

# Mouvement de facteurs de transcription chez les plantes

par Alexis Maizel

CNRS, Institut des Sciences du Végétal, 23, avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette, France.  
E-mail : maizel@isv.cnrs-gif.fr

Reçu le 22 février 2006

## RÉSUMÉ

Au cours des dernières années, le transfert intercellulaire de protéines régulatrices est apparu comme un mécanisme nouveau de communication entre les cellules dans le développement végétal. Dans cet

article, je présente une revue des cas documentés de mouvement de facteurs de transcription chez les plantes, et examine de façon critique les thèmes communs à ces exemples.

## SUMMARY Transcription factor movement in plants

In the last few years, the intercellular trafficking of regulatory proteins has emerged as a novel mechanism of cell-to-cell communication in plant development. Here I present a review of the documented

cases of transcription factors movement in plants and examine the common themes underlying these different examples.

## INTRODUCTION

La croissance des plantes diffère de celle des animaux en ce que la plupart des organes se développent de façon post-embryonnaire à partir de méristèmes qui sont des groupes de cellules indifférenciées formés au cours du développement embryonnaire. C'est au sein de ces structures que se forment et se maintiennent les champs morphogénétiques qui guident l'organogenèse. Parce que les plantes se différencient essentiellement selon des informations positionnelles plutôt que selon leur lignage (van den Berg *et al.*, 1995), la communication intercellulaire est cruciale pour établir et maintenir ces champs ainsi que pour coordonner les réponses cellulaires en leur sein. À l'instar des animaux, la communication entre les cellules peut avoir lieu dans l'espace intercellulaire au moyen de molécules diffusibles sécrétées et de récepteurs (communication apoplasmique) (Fletcher *et al.*, 1999). Elle peut également avoir lieu intégralement dans le cytoplasme (communication symplasmique) par des organelles spécialisées appelées plasmodesmes (PD), qui établissent une continuité cytoplasmique des cellules (Heinlein & Epel, 2004).

La structure des plasmodesmes est un sujet loin d'être clos. En raison des limites de la microscopie électronique, de la difficulté de séparer les composants individuels de ces organites de la paroi et la très probable létalité des mutants de ses composants, les modèles actuels sont incomplets. Tous les modèles standards s'accordent sur la description d'un canal simple non ramifié formé par les membranes plasmiques des cellules adjacentes

entourant un anneau de cytoplasme dont le centre est occupé par des desmotubules en connexion avec le système endomembranaire (reticulum endoplasmique) de la cellule (voir Fig. 1A) (Heinlein & Epel, 2004). À ce jour, aucun gène spécifique du PD n'a été identifié, mais de nombreux efforts et de très nombreuses techniques ont été mises en jeu pour en élucider la composition. La présence de myosine, centrine, calréticuline et ubiquitine dans le PD a été décrite (Baluska *et al.*, 2001 ; Baluska *et al.*, 1999 ; Blackman *et al.*, 1999 ; Chen *et al.*, 2005 ; Ehlers & Kollmann, 2001 ; Faulkner *et al.*, 2005).

Le transfert d'une cellule à l'autre au travers des PD peut être séparé en deux grandes catégories : le transport actif (*targeted trafficking*) qui est sélectif et activement régulé et le transport facilité (*non-targeted trafficking*) qui est non sélectif et probablement passif (Heinlein & Epel, 2004). La taille maximale des molécules pouvant passer selon le mode de transport facilité au travers du PD est appelée limite d'exclusion de taille (SEL, *Size Exclusion Limit*).

Les facteurs de transcription, par leurs rôles clés dans la régulation de l'expression des gènes, orchestrent le développement des organismes. L'implication de ces facteurs de transcription dans les processus de communication cellulaire est déduite de l'observation que leur mutation n'affecte pas uniquement le tissu où ils sont mutés mais les tissus et cellules environnantes. À titre d'hypothèse pour expliquer leur action non cellulaire-autonome, on peut envisager que les facteurs de transcription modulent l'expression d'un gène en aval dont le produit serait une molécule diffusible qui influence le développement

des cellules voisines. Il existe cependant une hypothèse alternative : que ces effets non cellulaires autonomes soient dus au transfert du facteur de transcription lui-même d'une cellule à l'autre. De nombreux exemples étayaient cette dernière hypothèse. Au cours de ce colloque, j'illustrerai cette hypothèse en présentant les principaux exemples de mouvement de facteurs de transcription chez les plantes puis dans une approche transversale, j'en soulignerai les principaux thèmes communs.

### **EFFETS NON CELLULAIRES AUTONOMES DE FACTEURS DE TRANSCRIPTION PAR TRANSFERT DIRECT DE PROTÉINE CHEZ LES PLANTES**

La protéine à homéodomaine KNOTTED-1 (KN1) du maïs a été le premier facteur de transcription pour lequel le transfert intercellulaire a été établi *in vivo*. La protéine KN1 peut être détectée dans la couche la plus externe (L1) du méristème apical du maïs alors que son ARN messager n'est détecté que dans les couches internes de ce même méristème (Kim *et al.*, 2002 ; Kim *et al.*, 2003 ; Lucas *et al.*, 1995). Ce transfert de la protéine explique la non autonomie cellulaire d'allèles néomorphes dominants de *KN1* lors du développement de la feuille du maïs (Jackson & Hake, 1997 ; Jackson *et al.*, 1994 ; Vollbrecht *et al.*, 1991) et pourrait également faire partie du fonctionnement physiologique de *KN1* dans le méristème apical (Kim *et al.*, 2003). La modification de la SEL des plasmodesmes par KN1 est un argument en faveur du passage de KN1 par ces organelles (Lucas *et al.*, 1995). En plus de sa fonction comme domaine de liaison à l'ADN, l'homéodomaine est capable d'agir comme un vecteur capable de transférer d'une cellule à l'autre des protéines normalement immobiles si celles-ci sont fusionnées à l'homéodomaine (Kim *et al.*, 2005b).

D'une façon très intéressante, non seulement la protéine KN1 est capable de se transférer d'une cellule à l'autre, mais dans certaines conditions son ARN également (Kim *et al.*, 2001 ; Lucas *et al.*, 1995), et l'homéodomaine de KN1 est suffisant au transfert spécifique du messager (Kim *et al.*, 2005b). La capacité de lier à la fois l'ARN et l'ADN pour des facteurs de transcription a déjà été décrite (Cassiday & Maher, 2002) et notamment pour une autre protéine à homéodomaine, Bicoïd. Chez l'embryon de drosophile, Bicoïd lie l'ARN messager de sa cible *caudal* et en réprime la traduction (Chan & Struhl, 1997 ; Dubnau & Struhl, 1996 ; Niessing *et al.*, 2000 ; Rivera-Pomar *et al.*, 1996). L'homéodomaine est suffisant pour lier à la fois l'ADN et l'ARN et un résidu particulier de la troisième hélice est discriminant pour la liaison à l'ADN ou à l'ARN (Niessing *et al.*, 1999). Cependant aucune donnée n'est disponible concernant la non autonomie cellulaire de Bicoïd, ce qui rend le fait que KN1 puisse escorter sélectivement son propre ARN messager d'autant plus intéressant et soulève la question des mécanismes et de la signification physiologique de ce transfert.

Rapidement après la découverte du transfert de KN1, Perbal *et al.* (1996) ont observé que, chez *Antirrhinum* (la gueule de loup), le facteur de transcription de la famille MADS DEFICIENS (DEF) spécifiant l'identité des organes floraux peut se transférer dans le bourgeon floral. En utilisant des chimères génétiques, ces auteurs ont pu établir que le transfert de DEF dans le méristème floral était directionnel ; DEF peut passer des couches internes du méristème vers la couche externe (épiderme) mais ne peut emprunter le chemin inverse.

Un troisième facteur de transcription pour lequel le transfert intercellulaire a été observé dans le méristème floral est LEAFY (LFY) d'*Arabidopsis* (Sessions *et al.*, 2000). LFY est un facteur de transcription spécifique aux plantes dont le rôle est de conférer leur identité florale aux méristèmes nouvellement formés en réprimant leur destinée végétative et activant l'expression des gènes d'identité florale (Lohmann & Weigel, 2002 ; Weigel *et al.*, 1992). Les résultats les plus frappants ont été obtenus lorsque LFY est exprimé spécifiquement dans la couche la plus externe du méristème au moyen du promoteur spécifique de l'épiderme ML1 ; bien que l'ARN soit cantonné à la couche L1 comme on pouvait s'y attendre, la protéine LFY est transférée dans les couches les plus internes du méristème (Sessions *et al.*, 2000). La protéine ainsi transférée est tout à fait fonctionnelle puisque capable de compléter le phénotype du mutant LFY et d'activer l'expression d'un gène cible dans les couches les plus internes. En surveillant au moyen de fusions entre LFY et la protéine fluorescente GFP l'étendue du mouvement de la protéine, Wu *et al.* ont établi que les caractéristiques du mouvement de LFY étaient comparables au mouvement d'une double molécule de GFP, l'exemple canonique d'une molécule se transférant par diffusion au sein du méristème. L'efficacité du transfert étant corrélée avec l'abondance de la protéine dans le cytoplasme (Wu *et al.*, 2003). La diffusion passive de LFY (dictée uniquement par sa taille et son abondance cytoplasmique) est étayée par le fait que tous les fragments de LFY testés sont capables de mouvement, suggérant que les déterminants spécifiques du mouvement sont multiples ou inexistent.

À l'inverse de LFY, plusieurs travaux récents indiquent que le mouvement du facteur de transcription SHORT ROOT (SHR), un membre de la famille GRAS, est déterminé par des mécanismes spécifiques. Tout comme la tige, la racine contient un méristème contenant les « cellules souches » de la racine (appelées initiales). Il y a plusieurs types d'initiales qui donnent naissance aux files cellulaires organisées selon une symétrie radiale et qui forment la racine mature.

Du centre vers la périphérie, on trouve la stèle, l'endoderme, le cortex et l'épiderme (Fig. 1B). Le gène *SHR* est requis à la fois pour la spécification de l'endoderme et l'organisation générale de la racine (Helariutta *et al.*, 2000). Par hybridation *in situ*, il a été observé que le messager *SHR* est exprimé uniquement dans la stèle (Helariutta *et al.*, 2000), mais des études ultérieures au moyen de fusions à la GFP ou au moyen d'anticorps ont montré que la protéine SHR est présente dans la stèle et

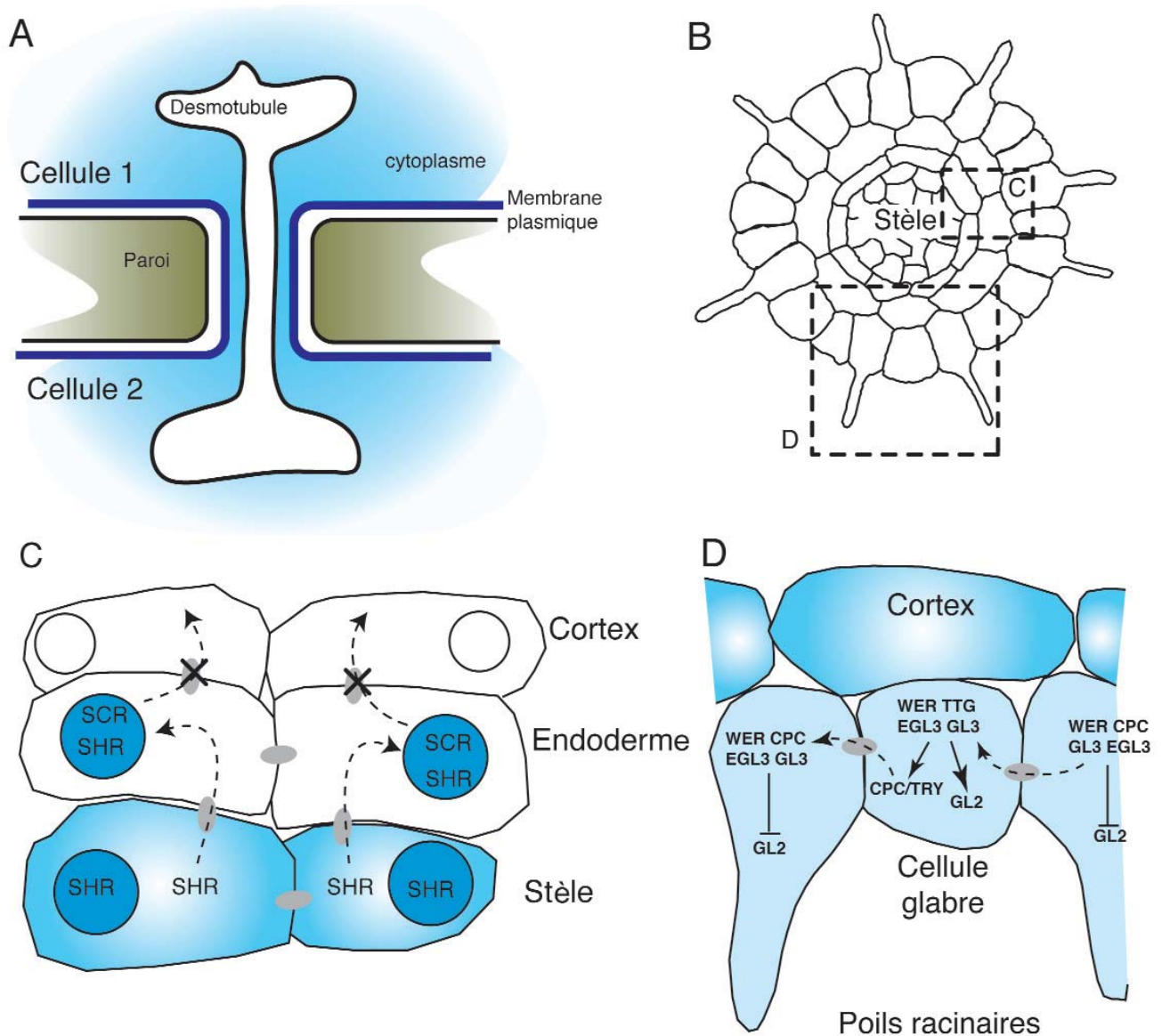


FIG. 1. – (A) Représentation schématique d'un plasmodesme. (B) Coupe transversale d'une racine d'*Arabidopsis*. Les inserts en pointillés indiquent les tissus décrits dans les panneaux C et D. (C) Spécification de l'identité de l'endoderme radriculaire par le transfert intercellulaire de SHR depuis la stèle vers l'endoderme. SHR est exprimé dans la stèle où il se localise dans le cytoplasme (bleu clair) et dans le noyau (bleu foncé) et s'accumule dans le noyau des cellules endodermiques (bleu foncé) où il favorise l'expression de SCR. Le transfert de SHR est bloqué entre l'endoderme et le cortex. (D) Régionalisation de l'épiderme radriculaire d'*Arabidopsis* par échange réciproque de facteurs de transcription. Le réseau de facteurs de transcription impliqué dans la spécification de l'identité des cellules glabres et des poils radriculaire est indiqué (voir texte pour plus de détails). Les flèches pleines indiquent répression ou activation transcriptionnelle alors que les flèches pointillées indiquent le transfert intercellulaire de protéines. Les plasmodesmes sont représentés par des ovales.

l'endoderme adjacent (Nakajima *et al.*, 2001) indiquant que la protéine bouge depuis son lieu d'expression jusqu'au territoire où sa fonction est requise (Fig. 1C). Au moyen d'une fusion entre SHR et la GFP exprimée sous le contrôle du promoteur natif de SHR, Nakajima *et al.* ont établi que la protéine est à la fois nucléaire et cytoplasmique dans la stèle mais strictement nucléaire dans l'endoderme. Le mouvement de SHR depuis la stèle vers l'endoderme requiert que la protéine soit cytoplasmique dans la stèle (Gallagher *et al.*, 2004). En forçant l'adres-

sage au noyau de SHR dans la stèle au moyen d'une séquence de localisation nucléaire forte ajoutée à la fusion SHR-GFP, on bloque le mouvement de la protéine (Gallagher *et al.*, 2004). D'une façon analogue, lorsque la fusion SHR-GFP est exprimée dans l'épiderme radriculaire, celle-ci est fortement nucléaire et est incapable de se transférer (Sena *et al.*, 2004). SCARECROW (SCR) est également un facteur de transcription de la famille GRAS qui est exprimé dans l'endoderme et qui agit en aval de SHR. SCR pourrait également contrôler

la localisation nucléaire de SHR dans ce tissu. En effet, lorsque SHR est exprimé dans l'épiderme d'un mutant pour SCR (*scr*), SHR est à nouveau cytoplasmique et capable de se transférer dans les couches internes (Sena *et al.*, 2004). Prises dans leur ensemble, ces données semblent indiquer que l'adressage au noyau est un mécanisme possible pour contraindre le mouvement de SHR et que SCR, la cible de SHR, peut jouer un rôle dans la limitation de ce mouvement à l'endoderme. Ces données ne permettent pas d'exclure que le mouvement de SHR se fasse par diffusion, mais l'allèle *shr-5*, une mutation ponctuelle T → I dans SHR, rend la protéine intégralement cytoplasmique tout en bloquant le transfert de la protéine, suggérant que la relation accumulation cytoplasmique/mouvement ne puisse rendre compte du mécanisme de mouvement pour SCR. Il semble que, à l'inverse de LFY, le mouvement de SHR ne se fasse pas par diffusion du pool cytoplasmique de la protéine et qu'une interaction avec des partenaires spécifiques soit requise.

Un autre très bel exemple d'orchestration de la régionalisation d'un tissu au cours du développement, par le mouvement d'un facteur de transcription, est celui de la mise en place des poils radiculaires chez *Arabidopsis*. Le développement des poils radiculaires résulte d'un processus d'inhibition latérale au niveau de l'épiderme, où les cellules de l'épiderme situé à l'aplomb de la jonction entre deux cellules corticales sous-jacentes ont une identité de poil radiculaire alors que les cellules avoisinantes ne se différencient pas. Ce processus met en jeu plusieurs régulateurs du développement. Une protéine à homéodomaine GLABRA2 (GL2), une protéine à motif WD, TRANSPARENT TESTA GLABRA (TTG), un facteur de transcription de la famille MYB, WEREWOLF (WER), deux protéines du type bHLH, GLABRA3 (GL3) et ENHANCER OF GLABRA3 (EGL3), et enfin trois petites protéines MYB, CAPRICE (CPC), TRIPTYCHON (TRY) et ENHANCER OF TRIPTYCHON AND CAPRICE (ETC1) (pour revue voir Pesch & Hülskamp, 2004). Ces protéines spécifient la destinée des cellules épidermiques par un mécanisme bidirectionnel de signalisation (Fig. 1D). Le développement des cellules épidermiques en poils radiculaires est l'état par défaut et l'acquisition d'une destinée « poil radiculaire » est favorisée par l'expression de *GL2* dont l'expression est régulée positivement par le complexe TTG/WER/GL3/EGL3. Ce contrôle peut être supprimé par le complexe CPC/TRY/ETC1 qui déplace la protéine WER depuis le complexe TTG/WER/GL3/EGL3 et ainsi inhibe l'expression de *GL2*. De manière intéressante, les gènes inhibiteurs *CPC/TRY* sont exprimés uniquement dans les cellules glabres, mais agissent de façon non cellulaire-autonome dans les précurseurs des poils radiculaires. L'expression d'une fusion CPC-GFP depuis son propre promoteur a permis d'établir que la protéine CPC est transférée des cellules glabres vers les précurseurs des poils radiculaires où elle s'accumule dans le noyau (Wada *et al.*, 2002). Même si cela n'a pas encore été établi formellement, il est postulé que TRY est également mobile dans la même direction. Ainsi le processus d'inhibition latérale *via* CPC/TRY se propage depuis les cel-

lules glabres vers leurs voisines et y favorise le développement des poils radiculaires. Les facteurs favorisant la destinée glabre GL3 et EGL3 sont exprimés dans les précurseurs des poils radiculaires mais agissent dans les cellules avoisinantes (glabres) (Esch *et al.*, 2003). Ici aussi une fusion GL3-GFP a permis d'établir que GL3 bouge depuis les précurseurs des poils radiculaires jusqu'aux cellules glabres avoisinantes. Cet échange mutuel d'activateurs et de répresseurs de la transcription entre cellules voisines ayant des destinées opposées est un bel exemple de régionalisation par dialogue croisé.

## SIMILITUDES DANS LE MOUVEMENT DE FACTEURS DE TRANSCRIPTION CHEZ LES PLANTES ?

Par-delà la diversité des exemples de mouvement de facteur de transcription peut-on identifier des traits communs ?

La première question qui se pose est de savoir si oui ou non le mouvement est dû à des signaux spécifiques (mouvement actif) ou est simplement dû à la diffusion de la protéine depuis les cellules productrices en conséquence de la SEL des plasmodesmes (mouvement facilité) ? Les travaux de Wu *et al.* (2003) favorisent le second mode dans le cas de LFY. Ce résultat indique que le mouvement d'une protéine endogène, d'une façon analogue à celui de la GFP, peut être dû à la diffusion du pool cytoplasmique de la protéine. Il faut d'autres exemples pour étendre cette conclusion à d'autres facteurs de transcription. Toutefois cette conclusion indique que, contrairement à ce qui semblait être la règle jusqu'alors, le mouvement puisse être l'état « par défaut » et que ce qui importe est la rétention de la protéine. Contenir le mouvement des facteurs de transcription est peut-être aussi important que de faciliter activement leur mouvement. La diffusion anarchique de ces protéines pourrait avoir des conséquences désastreuses sur le développement. Deux niveaux de régulation peuvent être envisagés. Le premier est la rétention cellulaire par association à des co-facteurs ou l'adressage à des organites (Crawford & Zambryski, 2000). Dans la fleur, le facteur de transcription AP1 appartenant à la famille MADS, qui est incapable de migrer d'une cellule à l'autre, est connu pour faire partie d'un complexe multiprotéique nucléaire contenant d'autres représentants de cette famille (Honma & Goto, 2001). Le second niveau est celui du contrôle de la SEL des PD. Le degré d'ouverture des PD est régulé au cours du développement définissant ainsi des champs symplasmiques dont la géométrie est très dynamique (Gisel *et al.*, 1999 ; Kim *et al.*, 2005a ; Rinne & van der Schoot, 1998). Bien que les mécanismes physiologiques contrôlant le degré d'ouverture des PD soient totalement inconnus, ils représentent des mécanismes efficaces de contrainte sur le mouvement des facteurs de transcription. Ces mécanismes pourraient rendre compte des différences entre espèces observées entre *Arabidopsis* et *Antirrhinum* : bien que les facteurs de transcription DEF et GLO (membres de la famille MADS) puissent migrer

chez *Antirrhinum*, l'homologue de DEF chez *Arabidopsis*, AP3, est incapable de bouger (Jenik & Irish, 2001; Perbal *et al.*, 1996). Ces différences reflètent probablement des différences d'ouverture des PD puisque l'autonomie cellulaire de AP3 et DEF est dépendante de l'hôte (Efremova *et al.*, 2001).

Les travaux des groupes de P. Benfey et D. Jackson sur le transfert de SHR et KN1 indiquent que le mouvement de ces protéines est des plus certainement actifs et ne reflète pas la diffusion de la protéine. L'homéodomaine de KN1 (le domaine de liaison à l'ADN) est nécessaire et suffisant pour le transfert intercellulaire (Kim *et al.*, 2005b) et une mutation dans ce domaine (mutation M6) bloque le transfert de la protéine (Lucas *et al.*, 1995). Ce qui est intéressant est que cette mutation affecte une séquence de localisation nucléaire (NLS) potentielle, suggérant que l'adressage de KN1 au noyau est critique pour le transfert de KN1. Bien que les effets de cette mutation sur la localisation subcellulaire de KN1 dans les cellules végétales n'aient pas été étudiés, cette mutation adresse l'homéodomaine de KN1 au cytoplasme des cellules animales (Tassetto *et al.*, 2005). Dans ces cellules, l'homéodomaine de KN1 est également capable de se transférer d'une cellule à l'autre et ceci en absence de tout PD. Ce transfert se fait par les mêmes voies que celui des homéoprotéines animales pour lequel la protéine doit être d'abord adressée au noyau avant d'être sécrétée. Ces résultats suggèrent qu'en dépit d'une acquisition indépendante de la multicellularité chez les animaux et les végétaux, des mécanismes communs sont à l'œuvre. Enfin le fait que l'homéodomaine de KN1 puisse, chez les animaux, être transféré en absence de PD, pose la question de savoir si ceux ci sont indispensables au transfert de KN1 chez les végétaux. Bien qu'aucune démonstration formelle n'en ait encore été apportée, l'augmentation de la SEL induite par KN1 dans des expériences de micro-injection plaide en faveur de l'association de KN1 avec les PD (Lucas *et al.*, 1995).

L'adressage au noyau est un élément crucial du mouvement de SHR. SHR est à la fois nucléaire et cytoplasmique dans la stèle, mais est strictement nucléaire dans l'endoderme où il active sa cible SCR. Le mouvement de SHR peut être bloqué en forçant l'adressage de SHR dans le noyau (Gallagher *et al.*, 2004) et l'accumulation nucléaire de SHR est dépendante de SCR (Sena *et al.*, 2004). Ainsi dans un modèle spéculatif, le blocage du mouvement de SHR dans l'endoderme pourrait mettre en jeu l'activation dans ce tissu par SHR d'un co-facteur qui enverrait SHR dans le noyau. L'expression de ce co-facteur hypothétique étant dépendant de SCR, on peut spéculer que ce co-facteur ne soit autre que SCR lui-même. SCR est une protéine exclusivement nucléaire et des interactions protéines/protéines entre membre de la famille GRAS ont déjà été décrites (Itoh *et al.*, 2002). Ce modèle parcimonieux est formellement équivalent à une variante où ce co-facteur est exprimé en réponse à la fois SCR et SHR. Des co-facteurs cytoplasmiques sont également requis pour favoriser de mouvement de SHR depuis la stèle. L'allèle *shr5* bien qu'entièrement cytoplasmique est incapable de tout mouvement, et la sub-

stitution T → I cible un site de phosphorylation putatif; cependant la nature des cofacteurs reste à préciser.

Par-delà la nature active ou facilitée du transfert de certains facteurs de transcription, il est clair que de nombreuses régulations ont lieu au niveau du PD lui-même et que celui-ci, par analogie avec le complexe du pore nucléaire ne doit pas être considéré comme un simple pore entre deux cellules (Lee *et al.*, 2000). KN1 et DEF présentent un transport polarisé dans le méristème, les protéines peuvent passer des couches internes vers les couches externes mais pas le contraire (Kim *et al.*, 2003). La polarité dans le transfert des protéines au travers des PD laisse entrevoir la complexité des régulations ayant lieu à la frontière entre tissus.

L'unicité de la voie au travers du PD peut également être mise en question. L'identification par Lee *et al.* de la "Non Cell Autonomous Pathway Protein" (NtNCAPP1) comme un acteur du transfert intercellulaire de protéines (Lee *et al.*, 2003) indique que plus d'une voie d'adressage au ou au travers du PD existe. En effet, la surexpression d'une forme tronquée agissant comme un dominant négatif de NtNCAPP1 chez le tabac bloque le transfert de la protéine virale du tabac (TMV-MP), mais pas celle du concombre (CMV-MP) ni de KN1. De plus ces plantes ressemblent à des plantes surexprimant LFY. Il semble ainsi que la surexpression de ce dominant négatif se traduise par le blocage du mouvement de protéines à mouvement actif (TMV-MP), mais pas d'autres (KN1) et favorise celui de protéines bougeant selon un mode facilité (LFY). Ces effets pléiotropes suggèrent que la régulation du transfert au travers du PD soit complexe.

## SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DU MOUVEMENT DE FACTEURS DE TRANSCRIPTION CHEZ LES PLANTES

Indépendamment des mécanismes mis en jeu, on peut spéculer sur la signification biologique du mouvement de facteurs de transcription. Dans le méristème floral, il n'existe pas de différence majeure entre la distribution des ARNs messagers et des protéines de LFY et AP3 (Parcy *et al.*, 1998), ce qui rend leur mouvement énigmatique. Cependant il a été spéculé que le mouvement de LFY est un mécanisme redondant pour assurer que toutes les couches cellulaires du méristème adoptent de concert une destinée florale (Wu *et al.*, 2003).

Le transfert direct de facteurs de transcription est un moyen parcimonieux de spécifier le destin des cellules. Au cours du développement de l'épiderme de la racine, le dialogue croisé entre les précurseurs des cellules glabres et des poils radiculaires par échange de facteurs de transcription permet la spécification précise de l'identité des cellules glabres. Ce dialogue réciproque est conceptuellement identique à la signalisation bidirectionnelle bien décrite notamment lors du développement de la vulve chez le vers *C. elegans* (Yoo *et al.* 2004). Cependant dans ce cas le mécanisme met en jeu un

échange direct des régulateurs de la transcription et se traduit par une modulation directe de l'expression des gènes. Cette situation a été théorisée et prédite par Prochiantz et Joliot (2003) dans le cas des facteurs de transcription à homéodomaine capable de se transférer d'une cellule à l'autre chez les animaux.

## BIBLIOGRAPHIE

- Baluska F., Cvrckova, F., Kendrick-Jones J. & Volkmann D., Sink plasmodesmata as gateways for phloem unloading. Myosin VIII and calreticulin as molecular determinants of sink strength? *Plant Physiol*, 2001, 126, 39-46.
- Baluska F., Samaj J., Napier R. & Volkmann D., Maize calreticulin localizes preferentially to plasmodesmata in root apex. *Plant J.*, 1999, 19, 481-488.
- Blackman L. M., Harper J. D. & Overall R. L., Localization of a centrin-like protein to higher plant plasmodesmata. *Eur. J. Cell. Biol.*, 1999, 78, 297-304.
- Cassiday L. A. & Maher L. J. 3rd, Having it both ways: transcription factors that bind DNA and RNA. *Nucleic Acids Res.*, 2002, 30, 4118-4126.
- Chan S. K. & Struhl G., Sequence-specific RNA binding by bicoid. *Nature*, 1997, 388, 634.
- Chen M. H., Tian G. W., Gafni Y. & Citovsky V., Effects of calreticulin on viral cell-to-cell movement. *Plant. Physiol.*, 2005, 138, 1866-1876.
- Crawford K. M. & Zambryski P. C., Subcellular localization determines the availability of non-targeted proteins to plasmodesmatal transport. *Curr. Biol.*, 2000, 10, 1032-1040.
- Dubnau J. & Struhl G., RNA recognition and translational regulation by a homeodomain protein. *Nature*, 1996, 379, 694-699.
- Efremova N., Perbal M.-C., Yephremov A., Hofmann W. A., Saedler H. & Schwarz-Sommer Z., Epidermal control of floral organ identity by class B homeotic genes in Antirrhinum and Arabidopsis. *Development*, 2001, 128, 2661-2671.
- Ehlers K. & Kollmann R., Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin, and functioning. *Protoplasma*, 2001, 216, 1-30.
- Esch J. J., Chen M., Sanders M., Hillestad M., Ndkium S., Idelkope B., Neizer J. & Marks M. D., A contradictory GLA-BRA3 allele helps define gene interactions controlling trichome development in Arabidopsis. *Development*, 2003, 130, 5885-5894.
- Faulkner C. R., Blackman L. M., Cordwell S. J. & Overall R. L., Proteomic identification of putative plasmodesmatal proteins from Chara corallina. *Proteomics*, 2005, 5, 2866-2875.
- Fletcher J. C., Brand U., Running M. P., Simon R. & Meyerowitz E. M., Signaling of cell fate decisions by Clavata3 in Arabidopsis shoot meristems. *Science*, 1999, 283, 1911-1914.
- Gallagher K. L., Paquette A. J., Nakajima K. & Benfey P. N., Mechanisms regulating Short-Root intercellular movement. *Current Biology*, 2004, 14, 1847.
- Gisel A., Barella S., Hempel F. D. & Zambryski P. C., Temporal and spatial regulation of symplastic trafficking during development in Arabidopsis thaliana apices. *Development*, 1999, 126, 1879-1889.
- Heinlein M. & Epel B. L., Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata. *Int. Rev. Cytol.*, 2004, 235, 93-164.
- Helariutta Y., Fukaki H., Wysocka-Diller J., Nakajima K., Jung J., Sena G., Hauser M. T. & Benfey P. N., The Short-Root gene controls radial patterning of the Arabidopsis root through radial signaling. *Cell*, 2000, 101, 555-567.
- Honma T. & Goto K., Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, 2001, 409, 525.
- Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Sato Y., Ashikari M. & Matsuoka M., The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of Slender Rice1 in Nuclei. *Plant. Cell*, 2002, 14, 57-70.
- Jackson D. & Hake S., Morphogenesis on the move: cell-to-cell trafficking of plant regulatory proteins. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 1997, 7, 495-500.
- Jackson D., Veit B. & Hake S., Expression of maize Knotted1 related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot. *Development*, 1994, 120, 405-413.
- Jenik P. D. & Irish V. F., The Arabidopsis floral homeotic gene Apetala3 differentially regulates intercellular signaling required for petal and stamen development. *Development*, 2001, 128, 13-23.
- Kim I., Cho E., Crawford K., Hempel F. D. & Zambryski P. C., Cell-to-cell movement of GFP during embryogenesis and early seedling development in Arabidopsis. *PNAS*, 2005a, 102, 2227-2231.
- Kim J. Y., Rim Y., Wang J. & Jackson D., A novel cell-to-cell trafficking assay indicates that the Knox homeodomain is necessary and sufficient for intercellular protein and mRNA trafficking. *Genes Dev.*, 2005b, 19, 788-793.
- Kim J. Y., Yuan Z., Cilia M., Khalfan-Jagani Z. & Jackson D., Intercellular trafficking of a Knotted1 green fluorescent protein fusion in the leaf and shoot meristem of Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, 99, 4103-4108.
- Kim J. Y., Yuan Z. & Jackson D., Developmental regulation and significance of Knox protein trafficking in Arabidopsis. *Development*, 2003, 130, 4351-4362.
- Kim M., Canio W., Kessler S. & Sinha N., Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato. *Science*, 2001, 293, 287-289.
- Lee J.-Y., Yoo B.-C. & Lucas W. J., Parallels between nuclear-pore and plasmodesmal trafficking of information molecules. *Planta*, 2000, 210, 177.
- Lee J. Y., Yoo B. C., Rojas M. R., Gomez-Ospina N., Staehelin, L. A. & Lucas W. J., Selective trafficking of non-cell-autonomous proteins mediated by NtNCAPP1. *Science*, 2003, 299, 392-396.
- Lohmann J. U. & Weigel D., Building beauty: the genetic control of floral patterning. *Dev. Cell*, 2002, 2, 135-142.
- Lucas W. J., Bouche-Pillon S., Jackson D. P., Nguyen L., Baker L., Ding B. & Hake S., Selective trafficking of Knotted1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. *Science*, 1995, 270, 1980-1983.
- Nakajima K., Sena G., Nawy T. & Benfey P. N., Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning. *Nature*, 2001, 413, 307-311.
- Niessing D., Dostatni N., Jäckle J. C. & Rivera-Pomar R., Sequence interval within the PEST motif of Bicoid is important for translational repression of caudal mRNA in the anterior region of the Drosophila embryo. *EMBO J.*, 1999, 18, 1966-1973.
- Niessing D., Driever W., Sprenger F., Taubert H., Jackle H. & Rivera-Pomar R., Homeodomain position 54 specifies transcriptional versus translational control by Bicoid. *Mol. Cell*, 2000, 5, 395-401.
- Parcy F., Nilsson O., Busch M. A., Lee I. & Weigel D., A genetic framework for floral patterning. *Nature*, 1998, 395, 561-566.
- Perbal M. C., Haughn G., Saedler H. & Schwarz-Sommer Z., Non-cell-autonomous function of the Antirrhinum floral homeotic proteins Deficiens and Globosa is exerted by their polar cell-to-cell trafficking. *Development*, 1996, 122, 3433-3441.
- Pesch M. & Hülskamp M., Creating a two-dimensional pattern de novo during Arabidopsis trichome and root hair initiation. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2004, 14, 422-427.

- Prochiantz A. & Joliot A., Can transcription factors function as cell-cell signalling molecules? *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.*, 2003, 4, 814-819.
- Rinne P. L. & van der Schoot C., Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events. *Development*, 1998, 125, 1477-1485.
- Rivera-Pomar R., Niessing D., Schmidtt-ott U., Gehring W. & Jackle H., RNA binding and translational regulation by Bicoid. *Nature*, 1996, 379, 746-748.
- Sena G., Jung J. W. & Benfey P. N., A broad competence to respond to Short Root revealed by tissue-specific ectopic expression. *Development*, 2004, 131, 2817-2826.
- Sessions A., Yanofsky M. F. & Weigel D., Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors Leafy and Apetala1. *Science*, 2000, 289, 779-782.
- Tassetto M., Maizel A., Osorio J. & Joliot A., Plant and animal homeodomains use convergent mechanisms for intercellular transfer. *EMBO Rep.*, 2005, 6, 885-890.
- van den Berg C., Willemsen V., Hage W., Weisbeek P. & Scheres B., Cell fate in the *Arabidopsis* root meristem determined by directional signalling. *Nature*, 1995, 378, 62-65.
- Vollbrecht E., Veit B., Sinha N. & Hake S., The developmental gene Knotted-1 is a member of a maize homeobox gene family. *Nature*, 1991, 350, 241-243.
- Wada T., Kurata T., Tominaga R., Koshino-Kimura Y., Tachibana T., Goto K., Marks M. D., Shimura Y. & Okada K., Role of a positive regulator of root hair development, Caprice, in *Arabidopsis* root epidermal cell differentiation. *Development*, 2002, 129, 5409-5419.
- Weigel D., Alvarez J., Smyth D. R., Yanofsky M. F. & Meyerowitz E. M., Leafy controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell*, 1992, 69, 843-859.
- Wu X., Dinneny J. R., Crawford K. M., Rhee Y., Citovsky V., Zambryski P. C. & Weigel D., Modes of intercellular transcription factor movement in the *Arabidopsis* apex. *Development*, 2003, 130, 3735-3745.
- Yoo A. S., Bais C. & Greenwald I., Crosstalk between the EGFR and LIN-12/Notch pathways in *C. elegans* vulval development. *Science*, 2004, 303, 663-666.
-