La vie fixée des plantes et ses contraintes

Auteur :
BRIAT Jean-François, Directeur de recherche honoraire au CNRS, Laboratoire de Biochimie et Physiologie Moléculaire des Plantes, Montpellier ; Membre de l'Académie d'Agriculture de France

07-05-2020

Les plantes sont fixées au sol par leurs racines qui les approvisionnent en eau et en éléments minéraux, leurs feuilles captant l'énergie solaire pour fixer le carbone du gaz carbonique. Ces processus essentiels de la vie terrestre sont donc réalisés par des organismes immobiles. Les plantes doivent donc pouvoir s'adapter aux conditions contrastées et fluctuantes de leur environnement, sans la possibilité de trouver un habitat plus favorable que leur permettrait le mouvement, comme c'est le cas chez les animaux. Les forces de l'évolution ont contribué à façonner le développement et la physiologie des plantes pour qu'elles soient adaptées aux différentes zones climatiques de la planète, de la taïga au désert, en passant par les zones tropicales ou tempérées. La biodiversité végétale qui en a découlé est d'une richesse énorme. Mais les variations environnementales

en un même lieu de notre planète peuvent également fluctuer grandement selon les saisons. Les plantes d'une même espèce ont alors acquis des mécanismes cellulaires et moléculaires leur permettant de percevoir des changements externes et de reprogrammer l'expression de leur génome. Elles peuvent ainsi ré-orienter leur développement, leur physiologie et leur métabolisme en vue de la meilleure adaptation possible à ces changements.

1. Les plantes : organismes sessiles s'adaptant sans bouger

Le mot adaptation vient du latin *adaptare*. Il peut être défini comme un ensemble d'ajustements ou de changements dans le comportement, la physiologie ou la structure d'un organisme lui permettant de devenir plus apte à vivre dans un environnement

défini.



Figure 1. Vitalité végétale : un sol nu labouré à l'automne reverdira au printemps ! [source : Banque d'images pédagogiques des Vosges, (voir ref. [1]).

De ce point de vue, les plantes sont remarquables tant elles sont adaptées à leurs environnements. Elles sont tellement intégrées à notre quotidien qu'ils nous arrivent de les oublier ! Elles sont tout simplement là … immuables ! Il suffit de regarder un champ labouré l'hiver, ou seule la terre est visible, et de le revisiter au printemps, recouvert d'un vert si familier, pour prendre conscience de l'extraordinaire vitalité des végétaux (Figure 1, [1]).

Qu'il vente, qu'il pleuve, qu'il neige, qu'il gèle à pierre fendre ou que la canicule nous accable … les plantes sont là ! C'est en effet une de leurs caractéristiques que de s'adapter à des conditions très fluctuantes de l'environnement. Les végétaux ont à faire face à des **écarts de température**, de **luminosité** et d'**humidité** très importants selon le moment de la **journée,** les **saisons**, et les **lieux** où ils poussent. La **nature des sols** détermine aussi des conditions particulières pour la croissance et le développement des plantes.Des **carences** importantes en **nutriments** minéraux (azote, phosphore …) peuvent exister dans les sols, ou à l'inverse des **toxicités** délétères dues à l'excès de **métaux** toxiques (cadmium, plomb, aluminium …) peuvent survenir. Certaines eaux d'irrigation, ou des terrains en bord de mer, sont à l'origine de stress salins perturbant les processus normaux de nutrition des plantes. Ces fluctuations de l'environnement physique favorisent la répartition géographique des plantes selon leur capacité d'adaptation à un **biotope** donné. Il existe des **plantes d'ombre** comme les fougères, préférant pousser à l'abri de la lumière, ou des **plantes aquatiques** comme l'élodée ayant besoin de beaucoup d'eau. De la même façon, un **sol calcaire** hébergera des **plantes calcicoles** « qui s'établissent dans le calcaire ». C'est le cas des plantes des garrigues du sud de la France. Les plantes « qui fuient le calcaire » ou **plantes calcifuges**, comme les châtaigniers ou les fougères, préfèrent les **sols acides**. Mais les plantes ne sont pas uniquement en **interaction** avec leur environnement physique. Elles interagissent également avec d'autres **organismes vivants.** Certains peuvent leur être **utiles** en favorisant leur nutrition par exemple, c'est le cas des **bactéries symbiotiques** et des **champignons mycorhiziens**. D'autres leur sont **nuisibles** en les infectant, comme les **virus, bactéries, champignons phytopathogènes,** ou en les mangeant, c'est le cas de nombreux **insectes** et des **herbivores** en général. De la même façon que les **plantes** se sont **adaptées aux variations physiques** de leur environnement, elles ont, au cours de l'évolution, développé des **réponses** pour **se défendre** contre l'agression d'**agents pathogènes**.

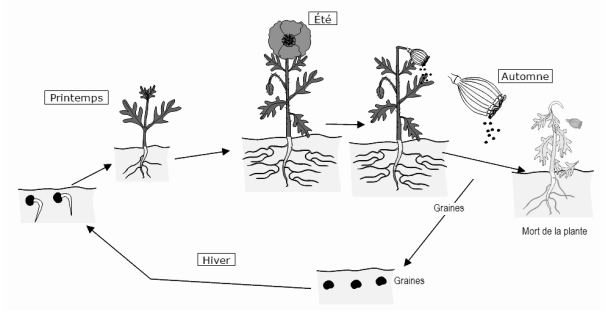


Figure 2. Le cycle de vie des plantes : au printemps lorsque les conditions de température, d'humidité et de lumière sont favorables, les graines qui se trouvent dans le sol germent et les racines et les feuilles de jeunes plantules permettent aux plantes de se développer. A un stade donné de leur développement elles fleurissent et fabriquent de nouvelles graines qui s'enfouiront dans le sol pour germer l'année suivante. Les organes végétatifs (racines, feuilles) meurent à l'automne quand les conditions deviennent défavorables… mais si l'individu plante a disparu, l'espèce perdure grâce aux graines. [source : © Alain Gallien, Banque de Schémas, Académie de Dijon]

Les plantes se caractérisent par différents **états**, **végétatifs** (feuilles, racines) ou **reproducteurs** (graines), et par leur **cycle de vie** (Figure 2). Il existe des **plantes annuelles** qui disparaissent l'hiver quand les conditions (lumière, humidité, température) seront défavorables pour réapparaitre au printemps suivant à partir de la **germination** de leurs **graines**, ou d'organes de réserve souterrains comme les **bulbes** et les **tubercules**. Par contre les **plantes vivaces** sont encore bien visibles à la mauvaise saison,

pendant laquelle elles entrent souvent en **dormance**, perdant leurs feuilles, comme les **arbres** à **feuilles caduques**, pour reprendre leur croissance aux beaux jours, à partir de leurs **bourgeons** [2].

A la différence des animaux, les plantes ne fuient pas pour éviter des conditions défavorables ou agressives mettant en jeu leur intégrité ou leur survie. Elles n'ont pas le système nerveux central qui permet aux animaux d'analyser les informations que leurs sens leur fournissent, déclenchant des actions pour s'adapter aux situations changeantes. Elles sont en effet fixées au sol par leurs **racines**, qui fournissent aux parties aériennes l'eau et les éléments minéraux essentiels : azote, phosphore, potassium, soufre, fer, zinc, magnésium, manganèse…[3]. Les **feuilles** sont capables de transformer **l'énergie lumineuse** apportée par le soleil en **molécules organiques carbonées** (sucres, lipides, protéines) grâce à la réaction de **photosynthèse** [4] (lien vers article *Lumière sur la photosynthèse*). Brièvement, rappelons que la photosynthèse se produit dans des organites cellulaires spécifiques des feuilles, les **chloroplastes**. Leur **chlorophylle** capte les photons solaires aboutissant à la scission des molécules d'**eau** et la libération de **dioxygène**, à l'**assimilation du carbone** du dioxyde de carbone (CO_2) dans des molécules organiques, et à la **production d'énergie chimique** (Adénosine Tri Phosphate, ATP).

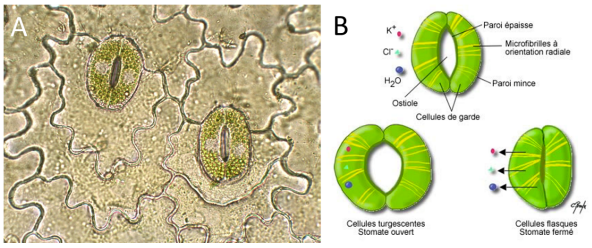


Figure 3. Les stomates des feuilles. A, Deux cellules spécifiques de l'épiderme des feuilles, les cellules de garde, s'assemblent pour former un stomate ; [source : © Christophe Charillon ; cf. réf. 5]. B, Leur forme en haricot définit un espace vide au milieu, l'ostiole, par lequel des échanges de gaz et d'eau peuvent se produire entre la feuille et le milieu extérieur. La turgescence plus ou moins importante des cellules de garde fait que l'ostiole peut être ouverte ou fermée. La fermeture des stomates pendant la journée lorsqu'il fait chaud évite à la plante de perdre son eau. La fermeture des stomates est contrôlée par des flux d'ions (potassium, chlorure …) et d'eau en direction des cellules voisines [source : © Chantal Proulx ; cf. réf. 6].

Les **échanges gazeux** (vapeur d'eau, dioxygène et dioxyde de carbone) entre les feuilles de plantes et le milieu extérieur sont donc essentiels. D'un point de vue anatomique, ces échanges se produisent dans des structures très spécifiques de feuilles : **les stomates** (figure 3 ; [5],[6]) qui se composent de deux cellules de l'épiderme, dites **cellules de garde**. Selon l'état de turgescence de ces cellules, les stomates **s'ouvrent et se ferment** pour permettre ces échanges, en fonction de paramètres environnementaux comme la température, la luminosité ou l'hygrométrie [7]. Le fonctionnement des stomates et la photosynthèse sont donc deux paramètres importants qui participent à l'adaptation des plantes à leur environnement, en particulier pour **l'adaptation à la sécheresse** ou chez les plantes vivant dans des environnements arides comme les **déserts**, comme nous l'évoquerons plus avant dans cet article.

Les plantes, du fait de leur **vie fixée** et de leur **absence d'organes sensoriels** de perception du monde extérieur d'une part, et de **système nerveux central** d'autre part, ont donc évolué pour **s'adapter à des conditions environnementales contrastées dans l'espace** et **fluctuantes dans le temps**.

Ces deux aspects de l'adaptation des plantes ne font pas appel aux mêmes notions et aux mêmes mécanismes. Dans le premier cas, il s'agit de l'adaptation spatiale de différentes **espèces végétales** aux différents **climats** de la planète. Toutes les **espèces végétales** ne poussent pas partout, et cette **adaptation climato-géographique** a reposé sur les principes de la **sélection naturelle** des caractères avantageux, caractères qui se sont fixés au cours du temps dans le patrimoine génétique de l'espèce (lire L'adaptation des organismes à leur environnement). Dans le deuxième cas il s'agit de l'adaptation de plantes d'une même espèce à des conditions fluctuantes de leur environnement en un lieu donné. Une plante peut ainsi subir successivement des périodes de sécheresse, de froid, de forte intensité lumineuse, etc. Elle s'adapte à ces variations par l'activation de processus physiologiques, faisant souvent appel à des reprogrammations d'expression génétique conduisant à une grande **plasticité phénotypique** (lire Répondre aux défis de l'environnement).

C'est donc la combinaison de caractères fixés dans le génome des différentes espèces de plantes et la plasticité de l'expression de leur génome qui permettent aux plantes de faire face, sans bouger, à des conditions environnementales d'une très grande diversité.

2. L'adaptation spatiale des plantes : du désert à la taïga

On trouve des plantes partout sur la planète, sous toutes les latitudes et longitudes, et à toutes les altitudes. Or les conditions de température, luminosité et hygrométrie sont extrêmement variables sous différents climats. Autant les déserts sont secs, autant

les forêts tropicales regorgent d'eau ! Il suffit d'observer les végétaux qui poussent dans ces environnements extrêmes pour se rendre compte qu'ils n'appartiennent souvent pas aux mêmes espèces et qu'ils ont des caractéristiques morphologiques et anatomiques très caractéristiques de l'environnement dans lequel ils poussent [8].

Prenons deux exemples de paysages radicalement différents : la **taïga** sibérienne et le **désert** d'Arizona (figure 4).

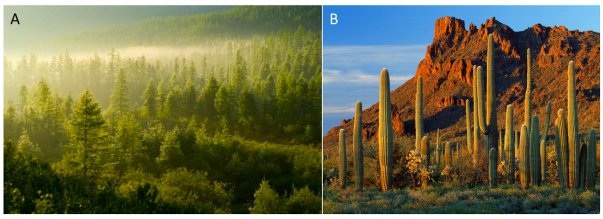


Figure 4. Diversité de la végétation en fonction de la géographie et du climat. A, Les conifères (sapins, épicéas, …) peuplent la taïga sibérienne, [source : © Eniscuola.com] B, Le désert d'Arizona est le pays des Saguaro, et plus généralement des plantes succulentes, [source : © Derek Ostrovski].

La **taïga** est une zone de transition entre la forêt boréale et la toundra arctique. Le **couvert forestier** est **continu** mais relativement **ouvert**, composé de buissons, de conifères et de bouleaux. La taïga est soumise à un **climat subarctique** marqué par des **étés courts et frais** avec des périodes prolongées d'ensoleillement et des **hivers très froids**. Les températures moyennes du mois le plus chaud se situent entre 10 et 15°C, mais les moyennes minimales d'hiver peuvent descendre au-dessous de -30°C. Les précipitations sont en général inférieures à 500 millimètres par an.

Un **désert** est une **région du globe très sèche**, caractérisée par une pluviométrie inférieure à 200 et souvent même à 100 mm/an, marquée par la **pauvreté des sols** et la **rareté du peuplement végétal**. Ce manque d'eau est associé à une **irrégularité des pluies** d'une année sur l'autre. Les déserts se trouvent sous toutes les latitudes et longitudes et couvrent environ **un tiers des terres émergées**, c'est-à-dire presque 100 fois la superficie de la France. Ils s'étendent surtout de part et d'autre du tropique du Cancer, en Asie occidentale, dans l'intérieur de l'Australie, et aux latitudes polaires. Le point commun à tous les déserts est le manque d'eau. La **faible humidité relative de l'air** (généralement inférieure à 50 %) et le ciel le plus souvent dégagé expliquent également les **fortes amplitudes thermiques.** Dans les déserts chauds, aux températures supérieures à 50 °C le jour succèdent ainsi des températures inférieures à 0 °C la nuit.

Les plantes les plus communément rencontrées dans la **taïga** sont des arbres appartenant aux **conifères** : pins, sapins, épicéas. La caractéristique majeure de la plupart des conifères est d'être **toujours verts**, car ils ne perdent pas leur feuilles (figure 5) quand les températures baissent. Ce trait constitue une adaptation importante car les arbres n'ont **pas besoin de re-fabriquer de feuilles au printemps**, ce qui nécessite **beaucoup d'énergie**. Les **sols** de la taïga sont souvent **pauvres** en nutriments, et le **soleil** est généralement **bas** sur l'horizon. Ces deux facteurs **limitent** la **quantité d'énergie disponible** pour les arbres, et le fait que ceux-ci soient toujours verts leur permet d'utiliser cette énergie pour leur croissance plutôt que dans la production de feuilles. De plus, malgré des précipitations abondantes, le **sol gèle** pendant de longs mois **empêchant** les **racines** de **puiser l'eau** . Le fait de posséder des **aiguilles** plutôt que des feuilles de surface plus grande permet aux conifères de **limiter les pertes d'eau** par transpiration. D'autre part les aiguilles contiennent **peu de sève**, **limitant** le **risque** de **gel**. Enfin, le port si particulier des conifères est une adaptation remarquable pour éviter l'accumulation de la neige sur les branches qu'elle risquerait de casser.

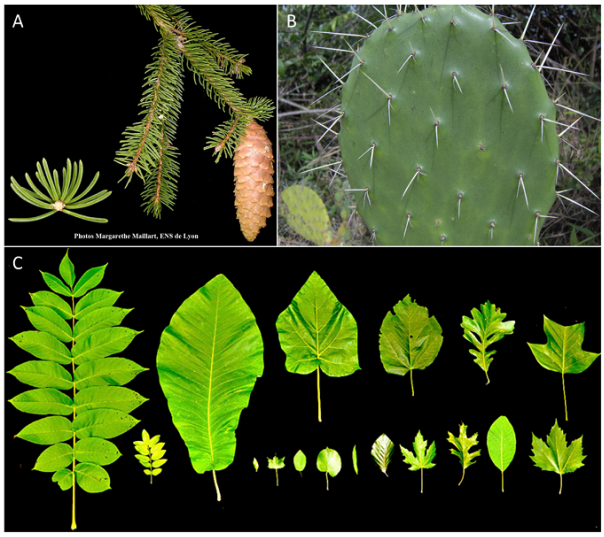


Figure 5. Diversité de la forme et de la physiologie des feuilles en fonction de leur adaptation à un climat et à une zone géographique. A, Les conifères de la taïga ont des aiguilles pour feuilles qui ne tombent pas à l'automne et possèdent une surface d'échange réduite avec l'extérieur [source : © Margarethe Maillard, ENS Lyon]. B, Les feuilles de cactus sont encore plus réduites et se résument à des épines permettant de diminuer les pertes d'eau [source : © Siquisai (CC-BY-SA-3.0) via Wikimedia Commons] ; C, Diversité de la forme des feuilles caduques des arbres vivant dans nos régions tempérées [source : © Kaare Jensen (Harvard University), Maciej Zwieniecki (UC Davis)].

Dans les **déserts**, point de conifères ! La flore y est très particulière (figure 4), et parfaitement adaptée à des conditions **arides** ou l'eau est le bien le plus précieux. C'est le territoire des plantes succulentes comme les **cactus**, qui ont réduit au maximum leur **surface foliaire**, se résumant parfois à de simples **épines**, les **tiges** assurant l'activité de **photosynthèse** (figure 5). Les plantes vivant dans les déserts le font grâce à trois modes d'adaptation principaux : **la succulence, la tolérance à la sécheresse** ou son **évitement**. Les plantes dites succulentes, dont font parties toutes les espèces de la famille des cactées, ont la particularité de pouvoir **stocker l'eau** dans leurs jeunes feuilles, leurs tiges ou leurs racines. Elles doivent être capable d'absorber de très grandes quantités d'eau en un temps court, car les **pluies** sont souvent de **faible intensité** et ne durent pas longtemps, les sols séchant rapidement sous l'action d'un soleil intense. Presque toutes les succulentes ont des **racines très longues**, se développant horizontalement **en surface** pour capter le plus efficacement la ressource hydrique. Une fois cette eau absorbée et stockée, il ne faut pas la perdre, ce qui est rendu possible par la **réduction** de la taille, voire l'absence des **feuilles**. De plus, ces feuilles et les tiges sont recouvertes d'une **cuticule cireuse** qui les rend pratiquement **étanches** vis à vis du milieu extérieur. Au niveau physiologique, de nombreuses plantes succulentes possèdent un mode de **photosynthèse** très efficient vis à vis de l'eau appelé **CAM** pour *« Métabolisme Acide Crassulacéen »* (lire Focus La joubarbe). Les plantes **CAM ouvrent** leurs **stomates** la **nuit** pour faciliter les échanges gazeux, et stockent ainsi le gaz carbonique qui sera utilisé par la photosynthèse durant la journée alors que les stomates sont fermés, limitant ainsi les pertes en eau. En raison de températures plus basses et d'une plus grande humidité la nuit, les plantes **CAM perdent 10% moins d'eau par unité de carbohydrates synthétisés**, comparativement aux plantes dont les échanges gazeux se produisent avec des stomates ouverts la journée (plantes dites en C3).

La **tolérance à la sécheresse** est une aptitude de nombreuses plantes des zones arides. Ces plantes sont capables de **subir la dessication sans mourir**. Souvent, elles **perdent** leurs **feuilles** pendant les périodes sèches et entrent dans une profonde **dormance**. La plus grande perte d'eau d'une plante se fait par la transpiration à travers la surface des feuilles et les stomates ; de ce fait la perte des feuilles permet de préserver l'eau dans les tiges. Certaines plantes n'ont pas cette capacité de perdre leurs feuilles, qui par contre sont recouvertes de résines limitant l'évaporation de l'eau. **A la différence des plantes succulentes** qui ont un système racinaire superficiel, certains arbres et arbustes des déserts survivent grâce à un **système racinaire très développé**, qui peut atteindre deux fois la surface de la canopée et cela jusqu'à de **grandes profondeurs**. Lorsque des pluies conséquentes surviennent, le **sol profond reste humide plus longtemps** ce qui permet à ces espèces végétales de **croître sur des pas de temps plus longs**. D'autre part ce type de plante peut maintenir une **activité photosynthétique même s'il y a très peu ou pas d'eau**, ce qui serait fatal à la plupart des plantes de zones tempérées.

Un troisième type de plantes rencontrées dans les déserts … n'existent tout simplement pas la plupart du temps car les conditions sont trop défavorables. Cet **évitement de la sécheresse** est possible chez ces **plantes annuelles** qui utilisent toute leur énergie à **produire des graines rapidement**, au lieu de maintenir leur état végétatif le plus longtemps possible. Les **conditions** sont souvent **favorables** à **l'automne** dans de nombreux déserts car il y a des pluies et les températures sont en baisse. Les graines non dormantes des plantes annuelles peuvent **germer rapidement et massivement** et faire la totalité de leur **cycle de vie en quelques semaines.** Elles produisent alors suffisamment de graines pour assurer la pérennité de l'espèce avant que les conditions hivernales ne s'installent.

Ces deux exemples de flore spécialisée et adaptée à la survie dans des milieux contrastés et hostiles (taïga et déserts) illustrent

bien le rôle de la **sélection naturelle** qui a permis **l'évolution d'espèces végétales** adaptées **au mieux aux conditions particulières, parfois extrêmes, d'un environnement donné**. Au cours du temps, les **mutations** ayant permis le **développement le plus adapté aux conditions extérieures** (la morphologie des feuilles, figure 5, par exemple) ont été fixées dans le **génome** des espèces pour assurer leur pérennité dans des habitats spécifiques.

3. L'adaptation temporelle des plantes : avis de tempête !



Figure 6. Impact d'une force mécanique directionnelle (le vent) sur le développement d'un arbre en bord de mer [source : « Árvore da Preguiça-Jericoacoara » Photo crédit : homemadeluckyshots - part 2 via Visual hunt (CC BY-NC-SA 2.0)].

Nous avons vu que les espèces de plantes, par la **pression évolutive**, se sont adaptées à des **environnements très divers**. De plus les individus d'une même espèce font preuve d'une très grande **plasticité** leur permettant de s'adapter aux **conditions fluctuantes d'un même habitat** [9]. Un des exemples les plus visibles concerne les **arbres** que l'on trouve en **bord de mer** et qui sont soumis à des **vents** violents, venant souvent de la même direction, et créant des contraintes mécaniques sévères sur leur structure (figure 6).

Des cas extrêmes d'adaptation à la sécheresse sont aussi remarquables, comme les **roses de Jéricho** (*Selaginella lepidophylla*) plus communément appelées plantes de la **résurrection** qui ont l'apparence d'être mortes et qui « revivent » très rapidement pour peu qu'elles reçoivent de **l'eau** (Figure 7).



Figure 7. La plante de la résurrection (rose de Jéricho, Selaginella lepidophylla) donne l'apparence d'être sèche et morte en absence de précipitations (A). Dès que la pluie survient elle reverdit très rapidement et fleurit pour faire des graines et se reproduire (B) ; [source : © The Quantum biologist]

Ces deux exemples illustrent bien la capacité des plantes à percevoir les **conditions externes stressantes** de leur environnement, et d'y **répondre pour s'adapter** au mieux. La perception des stress par les plantes et les réponses biologiques qui en découlent ont fait l'objet d'intenses recherches ces vingt dernières années. Le développement de la génétique moléculaire et son couplage avec les méthodes analytiques de la **biochimie** et de la **physiologie** ont contribué à l'avènement d'une **biologie végétale**

intégrative. Elle a permis de **comprendre les mécanismes de perception d'un stress, de transmission de ce signal** qui vont conduire à une **re-programmation de l'expression génétique** et finalement à la **réponse phénotypique** de la plante au stress.

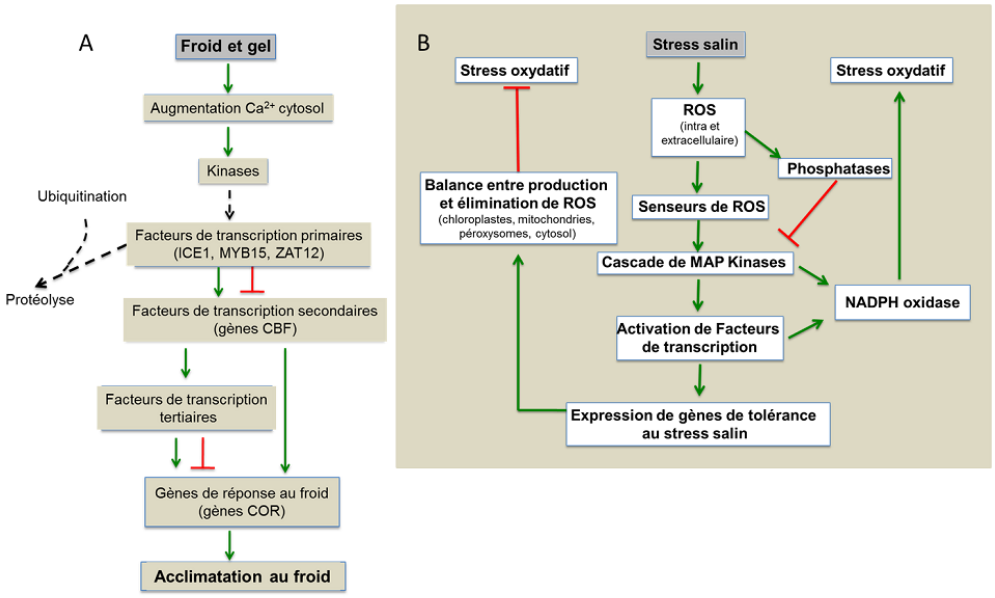


Figure 8. Schémas illustrant les différentes étapes des réponses cellulaires et moléculaires d'une plante à un stress provoqué par le froid (A) ou par un excès de sel dans le sol (B). A, Réseau transcriptionnel de réponse au froid. Le froid induit l'activation de facteurs de transcription primaires en les modifiant post-transcriptionnellement par phosphorylation grâce à des kinases. Une fois activés, ils régulent ensuite positivement ou négativement l'expression de facteurs de transcription secondaires, les CBF. Ceux-ci vont activer l'expression de facteurs de transcription tertiaires, et directement l'expression de gènes d'acclimatation au froid (les gènes COR). Les facteurs de transcription tertiaires régulent eux aussi, positivement ou négativement, l'expression des gènes COR. Lorsque le stress froid est terminé, le retour à l'équilibre du système se fait par une modification post-transcriptionnelle des facteurs de transcription primaires, l'ubiquitination. Cette réaction conduit les facteurs de transcription primaires sur une voie de dégradation par protéolyse, impliquant par voie de conséquence la répression de l'expression des gènes CBF. Les lignes rouges se terminant par une barre indiquent une régulation négative ; les verte se terminant par une flèche indiquent une régulation positive. Les lignes en pointillés signalent des événements post-transcriptionnels. B, Réseau de régulation des réponses au stress salin. Les lignes rouge se terminant par une barre indiquent une régulation négative ; les vertes se terminant par une flèche indiquent une régulation positive. ROS = espèces réactives de l'oxygène ; MAP = Mitogen activated protein.

Deux exemples de **voies de signalisation** mises en œuvre par les plantes pour s'adapter à des conditions de stress particulières, le **froid** ou **l'excès de sel,** sont présentés figure 8. Lorsque le **froid** survient, une cascade d'évènements se déroule dans la plante et va permettre de réguler l'expression des gènes de réponse au froid. Tout d'abord, la **concentration en calcium** de leur **cytosol augmente**, ce qui conduit à l'**activation** d'un certain nombre **d'enzymes de modification de facteurs de transcription** [10]. Ces facteurs se alors **fixent sur l'ADN** en **amont de gènes de réponses au froid**, ou de leurs régulateurs, pour **activer ou réprimer leur expression.** Lorsque le **stress s'arrête**, le **système revient à l'équilibre** par d'autres **modifications post-transcriptionnelles** de certains **facteurs de transcription** qui engendrent leur **dégradation** par **protéolyse** (Figure 8A).

La réponse des plantes à un **excès de sel** dans leur environnement se joue par l'intermédiaire d'une **balance entre la production et l'élimination** de formes activées de l'oxygène (**ROS**) tels que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), l'ion superoxide ($O_2^{\cdot-}$) ou le radical hydroxyl (·OH). La perception de ces **ROS** par des senseurs **active** des kinases qui vont **phosphoryler des facteurs de transcription**, et ainsi les **activer**. Les produits des **gènes** de réponse régulés par ces facteurs de transcription vont conduire à **l'élimination des ROS** et donc du stress oxydatif provoqué par l'excès de sel. L'**équilibre** se joue aussi par le fait que **l'activation de phosphatases** va contrebalancer l'action des kinases, et que, à l'inverse, **l'activation d'oxydases** va promouvoir le stress oxydatif.

De nombreuses variantes des schémas présentés à la figure 8 existent pour rendre compte de la spécificité d'un stress donné mais les **principes généraux** suivant faisant maintenant consensus dans la communauté scientifique peuvent être énoncés :

Un **stress** va générer la production de **signaux** par la plante.

Ces signaux sont souvent de **petites molécules organiques** provenant de l'activité métabolique, ils peuvent être :

- des **polysaccharides** dérivés de la dégradation des **parois végétales** ;
- des **molécules lipidiques** résultant de l'action d'enzymes particulières comme les **lipoxygénases**, enzymes qui catalysent l'oxydation des acides gras ;
- de **petits peptides** capables de circuler dans la sève élaborée pour signaler le stress à longue distance dans la plante.
Certains de ces métabolites jouent le rôle **d'hormones végétales**, comme **l'acide abscissique** considéré comme une véritable hormone de stress.

Ces signaux sont perçus par des **récepteurs** qui sont souvent des **protéines** localisées dans la **membrane** des cellules ; ils ont des **activités kinases ou phosphatases,** c'est-à-dire qu'elles enlèvent ou ajoutent des groupes phosphate.

Dans bien des cas, la **propagation** ou **l'amplification des signaux** nécessitent l'intervention de **messagers secondaires.** Les **ions Ca^{2+}** et les **espèces activées de l'oxygène (ROS)** sont les messagers secondaires les plus régulièrement impliqués dans les réponses des plantes aux variations de l'environnement.

Ces messagers secondaires permettent l'**activation** de **cascades** de protéines **kinases** et de protéines **phosphatases solubles** dans le **cytoplasme** et le **noyau** des cellules.

in fine, les **cibles** terminales de ces cascades réactionnelles sont souvent des **facteurs de transcription**, capable de se fixer sur l'ADN en amont de **gènes de réponse au stress** dont ils activent l'expression.

L'ensemble des **produits de ces gènes (protéines structurales**, enzymes …) permettent la réponse phénotypique adaptative des plantes au stress qu'elles subissent.

A cette régulation de l'expression génétique en réponse aux contraintes de l'environnement s'ajoute une **régulation épigénétique**

[11],[12] (lire L'épigénétique, le génome et son environnement & Epigénétique : Comment l'environnement influence nos gènes). Les variations environnementales arrivant souvent de façon répétées, il est avantageux pour les plantes d'avoir une **« mémoire »** de ces **événements passés**, et d'utiliser le stockage de cette information pour s'adapter plus efficacement à de nouveaux épisodes. Un des exemples les plus connus concerne la défense contre les herbivores, mais ces mécanismes concernent également l'adaptation aux stress abiotiques. **Différents moyens** permettent cette **mémorisation** : accumulation de composés métaboliques, comme des osmoprotectants pour résister à la sécheresse, phosphorylation / déphosphorylation de protéines régulatrices comme évoqué ci-dessus. Mais de nombreux travaux de recherche ont mis en évidence **l'importance des régulations épigénétiques** dans l'adaptation à différents stress, et en particulier le **rôle** que peuvent jouer les **petits ARN régulateurs** appelés miRNA et siRNA. Initialement, les régulations épigénétiques permettant aux plantes de s'adapter aux contraintes environnementales ont été décrites dans les cas de l'**adaptation** à des conditions de **nutrition déficiente** en **phosphore**, et en **cuivre**. Le rôle de ces petits ARN a depuis été précisé pour l'adaptation à la **sécheresse** ou aux **élévations de température**. A un **niveau plus intégré,** les **gènes** portés par l'ADN sont **empaquetés dans le noyau des cellules** dans un complexe associant ADN et protéines appelé **chromatine**. L'état de **compaction** de la **chromatine** conditionne l'expression des gènes. Il est **régulé** par des **modifications post-transcriptionnelles** (méthylation, acétylation, phosphorylation …) des **histones** , protéines structurant l'ADN au sein de la chromatine (lire L'épigénétique, le génome et son environnement). Les conditions de **stress** pour les plantes évoquées ci-dessus sont ainsi capables de **modifier** la **structure** de la **chromatine** à proximité de gènes importants pour l'adaptation à ces stress. Ce processus contribue donc à la **régulation** de l'expression de leurs **gènes de stress** et à la réponse adaptative des plantes [13].

4. Le futur de l'adaptation des plantes dans le contexte du changement climatique

Le **changement climatique** que notre planète connaît actuellement se manifeste entre autre par des élévations de **température**, un changement de **régime des précipitations** et une **augmentation de la concentration de CO_2** dans l'atmosphère. Sécheresse et inondations sont connus pour influencer la biologie des plantes. Les **phénomènes adaptatifs** des plantes vont donc nécessairement évoluer dans un contexte de **multi-stress** avec **l'augmentation du CO_2** atmosphérique comme élément déterminant [14].

Plusieurs études ont analysé le **transcriptome** (le répertoire des ARNm, c'est-à-dire les gènes exprimés)**, le protéome** (le répertoire des protéines) **et le métabolome** (le répertoire des métabolites) de différentes espèces soumises à des **concentrations élevées de CO_2**. Une reprogrammation importante à tous ces niveaux a été observée et concerne principalement la **photosynthèse** et le **métabolisme carboné**, ainsi que la biosynthèse des acides aminés, de l'amidon et des sucres. Un **autre paramètre** qui est en train d'être profondément **modifié** par le changement climatique est la **nutrition** des plantes. **L'augmentation des températures et de la concentration en CO_2** vont affecter la **physiologie des microorganismes du sol** et ainsi **altérer les cycles des nutriments** et leur disponibilité pour la croissance des végétaux [15]. Des expériences ont ainsi été réalisées sur des plantes cultivées à des **concentrations en CO_2** équivalentes à celles prévisibles pour **2050**. Elles ont montré que, dans ces conditions, les **graines** des plantes **C3** voient leurs **concentrations en fer et en zinc très diminuées**. La

Enregistrer**ion** en **protéines** des plantes C3 **diminue** aussi en raison de l'altération de la nutrition azotée à fortes concentrations en CO_2. Les plantes à métabolisme CAM sont toutefois moins contraintes par ces élévations de CO_2.

Cette évolution climatique aura donc pour conséquence de **modifier la répartition géographique** de certaines espèces, et de promouvoir **l'émergence de nouveaux processus adaptatifs**, mais également d'influer sur l'activité humaine en **modifiant** la **qualité nutritionnelle** des plantes [16]. Ce qui ne manquera pas d'**impacter les pratiques agricoles.**

Références et notes

Photo de couverture : Attribution http://www.ForestWander.com ; Licence CC-BY-SA 3.0

[1] http://bip88.net/bip/index.php/activites-humaines/agriculture/40Semaine-9 & http://bip88.net/bip/index.php/activites-humaines/agriculture/40Semaine-2

[2] https://www.youtube.com/watch?v=9wLnavgmVjs

[3] https://fr.wikipedia.org/wiki/Nutrition_v%C3%A9g%C3%A9tale

[4] https://fr.wikipedia.org/wiki/Photosynth%C3%A8se

[5] *http://acces.enslyon.fr/evolution/evolution/relations-de-parente/enseigner/activites-pratiques-et-classification/les-tp/tp-presence-de-stoma*

[6] http://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/leau-de-labsorption-a-la-transpiration.html

[7] http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/mouvements/nasties-stomate.htm

[8] http://www.mbgnet.net/bioplants/adapt.html

[9] http://www.bdesciences.com/nolaj/SVS/L3/Semestre%20VI/Reponses%20des%20Plantes%20a%20l%20Environnement/Cours/Kry

[10] Facteur de transcription : protéine nécessaire à l'initiation ou à la régulation de la transcription de l'ADN en molécules d'ARN.

[11] Tetsu Kinoshita T & Seki M (2014) *Epigenetic Memory for Stress Response and Adaptation in Plants*. Plant & Cell Physiology 55: 1859–1863. doi:10.1093/pcp/pcu125

[12] Sunkar R, Chinnusamy V, Zhu J & Zhu JK (2007) *Small RNAs as bigplayers in plantabiotic stress responses and nutrient deprivation*. Trends in Plant Science 12 : 301-309

[13] Kim JM, Sasaki T, Ueda M, Sako K & Seki M.(2015) *Chromatin changes in response to drought, salinity, heat, and cold stresses in plants.* Frontiers in Plant Science 6: 114. doi: 10.3389/fpls.2015.00114

[14] Ishita Ahuja, Ric C.H. de Vos, Atle M. Bonesand Robert & D. Hall (2010) *Plant molecular stress responses face climate change*. Trends in Plant Science 1 : 664-674. doi:10.1016/j.tplants.2010.08.002

[15] Pilbeam DJ (2015) *Breeding crops for improved mineral nutrition under climate change conditions*. Journal of Experimental Botany, 66 / 3511–3521, 2015. doi:10.1093/jxb/eru539

[16] Myers S.S. *et al.* (2014) *Increasing CO_2 threatens human nutrition*. Nature 510, 139–142. doi:10.1038/nature13179

L’Encyclopédie de l’environnement est publiée par l’Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteur :** BRIAT Jean-François (2020), La vie fixée des plantes et ses contraintes, Encyclopédie de l’Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=1008

Les articles de l’Encyclopédie de l’environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.