

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou

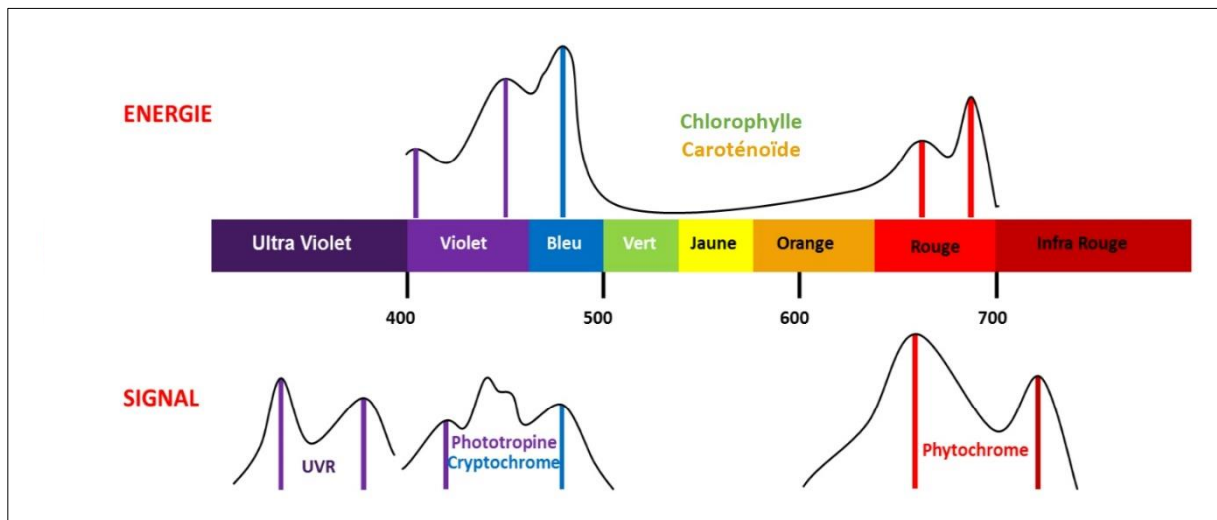


Faculté des Sciences Biologiques et Sciences Agronomiques

Département Écologie et Environnement

Signalisation Cellulaire

Dr ZAREB Amina



Polycopié de cours destiné aux étudiants de 1^{ère} année Master

Biotechnologie et Valorisation des Plantes

Année universitaire 2024-2025

Avant-propos

Ce support de cours est adressé aux étudiants master I Biotechnologie et Valorisation des Plantes. Ce cours est une unité fondamentale enseigné au Semestre 2 avec un crédit de 04 et un coefficient de 02. Il nécessite des connaissances préalables recommandées en physiologie (phototropisme, vernalisation et floraison), biochimie, microbiologie et en génétique.

Objectifs du cours

- 1.** Savoir qu'il existe une diversité de photorécepteurs chez les végétaux. Ils sont différents de ceux responsables de la collecte de la lumière nécessaire au déroulement de la photosynthèse et sont impliqués dans la perception du signal lumineux afin de le transformer en signal biochimique pour obtenir une réponse et un phénotype adéquat.
- 2.** Comprendre les cascades de transduction les plus décryptées.
- 3.** Différencier les propriétés des phytochromes, des cryptochromes et des phototropines.
- 4.** Montrer que la signalisation cellulaire contribue beaucoup dans les biotechnologies végétales.

Table des Matières

Chapitre I : GÉNÉRALITÉS	1
1. Introduction	1
2. Signalisation intercellulaire	2
2.1. Récepteurs de surface (membranaires)	4
2.1.1. Protéine G	4
2.1.2. Canaux récepteurs	5
2.1.3. Récepteurs enzymatiques	7
2.1.4. Protéines kinases et phosphatases	8
2.2. Récepteurs intracellulaires	11
2.2.1. Protéines fixant la guanosine-triphosphate (GTP)	11
2.2.2. Phosphatidylinositols	12
2.2.3. Nucléotides cycliques : AMPc et GMPc	14
2.2.4. Calcium	15
• Cas de la Calmoduline (CaM)	16
Chapitre II : CASCADE DE TRANSDUCTION D'UN SIGNAL	18
1. Définition et éléments constitutifs d'une cascade de transduction	18
1.1. Définition de la transduction d'un signal	18
1.2. Éléments constitutifs d'une cascade de transduction	18
2. Voies de signalisation décryptées chez les plantes	22
2.1. Voie de signalisation de l'auxine	22
2.2. Voie de signalisation de l'éthylène	25
2.3. Voie de signalisation de l'acide abscissique	26
3. Voies de signalisation et expression de gènes	28
• Cas des facteurs Nod : molécules signal clés de la symbiose <i>Rhizobium</i> -Légumineuse	29
Chapitre III : PERCEPTION DES SIGNAUX ENVIRONNEMENTAUX	32
1. Diversité et classification des photorécepteurs	32
2. Phytochromes	34
2.1. Généralités sur le phytochrome	34
2.2. Propriétés générales du phytochrome	34
2.3. Niveaux de réponses des phytochromes	37
2.4. Diversité des phytochromes	38
2.5. Rôles des phytochromes	39
• Les phytochromes activés favorisent :	40
a. Croissance étiolée	40
b. Dé-étiolement	40
c. Évitement de l'ombre	40
3. Cryptochromes	43
3.1. Structure des cryptochromes	43
3.2. Propriétés des cryptochromes	45
• Mécanismes de photoactivation, de signalisation et d'inactivation de CRY	45
3.3. Rôles des cryptochromes	47
4. Phototropines : Photorécepteurs de lumière bleue	50
4.1. Propriétés des phototropines	51
4.2. Rôles des phototropines	51
5. Applications agronomiques	52
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	55

Liste des Figures & Tableaux

Chapitre I : GÉNÉRALITÉS	1
Figure 1 : <i>Étapes successives de la réaction d'échange</i> (Chardin et al., 2000).	5
Figure 2 : <i>Schéma représentant la « triade » GPCR/Protéine G/Effecteur</i> (Dupuis, 2008).	5
Figure 3 : <i>Schéma représentant des récepteurs liés aux canaux ioniques</i> (Trewavas, 2000).	6
Figure 4 : <i>Vue simplifiée du signal de transduction lié à la voie des Ca⁺⁺/phosphoinositides</i> (Besnier, 2007).	7
Figure 5 : <i>Récepteurs liés aux enzymes sont généralement des protéines kinases</i> (Trewavas, 2000).	7
Figure 6 : <i>Schéma représentant des récepteurs couplés à une activité enzymatique</i> (Trewavas, 2000).	8
Figure 7 : <i>Illustration schématique du fonctionnement de la voie des MAPKs</i> (Tafforeau, 2002).	10
Figure 8 : <i>Rôle des petites protéines G en tant que biotimers plutôt qu'en tant que commutateurs moléculaires</i> (Takai et al., 2001).	11
Figure 9 : <i>Sites d'actions des différentes phospholipases sur les glycérophospholipides</i> (Grebert, 2019).	13
Figure 10 : <i>Schéma simplifié représentant la signalisation cellulaire impliquant les phospholipases C</i> (Grebert, 2019).	13
Figure 11 : <i>Synthèse et dégradation de l'AMP cyclique 3',5' par l'Adényl cyclase et l'AMP cyclique phosphodiesterase</i> (Trewavas, 2000).	14
Figure 12 : <i>Structure cristalline de la calmoduline selon deux conformations : Apo-calmoduline sans calcium (a) et Calmoduline liée au calcium (b)</i> (Chiu-Fena et Wen-Chin, 2022).	17
Chapitre II : CASCADE DE TRANSDUCTION D'UN SIGNAL	18
Figure 1 : <i>Transduction du signal par des molécules hydrosolubles</i> (Heller et al., 2004).	21
Figure 2 : <i>Schéma simplifié d'une voie de signalisation hormonale</i> (Morot-Gaudry et al., 2021).	23
Figure 3 : <i>Premières expériences d'électrophysiologie ont permis de montrer l'implication d'ABP1 dans l'activation de réponses physiologiques au niveau de la membrane plasmique</i> (Paque, 2013).	24
Figure 4 : <i>Perception et transduction du signal auxine, signalisation et réponse rapide de l'auxine chez les plantes</i> (Zhou et al., 2024).	25
Figure 5 : <i>Transduction du signal éthylène</i> (Bustamante, 2007).	26
Figure 6 : <i>Un modèle schématique de la voie de signalisation de l'ABA pendant la fermeture stomatique</i> (Qi et al., 2018 ; Jaballi, 2022).	28
Figure 7 : <i>Gènes et processus impliqués dans les étapes précoces de la nodulation</i> (Quilbe, 2022).	31
Chapitre III : PERCEPTION DES SIGNAUX ENVIRONNEMENTAUX	32
Figure 1 : <i>Spectre solaire et photorécepteurs de plantes supérieures et de Clamydomonas reinhardtii</i> (Dresch, 2024).	33
Figure 2 : <i>Voie de biosynthèse du chromophore phytochrome d'Arabidopsis</i> (Li et al., 2011).	35
Figure 3 : <i>Facteurs contrôlant l'activité des phytochromes</i> (Legris et al., 2019).	35
Figure 4 : <i>Chromophore phytochrome d'Arabidopsis</i> (Li et al., 2011).	36
Figure 5 : <i>Spectres d'absorption des deux formes (Pr et Pfr) de phytochromes</i> (Li et al., 2011).	37
Tableau 1 : <i>Caractéristiques diagnostiques des différents modes d'action des phytochromes</i> (Li et al., 2011).	38
Figure 6 : <i>Arbre phylogénétique des cinq gènes de phytochromes d'Arabidopsis thaliana</i> (Li et al., 2011).	39
Figure 7 : <i>Mécanisme simplifié de contrôle des facteurs de transcription par les phytochromes dans différents environnements lumineux</i> (Legris et al., 2019).	42
Figure 8 : <i>Structure des cryptochromes</i> (Lin et Todo, 2005).	44
Figure 9 : <i>Association des cryptochromes d'Arabidopsis avec les phytochromes récepteurs de lumière rouge/rouge lointain dans la régulation de diverses réponses lumineuses et avec les phototropines réceptrices de lumière bleue dans la régulation de l'ouverture stomatique</i> (Wang et Lin, 2020).	45
Tableau 2 : <i>Rôles des cryptochromes chez les plantes.</i>	47

Figure 10 : Régulation du rythme circadien d' <i>Arabidopsis thaliana</i> , des entrées aux sorties en relation avec la croissance et le développement (Dresch, 2024).	49
Figure 11 : Représentation schématique de l'horloge circadienne d' <i>Arabidopsis</i> , illustrant les trois principaux composants de la machinerie circadienne (Lopez et al., 2021).	50
Figure 12 : Structure schématique de la phototropine et la régulation des kinases par de la phototropine (Yuan, 2020).	51
Figure 13 : Mécanismes de détection, de signalisation et de régénération des photorécepteurs (Volna et al., 2024).	54

Chapitre I : GÉNÉRALITÉS

1. Introduction

Le quotidien des végétaux n'est pas de tout repos. En effet, sa croissance est, à tout instant, affectée par une multitude de stress environnementaux (Tafforeau, 2002). Mais les plantes ont mis en place des mécanismes qui leur sont propres pour percevoir et répondre à toute une série de stress environnementaux tels que la déshydratation, les basses températures, la chaleur, des stress mécaniques comme le toucher ou le vent, des blessures ou encore des infections par des espèces qui leur sont pathogènes. Tous ces stress environnementaux sont donc perçus par la plante comme des *stimuli* qui, par un phénomène de transduction du signal au sein de la cellule végétale, vont à leur tour induire tout un ensemble de réponses biochimiques, physiologiques ou moléculaires (expression ou répression de certains gènes) (Grillo et Leone, 1996 ; Shinozaki et al., 1998 ; Tafforeau, 2002). Cependant, chez les végétaux, les mécanismes impliqués dans la perception et dans la transduction des signaux pour répondre à un stress environnemental demeurent encore mal connus (Tafforeau, 2002).

Une cellule type, dans un organisme multicellulaire, est exposée, dans son environnement, à des centaines de molécules de signalisation différentes. Celles-ci peuvent être libres dans le milieu extracellulaire, faire partie de la matrice extracellulaire sur laquelle la plupart des cellules reposent, ou être liées à la surface des cellules voisines. Chaque cellule doit répondre de manière sélective à ce mélange de signaux, en ignorant certains et en réagissant à d'autres, en fonction de sa spécialisation (Trewavas, 2000). La lumière est le facteur environnemental le plus important pour les plantes, car elle fournit de l'énergie pour la photosynthèse (Xu et al., 2020 ; Wang et al., 2021) et agit comme un signal modulateur environnemental pour de nombreux aspects de la croissance et de la reproduction des plantes.

La lumière régule la germination des graines, le dé-étiolement et l'induction de la floraison chez les plantes à graines ou Spermaphytes (Paik et Huq 2019 ; Xu et al., 2020). Elle détermine également les processus d'adaptation et de développement au cours du cycle de la vie de la plante (Xu et al., 2020). Les plantes perçoivent les signaux lumineux par le biais de différents photorécepteurs (Wang et al., 2021). Les photorécepteurs et les voies de signalisation en aval qui relient la perception de la lumière à la régulation de l'expression des gènes chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et chez d'autres plantes à graines (Hiltbrunner, 2019 ; Xu et al., 2020).

L'objectif de cette matière est d'étudier les photorécepteurs chez les végétaux qui sont impliqués dans la perception du signal lumineux pour le transformer en signal biochimique, et de différencier les propriétés des phytochromes, des cryptochromes et des phototropines.

2. Signalisation intercellulaire

L'intégrité et la reproduction des êtres pluricellulaires sont conditionnées par la bonne coordination des activités de leurs cellules constituantes. Au cours de l'évolution, les cellules de ces organismes se sont en effet spécialisées et dépendent toutes du fonctionnement de chacune d'elles au bon niveau d'activité et au bon moment. Cette coordination est évidemment nécessaire tout au long de la période de développement de l'organisme jusqu'à sa reproduction, sexuée ou asexuée (Cambarnous, 2013). La communication cellulaire est indispensable à la vie des organismes pluricellulaires : les cellules doivent impérativement échanger les informations nécessaires à la coordination de leurs actions. Pourtant, elle existe déjà chez les organismes unicellulaires comme les levures qui doivent, elles aussi, échanger des informations (Robert, 2010). Chez un organisme multicellulaire, les choses sont plus compliquées. Les cellules doivent interpréter la multitude de signaux qu'elles reçoivent des autres cellules pour coordonner leurs comportements. Au cours du développement animal, par exemple, les cellules de l'embryon échangent des signaux pour déterminer le rôle spécialisé que chaque cellule va adopter, la position qu'elle va occuper dans l'animal, et si elle va survivre, se diviser ou mourir. Plus tard, une grande variété de signaux coordonne la croissance de l'animal, sa physiologie et son comportement au jour le jour. Chez les plantes également, les cellules sont en constante communication les unes avec les autres. Leurs interactions permettent à la plante de répondre aux conditions de lumière, d'obscurité et de température qui contrôlent sa croissance, sa floraison et la production de fruits, et de coordonner ce qui se passe dans ses racines, sa tige ou dans ses feuilles (Trewavas, 2000).

Les principes de la communication cellulaire sont universels : des molécules de signalisation sont émises par une cellule, reconnues par une autre, qui met alors en œuvre une voie de transduction du signal reçu, qui aboutit à un système effecteur qui prend en compte le signal. La variété des systèmes de transmission de l'information est immense, tant au niveau de la réception des signaux qu'à celui de la mise en jeu des effecteurs. Pourtant, il est certainement possible de trouver des *patterns* généraux, des structures communes du cheminement de l'information (Robert, 2010).

Les signaux environnementaux perçus par les plantes sont importants pour initier ou stopper une réponse ou plusieurs réponses. Avant de réagir aux contraintes environnementales

et de développer une réponse *ad hoc*, il est nécessaire de percevoir les changements intervenant dans l'environnement immédiat de la plante. Une variation de paramètres physiques va devoir être transformée en variation de paramètres biochimiques afin d'initier par l'intermédiaire d'une (ou de plusieurs) voie(s) de transduction du signal une réponse physiologique (Charrier, 2011). La richesse des stratégies biologiques mises en œuvre par les organismes pluricellulaires pour assurer leurs fonctions fondamentales (nutrition, reproduction) est immense. Sur les plans cellulaires et biochimiques, ces stratégies reposent néanmoins sur des schémas de base communs qui sont l'héritage de l'origine unique de toutes les formes de vie sur notre planète. Il existe une grande diversité des récepteurs, des ligands et des cibles en aval (Cambarnous, 2013). La communication intercellulaire comprend trois phases (la réception du signal, la transduction du signal et la phase de réponse cellulaire) (Heller et *al.*, 2004).

On connaît encore mal la fonction de perception chez les végétaux. A l'échelle cellulaire, tout commence par la réception du signal, c'est-à-dire son interaction avec un récepteur protéique nucléaire, cytosolique ou membranaire (Meyer et *al.*, 2008). Un récepteur est une protéine capable de reconnaître un ligand (petite molécule pouvant se fixer à des protéines par des interactions non covalentes) auquel il se lie. A ce titre, l'hormone fonctionne comme un ligand. La liaison du ligand au récepteur a pour conséquence de conduire à la production d'un second messager suivi d'autres messagers secondaires, dits aussi messagers intracellulaires. Mais la production de ces messagers n'est pas obligatoire : la fixation du ligand sur le récepteur peut suffire (Heller et *al.*, 2004). Le récepteur montre la transduction du signal, qui est sa transformation en seconds messager, et l'amplification, qui est l'augmentation de la concentration cellulaire en seconds messagers. Ces derniers entraînent une réponse directe comme l'ouverture des canaux ioniques ou induisent l'expression de certains gènes. Dans les trois cas de récepteurs, l'induction est locale ou peut entraîner la réponse des autres cellules du végétal et devenir générale, c'est-à-dire systémique (Meyer et *al.*, 2008).

Pour ce qui concerne la première étape, celle de la réception, les mécanismes sont dépendants de la nature chimique des messagers :

- les messagers de nature hydrophile (acides aminés et leurs dérivés, peptides, protéines) ne peuvent entrer dans les cellules, faute de pouvoir traverser les membranes ; il existe donc nécessairement un récepteur membranaire apte à recevoir le message, à le comprendre, et à traduire l'information au-delà (Robert, 2010) :
- les messagers de nature lipidique (dérivés stéroïdiens, acides gras et leurs dérivés, et autres) et les composés de structure très simple (oxygène, oxyde nitrique) sont capables de diffuser à

travers les membranes et d'atteindre directement leurs cibles, dans le cytoplasme ou dans le noyau (récepteurs nucléaires).

– les messagers de nature ionique (Na^+ , K^+ , Cl^- et Ca^{2+}) sont capables d'induire l'ouverture ou la fermeture transitoire de canaux ioniques permettant la génération de courants transmembranaires ; ces courants correspondent au passage de l'influx, mais ils sont aussi à l'origine de nombreux événements intracellulaires (Robert, 2010).

Les récepteurs appartiennent à des familles de protéines variées, même s'ils sont localisés dans des compartiments aussi divers que le noyau, le cytosol, le plasmalemma (ou membrane plasmique) ou encore la paroi végétale (Heller et *al.*, 2004).

2.1. Récepteurs de surface (membranaires)

2.1.1. Protéine G

De nombreux processus cellulaires essentiels, tels que la transduction du signal, les réarrangements du cytosquelette et la plupart des mécanismes de transport sont contrôlés par des commutateurs moléculaires : les protéines G. Ces protéines fixent alternativement les nucléotides GDP et GTP et adoptent ainsi deux conformations : une forme de repos, associée au GDP, et une forme active, associée au GTP. Cette dernière peut interagir avec des protéines cibles appelées « effecteurs » et ainsi moduler leur activité (Chadrin et *al.*, 2000). Les protéines **G** (hétérotrimériques) comprennent trois sous-unités α , β et γ . La fixation d'un ligand, par exemple une hormone, sur un récepteur transmembranaire conduit à l'activation de la protéine G (initialement au repos, à l'état de trimère associé au GDP), ce qui permet la fixation d'un GTP sur la sous-unité α avec libération de GDP. Le complexe α -GTP produit va réagir avec un effecteur pour produire un messenger secondaire ; le GTP sera hydrolysé et la protéine G retrouvera sa configuration initiale trimérique (Figure 1) (Heller et *al.*, 2004).

Les récepteurs couplés aux protéines G interagissent avec les protéines G hétérotrimériques et initient ainsi des cascades de signalisation. La liaison du ligand induit des changements conformationnels du récepteur, au niveau de la poche formée par les segments transmembranaires, permettant son interaction avec les protéines G qui assurent la transduction de l'information en activant un effecteur pour aboutir à la réponse cellulaire appropriée.

La transduction d'un signal par le système GPCR/protéine G/effecteur s'accompagne d'un processus d'amplification : l'activation de l'effecteur entraîne la synthèse de nombreuses molécules de seconds messagers activant à leur tour des protéines cibles (Robishaw et Berlot, 2004 ; Dupuis, 2008). La liaison du ligand au GPCR entraîne le passage de l'état inactif (état GDP-lié) à l'état actif (état GTP-lié, α et $\beta\gamma$ dissociées) des protéines G associées, qui module

en retour un effecteur (enzyme, canal) pour aboutir à une réponse cellulaire (Figure 2) (Dupuis, 2008).

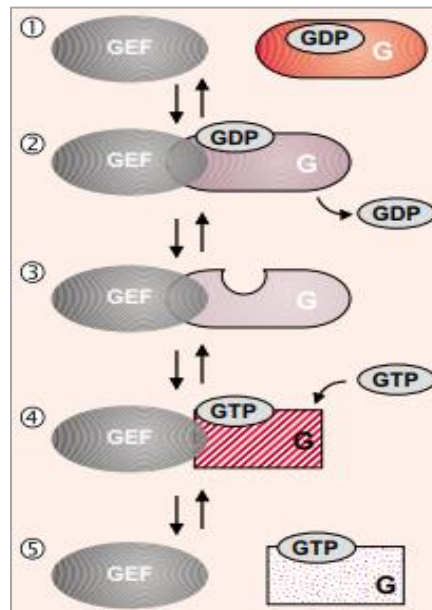


Figure 1 : Etapes successives de la réaction d'échange (Chardin *et al.*, 2000).

Note : les structures cristallines ont démontré que les petites protéines G ont des conformations différentes (symbolisées par des couleurs et des formes différentes) au niveau des étapes 1, 3 et 5, et il est probable que c'est aussi le cas pour les étapes intermédiaires. GEF: guanine nucléotide exchange factor.

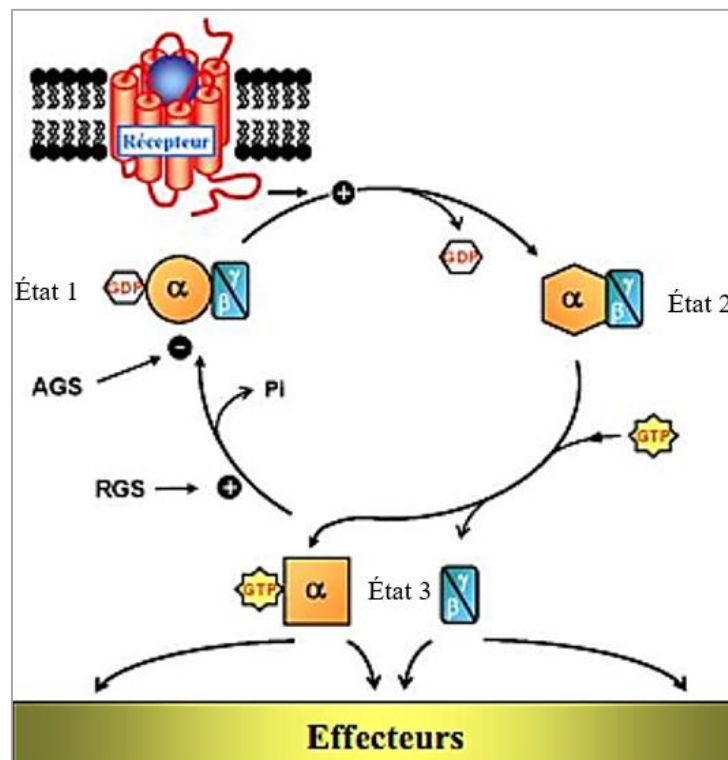


Figure 2 : Schéma représentant la « triade » GPCR/Protéine G/Effecteur (Dupuis, 2008).

2.1.2. Canaux récepteurs : Les récepteurs liés aux canaux ioniques peuvent être couplés directement à des canaux de surface cellulaire importants qui s'ouvrent lorsque le récepteur est

occupé. Certains récepteurs des canaux ioniques sont également situés sur des membranes internes (Figure 3) (Trewavas, 2000).

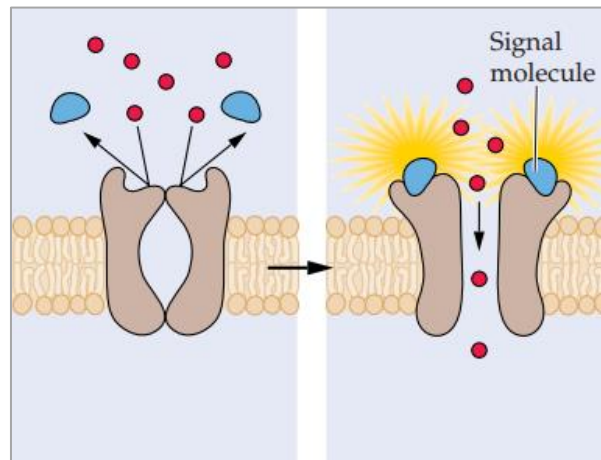


Figure 3 : Schéma représentant des récepteurs liés aux canaux ioniques (Trewavas, 2000).

La production de messagers secondaires a pour conséquence de moduler positivement ou négativement l'activité de certains canaux ioniques, dont l'activité est régulée par certains messagers secondaires peuvent être localisés dans divers compartiments cellulaires (plasmalemme, tonoplaste, réticulum endoplasmique, ou autres). Un exemple typique de cette régulation est la mobilisation du Ca^{2+} de la vacuole et du réticulum endoplasmique sous l'influence de l'inositol triphosphate (IP_3) (Heller et *al.*, 2004).

Le signal d'entrée responsable sur cette réponse s'effectue par fixation d'un messenger primaire sur un récepteur à la surface de la membrane plasmique, provoquant ainsi la transmission du signal à une protéine G hétérotrimérique. La sous-unité $G\alpha$ se détache des sous-unités $G\beta$ et $G\gamma$ en échangeant le GDP par du GTP. La sous-unité $G\alpha$ active une phosphoinositide (PIP_2 : Phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate) spécifique de la phospholipase C (PLC), produisant ainsi deux seconds messagers à savoir l' IP_3 et le diacylglycérol (DAG).

La phase off de la transmission du signal est initiée par l'hydrolyse du GTP qui permet la réassociation des sous-unités G. Par une série de réactions telles que des déphosphorylations menant à l' IP_2 et l' IP , l' IP_3 et le DAG sont métabolisés et le PIP_2 est synthétisé *via* PI et PIP. PKC, protéine kinase C ; protein-P, protéine phosphorylée (Figure 4) (Besnier, 2007).

2.1.3. Récepteurs enzymatiques

Les récepteurs liés aux enzymes sont généralement des protéines kinases. La liaison du ligand (signal) provoque la dimérisation du récepteur, ce qui conduit à une phosphorylation intermoléculaire avec activation du récepteur (Figure 5) (Trewavas, 2000).

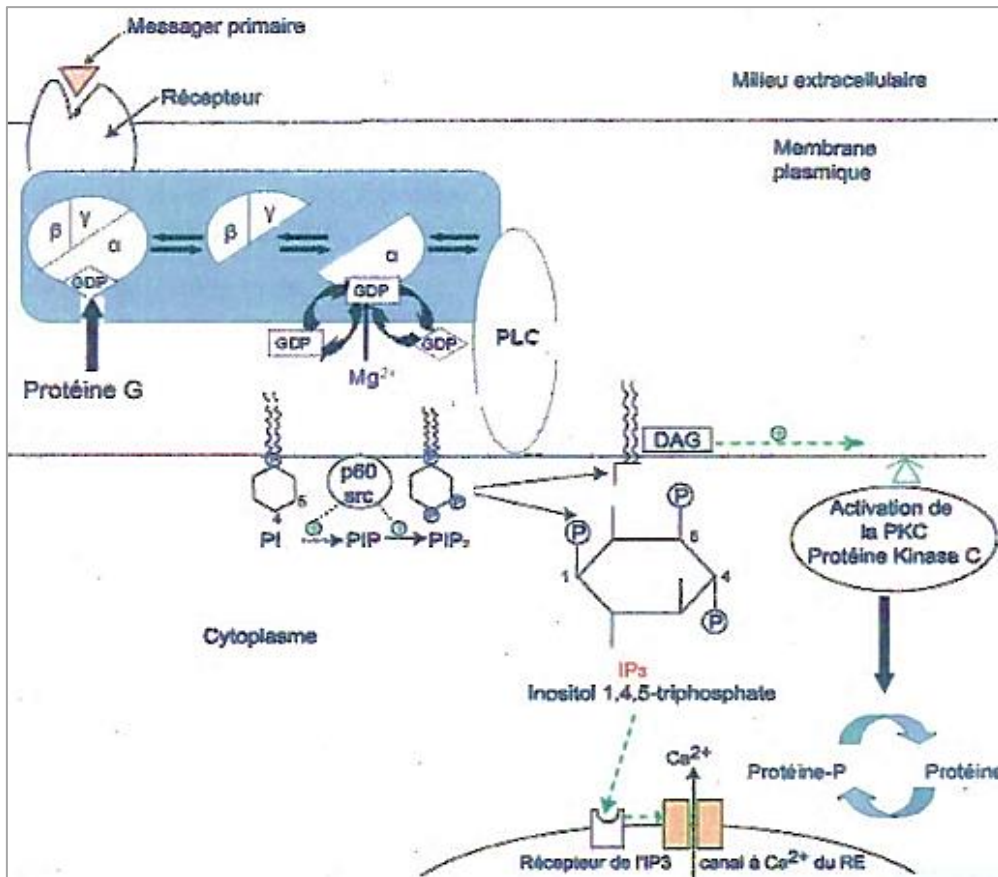


Figure 4 : Vue simplifiée du signal de transduction lié à la voie des Ca^{2+} /phosphoinositides (Besnier, 2007).

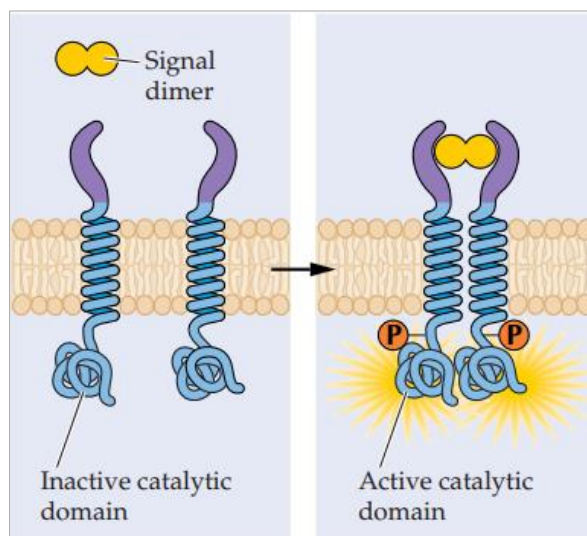


Figure 5 : Récepteurs liés aux enzymes sont généralement des protéines kinases (Trewavas, 2000).

La liaison d'une molécule de signalisation à un récepteur couplé à une enzyme déclenche l'activité de l'enzyme située à l'autre extrémité du récepteur, à l'intérieur de la cellule. De nombreux récepteurs couplés à une enzyme ont une activité enzymatique propre (Figure 6a), et d'autres fonctionnent avec des enzymes qui leur sont associées (Figure 6b) (Trewavas, 2000).

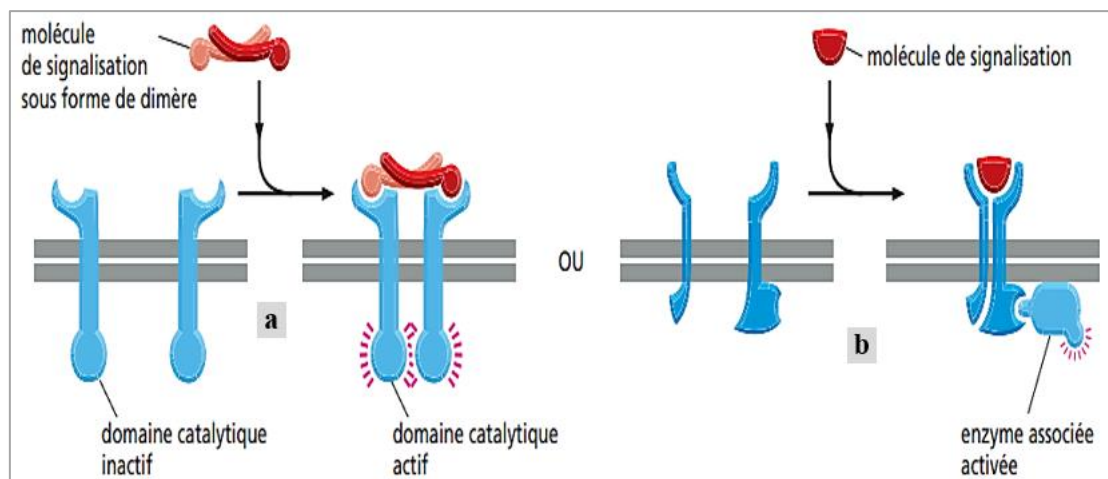


Figure 6 : Schéma représentant des récepteurs couplés à une activité enzymatique (Trewavas, 2000).

2.1.4. Protéines kinases et phosphatases

Les MAP kinases (mitogen activated protein kinases) existent chez tous les Eucaryotes et sont impliquées dans la transduction de très nombreux signaux régulateurs externes (d'où leur dénomination ERK, extracellular responsive kinase) (Heller et *al.*, 2004). Les cascades de protéines kinases activées par les mitogènes (MAPK) sont des modules de signalisation importants chez les Eucaryotes. Elles fonctionnent en aval des capteurs/récepteurs pour coordonner les réponses cellulaires afin d'obtenir une croissance/un développement normal des organismes et leur adaptation à un environnement en constante évolution (Widmann et *al.*, 1999 ; Ichimura et *al.*, 2002 ; Zhang et Zhang, 2022). Les protéines kinases sont impliquées dans de nombreux aspects de la régulation et du métabolisme cellulaires (Chen et *al.*, 2021). Elles interviennent dans la transduction d'un signal lors d'un stress, au cours du cycle cellulaire, et au niveau du contrôle de la croissance (Tafforeau, 2002). En effet, des données indiquent que les protéines kinases telles que les cascades de protéines kinases activées par les mitogènes (MAPK), les kinases de type récepteur (RLK), les protéines kinases liées au sucrose non fermenting1 (SNF1) (SnRK) et les protéines kinases dépendantes du calcium (CDPK/CPK) sont essentielles à la régulation de la croissance et du développement des plantes, ainsi qu'à la réponse des plantes aux conditions de stress. Par exemple, la famille MAPK module la tolérance des plantes aux stress dus à la sécheresse, au sel, au froid et à la chaleur (Chen et *al.*, 2021).

La voie des MAPKs fait intervenir de nombreuses molécules dont les principales sont les MAPKs, les MAPKKs (MAPK kinases), et les MAPKKKs (MAPKK kinases) (Tafforeau, 2002). Une cascade MAPK typique est composée d'au moins une MAPK (MPK), une kinase MAPK (MAPKK, MKK ou MEK) et une kinase MAPKK (MAPKKK, MKKK ou MEKK). Il est courant que plusieurs membres soient présents à un seul niveau de la cascade. Ils ont des

fonctions redondantes ou se chevauchant partiellement pour diversifier le processus de signalisation. En réponse à un stimulus, l'activation de la ou des MAPKKK, la ou les kinases les plus élevées dans une cascade MAPK, conduit à la phosphorylation et à l'activation de la ou des MAPKK en aval. Les MAPKK activées phosphorylent à leur tour et activent les MAPK, les kinases de niveau inférieur dans une cascade de MAPK. Les MAPK activées peuvent alors phosphoryler plusieurs substrats en aval, notamment des facteurs de transcription, des protéines kinases, d'autres enzymes et des protéines structurales, ce qui conduit à l'activation de réponses cellulaires (Ichimura et *al.*, 2002 ; Zhang et *al.*, 2018 ; Zhang et Zhang, 2022).

Le processus de phosphorylation, impliquant le transfert d'un groupe phosphoryle de l'adénosine triphosphate (ATP) (ou d'autres phosphates de nucléosides) à un résidu hydroxyle accepteur du substrat protéique, est l'un des rôles attribués aux domaines de protéines kinases bien conservés (Hanks et *al.*, 1988 ; Dievart et *al.*, 2020). La phosphorylation de la sérine/thréonine (Ser/Thr) est l'événement de phosphorylation le plus courant. Outre leur rôle dans cette fonction catalytique, les domaines kinases facilitent également la liaison et l'orientation du donneur de phosphate d'ATP et du substrat protéique. Les réseaux de protéines kinases impliquées dans la phosphorylation du substrat sont très complexes et se composent de centaines de protéines, ce qui en fait l'une des plus grandes familles de protéines (Manning et *al.*, 2002a ; Dievart et *al.*, 2020) (Figure 7). Manning et ses coauteurs (2002b) et Dievart et *al.* (2020) ont proposé le terme kinome pour englober l'ensemble complet des protéines kinases codées dans un génome. Le kinome du premier génome végétal (*Arabidopsis thaliana*) séquencé en 2000 comprenait plus de 1 000 protéines (Dievart et *al.*, 2020).

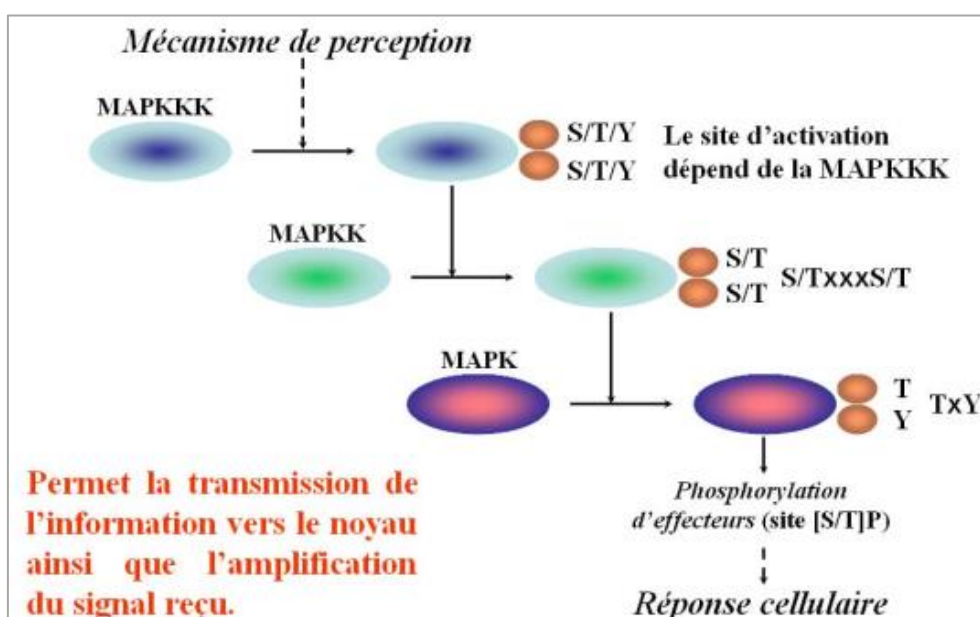


Figure 7 : Illustration schématique du fonctionnement de la voie des MAPKs (Tafforeau, 2002).

Les MAPKs appartiennent à la grande famille des serine/thréonine protéines kinases. L'analyse cristallographique de la plupart des MAPKs révèle une grande similitude dans leur structure tridimensionnelle, à savoir une structure en double lobe où le site actif se trouve à l'interface des deux lobes (Zhang et *al.*, 1994 ; Tafforeau, 2002). La boucle d'activation qui forme l'ouverture du site actif est un des plus importants et le moins stable des éléments de la structure secondaire des MAPKs (Zhang et *al.*, 1995 ; Tafforeau, 2002). Cette boucle contient le motif de double phosphorylation TxY (Thréonine-x-Tyrosine), spécifique de ces MAPKs (Payne et *al.*, 1991 ; Gartner et *al.*, 1992 ; Tafforeau, 2002). La phosphorylation de la thréonine et de la tyrosine de ce motif est nécessaire pour l'activation complète des MAPKs (Tafforeau, 2002).

Les MAPKKs sont des protéines kinases à double spécificité qui activent les MAPKs en phosphorylant les résidus thréonine et tyrosine du motif TxY de ces dernières. Les MAPKKs sont-elles mêmes activées par la phosphorylation de deux résidus serine et thréonine conservés (Alessi et *al.*, 1994 ; Zheng et Guan, 1994 ; Tafforeau, 2002). Chez la plupart des MAPKKs, ces acides aminés conservés possèdent le motif S/TxxxS/T. Rossomando et *al.* (1994) et Tafforeau (2002) ont également démontré qu'outre l'activation des MAPKKs *via* la double phosphorylation précédemment décrite, la phosphorylation d'autres résidus peut réguler négativement l'activité des MAPKKs. Les MAPKKs ont une grande spécificité puisqu'elles n'ont pas d'autres substrats connus que les MAPKs (Seger et *al.*, 1992 ; Tafforeau, 2002). De plus, les MAPKKs n'interviennent normalement que dans une ou deux cascades distinctes de MAP kinases, c'est pourquoi, il semblerait qu'elles soient le point de convergence des cascades de MAP kinases en intégrant différents signaux induits dans une voie donnée (Tafforeau, 2002).

Du fait de leurs structures variées, les MAPKKKs peuvent être activées par différents mécanismes comme la phosphorylation par une MAPKKK kinase et une protéine kinase C (PKC), ou par interaction avec les protéines G ou encore par activation directe par le biais des systèmes à deux composants (Fanger et *al.*, 1997 ; Tafforeau, 2002). C'est cette hétérogénéité tant au niveau structural qu'au niveau de la régulation caractéristique des MAPKKKs qui confère aux cascades des MAP kinases une flexibilité suffisante pour répondre à un large panel de *stimuli* (Tafforeau, 2002).

2.2. Récepteurs intracellulaires

Situés soit dans le cytosol (cytosol ou hyaloplasme) et/ou dans le noyau (nucléoplasme).

2.2.1. Protéines fixant la guanosine-triphosphate (GTP)

Les petites protéines de liaison au GTP (protéines G) existent chez les Eucaryotes, des champignons (la levure) à l'homme, et constituent une superfamille composée de plus de 100 membres. Cette superfamille est structurellement subdivisée en au moins cinq familles : Ras, Rho, Rab, Sar1/Arf et Ran. Elles régulent une grande variété de fonctions cellulaires en tant que chronomètres biologiques, qui initient et arrêtent des fonctions cellulaires spécifiques et déterminent les périodes de temps pour la poursuite de ces fonctions cellulaires spécifiques. Elles jouent en outre un rôle clé dans la détermination non seulement temporelle mais aussi spatiale de fonctions cellulaires spécifiques. La famille Ras régule l'expression des gènes, la famille Rho régule la réorganisation du cytosquelette et l'expression des gènes, les familles Rab et Sar1/Arf régulent le bourgeonnement des vésicules et la famille Ran régule le transport nucléocytoplasmique et l'organisation des microtubules (Takai et *al.*, 2001).

Ces protéines, sont capables de fixer mais aussi d'hydrolyser le GTP (d'où le nom de GTP-ase, également utilisé), ce sont de petites protéines (monomériques et d'une masse moléculaire comprise entre 20 et 30 kDa), elles sont notamment à l'origine de l'activation des MAP kinase, et celle des protéines G hétérotrimériques (Figure 8) (Heller et *al.*, 2004).

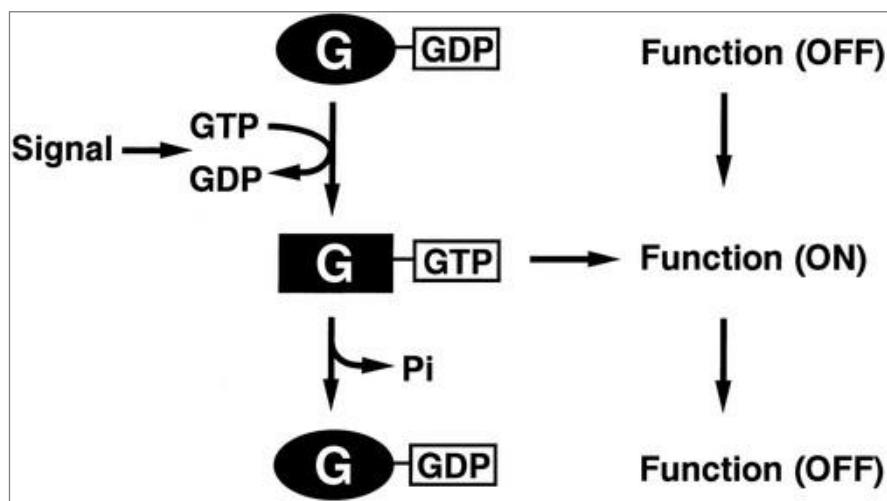


Figure 8 : Rôle des petites protéines G en tant que biotimers plutôt qu'en tant que commutateurs moléculaires (Takai et *al.*, 2001).

2.2.2. Phosphatidylinositols

Les membranes biologiques sont constituées essentiellement de phospholipides enchâssés sous forme de bicouches, les têtes polaires vers l'extérieur et les acides gras hydrophobes formant l'intérieur de la bicouche. Le rôle des membranes s'étend au-delà de celui de barrière physique, puisqu'elles permettent aussi de convertir des signaux extracellulaires en

réponses intracellulaires par le biais de canaux exprimés à la membrane mais également *via* l'hydrolyse des phospholipides membranaires par les phospholipases (Grebert, 2019).

Les quatre principaux phospholipides retrouvés au niveau des membranes sont : la phosphatidylcholine, la phosphatidyléthanolamine, la phosphatidylsérine et la sphingomyéline. Deux autres lipides sont retrouvés en quantité plus faible : l'acide phosphatidique et le phosphatidylinositol (Suetsugu *et al.*, 2014 ; Grebert, 2019). Ce dernier, le moins abondant des lipides membranaires, est néanmoins considéré comme un phospholipide fondamental pour la régulation des fonctions cellulaires. Localisé au niveau du feuillet dense interne de la membrane plasmique, il est globalement inerte, mais sous l'action de kinases, il va subir des transformations pour générer des produits phosphorylés : les phosphoinositides. Parmi les plus importants des sept phosphoinositides qui existent, nous comptons le phosphatidylinositol-4-phosphate (PIP), le phosphatidylinositol-4,5-biphosphate (PIP₂) et le phosphatidylinositol-3,4,5-triphosphate (PIP₃) (Grebert, 2019).

Le méso-inositol, isomère naturel de l'inositol, est un hexa-alcool résultant de la cyclisation du glucose-6-phosphate. Il se trouve couramment dans les cellules végétales sous forme de phospholipide, comme le phosphatidylinositol (PI). Par deux phosphorylations successives (à partir d'ATP), le PI devient du phosphatidylinositol-4,5-biphosphate (PIP₂) ; ce dernier peut être hydrolysé et donne alors de l'inositol-1,4,5-triphosphate (IP₃) et du diacylglycérol (DAG). Dans les processus de transduction de signaux, cette hydrolyse est réalisée par une phospholipase membranaire (phospholipase C) (PLC) activée, à la suite de la liaison de l'hormone au récepteur, par l'intermédiaire de protéines fixant le GTP ou de protéine kinase. L'IP₃ et le DAG, issus de l'action de la PLC, se comporteront comme des messagers secondaires (Heller *et al.*, 2004).

Les phospholipases sont des enzymes qui interviennent dans le métabolisme des glycérophospholipides pour former des seconds messagers intracellulaires. Elles sont au nombre de quatre : la phospholipase A1, la phospholipase A2, la phospholipase C et la phospholipase D. Les phospholipases A1 et A2 génèrent chacune un acide gras et un lysophospholipide, la phospholipase C produit un diglycéride et un alcool phosphorylé tandis que la phospholipase D génère un acide phosphatidique et un alcool (Figure 9) (Grebert, 2019).

Les PLC β sont activées par les sous-unités G α et G $\beta\gamma$ des RCPG, les PLC γ sont activées par les récepteurs à activité tyrosine kinase, les PLC ϵ sont activées par les petites GTP-ases (RAP2B et RHOA), les PLC δ et PLC η sont activées par le Ca²⁺ intracellulaire tandis que les PLC ζ seraient constitutivement actives.

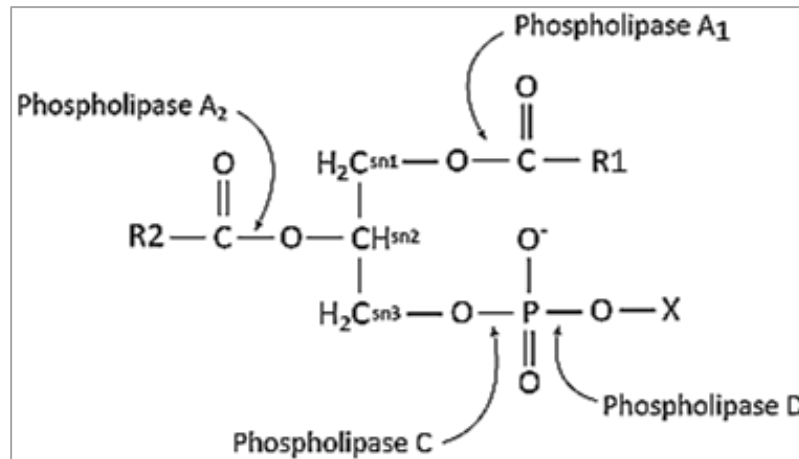


Figure 9 : Sites d'actions des différentes phospholipases sur les glycérophospholipides (Grebert, 2019).

Note : R1 et R2 = acides gras et X = choline, éthanol amine, sérine, ou inositol biphosphate.

Une fois activées les PLC hydrolysent le PIP_2 pour générer deux seconds messagers : l' IP_3 et le DAG. L' IP_3 entraîne la libération des stocks calciques du réticulum endoplasmique et le DAG active la PKC (Protéine Kinase C) (Figure 10) (Grebert, 2019).

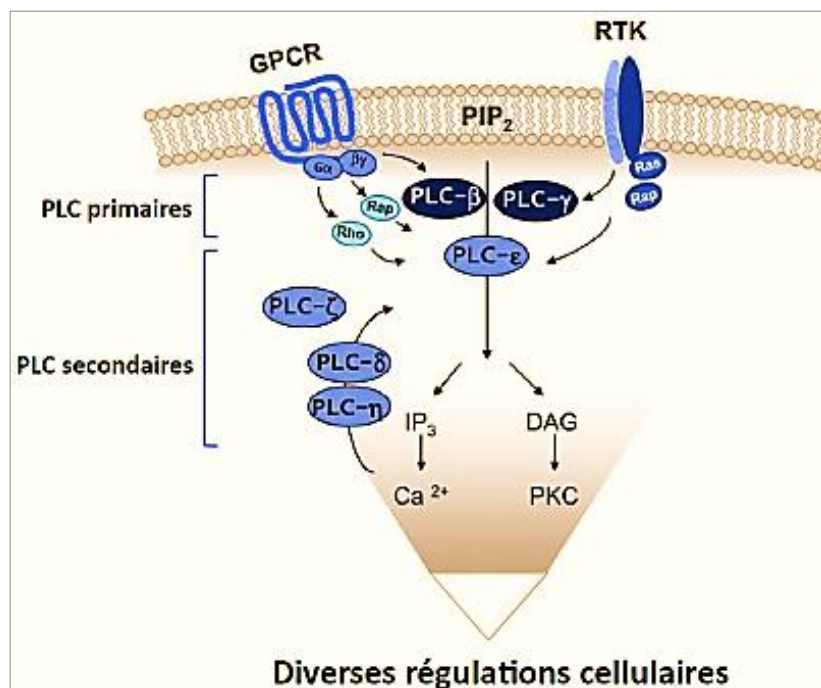


Figure 10 : Schéma simplifié représentant la signalisation cellulaire impliquant les phospholipases C (Grebert, 2019).

2.2.3. Nucléotides cycliques : AMPc et GMPc

L'AMPc (ou AMP cyclique) est un second messager intracellulaire retrouvé dans de nombreuses voies de signalisation et permettant de relayer les réponses hormonales lors de divers processus biologiques. Il est responsable de l'activation de plusieurs effecteurs tels que

la protéine kinase AMPc-dépendante (PKA), une famille de canaux ioniques membranaires (cAMPgated chanel) et la famille des protéines EPAC-1 et -2 (Exchange Protein factor directly Activated by cAMP), dont l'activation conduit à l'élévation de la concentration calcique intracytosolique (Gloerich et Bos, 2010 ; Déséchalliers, 2016) (Figure 11). Aussi le GMP_C régule l'activité de protéine kinase et de divers canaux ioniques (Thomopoulos, 1991 ; Eladari et *al.*, 2002 ; Heller et *al.*, 2004).

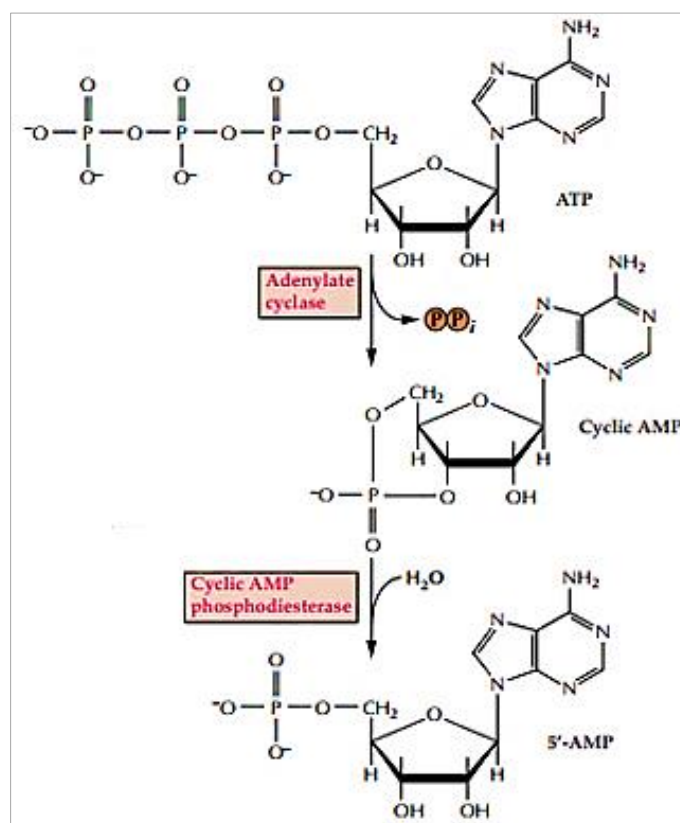


Figure 11 : Synthèse et dégradation de l'AMP cyclique 3',5' par l'adényl cyclase et l'AMP cyclique phosphodiesterase (Trewavas, 2000).

Note : l'AMPc est présenté sous forme de formule structurale et de modèle de remplissage d'espace.

L'adénosine monophosphate cyclique (ou AMPc) constitue, avec le GMPc (guanosine monophosphate cyclique), la famille des nucléotides cycliques impliqués dans la régulation de toutes les principales fonctions biologiques. Ils sont en effet les seconds messagers de nombreuses hormones (Trewavas, 2000). Un autre nucléotide cyclique, l'ADPRc (adénosine-diphosphate-ribosecyclique), synthétisé à partir du NAD⁺ par une ADP-ribose cyclase, intervient dans la mobilisation du Ca⁺⁺ vacuolaire (Heller et *al.*, 2004).

2.2.4. Calcium

Le calcium est reconnu comme étant un ion de signalisation ubiquiste chez les végétaux. Ces derniers ont le calcium, le pH, le GMP cyclique, l'AMP cyclique, l'ADP ribose, les hormones

et l'inositol 1,4,5-triphosphate comme seconds messagers. Mais seul le calcium a été montré comme étant un messager utilisé dans presque toutes les voies de transduction comme par exemple celle : de la lumière rouge qui induit la photomorphogénèse (Shacklock et *al.*, 1992 ; Tafforeau, 2002), de l'acide abscissique qui entraîne la fermeture des stomates (Mc Ainh et *al.*, 1990 ; Tafforeau, 2002), de la sécrétion de l' α -amylase provoquée par les gibbérellines (Tafforeau, 2002), lors de stress hydriques (Knight et *al.*, 1997 ; Tafforeau, 2002), de stress osmotiques (Taylor et *al.*, 1996 ; Tafforeau, 2002), de stress mécaniques, d'action d'éliciteurs fongiques (Knight et *al.*, 1991 ; Tafforeau, 2002), de stress thermique lié au froid ou d'acclimatation (Knight et *al.*, 1996 ; Tafforeau, 2002), de stress thermique lié au chaud (Gong et *al.*, 1998 ; Tafforeau, 2002) ou bien encore de stress oxydatifs (Tafforeau, 2002). Comme tous les Eucaryotes, la cellule végétale utilise le calcium comme second messager dans de nombreux processus biologiques (Xiong et *al.*, 2006).

Le calcium est présent à des concentrations sub-micromolaires dans le cytosol ou dans les compartiments métaboliquement actifs alors que le calcium cellulaire total atteint des concentrations millimolaires. Cette homéostasie résulte de l'équilibre entre le pouvoir tampon cellulaire, la séquestration du Ca^{2+} dans des organites intracellulaires, tels que le réticulum endoplasmique, la mitochondrie et le chloroplaste (Bush, 1995 ; Tafforeau, 2002). Mais la vacuole est, de par sa taille et sa capacité de séquestration, le réservoir majeur des cellules végétales qui joue sûrement un rôle central dans l'effet tampon du calcium et de sa biodisponibilité (Miller et *al.*, 1990 ; Tafforeau, 2002). Le maintien de cette homéostasie est crucial car à des concentrations élevées, le Ca^{2+} exerce un effet cytotoxique en provoquant, par exemple, la précipitation des ions phosphates (Xiong et *al.*, 2006).

L'une des originalités du végétal est aussi la capacité du noyau interphasique à percevoir des *stimuli* et à les convertir en variations de concentration en calcium nucléoplasmique indépendamment du cytosol. Cette propriété illustre l'autonomie (au moins partielle) du noyau en matière de gestion de l'homéostasie calcique (Xiong et *al.*, 2006).

- **Cas de la Calmoduline (CaM)**

Le calcium intracellulaire sert de messager secondaire en réponse à un stimulus extracellulaire. L'augmentation de la concentration cytosolique (ou hyaloplasmique) du calcium conduit à la complexation de celui-ci par des protéines intracellulaires régulatrices. Une des nombreuses protéines responsables de la régulation du Ca^{2+} est la calmoduline (CaM) qui est une protéine ubiquitaire, multifonctionnelle, qui peut se lier à une large gamme

d'enzymes comme la phosphodiesterase, la calcineurine, les calmoduline-kinases (Xia et Storm, 2005 ; Brulfert, 2016).

La calmoduline (CaM) est une petite protéine globulaire constituée d'une chaîne peptidique de 148 acides aminés pour une masse totale d'environ 16 700 Da. Elle contient une grosse proportion d'aspartate et de glutamate (35%) ce qui en fait une protéine relativement acide. Cette séquence d'acides aminés forme deux domaines similaires possédant chacun deux sites de complexation du calcium. Chaque site de complexation est constitué d'un motif dénommé main-EF (EF-1, EF-2, EF-3 et EF-4 numérotés à partir du domaine N-terminal). Les sites EF-3 et EF-4 du domaine C terminal, ont une plus grande affinité envers le calcium que les sites EF-1 et EF-2 du domaine N-terminal (Ikura et *al.*, 1983 ; Klevit et *al.*, 1984 ; Brulfert, 2016). La complexation du calcium par chaque paire de site est coopérative (Williams, 1992 ; Brulfert, 2016). Les CaMs sont constituées de quatre motifs EF-hand qui chélatent le Ca^{2+} , ce qui provoque des changements de conformation conduisant à une interaction entre les CaMs activées et leurs protéines cibles (Figure 12) (Babu et *al.*, 1988 ; Wang et *al.*, 2021).

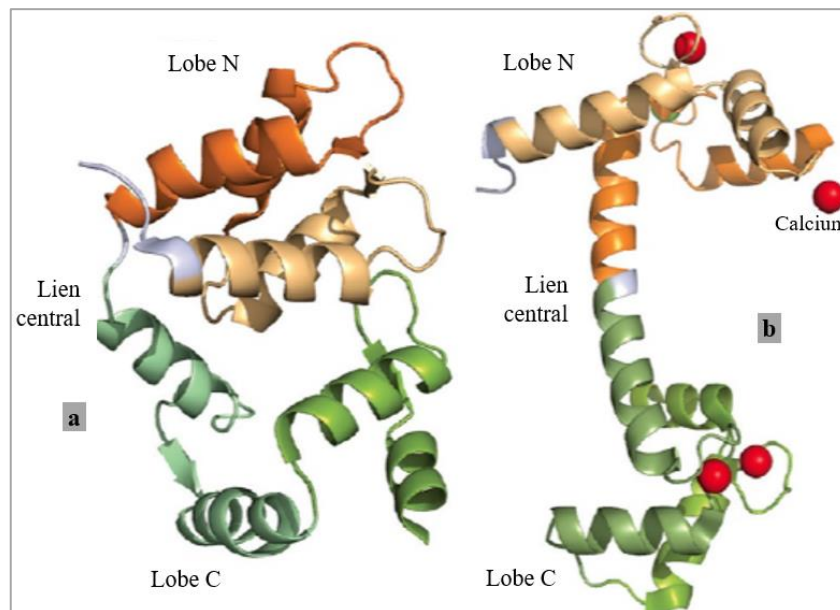


Figure 12 : Structure cristalline de la calmoduline selon deux conformations : Apo-calmoduline sans calcium (a) et Calmoduline liée au calcium (b) (Chiu-Fena et Wen-Chin, 2022).

Le passage de la CaM en conformation active évoqué précédemment permet de révéler une surface hydrophobe lui permettant d'interagir avec les enzymes (Xia et Storm, 2005 ; Brulfert, 2016). La concentration, et donc le nombre d'atomes de calcium complexé par la protéine, peut définir les enzymes avec lesquelles la protéine est susceptible d'interagir. La complexation de quatre atomes de calcium est cependant généralement nécessaire pour l'activation de la majorité des enzymes (Walsh, 1983 ; Brulfert, 2016).

La CaM exerce un rôle régulateur dans l'immunité des plantes en interagissant avec des protéines cibles, notamment l'activateur de transcription liant la CaM-3 (CAMTA3) (DeFalco et *al.*, 2016 ; Wang et *al.*, 2021). CAMTA3 régule l'homéostasie de l'hormone associée à la défense des plantes, l'acide salicylique (SA), et joue un rôle crucial dans les réponses au stress (Du et *al.*, 2009 ; Wang et *al.*, 2021). De plus, CAMTA3 se lie à l'élément de réponse rapide au stress (RSRE) dans les promoteurs des gènes régulés par le stress et est un régulateur positif des réponses précoces au stress (Benn et *al.*, 2016 ; Wang et *al.*, 2021).

Chapitre II : CASCADE DE TRANSDUCTION D'UN SIGNAL

1. Définition et éléments constitutifs d'une cascade de transduction

1.1. Définition de la transduction d'un signal

Les cellules végétales sont constamment bombardées d'informations auxquelles elles doivent réagir. La transduction du signal est le moyen par lequel les cellules construisent des réponses à un signal. Tout au long de leur cycle de vie, les plantes et les cellules végétales répondent continuellement à des signaux qu'elles utilisent pour modifier leur physiologie, leur morphologie et leur développement (Trewavas, 2000). En effet, toutes les cellules vivantes utilisent un réseau de transduction de signaux pour contrôler la croissance, obtenir des nutriments du milieu extérieur, et bien sûr réagir avec leurs environnements (Tafforeau, 2002).

1.2. Éléments constitutifs d'une cascade de transduction

Parmi les *stimuli*, externes et internes qui transmettent des informations aux plantes, nous citons : la lumière, les nutriments minéraux, les métabolites organiques, la gravité, l'état hydrique, la turgescence, la qualité du sol, les tensions mécaniques, le vent, la chaleur, le froid, le gel, les régulateurs de croissance et les hormones, le pH, les gaz (CO₂, O₂, C₂H₄), les blessures et les maladies, et le flux électrique. La qualité et la quantité des signaux peuvent varier d'une minute à l'autre. Certains de ces signaux sont transportés par le xylème et le phloème, qui peuvent accueillir des flux très importants et rapides. La recherche sur la transduction du signal contribue à tous les aspects de la science végétale, reliant de nombreux domaines d'étude de la même manière que les voies de transduction du signal relient une myriade de processus cellulaires (Trewavas, 2000).

L'information peut se présenter sous différentes formes, et la communication commence souvent par la transformation des signaux d'une forme en une autre (par exemple, quand vous recevez un appel d'un ami sur votre téléphone mobile, le téléphone convertit les signaux radio qui voyagent dans l'air en ondes sonores que vous entendez). Ce processus de conversion s'appelle "transduction du signal". Les signaux qui circulent entre les cellules sont plus simples que les messages échangés habituellement par les êtres humains. Généralement, la cellule qui envoie le message produit un type particulier de molécules de signalisation qui est détectée par la cellule cible (ou cellule transduite). Comme dans la conversation humaine, la plupart des cellules animales envoient et reçoivent des signaux, et peuvent se comporter en cellules émettrices de signaux ou en cellules cibles. Les cellules cibles possèdent des protéines

réceptrices qui reconnaissent la molécule de signalisation et y répondent de manière spécifique. La transduction du signal commence quand la cellule cible reçoit un signal extracellulaire et le convertit en signaux intracellulaires qui modifient le comportement de la cellule (Trewavas, 2000).

Selon Heller et *al.* (2004) la réaction d'un organe à un stimulus extérieur comportait un enchaînement d'évènements depuis la perception du signal produit par le stimulus jusqu'à la réponse physiologique, cet enchaînement assurant la transduction du signal à la cellule cible. Le décryptage d'une chaîne de transduction est une analyse complexe, chaque élément de la chaîne faisant appel à des techniques différentes. Pour qu'une cellule réponde à une molécule de signalisation, la première condition est qu'elle possède une protéine réceptrice (ou récepteur), pour ce signal. Chaque récepteur est généralement activé par un seul type de signal. Sans le récepteur approprié, la cellule est sourde au signal et n'y répond pas. Le récepteur accomplit la première étape de la transduction du signal : il lie un signal externe et, en réponse, le transforme en un signal interne. Le message passe d'une molécule de signalisation intracellulaire à une autre, chacune activant ou engendrant la molécule de signalisation suivante, jusqu'à ce qu'une enzyme du métabolisme soit mise en action, ou un gène activé, le résultat final est appelé réponse de la cellule (Trewavas, 2000).

Les voies de transduction utilisent des molécules informationnelles, qui sont des corps chimiques produits par une cellule pour transmettre un signal à une autre cellule qui reçoit ce signal par un récepteur spécifique. Une cellule cible est donc pourvue d'un récepteur capable de traduire le signal d'une molécule en un effet spécifique de cette cellule et de cette molécule. Chaque récepteur ne reconnaît en général qu'une seule molécule-signal. La formation du complexe récepteur membranaire – molécule informationnelle déclenche soit l'internalisation de l'ensemble, soit l'activation de voies métaboliques ou d'enzymes catalysant dans le cytoplasme la production d'une autre molécule informationnelle (second messenger). Cette molécule transmet le signal au métabolisme de la cellule et déclenche dans celui-ci un effet spécifique (activation ou inhibition) (Méjean et Leuret, 2008).

La transduction des signaux perçus par les récepteurs fait intervenir :

- le « recrutement » de protéines capables de contracter des interactions avec d'autres : il existe ainsi de très nombreuses protéines « adaptatrices » ;
- les réactions de phosphorylation et de déphosphorylation par des kinases et des phosphatases, qui modifient la conformation tridimensionnelle des protéines, donc leur réactivité ;
- la mise en jeu de petites protéines G selon un mécanisme quasi constant d'échange et d'hydrolyse de nucléotides guanyliques ;

– la production de « seconds messagers » intracellulaires relayant l'information apportée au niveau de la membrane (Robert, 2010).

La chaîne des messagers secondaires ne débouche pas directement sur la réponse. Elle agit le plus souvent en déclenchant des processus physiologiques qui, eux, provoqueront ou contribueront à provoquer la réponse. Il s'agit par exemple de l'ouverture des canaux ioniques, permettant des échanges entre compartiments cellulaires, ou l'activation d'enzymes, avec parfois des activations en chaîne constituant de véritable cascade Heller et *al.*, (2004). Enfin, les effecteurs sont également très divers :

- les régulateurs transcriptionnels, couramment appelés « facteurs de transcription », qui commandent la transcription de gènes cibles ; ce sont les effecteurs les plus généraux et les plus souvent rencontrés en aval des voies de transduction des signaux ;
- les régulateurs traductionnels, qui sont directement mis en jeu dans quelques voies de signalisation et qui interviennent sur le niveau de synthèse protéique ;
- les protéines du cytosquelette ou de la matrice extracellulaire, qui commandent les phénomènes d'adhésion, de motilité et de dispersion cellulaires ;
- les canaux ioniques.

La cellule dispose ainsi d'une « boîte à outils » standard dans laquelle elle peut puiser pour comprendre l'information qu'elle reçoit et exécuter les consignes qui lui sont ainsi apportées (Robert, 2010).

Quant à la réponse, elle peut être une simple modulation des activités cellulaires impliquées dans un processus physiologique déjà engagé ou bien un nouveau programme, purement fonctionnel ou morphogénétique, accompagné de l'arrêt du programme en cours. La réalisation complète de la chaîne de transduction nécessitera alors la répression et la dépression d'un, de plusieurs, voire de toute une série de gènes spécifiques Heller et *al.*, (2004).

Les réponses des plantes aux *stimuli* sont modulées par l'âge de développement, l'expérience environnementale antérieure et les horloges internes qui précisent la période de l'année et l'heure de la journée. Pour les cellules végétales matures, la réponse peut être physiologique et biochimique ; pour les cellules en croissance, elle peut être morphologique et développementale. L'intégration de diverses formes d'informations de signalisation est généralement cruciale pour déterminer la réponse finale. Dans une graine, par exemple, la décision de germer peut-être irréversible et, si elle est mal programmée, fatale. La capacité des graines à réagir avec succès à de nombreuses variables physiques, chimiques et temporelles reflète la présence d'un système complexe de reconnaissance et de transduction des signaux dans les cellules vivantes de toutes les plantes (Trewavas, 2000).

La chaîne de transduction, de la perception initiale d'un signal jusqu'à son expression finale, est un processus continu dans le temps (Figure 1).

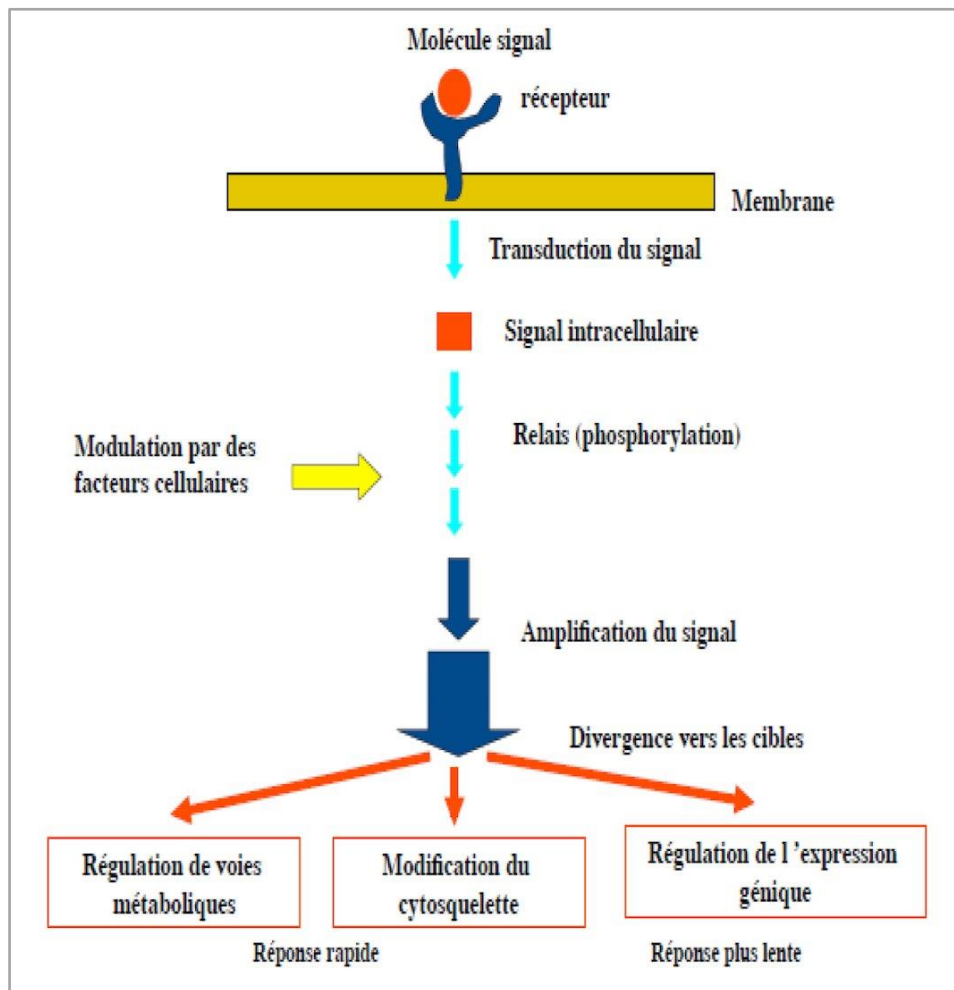


Figure 1 : Transduction du signal par des molécules hydrosolubles (Heller et *al.*, 2004).

Cependant les plantes doivent adapter leur développement à l'ensemble des *stimuli* qu'elles reçoivent et pas seulement à chacun d'eux pris séparément. Comme ces *stimuli* sont reçus à des temps différents, une réponse développementale optimale, intégrée, sera d'autant plus aisément produite par les plantes si celles-ci ont l'aptitude de discriminer (Bush, 1995 ; Tafforeau, 2002) puis de stocker, rappeler et traiter les signaux induits par les différents *stimuli* (Tafforeau, 2002).

Selon Trewavas (2000) les composants de ces voies de signalisation intracellulaire ont plusieurs fonctions cruciales et ils permettent :

1. de relayer le signal, et donc participer à sa diffusion à travers la cellule ;
2. d'amplifier le signal reçu, le rendant plus fort, de sorte que quelques molécules de signalisation extracellulaires suffisent pour faire naître une forte réponse intracellulaire ;

3. de recevoir des signaux de plusieurs voies de signalisation intracellulaire et les intégrer avant de relayer le signal plus loin ;

4. de distribuer le signal à plus d'une voie de signalisation ou protéine effectrice, créant des ramifications dans le diagramme du flux d'information et faisant naître des réponses complexes. Comme elles font partie de cette fonction d'intégration, de nombreuses étapes d'une voie de signalisation peuvent être modulées par d'autres facteurs, intracellulaires ou extracellulaires, pour que les effets du signal soient adaptés aux conditions prévalant à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule.

2. Voies de signalisation décryptées chez les plantes

Quelques voies de signalisation connues chez les plantes sont développées dans cette partie. Les plantes synthétisent, comme les animaux, des molécules actives qui gouvernent l'ensemble des processus développementaux et physiologiques leur permettant ainsi de s'adapter sans cesse aux différentes conditions de leur environnement ; ce sont les phytohormones. Ces molécules diffèrent cependant des hormones animales et présentent des propriétés spécifiques au règne végétal. Leurs modes d'action sont multiples et complexes, impliquant des récepteurs spécifiques et des voies de signalisation moléculaires pas toujours complètement identifiées (Morot-Gaudry *et al.*, 2021).

2.1. Voie de signalisation de l'auxine

L'auxine est considérée comme une phytohormone clef dans la biologie d'une plante. Elle fut découverte au début du XXe siècle par sa capacité à faire courber des coléoptiles d'avoine vers une source lumineuse. Les premières expériences menées par Boyen-Jensen, Paal ou Soding permirent la purification de l'auxine puis les travaux de Went, Kogl et Haagen-Smit ont permis la découverte de l'auxine naturelle et de sa structure. Chez les Angiospermes, l'auxine est indispensable pour tous les processus physiologiques comme le développement de la racine, des parties aériennes, la régulation des différents types de tropismes mais également pour la floraison et la fructification ou encore la réponse aux pathogènes. L'auxine influe sur ces processus en modulant la division cellulaire, l'endoréplication ainsi que l'expansion (Perrot-Rechenmann, 2010 ; Paque, 2013). Les effets de l'auxine sur un tissu végétal sont dépendants de la concentration, l'environnement cellulaire, l'espèce, l'organe, le tissu ou son stade de développement (Paque, 2013).

Classiquement une hormone est perçue par un récepteur, ce qui engendre une cascade d'évènements (on parle de voie de signalisation ou d'une cascade de transduction), et se traduit

le plus souvent par une modification de l'expression de différents gènes. Les gènes codent des protéines qui selon leur fonction vont à leur tour agir sur d'autres cibles, et ainsi de suite pour aboutir à une ou plusieurs réponses cellulaires coordonnées. L'échelle de temps qui sépare l'étape initiale de perception du signal des réponses intégrées à l'organe ou la plante peut être de plusieurs jours. Pendant ce laps de temps un ensemble d'évènements vont se produire en cascade (Figure 2) (Morot-Gaudry et *al.*, 2021).

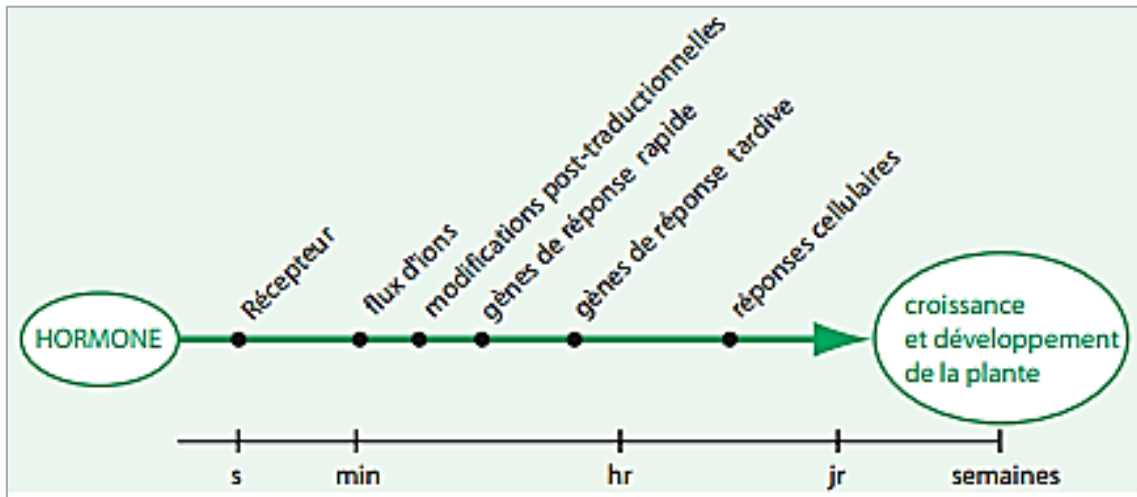


Figure 2 : Schéma simplifié d'une voie de signalisation hormonale (Morot-Gaudry et *al.*, 2021).

Des fractions microsomales de maïs étaient capables de fixer l'auxine (AIA : Acide indole 3-acétique et NAA : Acide naphthyl-acétique) radioactive (Paque, 2013). Plus tard, des expériences d'affinité à l'auxine sur des fractions cellulaires obtenues par ultracentrifugation dans des gradients de sucrose ont permis de montrer que trois sites de liaison se trouvaient dans la cellule ; l'un dans la fraction nucléaire, le second dans les fractions endomembranaires et le troisième au niveau de la membrane plasmique (Dohrmann et *al.*, 1978 ; Paque, 2013). Le premier candidat au rôle de récepteur isolé fut la protéine Auxin Binding Protein 1 (ABP1), celui-ci fut identifié puis cloné à partir de fractions endomembranaires de coléoptiles de maïs (Tillman et *al.*, 1989 ; Paque, 2013). Ses capacités de fixation de l'auxine à des doses physiologiques (de l'ordre de 10^{-7} à 10^{-6} mol selon les auxines et pour une protéine en solution) ont incité la communauté scientifique à continuer les recherches sur ce potentiel récepteur (Scherer, 2002 ; Besnier, 2007 ; Paque, 2013).

ABP1 est une protéine de 20 à 22 kDa selon les espèces, pouvant être glycosylée. La comparaison des séquences protéiques d'ABP1 dans divers organismes ont permis de montrer qu'elle était très conservée dans le règne végétal (Paque, 2013). C'est la cible la plus probable pour l'auxine au niveau de la membrane plasmique. Cependant sa localisation n'est pas

exclusive et on la retrouve en grande proportion dans le réticulum endoplasmique où il pourrait être le point de départ d'une autre voie de signalisation en réponse à l'auxine (Napier et *al.*, 2002 ; Besnier, 2007). La transduction du signal de l'auxine intervient probablement par l'intermédiaire d'une protéine G trimérique, puisque les RAC GTPases (sous-unités Ga potentielles) sont impliqués dans la signalisation en réponse à l'auxine (Tao et *al.*, 2002 ; Besnier, 2007). A ce niveau, ABP1 est trouvée sous forme de dimère et chaque monomère porte un site de glycosylation chez le maïs et l'*Arabidopsis* (Figure 3) (Paque, 2013).

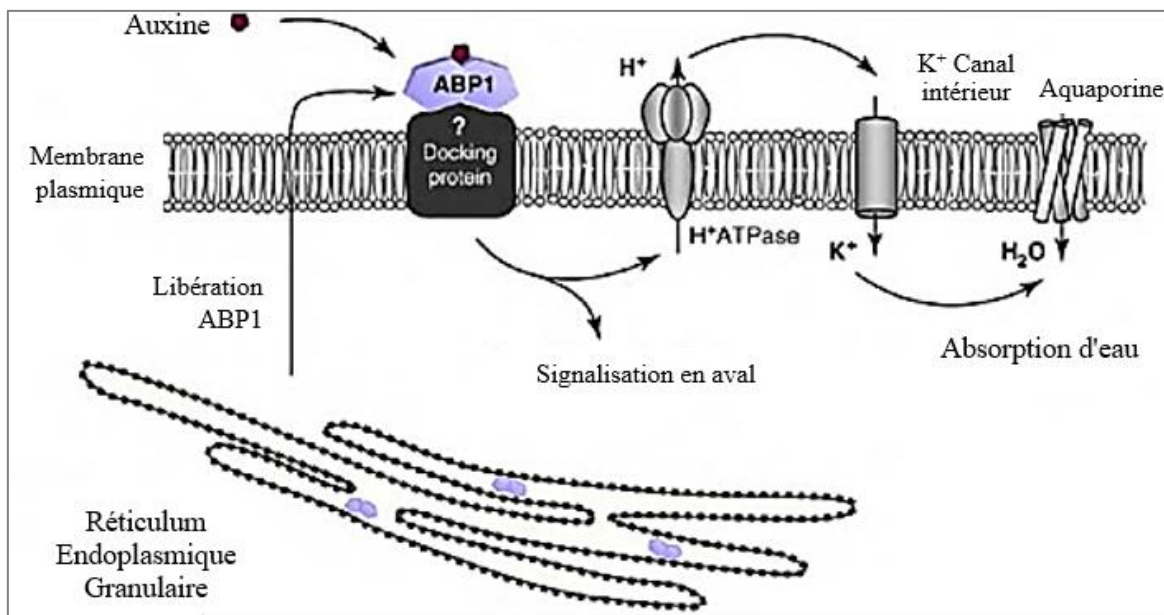


Figure 3 : Premières expériences d'électrophysiologie ont permis de montrer l'implication d'ABP1 dans l'activation de réponses physiologiques au niveau de la membrane plasmique (Paque, 2013).

Les réponses rapides de l'auxine sont médiées de manière centrale par les corécepteurs ABP1/ABL-TMK à la surface cellulaire et les kinases de type RAF dans le cytosol. Par phosphorylation directe, une série de réponses rapides de l'auxine telles que l'acidification des apoplastes, l'activation de la ROP GTPase et le flux cytoplasmique sont déclenchées dans les cellules végétales. Le récepteur AFB1 active la dépolarisation rapide de la membrane plasmique, l'augmentation du [Ca²⁺] dépendante du CNGC14 cytosolique et les réponses d'alcalinisation des apoplastes (Figure 4) (Zhou et *al.*, 2024).

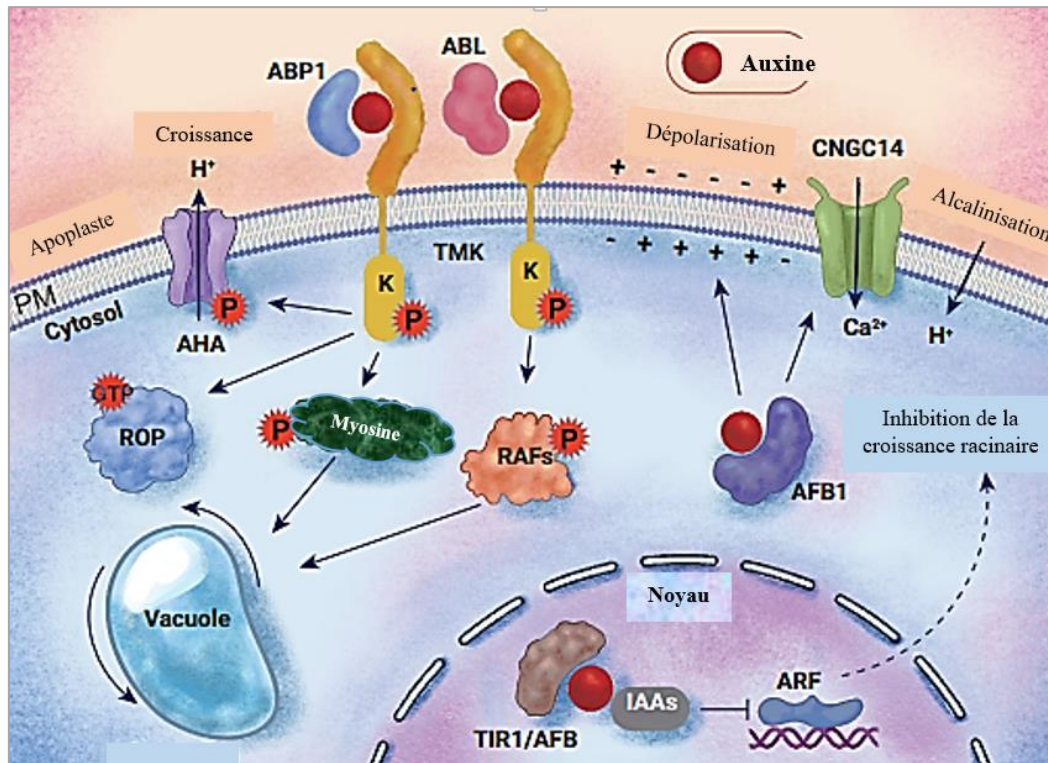


Figure 4 : Perception et transduction du signal auxine, signalisation et réponse rapide de l'auxine chez les plantes (Zhou et al., 2024).

2.2. Voie de signalisation de l'éthylène

Les voies de signalisation de l'éthylène sont bien connues chez plusieurs espèces dont l'*Arabidopsis thaliana*. Entre 1990 et 2000, les composants de la voie de signalisation de l'éthylène ont été identifiés. Chez *Arabidopsis*, il existe cinq récepteurs à l'éthylène ETR1, ETR2, ERS1, ERS2 et EIN4. Les récepteurs ETR1 et ERS1 possèdent trois domaines transmembranaires et un domaine histidine kinase actif qui fonctionne en dimère. ETR2, EIN4 et ERS2 possèdent quatre régions transmembranaires dont un domaine histidine kinase dégénéré. En absence de signal éthylénique, les récepteurs, comme ETR1, vont activer une Raf-like kinase, CTR1, qui régule négativement EIN2 par une cascade MAP-kinase. En absence d'éthylène, le récepteur active CTR1, un régulateur négatif qui bloque le signal en aval. Après CTR1, la quantité disponible d'EIN3 est réduite par l'action du protéasome qui implique l'action d'EBF1 et d'EBF2 (Bustamante, 2007). En présence d'éthylène une fixation au niveau de la partie N-terminal de ces récepteurs sera réalisée. Cette fixation requiert du cuivre comme cofacteur, et donc un transporteur de cuivre, RAN1 (Gramdi, 2006). EIN2 possède un domaine hydrophobe N-terminal similaire au NRAMP, protéines de transport de métal. EIN2 régule positivement la voie de signalisation en activant des facteurs de transcriptions de la famille EIN3 (EIN3, EIL1, EIL2) localisée dans le noyau. EIN3 se fixe sur le promoteur du gène ERF1.

Enfin, les facteurs de transcription ERF1 ou autre EREBPs peuvent interagir avec la boîte GCC du promoteur du gène cible et activer ainsi une réponse à l'éthylène (Figure 5) (Gramdi, 2006). La perception de l'éthylène inactive CTR1 et arrête la dégradation d'EIN3, ce qui active la transmission du signal (Figure 5) (Bustamante, 2007).

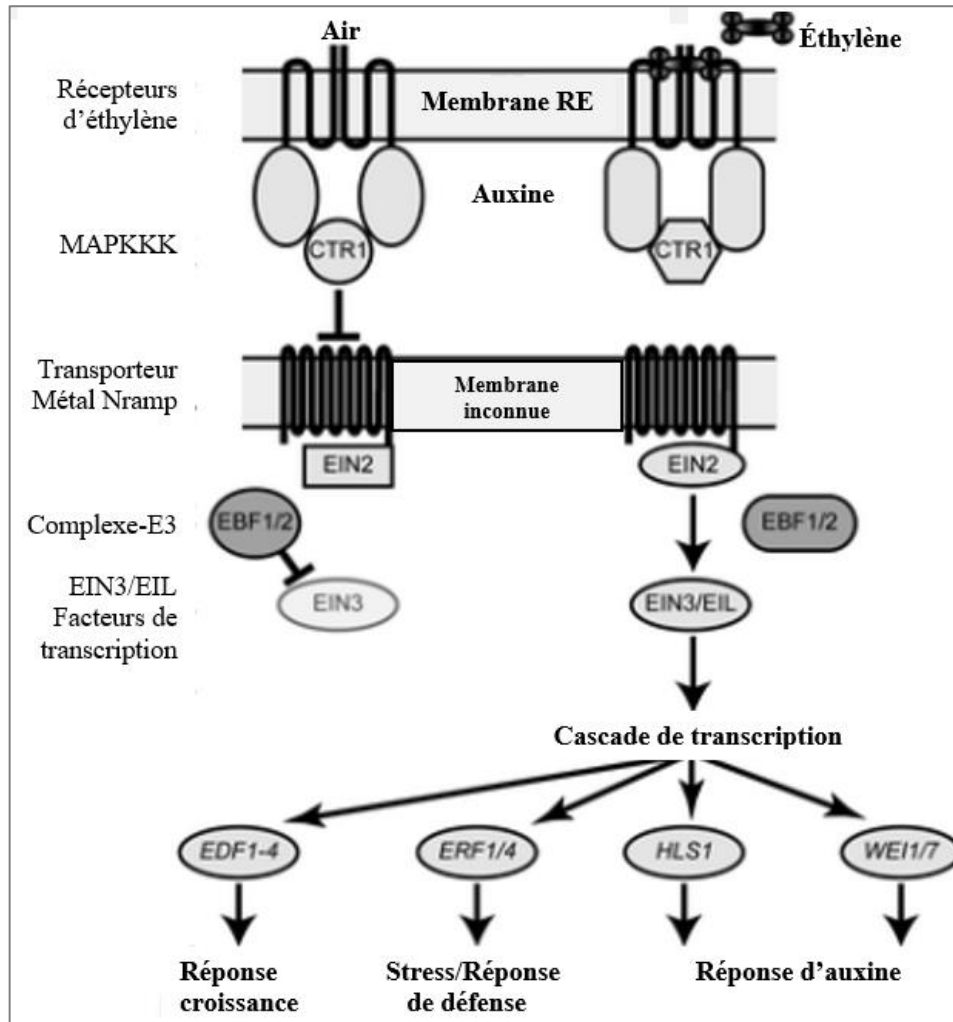


Figure 5 : Transduction du signal éthylène (Bustamante, 2007).

2.3. Voie de signalisation de l'acide abscissique

L'acide abscissique (ABA) est l'une des cinq grandes hormones du monde végétal, avec les gibbérellines (GAs), les cytokinines, l'éthylène et l'auxine. Il participe à un certain nombre de processus physiologiques au cours de la vie de la plante. Notamment dans l'adaptation des plantes à divers stress (déshydratation, salinité, froid et blessure). Il serait responsable de la fermeture des stomates lors d'un stress hydrique, afin de palier une perte d'eau par évapotranspiration. Il contribue également à la régulation du développement de la graine, après l'embryogenèse. Il joue ainsi un rôle de premier ordre dans le contrôle de la maturation de la

graine, la mise en place de la dormance et son maintien, ainsi que dans les processus menant à la germination (Lefebvre, 2005).

En raison de son rôle majeur dans l'adaptation des plantes aux facteurs de stress abiotiques, l'acide abscissique est l'une des phytohormones les plus étudiées. Les principaux composants de la voie de signalisation de l'ABA ont été identifiés : la concentration croissante d'ABA dans les cellules de garde en réponse à des circonstances de stress (par exemple, une attaque de pathogènes, la sécheresse) déclenche une cascade de signalisation qui conduit à la fermeture des stomates et à la réduction de la transpiration (Jaballi, 2022). La signalisation de l'ABA *via* un réseau complexe de régulateurs positifs et négatifs, implique des cascades de phosphorylation (Finkelstein et Rock, 2002 ; Lefebvre, 2005). En particulier, des sérine/thréonine phosphatases interviennent dans la signalisation de l'ABA. Parmi elles, des PP2C (protéine phosphatase de type 2C) comme A, BI1, ABI2 et HAB1 en sont des régulateurs négatifs (Gosti et *al.*, 1999 ; Lefebvre, 2005).

La perception de l'ABA par les protéines réceptrices Pyrabactin résistance/PYR1-like/Composant Régulateur du Récepteur de l'ABA (PYR/PYL/RCAR) (Jaballi, 2022) provoque des changements de conformation dans leur structure protéique, ce qui entraîne la liaison et l'inhibition des membres de la famille de la protéine phosphatase 2C (PP2C) qui agissent comme des répresseurs constitutifs du régulateur l' Open Stomata 1 (OST1), également connu sous le nom de SnRK2.6 (un membre de la famille des protéines kinases 2s liées au sucrose non fermentant) 1 (Cutler et *al.*, 2010 ; Jaballi, 2022). Après la dérégulation, SnRK2.6/OST1 atteint une activation complète par autophosphorylation, puis phosphoryle davantage ses protéines cibles, telles que les RBOHF et RBOHD.

La phosphorylation des protéines de RBOHF et RBOHD entraîne la génération des ROS localisées dans l'apoplaste (Kwak et *al.*, 2003 ; Jaballi, 2022). Les canaux d'influx de Ca^{2+} sont activés par cette poussée oxydative (Pei et *al.*, 2000 ; Jaballi, 2022). SnRK 2.6/OST1 active également le canal anionique Slow Anion Channel-Associate d1 (SLAC1) (Lee et *al.*, 2009 ; Jaballi, 2022), qui est important dans les cellules de garde. Le canal potassique KAT1, qui réduit sa fonction lorsqu'il est phosphorylé, est un autre canal ionique ciblé par SnRK2/OST1 (Figure 6) (Jaballi, 2022).

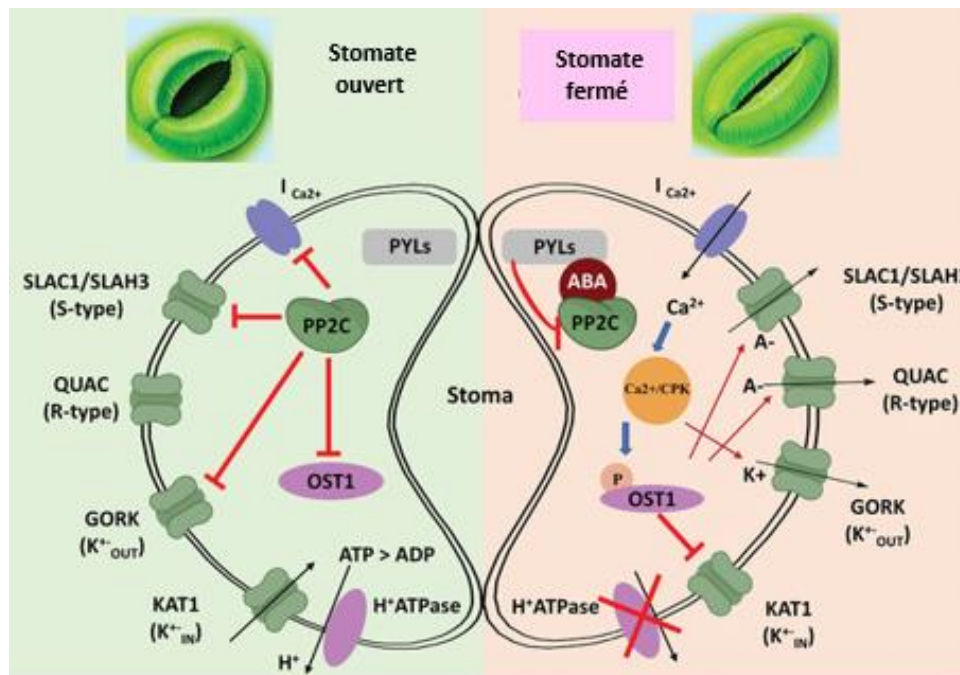


Figure 6 : Un modèle schématique de la voie de signalisation de l'ABA pendant la fermeture stomatique (Hewage et *al.*, 2020).

3. Voies de signalisation et expression de gènes

La richesse des stratégies biologiques mises en œuvre par les organismes pluricellulaires pour assurer leurs fonctions fondamentales (nutrition, reproduction) est immense. Sur les plans cellulaire et biochimique, ces stratégies reposent néanmoins sur des schémas de base communs qui sont l'héritage de l'origine unique de toutes les formes de vie sur notre planète. En effet, malgré la grande diversité des récepteurs, des ligands et des cibles en aval, le nombre des voies de signalisation qui sont pour une large part chez tous les Eucaryotes (levures et plantes), est extraordinaire. Un tel degré de conservation démontre l'importance fondamentale de ces voies pour la survie et l'évolution des espèces. Elle suggère également un très haut degré d'intégration au niveau moléculaire, et donc de nombreuses interactions entre chacun des acteurs de ces voies (Combranous, 2013) et au niveau épigénétique qui désigne divers processus ayant des effets à long terme sur les programmes d'expression génétique sans modification de la séquence d'ADN. Ceci par la méthylation de l'ADN et les modifications des histones. La différenciation cellulaire est initiée et maintenue par des mécanismes épigénétiques. Bien que les traits épigénétiques soient établis tôt au cours du développement et de la différenciation, des adaptations se produisent tout au long de la vie en réponse à des stimuli intrinsèques et environnementaux (Delcuve et *al.*, 2009). Ci-dessous, un exemple de voie de signalisation et expression de gènes :

- **Cas des facteurs Nod : molécules signal clés de la symbiose *Rhizobium*-Légumineuse**

Les avantages potentiels qu'offrent l'association symbiotique des légumineuses : amélioration de la fertilité du sol, principalement du fait de la fixation symbiotique d'azote atmosphérique au niveau des racines de la légumineuse, lutte contre l'érosion, production de fourrage de qualité, lutte contre les mauvaises herbes et ainsi économie d'énergie par la suppression partielle ou totale du sarclage et économie en intrants (Bocquier et González-García, 2010 ; Traore, 2022). La culture de légumineuses à graines est un levier majeur pour l'atténuation du changement climatique. Cependant, les connaissances sont encore peu nombreuses sur la capacité d'adaptation de ces espèces à des stress climatiques de plus en plus fréquents (Marteau-Bazouni et *al.*, 2024).

Les légumineuses et plus particulièrement celles qui vivent en milieu tempéré, sont nodulées par un nombre restreint de rhizobiums, cette interaction très spécifique suggère qu'il existe un mécanisme de reconnaissance entre les deux partenaires. La souche *R. etli* possède un spectre d'hôte restreint à une espèce (*P. vulgaris*) alors que *R. tropici* possède un large spectre d'hôte étant capable de noduler plus de huit genres de légumineuses. La reconnaissance mutuelle est le fruit d'un dialogue moléculaire entre le symbionte et l'hôte qui débute par la production d'un cocktail de flavonoïdes par la plante dans la rhizosphère (Del Pero Martínez et Martínez, 1993 ; Quilbe, 2022). Dans le mélange de flavonoïdes produits, certains induisent l'expression de gènes *nod* chez la bactérie, qui sont nécessaires à la synthèse et à la modification d'une molécule signal clé de nature Lipo-Chito Oligosaccharidique (LCO) nommée « Facteur Nod » (Lerouge et *al.*, 1990 ; Quilbe, 2022). La protéine nodD est à la fois senseur de signaux environnementaux et régulateur transcriptionnel. Cette protéine est activée après l'interaction avec le flavonoïde compatible et cible des séquences spécifique d'ADN (*nod* box) dans les régions promotrices des gènes de nodulation (gènes *nod*) et active leurs transcription (Peck et *al.*, 2006 ; Quilbe, 2022). Les facteurs Nod sont suffisants pour induire des réponses très rapides comme des flux ioniques au niveau de la membrane plasmique et des oscillations calciques au niveau de l'enveloppe nucléaire, ainsi qu'un branchement des poils absorbants et l'induction de divisions de cellules corticales voire l'organogenèse du nodule chez certaines légumineuses. La plupart de ces réponses sont induites à de très faibles concentrations en facteurs Nod suggérant l'existence de récepteurs à haute affinité chez l'hôte (Quilbe, 2022).

Au niveau de la membrane plasmique, un récepteur symbiotique nommé SYMRK (SYMBiosis Receptor-like Kinase) joue un rôle majeur dans la transduction du signal lors de l'interaction rhizobienne (Stracke et *al.*, 2002 ; Quilbe, 2022). Ce gène fait partie de la grande famille des LRR-RLK (Leucine Rich-Repeat RLK) qui sont généralement connus pour jouer

un rôle dans le développement ou la réponse aux stress. Une étude chez *Lotus japonicus* a permis de mieux comprendre la structure et le fonctionnement de ce récepteur. L'ectodomaine de SYMRK est constitué de trois domaines LRR et d'un domaine MLD (Malectin-Like Domain), ce dernier est clivé en l'absence de *stimuli* symbiotique au niveau d'un motif GDPC.

L'analyse des mutants sur le motif GDPC montre que ce motif est nécessaire pour le clivage du MLD et nécessaire pour la fonction symbiotique de SYMRK. Le clivage du MLD induit une dégradation rapide de SYMRK suggérant qu'il s'agit d'un mécanisme de régulation. De plus, il est montré que NFR5 interagit préférentiellement avec la version de SYMRK clivée et que la présence du domaine MLD interfère avec l'interaction NFR5-SYMRK. Il est proposé que le MLD protège SYMRK de la dégradation mais que le clivage expose le domaine LRR, ce qui promet le renouvellement des protéines membranaires (NFR5). La libération du MLD de SYMRK assure la répartition spatio-temporelle appropriée pour une capacité symbiotique optimale. Les résultats suggèrent que SYMRK agit comme un corécepteur et initie la signalisation symbiotique en concert avec NFR5 (Antolín-Llovera *et al.*, 2014 ; Quilbe, 2022). Il a également été montré avec une technique de recherche des substrats des protéines kinases (MAKS) chez *Medicago truncatula* que SYMRK était capable de phosphoryler directement LYK3 *in vivo* et *in vitro* (Jayaraman *et al.*, 2017 ; Quilbe, 2022).

D'autres études ont permis d'identifier des protéines interagissant avec SYMRK, comme par exemple, SIP1 (SYMRK Interacting Protein 1), qui possède un domaine d'interaction avec l'ADN, lui permettant de se lier à des séquences riches en AT, notamment celles présentes dans le promoteur du facteur de transcription NIN (Zhu *et al.*, 2008 ; Quilbe, 2022).

La protéine SIP2 (SYMRK Interacting Protein 2) appartient à la famille des MEK Map Kinase. Les cascades de signalisation MAPK aboutissent à des réponses cellulaires comme l'induction de divisions, la différenciation ou des ajustements physiologiques à différents stress.

Ici, l'extinction de l'expression de SIP2 provoque une réduction drastique du nombre de nodules sur les racines transformées (Chen *et al.*, 2012 ; Quilbe, 2022). Ils ont été proposés faire le lien entre la membrane plasmique où sont situés les récepteurs symbiotiques et l'enveloppe du noyau où des flux ioniques sont induits en réponse aux FN (Figure 7) (Quilbe, 2022).

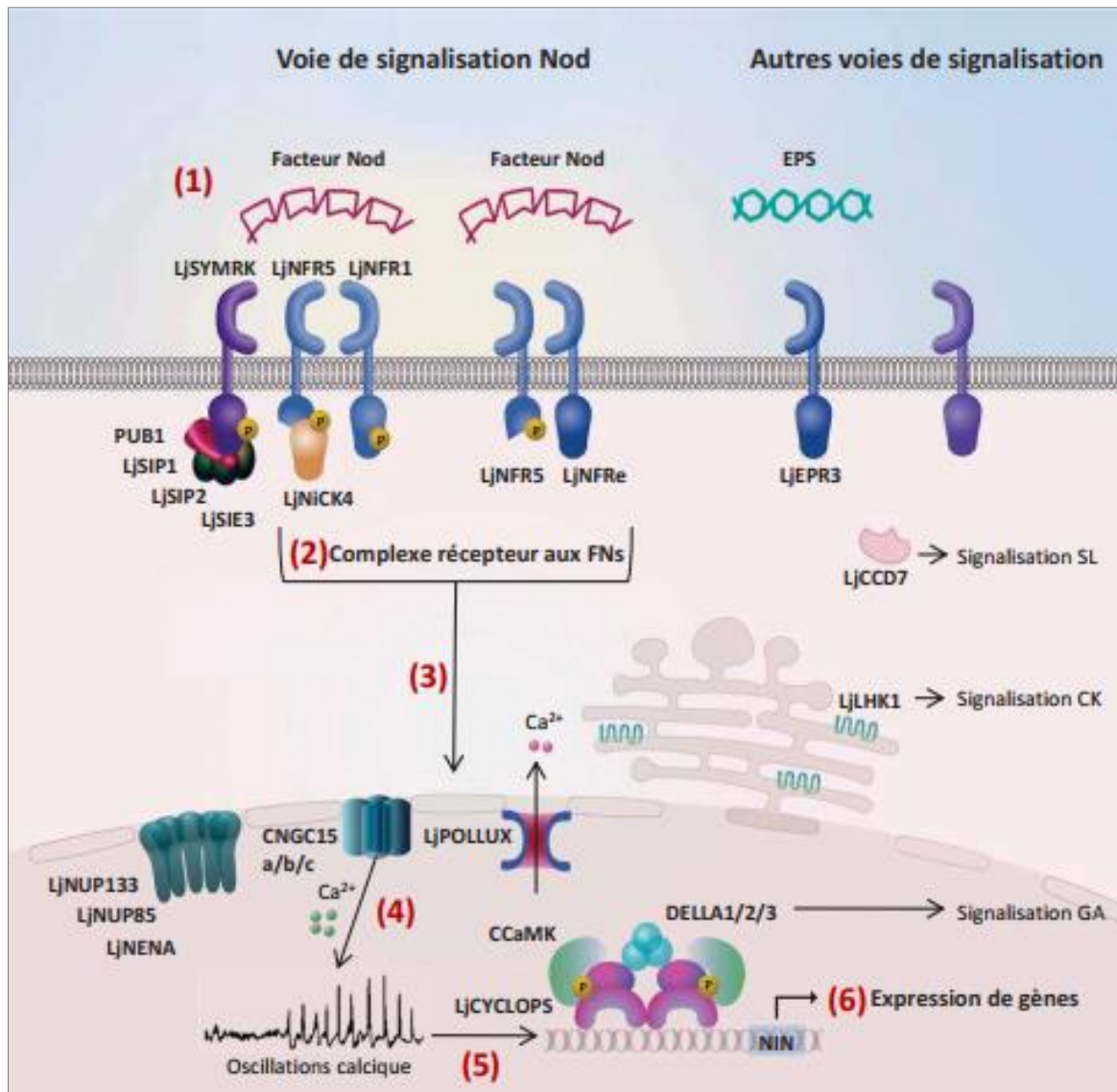


Figure 7 : Gènes et processus impliqués dans les étapes précoces de la nodulation (Quilbe, 2022).

Note : (1) Production de facteurs Nod (FN) par les bactéries. (2) Perception des FNs par le complexe récepteur. (3) Induction dans le cytosol de réponses biochimiques et physiologiques conduisant à (4) un influx de calcium et des oscillations calciques au niveau de l'enveloppe nucléaire. (5) Décodage dans le noyau des oscillations aboutissant à (6) l'induction de l'expression de nombreux gènes symbiotiques *via* un réseau de facteurs de transcription. SL= Strigolactones, CK= Cytokinines et GA= Giberellines.

Chapitre III : PERCEPTION DES SIGNAUX ENVIRONNEMENTAUX

Avant de réagir aux contraintes environnementales et de développer une réponse ad hoc, il est nécessaire de percevoir les changements intervenant dans l'environnement immédiat de la plante. Une variation de paramètres physiques va devoir être transformée en variation de paramètres biochimiques, afin d'initier par l'intermédiaire d'une (ou plusieurs) voie(s) de transduction du signal une réponse physiologique (Charrier, 2011).

1. Diversité et classification des photorécepteurs

La lumière n'est pas seulement la source d'énergie des organismes photosynthétiques, mais aussi une source d'information. La lumière perçue par différents photorécepteurs peut transmettre aux plantes des informations sur leur environnement, telles que l'intensité lumineuse¹²² et la durée du jour¹²³ (Yuan, 2020). La perception de l'évolution de la photopériode est effectuée par différents récepteurs selon la longueur d'onde du signal lumineux (Mteyrek, 2014).

Il existe quatre classes de photorécepteurs : les récepteurs spécifiques aux UV-B, les cryptochromes spécifiques aux UV-A et à la lumière bleue verte, les phototropines spécifiques à la lumière bleue, les phytochromes spécifiques aux lumières rouge et rouge lointain et les F-box contenant des protéines liant des flavines qui peuvent jouer un rôle de photoréception (*F-box containing flavin binding proteins* ; ZTL, FKF1 et LKP2). Les photorécepteurs sont localisés dans le cytosol et vont pouvoir engendrer une réponse à la lumière au travers de cascades de réactions ou d'une délocalisation directe dans le noyau pour réguler l'activité de facteurs de transcription (Figure 1) (Dresch, 2024).

Les photorécepteurs d'*Arabidopsis* sont classés en différentes familles : les phytochromes (phyA-E) sensibles aux rayons R (Red) et FR (Far-red) (Franklin et Whitelam, 2005 ; DE Carbonnel, 2009), les phototropines (phot1-2) sensibles aux rayons UV-A/BL (Blue) (Christie, 2007 ; DE Carbonnel, 2009), les cryptochromes (cry1-3) (Lin et Shalitin, 2003 ; DE Carbonnel, 2009) et la famille ZTL/ADO (DE Carbonnel, 2009). Chez *Arabidopsis thaliana*, au moins dix photorécepteurs, dont cinq phytochromes (phyA à phyE), trois cryptochromes (cry1, cry2 et cry3) et deux phototropines (phot1 et phot2), ont été identifiés (*Arabidopsis* Genome Initiative, 2000) (Mteyrek, 2014). La lumière rouge exerce un effet sur différents phytochromes (phyA, phyB, phyD et phyE), alors que la lumière bleue sur ZTL (protéine Zeitlupe), cry1 et cry2 permettant l'entraînement de l'horloge biologique (Charrier, 2011). Les protéines Phots, Crys

et ZTL/ADO se lient toutes à des chromophores de type flavine (pigments) qui leur confèrent des propriétés d'absorption dans la gamme UV-A/BL du spectre (320-500 nm) (DE Carbonnel, 2009). En absorbant des photons, ces protéines changent de conformation et de localisation cellulaire, ce qui leur permet d'activer ou d'inhiber des voies de transduction du signal (Charrier, 2011).

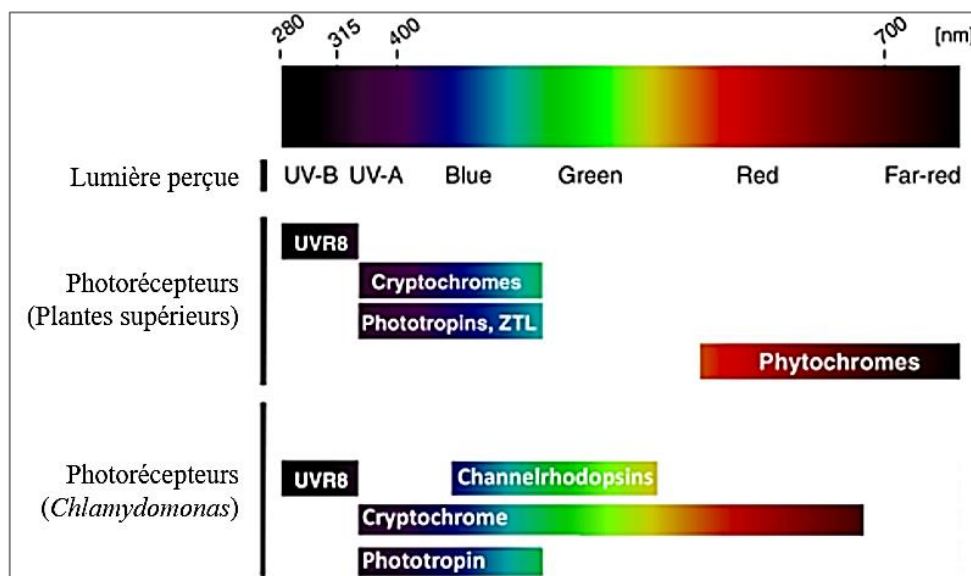


Figure 1 : Spectre solaire et photorécepteurs de plantes supérieures et de *Chlamydomonas reinhardtii* (Dresch, 2024).

Les réponses physiologiques médiées par ces différentes familles de photorécepteurs sont diverses (DE Carbonnel, 2009). L'effet majoritaire des photorécepteurs est la photomorphogénèse, c'est-à-dire les modifications d'architecture en fonction de la lumière environnante (Dresch, 2024). Les photorécepteurs de type phys, crys et zeitlupe semblent contrôler principalement les processus de morphogénèse des plantes tels que la germination, l'établissement des plantules et la floraison (Kim et *al.*, 2007 ; DE Carbonnel, 2009). Les phototropines sont plutôt spécialisées dans les réponses de mouvements adaptatifs rapides de la plante, tels que le phototropisme, la relocalisation des chloroplastes et l'ouverture des stomates. La réponse d'évitement de l'ombre est également un processus adaptatif important contrôlé par le phys (DE Carbonnel, 2009).

2. Phytochromes

2.1. Généralités sur le phytochrome

Le terme phytochrome, qui signifie « couleur végétale », a été inventé à l'origine pour décrire le pigment protéique qui contrôle la détection de la photopériode et l'induction florale

de certaines plantes à jours courts (comme la lampourde et le soja), ainsi que la germination des graines de laitue par la lumière R et FR (Li et *al.*, 2011). Les phytochromes sont présents chez les bactéries, les cyanobactéries, les champignons, les algues et les plantes terrestres. Bien qu'ils puissent percevoir la lumière dans tous les cas, leurs propriétés photochimiques varient considérablement selon les *phylums*. Chez les plantes terrestres, les phytochromes sont des récepteurs de lumière rouge et rouge lointain qui existent sous deux formes Pr et Pfr, cette dernière étant la forme active. Chaque monomère peut être activé par la lumière rouge (R) et inactivé par la lumière rouge lointaine (FR) ou par réversion thermique, un processus qui dépend de la température (T) (Legris et *al.*, 2019).

2.2. Propriétés générales du phytochrome

Les phytochromes (PHY) sont des chromoprotéines dans lesquelles les apoprotéines sont attachées à un chromophore de biline, formant ainsi des holoprotéines. Les PHY sont des protéines solubles dont la masse moléculaire est d'environ 125 kDa (Li et *al.*, 2011 ; Wang et *al.*, 2022). Les apoprotéines phytochromes sont synthétisées dans le cytosol, où elles s'assemblent de manière autocatalytique avec un chromophore tétrapyrrole linéaire, la phytochromobiline (PΦB). La synthèse de PΦB est réalisée par une série de réactions enzymatiques dans le plastide qui commence par l'acide 5-aminolévulinique (Figure 2).

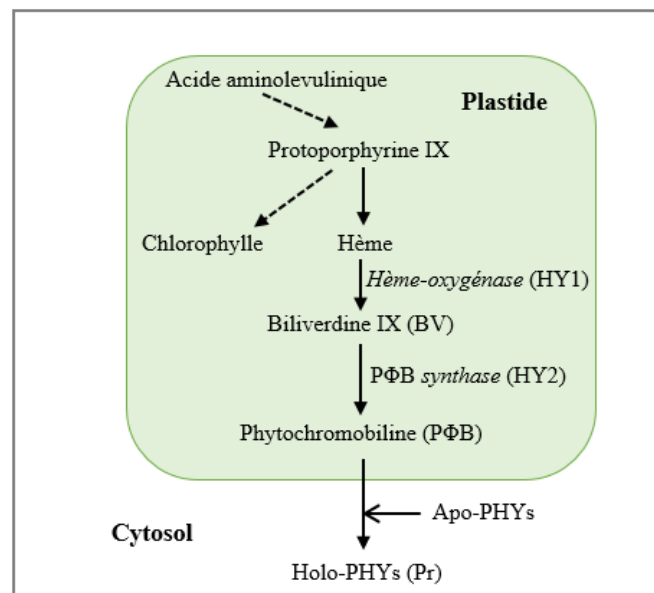


Figure 2 : Voie de biosynthèse du chromophore phytochrome d'*Arabidopsis* (Li et *al.*, 2011).

Les premières étapes de la voie PΦB sont partagées avec la biosynthèse de la chlorophylle et de l'hème. L'étape engagée est le clivage oxydatif de l'hème par une hème-oxygénase dépendante de la ferrédoxine (HO) pour former la biliverdine IX (BV). La BV est ensuite

réduite en 3Z-PΦB par l'enzyme PΦB synthase. Le 3Z-PΦB et sa forme isomère 3E-PΦB peuvent servir de précurseurs fonctionnels du chromophore phytochrome. Le PΦB est ensuite exporté vers le cytosol, où il se lie aux apo-PHY nouvellement synthétisés pour former des holo-PHY (Figure 2). Le chromophore est attaché *via* une liaison thioéther à une cystéine invariante dans un domaine bien conservé parmi tous les phytochromes (Li et *al.*, 2011).

Les phytochromes sont synthétisés à l'état inactif Pr dans le cytosol, qui, après absorption de la lumière, se convertit en conformation active Pfr se déplaçant dans le noyau. Pfr est inactivé lors de l'absorption de lumière rouge lointain (FR) ou par relaxation thermique, qui dépend de la température, un processus connu sous le nom d'obscurité ou de réversion thermique (Legris et *al.*, 2019).

L'activité photochimique intrinsèque du groupe prosthétique du chromophore permet aux phytochromes de passer d'une forme à l'autre. La forme active Pfr peut être reconvertie en forme inactive Pr, soit par une réaction lente non photo-induite (retour à l'obscurité) soit beaucoup plus rapidement après absorption de la lumière FR (Figure 3) (Li et *al.*, 2011). Les réponses des phytochromes dépendent de la proportion de conformères Pfr, la signalisation est influencée par une combinaison de quantité de lumière, de couleur et de température (Klose et *al.*, 2015 ; Legris et *al.*, 2019).

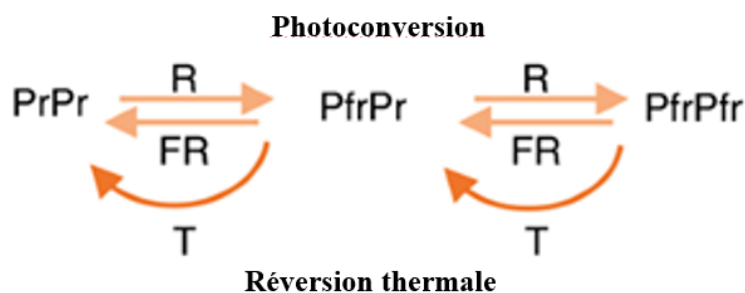


Figure 3 : Facteurs contrôlant l'activité des phytochromes (Legris et *al.*, 2019).

De plus, la transition Pr-à-Pfr est associée à un réarrangement du squelette protéique (Figure 4) (Li et *al.*, 2011). La lumière rouge (R) déclenche une isomérisation de « Z » à « E » dans la double liaison C₁₅-C₁₆ entre les cycles C et D du tétrapyrrole linéaire (panneau supérieur), qui s'accompagne d'un réarrangement du squelette apoprotéique. Cela entraîne la photoconversion des phytochromes de la forme Pr à la forme Pfr. L'anneau chromophore A plutôt que D est tourné pendant la photoconversion selon une analyse RMN (Résonance magnétique nucléaire) (Ulijasz et *al.*, 2010 ; Li et *al.*, 2011). La divergence doit être résolue dans les études futures. La lumière rouge lointain (FR) reconvertit la forme Pfr en forme Pr (Figure 4) (Li et *al.*, 2011).

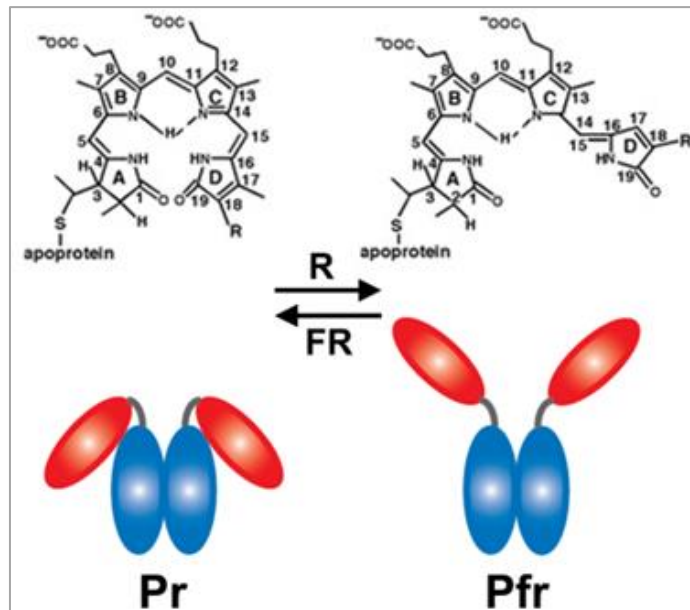


Figure 4 : Chromophore phytochrome d'*Arabidopsis* (Li et al., 2011).

Pr et Pfr ont des maxima d'absorption différents, mais en raison du chevauchement des spectres, les deux conformations sont toujours présentes à la lumière alors que seule une obscurité prolongée ramène tous les phytochromes à Pr (Figure 5) (Legris et al., 2019).

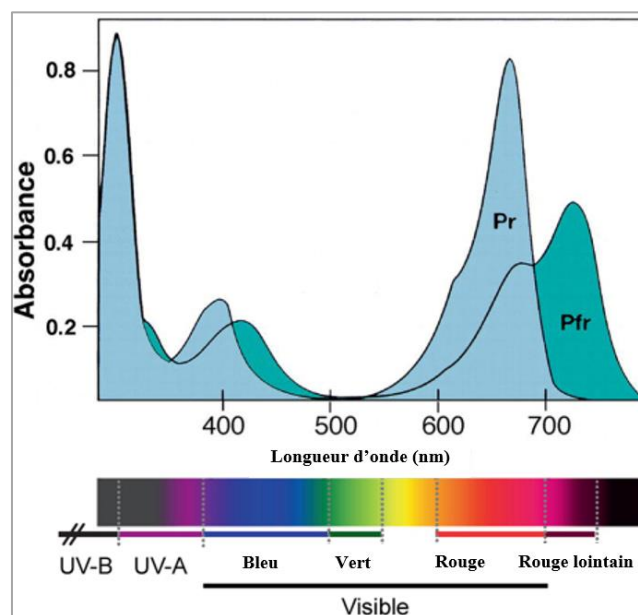


Figure 5 : Spectres d'absorption des deux formes (Pr et Pfr) de phytochromes (Li et al., 2011).

La photo-réversibilité se produit parce que les phytochromes existent sous deux formes distinctes mais photo-réversibles *in vivo* : la forme absorbant la lumière R (Pr) et la forme absorbant la lumière FR (Pfr). La forme Pr absorbe au maximum à 660 nm, tandis que la forme Pfr absorbe au maximum à 730 nm (Quail, 1997 ; Li et al., 2011). Les formes Pfr des

phytochromes sont généralement considérées comme les formes biologiquement actives. Il convient de noter qu'en plus de leurs absorptions maximales des longueurs d'onde R et FR, les phytochromes absorbent également faiblement la lumière B (Figure 5) (Li et al., 2011).

2.3. Niveaux de réponses des phytochromes

Trois modes d'action des phytochromes ont été définis, à savoir les réponses à faible fluence (LFR), les réponses à très faible fluence (VLFR) et les réponses à forte irradiance (HIR) (Tableau 1). La réponse réversible R/FR est caractéristique des LFR. Ces derniers induisent également d'autres réponses transitoires, telles que des changements dans le flux ionique, le mouvement des feuilles, la rotation des chloroplastes et des changements dans l'expression des gènes (Roux, 1994 ; Li et al., 2011). Les VLFR sont activés par des intensités lumineuses extrêmement faibles de différentes longueurs d'onde (FR, R et B) ; les exemples incluent l'expression induite par la lumière du gène de la protéine de liaison à la chlorophylle a/b (LHCB) qui récolte la lumière et l'induction lumineuse de la germination des graines. Les HIR dépendent d'une exposition prolongée à des intensités lumineuses relativement élevées et sont principalement responsables du contrôle du dé-étiolement des plantules (par exemple, l'inhibition de l'élongation de l'hypocotyle et la promotion de l'expansion des cotylédons) sous toutes les qualités de lumière (Tableau 1) (Li et al., 2011).

Tableau 1 : Caractéristiques diagnostiques des différents modes d'action des phytochromes (Li et al., 2011).

Mode d'action	Exigences de fluence ($\mu\text{mol}/\text{m}^2$)	Photo-réversibilité	Réciprocité
VLFR	0.1	Non	Oui
LFR	1-1000	Oui	Oui
HIR	>1000	Non	Non

Note: VLFR: very-low-fluence response; LFR: Low-fluence response; HIR: high-irradiance response.

2.4. Diversité des phytochromes

L'analyse des séquences suggère que ces phytochromes peuvent être regroupés en trois sous-familles : phyA/phyC, phyB/phyD et phyE (Figure 6) (Li et al., 2011). La plupart des plantes terrestres possèdent plusieurs phytochromes, et chez la plupart des Angiospermes, trois groupes peuvent être identifiés : les phytochromes A (phyA), B (phyB) et C (phyC2). Les orthologues des gènes PHY d'*Arabidopsis* sont présents dans la plupart, sinon la totalité, des plantes supérieures (Legris et al., 2019). Chez *Arabidopsis thaliana*, il existe cinq phytochromes, appelés phytochromes A (phyA) à E (phyE) (Li et al., 2011 ; Legris et al., 2019).

Ils sont codés par cinq membres distincts de la famille des gènes phytochromes et sont classés en deux groupes en fonction de leur stabilité à la lumière (Li et *al.*, 2011). *Arabidopsis* a un membre dans les groupes phyA et phyC tandis que la classe phyB est composée de phyB, phyD et phyE (Legris et *al.*, 2019). L'analyse des protéines recombinantes reconstituées phyA, phyB, phyC et phyE a révélé qu'elles ont des propriétés spectrales similaires mais pas identiques (Eichenberg et *al.*, 2000 ; Li et *al.*, 2011).

PhyA est un phytochrome de type I (labile à la lumière) et phyB à phyE sont tous des phytochromes de type II (stables à la lumière). Chez *Arabidopsis thaliana* phyA est photolabile et est le principal photorécepteur responsable de la médiation des réponses photomorphogènes en lumière FR, il est plus abondant dans les semis cultivés dans l'obscurité, tandis que son niveau chute rapidement lors d'une exposition à la lumière R ou blanche (W). Tandis que phyB-phyE sont stables à la lumière et phyB est le phytochrome prédominant régulant les réponses de dé-étiolement en lumière R. Chez les plantes cultivées à la lumière, phyB est le phytochrome le plus abondant, tandis que phyC-phyE sont moins abondants (Li et *al.*, 2011).

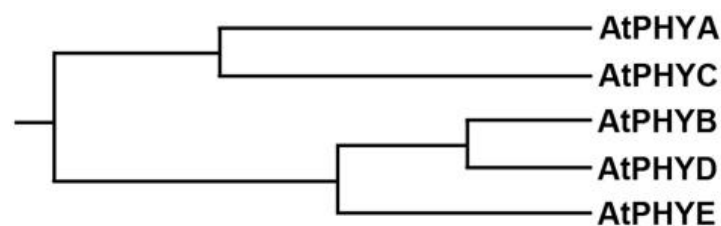


Figure 6 : Arbre phylogénétique des cinq gènes de phytochromes d'*Arabidopsis thaliana* (Li et *al.*, 2011).

Note : PHYB et PHYD partagent environ 80% d'identité de séquence d'acides aminés et constituent une branche de la famille des gènes. PHYE, PHYA et PHYC forment deux autres branches de l'arbre généalogique évolutif.

2.5. Rôles des phytochromes

Chaque phytochrome a des rôles différents dont les contributions relatives varient en fonction des conditions environnementales et du stade de développement de la plante (Arana et *al.*, 2014 ; Legris et *al.*, 2019). Les phytochromes des Angiospermes ont le phytochrome type I, labile à la lumière et qui permet la germination et le dé-étiolement lorsque la lumière est rare (réponse à très faible fluence ou VLFR) ou lorsque le R/FR est très faible (FR-High Irradiance Response, FR-HIR). Ces conditions se rencontrent sous une fine couche de sol et à l'ombre. Les phytochromes de type II (phyB-phyE) sont stables et ils sont actifs dans des environnements plus ouverts sur une large gamme irradiante où le rapport R/FR est relativement élevé (réponse à faible fluence, LFR) (Franklin et Quail, 2009 ; Legris et *al.*, 2019). Ainsi, malgré des spectres

d'absorption très similaires, les phytochromes de type I et de type II ont des spectres d'action différents (Klose et *al.*, 2015 ; Legris et *al.*, 2019).

Les phytochromes jouent des rôles tout au long du cycle de vie des plantes, régulant une série de processus de développement, de la germination des graines au moment du développement reproductif. Les fonctions des phytochromes dans le développement (des graines, le dé-étiolement des plantules et l'évitement de l'ombre) d'*Arabidopsis* ont été examinées par Franklin et Quail (2009) et Li et *al.* (2011).

La lumière R favorise la germination des graines, tandis que le traitement ultérieur par la lumière FR abolit l'induction de la germination des graines par la lumière R. La réponse de germination des graines de laitue traitées à plusieurs reprises par des cycles R/FR est déterminée par le dernier traitement lumineux. Ainsi, la photo-réversibilité R/FR est une caractéristique de cette réponse. De plus, la loi de réciprocité s'applique à cette réponse, c'est-à-dire que la réponse dépend de la quantité totale de photons reçus, quelle que soit la durée du traitement lumineux (Li et *al.*, 2011).

- **Les phytochromes activés favorisent le dé-étiolement, une fois qu'ils atteignent la lumière :**

La lumière solaire non filtrée contient des quantités approximativement égales de R et de FR, ce qui donne un rapport R/FR (R/FR) légèrement supérieur à 1 et une activité phytochrome élevée. Cependant, dans les environnements à forte densité végétale, le rapport R/FR diminue car les tissus verts absorbent principalement la lumière R et bleue et transmettent ou réfléchissent la FR. Il en résulte une activité phytochrome réduite déclenchant la réponse d'évitement de l'ombre chez les semis verts. L'allongement de la tige et du pétiole est favorisé, les feuilles changent de position et d'anatomie, l'architecture racinaire est altérée, tandis que la sénescence est favorisée (Legris et *al.*, 2019). Dans ces conditions, les plantes allouent plus de ressources à la croissance des parties aériennes et modifient leur métabolisme (Krahmer et *al.*, 2018 ; Legris et *al.*, 2019). L'augmentation de la température favorise des changements architecturaux similaires à ceux de l'ombre et un sous-ensemble de ces réponses à la température dépend des phytochromes (Figure 7) (Sánchez-Lamas et *al.*, 2016 ; Legris et *al.*, 2019).

a. Croissance étiolée : sous la surface du sol pendant la croissance étiolée, les phytochromes restent inactifs (Pr), ce qui entraîne l'accumulation des facteurs de transcription PIF, EIN3 et ARF, et l'induction ultérieure de l'étiollement et des gènes de réponse à l'auxine. La ligase ubiquitine E3 COP1/SPA s'accumule dans l'obscurité et conduit à la dégradation médiée par le protéasome de HY5, un facteur de transcription qui supprime l'expression des

gènes requis pour l'étiollement et induit l'expression des gènes requis pour le dé-étiollement (Figure 7a).

b. Dé-étiollement : pendant le dé-étiollement lors de la perception de la lumière. La perception de la lumière active les phytochromes (Pfr) qui favorisent le dé-étiollement en inhibant directement les PIF et EIN3, et indirectement les ARF en stabilisant les protéines Aux/IAA. La forme Pfr de phyA ou phyB interagit avec les protéines SPA, entraînant l'inhibition de COP1/SPA. Ceci entraîne une stabilisation d'HY5 conduisant à l'induction de l'expression des gènes liés au dé-étiollement et à la répression des gènes de d'étiollement (Figure 7b).

c. Évitement de l'ombre : chez une plante dé-étiolée en réponse à l'ombre (R/FR réduit), un faible R/FR à l'ombre réduit la fraction de phytochrome actif (Pfr/Ptot). Les PIF s'accumulent et induisent l'expression des gènes favorisant la croissance. De plus, les PIF induisent une boucle de rétroaction négative illustrée par l'expression de HFR1. Ce dernier (et d'autres protéines HLH) se lie aux PIF en formant des hétérodimères ne se liant pas à l'ADN. COP1/SPA est également impliqué dans cette boucle en conduisant HFR1 à la dégradation médiée par le protéasome (Figure 7c).

Les phytochromes peuvent fonctionner comme des kinases à sérine/thréonine régulées par la lumière et peuvent phosphoryler plusieurs substrats, y compris eux-mêmes *in vitro*. Les phytochromes sont des phosphoprotéines et peuvent être déphosphorylées par quelques phosphatases protéiques. Les phytochromes photoactivés modifient rapidement l'expression des gènes sensibles à la lumière en réprimant l'activité de COP1 (Constitutive Photomorphogenic 1), une ubiquitine ligase E3 ciblant plusieurs facteurs de transcription favorisant la photomorphogénèse par dégradation, et en induisant une phosphorylation et une dégradation rapides des facteurs d'interaction avec les phytochromes (PIF), un groupe de facteurs de transcription bHLH réprimant la photomorphogénèse. Les phytochromes sont ciblés par COP1 pour la dégradation *via* la voie ubiquitine/protéasome 26S (Li et al., 2011). Un autre processus physiologique important étroitement contrôlé par les phytochromes est l'horloge circadienne (Franklin et Quail, 2009 ; Legris et al., 2019 ; Galvão et al., 2019 ; Cheng et al., 2021). Les phytochromes introduisent le R/FR et d'autres signaux de qualité de la lumière pour entraîner l'horloge circadienne, ce qui affecte grandement les changements métaboliques diurnes, la croissance et la période de floraison (Galvão et al., 2019). De plus, les phytochromes régulent les réponses à la température, phyB fonctionne également comme un thermocapteur et régit les réponses à la température telles que la thermomorphogénèse en réponse à la température ambiante environnante (Casal et Balasubramanian, 2019 ; Cheng et al., 2021).

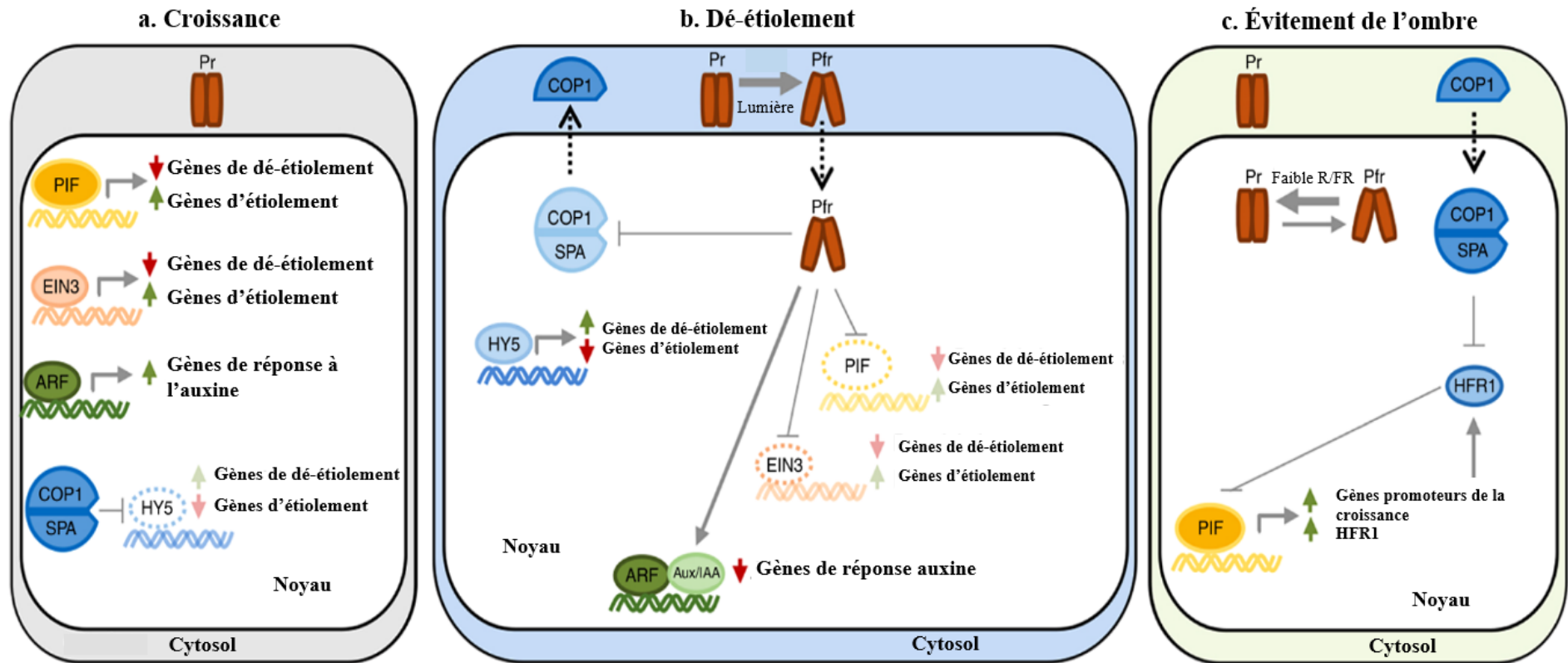


Figure 7 : Mécanisme simplifié de contrôle des facteurs de transcription par les phytochromes dans différents environnements lumineux (Legris et al., 2019).

Note : - les flèches (en trait gras) indiquent la régulation positive,
 - les flèches à extrémité émoussée (affaiblie) indiquent la régulation négative, et
 - les flèches en pointillés indiquent la relocalisation nucléo-cytosolique

3. Cryptochromes

La lumière bleue est détectée par un groupe diversifié de photorécepteurs, dont les cryptochromes (CRY), les phototropines (PHOT) et les zeitlupes (ZTL) (Volna et al., 2024). Les cryptochromes sont des photorécepteurs bleus ultraviolets A (Cashmore et al., 1999). Ils ont été trouvés chez tous les Eucaryotes multicellulaires étudiés (Lin et Shalitin, 2003). Le cryptochrome en tant que photorécepteur a été démontré en 1998 chez *Arabidopsis*, la drosophile et la souris (Thresher et al., 1998 ; Yu et al., 2010), chez les fougères et les algues ; ils semblent être omniprésents dans le règne végétal (Cashmore et al., 1999). La comparaison des séquences indique que les familles de cryptochromes végétaux et animaux ont des histoires évolutives distinctes, les cryptochromes végétaux étant d'origine évolutive ancienne et les cryptochromes animaux ayant évolué relativement récemment (Cashmore et al., 1999).

3.1. Structure des cryptochromes

La plupart des cryptochromes végétaux ont un domaine de liaison aux chromophores qui partage une structure similaire à celle de l'ADN photolyase (Cashmore et al., 1999 ; Lin et Shalitin, 2003). Les cryptochromes et les photolyases ont des structures tridimensionnelles similaires, caractérisées par un domaine alpha/bêta et un domaine hélicoïdal. La structure comprend également un chromophore, la flavine adénine dinucléotide (FAD). La cavité d'accès au FAD du domaine hélicoïdal est le site catalytique des photolyases (Lin et Todo, 2005). Le domaine homologue de la photolyase de liaison FAD (PHR) est hautement conservé, d'une longueur d'environ 500 résidus, et le domaine d'extension C-terminal divergent (CCE) de CRY de différentes longueurs, qui contient souvent des régions intrinsèquement désordonnées (Lin et Shalitin, 2003) (Figure 8). Les domaines CCE des cryptochromes de mousses (Bryophytes), de fougères (Ptéridophytes) et d'Angiospermes (Spermaphytes) contiennent tous une signature DQXVP-acidic-STAES (DAS) conservée au cours de l'évolution (Lin et Shalitin, 2003 ; Wang et Lin, 2020), ces derniers ont émis l'hypothèse que les cryptochromes végétaux ancestraux sont apparus par fusion d'une séquence de photolyase ancestrale à une séquence contenant DAS, qui peut ou non avoir été perdue au cours de l'évolution (Wang et Lin, 2020). Les cryptochromes sont probablement les descendants évolutifs des photolyases d'ADN, qui sont des enzymes de réparation de l'ADN activées par la lumière, et sont classés en trois groupes : les cryptochromes végétaux, les cryptochromes animaux et les protéines CRY-DASH (Lin et Todo, 2005).

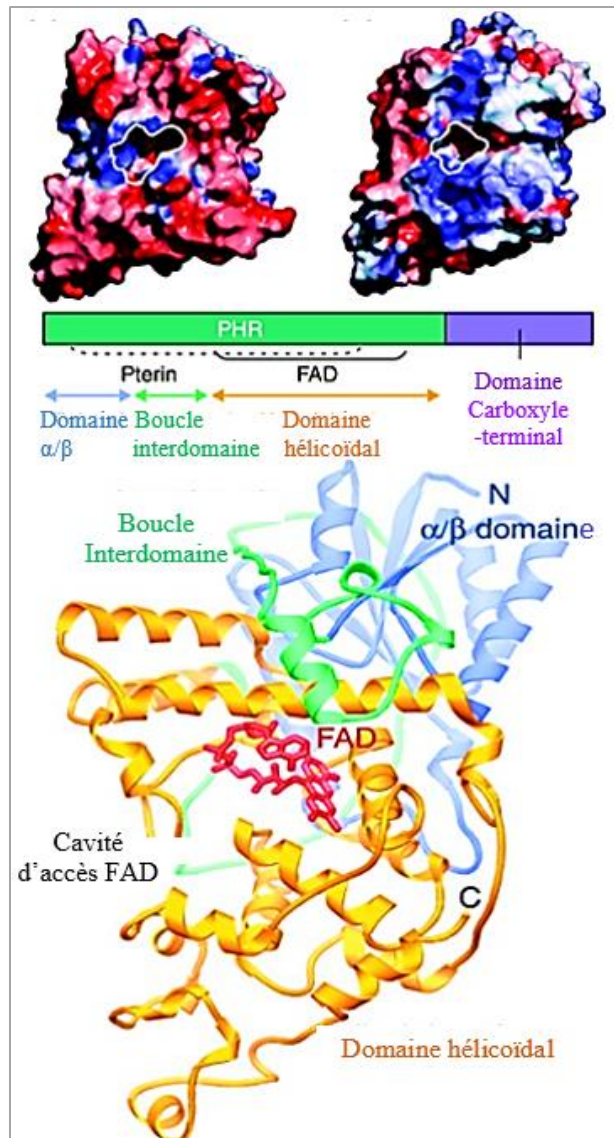


Figure 8 : Structure des cryptochromes (Lin et Todo, 2005).

Les CRY, qui sont des protéines relativement courtes (plus de 480 acides aminés chez *Hordeum vulgare*), se lient au flavine adénine dinucléotide, permettant l'absorption de la lumière dans la gamme de 320 à 500 nm (Lopez et *al.*, 2021 ; Volna et *al.*, 2024). CRY1 et CRY2 se distinguent au sein des CRY, et leur signalisation peut moduler l'expression de 10 à 20% des gènes codants d'*Arabidopsis thaliana* (Lin et Todo, 2005 ; Volna et *al.*, 2024). Chez les plantes Angiospermes monocotylédones, CRY1 est codé par deux gènes différents, appelés CRY1a et CRY1b, tandis que CRY2 est codé indépendamment, différant de CRY1 par la longueur de la séquence génique, la structure exon-intron, la présence ou l'absence de 5'UTR et la composition en acides aminés de la protéine résultante. Structurellement, ils contiennent des domaines PHR (Photolyase Homologous Region) et CCE (CRY C-terminal Extension) (Barrero et *al.*, 2014 ; Volna et *al.*, 2024). En plus de CRY1 et CRY2, le génome d'*Arabidopsis*

thaliana contient également CRY3. Contrairement à CRY1 et CRY2, CRY3 présente une structure distincte caractérisée par l'absence d'une extension C-terminale nécessaire à l'interaction complexe COP/SPA. Cette variance structurelle se traduit également par des différences fonctionnelles. Il semble que CRY3 diverge du rôle typique de photorécepteur chez les plantes et fonctionne plutôt comme une photolyase d'ADN. Des homologues de CRY3 ont également été identifiés dans d'autres espèces de plantes, par exemple dans la tomate et le riz (Klar et al., 2007 ; Volna et al., 2024).

3.2. Propriétés des cryptochromes

La photoactivation des cryptochromes végétaux commence par la photoexcitation ou l'absorption de photons et la photoréduction du chromophore FAD (Wang et Lin, 2020), ce qui entraîne des changements de conformation, tels que le désengagement des domaines PHR et CCE (Yu et al., 2007 ; Wang et Lin, 2020) et la formation d'homooligomères de cryptochrome qui interagissent avec les protéines interférant avec les cryptochromes pour modifier l'expression des gènes et le développement des plantes (Wang et al., 2016 ; Wang et Lin, 2020). En partie parce que le FAD entièrement oxydé absorbe la lumière bleue plus efficacement que toute autre forme redox de FAD, la photoréduction du FAD a été émise comme hypothèse pour expliquer comment les cryptochromes sont photoactivés (Wang et Lin, 2020).

- **Mécanismes de photoactivation, de signalisation et d'inactivation de CRY :**

Les cryptochromes existent sous forme de monomères inactifs dans l'obscurité. Les cryptochromes photoexcités subissent une homooligomérisation pour devenir biochimiquement et physiologiquement actifs. Les homooligomères de cryptochrome interagissent avec les protéines interférant avec les cryptochromes (les protéines régulatrices de transcription CIB, les protéines PIF, les protéines AUX/IAA, les régulateurs de cryptochrome BIC et PPK, le complexe ubiquitine ligase E3 COP1/SPA et les BR (y compris BZR1, BES1, BIN2 et BIM1)). Le complexome CRY assure la régulation par la lumière bleue de la transcription ou de la stabilité des protéines. Par exemple, l'interaction CRY-COP1-SPA régule positivement l'abondance de la protéine HY5, qui favorise la transcription des gènes BIC. Les protéines BIC interagissent avec les cryptochromes photoexcités pour inhiber l'homooligomérisation et l'activité des cryptochromes. Les protéines kinases PPK catalysent la phosphorylation des cryptochromes dépendante de la lumière bleue pour réguler positivement non seulement l'activité des cryptochromes mais aussi la polyubiquitination des cryptochromes. Les protéines COP1/SPA et une autre ubiquitine ligase E3 (E3X) catalysent la poly-

ubiquitination et la dégradation des cryptochromes phosphorylés (Figure 9) (Wang et Lin, 2020).

Le modèle général de détection des CRY implique l'absorption de la lumière bleue par le FAD incorporé, conduisant à des changements conformationnels qui forment des homodimères de CRY. Le dimère actif est phosphorylé et interagit avec le complexe COP1/SPA (Figure 9) ubiquitine ligase E3, ce qui conduit à l'initiation de l'expression génique (Tissot et Ulm, 2020 ; Volna et *al.*, 2024). De plus, la transition des CRY de monomères à dimères peut être réprimée par interaction avec les protéines BIC1 (Blue-Light Inhibitor of Cryptochromes 1) et BIC2 (Blue-Light Inhibitor of Cryptochromes 2), offrant un contrôle supplémentaire de la signalisation. De plus, des connaissances récentes suggèrent que les CRY pourraient potentiellement former des tétramères (Palayam et *al.*, 2021 ; Volna et *al.*, 2024).

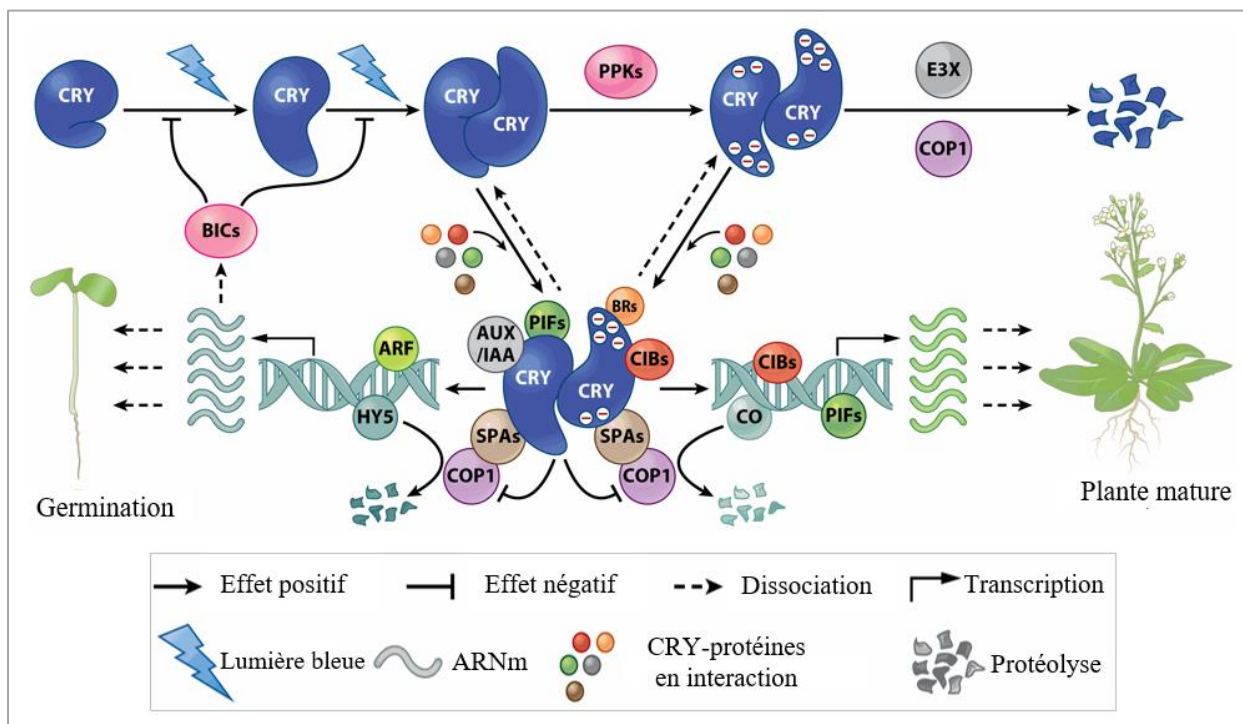


Figure 9 : Association des cryptochromes d'*Arabidopsis* avec les phytochromes récepteurs de lumière rouge/rouge lointain dans la régulation de diverses réponses lumineuses et avec les phototropines réceptrices de lumière bleue dans la régulation de l'ouverture stomatique (Wang et Lin, 2020).

Note : **AUX/IAA**, auxine/acide indole-3-acétique ; **ARF**, facteurs de réponse à l'auxine ; **BIC**, inhibiteur de la lumière bleue des cryptochromes ; **BR**, régulateur des brassinostéroïdes ; **CIB**, hélice-boucle-hélice basique interagissant avec les cryptochromes ; **CO**, Constans ; **COP1**, Photomorphogenèse Constitutive 1 ; **CRY**, cryptochrome ; **E3X**, ubiquitine ligases E3 inconnues ; **HY5**, Long Hypocotyl 5 ; **PIF**, facteur d'interaction avec les phytochromes ; **PPK**, protéine kinase photorégulatrice ; **SPA**, suppresseur du phytochrome A.

Les cryptochromes d'*Arabidopsis* fonctionnent ensemble avec les phytochromes récepteurs de lumière rouge/rouge lointain pour réguler diverses réponses lumineuses,

notamment la régulation de l'élongation cellulaire et de la floraison photopériodique, et agissent également ensemble avec les phototropines réceptrices de lumière bleue pour assurer la régulation de l'ouverture stomatique par la lumière bleue (Wang et Lin, 2020).

3.3. Rôles des cryptochromes

Les photoréponses médiées par les cryptochromes chez les plantes terrestres comprennent la transcription photoréactive du génome (Wang et Lin, 2020). Les nombreux rôles des cryptochromes chez les plantes sont résumés ci-dessous (Tableau 2).

Tableau 2 : Rôles des cryptochromes chez les plantes.

1. Les photoréponses médiées par les cryptochromes chez les plantes terrestres comprennent :	
- La transcription photoréactive du génome.	- Wang et Lin, 2020
- L'inhibition de la germination des graines dormantes.	- Barrero et <i>al.</i> , 2014 ; Wang et Lin, 2020
- L'inhibition de l'élongation de l'hypocotyle.	- Ahmad et Cashmore, 1993 ; Wang et Lin, 2020
- La stimulation de l'expansion des cotylédons.	- Lin et <i>al.</i> , 1998 ; Wang et Lin, 2020
- La coordination de la détection de la température.	- Blazquez et <i>al.</i> , 2003 ; Wang et Lin, 2020
- La promotion du verdissement des racines.	- Wang et Lin, 2020
- La stimulation de l'ouverture et du développement des stomates.	- Kang et <i>al.</i> , 2009 ; Wang et Lin, 2020
- La régulation de l'évitement de l'ombre.	- Pedmale et <i>al.</i> , 2016
- Le contrôle de la mort cellulaire programmée.	- Danon et <i>al.</i> , 2006 ; Yu et <i>al.</i> , 2010 ; Wang et Lin, 2020
- L'amélioration des réponses au stress biotique.	- Wu et Yang, 2010 ; Wang et Lin, 2020
- L'amélioration des réponses au stress abiotique.	- Mao et <i>al.</i> , 2005 ; Wang et Lin, 2020
- La promotion de l'initiation florale.	- Guo et <i>al.</i> , 1998 ; Wang et Lin, 2020
- La régulation du développement des fruits.	- El-Assal et <i>al.</i> , 2004 ; Wang et Lin, 2020
- La suppression de la sénescence des feuilles.	- Meng et <i>al.</i> , 2013 ; Wang et Lin, 2020
2. Les cryptochromes peuvent également être impliqués dans :	
- La régulation du phototropisme.	- Lasceve et <i>al.</i> , 1999 ; Wang et Lin, 2020
- La régulation de la magnétoréception.	- Pooam et <i>al.</i> , 2019 ; Wang et Lin, 2020
3. Les cryptochromes sont des protéines nucléaires qui interviennent dans :	
- Le contrôle par la lumière de l'allongement de la tige, de l'expansion des feuilles, et de la floraison photopériodique.	- Lin et Shalitin, 2003
- La régulation de la hauteur des plantes.	- Platten et <i>al.</i> , 2005 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- Le développement des fruits et des ovules.	- El-Assal et <i>al.</i> , 2004 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- La dormance des graines.	- Goggin et <i>al.</i> , 2008 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- La dominance apicale.	- Giliberto et <i>al.</i> , 2005 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- La réponse au stress lumineux intense.	- Kleine et <i>al.</i> , 2007 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- La réponse au stress osmotique.	- Xu et <i>al.</i> , 2009 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- Le programme du cycle cellulaire des cellules souches.	- Lopez-Juez et <i>al.</i> , 2008 ; Yu et <i>al.</i> , 2010
- Les réponses aux pathogènes bactériens et viraux.	- Wu et Yang, 2010 ; Yu et <i>al.</i> , 2010

Aussi, les cryptochromes sont des photorécepteurs qui régulent l'entraînement par la lumière de l'horloge circadienne chez les plantes et les animaux (Lin et Shalitin, 2003 ; Lin et

Todo, 2005 ; Cashmore et *al.*, 1999 ; Wang et Lin, 2020). Ils sont des composants centraux de l'horloge moléculaire. Des preuves génétiques montrent également que les cryptochromes sont des photorécepteurs circadiens (Sancar, 2000 ; Yu et *al.*, 2010). Ils agissent également comme parties intégrantes de l'oscillateur circadien central dans le cerveau des animaux et comme récepteurs contrôlant la photomorphogenèse en réponse à la lumière bleue ou ultraviolette (UV-A) chez les plantes (Lin et Todo, 2005). Les cryptochromes peuvent agir en interagissant avec des protéines telles que les phytochromes, COP1 et les protéines d'horloge, ou/et la chromatine et l'ADN (Lin et Shalitin, 2003).

Les rythmes circadiens sont des oscillations des fonctions biochimiques, physiologiques et comportementales des organismes qui se produisent à une fréquence d'environ 24 heures. Ils sont générés par une horloge moléculaire synchronisée avec le jour solaire par un apport photique environnemental (Sancar, 2000 ; Yu et *al.*, 2010 ; Dresch, 2024).

L'horloge circadienne permet aux organismes d'anticiper et de s'adapter aux changements environnementaux dominés par le cycle quotidien de 24 heures de lumière/obscurité ainsi que par le cycle annuel de la photopériode sur Terre (Harmer, 2009 ; Yu et *al.*, 2010). La lumière est le signal environnemental le plus dominant qui permet à l'horloge circadienne et aux activités physiologiques d'un organisme d'être synchronisées avec les cycles quotidiens de changements environnementaux (Sancar, 2003 ; Yu et *al.*, 2010). Un rythme est défini en fonction de trois dimensions : sa périodicité, sa phase et son amplitude, comme représenté de manière schématique ci-dessous (Figure 10) (Dresch, 2024).

Il est postulé que le système circadien comprend trois composants principaux : (1) les voies d'entrée qui synchronisent le mécanisme de l'horloge avec les cycles quotidiens de lumière et d'obscurité, (2) l'oscillateur central qui génère le mécanisme de chronométrage sur 24 heures et les voies de sortie qui régulent des processus particuliers (Roenneberg et Mellow, 2000 ; Li et Yang, 2007) et (3) les photorécepteurs cryptochromes et phytochromes qui agissent dans la voie d'entrée (Somers et *al.*, 1998 ; Li et Yang, 2007) : le système INPUT (cryptochromes (CRY) et phytochromes (PHY)) qui reçoit les *stimuli* lumineux et entraîne l'horloge ; le CLOCK CORE (noyau de l'horloge) qui génère des oscillations auto-entretenues de 24 heures, même en l'absence de *stimuli* environnementaux ; le système OUTPUT (sortie) qui adapte les réponses développementales et physiologiques de la plante aux fluctuations circadiennes (Figure 11) (Lopez et *al.*, 2021).

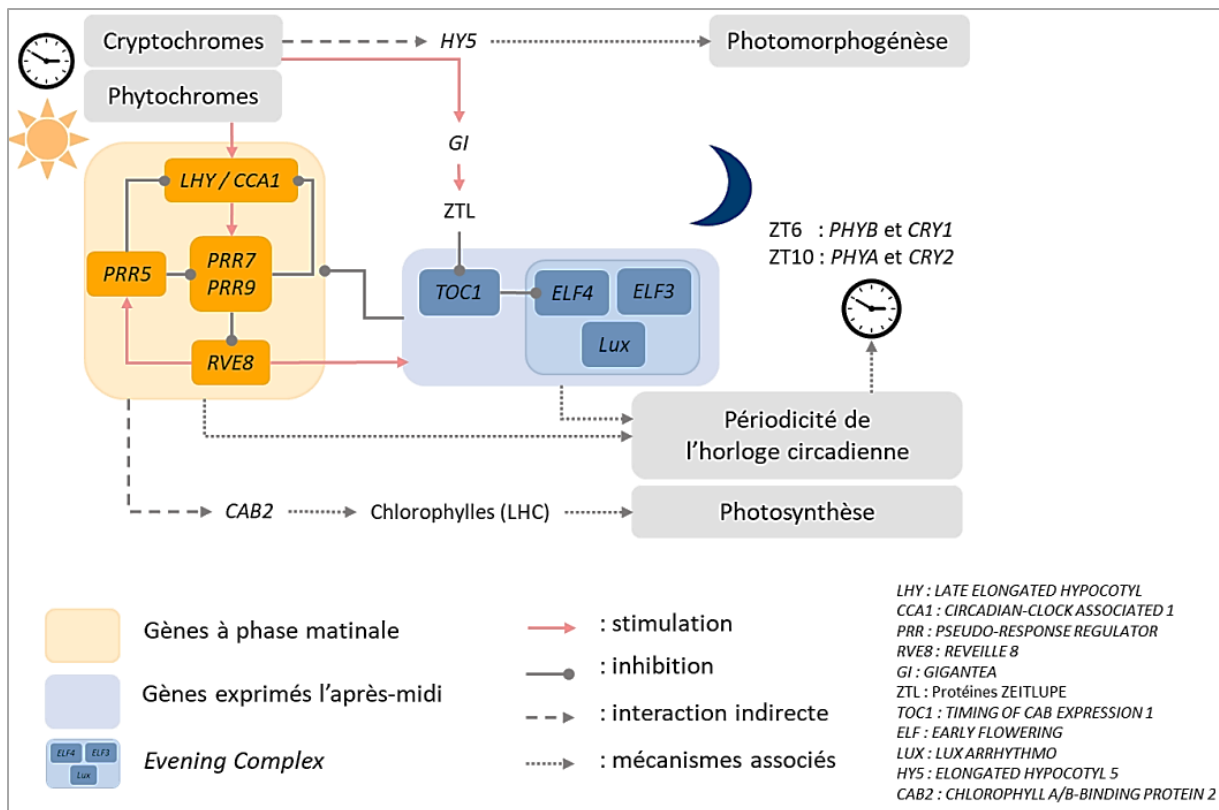


Figure 10 : Régulation du rythme circadien d'*Arabidopsis thaliana*, des entrées aux sorties en relation avec la croissance et le développement (Dresch, 2024).

Le cryptochrome en tant que photorécepteur majeur ou composant intrinsèque de l'horloge circadienne (Thresher et al., 1998 ; Yu et al., 2010). Une analyse de la transcription dépendante de l'horloge à l'aide du rapporteur de luciférase a montré que les mutants cry sont altérés dans l'horloge circadienne chez *Arabidopsis*. Les trois photorécepteurs, CRY1, CRY2 et phyA, agissent de manière redondante pour assurer l'entraînement de l'horloge circadienne par la lumière bleue chez *Arabidopsis* (Yu et al., 2010). Il a été démontré que le mutant cry1 avait des durées de période plus longues par rapport au type sauvage à la fois dans la lumière bleue de forte et de faible intensité, et que seulement dans des intensités relativement faibles de lumière bleue, le mutant cry2 a montré un léger changement de durée de période (Somers et al., 1998 ; Li et Yang, 2007). Bien que le mutant cry2 soit insensible à la durée du jour et fleurisse tardivement lorsqu'il est cultivé sous lumière blanche, les effets de CRY2 sur le temps de floraison sont indépendants des effets sur la durée de période (Guo et al., 1998 ; Somers et al., 1998 ; Li et Yang, 2007). D'autres études ont démontré que CRY1 et CRY2 agissent de manière redondante dans l'entrée de lumière bleue vers l'horloge et que CRY1 est nécessaire à la signalisation phyA vers l'horloge dans les lumières rouges et bleues (Devlin et Kay, 2000 ; Li et Yang, 2007).

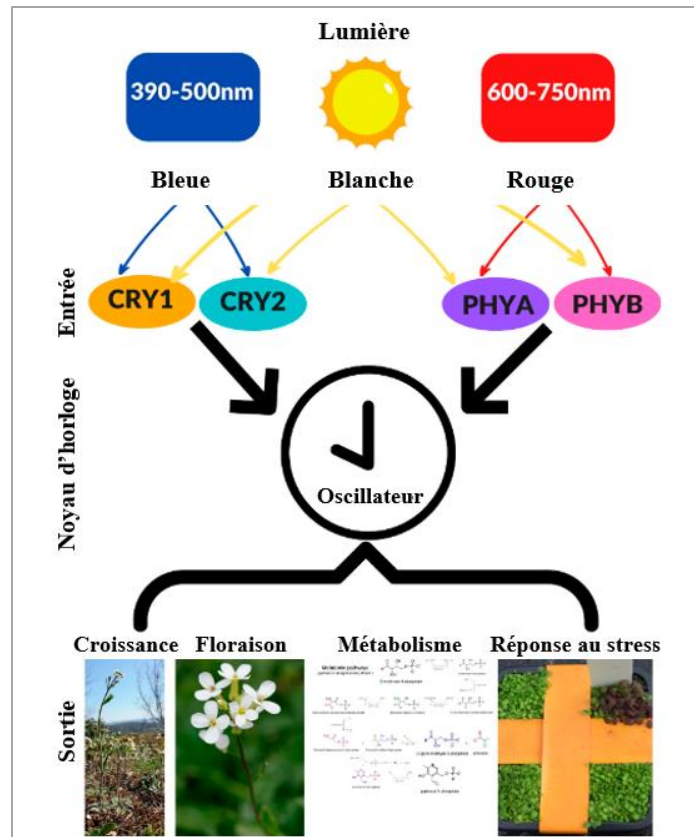


Figure 11 : Représentation schématique de l'horloge circadienne d'*Arabidopsis*, illustrant les trois principaux composants de la machinerie circadienne (Lopez et al., 2021).

4. Phototropines : Photorécepteurs de lumière bleue

Les phototropines sont présentes dans différents organismes, notamment les plantes supérieures et les algues. La phototropine est un photorécepteur de lumière bleue sensible aux UV-A et à la région bleue du spectre électromagnétique, qui a été identifié pour la première fois en 1998 chez *Arabidopsis*. *Arabidopsis thaliana* contient deux phototropines, PHOT1 et PHOT2. Elles sont principalement situées dans la membrane plasmique mais peuvent se déplacer dans le cytosol. PHOT2 se localise faiblement dans le cytoplasme dans l'obscurité et présente une association dépendante de la lumière bleue avec l'appareil de Golgi tandis que PHOT1 peut libérer une fraction dans le cytoplasme de manière dépendante de la lumière bleue (Yuan, 2020). Ces deux phototropines (Phot1 et Phot2) ont des conformations similaires mais le Phot2 est spécifiquement sensible aux hautes intensités lumineuses (Dresch, 2024). Les phototropines sont des kinases Ser/Thr (De Carbonnel, 2009 ; Yuan, 2020), appartenant à la famille AGC (protéine kinase dépendante de l'AMPc, protéine kinase dépendante du GMPc et protéine kinase C dépendante des phospholipides) (De Carbonnel, 2009). Le deuxième groupe de photorécepteurs de lumière bleue, les PHOT, compte environ 900 acides aminés chez

Arabidopsis thaliana et possède deux domaines LOV (Light-oxygen-voltage-sensing domain), un domaine sérine/thréonine kinase et une hélice $J\alpha$ (Volna et *al.*, 2024 ; Dresch, 2024).

4.1. Propriétés des phototropines

Les domaines LOV de la phototropine fonctionnent comme des capteurs de lumière et ont subi un photocycle autonome. Bien que la fonction du domaine LOV1 de la phototropine ne soit pas encore très claire, le domaine LOV2 réprime l'activité de son domaine kinase. Le récepteur de la phototropine n'est pas phosphorylé et est inactif dans l'obscurité ou l'état fondamental. L'absorption de lumière par le capteur de lumière prédominant LOV2 entraîne un désordre de l'hélice $J\alpha$ et l'activation du domaine kinase C-terminal, conduisant par conséquent à l'autophosphorylation du photorécepteur et à la phosphorylation des substrats protéiques pour démarrer la cascade de signaux suivante (Figure 12) (Yuan, 2020). L'absorption de la lumière par leurs chromophores (Christie, 2007 ; Volna et *al.*, 2024), induit des changements de conformation, activant le domaine kinase (Christie, 2007 ; Nakasone et *al.*, 2019 ; Volna et *al.*, 2024). Les phototropines permettent de répondre à ces longueurs d'ondes avec une réponse maximale autour des 450 nm (Dresch, 2024).

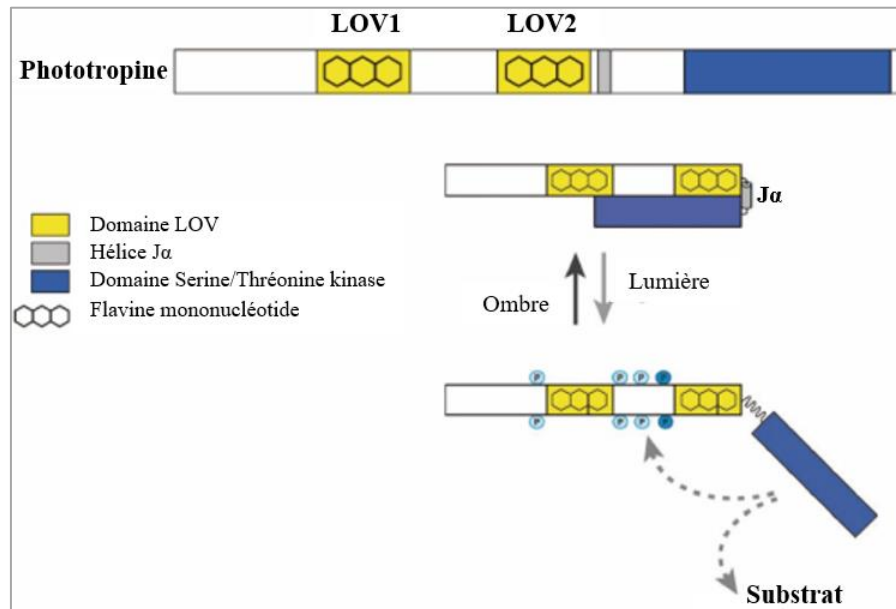


Figure 12 : Structure schématique de la phototropine et la régulation des kinases par de la phototropine (Yuan, 2020).

4.2. Rôles des phototropines

Récemment les photorécepteurs jouent le rôle de capteurs de température. Plusieurs classes de photorécepteurs, dont les récepteurs UV et de lumière bleue et les récepteurs du rouge

lointain, sont impliquées dans les réponses des cellules à presque toutes les longueurs d'onde de lumière. Ces photorécepteurs convertissent la lumière, détectée par les molécules chromophores, en signaux biologiques contrôlant l'expression des gènes, la photo-orientation, les processus de développement, l'entraînement de l'horloge circadienne et de nombreux autres processus. La détection de la température (De Carbonnel, 2009), l'aplatissement des feuilles, l'ouverture des stomates, le phototropisme processus majeur de la photomorphogénèse (Dresch, 2024), le positionnement des mitochondries et des chloroplastes (Yuan, 2020).

Chez *Arabidopsis*, les phototropines 1 (phot1) et 2 (phot2) ont été respectivement découverts comme photorécepteurs primaires du phototropisme de l'hypocotyle induit par la lumière bleue et des mouvements d'évitement des chloroplastes induits par une forte lumière (Kagawa et al., 2001 ; De Carbonnel, 2009). Les phototropines régulent un large éventail de processus adaptatifs, notamment l'accumulation de chloroplastes sous faible luminosité, le positionnement des feuilles et le phototropisme des racines. Ainsi les phototropines optimisent l'état photosynthétique des plantes, en particulier dans des environnements défavorables tels qu'une luminosité extrêmement élevée, un faible éclairage et la sécheresse (Takemiya et al., 2005 ; De Carbonnel, 2009).

5. Applications agronomiques

La productivité agricole mondiale est affectée par l'augmentation rapide de l'urbanisation et les changements climatiques globaux. Le stress environnemental est devenu le facteur le plus important qui limite la productivité des cultures. Il est important d'identifier les liens manquants entre les signaux environnementaux, sa détection réelle et la réponse ultérieure (Wang et al., 2022). Par exemple, une compréhension approfondie des réseaux intracellulaires à médiation auxine qui est une composante impliquée dans les réponses rapides et elle joue un rôle dans la croissance des plantes, souvent considérée comme une réponse lente, la signification physiologique de ces réponses rapides dans le développement des plantes reste une énigme. L'exploration de l'importance physiologique des réponses rapides dans la croissance des plantes reste actuellement ambiguë. La découverte des rôles fonctionnels de ces réponses rapides tout au long de l'évolution des plantes, des organismes simples aux organismes complexes, promet des informations précieuses. Étudier la manière dont ces réponses rapides contribuent à la trajectoire évolutive des plantes offre une compréhension plus approfondie des stratégies adaptatives que les plantes ont développées au fil du temps (Zhou et al., 2024).

Selon Meyer et al. (2008), la connaissance des rythmes circadiens est importante pour les pratiques agricoles. Pour cultiver des espèces à floraison synchronisée avec la photopériode

locale. Par exemple le haricot se développe mieux aux latitudes où la période de floraison est à jours courts ; pour traiter les cultures aux herbicides. Selon les mouvements foliaires journaliers, la surface de collecte des herbicides est plus ou moins grande, donc le traitement plus ou moins efficace.

À l'avenir, l'ingénierie des régulateurs sera une nouvelle stratégie en utilisant un commutateur régulateur principal pour provoquer des changements transcriptionnels dans la réponse au froid du riz (Park et *al.*, 2010 ; Wei et *al.*, 2021). Une approche d'ingénierie efficace consistera à générer des gènes mutants constitutivement actifs, par exemple, en supprimant les domaines inhibiteurs des facteurs de transcription ou en modifiant l'état d'imitation/privation de phosphorylation dans les transducteurs de signal tels que MAPK, MAPKK ou les récepteurs kinases.

En attendant, pour empêcher la surexpression constitutive des gènes sensibles au froid de consommer de l'énergie supplémentaire et de produire des traits indésirables, des promoteurs spécifiques aux tissus et inductibles par le stress dû au froid seront bénéfiques pour l'amélioration génétique de la tolérance au froid chez le riz. Enfin, un système d'assemblage multi-gènes spécifique au site sera développé. Des constructions d'élite avec plusieurs gènes tolérants au stress *via* la stratégie CRISPR-Cas9 devraient être conçues pour améliorer la productivité des cultures de riz face au stress dû au froid (Wei et *al.*, 2021).

Dans les études futures, il serait intéressant d'étudier dans les différents photorécepteurs contrôlent les gènes d'intérêt. Par exemple, les gènes liés à la production de composés phénoliques sont influencés par les photorécepteurs et leurs cascades de signalisation associées. Bien qu'il soit bien documenté que la lumière bleue et les rayons UV, peuvent stimuler ces gènes, les contributions spécifiques de divers photorécepteurs restent floues (Volna et *al.*, 2024).

Pour chaque photorécepteur végétal, le mécanisme de base de la détection des photorécepteurs est indiqué (il peut s'agir d'une monomérisation, d'une dimérisation ou de changements de conformation), ainsi que la région lumineuse qui a induit l'état actif des photorécepteurs et la voie de signalisation où le signal lumineux est ensuite propagé (Figure 13) (Volna et *al.*, 2024).

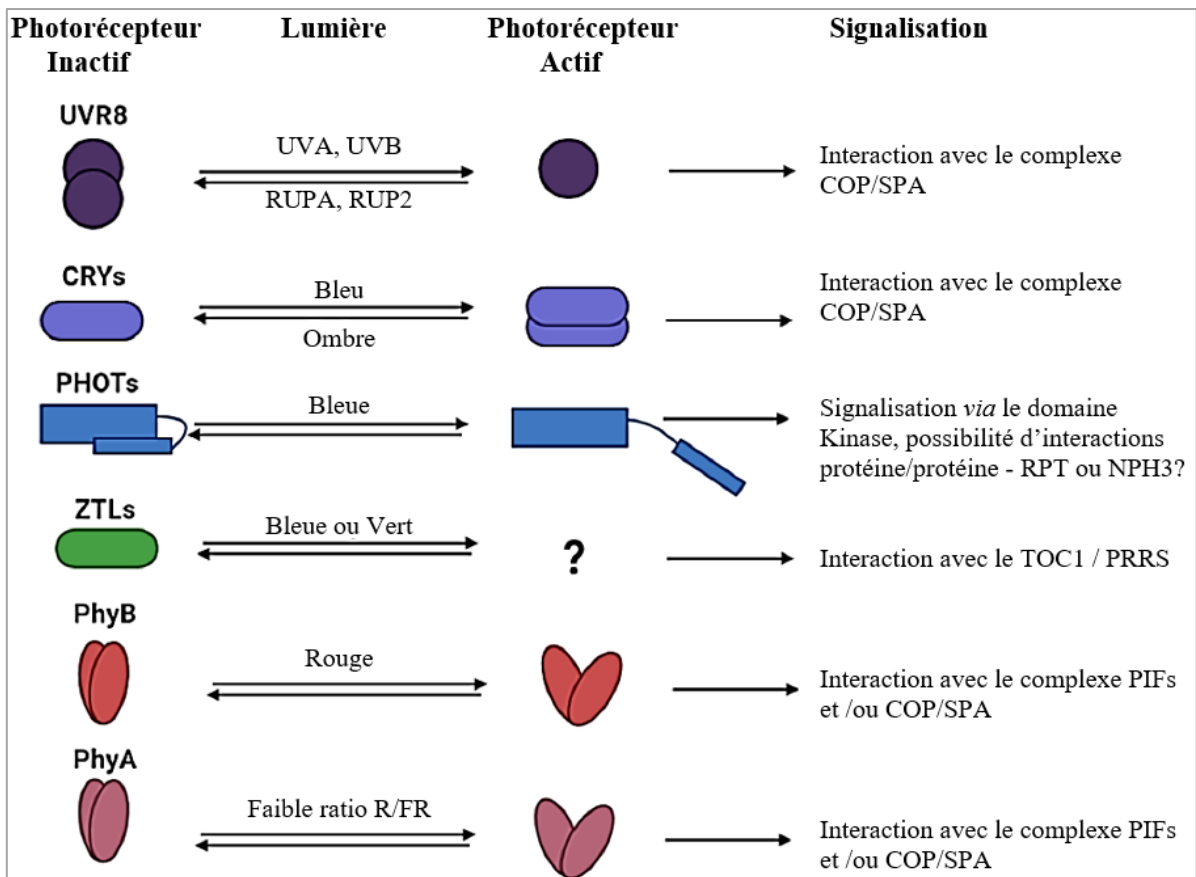


Figure 13 : Mécanismes de détection, de signalisation et de régénération des photorécepteurs (Volna et al., 2024).

Références bibliographiques

- Ahmad, M. and Cashmore, A.R. 1993.** HY4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 366, 162-66.
- Alessi, D.R., Saito, Y., Campbell, D.G., Cohen, P., Sithanandam, G., Rapp, U., Ashworth, A., Marshall, C.J., and Cowley, S. 1994.** Identification of the sites in MAP kinase kinase-1 phosphorylated by P74raf-1. *EMBO Journal*. 13, 1610-1619.
- Antolín-Llovera, M., Ried, M.K., Parniske, M. 2014.** Cleavage of the SYMBIOSIS RECEPTOR-LIKE KINASE ectodomain promotes Complex Formation with Nod Factor Receptor 5. *Current Biology*, 24, 422-427. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.053>.
- Arana, M.V., Sánchez-Lamas, M., Strasser, B., Ibarra, S.E., Cerdán, P.D., Botto, J.F. and Sánchez, R.A. 2014.** Functional diversity of phytochrome family in the control of light and gibberellin-mediated germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environment*, 37, 2014-2023.
- Babu, Y.S., Bugg, C.E., Cook, W.J. 1988.** Structure of calmodulin refined at 2.2-Å resolution. *Journal of Molecular Biology*, 204:191-204.
- Barrero, J.M., Downie, A.B., Xu, Q. and Gubler, F. 2014.** A Role for Barley Cryptochrome1 in Light Regulation of Grain Dormancy and Germination. *Plant Cell*, 26, 1094-1104.
- Benn, G., Bjornson, M. and Ke, H. 2016.** Plastidial metabolite MEcPP induces a transcriptionally centered stress-response hub via the transcription factor CAMTA3. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113, 8855-8860.
- Besnier, N. 2007.** Rôle de l'auxine dans l'arrêt de croissance racinaire causé par l'aluminium. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie. Université Du Québec À Montréal. 140 p.
- Blazquez, M.A., Ahn, J.H. and Weigel, D. 2003.** A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics*, 33, 168-71.
- Bocquier, F., González-García, E., 2010.** Sustainability of ruminant agriculture in the new context: feeding strategies and features of animal adaptability into the necessary holistic approach. *Animal* 4, 1258–1273. <https://doi.org/10.1017/S1751731110001023>
- Brulfert, F. 2016.** Mécanisme d'interaction des actinides avec une protéine : la calmoduline. Doctorat Radiochimie. Université Paris-Saclay. France.
- Bush, D.S. 1995.** Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 46, 95-122.
- Bustamante, J. 2007.** Etude de quelques gènes codant pour les récepteurs d'éthylène chez les caféiers. Doctorat Génomique et Amélioration de Plantes Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés Agronomie et Environnement Formation Doctorale : *Ressources Phytogénétiques et Interactions Biologiques*. France.
- Cambarnous, Y. 2013.** Communication et signalisation cellulaire. 4ème édition. Lavoisier. *Technique & Documentation*. Paris ISBN 978-2-7430-1508-4.
- Casal, J.J. and Balasubramanian, S. 2019.** Thermomorphogenesis. *Annual Review of Plant Biology*, 70, 321-46.
- Cashmore, A.R., Jarillo, J.A., Wu, Y.J., Liu, D. 1999.** Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. PUBMED. *National Library of Medicine*. 30, 284(5415): 760-765. <https://doi:10.1126/science.284.5415.760>.

- Chardin, P., Antony, B., et Cherfils, J. 2000.** Activation des petites protéines G par leurs facteurs d'échange, 2,16.
- Charrier, G. 2011.** Mécanismes et modélisation de l'acclimatation au gel des arbres : application au noyer *Juglans regia* L. Doctorat en Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, France.
- Chen, T., Zhu, H., Ke, D., Cai, K., Wang, C., Gou, H., Hong, Z., Zhang, Z., 2012.** A MAP Kinase Kinase Interacts with SymRK and Regulates Nodule Organogenesis in *Lotus japonicus*. *Plant Cell*, 24, 823-838. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.095984>.
- Chen, X., Ding, Y., Yang, Y., Song, C., Wang, B., Yang, S., Guo, Y. and Gong, Z. 2021.** Protein kinases in plant responses to drought, salt, and cold stress, Special Issue: Invited expert reviews for plant research progress, 63,1, 53-78. <https://doi.org/10.1111/jipb.13061>.
- Cheng, M.C., Kathare, P.K., Paik, I. and Huq, E. 2021.** Phytochrome Signaling Networks. *Annual Reviews*. 72: 217 244. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-080620-024221>.
- Chiu-Fena, Y.T. and Wen-Chin, T. 2022.** Calmodulin. The switch button of calcium signaling. *Tzu Chi Medical Journal*, 34(1):-15-22. <https://doi.org/10.4103/tcmj.tcmj-285-20>.
- Christie, J.M. 2007.** Phototropin Blue-Light Receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 58, 21-45.
- Cutler, S.R., Rodriguez, P.L., Finkelstein, R.R., Suzanne, R. and Abrams, S.R. 2010.** Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 651-679.
- Danon, A., Coll, N.S. and Apel, K. 2006.** Cryptochrome-1-dependent execution of programmed cell death induced by singlet oxygen in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*, 103, 17036-41.
- DE Carbonnel, M. 2009.** PKS2: a link between phototropin signaling and auxin transport - a study on how plants sense and respond to light. Doctorat ès sciences de la vie. Faculté de biologie et de médecine. Université de Lausanne, Ecosse, Royaume-Uni.
- DeFalco, T.A., Marshall, C.B. and Munro, K. 2016.** Multiple calmodulin-binding sites positively and negatively regulate *Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated channel12. *Plant Cell*, 28:1738-1751.
- Delcuve, G.P., Rastegar, M. and Davie, JR. 2009.** Epigenetic control. *Wiley InterScience*, DOI: 10.1002/jcp.21678.
- Del Pero Martínez, M.A. and Martínez, A.J., 1993.** Flavonoid distribution in *Tradescantia*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 21, 255–265. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(93\)90043-Q](https://doi.org/10.1016/0305-1978(93)90043-Q).
- Déséchalliers, T. 2016.** Rôle des récepteurs couplés aux protéines G adrénérgiques dans la toxicité des hydrocarbures aromatiques polycycliques. Doctorat Sciences du Vivant. Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques Université de Rennes 1. France.
- Devlin, P.F. and Kay, S.A. 2000.** Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity. *Plant Cell*, 12, 2499-2510.
- Dievart, A., Gottin, C., Périn, C., Ranwez, V. and Chantret, N. 2020.** Origin and Diversity of Plant Receptor-Like Kinases. *Annual Review of Plant Biology*, 71, 131-156. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-073019-025927>.
- Dohrmann, U., Hertel, R. and Kowalik, H. 1978.** Properties of auxin binding sites in different subcellular fractions from maize coleoptiles. *Planta*, 140, 97-106.

Dresch, C. 2024. L'économie d'énergie en agriculture indoor : étude des effets de modifications de la photopériode sur les paramètres agronomiques et la physiologie pré et post récolte des laitues. Sciences Agricoles. Université d'Avignon. France.

Du, L., Ali, G.S. and Simons, K.A. 2009. Ca²⁺/calmodulin regulates salicylic-acid-mediated plant immunity. *Nature*, 457:1154-1158.

Dupuis, J.P. 2008. Couplage fonctionnel entre un récepteur et un canal ionique: étude du canal KATP et application pour la création de biocapteurs. Doctorat en Physiologie. Université Joseph-Fourier-Grenoble I. France. 246pp.

Eichenberg, K., Baurle, I., Paulo, N., Sharrock, R.A., Rudiger, W. and Schafer, E. 2000. *Arabidopsis* phytochromes C and E have different spectral characteristics from those of phytochromes A and B. *FEBS Letters*, 470, 107-112. [https://doi: 10.1016/s0014-5793\(00\)01301-6](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(00)01301-6).

Eladari, D., Maruani, G., Paillard, M. and Houillier, P. 2002. Hypoparathyroïdie à l'exclusion des syndromes de résistance à l'hormone parathyroïdienne. *EMC-Endocrinologie Nutrition*, 10-012-A-10, 9p.

El-Assal, S.E.D., Alonso-Blanco, C., Hanhart, C.J. and Koornneef, M. 2004. Pleiotropic effects of the *Arabidopsis* cryptochrome 2 allelic variation underlie fruit trait-related QTL. *Plant Biology*, 6, 370-74.

Fanger, G.R., Gerwins, P., Widmann, C., Jarpe, M.B. and Johnson, G.L. 1997. MEKKs, GCKs, MLKs, PAKs, TAKs, and tpls: upstream regulators of the c-Jun amino-terminal kinase? *Current Opinion in Genetics and Development*, 7, 67-74.

Franklin, K.A. and Whitelam, G.C. 2005. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annal of Botany* Londre, 96, 169-175.

Franklin, K.A. and Quail, P.H. 2009. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *Journal of Experimental Botany*, 61, 11-24.

Finkelstein, R.R. and Rock, C.D. 2002. Abscisic acid biosynthesis and response. In the *Arabidopsis* book. *The American Society of Plant Biologists*. USA.

Galvão, V.C., Fiorucci, A.S., Trevisan, M., Franco-Zorilla, J.M., Goyal, A., Schmid-Siegert, E., Solano, R. and Christian Fankhauser, C. 2019. PIF transcription factors link a neighbor threat cue to accelerated reproduction in *Arabidopsis*. *Nature Communications*. 10:4005.

Gartner, A., Nasmyth, K., and Ammerer, G. 1992. Signal transduction in *Saccharomyces cerevisiae* requires tyrosine and threonine phosphorylation of FUS3 and KSS1. *Genes Development*, 6, 1280-1292.

Giliberto, L., Perrotta, G., Pallara, P., Weller, J.L., Fraser, P.D., Bramley, P.M., Fiore, A., Tavazza, M. and Giuliano, G. 2005. Manipulation of the blue light photoreceptor cryptochrome 2 in tomato affects vegetative development, flowering time, and fruit antioxidant content. *Plant Physiology*, 1378(1), 199-208. [https://doi: 10.1104/pp.104.051987](https://doi.org/10.1104/pp.104.051987).

Gloerich, M. and Bos, J.L. 2010. Epac: defining a new mechanism for cAMP action. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 50, 355-75.

Goggin, D.E., Steadman K.J. and Powles S.B. 2008. Green and blue light photoreceptors are involved in maintenance of dormancy in imbibed annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds. *New Phytology*, 1808(1), 81-89. [https://doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02570.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02570.x).

Gong, M., Van de Luit, A.H., Knight, M.R. and Trewavas, A.J. 1998. Heat-shock-induced changes in intracellular Ca²⁺ level in tobacco seedlings in relation to thermotolerance. *Plant Physiology*, 116, 429-437.

- Gosti, F., Beaudoin, N., Serizet, C., Webb, A.A., Vartanian, N. and Giraudat, J. 1999.** ABI1 protein phosphatase 2C is a negative regulator of abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 11, 1897-910.
- Gramdi, S. 2006.** Caractérisation des gènes de réponse à l'éthylène par *Reverse Northern* sur un clone à fort métabolisme PB260 chez *Hevea brasiliensis*. Master Biologie, Géosciences, Agronomie, Environnement UMR BEPC CIRAD Département des cultures pérennes Equipe biologie du développement de l'hévéa et du cacaoyer. France.
- Grebert, C. 2019.** Rôle des phospholipases C dans la régulation de la sécrétion d'ions chlorure et de l'homéostasie calcique dans les cellules épithéliales bronchiques : intérêt dans la mucoviscidose. Doctorat Biochimie, Biologie Moléculaire. Université de Poitiers, France.
- Grillo, S., and Leone, A. 1996.** Physical Stresses in Plants, Genes and their Products for Tolerance. Springer, Berlin. 276 pp.
- Guo, H., Yang, H., Mockler, T.C. and Lin, C. 1998.** Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 279, 1360-1363.
- Hanks, S.K., Quinn, A.M. and Hunter, T. 1988.** The protein kinase family: conserved features and deduced phylogeny of the catalytic domains. *Science*, 241, 42-52.
- Harmer, S.L. 2009.** The circadian system in higher plants. *Annual Review Plant Biology*, 60(1), 357-377. [https://doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.092054](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.043008.092054).
- Hewage, K.A.H., Yang, J.F., Wang, D., Hao, G.F., Yang, G.F. and Zhu, J.K. 2020.** Chemical Manipulation of Abscisic Acid Signaling: A New Approach to Abiotic and Biotic Stress Management in Agriculture. *Adv Sci (Weinh)*, 2020 Aug 7;7(18):2001265. doi: 10.1002/advs.202001265. PMID: 32999840; PMCID: PMC7509701.
- Hiltbrunner, A. 2019.** Shedding light on the evolution of light signaling. *New Phytologist*, 224, 1412-1414.
- Heller, R., Esnault, R. and Lance, C. 2004.** Physiologie végétale. Tome 1, 6ème édition. Nutrition. Dunod. 384p.
- Ichimura, K., Shinozaki, K., Tena, G., Sheen, J., Henry, Y., Champion, A., Kreis, M., Zhang, S., Hirt, H., Wilson, C., Heberle-Bors, E., Ellis, B.E., Morris, P.C., Innes, R.W., Ecker, J.R., Scheel, D., Klessig, D.F., Machida, Y., Mundy, J., Ohashi, Y. and Walker, J.C. 2002.** Mitogen-activated protein kinase cascades in plants: A new nomenclature. *Trends Plant Science*, 7, 301-308.
- Ikura, M., Hiraoki, T., Hikichi, K., Mikuni, T., Yazawa, M. and Yagi, K. 1983.** Nuclear magnetic resonance studies on calmodulin: calcium-induced conformational change. *Biochemistry*, 10, 22(10): 2573-9. [https://doi: 10.1021/bi00279a039](https://doi.org/10.1021/bi00279a039). PMID: 6683101.
- Jaballi, A. 2022.** La phytohormone acide abscissique module la carbonylation des protéines chez *Arabidopsis thaliana*. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie cellulaire et moléculaire. Université du Québec. 126p.
- Jayaraman, D., Richards, A.L., Westphall, M.S., Coon, J.J. and Ané, J.M. 2017.** Identification of the phosphorylation targets of symbiotic receptor-like kinases using a high throughput multiplexed assay for kinase specificity. *Plant Journal*, 90, 1196-1207. <https://doi.org/10.1111/tpj.13529>.
- Kagawa, T., Sakai, T., Suetsugu, N., Oikawa, K., Ishiguro, S., Kato, T., Tabata, S. Okada, K. and Wada, M. 2001.** *Arabidopsis NPL1*: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science*, 291: 2138-2141.

- Kang, C.Y., Lian, H.L., Wang, F.F., Huang, J.R. and Yang, H.Q. 2009.** Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21, 2624-41.
- Kim, W.Y., Fujiwara, S., Suh, S.S., Kim, J., Kim, Y., Han, L., David, K., Putterill, J., Nam, H.G. and Somers, D.E. 2007.** Zeitlupe is a circadian photoreceptor stabilized by Gigantea in blue light. *Nature*, 449, 356-360.
- Klar, T., Pokorny, R., Moldt, J., Batschauer, A. and Essen, L.O. 2007.** Cryptochrome 3 from *Arabidopsis thaliana*: Structural and Functional Analysis of its Complex with a Folate Light Antenna. *Journal of Molecular Biology*. 366, 954-964.
- Kleine, T., Kindgren, P., Benedict, C., Hendrickson, L. and Strand, A. 2007.** Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for Cryptochrome1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance. *Plant Physiology*, 1448(1), 1391-1406. <https://doi.org/10.1104/pp.107.098293>.
- Klevit, R.E., Dalgarno, D.C., Levine, B.A. and Williams, R.J.P. 1984.** 1H-NMR studies of calmodulin. *European Journal of Biochemistry*, 139, 109-114.
- Klose, C., Venezia, F., Hussong, A., Kircher, S., Schäfer, E. and Christian Fleck, E. 2015.** Systematic analysis of how phytochrome B dimerization determines its specificity. *Nature Plants*, 1, 15090. <https://doi.org/10.1038/nplants>.
- Knight, H., Trewavas, A.J. and Knight, M.R. 1997.** Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *Plant Journal*, 12, 1067-1078.
- Knight, H., Trewavas, A.J. and Knight, M.R. 1996.** Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell*, 8, 489-503.
- Knight, M.R., Campbell, A.K., Smith, S.M. and Trewavas, A.J. 1991.** Transgenic plant aequorin reports the effects of cold shock and elicitors on cytoplasmic calcium. *Nature*, 352, 524-526.
- Krahmer, J., Ganpudi, A., Abbas, A., Romanowski, A. and Halliday, K.J. 2018.** Phytochrome, carbon sensing, metabolism, and plant growth plasticity. *Plant Physiology*, 176, 1039-1048.
- Kwak, J.M., Mori, I.C., Pei, Z.M., Leonhardt, N., Torres, M.A., Dangel, J.L., Bloom R.E., Bodde, S., Jones, J.D.G. and Schroeder, J.I. 2003.** NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis*. *The EMBO journal*, 22(11), 2623-2633.
- Lascève, G., Leymarie, J., Olney, M.A., Liscum, E., Christie, J.M., Vavasseur, A. and Briggs, W.R. 1999.** *Arabidopsis* Contains at Least Four Independent Blue-Light-Activated Signal Transduction Pathways. *Plant Physiology*, 120(2), 605-614, <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.605>.
- Lee, S.C., Lan, W., Buchanan, B.B. and Luan, S. 2009.** A protein kinase-phosphatase pair interacts with a ion channel to regulate ABA signaling in plant guard cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106 (50) 21419-21424. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910601106>.
- Lefebvre, V. 2005.** Caractérisation des gènes AtNCED impliqués dans la biosynthèse de l'acide abscissique dans la graine d'*Arabidopsis thaliana*. Doctorat in Life Sciences (Agro Paris Tech). France. 181pp.
- Legris, M., Ince, Y.Ç. and Fankhauser, C. 2019.** Molecular mechanisms underlying phytochrome controlled morphogenesis in plants. *Nature Communications*, 10, 5219. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13045-0> morphogenesis in plants.
- Li, J., Li, G., Wang, H. and Deng, X.W. 2011.** Phytochrome Signaling Mechanisms. *Arabidopsis Book*. 9: e0148. <https://doi.org/10.1199/tab.0148>.

- Li, Q.H. and Yang, H.Q. 2007.** Cryptochrome Signaling in Plants: Photochemistry and photobiology. *Photosensory Biology*, 83(1), 94-101. <https://doi.org/10.1562/2006-02-28-IR-826>.
- Lin, C. and Shalitin, D. 2003.** Cryptochrome structure and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 54, 469-96. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.110901.160901.
- Lin, C. and Todo, T. 2005.** The cryptochromes. *Genome Biology*, 6(5), 220. <https://doi:10.1186/gb-2005-6-5-220>.
- Lin, C., Yang, H., Guo, H., Mockler, T., Chen, J. and Cashmore, A.R. 1998.** Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2. *PNAS*, 95, 2686-90.
- Lopez, L., Fasano, C., Perrella, G. and Facella, P. 2021.** Cryptochromes and the Circadian Clock: The Story of a Very Complex Relationship in a Spinning World. *Genes*, 12, 672.
- Lopez-Juez, E., Dillon, E., Magyar, Z., Khan, S., Hazeldine, S., de Jager, S.M., Murray, J.A., Beemster, G.T., Bogre, L. and Shanahan, H. 2008.** Distinct light-initiated gene expression and cell cycle programs in the shoot apex and cotyledons of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20(8):947-968. <https://doi:10.1105/tpc.107.057075>.
- Manning, G., Plowman, G.D., Hunter, T. and Sudarsanam, S. 2002a.** Evolution of protein kinase signaling from yeast to man. *Trends in Biochemical Sciences*, 27, 514-20.
- Manning, G., Whyte, D.B., Martinez, R., Hunter, T. and Sudarsanam, S. 2002b.** The protein kinase complement of the human genome. *Science*, 298, 1912-34.
- Mao, J., Zhang, Y.C., Sang, Y., Li, Q.H. and Yang, H.Q. 2005.** A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *PNAS*, 102, 12270-75.
- Marteau-Bazouni, M., Jeuffroy, M.H. and Guilpart, N. 2024.** Modéliser l'impact du changement climatique et de l'adaptation sur les légumineuses à graines en Europe : synthèse et perspectives. *Innovations Agronomiques*, 93, 121-133. [ff10.17180/ciag-2024-vol93-art10ff](https://doi.org/10.17180/ciag-2024-vol93-art10ff). fhal-04583740ff.
- McAinsh, M.R., Brownlee, C. and Hetherington, A.M. 1990.** Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic Ca²⁺ precedes stomatal closure. *Nature*, 343, 186-188.
- Méjean, A. and Lebret, T. 2008.** Genèse de la métastase. Cibles, voies et molécules. Targets, pathways and molecules. *Progrès en Urologie*, 7, S173-177.
- Meng, Y., Li, H., Wang, Q., Liu, B. and Lin, C. 2013.** Blue light-dependent interaction between cryptochrome 2 and CIB1 regulates transcription and leaf senescence in soybean. *Plant Cell*, 25, 4405-20.
- Meyer, S., Reeb, C. and Bosdeveix, R. 2008.** Botanique-Biologie et physiologie végétales. Éditeur Maloine; 2ème édition. 490 pages. ISBN-10: 2224030207. ISBN-13: 978-2224030209.
- Miller, A.J., Vogg, G. and Sanders, D. 1990.** Cytosolic calcium homeostasis in fungi: Roles of plasma membrane transport and intracellular sequestration of calcium. *The Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 81, 9348-9352.
- Morot-Gaudry, J.F., Lepiniec, L. and Prat, R. 2021.** Biologie végétale Croissance et développement. 4ème édition. Dunod. 288p.
- Mteyrek, A. 2014.** Rôle de l'horloge circadienne dans la cancérisation hépatique expérimentale et sa prévention. Toxicologie. Doctorat Université Paris Sud - Paris XI. France.
- Nakasone, Y., Ohshima, M., Okajima, K., Tokutomi, S. and Terazima, M. 2019.** Photoreaction Dynamics of Full-Length Phototropin from *Chlamydomonas reinhardtii*. *Journal of Physical Chemistry*, 123, 10939-10950.

- Napier, R.M., David, K.M. and Perrot-Rechenmann, C. 2002.** A short history of auxin-binding proteins. *Plant Molecular Biology*, 49, 339-348.
- Paque, S. 2013.** Mise en évidence d'éléments de signalisation en aval du récepteur d'auxine ABP1. Université Paris-Sud Ecole doctorale : Sciences du végétal Institut des Sciences du Végétal CNRS, France. 259pp.
- Paik, I. and Huq, E. 2019.** Plant photoreceptors: multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 92, 114-121.
- Palayam, M., Ganapathy, J., Guercio, A.M., Tal, L., Deck, S.L. and Shabek, N. 2021.** Structural insights into photoactivation of plant Cryptochrome-2. *Communication Biology*, 4, 1-11.
- Park, M.R., Yun, K.Y., Mohanty, B., Herath, V., Xu, F., Wijaya, E., Bajic, V.B., Yun, S.J. and De Los Reyes, B.G. 2010.** Supra-optimal expression of the cold-regulated osmyb4 transcription factor in transgenic rice changes the complexity of transcriptional network with major effects on stress tolerance and panicle development. *Plant Cell Environment*, 33, 2209-2230.
- Payne, D.M., Rossomando, A.J., Martino, P., Erickson, A.K., Her, J.H., Shabanowitz, J., Hunt, D.F., Weber, M.J. and Sturgill, T.W. 1991.** Identification of the regulatory phosphorylation sites in pp42/mitogen-activated protein kinase (MAP kinase). *EMBO Journal*, 10, 885-892.
- Peck, M.C., Fisher, R.F. and Long, S.R. 2006.** Diverse Flavonoids Stimulate NodD1 Binding to nod Gene Promoters in *Sinorhizobium meliloti*. *Journal Bacteriology*, 188, 5417-5427. <https://doi.org/10.1128/JB.00376-06>.
- Pedmale, U.V., Huang, S.C., Zander, M., Cole, B.J., Hetzel, Ljung, J.K., Reis, P.A.B., Sridevi, P., Nito, K., Ecker, N.J.R. and Chory, J.R. 2016.** Cryptochromes interact directly with PIFs to control plant growth in limiting blue light. *Cell*, 164, 233-45.
- Pei, Z.M., Murata, Y., Benning, G., Erwin, N.D. and Grill, E. 2000.** Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells. *Nature*, 06, 731-734. <https://doi.org/10.1038/35021067>.
- Perrot-Rechenmann, C. (2010).** Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 02, a001446.
- Platten, J.D., Foo, E., Elliott, R.C., Hecht, V., Reid, J.B. and Weller, J.L. 2005.** Cryptochrome 1 contributes to blue-light sensing in *pea*. *Plant Physiology*, 1398(1), 1472-1482. <https://doi:10.1104/pp.105.067462>.
- Pooam, M., Arthaut, L.D., Burdick, D., Link, J., Martino, C.F. and Ahmad, M. 2019.** Magnetic sensitivity mediated by the *Arabidopsis* blue-light receptor cryptochrome occurs during flavin reoxidation in the dark. *Planta*, 249, 319-32.
- Quail, P.H. 1997.** The phytochromes: a biochemical mechanism of signaling in sight? *Bio-Essays*, 19, 571-579. <https://doi:10.1002/bies.950190708>.
- Quilbe, J. 2022.** Analyse génétique et moléculaire de l'établissement de la symbiose Nod-indépendante chez la légumineuse tropicale *Aeschynomene evenia*. Génétique des plantes. Université Montpellier. France. 427pp.
- Roux, S.J. 1994.** Signal transduction in phytochrome responses. In: Kendrick R.E., Kronenberg G.H.M., editors. Photomorphogenesis in plants. Dordrecht, *the Netherlands: Kluwer Academic Publishers*, 187-209.
- Roenneberg, T. and Merrow. M. 2000.** Circadian clocks: Omnes viae Romam ducunt. *Current Biology*, 10, R742-745.

- Robert, J. 2010.** Introduction Principes généraux de la signalisation cellulaire. In: Signalisation cellulaire et cancer. *Oncologie pratique*. Springer, Paris. <https://doi.org/10.1007/978-2-8178-0028-8-1>.
- Robishaw, J.D. and Berlot, C.H. 2004.** Translating G protein subunit diversity into functional specificity. *Current Opinion Cell Biology*, 16, 206-9.
- Sánchez-Lamas, M., Lorenzo, C.D. and Cerdán, P.D. 2016.** Bottom-up assembly of the phytochrome network. *PLoS Genetic*, 12, e1006413.
- Rossomando, A.J., Dent, P., Sturgill, T.W., and Marshak, D.R. 1994.** Mitogen-activated protein kinase kinase 1 (MKK1) is negatively regulated by threonine phosphorylation. *Molecular and Cellular Biology*, 14, 1594-1602.
- Sancar, G.B. 2000.** Enzymatic photo reactivation: 50 years and counting. *Mutation Research*, 4518(1), 25-37. [https://doi.org/10.1016/s0027-5107\(00\)00038-5](https://doi.org/10.1016/s0027-5107(00)00038-5).
- Scherer, G.F.E. 2002.** Secondary messengers and phospholipase A2 in auxin signal transduction. *Plant Molecular Biology*, 49, 357-372.
- Seger, R., Ahn, N.G., Posada, J., Munar, E.S., Jensen, A.M., Cooper, J.A., Cobb, M.H. and Krebs, E.G. 1992.** Purification and characterization of mitogen-activated protein kinase activator(s) from epidermal growth factor-stimulated A431 cells. *Journal of Biological Chemistry*, 267, 14373-14381.
- Shacklock, P.S., Read, N.D. and Trewavas, A.J. 1992.** Cytosolic free calcium mediates red light induced photomorphogenesis. *Nature*, 358, 153-155.
- Somers, D.E., Devlin, P.F. and Kay, S.A. 1998.** Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*, 282, 1488-1490.
- Stracke, S., Kistner, C., Yoshida, S., Mulder, L., Sato, S., Kaneko, T., Tabata, S., Sandal, N., Stougaard, J., Szczyglowski, K. Parniske, M. 2002.** A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. *Nature*, 417, 959-962. <https://doi.org/10.1038/nature00841>.
- Suetsugu, S., Kurisu, S. and Takenawa, T. 2014.** Dynamic shaping of cellular membranes by phospholipids and membrane-deforming proteins. *Physiological Reviews*, 94, 1219-1248.
- Tafforeau, M. 2002.** Etude des phases précoces de la transduction des signaux environnementaux chez le lin : une approche protéomique. Biochimie [q-bio.BM]. Université de Rouen. Français. fftel-00003381ff.
- Takai, Y., Sasaki, T., and Matozaki, T. 2001.** Small GTP-Binding Proteins. *Physiological Reviews*, 81 (1), 153-208. <https://doi.org/10.1152/physrev.2001.81.1.153>.
- Takemiya, A., Inoue, S., Doi, M., Kinoshita, T. and Shimazaki, K. 2005.** Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments. *Plant Cell*, 17, 1120-1127.
- Tao, L., Cheung, A.L. and WU, H. 2002.** Plant rac-like GTPases are activated by auxin and mediate auxin-response gene expression. *Plant Cell*, 14, 2745-2760.
- Taylor, A.R., Manison, N.F.H., Fernandez, C., Wood, J.W. and Brownlee, C. 1996.** Spatial organization of calcium signaling involved in cell volume control in the *Fucus* rhizoid. *Plant Cell*, 8, 2015-2031.
- Thomopoulos, P. 1991.** Biochimie des hormones et leurs mécanismes d'action. *EMC-Endocrinologie-Nutrition*, 10001 C10, 16 p.
- Thresher, R.J., Vitaterna, M.H., Miyamoto, Y., Kazantsev, A., Hsu, D.S., Petit, C., Selby, C.P., Dawut, L., Smithies, O., Takahashi, J.S. and Sancar, A. 1998.** Role of mouse cryptochrome blue-

light photoreceptor in circadian photoresponses. *Science*, 2828(1), 1490-494. <https://doi:10.1126/science.282.5393.1490>.

Tillman, U., Viola, G., Kayser, B., Siemester, G., Hesse, T., Palme, K., Löbler, M., and Klämbt, D. 1989. *cDNA clones of the auxin-binding protein from corn coleoptiles (Zea mays L.): isolation and characterization by immunological methods. EMBO Journal*, 8, 2463-2467.

Tissot, N. and Ulm, R. 2020. Cryptochrome-mediated blue-light signaling modulates UVR8 photoreceptor activity and contributes to UV-B tolerance in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 11, 1323.

Traore, A. 2022. Changement climatique et agriculture en Afrique subsaharienne. Perception des agriculteurs et impact de l'association entre une céréale et une légumineuse sur les rendements des deux espèces et leur variabilité interannuelle sous climat actuel et futur. Cas du sorgho et du niébé dans l'environnement soudano-sahélien. Climatologie. Sorbonne Université. France.

Trewavas A. 2000. Signal Perception and Transduction. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*, B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones, Eds, *American Society of Plant Physiologists*.

Ulijasz, A., Cornilescu, G., Cornilescu, C. Cornilescu, C.C., Zhang, J., Rivera, M., Markley, J.L. and Vierstra, R.D. 2010. Structural basis for the photoconversion of a phytochrome to the activated Pfr form. *Nature*, 463, 250-254. <https://doi.org/10.1038/nature08671>.

Volná, A., Červeň, J., Nezval, J., Pech, R. and Špunda, V. 2024. Bridging the Gap: From Photoperception to the Transcription Control of Genes Related to the Production of Phenolic Compounds. *International Journal of Molecular Science*, 25(13), 7066. <https://doi.org/10.3390/ijms25137066>.

Walsh, M.P. 1983. Review Article Calmodulin and its roles in skeletal muscle function. *Canadian Anesthetists' Society journal*, 30, 390-398.

Wang, Q., and Lin, C. 2020. Mechanisms of Cryptochrome-Mediated Photoresponses in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 71, 103-129. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100300>.

Wang, Q., Zuo, Z., Wang, X., Gu, L., Yoshizumi, T., Yang, Z., Yang, L., Liu, Q., Liu, W., Han, Y.J., Kim, J.I., Liu, B., Wohlschlegel, J.A., Matsui, M., Oka, Y. and Chentao Lin, C. 2016. Photoactivation and inactivation of *Arabidopsis* cryptochrome 2. *Science*, 354, 343-47.

Wang, Y, Gong, Q. Wu, Y., Hanley-Bowdoin, L., Hong, Y. and Liu, Y. 2021. Calmodulin-binding transcription factor links calcium signaling to antiviral RNAi defense in plants. *Cell Host and Microbe*, 29(9), P1393-1406.E7. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2021.07.003>.

Wang, P., Abid, M.A., Qanmber, G., Askari, M., Zhou, L., Song, Y., Liang, C., Meng, Z., Waqas, M.B., Wei, Y., Wang, Y., Cheng, H. and Zhang, R. 2022. Photomorphogenesis in plants: The central role of phytochrome interacting factors (PIFs). *Environmental and Experimental Botany*, 194. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104704>.

Wei, X., Liu, S., Sun, C., Xie, G. and Wang, L. 2021. Convergence and Divergence: Signal Perception and Transduction Mechanisms of Cold Stress in *Arabidopsis* and Rice. *Plants*, 10, 1864. <https://doi.org/10.3390/plants10091864>.

Widmann, C., Gibson, S., Jarpe, M.B. and Johnson, G.L. 1999. Mitogen-activated protein kinase: Conservation of a three-kinase module from yeast to human. *Physiological Reviews*, 79, 143-180.

Williams, R.J.P. 1992. Calcium and calmodulin. *Cell Calcium*, 3, 355-362.

Wu, L. and Yang, H. 2010. Cryptochrome 1 is implicated in promoting R protein-mediated plant resistance to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 3(1), 539-48.

- Xia, Z. and Storm, D.R. 2005.** The role of calmodulin as a signal integrator for synaptic plasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 267-276.
- Xiong, T.C., Mazars, C. and Ranjeva, R. 2006.** Signalisation calcique cytosolique et nucléaire et réponses des plantes aux stimulus biotiques et abiotiques. M/S n° 12, vol. 22. <https://www.medecinesciences.org/fr/>.
- Xu, T., Yuan, J. and Hiltbrunner, A. 2020.** Phytochrome interacting factors in the moss *Physcomitrella patens* regulate light-controlled gene expression. *Plant Photobiology*, 169(3), 467-479. <https://doi.org/10.1111/ppl.13140>.
- Xu, P., Xiang, Y., Zhu, H., Xu, H., Zhang, Z., Zhang, C., Zhang, L., Ma, Z. 2009.** Wheat cryptochromes: subcellular localization and involvement in photomorphogenesis and osmotic stress responses. *Plant Physiology*, 149(1), 760-774. <https://doi.org/10.1104/pp.108.132217>.
- Yu, X., Liu, H., Klejnot, J. and Lin, C. 2010.** The Cryptochrome Blue Light Receptors. *Arabidopsis Book*, 23(8) e0135. <https://doi.org/10.1199/tab.0135>. PMID: 21841916; PMCID, PMC3155252.
- Yu, X., Shalitin, D., Liu, X., Maymon, M., Klejnot J., Yang, J., Lopez, X., Zhao, K.T., Bendehakkalu, C. and Lin. 2007.** Derepression of the NC80 motif is critical for the photoactivation of *Arabidopsis* CRY2. *PNAS*, 104, 7289-94.
- Yuan, Y. 2020.** Phototropin links blue-light perception with starch accumulation in *Chlamydomonas*. Plant breeding. Doctorat Université Grenoble Alpes, France. 166pp.
- Zhang, F., Strand, A., Robbins, D., Cobb, M.H. and Goldsmith, E.J. 1994.** Atomic structure of the MAP kinase ERK2 at 2.3 Å resolution. *Nature*, 367, 704-711.
- Zhang, J., Zhang, F., Ebert, D., Cobb, M.H. and Goldsmith, E.J. 1995.** Activity of the MAP kinase ERK2 is controlled by a flexible surface loop. *Structure*, 3, 299-307.
- Zhang, M. and Zhang, S. 2022.** Mitogen-activated protein kinase cascades in plant signaling. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64(2), 301-341. <https://doi.org/10.1111/jipb.13215>.
- Zhang, M., Su, J., Zhang, Y., Xu, J. and Zhang, S. 2018.** Conveying endogenous and exogenous signals: MAPK cascades in plant growth and defense. *Curr. Opin. Plant Biology*, 45, 1-10.
- Zheng, C.F. and Guan, K.L. 1994.** Activation of MEK family kinases requires phosphorylation of two conserved Ser/Thr residues. *EMBO Journal*, 13, 1123-1131.
- Zhou Y., Wang C., Yu Y., Ding, Z. Xu, T. 2024.** Rapid auxin signaling: An ancient and conserved response in plants. *The Innovation Life*, 2(2), 100061.
- Zhu, H., Chen, T., Zhu, M., Fang, Q., Kang, H., Hong, Z. and Zhang, Z. 2008.** A Novel ARID DNA Binding Protein Interacts with SymRK and Is Expressed during Early Nodule Development in *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*, 148, 337-347. <https://doi.org/10.1104/pp.108.119164>.