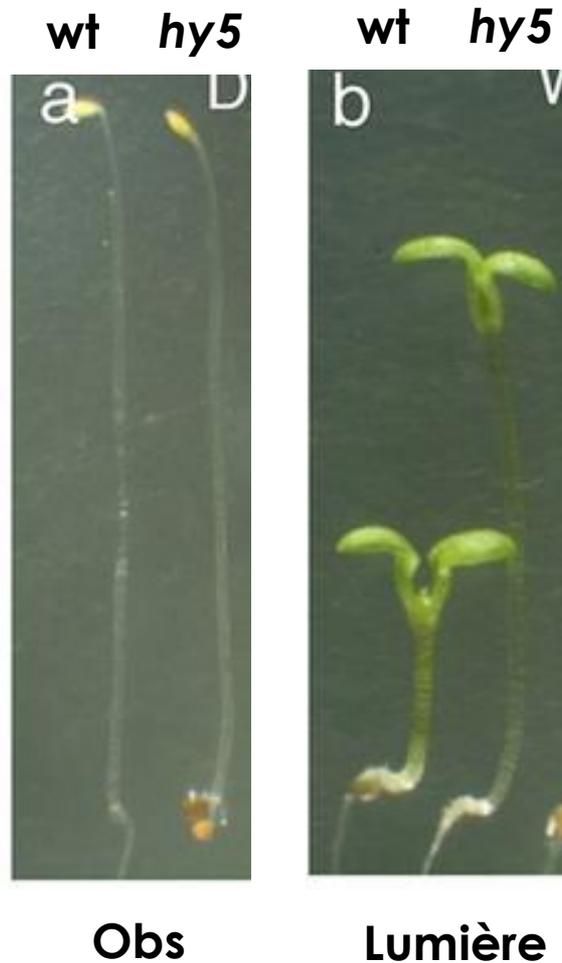
→ Approches de Biochimie

Identification de 3 catégories de facteur de transcription majeurs :



→ **Crible génétique simple**: recherche de mutants étiolés ou partiellement étiolés à la lumière qui donc ne perçoivent pas correctement la lumière

Série des mutants
hypocotyle (hy)



→ Identification **des facteurs impliqués en aval de la translocation dans le noyau**

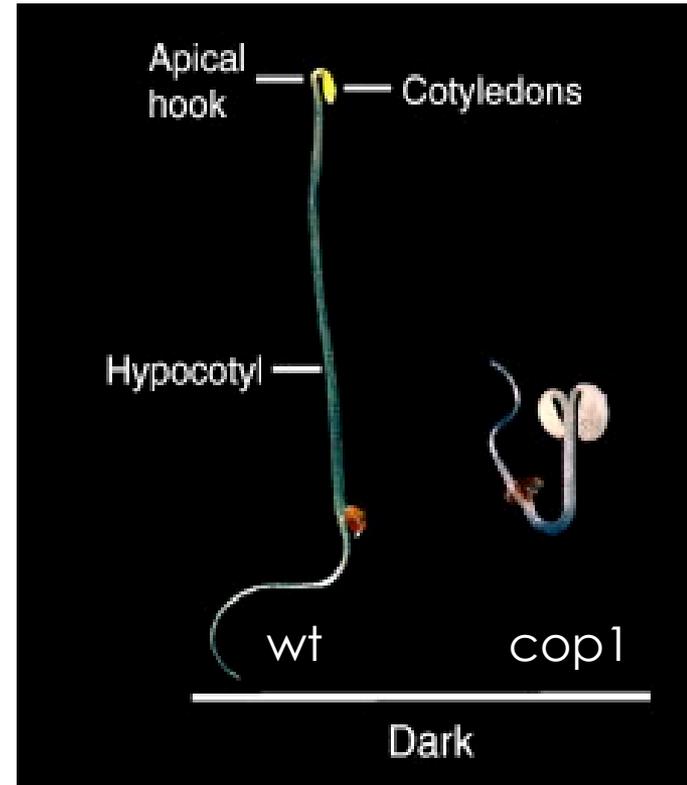
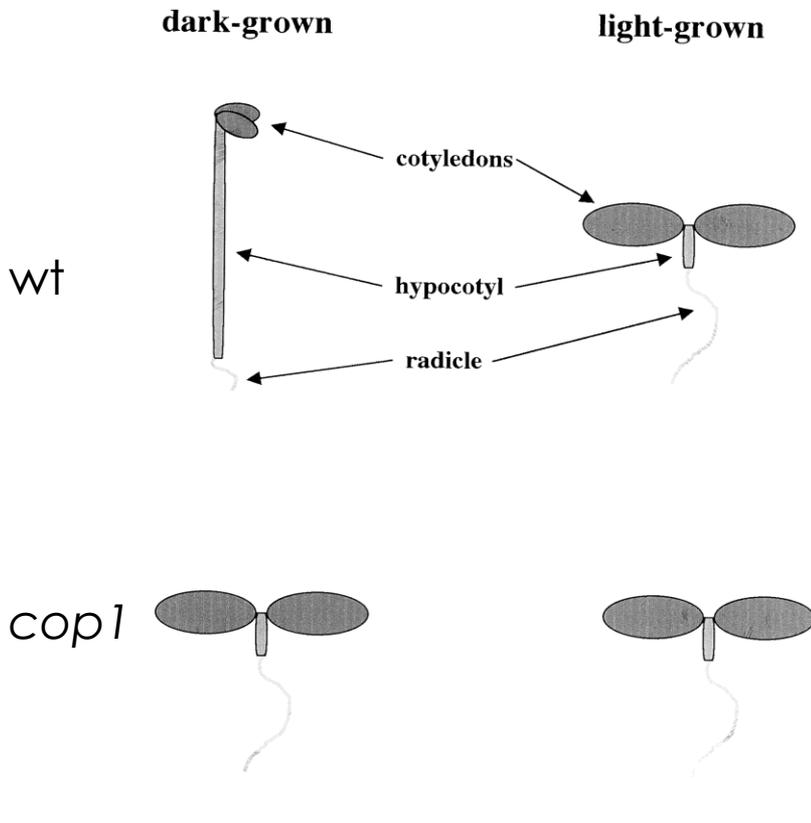
Série des mutants
hypocotyle (*hy*)



HY5 = **facteur de transcription positif** qui est stabilisé en présence de lumière, favorisant l'expression de gènes de photomorphogénèse.

Un phénotype inattendu

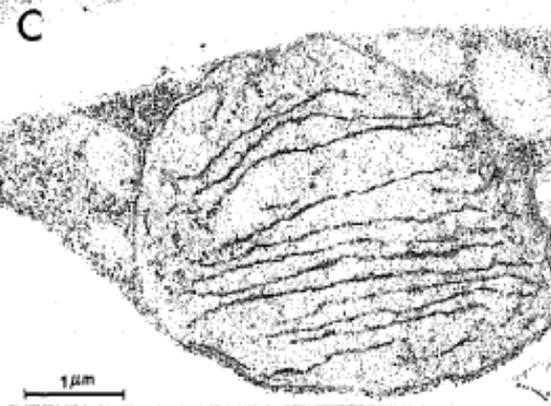
→ *cop1*: un mutant insensible à l'obscurité



Phénotype de photomorphogénèse partielle à l'obscurité

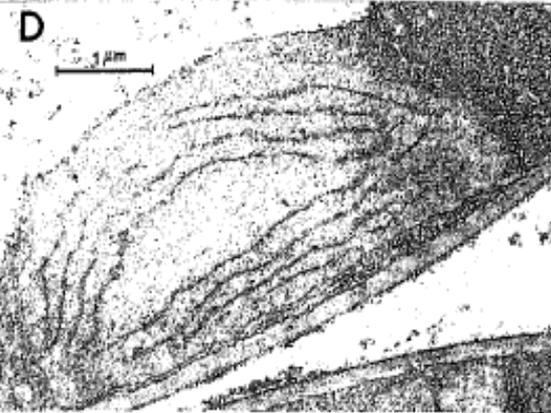
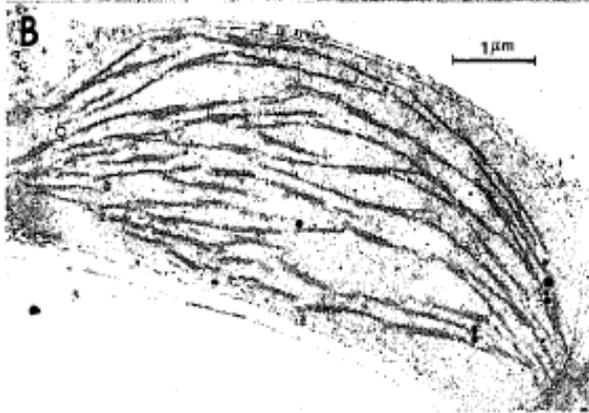
Pas de formation d'étioplastes

wt D



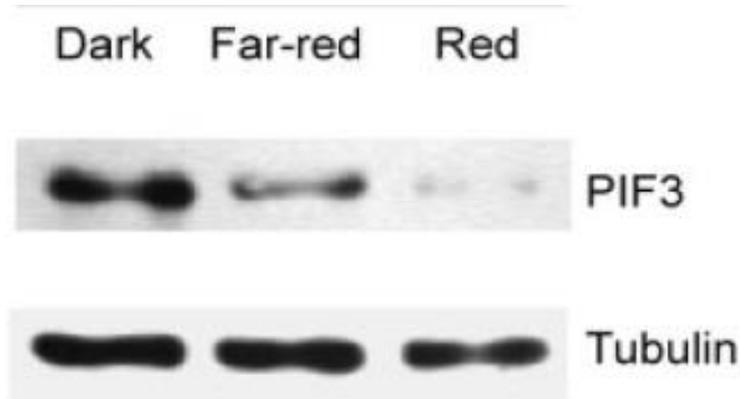
cop1 D

wt L



→ COP1 est indispensable pour réprimer la photomorphogénèse à l'obscurité
= E3 Ubiquitine ligase impliquée dans la dégradation des protéines

Identification des facteurs PIF (Phytochrome Interacting Factor) par un crible d'interactants des phytochromes

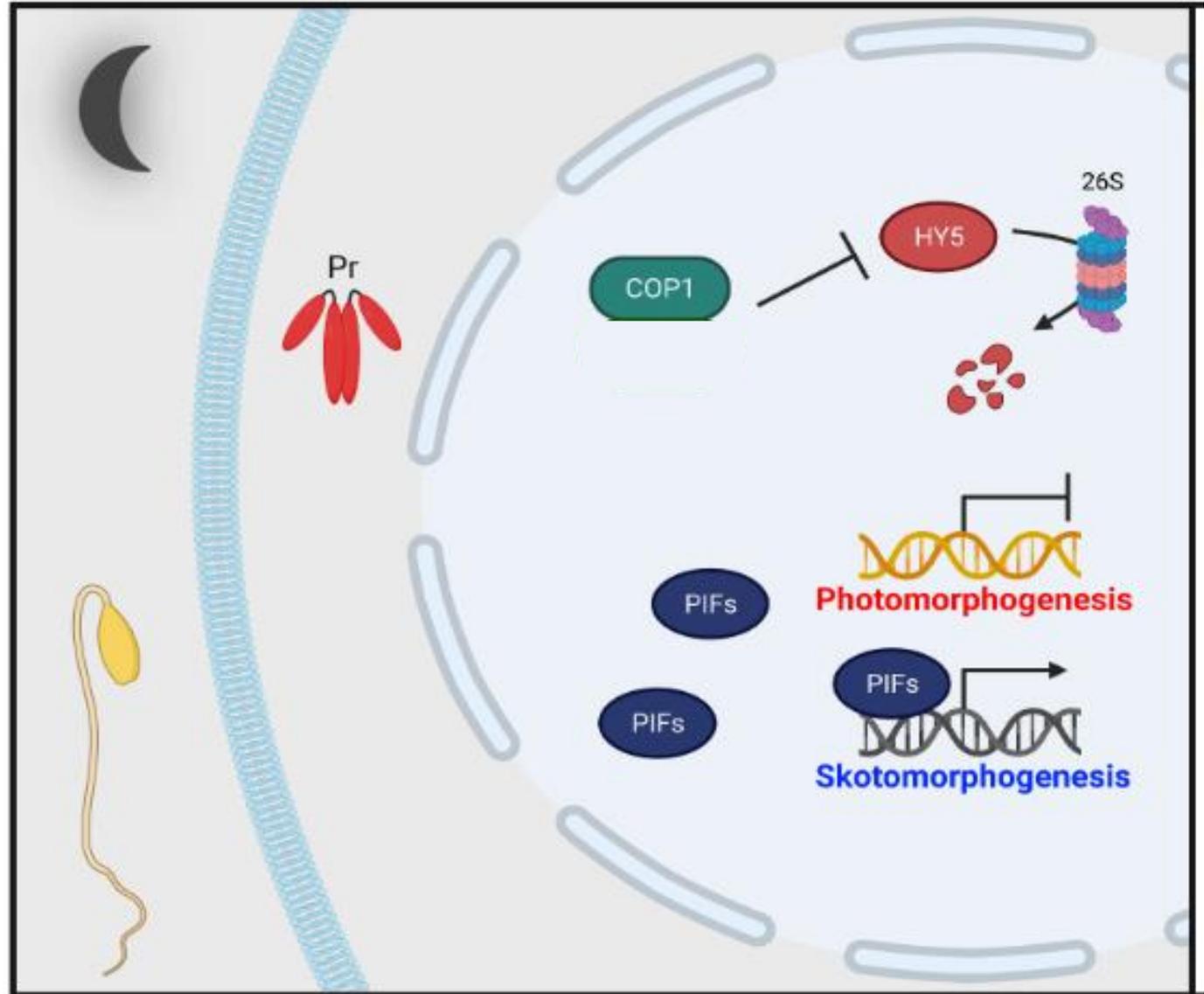


Les PIF s'accumulent dans le noyau pendant les heures d'obscurité et sont dégradés à la lumière rouge

Les facteurs PIF agissent principalement pour réprimer la photomorphogénèse à l'obscurité.

Modèle de signalisation moléculaire :

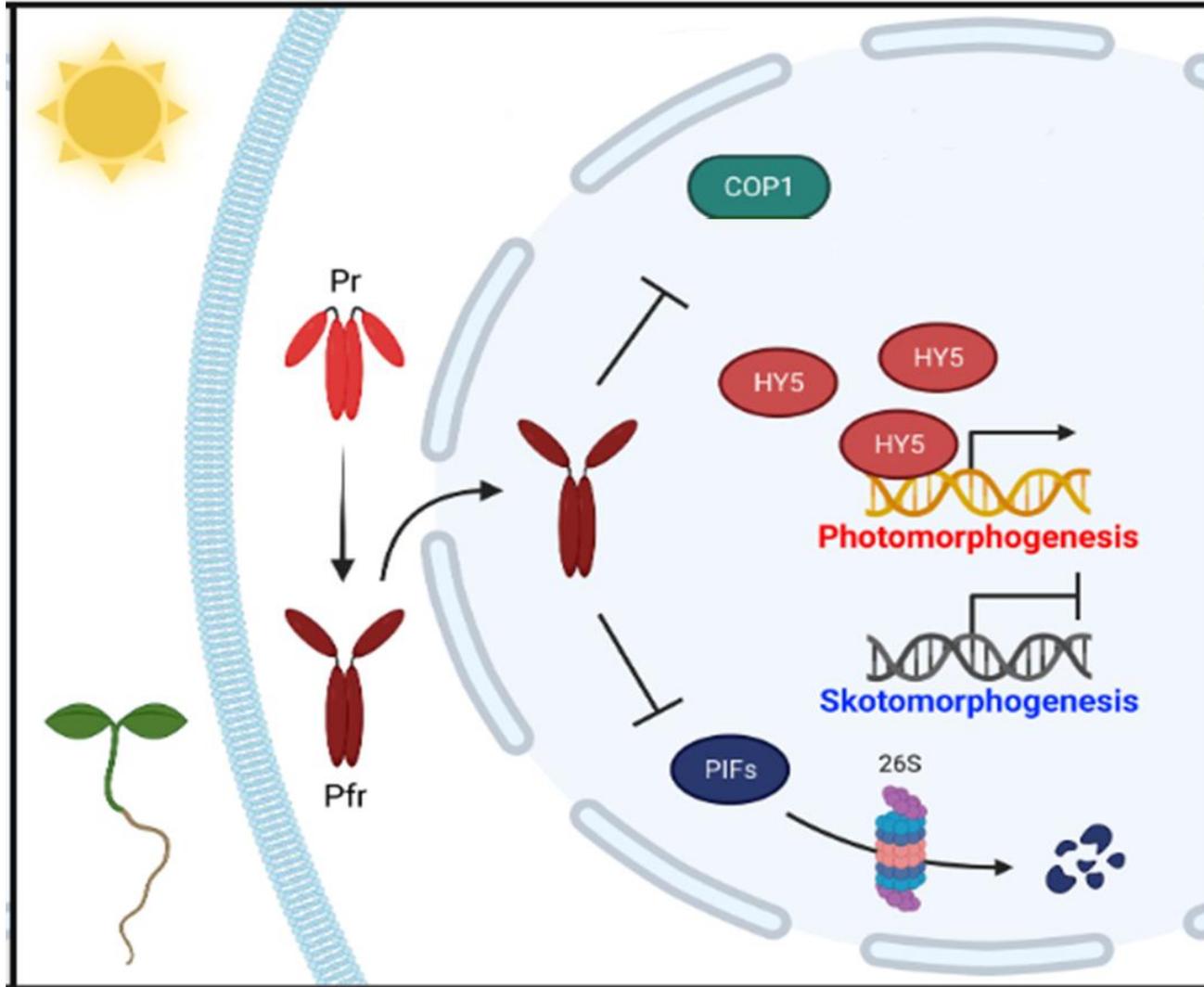
→ Obscurité ou lumière Rouge sombre



26S = Protéasome
de dégradation
des protéines

Modèle de signalisation moléculaire :

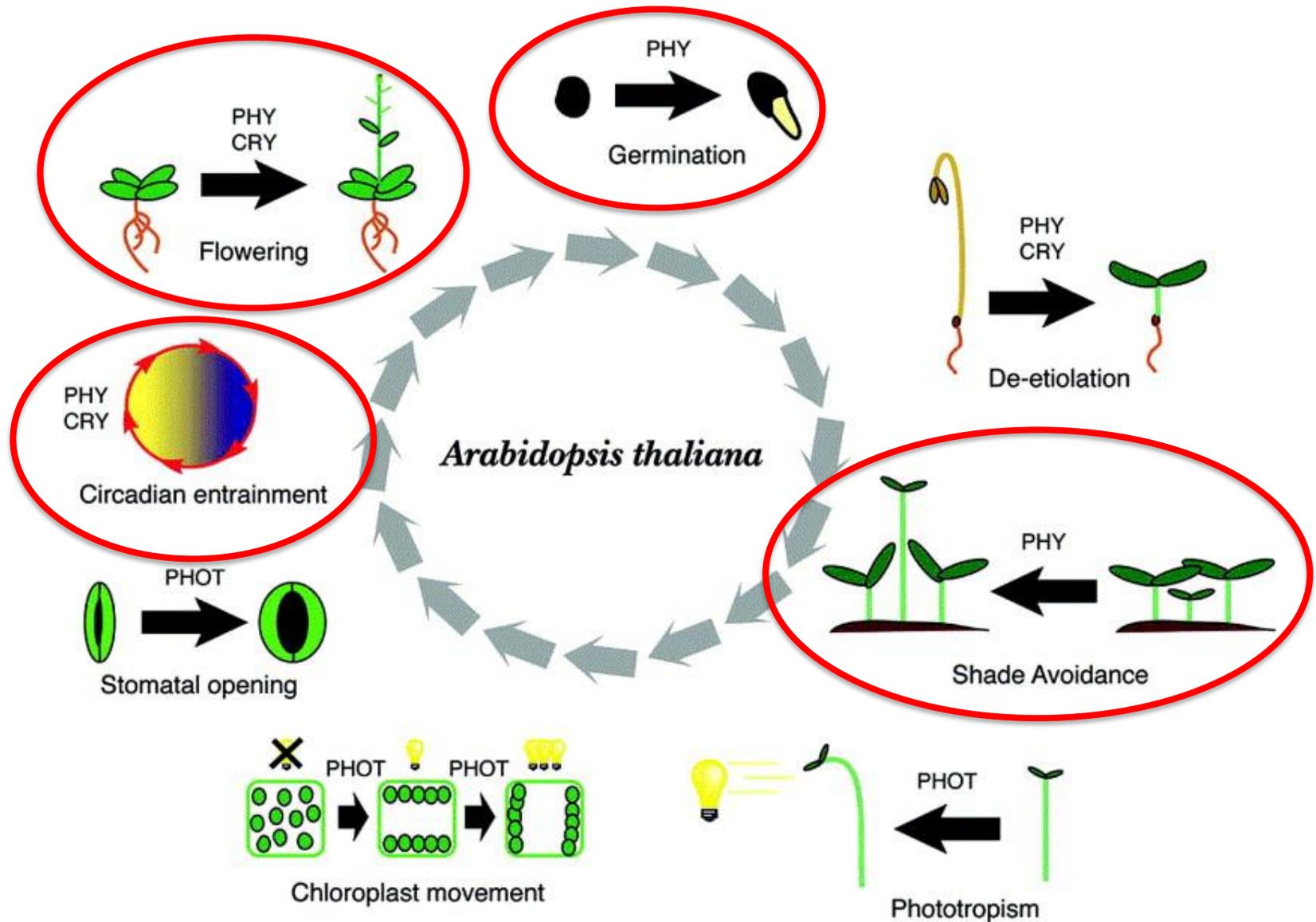
→ Lumière rouge claire



1-4 : Rôle des phytochromes dans le développement des plantes



Des actions multiples à différentes étapes de la vie de la plante



Le temps de réponse peut être très variable

Varie de quelques minutes à plusieurs semaines

Dépend des voies de signalisation en aval

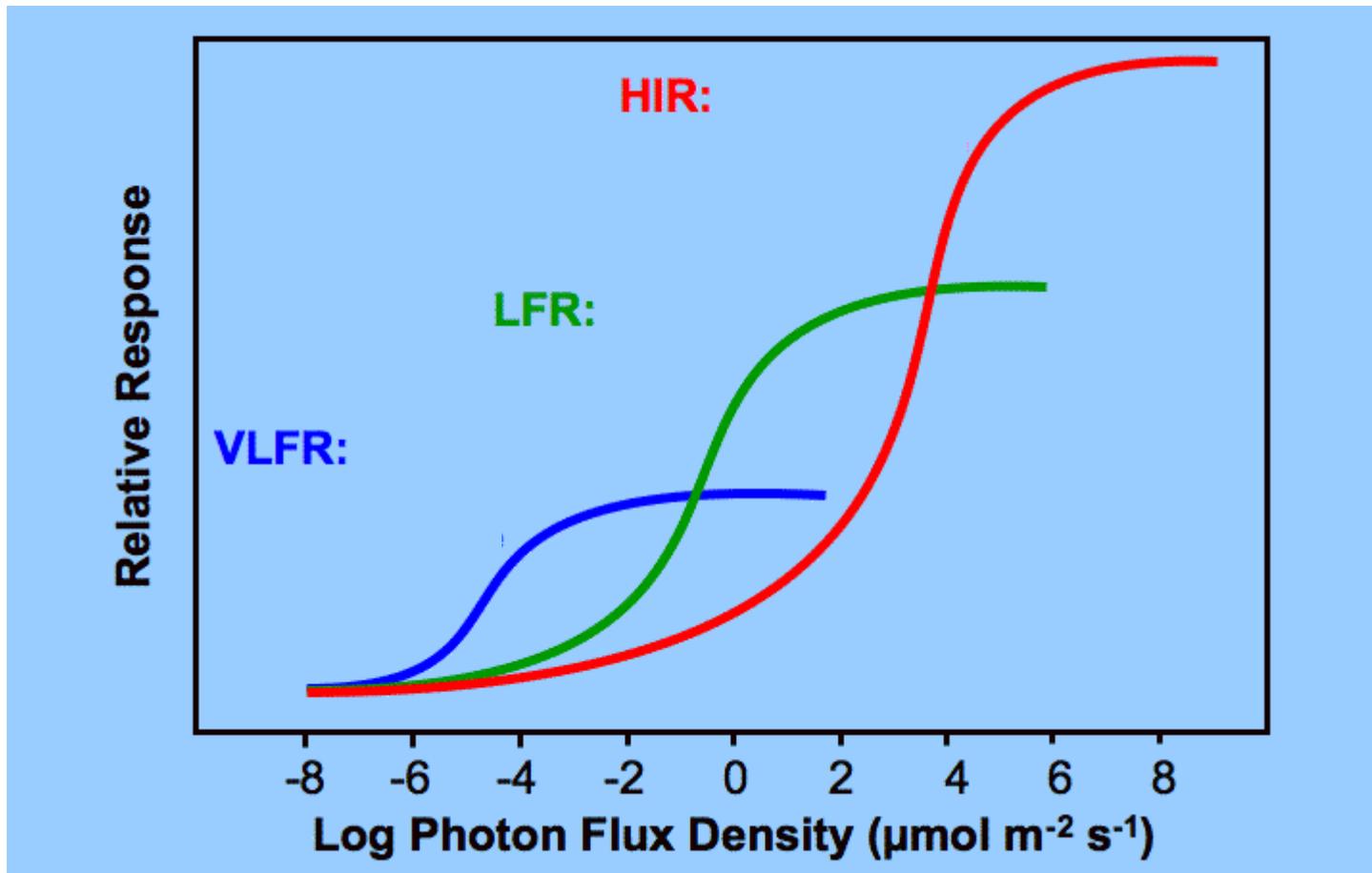
Exemples

→ **Inhibition de l'élongation** de l'hypocotyle par la lumière rouge = quelques minutes

→ **Induction florale** = quelques semaines

La sensibilité des réponses varie également en fonction de l'intensité lumineuse

- HIR = High Irradiance Response (floraison)
- LFR = Low Fluence Response (dé-étiolement)
- VLFR = Very Low Fluence Response (germination)

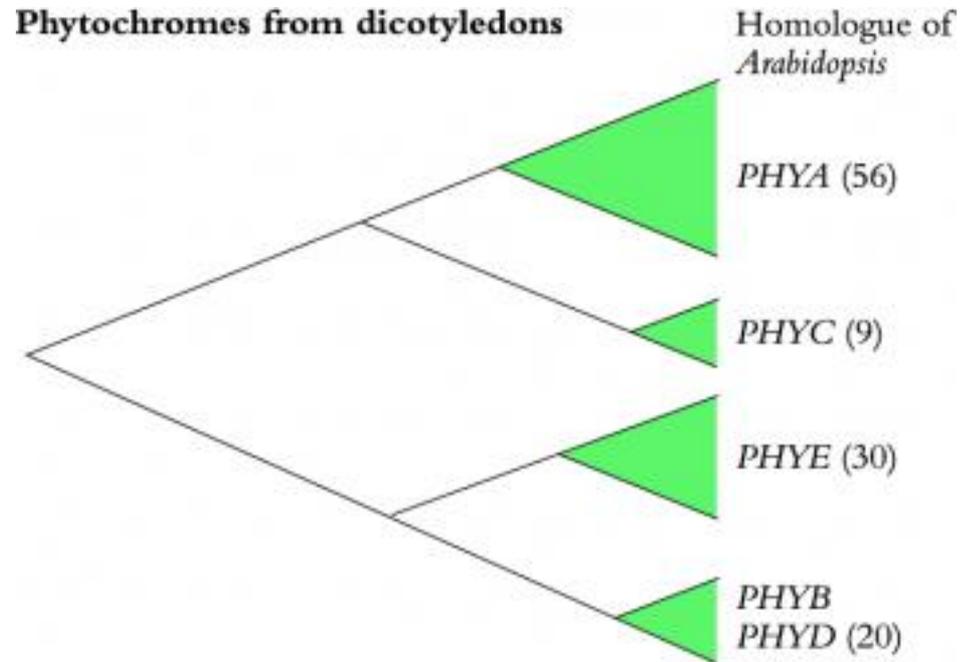


1-4-1 Diversité des phytochromes

→ Une famille multigénique:

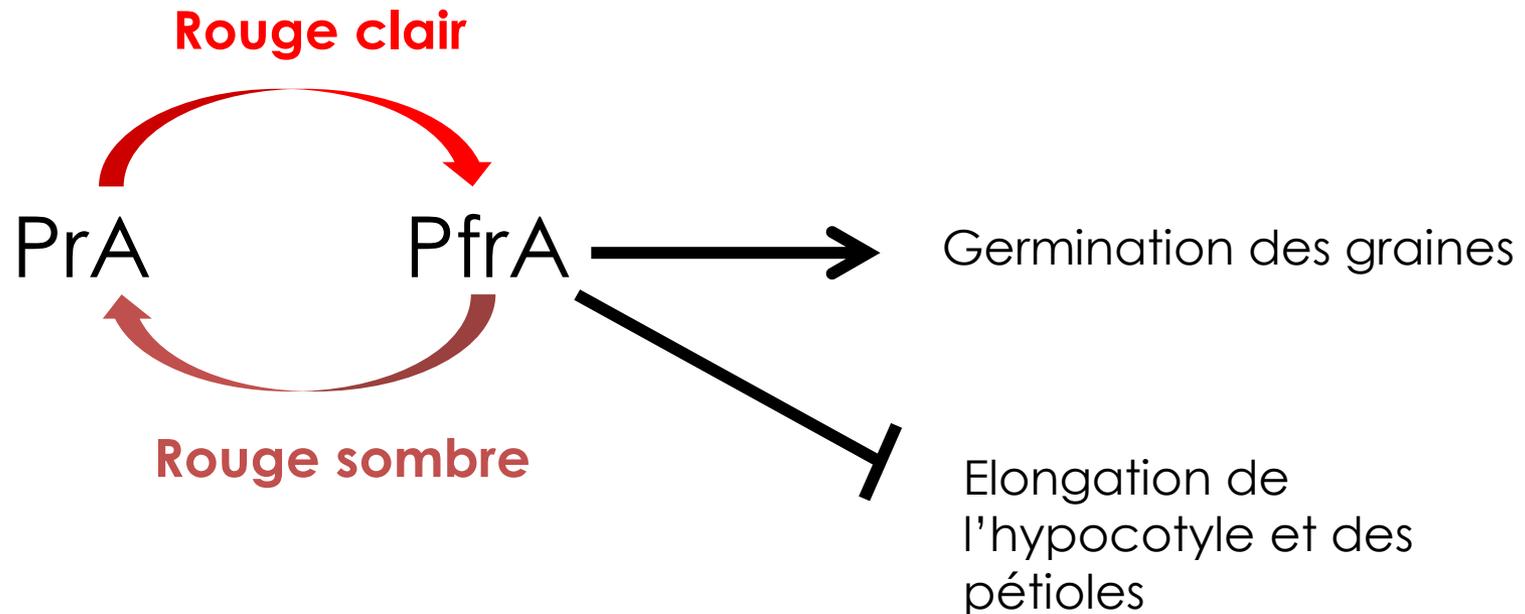
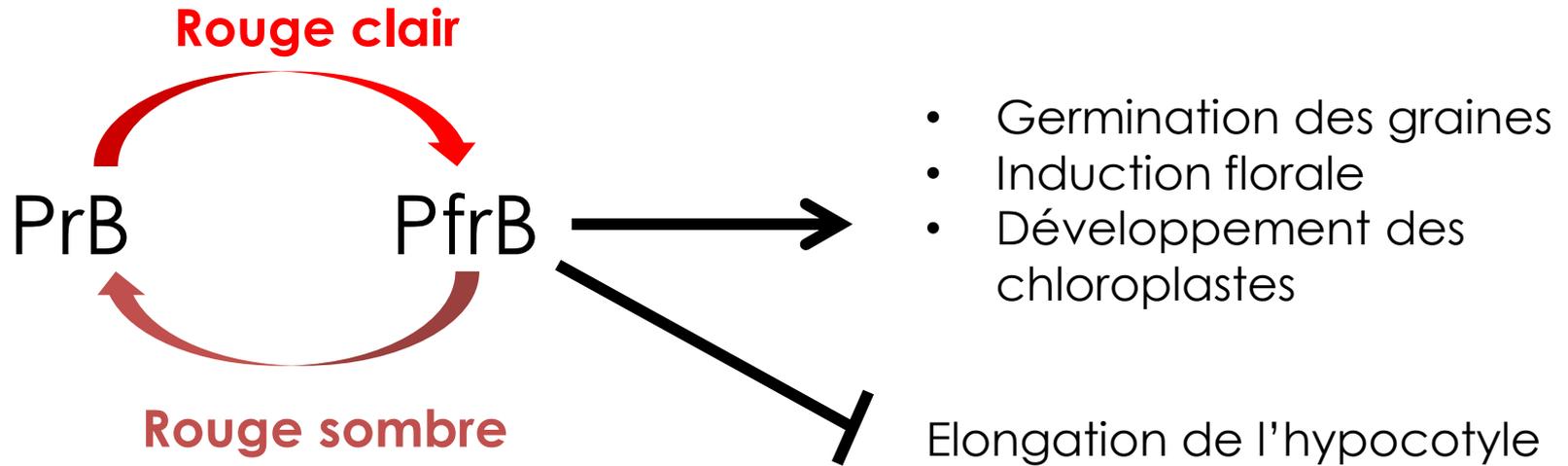
Un même chromophore, même spectre d'absorption mais des apoprotéines différentes.

Changement de végétation au Crétacé supérieur



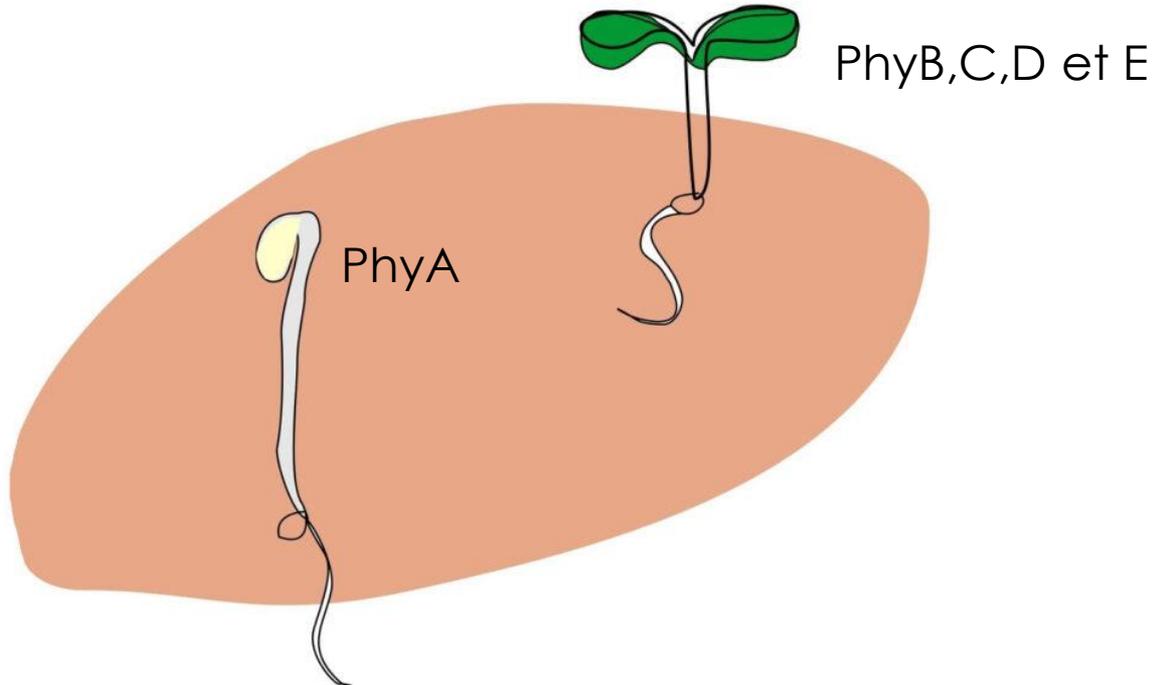
130 Millions années

Diversité d'action des phytochromes :



PHY A: Forme prédominante dans les graines et les plantes étiolées (obscurité) et aux très faibles irradiations (exemple crépuscule)

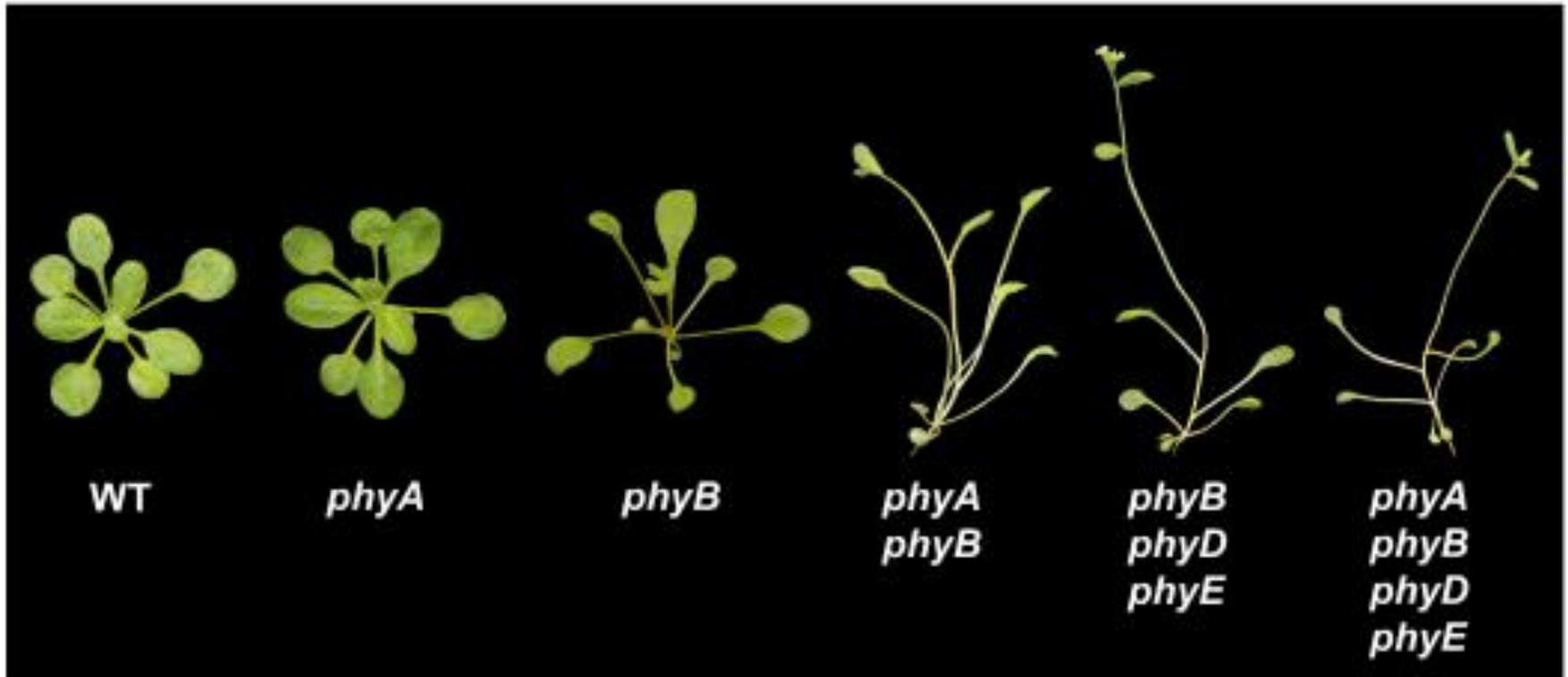
**Plante dé-étiolée
Photomorphogénèse**



**Plante étiolée
Skotomorphogénèse**

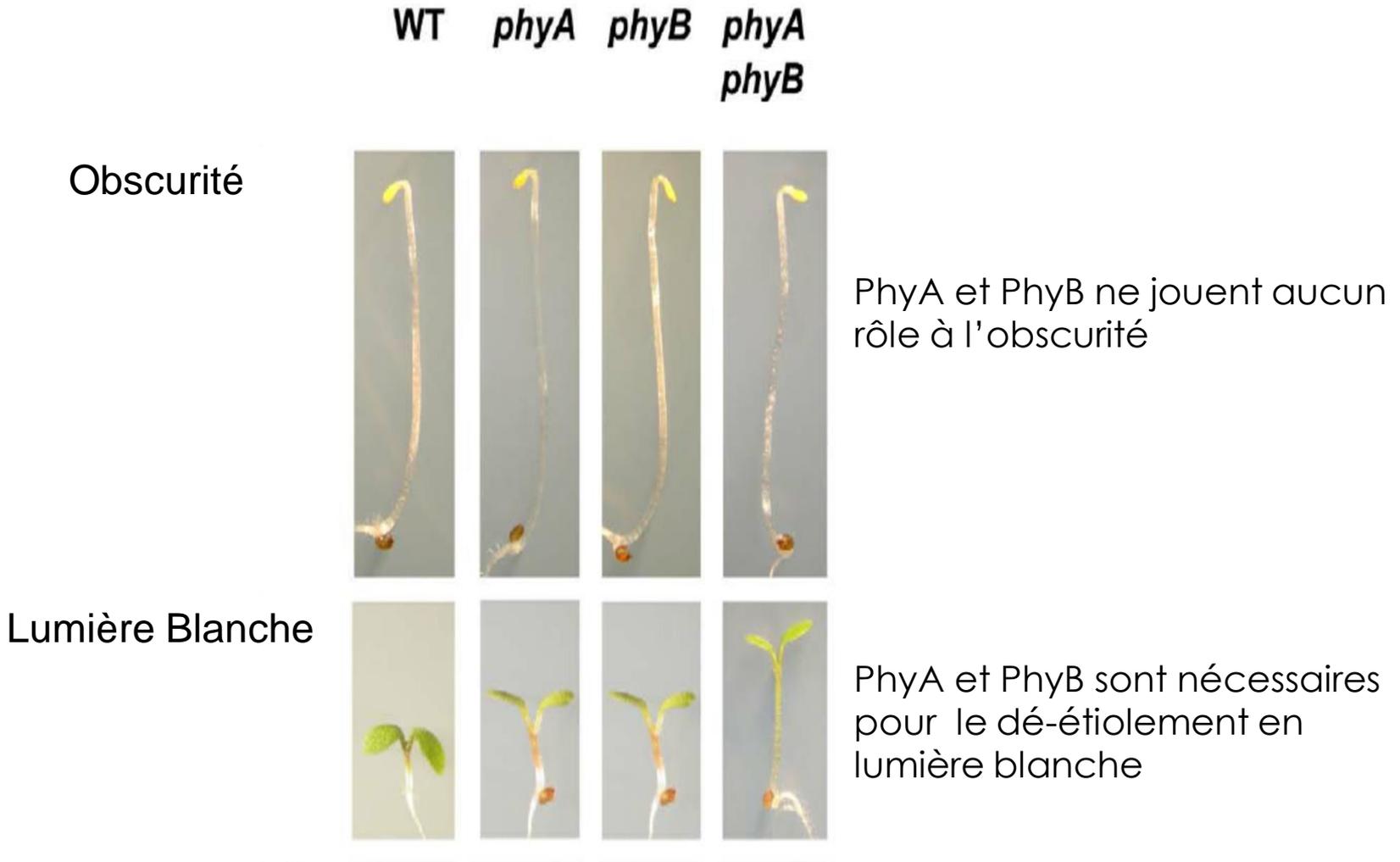


Fonction redondante des Phytochromes



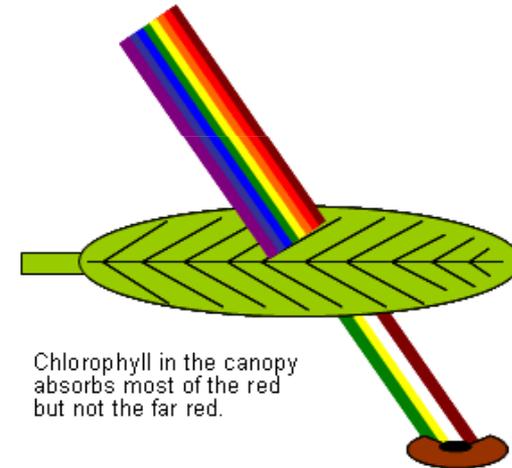
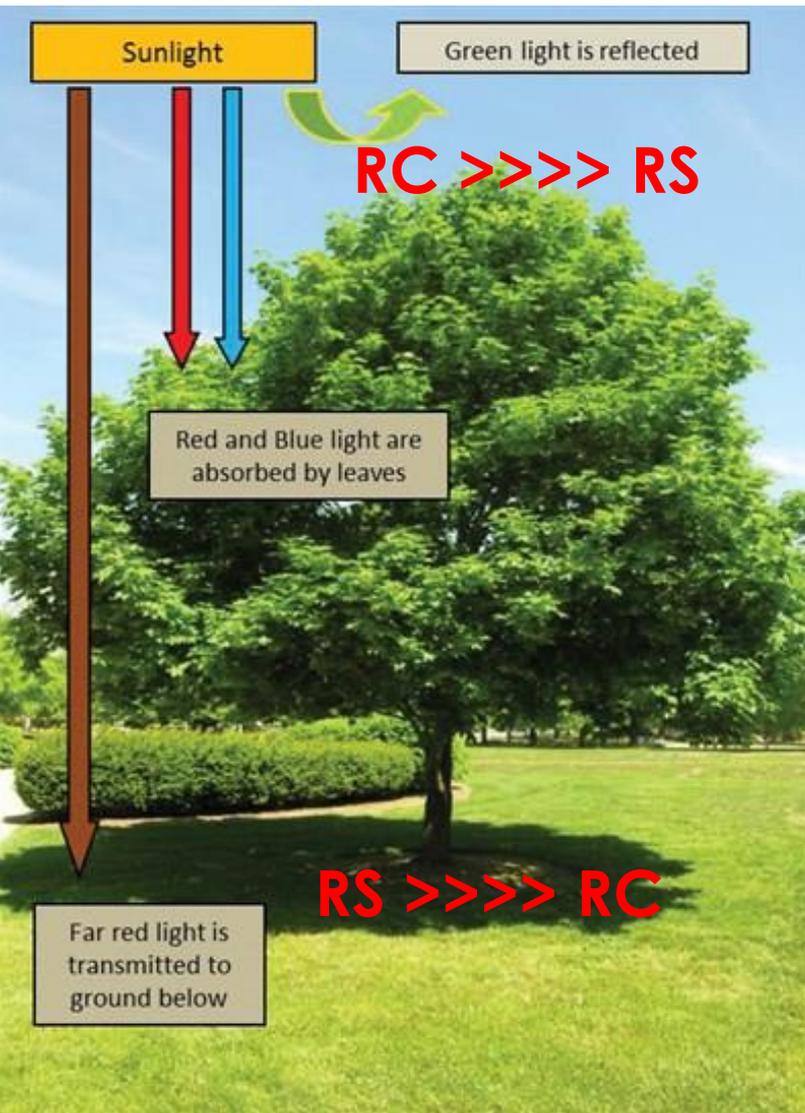
Gamme de phénotypes des mutants de Phytochromes

Actions de PhyA et PhyB



→ PhyA et Phy B ne sont pas redondants

1-4-2 : la germination



La distinction entre la lumière RC et RS, permet de **prévenir une germination à l'ombre d'autres plantes** dans des conditions non-optimales

1-4-3 : Réponse d'évitement de l'ombre : « Shade Avoidance Response (SAR) »

- Elongation de la tige
- Floraison avancée

Plante en plein soleil

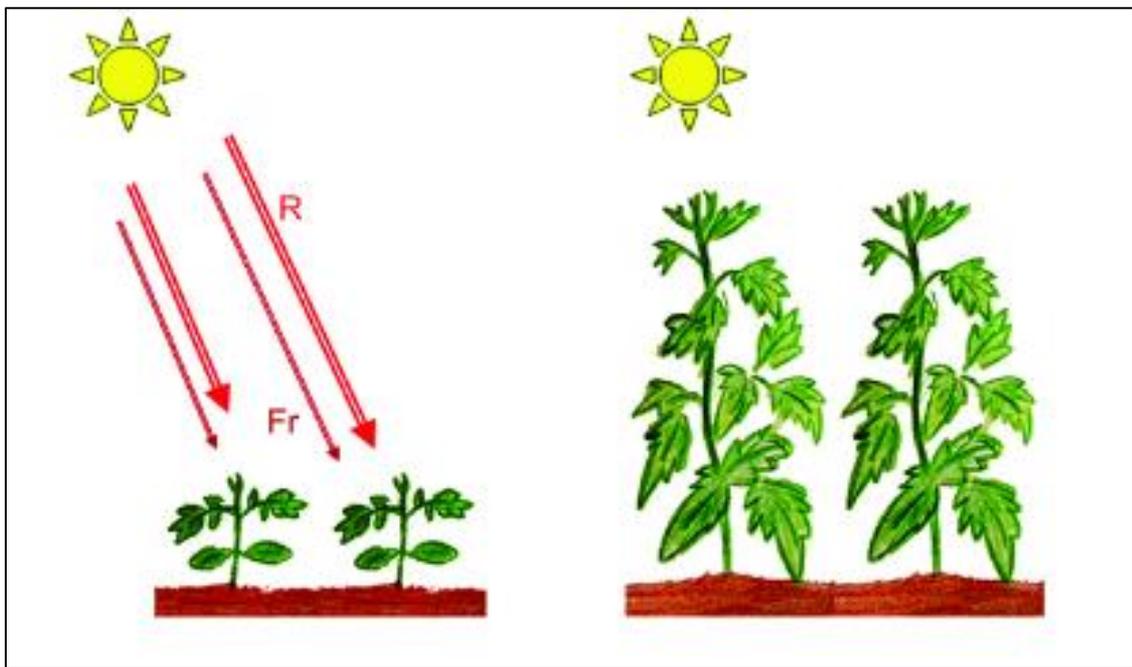


Plante à l'ombre

→ Positionnement par rapport aux plantes voisines

Plein soleil
enrichissement
en Rouge clair

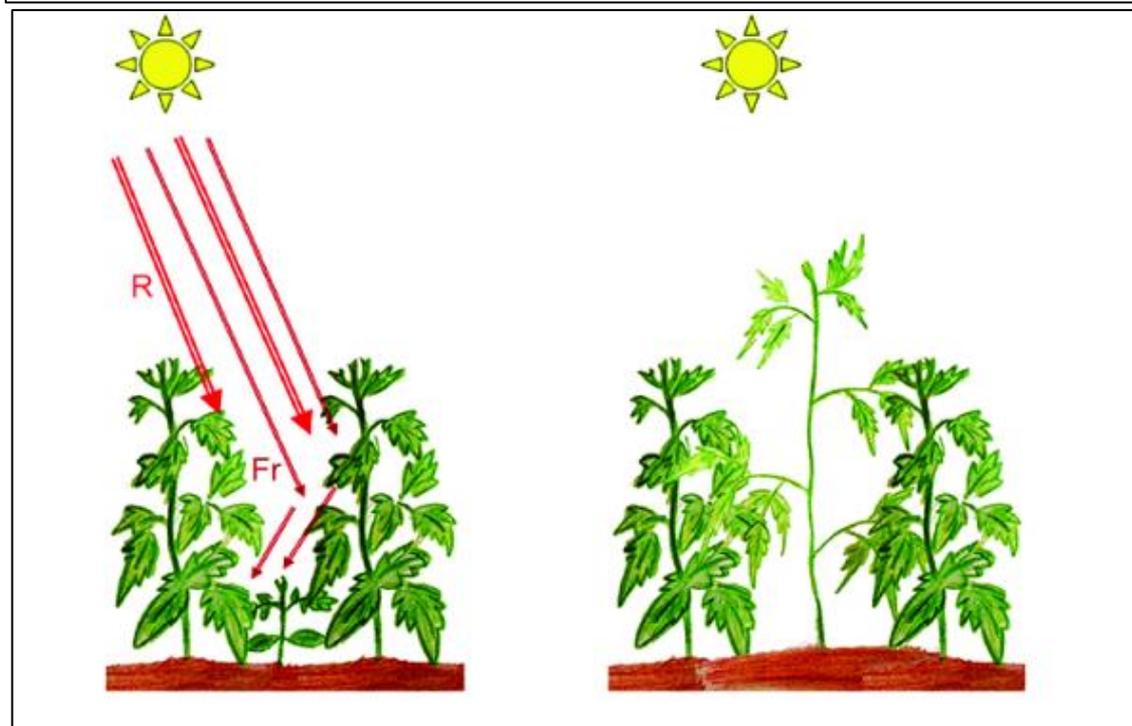
RC >>> RS



Ombre
Enrichissement en Rouge
sombre

RS >>> RC

→ Evitement de l'ombre



Le phytochrome est un **inhibiteur** de la réponse « SAR »
en condition lumineuse optimale

WT

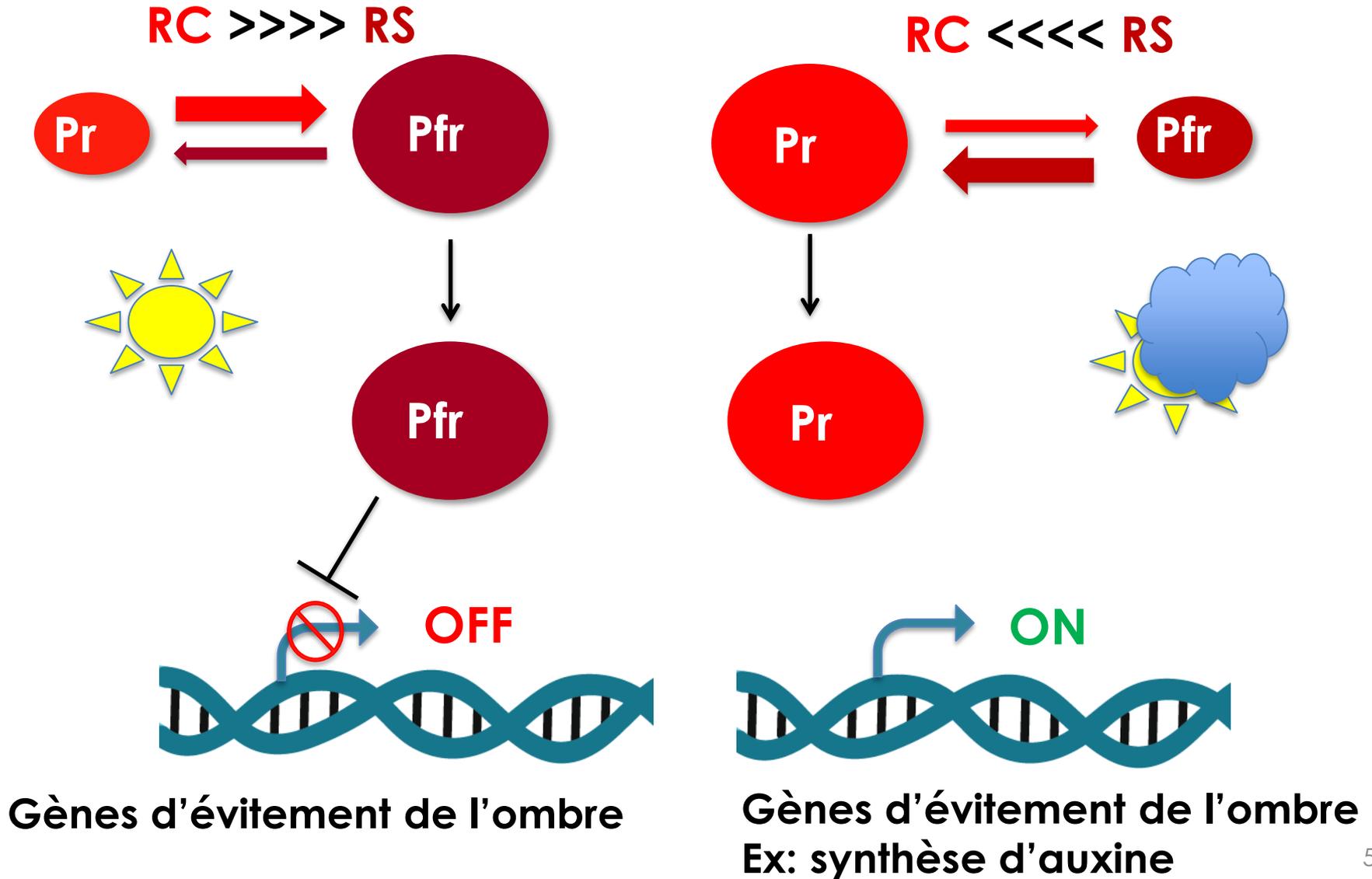


Mutant *phy*

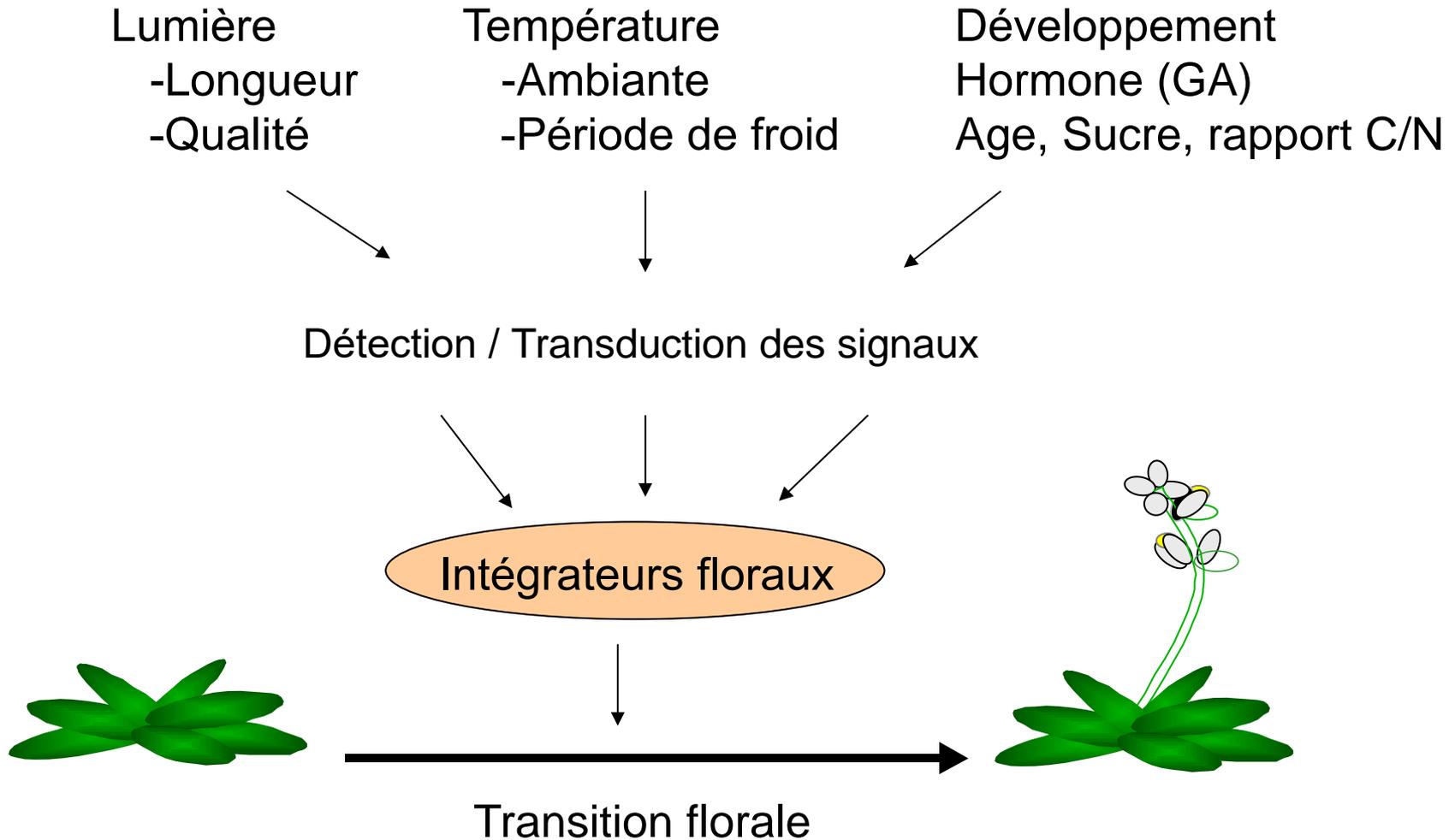


Phénotype d'une plante de type sauvage (WT) et d'un mutant de
perte de fonction *phy*

Le phytochrome est nécessaire pour **inhiber** la réponse « SAR »



1-4-4: Phytochrome et Induction florale



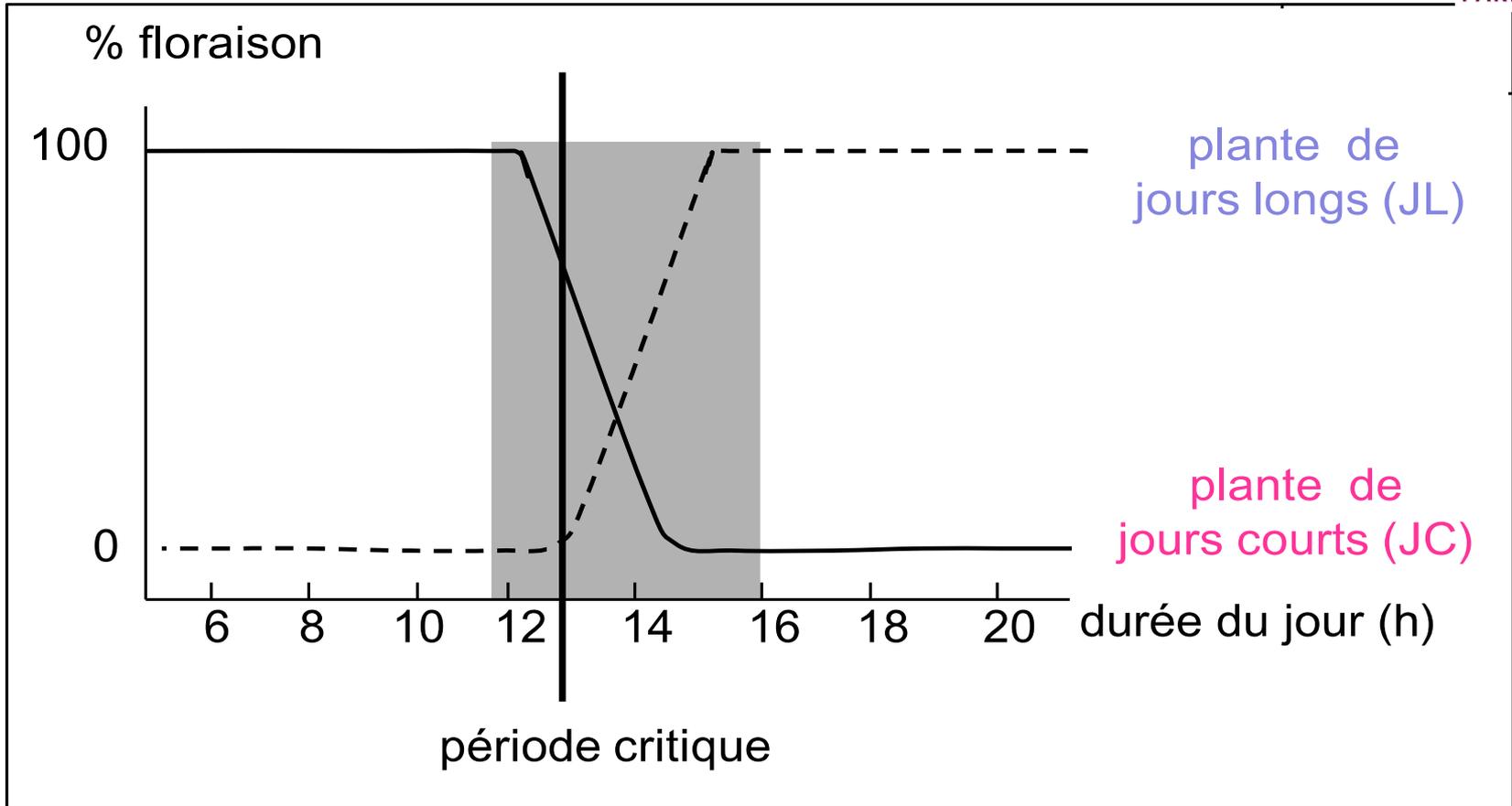
photopériode = longueur respective de la phase lumineuse (héméropériode) et de la phase obscure (scoto- ou nyctiopériode) au cours d'un cycle de 24h

= repère parfait à une même date de l'année

Action souvent conjointe avec la température

photopériodisme : sensibilité d'un mécanisme aux variations de la photopériode (au cours des saisons).

(Garner et Allard, 1920)

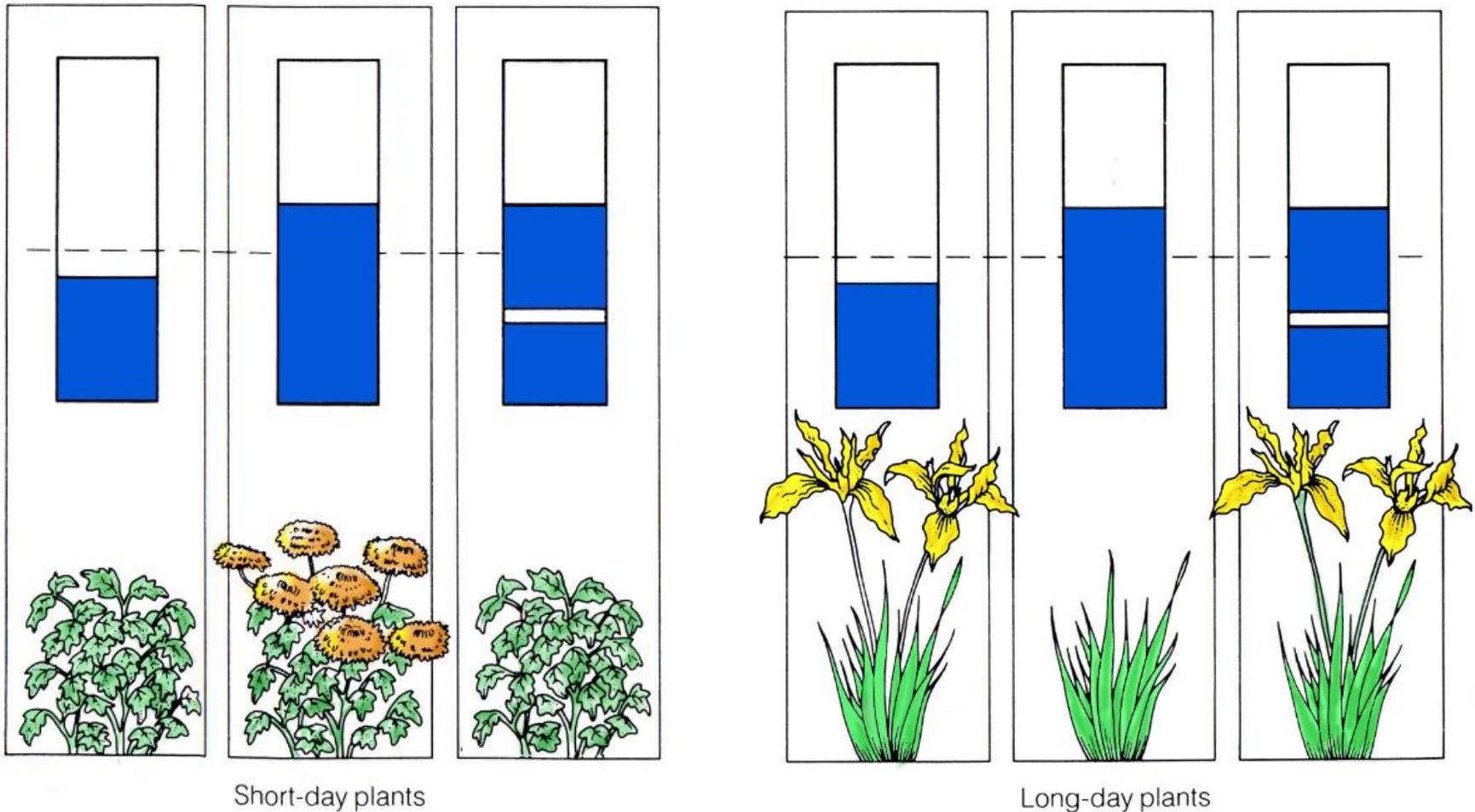


Classement des Espèces

Classification	Conditions pour l'induction florale	Exemples
Espèces de Jours Longs (JL)	Durée du jour > Période critique	Iris, Pois, Arabidopsis
Espèces de Jours Courts (JC)	Durée du jour < Période critique	Riz, soja, caféier, Chrysanthème...
Espèces Indifférentes	Indépendante de la photopériode	Tomate, Pomme de terre
Espèces Aphotiques	Obscurité	Jacinthe, Tulipe

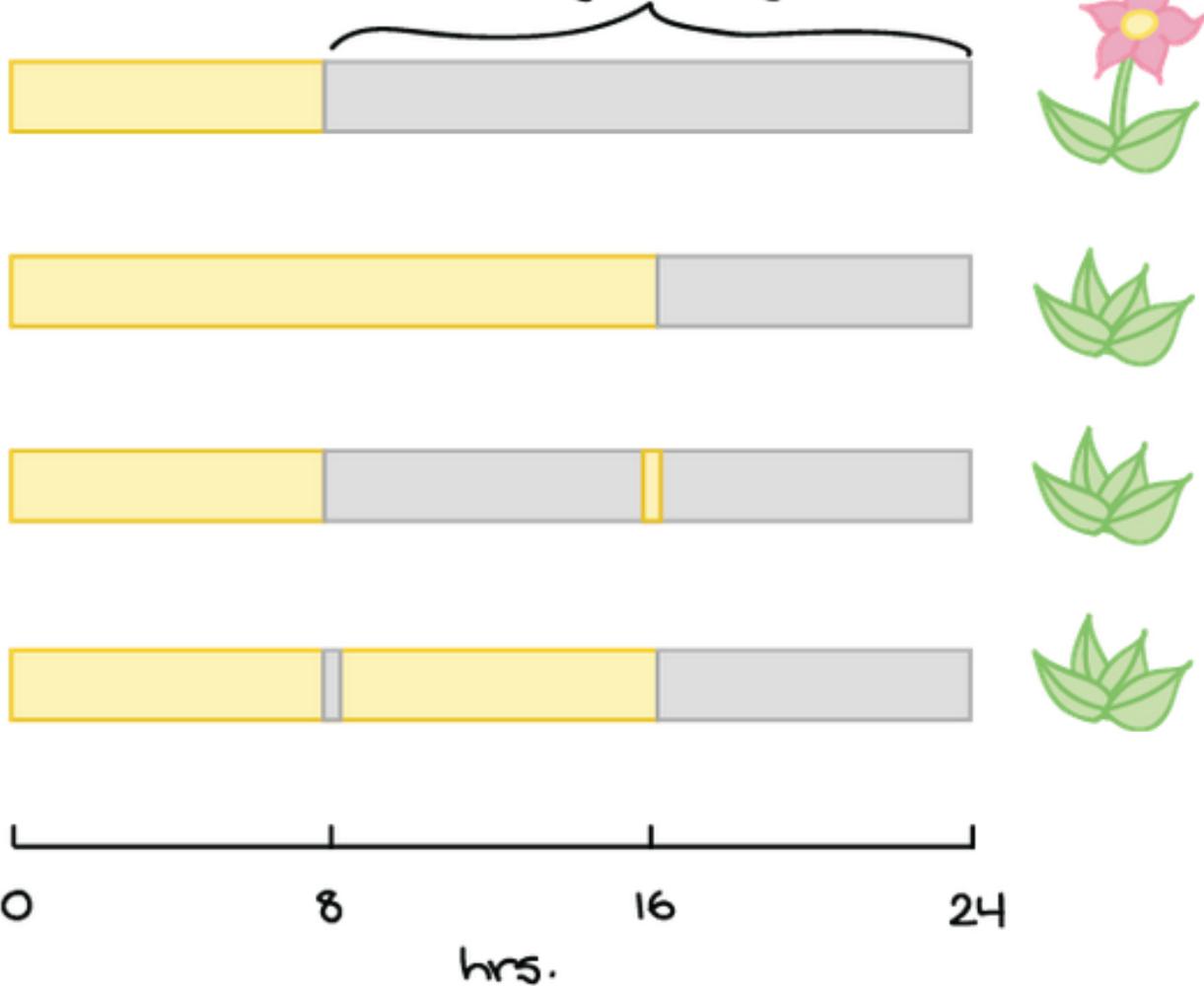


Mise en évidence du rôle de la photopériode : interruption de la nuit



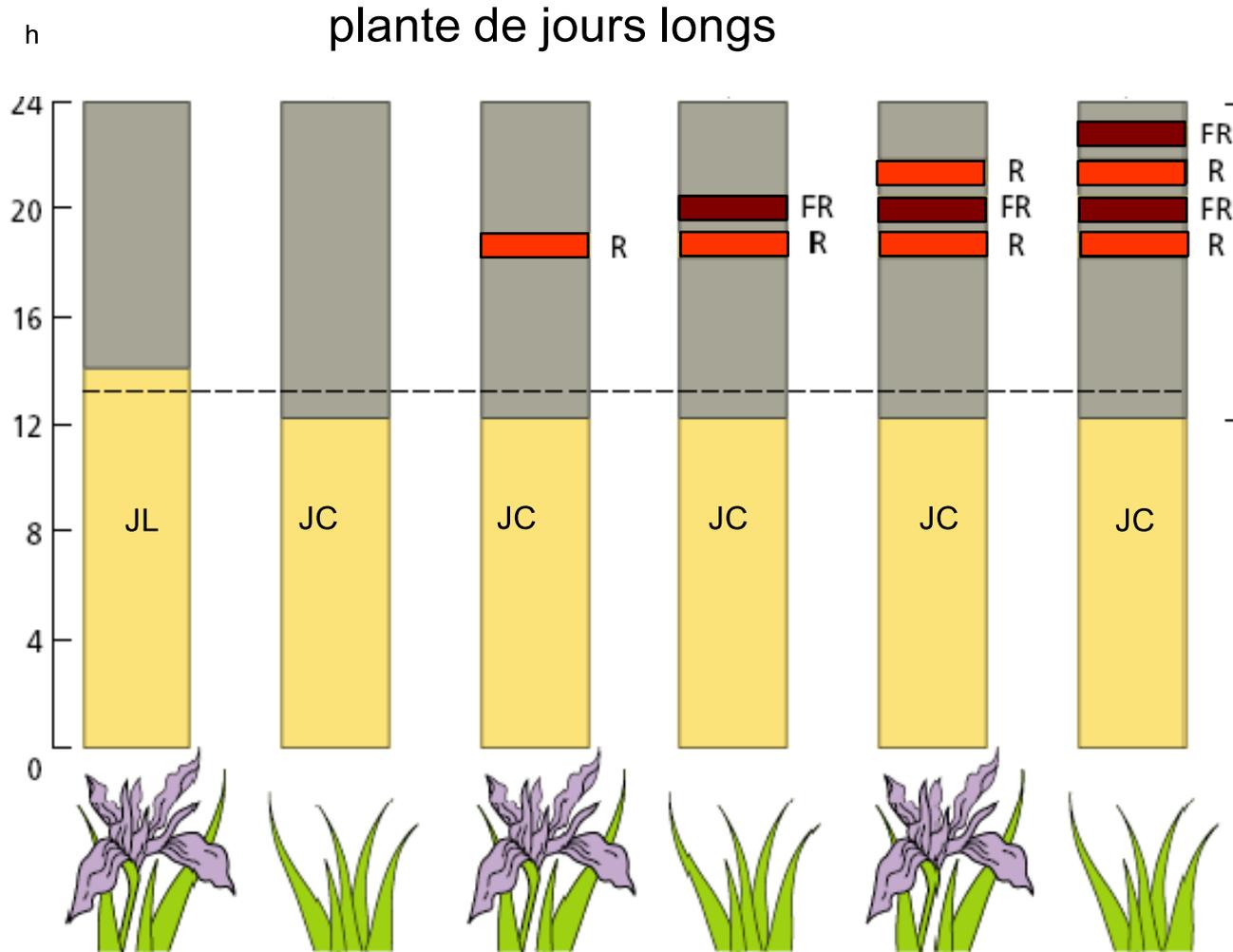
CCL: les plantes perçoivent la durée de la nuit

Critical night length: 16 hrs.



Une interruption du jour ne change rien

La perception de la photopériode dépend des **phytochromes**



R = rouge clair (660 nm)

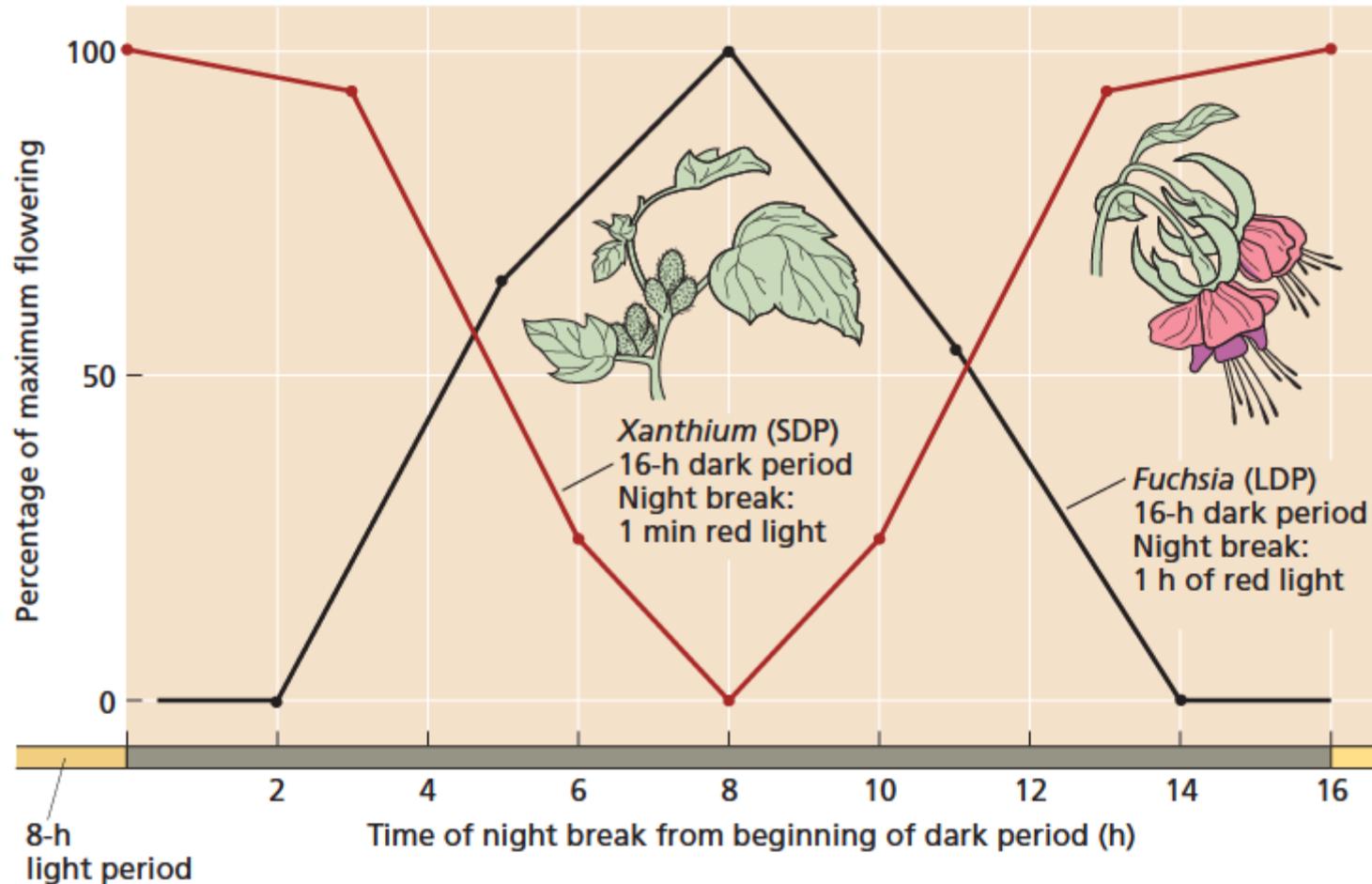
FR = rouge sombre (720 nm)

Conclusions :

- Les plantes perçoivent la durée de la nuit et non celle du jour
- Ce sont les phytochromes qui sont impliqués dans la perception de la lumière

Comme les plantes perçoivent-elles la durée de la photopériode?

En fonction de la période d'interruption de la nuit, la réponse n'est pas la même.



→ Donc la sensibilité à la lumière n'est pas la même au cours du temps sur une période de 24h

Comment les plantes perçoivent-elles la durée de la photopériode?

Rythme sur
une période
de 24H



Rythme
Circadien

L'horloge circadienne

Tous les organismes régulent leur comportement et leur métabolisme sur un cycle de 24h (cycle circadien : *circa* = 'à peu près' *dies* = 'journée')

Exemples:

- Les cycles d'éveil et de sommeil d'une personne
- Le cycle d'ouverture et de fermeture d'une fleur





The 2017 Nobel Prize in Physiology or Medicine



Jeffrey C. Hall
Born in New York, USA
in 1945



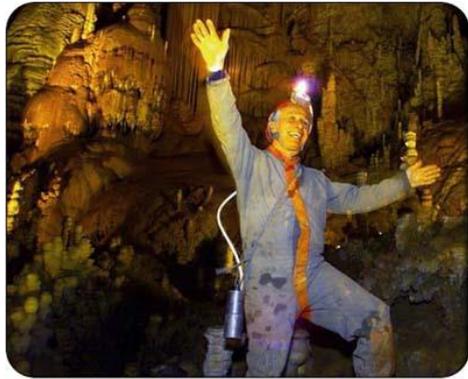
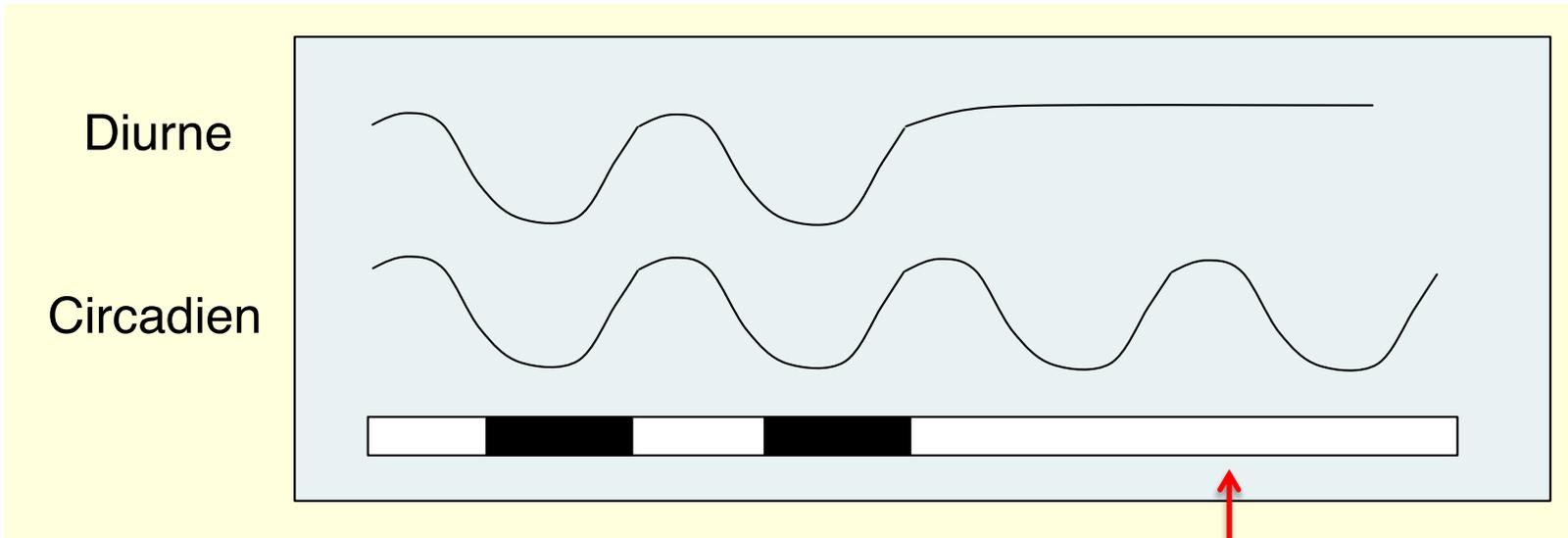
Michael Rosbash
Born in Oklahoma City, USA
in 1944



Michael W. Young
Born in Miami, USA
in 1949

**for their discoveries of mechanisms controlling
circadian rhythms**

WWW.NEWS.CN



Siffres Cave Experiment in Texas, 1972. He emerged after 179 days, but he thought he had been in the cave for only 151 days

Période de « free-run »

Le rythme se décale de 1h =
périodicité de 25h

Des mécanismes intégrés.

Exemple de la lumière

