

## **Résumé des réponses moléculaires des plantes aux stress abiotiques**

### **1. Présentation générale**

Tous les organismes subissent des modifications/perturbations de leurs conditions de vie, liées par exemple à des changements de leur environnement. Ces stress biotiques et abiotiques peuvent induire un **dysfonctionnement cellulaire** allant jusqu'à la mort des cellules.

Différents stress (liste non exhaustive) :

- Stress physiques : déshydratation (dessiccation), température élevée ou gel, choc osmotique, variation de pH, conditions de lumière, rayonnement UV, radioactivité, traitements mécaniques
- Stress chimiques : salinité, métaux lourds, effet de l'ozone, déséquilibre de la balance de minéraux nutritifs
- Agents chimiques : métaux de transition, analogues d'acides aminés, inhibiteurs de l'expression génique, alcools, herbicides, pesticides organophosphorés, agents oxydants, chélatants (salicylate, hydroxyquinoline), sulfhydryles (iodoacétamide, diamide), tératogènes (coumarine, pentobarbiturique)
- Molécules qui modifient le métabolisme énergétique : arsénite de sodium, azide, ménadione
- Stress physiologiques : hypoxie, anoxie, carence nutritive, infection virale, blessure, fièvre

Il existe des mécanismes cellulaires de défense contre cette atteinte à l'intégrité des cellules et /ou des protéines.

Parmi les **mécanismes de défense ou résistance ou tolérance aux stress** des cellules, l'un des plus universels est une **modification du profil d'expression des gènes codant des protéines spécialisées**.

En particulier, il existe une réponse appelée "**réponse au choc thermique**" (dénomination historique qui s'applique à tous les types de stress et pas seulement à la chaleur).

Il en résulte une augmentation de la la synthèse de protéines particulières **protectrices** parmi lesquelles :

- Les **LEAP** : "**Late Embryogenesis Abundant Proteins**" - là aussi, dénomination historique
- Les **HSP** : "**Heat Shock Proteins**" - protéines de choc thermique

D'autres protéines de **signalisation** interviennent dans les mécanismes de **régulation** mis en place en réponse aux stress : par exemple la **calmoduline** ou les **protéines**.

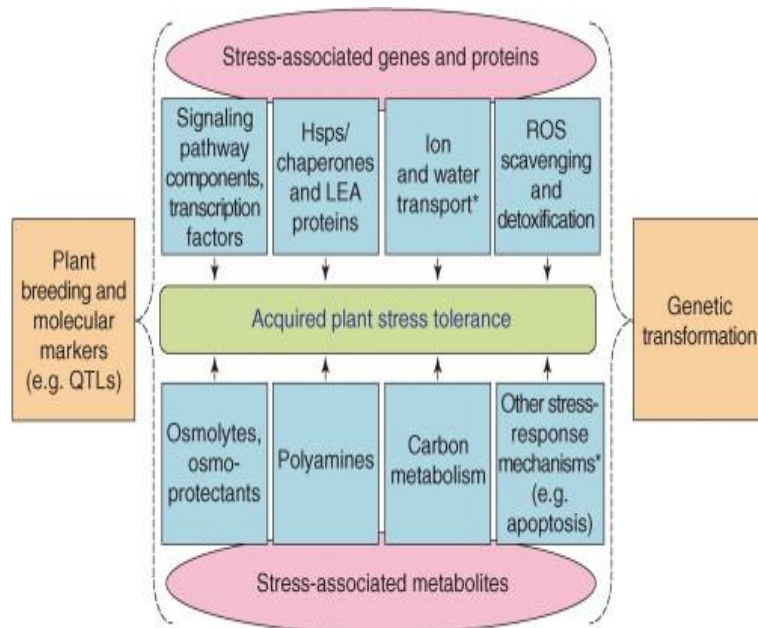
La **résistance** des plantes au stress abiotiques est un caractère multigénique qui dépend de la **combinaison** d'un grand ensemble de gènes, de protéines et de voies métaboliques qui **agissent de concert**.

Les changements (tant qualitatifs que quantitatifs) au niveau des protéines en réponse aux stress, permettent une **modulation des voies métaboliques** et donc une meilleure protection de l'organisme.

Ces éléments démontrent que les **plantes ont développé des mécanismes cellulaires de réponse aux stress particulièrement flexibles qui leur permettent de s'adapter** efficacement à ces stress.

La tolérance des plantes aux stress peut **être aussi acquise** par une combinaison de diverses approches expérimentales :

- l'ingénierie génétique
- la sélection / reproduction
- l'utilisation de marqueurs génétiques
- le repérage de loci de caractères quantitatifs (QTL - "**quantitative trait loci**")



Current Opinion in Biotechnology

Source : Vinocur & Altman (2005)

Légende de la figure ci-dessus :

- HSP : *heat shock proteins*
- LEA : *late embryogenesis abundant*
- ROS : *reactive oxygen species* (espèces réactives de l'oxygène)

De **nombreuses molécules autres** que l'ADN (les gènes) et les protéines interviennent dans la régulation des différentes formes de réponses aux stress abiotiques. En voici quelques **exemples**.

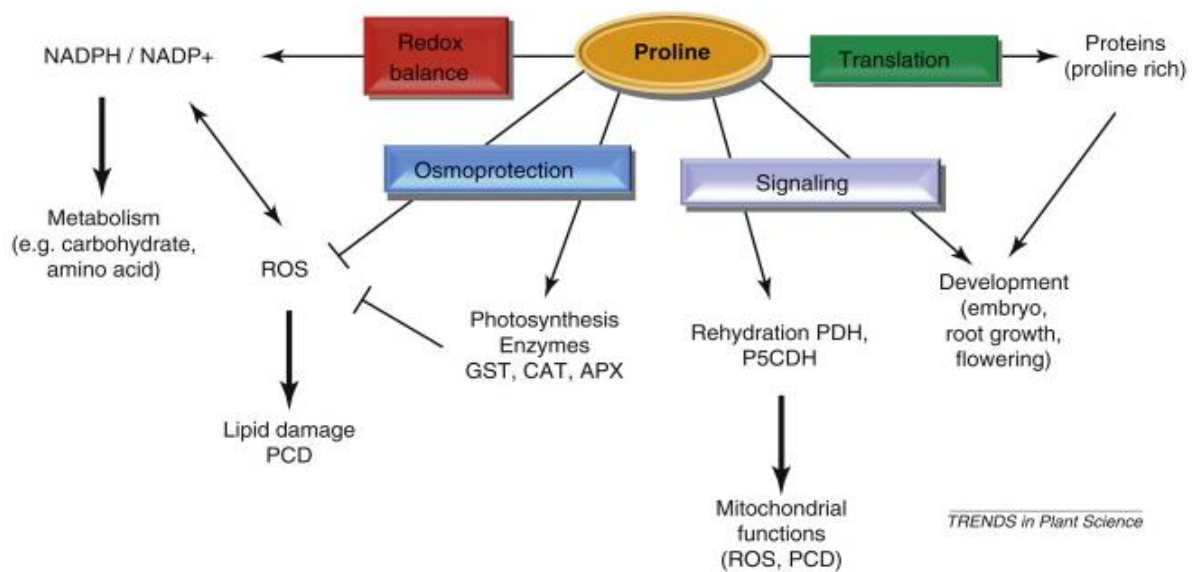
a. Des **osmoprotectants** s'accumulent lors d'un **stress lié à la sécheresse** :

- des sucres tels les oligosaccharides de la famille du raffinose (stachyose - galactinol), le sucrose, le tréhalose, le sorbitol, l'ononitol, le mannitol, les fructanes ;
- des acides aminés : la **proline** en particulier ;
- des amines telles la glycine bêtaïne et les polyamines (putrescine - spermidine - spermine).

La **proline** a de très nombreuses fonctions chez les plantes :

- synthèse protéique
- osmolyte
- maintien du pouvoir rédox
- régulation du développement
- acteur du réseau de signalisation métabolique contrôlant le fonctionnement mitochondrial

Légende de la figure ci-contre :

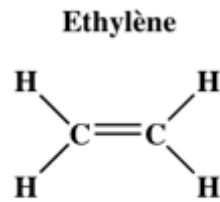


Source : Szabados & Savouré (2010)

- APX : ascorbate peroxydase
- CAT : catalase
- PCD : "*programmed cell death*" (apoptose)

b. Une molécule extrêmement simple comme l'oxyde nitrique (NO) impliquée dans les réponses aux stress induits par la lumière, la gravité, les rayonnements UV-B, les conditions d'hypoxie, les blessures mécaniques, la température, les métaux lourds, les herbicides, la sécheresse, la salinité, ...

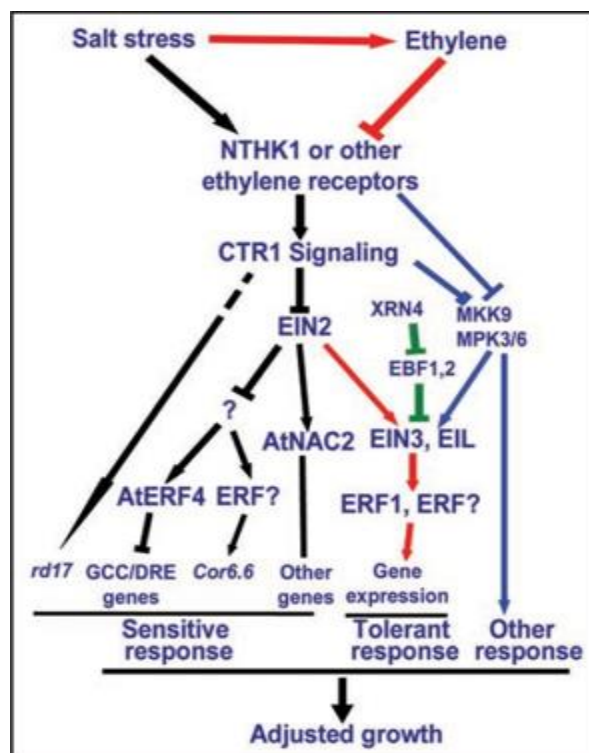
c. L'**éthylène** (ou éthène) est l'alcène (hydrocarbure insaturé) le plus simple et c'est aussi un **gaz**.



*E. Jaspard (2011)*

Cette simplicité structurale lui confère un **très grand nombre de fonctions** dans les réponses aux stress mais également comme hormone végétale (implication dans la germination, les étapes de floraison, la maturation des fruits, la sénescence ...).

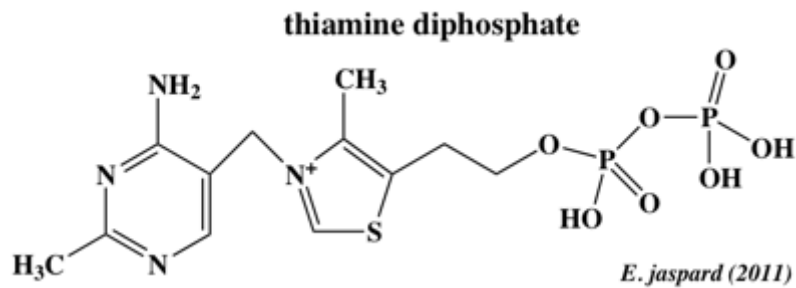
La **voie de signalisation de l'éthylène** module la réponse des plantes au stress salin à différents niveaux (récepteurs membranaires, composants cytoplasmiques et facteurs de transcription nucléaires). Les signaux sont perçus par la famille des **récepteurs de l'éthylène**, par exemple :



Source : Cao *et al.* (2008)

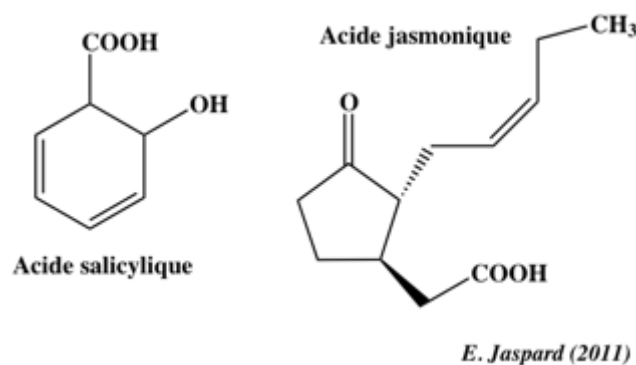
- ETR1, ETR2 : "(Endoplasmic Reticulum)-associated Receptor"
- ERS1, ERS2 : "Ethylene Response Sensor-1"

d. La **thiamine diphosphate** (ou vitamine B1) a un rôle fondamental comme cofacteur enzymatique dans de nombreuses voies métaboliques (**glycolyse**, voie des pentose phosphates, **pyruvate déshydrogénase**, **cycle de Krebs**).



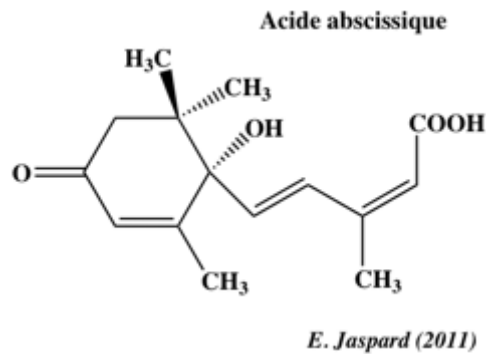
Cependant, il a été montré récemment qu'elle a d'autres fonctions et notamment qu'elle intervient dans la réponse des plantes aux stress biotiques et abiotiques.

e. L'**acide salicylique** (acide 2-hydroxybenzoïque) intervient dans la défense des plantes contre les pathogènes. C'est aussi une phyto-hormone (transpiration, photosynthèse, transport d'ions).



L'**acide jasmonique** intervient dans la réponse des plantes aux blessures (agressions par les herbivores, pathogènes, ...). L'acide jasmonique induit l'activation de facteurs de transcription de gènes codant des inhibiteurs de protéases qui se fixent aux enzymes digestives de certains prédateurs.

f. L'**acide abcissique** ("*abscisic acid*" - ABA) a été identifié en 1963 par F. Addicott et ses collaborateurs, à partir des feuilles de cotonnier. C'est une hormone végétale synthétisée par les racines ou les feuilles (à l'intérieur des **plastés**).



### Exemples de rôles de l'ABA

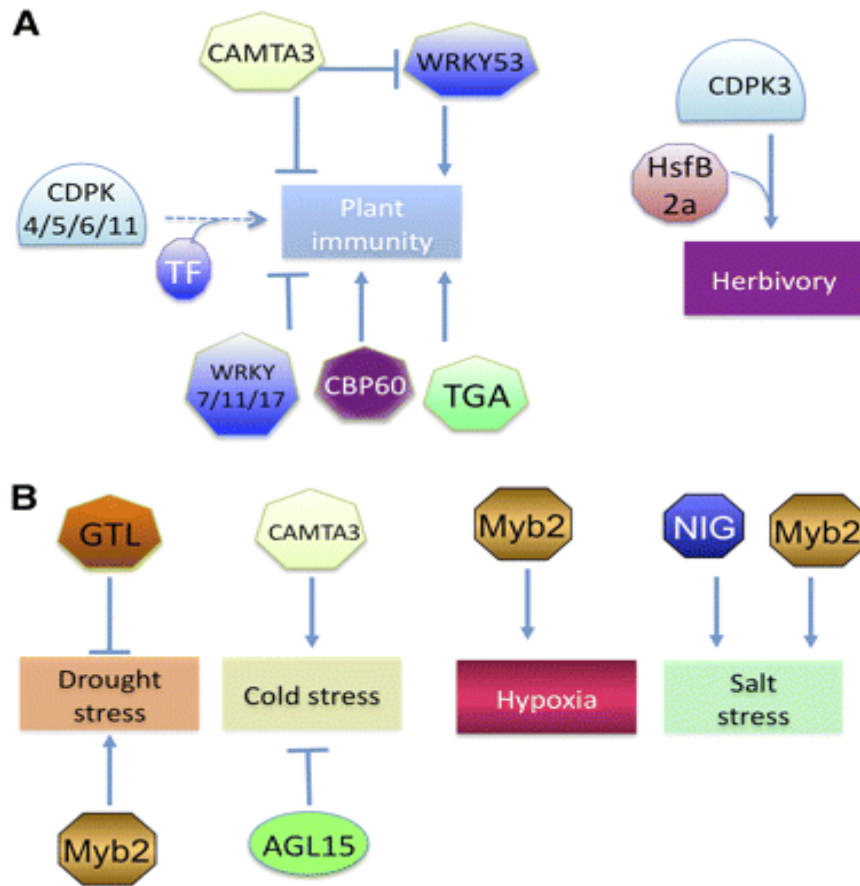
L'ABA est un messenger capital de nombreuses voies de transduction du signal en réponse à des stress biotiques et abiotiques (exemple : limiter le stress hydrique en période de sécheresse).

Autres rôles physiologiques :

- inhibition de la germination des graines
- inhibiteur général de la croissance cellulaire
- régulation de la dormance des bourgeons et des graines
- régulation de l'abscission des feuilles, des fleurs et des fruits
- régulation du fonctionnement des **stomates** en situation de stress

### g. Le calcium et le complexe calcium/calmoduline (CaM)

La figure ci-dessous illustre la régulation **négative** (indiquée par un segment horizontal) et **positive** (indiquée par des flèches) des stress biotiques (figure A) et abiotiques (figure B) par le groupe des facteurs de transcription qui fixent le Ca<sup>2+</sup> ou le complexe Ca<sup>2+</sup>/**calmoduline** (Ca<sup>2+</sup>/CaM). Ligne pointillée : voie non encore complètement élucidée.



Source : Reddy *et al.* (2011)

Cette figure montre :

- que ces facteurs de transcription jouent un rôle clé dans la suppression (régulation négative) de certaines défenses **inappropriées** en réponses à certains stress (exemples : CAMTA3 et certains WRKY abolissent des défenses immunitaires des plantes; les GTL suppriment la résistance à la sécheresse).
- que certains facteurs de transcription interviennent dans les réponses à **différents** types de stress.
- qu'un facteur de transcription peut être **un activateur** (régulation positive) en réponse à un type de stress **et un répresseur** (régulation négative) en réponse à un autre type de stress (exemple : CAMTA3).

Légende de la figure ci-dessus

- *TF* ("*transcription factor*") : facteur de transcription.

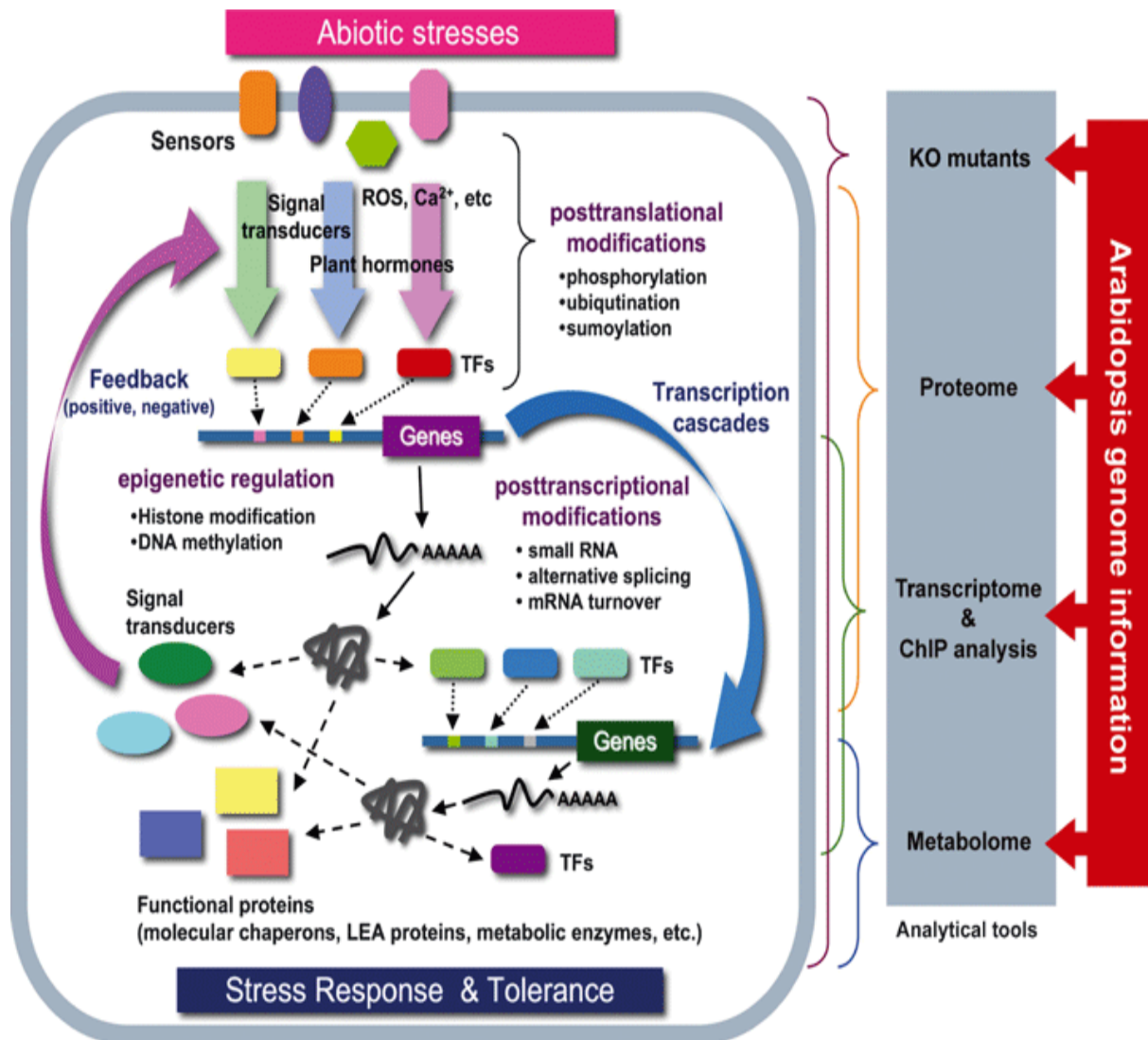


- **CAMTA** ("*CAIModulin-binding Transcription Activator*") : famille de facteurs de transcription activés par la calmoduline.
- **WRKY** : famille de facteurs de transcription ainsi nommés parce qu'ils possèdent un domaine de fixation à l'ADN (du côté N-terminal) qui contient, une ou deux fois, la séquence en acides aminés (quasi invariante) WRKY.
- **CDPK** : protéines kinases calcium dépendantes spécifiques des plantes.
- **HsfB** ("*heat shock transcription factor*") : famille de facteurs de transcription trimériques avec un domaine de fixation à l'ADN qui reconnaît la séquence répétée (nGAAn) et un domaine impliqué dans l'oligomérisation. Ils sont impliqués dans la réponse dite "de choc thermique" et la synthèse d'HSP ("*heat shock proteins*"). Il existe 3 classes (A, B et C).
- **NIG** ("*NaCl - Inducible Gene 1*") : facteur de transcription qui contient un motif "*EF-hand*". Ce facteur de transcription se fixe à la séquence CANNTG ("*canonical E-box element*") trouvée dans le promoteur d'un grand nombre de gènes impliqués dans la réponse au stress salin.
- **MYB2** : famille de facteurs de transcription impliqués dans la réponse au stress salin et hydrique.
- **CBP60** ("*calmodulin-binding protein 60*") : Il existe plusieurs isoformes (CBP60a à CBP60g). CBP60g est un facteur de transcription qui intervient dans la production d'**acide salicylique** en réponse aux **MAMPs** ("*microbe-associated molecular patterns*" - exemple : flg22, un fragment de la flagelline bactérienne).
- **TGA** ("*TGACG motif-binding factor*") : un membre de la famille de facteurs de transcription bZIP ("*basic leucine zipper*"), impliqué dans la résistance systémique acquise, dépendante de l'acide salicylique, des plantes, en réponse aux pathogènes biotrophiques.
- **GTL** ("*GT element binding proteins*") : famille de facteurs de transcription qui fixent des régions de l'ADN dites "*GT element*" (séquence GGTTAA). Les "*GT elements*" sont des éléments agissant en *cis*, très dégénérées, avec des séquences riches en A/T.
- **AGL15** ("*AGAMOUS-like 15*") : membre de la famille de facteurs de transcription qui contiennent un domaine N-terminal "*MADS*". AGL15 est préférentiellement exprimé dans les cellules embryonnaires de plantes. L'acronyme "*MADS*" vient de « *minichromosome maintenance1* » (MCM1, *Saccharomyces cerevisiae*), « *Agamous* » (*Arabidopsis thaliana*), « *Deficiens* » (*Antirrhinum majus*) et « *serum response factor* » (SRF, *Homo sapiens*).

## **2. Modèle général de la réponse aux stress abiotiques chez les plantes**

Les cellules des plantes reçoivent des signaux *via* maints "senseurs" (peu ou pas encore connus) et ces signaux sont transduits *via* de nombreuses voies de signalisation dans lesquelles interviennent des seconds messagers, des hormones, des transducteurs du signal et des régulateurs de la transcription.

Les gènes inductibles par les stress sont directement régulés par de nombreux "signaux de stress". Certains gènes inductibles par les stress sont régulés par des **facteurs de transcription** ("TFs" dans la figure ci-dessous) dont la transcription est elle-même induite par les stimuli liés aux stress (cascade de transcription).



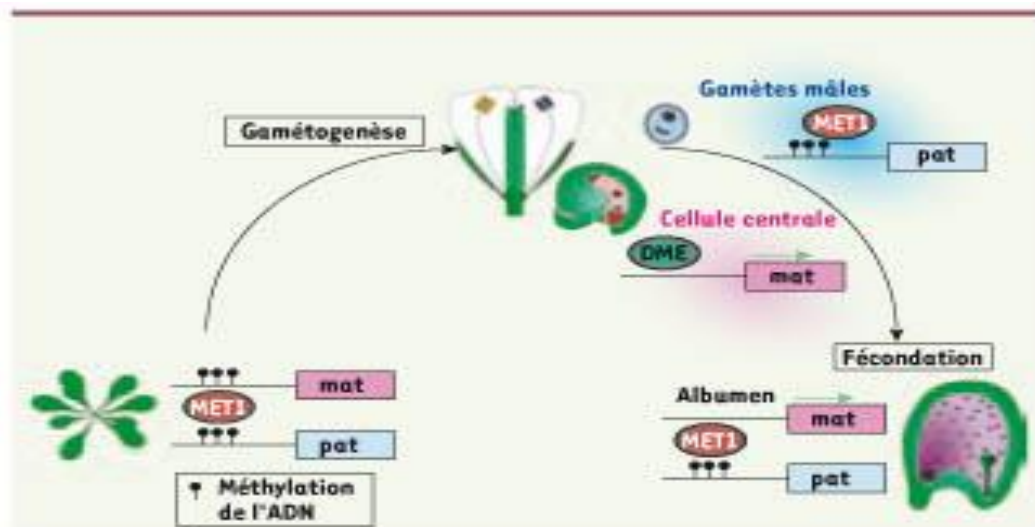
Source : Hirayama & Shinozaki (2010)

Certains gènes inductibles par les stress codent des protéines dont la fonction est directement impliquée dans la tolérance aux stress. Certains gènes inductibles par les stress codent des protéines régulatrices (comme les transducteurs du signal) qui, très probablement, sont impliquées dans des boucles de contrôle en amont ou des boucles de rétro-contrôle ("*feedback positive / negative*") de la réponse aux stress.

L'**épigénétique** (figure ci-dessus) est un **système de régulation fondamental**, au-delà de l'information contenue dans la séquence d'ADN, puisqu'elle étudie les modifications, transmissibles entre générations et réversibles, de l'expression des gènes sans qu'il y ait altération des séquences (modification et maintien de l'expression d'un gène **sans modification de l'ADN**).

Un mécanisme possible de la **régulation épigénétique** est la **méthylation de la cytosine en 5-methylcytosine** (catalysée par la méthyltransférase de maintenance MET1 chez *Arabidopsis*) et la **déméthylation de l'ADN** dans les régions du promoteur (exemple : WRKY70) ou dans les régions de régulations d'un gène.

Un **exemple de régulation épigénétique** pour la reproduction des plantes est l'**empreinte génomique parentale** qui affecte les gènes exprimés dans les tissus extra-embryonnaires responsables de l'acheminement des nutriments d'origine maternelle vers l'embryon (figure ci-dessous) .



Source : Jullien & Berger (2008)

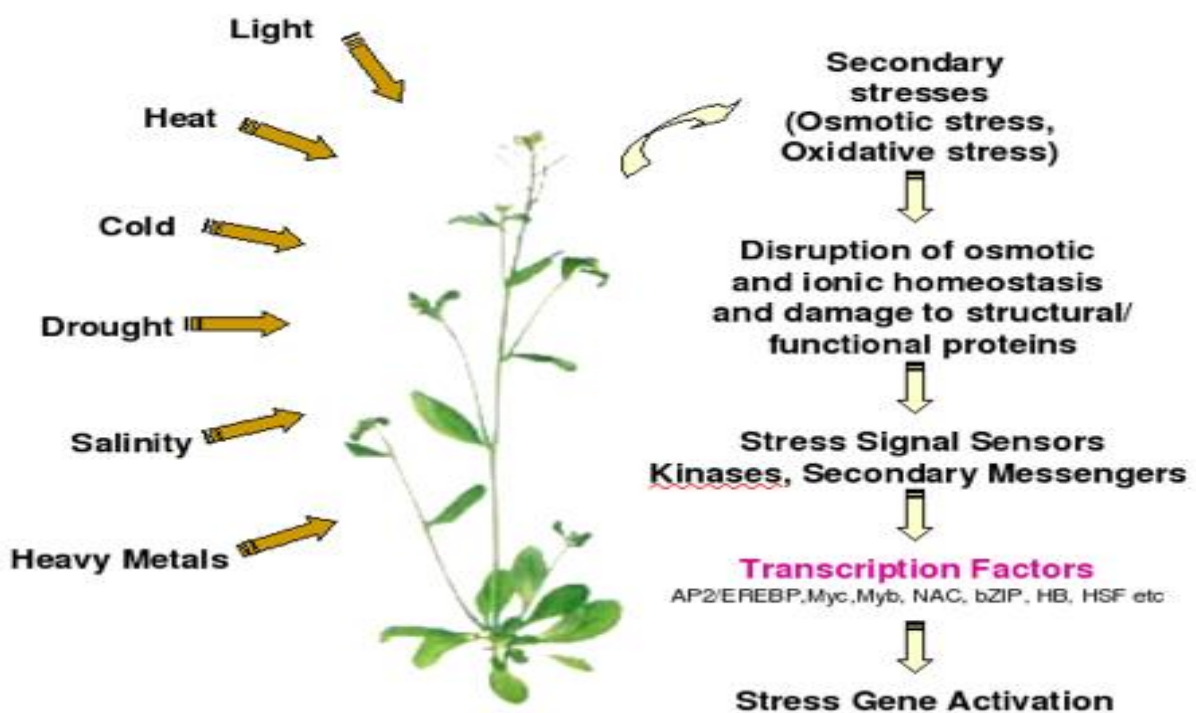
DME : la glycosylase DEMETER qui déméthyle l'ADN.

## Les facteurs de transcription impliqués dans la réponse aux stress

Chez *Arabidopsis*, on dénombre plus de 2000 facteurs de transcription (> 7% du protéome).

Ils font partie des 58 familles suivantes :

- AP2/EREBP
- ABI3/VP1
- ARF
- bHLH
- bZIP
- HB
- HSF
- MYB
- NAC
- WRKY



Source : [Stress responsive Transcription Factor Database](#)

Etude de la cinétique des effets de différents stress (ABA, dessiccation, froid, salinité) sur

l'expression de gènes d'*Arabidopsis thaliana* (analyse d'article).

### Quelques exemples de familles de facteurs de transcription

\* Famille **AP2 (APETALA2) / EREBP** ("*ethylene-responsive element binding proteins*") : ils sont spécifiques des plantes. Ils contiennent un domaine de fixation à l'ADN appelé AP2. La sous-famille de facteurs de transcription **DREB** ("*dehydration responsive element binding proteins*") fait partie de cette famille.

\* Famille **bZIP** ("*basic leucine zipper*") : leur nom vient du fait qu'ils contiennent un domaine de fixation à l'ADN mixte constitué d'une séquence en acides aminés basiques et d'un motif riche en leucine à intervalles réguliers ("*leucine zipper*"). Les facteurs de transcription GBF1, GBF2 et GBF3 ("*Arabidopsis bZIP family of G-box binding factors*") interagissent avec le motif palindrome "*G-box*" (CCACGTGG) trouvés dans de nombreux promoteurs de plantes.

\* Famille **HSF** ("*heat shock transcription factor*") : ils sont trimériques avec un domaine de fixation à l'ADN qui reconnaît la séquence répétée (nGAAn) et un domaine impliqué dans l'oligomérisation. Ils sont impliqués dans la réponse dite "de choc thermique" et la synthèse d'HSP ("*heat shock proteins*"). Il existe 3 classes (A, B et C).

### Ces facteurs de transcription sont organisés en modules fonctionnels comme le facteur de transcription **AtHsfA2** de *Arabidopsis* :

- le domaine N-terminal de fixation à l'ADN, caractérisé par un motif hélice-coude-hélice, qui se fixe au "*heat stress elements*" (**HSE**) du promoteur des gènes de réponse Hsf.
- un domaine qui contient des séquences répétées d'acides aminés hydrophobes (**HR-A/B**) impliqué dans l'oligomérisation du facteur de transcription
- un groupe d'acides aminés basiques (**NLS**) nécessaires à la localisation dans le noyau via l'interaction avec l'**importine**
- une région riche en leucine à l'extrémité C-terminale (**NES**) qui agit comme signal d'exportation vers le noyau via l'interaction avec l'**exportine**
- de courts motifs riches en acides aminés hydrophobes et volumineux eux-même dans un environnement de caractère acide (**AHA1 et AHA2**) forment le domaine essentiel à l'activité transcriptionnelle des facteurs de transcription de la classe A en recrutant les

composants de la machinerie de l'ARN polymérase II.

- Famille **WRKY** : ils sont ainsi nommés parce qu'ils possèdent un domaine de fixation à l'ADN (du côté N-terminal) qui contient, une ou deux fois, la séquence en acides aminés (quasi invariante) WRKY. Ils sont classés en fonction du nombre de motif WRKY et de leur motif "*zinc-finger-like*" : Cx[4,5]Cx[22,23]HxH ou Cx7Cx23HxC.

### **3. Quelques types de stress**

**a. Stress hydrique : déshydratation, déficit en eau, dessiccation, sécheresse** ("dehydration, water deficit, dessiccation, drought") - Voir la revue : [Timperio et al.](#)

Le contenu en eau dépend du type de tissu et du type de cellule. L'eau est nécessaire pour :

- la **photosynthèse** (donneur primaire d'électrons)
- la croissance
- la turgescence
- les mouvements
- le refroidissement par évapotranspiration
- l'absorption et le transport de solutés

Le stress **hydrique** conduit invariablement à un **ralentissement de la vitesse de la photosynthèse**. La tolérance à ce stress varie cependant selon les espèces végétales.

Parmi les facteurs responsables de cette diminution de la photosynthèse, la **fermeture des stomates** (liée à l'ABA) peut-être considérée comme une réponse directe à la réduction du potentiel hydrique des feuilles par la sécheresse.

La réduction de la conductance des stomates limite les apports en CO<sub>2</sub>, ce qui diminue la concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub>. **L'assimilation nette en CO<sub>2</sub>** est de ce fait contrainte ce qui diminue la croissance de la plante et sa productivité ([Chaves et al., 2002](#)).

## **La sècheresse perturbe :**

- le métabolisme carboné
- le métabolisme d'éléments qui sont d'habitude normalement absorbés avec l'eau
- les relations entre les organes [puits/source]

## **Les réponses cellulaires incluent :**

- une régulation de la circulation de l'eau (**aquaporines**)
- un ajustement osmotique
- une protection ou une **dégradation des protéines**
- des systèmes de protection contre le **stress oxydatif** en grande partie responsable des dommages structuraux causés aux membranes, à l'ADN et aux protéines

L'une des signatures de la tolérance à la dessiccation est l'accumulation d'**HSP** et de protéines **LEA**.

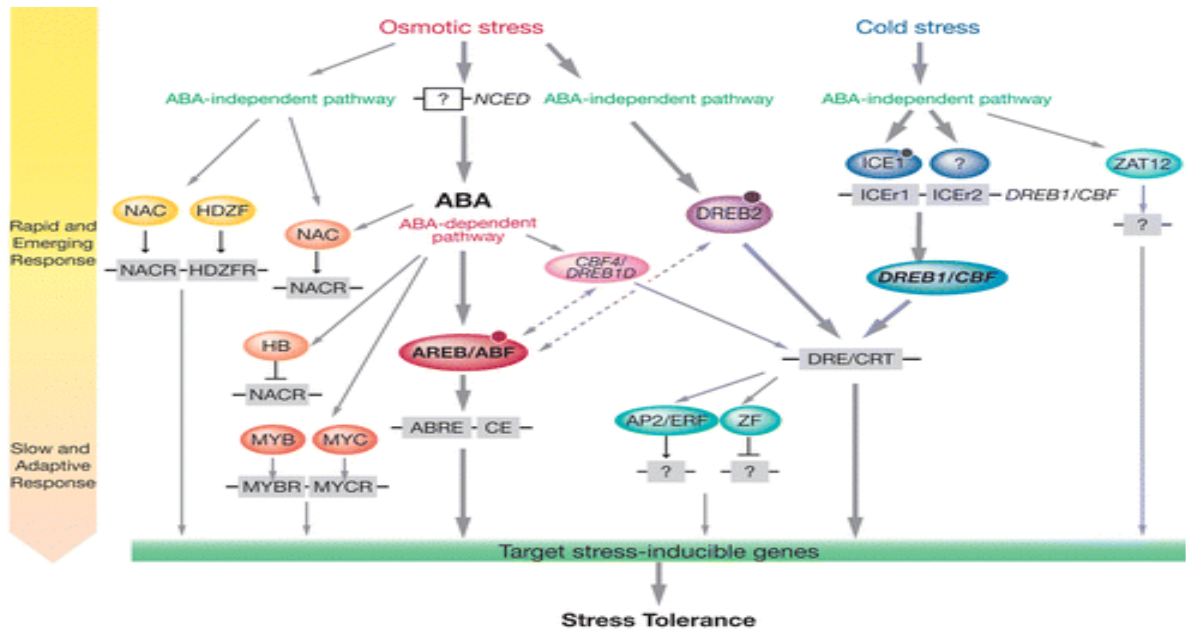
Elles s'accumulent dans le cas de stress hydrique, salin, et de température élevée dans le but de protéger les **semences**, par exemple.

## **b. Stress lié au froid**

Froid et stress hydrique ont un lien : quand la température chute, **les molécules d'eau se déplacent des cellules vers l'espace intercellulaire par osmose**, ce qui induit un stress hydrique de la cellule.

La **déshydratation** induite par le gel déstabilise les membranes plasmiques ce qui entraîne la formation de phases hexagonales inversées au niveau des structures membranaires. Un gel rapide peut entraîner des dégâts majeurs dûs à la formation de glace.

La déshydratation entraîne l'**agrégation** des macromolécules biologiques, notamment des protéines, donc leur inactivation irréversible.

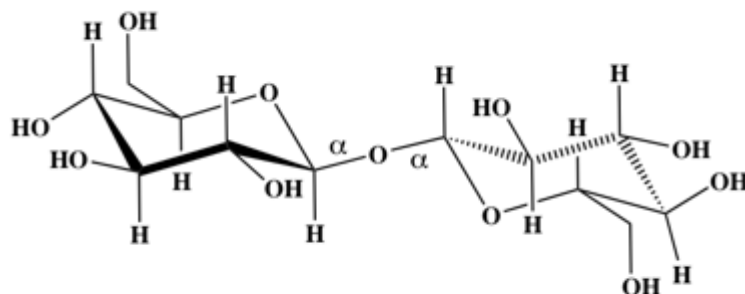


Source : Yamaguchi-Shinozaki & Shinozaki (2006)

- ABA : acide abscissique
- ABRE : "abscisic acid responsive binding element"
- DREB : "dehydration responsive element binding proteins"

Pour affronter les températures inférieures à 0°C, les plantes modifient leurs compositions enzymatiques et membranaires, modifiant en conséquence leur métabolisme pour synthétiser des **cryoprotectants** comme les polyols et les **sucres** (par exemples, le **tréhalose** ou le **sucrose**, le **myo-inositol**) afin d'abaisser le point de congélation de leurs tissus et lutter contre la dessiccation.

Tréhalose :  $\alpha$ -D-glucopyranosyl- $\alpha$ -D-glucopyranoside



E. Jaspard (2011)



**Ces osmolytes, outre leur rôle de remplacement de molécules d'eau, protègent également les membranes en maintenant leur fluidité.**

Les protéines LEA sont, dans leur grande majorité, extrêmement **hydrophiles** : leur accumulation en cas de stress hydrique sert de "tampon d'hydratation" en séquestrant les ions et en stabilisant les protéines et les membranes en interagissant directement avec elles.

Elle sont pour la plupart **nativement non structurées**.

### **c. Stress salin**

Ce stress est l'un des plus **sévères** pour les plante. L'aridité croissante de nombre de régions du monde y contribuant et s'y ajoutant, il affecte environ 23% des terres cultivées.

Des concentrations élevées en sel dans le milieu environnant pénalisent les organismes car le **potentiel hydrique** est **diminué**. Or l'eau est absorbée par les cellules par osmose, elle même gouvernée par le gradient du potentiel hydrique.

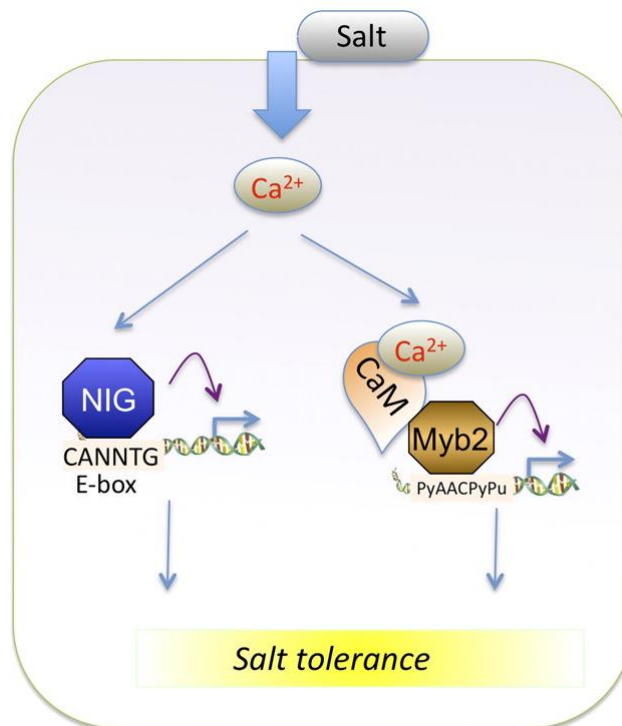
Une cellule peut absorber de l'eau quand elle a un potentiel hydrique inférieur à celui du milieu environnant. Une concentration en ion correspondant à [NaCl] 100 mM (équivalent à une concentration osmotique de 200 mOsmol/L) rend difficile, voire impossible, l'absorption de l'eau par une cellule (ou même de retenir cette eau) sans la mise en place de système d'acclimatation.

Pour maintenir constante la concentration en eau intracellulaire, la concentration cytoplasmique de composés osmotiquement actifs doit être supérieure à celle du milieu environnant par **l'absorption d'ions du milieu environnant** (phénomène de "*salt-in*"). Exemple de micro-organismes hautement spécialisés (concentration cytoplasmique : 2 à 3 M KCl !).

Cependant, de fortes concentrations de certains ions ont des **effets toxiques** sur le métabolisme cellulaire. En conséquence, les réponses au stress salin et celles au stress hydrique et au froid ont de **nombreux points communs**.

L'une des signatures de la tolérance au stress salin est, une fois encore, l'accumulation d'**HSP** et de protéines **LEA**.

**Schéma de la régulation de l'expression de gènes impliqués dans la réponse au stress salin via des facteurs de transcription fixant le Ca<sup>2+</sup> ou le complexe Ca<sup>2+</sup>/calmoduline (CaM).**

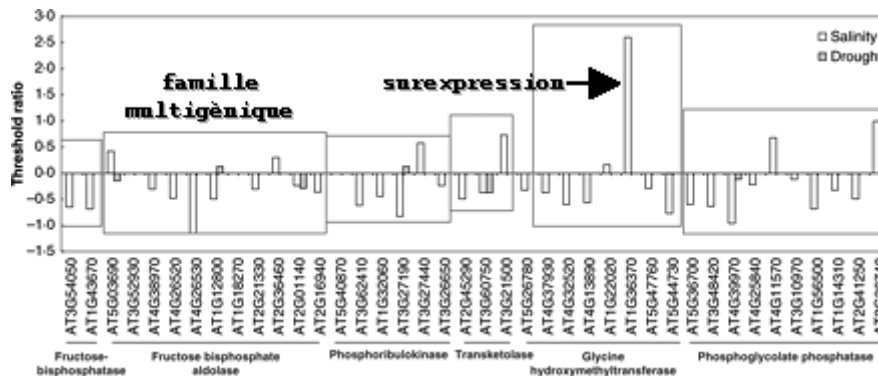


Source : [Reddy et al. \(2011\)](#)

- Flèche violette : activation de l'expression du gène
- *NIG* : facteur de transcription "*NaCl - Inducible Gene 1*", contient un motif "*EF-hand*". CE facteur de transcription se fixe à la séquence CANNTG ("*canonical E-box element*") trouvée dans le promoteur d'un grand nombre de gènes impliqués dans la réponse au stress salin.
- *MYB2* : facteur de transcription de gènes impliqués dans la réponse au stress salin et hydrique.

La **calmoduline** (CaM) se fixe à *MYB2* en fonction de la concentration en Ca<sup>2+</sup>. La fixation de la CaM induit un changement de conformation de *MYB2*, ce qui augmente sa capacité à se fixer à sa séquence cible sur l'ADN. La conséquence est une *activation de la transcription* des gènes cibles de *MYB2*.

Comparé aux effets de la sécheresse, le stress salin modifie la sur-expression ou la sous-expression d'un plus grand nombre de gènes avec une intensité plus élevée (figure ci-dessous).



Source : Chaves *et al.* (2009)

Cela reflète sans doute les effets combinés de la salinité (déshydratation et choc osmotique).

Au sein d'une famille multigénique, on observe que le même stress peut avoir des effets distincts sur différents gènes, tant sur le plan quantitatif que qualitatif.

Par exemple, les deux gènes codant la fructose-bisphosphatase sont sous-transcrits de manière semblable par le stress salin.

En revanche, les gènes codant des enzymes du cycle de Calvin et de la photorespiration (fructose-bisphosphate aldolase, phosphoribulokinase, transcétolase, ribose-5-phosphate isomérase, phosphoglycolate phosphatase, glycine hydroxyméthyltransférase) sont modifiés différemment. Cela souligne la très grande aptitude des plantes à réagir et à répondre de manière différente à des conditions environnementales et de croissance distinctes. Cela souligne aussi l'importance capitale d'étudier l'incidence de la compartimentation des voies métaboliques sur la régulation de l'expression des gènes et sur la teneur en protéines codées par ces gènes et spécifiquement adressées.

En toute rigueur, de tels résultats ne peuvent être pris en compte que s'ils sont confirmés par l'analyse quantitative et qualitative des protéines exprimées par ces gènes : c'est l'un des buts de la protéomique (gels 2D et spectrométrie de masse).

#### **d. Stress oxydatif**

Le basculement d'un métabolisme général aérobie (**respiration**) à un métabolisme général anaérobie (**fermentation**) permet un apport d'énergie à la cellule dans des conditions de concentration d'oxygène faible (**hypoxie**).

L'**éthylène** joue un rôle central dans la signalisation de la réponse à l'hypoxie de même que les **protéines G** (transducteurs de ce signal).

Il semble qu'il y ait un lien entre les **espèces radicalaires activées de l'oxygène** (**ROS** - "*reactive oxygen species*") et les **HSP**, suggérant qu'au cours de l'évolution, les plantes ont acquis des mécanismes sophistiqués pour contrôler la toxicité des **ROS** et qu'elles savent aussi les utiliser comme signaux pour l'induction des **HSP**.

Un radical libre porte sur sa couche électronique externe un ou plusieurs électrons célibataires (non apparié à un électron de spin opposé). Cette configuration confère à l'entité radicalaire une **très haute réactivité chimique** : les radicaux tendent à capturer un électron pour compléter leur couche électronique.

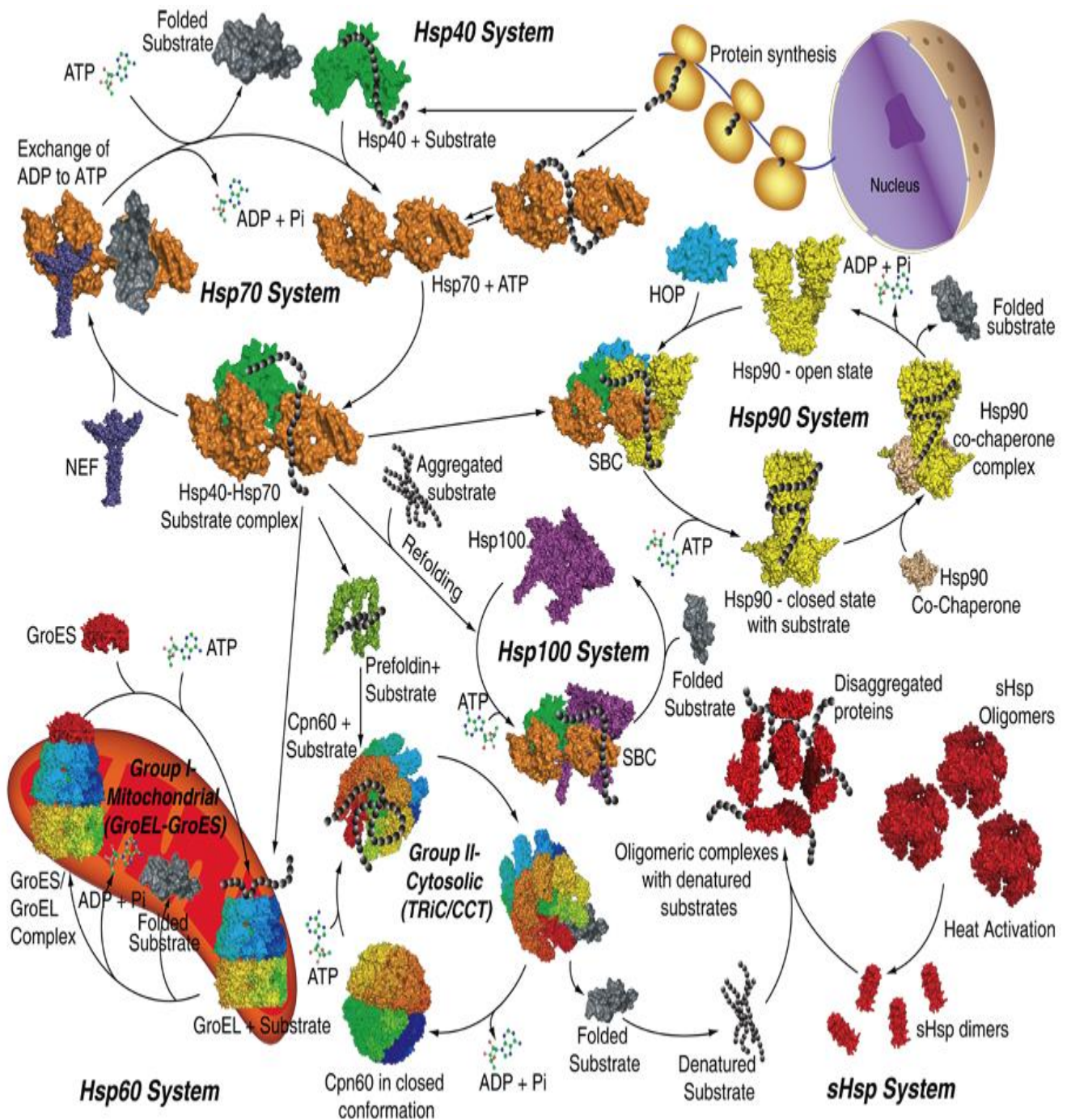
#### **4. Les HSP**

##### **a. Généralités**

La réponse de choc thermique a été découverte chez des drosophiles exposées à une température sublétales.

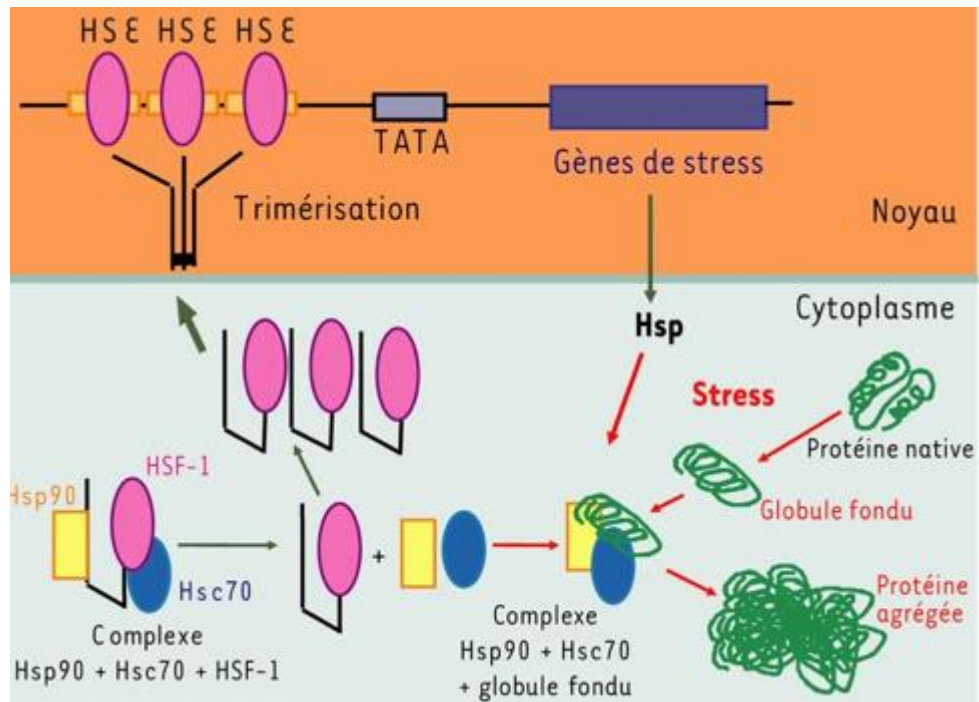
En 1962, **F.M. Ritossa** remarqua que la chaleur (accidentellement élevée) et le découplant **dinitrophénol** induisaient une augmentation de l'expression d'une protéine chez la Drosophile (Ritossa F.M. , 1962 & 1964).

Les gènes eucaryotes codant pour les **HSP** possèdent un promoteur particulier (**HSE** - "*heat shock element*"), contenant au moins trois motifs nGAAn en répétition inversée.



Source : HSPIR database

Les différents agents ou conditions induisant la réponse aux stress agissent sur le **facteur de transcription** HSF-1 ("heat shock transcription factor-1"), présent et inactif dans le cytoplasme (figur ci-dessous).



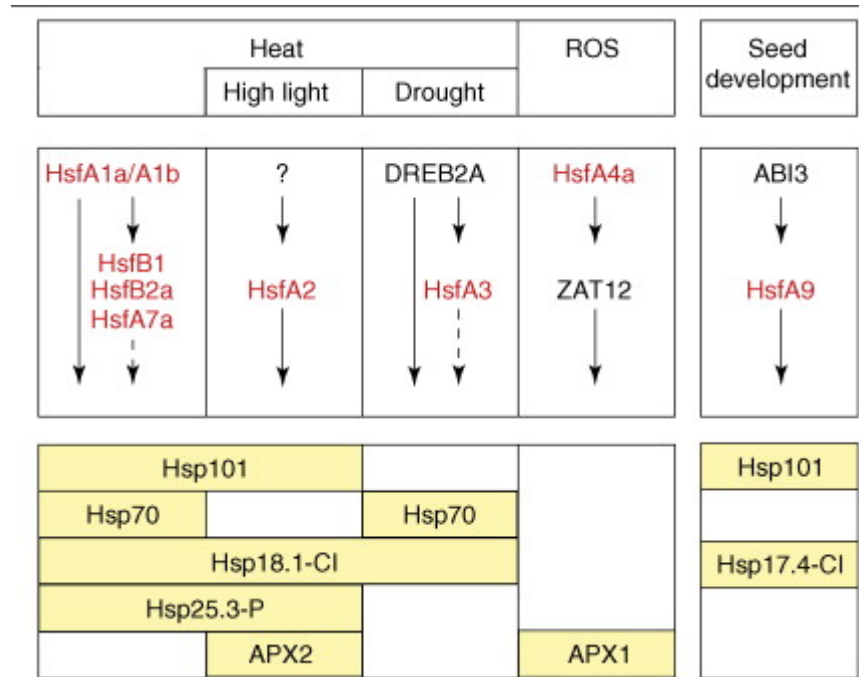
Source : Arrigo (2005)

Après une étape de **phosphorylation** et de trimérisation, **HSF-1** migre dans le noyau, se lie aux sites HSE sur l'ADN et active la transcription des gènes codant pour les **HSP**.

**Rôle de différents facteurs de transcription de la famille HSF dans diverses voies de transduction de signal.**

Le modèle représente une synthèse des résultats obtenus avec des **mutants** d'*Arabidopsis* portant sur les facteurs de transcription HsfA1a, HsfA1b, HsfA2, HsfA4a, HsfA9, DREB2A, APX1 et ABI3

Les différents signaux/stimuli (en haut de la figure ci-dessous) induisent des cascades transcriptionnelles distinctes qui impliquent des facteurs de transcription de la famille HSF (en rouge), qui agissent directement ou indirectement sur le niveau d'expression de leurs gènes cibles (rectangles jaunes en bas).

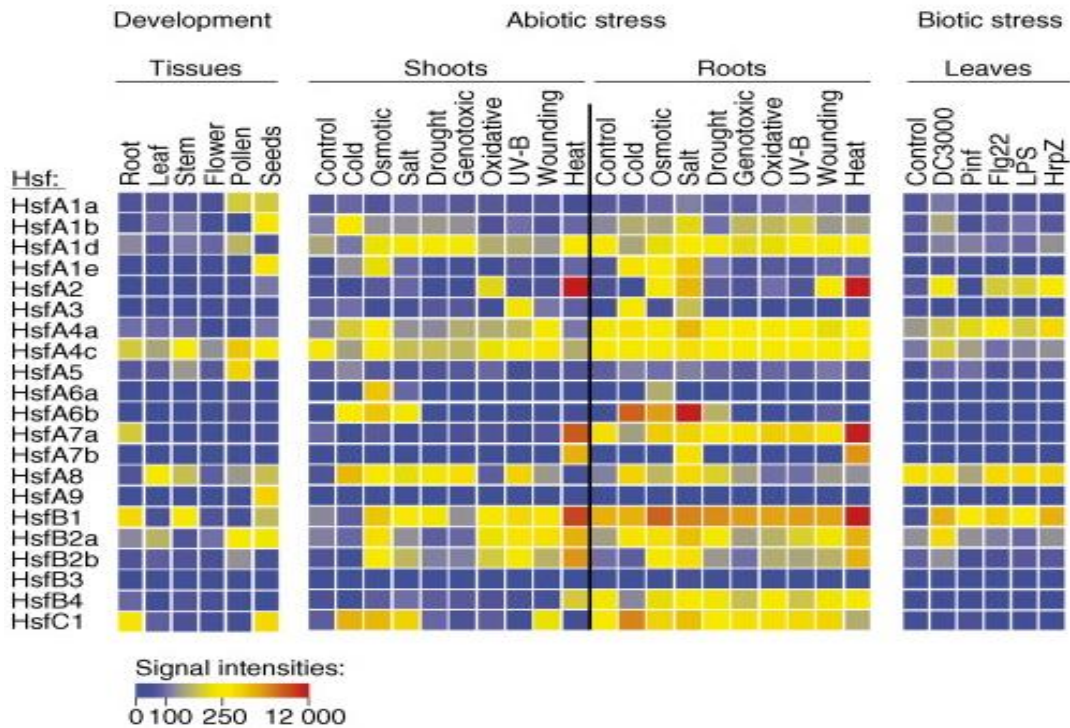


Source : Koskull-Döring *et al.* (2007)

APX : ascorbate peroxidase

### Expression des différents facteurs de transcription de la famille HSF dans diverses conditions de stress

Représentation sous forme de "heat-map" (figure ci-dessous) des intensités des signaux relatifs et normalisés traduisant les profils d'expression des transcrits des gènes qui codent les facteurs de transcription d'*Arabidopsis*.



Source : Koskull-Döring *et al.* (2007)

Ces données de puces à ADN sont extraites de *AtGenExpress*. Le code couleur des intensités est présenté en bas de la figure selon la représentation du logiciel "GeneSpring 7.2".

## 5. Les protéines LEA

Les protéines LEA ont été mises en évidence dans la phase tardive de l'embryogénèse de semences (d'où leur nom) du coton (*Gossypium hirsutum*) (Dure, Galau et al.).

Leur synthèse et leur accumulation est corrélée à divers types de stress, notamment le stress hydrique (déshydratation, dessiccation), le stress par le froid et le stress salin.

Bien qu'initialement mises en évidence chez les plantes, on en découvre cependant de plus en plus dans d'autres types d'organismes, notamment les organismes anhydrobiotes. Par exemple, des invertébrés comme les nématodes (*Aphelenchus avenae*), les rotifères, les tardigrades, les chironomides (*Polypedilum vanderplanki*) et les arthropodes (*Artemia franciscana*) qui sont capables de survivre à une déshydratation réversible jusqu'à 2% d'eau dans leurs tissus.



Les protéines LEA forment une famille réparties en 12 classes qui correspondent à 8 PFAM. Ces classes se distinguent par l'utilisation des acides aminés et les propriétés physico-chimiques **très différentes** des protéines qui en découlent.

A l'exception de la classe 7, les protéines LEA n'ont pas de structure tri-dimensionnelle établie à l'état natif dans des conditions normales d'hydratation. Les protéines LEA sont donc pour la plupart des protéines dites **intrinsèquement désordonnées** ("*intrinsically disordered proteins*") ou nativement non structurées ("*natively unstructured proteins*").

Cette **absence de structure tridimensionnelle connue** et résolue pose un problème :

- la ou les fonction(s) exacte(s) des LEA est/sont encore **inconnue(s)**
- on ne connaît pas leurs partenaires cellulaires

on ne connaît pas le mécanisme moléculaire de leur fonctionnement (**relation structure - fonction** non résolue)

### **Les protéines LEA et la tolérance à la déshydratation / dessiccation**

Leurs fonctions sont encore **très peu connues** et encore moins leur mécanisme d'action.

Malgré tout, leurs rôles les mieux documentés est l'acquisition d'une **tolérance à la dessiccation** par **protection des membranes** à l'état sec, la séquestration d'ions et la protection de certaines protéines contre la dénaturation.

**Voir un article** qui décrit l'acquisition de la tolérance à la déshydratation de plants de riz transgéniques (transgert du gène *HVA1* du blé).

Dans une cellule à l'état normal, les protéines LEA n'ont pas de structure tridimensionnelle définie.

En revanche, au cours d'un stress comme la **déshydratation** ("*dehydration*"), la structure de certaines LEA est enrichie en **structures secondaires** en particulier en hélices amphiphiles (figure ci-dessous