

Les mouvements de l'eau dans les organismes vivants : l'exemple de la plante

Communication présentée au colloque :

« *Or bleu, indispensable, inodore et sans saveur* »

Institut de mathématique de l'Université de Liège, le vendredi 3 décembre 2010

François CHAUMONT

Institut des Sciences de la Vie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud 4-15, 1348
Louvain-la-Neuve, Belgique.

E-mail : francois.chaumont@uclouvain.be

Introduction

L'eau est le principal constituant des organismes vivants. Par exemple, le contenu en eau du corps humain représente en moyenne 65% de son poids total et celui des plantes varie entre 80 et 95% (1). L'eau se retrouve majoritairement au sein des cellules, unités fonctionnelles constituant tous les êtres vivants. Par ses propriétés physico-chimiques, l'eau remplit des fonctions essentielles. Elle participe à un grand nombre de réactions chimiques ayant lieu au sein des cellules, elle assure le transport d'éléments nutritifs indispensables à leur métabolisme, elle maintient la pression de turgescence au sein des cellules végétales, elle permet l'élimination des déchets métaboliques ou encore, participe à la thermorégulation des organismes (1). Il est donc essentiel que les organismes vivants puissent se procurer de l'eau et que les pertes d'eau soient compensées par les apports.

Chez les plantes l'eau et les nutriments sont puisés du sol par les racines grâce à un mécanisme hydrostatique impliquant des différences de potentiel hydrique entre l'atmosphère en contact avec les feuilles et le sol entourant les racines (2). Ce processus, appelé évapo-transpiration, permet par ailleurs l'acquisition du CO₂ présent dans l'atmosphère, source de carbone nécessaire à la photosynthèse de molécules organiques essentielles pour la croissance et le développement de la plante. Ces échanges de CO₂ et d'eau se réalisent par de petits pores, appelés stomates, présents à la surface foliaire. Au vu des immenses quantités d'eau qui sont prélevées dans le sol et évaporées par les plantes, l'évapotranspiration est parfois considérée comme un mal nécessaire. En effet, on estime que 35 10¹² tonnes d'eau sont, chaque année, transpirées par les plantes supérieures sur notre planète et que chaque plante renouvelle son eau entre 20 et 30 fois par jour. Ainsi, par exemple, pour chaque plant de maïs, 206 litres d'eau sont perdus par transpiration en une saison, ce qui correspond à environ 99% de l'eau absorbée par les racines (2). Néanmoins, la transpiration permet de fournir à la plante les éléments minéraux du sol et les composés organiques produits dans les racines aux tissus qui les requièrent.

Le mouvement de l'eau au sein des tissus végétaux

Une fois prélevés du sol, l'eau et les minéraux se déplacent radialement au sein des racines pour atteindre les tissus vasculaires (3-6). Trois chemins différents peuvent être empruntés. Dans la voie apoplastique, l'eau se meut à travers les parois cellulaires et les espaces intercellulaires. La voie symplastique implique l'entrée d'eau dans la cellule et son mouvement de cellule à cellule par de petites connexions appelées plasmodesmes. Enfin, dans la voie transcellulaire, l'eau se déplace à travers les membranes cellulaires, dont la membrane plasmique entourant la cellule et l'isolant de son milieu extérieur. La contribution de ces trois chemins dans le mouvement global de l'eau dépend des espèces végétales, de leur stade de croissance et des conditions environnementales. Une fois que l'eau et les minéraux (sève minérale) ont atteint le centre de la racine, ils vont se déplacer axialement dans les vaisseaux du xylème, formés principalement de cellules mortes n'opposant que peu de résistance. Au sein des feuilles l'eau sort des vaisseaux et emprunte une ou plusieurs voies décrites ci-dessus pour atteindre les cavités sous-stomatiques et les stomates par lesquelles elle s'évapore (2).

Les aquaporines

La diffusion des molécules d'eau à travers la double couche phospholipidique des membranes biologiques ne peut à elle seule expliquer la perméabilité importante observée pour certaines d'entre elles. La présence de canaux qui pourraient faciliter le passage rapide de grandes quantités d'eau observé à travers certains tissus a dès lors été proposée il y a plus de 40 ans. C'est en 1992 qu'a été mise en évidence, au sein du groupe de Peter Agre à Baltimore, une activité de transport d'eau d'une protéine membranaire présente dans la membrane des globules rouges (7). Cette protéine a été appelée aquaporine. L'année suivante, la première aquaporine végétale était découverte. Depuis lors plusieurs centaines d'aquaporines ont été identifiées. Elles sont présentes chez les mammifères, les invertébrés, les plantes et les micro-organismes (3-5). En 2003, Peter Agre a reçu le prix Nobel de Chimie pour la découverte des aquaporines et les nombreuses études de caractérisation qu'il a menées.

Les aquaporines s'assemblent par quatre au sein des membranes formant des tétramères mais chaque protéine fonctionne comme un canal indépendant (3-5). Elles forment des canaux spécifiques pour l'eau et, pour certaines d'entre elles, d'autres petites molécules non chargées telles que le glycérol, l'urée... (aquaglycéroporines). La spécificité des aquaporines est due à la nature et l'arrangement des acides aminés définissant le pore. Ainsi, par exemple, deux constriction empêchent le passage de molécules de taille supérieure à celle d'une molécule d'eau.

Les plantes possèdent un nombre important de gènes encodant des aquaporines. Trente six gènes ont été notamment identifiés chez le maïs (3). Ces protéines sont retrouvées dans la membrane plasmique, la membrane vacuolaire ou tonoplaste, le réticulum endoplasmique et l'enveloppe des chloroplastes (4). Alors que certaines d'entre elles sont spécifiques pour réguler le passage de l'eau, d'autres facilitent le mouvement d'autres solutés tels que le bore, la silice, l'ammoniac et même le CO₂, molécules jouant un rôle important dans la physiologie de la plante (5).

Rôle des aquaporines dans le mouvement de l'eau chez la plante

Les tissus et types cellulaires dans lesquelles les aquaporines sont détectées permettent d'attribuer à celles-ci un rôle physiologique particulier. Ainsi, par exemple, la présence de l'aquaporine ZmPIP2;5 au sein de la membrane plasmique des cellules de racine de maïs ayant développé une paroi cellulaire imperméable et donc empêchant tout mouvement d'eau par la voie apoplastique, permet de déduire que ce canal est important pour permettre l'entrée d'eau dans ces cellules et réguler son passage à cet endroit précis (6).

L'importance des aquaporines dans la croissance et le développement de la plante peut être également mise en évidence en modifiant l'expression des gènes les encodant. Les techniques de biologie moléculaire et cellulaire permettent en effet d'obtenir des plantes dont la quantité d'une aquaporine particulière est augmentée ou diminuée (3-5). Les conséquences au niveau du développement de la plante ou des propriétés hydrauliques des organes et cellules peuvent ensuite être analysées. Chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana* ou arabette des dames, la diminution de l'expression de l'aquaporine de la membrane plasmique PIP1;2 engendre des plantes présentant une masse racinaire plus importante. Cette modification permettrait à la plante d'augmenter sa surface racinaire et de prélever la même quantité d'eau que les plantes sauvages exprimant l'aquaporine et ainsi, subvenir au besoin en eau des parties aériennes. Des mesures de perméabilité membranaire des cellules peuvent également être effectuées pour démontrer la fonction des aquaporines.

Régulation des aquaporines

De par leur immobilité, les plantes ont dû développer des stratégies pour pouvoir faire face aux changements, parfois rapides des conditions environnementales. La capacité de modifier la conductivité hydraulique de ses tissus en réponse au cycle diurnal, à des périodes de sécheresse, de haute salinité, d'anoxie ou de températures variables est essentielle. Ce contrôle métabolique de la conductivité hydraulique peut être effectué au niveau de l'expression et de l'activité des aquaporines (3-6). La quantité d'aquaporines présente au sein des cellules peut être ainsi régulée par la lumière, la disponibilité en eau, les températures, les hormones végétales etc. Une fois synthétisée, les aquaporines doivent atteindre leur destination et être actives. Plusieurs études ont permis de mettre en évidence des mécanismes de régulation post-traductionnelles. Tout d'abord, certaines aquaporines de la membrane plasmique doivent interagir au sein d'un tétramère pour assurer leur adressage vers la membrane plasmique. En cas de stress hydriques, ces aquaporines sont internalisées au sein de la cellule. Finalement, l'ouverture ou la fermeture du canal à eau est contrôlée par des modifications comme la phosphorylation ou la protonation. L'intégration de tous ces mécanismes de régulation des aquaporines permet à la plante de réagir aux conditions toujours fluctuantes de l'environnement et de maintenir un équilibre hydrique favorable.

Conclusions

Une bonne régulation du mouvement de l'eau au sein des organismes vivants est essentielle pour leur physiologie. En agriculture moderne, la disponibilité en eau est devenue un facteur limitant. Une bonne connaissance des facteurs régulant l'équilibre hydrique des plantes est dès lors importante. La découverte des aquaporines a permis d'ouvrir un nouveau chapitre dans la compréhension des mécanismes régulant le mouvement de l'eau dans les cellules et tissus. De nombreux processus moléculaires contrôlant l'expression, le trafic et l'ouverture ou la fermeture des aquaporines ont été mis en évidence. L'intégration de ces connaissances au sein de la plante entière devrait permettre, à terme, d'explorer de nouvelles ressources génétiques et d'obtenir des plantes plus tolérantes à la sécheresse.

Références

1. Armand, D. (2000) L'eau douce, une ressource précieuse, Dossier scientifique, CNRS <http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/doseau/accueil.html>
2. RAVEN PH, EVERT RF, and EICHHORN SE (1992) *Biology of the Plants*, fifth edition, Worth publishers, New-York, pp 787
3. CHAUMONT F., MOSHELION M., and DANIELS M.J. (2005) Regulation of plant aquaporin activity. *Biology of the Cell*, **97**, 749-764
4. MAUREL C., VERDOUCQ L., LUU D.T., and SANTONI V. (2008) Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology*, **59**, 595-624
5. HACHEZ C. and CHAUMONT F. (2010) Aquaporins: a family of highly regulated multifunctional channels. In "MIPs and their role in the exchange of metalloids" (TP. Jahn and GP. Bienert eds), Landes Bioscience Publishers, Austin, pp1-17
6. HACHEZ C., MOSHELION M., ZELAZN, E., CAVEZ D., and CHAUMONT F. (2006) Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: a clue to understanding their role as cellular plumbers. *Plant Molecular Biology*, **62**, 305-323
7. PRESTON, G.M., CARROLL, T.P., GUGGINO, W.B., and AGRE, P. (1992) Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science*, **256**, 385-387