

Un Picasso parmi les algues brunes : la difficile conquête de la symétrie chez *Ectocarpus*

par Aude Le Bail*, Bernard Billoud**, Carole Maisonneuve* & Bénédicte Charrier**

* UMR7139, Station Biologique, Centre National de la Recherche Scientifique, Université Pierre & Marie Curie, Place Georges Teissier, 29682 Roscoff cedex, France; ** Atelier de Bioinformatique, 12, rue Cuvier, Université Pierre & Marie Curie, 75005 Paris.

Correspondance : charrier@sb-roscoff.fr

Reçu le 22 juin 2007

RÉSUMÉ

Le corps des organismes vivants se structure suivant des axes, des plans de rotation, de translation ou des symétries, en réponse aux contraintes imposées par l'environnement. Des processus cellulaires et moléculaires assurent la mise en place de cette structuration corporelle. Cette revue a pour objectif de présenter les mécanismes moléculaires qui régissent les principales symétries chez les végétaux. Plusieurs gènes, codant pour des facteurs de transcription, ont été identifiés chez les plantes terrestres (notamment *Arabidopsis thaliana*), qui contrôlent la mise en place des axes apico-basal et adaxial-abaxial, principalement. La mise en place de ces axes permet de générer des symétries radiale ou bilatérale selon les organes végétaux. Ces processus apparaissent dans la plupart des cas comme étant initialement sous le contrôle d'une hormone végétale, l'auxine. Chez les algues brunes, végétaux marins multicellulaires, les plans de polarité

sont moins évidents que chez les plantes terrestres. L'algue brune modèle *Ectocarpus siliculosus* fait actuellement l'objet d'études de développement. Son architecture est filamenteuse, et les premières observations montrent que la formation des embranchements le long de l'axe principal ne s'effectue pas de façon stéréotypée et régulière selon les individus, bien que globalement centrée. Cependant, des études de morphométrie plus détaillées, suivies d'analyses probabilistes, ont révélé que, sur l'ensemble d'une population d'individus, les organismes obéissent à des contraintes biologiques non encore identifiées, qui affinent une symétrie radiale au fur et à mesure de la croissance de l'organisme. Le rôle de cette symétrie dans l'adaptation de cet organisme à son environnement, ainsi que les acteurs moléculaires impliqués, font actuellement l'objet de nos recherches.

SUMMARY A Picasso among brown algae: the arduous conquest of symmetry by *Ectocarpus*

In response to environmental constraints, living organisms organise their body according to axes, rotation and translation plans, or asymmetries. Cellular and molecular processes are involved in the establishment of this architecture. Hence, this review aims at presenting the molecular mechanisms controlling the main symmetries and axes in plants. Several genes, coding for transcription factors, have been identified in land plants (mainly *Arabidopsis thaliana*), as controlling the establishment of apico-basal and adaxial-abaxial axes mainly. The establishment of these axes allows the development in other spatial directions of radial or bilateral symmetries. These processes seem in most cases to be under the control of the phytohormone auxin. In brown algae, which are all multicellular marine plants, polarity plans are less

obvious than in land plants. The development of the model brown alga *Ectocarpus siliculosus* is currently being studied. *E. siliculosus* develops a filamentous architecture, and primary observations show that branching along the main axis occurs in a non-stereotyped and regular way, even though it is mainly centred. However, more detailed morphometrical studies, accompanied by probabilistic analyses, have shown that, among the overall population of individuals, organisms obey yet unidentified biological constraints, that aim at refining the radial symmetry as the organism grows. The role of this symmetry in the adaptation of *E. siliculosus* to its environment, as well as the molecular actors involved in this process, are currently under study in our laboratory.

INTRODUCTION

Le corps des organismes vivants nous paraît souvent harmonieux. Ce sentiment provient en fait de la symétrie qui y règne. Nous sommes nous-mêmes des organismes fortement symétrisés, et tous les objets qui nous entourent, que nous avons confectionnés, ont le plus souvent un fort degré de symétrie. Ceci est dû à la fonction qu'on leur attribue. Une corrélation s'établit entre le degré de symétrie et la souplesse d'utilisation de l'objet. Par exemple, une carafe munie d'une poignée implique une contrainte sur sa prise, alors qu'une carafe sans poignée peut être appréhendée de multiples façons. De même un tabouret, objet à symétrie axiale, peut être approché de tous cotés, alors qu'une chaise avec accoudoirs, qui ne présente qu'un plan de symétrie, ne s'approche que d'une seule direction. Un plus large degré de symétrie est donc représentatif d'une moins grande contrainte sur l'utilisation qui est faite de l'objet. Mais au-delà de ce principe, n'exprimons-nous pas nous-mêmes une propension à façonner notre environnement selon une géométrie la plus parfaite possible ? Nous pouvons alors nous demander dans quelle mesure la symétrie que nous détectons dans le corps des organismes vivants qui nous entourent contribue vraiment à leur adaptation à leur environnement.

Le développement des organismes vivants s'effectue sous la contrainte des forces physiques auxquelles ils sont soumis, générant la mise en place d'axes principaux de croissance, associés ou non à des symétries. Les symétries peuvent être centrale ou radiale, bilatérale et translationnelle (Fig. 1). Ces trois types de symétries sont rencontrés parmi les organismes animaux et végétaux. Un même organisme peut exprimer plusieurs symé-

tries différentes au cours de son développement. En effet, les embryons animaux présentent souvent des symétries plus complexes que les individus adultes (ex. bilatérale *versus* radiale) comme chez les échinodermes (Fig. 2). La mise en place d'une symétrie est concomitante avec la formation d'axes polarisés. La figure 3 illustre les principaux axes et symétries observées chez les organismes.

Les organismes végétaux sont soumis à des contraintes particulières par rapport aux animaux. En effet, à cause de leur phototrophie, la direction de la lumière est un critère important conditionnant leur croissance. D'autre part, leur immobilité réduit l'impact des forces de gravité et de mouvement, qu'ils n'ont pas à gérer. Finalement, contrairement aux animaux, pour lesquels la migration et la mort cellulaire programmée jouent des rôles clés dans la morphogenèse, chez les végétaux la forme des organes dépend en grande partie d'une croissance cellulaire coordonnée (division et élongation), devant s'accommoder de la présence d'une paroi rigide autour des cellules. Les mécanismes cellulaires assurant les symétries corporelles des organismes végétaux présentent donc des caractères qui leur sont propres.

Les acteurs moléculaires, contrôlant la mise en place des principaux axes et symétries qui érigent l'architecture complexe des plantes angiospermes, sont exposés tels qu'ils sont connus à ce jour, dans le chapitre suivant. Les connaissances acquises constituent des sources d'inspiration pour l'étude des algues, moins avancée à ce jour. Mais des données morphologiques et moléculaires permettent néanmoins de proposer des modèles originaux, illustrant la diversité ou l'homogénéité des mécanismes de contrôle du développement mis en place au cours de l'évolution.

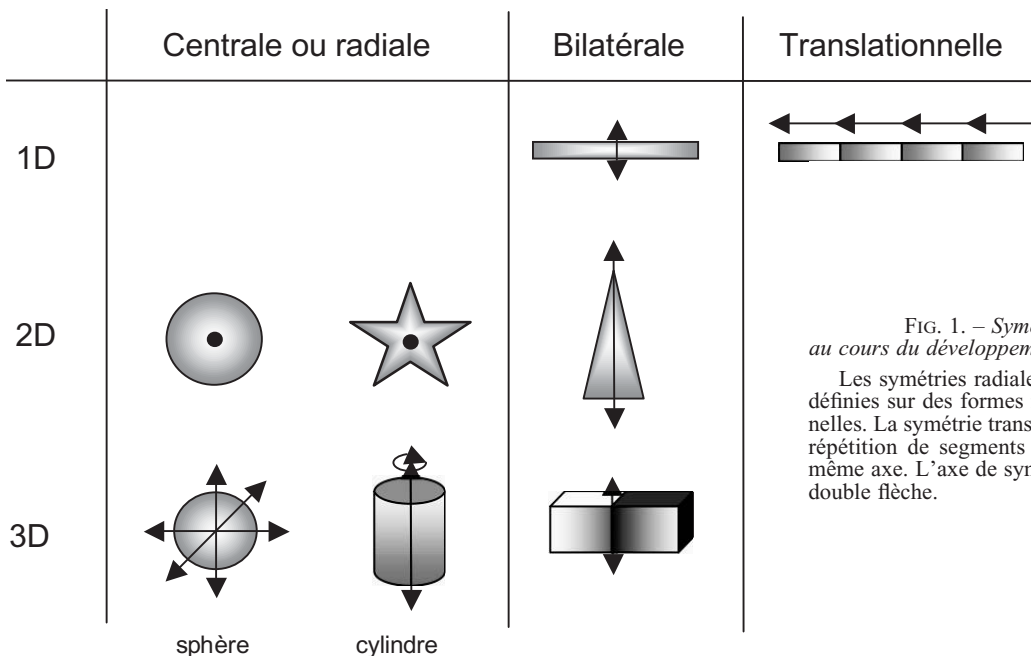


FIG. 1. – Symétries rencontrées au cours du développement des organismes vivants.

Les symétries radiales et bilatérales peuvent être définies sur des formes mono-, bi- et tri-dimensionnelles. La symétrie translationnelle correspond à une répétition de segments identiques alignés dans un même axe. L'axe de symétrie est représenté par une double flèche.

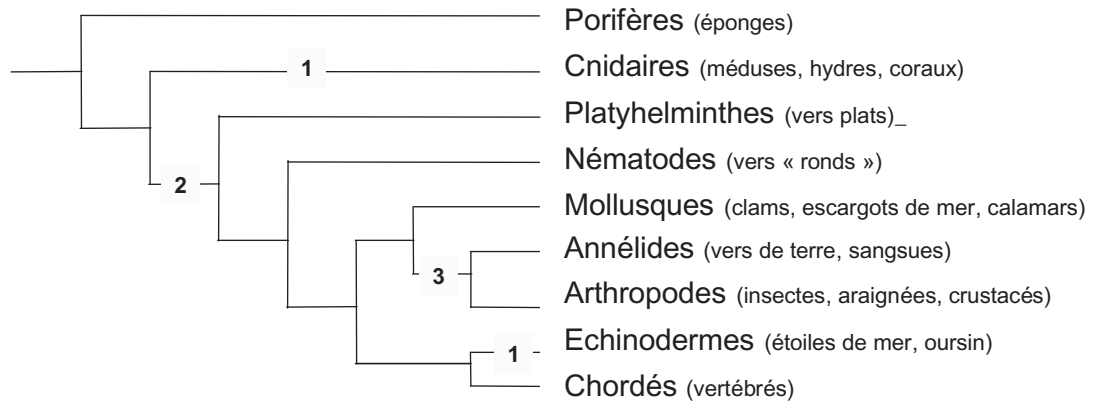


FIG. 2. – *Phylogénie des animaux et principales symétries corporelles rencontrées.*

Les principaux phylums d’animaux sont indiqués (représentants). Les principales transitions évolutives en terme de symétrie corporelle sont indiquées par les numéros 1, 2, 3.

- 1- symétrie radiale
- 2- symétrie bilatérale
- 3- segmentation (symétrie translationnelle)

(d'après <http://www.uic.edu/classes/bios/bios100/labs/animaldiversity.htm>)

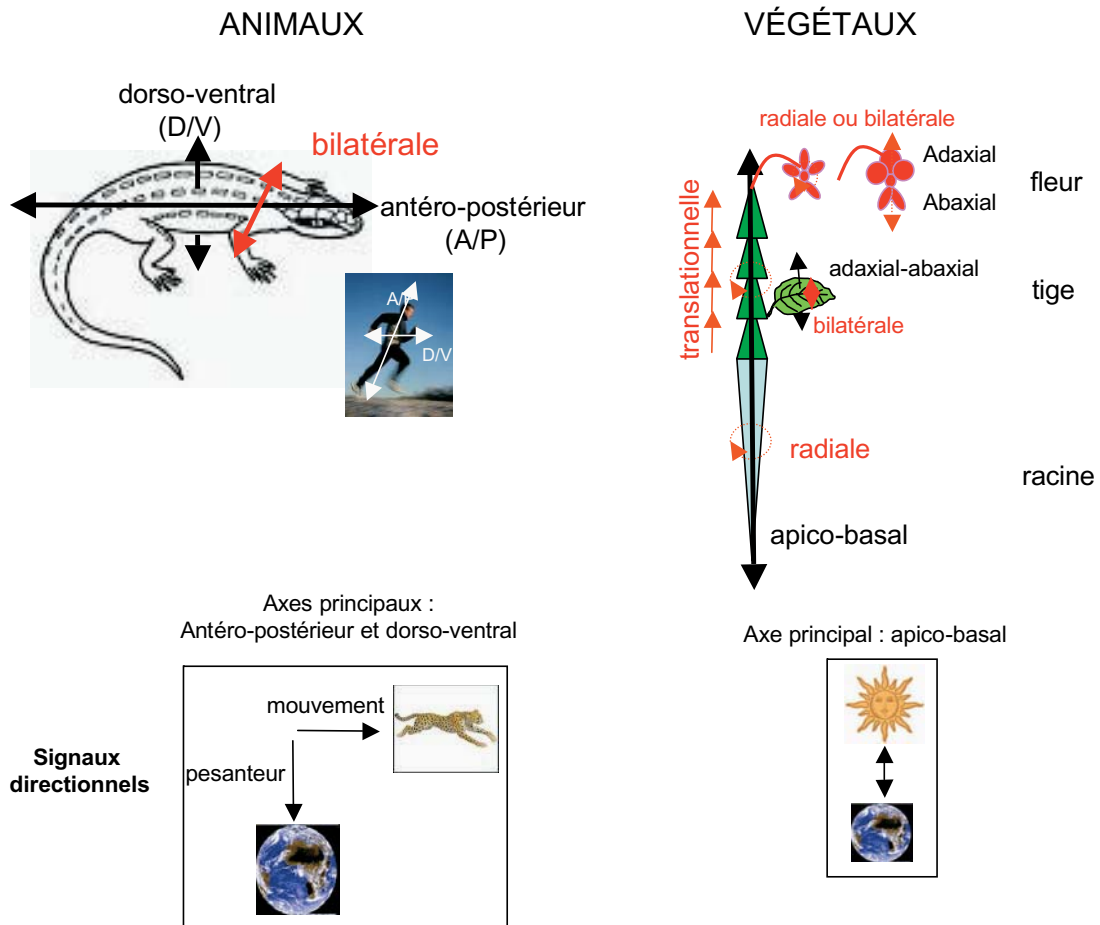


FIG. 3. – *Principaux axes et symétries rencontrés chez les animaux et végétaux.*

Une comparaison des principaux axes et symétries rencontrés chez les animaux et végétaux est proposée dans la partie supérieure du schéma. Les axes sont représentés par des flèches noires, les symétries par des flèches rouges. Les forces les régissant sont indiquées dans la partie inférieure du schéma : la gravité et le mouvement, perpendiculairement orientés, pour les animaux, et la gravité et la lumière, dans la même direction mais de sens opposé, pour les végétaux.

ONTOGENÈSE ET RÉGULATION DES SYMÉTRIES ET AXES DE DÉVELOPPEMENT CHEZ LES ORGANISMES VÉGÉTAUX

Le développement des plantes implique la mise en place d'axes asymétriques. Les axes apico-basal et médio-latéral sont déterminés au cours de l'embryogenèse par l'environnement maternel au sein du carpelle (Hudson, 2000). Mais alors que l'axe médio-latéral (symétrie bilatérale) s'estompe après l'embryogenèse, l'axe apico-basal devient l'axe principal et se renforce au fur et à mesure du développement pour assurer le port des organes latéraux.

Le pilier de l'architecture des plantes terrestres : l'axe apico-basal

L'axe apico-basal des végétaux correspond à l'axe antéro-postérieur des animaux, dans la mesure où ils sont tous deux les axes principaux définis durant la croissance de l'organisme (Fig. 3).

En plus de l'environnement maternel, la mise en place de l'axe apico-basal est sous le contrôle de l'auxine (Friml *et al.*, 2006; Weijers *et al.*, 2006). En effet, dès le stade embryonnaire, un gradient d'auxine se met en place, et les protéines de type PIN, positionnées le long de cet axe sur la partie basale des cellules, assurent le transport polarisé de l'auxine de la partie apicale, où elle est synthétisée, vers la partie basale (Zazimalova *et al.*, 2007). Chez certaines plantes (telles qu'*Arabidopsis thaliana*), ce gradient s'accompagne d'une division asymétrique du zygote perpendiculaire à l'axe apico-basal. Un certain nombre de mutants d'*Arabidopsis* (*gnom*, *monopteros*, et *bodenlos*) présentant des défauts de polarité apico-basale ont été caractérisés (Jürgens, 2001). Ils présentent une modification de la position ou de l'orientation du premier plan de division cellulaire, et une perte d'une région de l'axe apico-basal, engendrant une létalité au stade embryonnaire. Les gènes correspondant à ces mutations sont impliqués dans le transport de l'auxine. Il est également intéressant de noter que l'absence de partie basale observée dans les mutants *monopteros* entraîne un défaut dans la mise en place de la symétrie bilatérale au niveau des cotylédons, suggérant que cette dernière est dépendante de la reconnaissance de l'axe apico-basal (Mayer *et al.*, 1991). Le mutant *topless* (*tpl*) d'*A. thaliana* est un mutant de polarité apico-basale original, dans la mesure où la partie apicale présente une identité basale (Long *et al.*, 2006), rappelant ainsi une mutation homéotique. TPL serait impliqué dans la répression transcriptionnelle des gènes d'identité racinaire dans la partie apicale de l'embryon.

L'axe apico-basal est maintenu après germination par les forces et stimuli environnants que sont la gravité et la lumière. La croissance vers une source lumineuse est assurée par les phytochromes et autres récepteurs de lumière, ainsi que les cascades signalétiques qui y sont associées (Iino, 2006; Kim *et al.*, 2005). Les flux de sève des racines vers les parties aériennes, dus principa-

lement au transport passif s'appuyant sur les processus d'évaporation, contribuent au maintien de cet axe apico-basal. Dans la même direction (mais de sens opposé), le gravitropisme est assuré grâce à la différenciation de cellules spécialisées se situant dans la coiffe racinaire et contenant des plastides riches en particules d'amidon, s'orientant par leur masse vers la partie basale de la cellule. Le gravitropisme est également sous contrôle de l'auxine (Palme *et al.*, 2006). Des études originales effectuées dans l'espace permettent de disséquer les mécanismes extra et intracellulaires que sont capables de développer les cellules en réponse à différentes forces autres que la pesanteur (Todd *et al.*, 1998).

L'axe apico-basal initial sert de canevas pour établir d'autres axes dans les organes latéraux (feuilles et fleurs).

Symétrie radiale des organes « porteurs » : racine et tige

L'axe apico-basal des plantes angiospermes est représenté par la continuité entre la racine principale et la tige (ou l'hypocotyle au stade juvénile). Ces derniers présentent une symétrie radiale.

La racine se présente au niveau macroscopique sous la forme d'un cylindre (Scheres & Berleth, 1998). L'étude clonale de la racine a montré qu'elle était constituée de lignées cellulaires juxtaposées les unes à côté des autres, se différenciant à partir du méristème racinaire apical. Des sections transversales de racines de plantes angiospermes montrent une organisation concentrique des différents tissus (Fig. 4; Rost & Bryant, 1996). Au sein de ces tissus parenchymateux, les fibres vasculaires se différencient, en définissant un anneau discontinu, témoignant à nouveau d'une organisation radiale de la racine (Scarpella & Meijer, 2004), en partie en réponse à la phytohormone auxine (Berleth & Mattsson, 2000). En effet, les fibres vasculaires contribuent au transport de l'auxine à travers la plante, et leur différenciation est également sous son contrôle. Une perturbation de ce transport engendre une diminution du degré de symétrie radiale, par une perte de l'alignement des fibres vasculaires (Berleth & Mattsson, 2000).

Des mutants de symétrie radiale racinaire ont été identifiés chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, présentant soit une désorganisation de la position des fibres vasculaires, soit une extension radiale ou une suppression de certains tissus (cortex et endoderme) (Rost & Bryant, 1996).

La tige s'organise également sous forme d'anneaux de tissus spécialisés principalement dans le soutien ou le transport des sèves (Fig. 4). Chez les plantes dicotylédones, les tissus composant la fibre vasculaire des tiges, le phloème et le xylème, sont superposés selon une polarité adaxiale-abaxiale (voir ci-dessous).

Symétries et axes des organes périphériques : feuilles et fleurs

Les organes périphériques des plantes, en particulier aériens, présentent en général des structures à haut degré

de polarisation et d'asymétrie (Fig. 5). Ils sont pourtant produits à partir d'un méristème apical à symétrie radiale. Des mécanismes d'orientation sont donc requis pour assurer la transition entre ces deux types de structures.

AXE PROXIMO-DISTAL

L'axe proximo-distal s'ancre sur une autre structure, et s'oriente par rapport au centre de celle-ci (« proximo ») duquel il s'éloigne (« distal »). Les organes périphériques

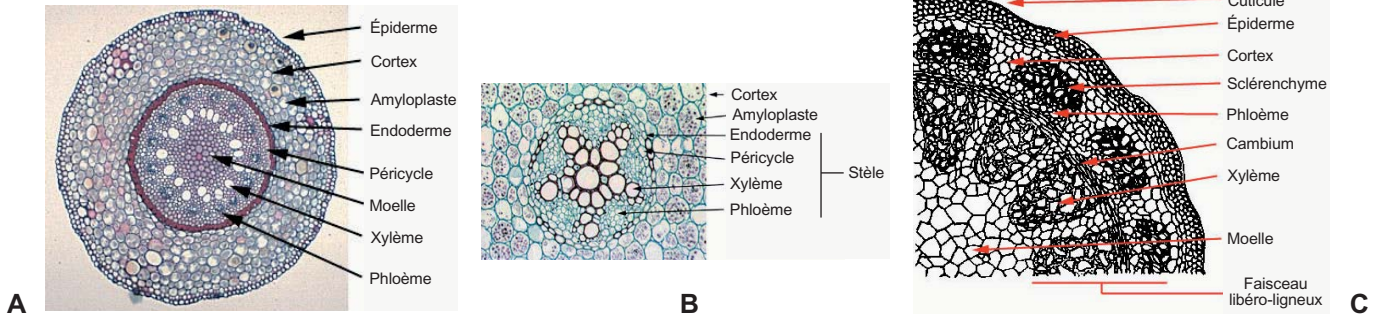


FIG. 4. – Symétrie radiale des racines et tiges des végétaux angiospermes.

Des coupes transversales de tiges et racines de plantes angiospermes (dicotylédones ou monocotylédones) sont illustrées (d'après http://www.colvir.net/prof/chantal.proulx/702/laboratoires/tissus_vege.htm). A : Coupe transversale (CT) d'une racine de plante monocotylédone, présentant, par différenciation de tissus concentriques, une symétrie globalement radiale, de sa surface avec une couche épidermique, à son centre avec la moëlle. B : Détail d'une CT de faisceaux vasculaires de racine de plante dicotylédone, montrant la différenciation centripète des tissus conducteurs de type xylème (grandes cellules vides), entourés par un anneau de cellules du péricycle et de l'endoderme. C : Portion de CT de tige de plante monocotylédone, présentant l'organisation concentrique des différents tissus, ainsi que la superposition des deux tissus composant le faisceau vasculaire (xylème et phloème). Chez les plantes ligneuses, un cambium (méristème) assure la différenciation de tissus secondaires. Il se positionne sous forme d'anneau entre le xylème et le phloème. Le phloème se différencie de façon centripète, et le xylème de façon centrifuge.

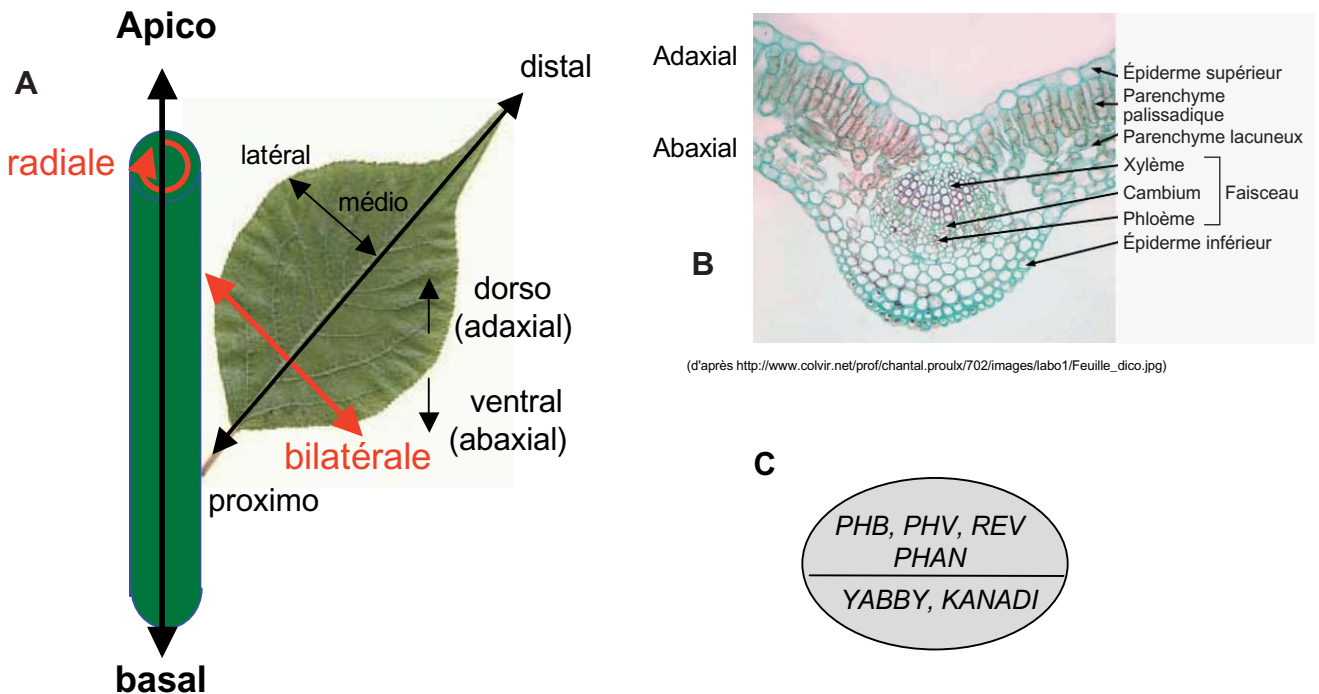


FIG. 5. – Axes et symétries observés dans la feuille.

A : Schéma illustrant les principaux axes et symétries rencontrés dans la feuille, par rapport à l'axe apico-basal de la tige qui la porte. Les axes sont représentés en noir, les symétries en rouge. B : Coupe transversale de la partie centrale (nervure) d'une feuille de plante dicotylédone. On observe la polarité adaxiale-abaxiale du limbe, avec les parenchymes palissadique (adaxial) et lacuneux (abaxial), ainsi que celle du faisceau vasculaire central, avec le xylème (adaxial), et le phloème (abaxial). C : Schéma d'une CT de feuille, présentant les domaines d'expression et d'action respectifs des gènes impliqués dans la mise en place de la polarité adaxiale-abaxiale.

ou axillaires, tels que les feuilles, les fleurs, les nodosités des légumineuses, les tiges axillaires et les racines secondaires, polarisent donc leur croissance par rapport à l'axe apico-basal de la plante. En conséquence de cette polarisation, des tissus spécifiques s'y différencient en fonction de leur proximité par rapport à l'axe principal, tels que les tissus vasculaires, plus abondants dans la partie proximale (limbe de feuille), ou encore un méristème dans la partie distale (racine secondaire, nodosité indéfinie de certaines légumineuses).

L'émergence de l'axe proximo-distal s'effectue dans le méristème (ou cortex racinaire dans le cas des nodosités, péricycle dans le cas des racines secondaires), et l'absence de reconnaissance de cet axe aboutit soit au non développement de l'organe latéral soit à un organe sans polarité proximo-distale apparente. Très peu de mutants spécifiques de ces mécanismes de développement ont néanmoins été identifiés, d'où une ignorance des mécanismes moléculaires sous-jacents.

On peut cependant se référer à des mutants également affectés dans d'autres polarités. Les feuilles des mutants *phantastica* (*phan*) de muflier (ou *as1* d'*A. thaliana*) se développent sans limbe, sous forme d'épine, et présentent une vascularisation abondante, caractéristique d'une identité proximale, sur toute la longueur de l'organe (Waites & Hudson, 1995; Byrne *et al.*, 2000; Sun *et al.*, 2002). De surcroît, à basse température, les mutants *phan* ne sont effectivement pas capables d'initier d'organe foliaire (Waites *et al.*, 1998). Chez le mutant de maïs affectant le gène *ROUGH SHEAT* (*rs2*), un homologue de *PHAN*, les tissus spécifiques de la partie proximale de la feuille (dont les ligules) sont positionnés plus « distalement » sur le limbe (Schneeberger *et al.*, 1998).

L'auxine participe à la mise en place de cet axe, de par sa distribution distale dans le primordium foliaire (Benkova *et al.*, 2003), et son implication dans la différenciation des tissus vasculaires secondaires et tertiaires le long du limbe (Zgurski *et al.*, 2005).

PHAN et ses homologues codent pour des facteurs de transcription de type MYB, qui inhibent, tout comme l'auxine, l'expression de gènes à homéodomains impliqués dans le maintien des cellules souches du méristème apical.

SYMÉTRIE BILATÉRALE ET POLARITÉ ADAXIALE-ABAXIALE

Embryons

Les embryons des plantes angiospermes présentent à leur stade précoce (globulaire), une symétrie radiale. Puis, au stade cordiforme, cette symétrie devient bilatérale, avec l'apparition des primordia cotylédonaire. Cette transition est sous le contrôle de l'auxine (Fischer-Iglesias *et al.*, 2001), qu'elle soit synthétisée par l'embryon ou importée des tissus maternels. Cette symétrie n'est pas nécessairement conservée dans les plantes présentant une phyllotaxie spiralée ou alternée, et peut être perturbée lors de traumatismes ou d'autres stimuli de l'environnement (Thellier *et al.*, 2000).

Feuilles

La bilatéralité rencontrée chez les plantes est représentée uniquement par les organes périphériques, principalement les feuilles et leur pétiole. La feuille se développe à partir d'un primordium sur le flanc du méristème apical végétatif. Le caractère bilatéral des feuilles est dû à la symétrie de leur réseau vasculaire, de leur forme et de la position symétrique des tissus périphériques (marge du limbe). Ces caractères sont contrôlés en partie par l'auxine (Zgurski *et al.*, 2005).

De façon intéressante, le caractère planaire bilatéral de la feuille est strictement dépendant de l'axe adaxial-abaxial mis en place très précocement dans le primordium.

La face adaxiale (ou dorsale) est la face supérieure de la feuille (Fig. 5). Des tissus spécialisés s'y différencient tels que les parenchymes palissadiques riches en chloroplastes assurant la capture de la lumière. La face inférieure ou abaxiale (ventrale) produit un parenchyme lacuneux et des stomates sur son épiderme, assurant pour leur part les échanges gazeux avec l'air environnant, nécessaire à la photosynthèse (Fig. 5). Les tissus vasculaires présentent également une polarisation adaxiale/abaxiale (voir chapitre suivant).

Les membres de trois familles de facteurs de transcription sont impliqués dans l'identité adaxiale-abaxiale des feuilles. Les protéines de la classe III à homéodomaine et leucine-zipper (HD-ZIP) (*PHABULOSA* (*PHB*), *PHAVOLUTA* (*PHV*) et *REVOLUTA* (*REV*), (Byrne, 2006) spécifient l'identité des régions adaxiales, dans lesquelles elles s'expriment. Des mutations dominantes touchant les protéines de type HD-ZIP entraînent une « dorsalisation » des régions ventrales, générant une structure radiale (Nole-Wilson & Krizek, 2006). En contrepartie, les gènes de type *KANADI* (*KAN*; facteurs de transcription de type GARP) et *YABBY* (protéine à doigts de Zn avec un domaine boîte HMG-like) déterminent l'identité abaxiale. L'absence de leur expression dans les domaines ventraux renforce la dorsalisation de l'organe, et leur expression ectopique dans les domaines dorsaux génère, par uniformisation des tissus, un organe radial (voir Nole-Wilson & Krizek, 2006 pour références).

Ces deux fonctions s'opposent donc, et la perte de l'une d'entre elle, ou la superposition de l'une sur l'autre, engendre un retour à la symétrie radiale et la perte de la bilatéralité.

La régionalisation des patrons d'expression de ces gènes serait contrôlée par un signal émis par le méristème, et donc perçu de façon privilégiée par les cellules en position adaxiale. L'antagonisme entre les deux types de gènes (inhibition réciproque des gènes *PHB* et *KAN*) permettrait de stabiliser la régionalisation initialement mise en place. D'autre part, plusieurs protéines ont été identifiées comme régulatrices de l'expression des gènes HD-ZIP classe III, *KANADI* et *YABBY*. Parmi elles, *AINTEGUMENTA*, *SEUSS* et *LEUNIG* y seraient impliqués en contrôlant l'expression des gènes *PHB* et *YABBY 1* (Franks *et al.*, 2006; Nole-Wilson & Krizek,

2006). *AINTEGUMENTA*, ainsi que les gènes *KANADI*, sont sous contrôle de la phytohormone auxine (Izhaki & Bowman, 2007). Certains d'entre eux sont également régulés par des microARN (Ochando *et al.*, 2006; Byrne, 2006).

Fleurs

Les gènes impliqués dans la mise en place de l'axe adaxial-abaxial des feuilles sont également recrutés pour assurer cette même polarité dans les organes floraux (pétale, sépale, carpelle) (Eshed *et al.*, 1999).

Cependant, selon les familles d'angiospermes, certaines fleurs présentent également une polarité adaxiale-abaxiale globale, sur les trois premiers verticilles, comprenant la corolle et les étamines. Ceci se traduit par une symétrie bilatérale. Les fleurs sont alors nommées zygomorphes, en opposition aux fleurs à symétrie radiale ou actinomorphes (Fig. 6).

Le mutant *cycloidea* du muflier (*Antirrhinum majus*) présente une fleur à symétrie radiale, alors que les fleurs sauvages sont zygomorphes. La caractérisation génétique et moléculaire de ce mutant a révélé que le gène *CYCLOIDEA* (*CYC*) était inactivé dans ce mutant. En

1744, la plante *Peloria* («monstre» en grec) a été identifiée par Carl Linnæus, et décrite comme étant similaire à *Linaria vulgaris* pour la partie végétative, mais présentant une fleur de morphologie différente, à symétrie radiale. Par la suite, il a été montré qu'il ne s'agissait en fait que d'un mutant de *Linaria vulgaris*, à symétrie florale bilatérale. Les cytosines du gène responsable de l'asymétrie chez *Linaria* sauvage sont anormalement méthylées chez le mutant «peloric», générant une mutation épigénétique réversible, qui conduit à une inhibition de son expression (Cubas *et al.*, 1999). Un autre gène, *DICHOTOMA* (*DICH*) assure avec *CYC* l'asymétrie bilatérale. Ils coderaient tous les deux pour des facteurs de transcription de la famille des TCP avec domaine bHLH (Teosinte Branched chez le maïs, Cycloidea chez le muflier, Proliferating Cell Factor chez le riz) s'exprimant tous deux dans les tissus dorsaux de la fleur, et réduisant leur croissance (Almeida & Galego, 2005). *CYC* et *DICH* activeraient le gène *RADIALIS* (*RAD*), lui-même exprimé dans la région dorsale de la fleur zygomorphe et participant à l'identité dorsale des étamines (Kalisz *et al.*, 2006). En contrepartie, le gène *DIVARICATA* (*DIV*), exprimé dans la région ventrale, assure le

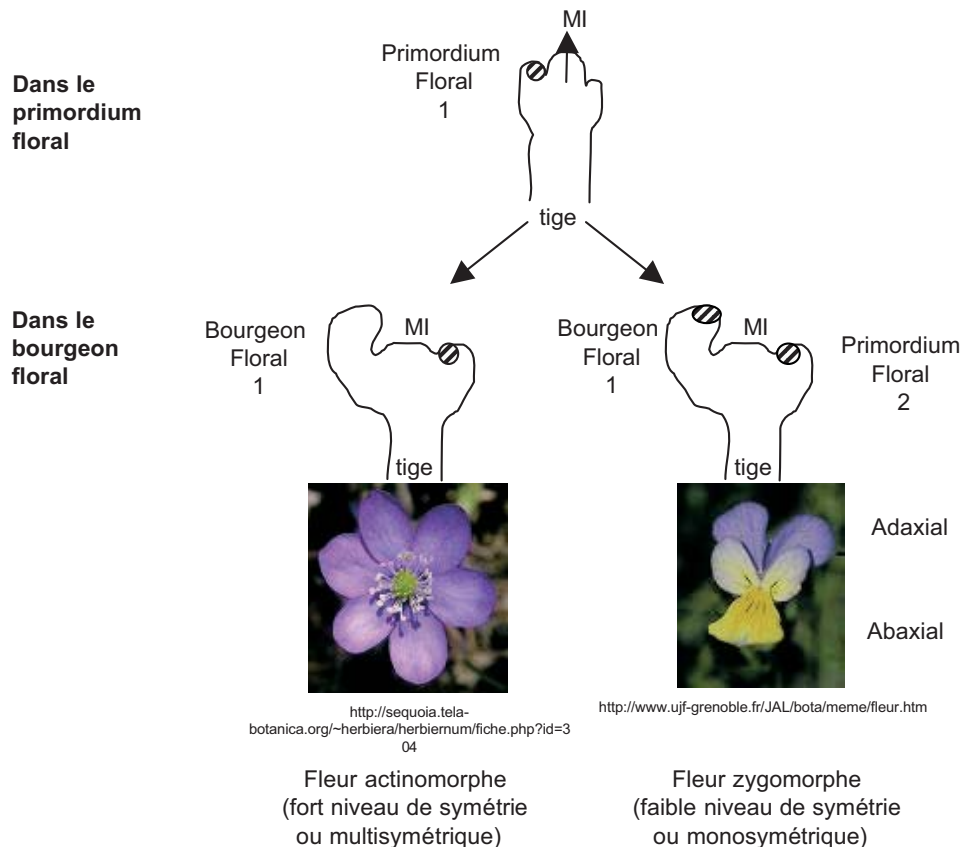


FIG. 6. – Symétries des fleurs des angiospermes.

L'expression des gènes *CYC/TCP1* (inhibiteurs de division cellulaire) est schématisée dans le primordium floral et dans le bourgeon floral (rayures noires). Initialement, les gènes *TCP* s'expriment dans la partie adaxiale du primordium. Chez les plantes à fleurs zygomorphes, cette expression perdure, alors qu'elle s'arrête dans les fleurs vouées à devenir actinomorphes.

MI = Méristème d'inflorescence.

contrôle de la croissance des organes ventraux. Il n'est cependant pas impliqué seul dans la mise en place à proprement parler du caractère asymétrique global de la fleur. *RAD* et *DIV* codent pour des facteurs de transcription d'une autre classe, ceux de la famille des MYB (Kalisz *et al.*, 2006). Chez *Lotus japonica*, le gène *KEW1* interagit avec une des protéines *CYC* dans la partie latérale de la fleur zygomorphe et participe au contrôle de la régionalisation des identités des pétales (Feng *et al.*, 2006).

Tissus vasculaires

La prolifération des tissus vasculaires des tiges et des racines, ainsi que leur différenciation (xylème), sont promues par l'auxine, et s'effectuent suivant une polarisation adaxiale-abaxiale. Dans les tiges, les gènes de type HD-ZIP de classe III et les gènes *KAN* sont impliqués. En effet, ces gènes s'expriment respectivement dans les domaines adaxial et abaxial de la fibre vasculaire de la tige, et les mutants correspondant à ces gènes montrent des fibres radialisées ou ayant homogénéisé leur identité vers une adaxialisation ou une abaxialisation complète. Les gènes *ASI/AS2*, orthologues de *PHANTASTICA* (muflier), jouent un rôle dans la mise en place de l'identité adaxiale des fibres vasculaires, tout comme celle du limbe de la feuille (voir ci-dessus) (Carlsbecker & Helariutta, 2005). En contrepartie, l'expression et l'action des microARN 165/166 sur la répression des gènes HD-ZIP contribuent à l'identité abaxiale. L'expression de ces gènes semble également sous le contrôle positif des phytohormones de type brassinostéroïdes.

Bien que les gènes *HD-ZIP* classe III et *KAN* s'expriment dans les fibres vasculaires de racines selon le même patron que dans les tiges, leur fonction dans la polarisation de ces tissus n'a pas encore été clairement démontrée (Carlsbecker & Helariutta, 2005).

Évolution de la polarisation des organes végétaux terrestres

ÉVOLUTION DE L'ACQUISITION DE LA SYMÉTRIE BILATÉRALE PAR TRANSFORMATION DE L'AXE ADAXIAL-ABAXIAL.

L'exemple de *CYC* permet de constater qu'un seul gène est capable de définir la bilatéralité, et que l'absence de fonction de ce gène génère par défaut une symétrie radiale. D'un point de vue évolutif, le groupe de gènes de la famille des TCP, comprenant *CYC*, a été dupliqué avant la divergence des eudicotylédones (Damerval *et al.*, 2007 ; Horwarth & Donoghue, 2006). Certains membres de ce groupe sont exprimés dans les bourgeons axillaires, desquels ils inhibent la croissance en réponse à la phytohormone auxine (Finlayson, 2007) (voir Fig. 11). La comparaison de l'expression des gènes *CYC* entre plantes actinomorphes et plantes zygomorphes montre que, dans ces deux types de plantes, ces gènes s'expriment dans les bourgeons axillaires et dans les parties dorsales des primordia floraux. Cependant, dans les fleurs actinomorphes, leur expression est stop-

pée au cours du développement du bourgeon floral, alors qu'elle est maintenue dans les fleurs zygomorphes (Cubas, 2004) (Fig. 6).

La symétrie bilatérale des fleurs aurait donc évolué à partir de la symétrie radiale, et non l'inverse, et ce de façon indépendante dans plusieurs groupes (Cubas, 2004 ; Feng *et al.*, 2006 ; Gomez *et al.*, 2006). De fait, Gomez *et al.* (2006) ont montré que cette évolution est un atout pour la reproduction des plantes : à partir d'une étude sur *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae), une plante présentant des variations de formes florales au sein de la même espèce, il a été montré que les fleurs zygomorphes sont davantage visitées par les insectes pollinisateurs et sont plus fertiles. Néanmoins, bien que le caractère bilatéral des fleurs soit dû à un gain de fonction, une réversion vers l'actinomorphie à partir d'ancêtres zygomorphes a également été observée plusieurs fois au cours de l'évolution des plantes (Theissen, 2000).

Chez la plante *Cadia purpurea* (clade des Rosidées), on observe une réversion morphologique de la symétrie bilatérale à la symétrie radiale. Cependant, l'étude moléculaire montre que ce retour vers la symétrie radiale s'est produit, non pas par réversion évolutive (inactivation du gène *CYC*), mais par transformation homéotique : l'expression ectopique de *CYC* dans les régions ventrales entraîne une « dorsalisation » de la différenciation des pétales, qui acquièrent alors toutes une identité dorsale (Citerne *et al.*, 2006).

HIERARCHISATION DE L'APPARITION DES AXES ET SYMÉTRIES

Chez les trachéophytes supérieurs, les axes et symétries se mettent géométriquement en place dans un ordre bien précis. Les cellules impliquées dans la genèse de l'organe latéral étant recrutées à la fois de l'épiderme et des tissus sous-épidermiques, peu de contraintes (en terme de nombre de cellules) s'exercent sur la direction de croissance de l'organe latéral. De ce fait, en réponse à d'autres stimuli et forces, la genèse de l'organe latéral s'initie par une polarisation proximo-distale, immédiatement suivie par une polarisation adaxiale-abaxiale.

Chez les Sélaginelles, comptées parmi les plus primitives des trachéophytes, l'ordre d'apparition des axes de la feuille est différent de ceux observés chez les trachéophytes supérieurs. En effet, les feuilles sont originaires de seulement deux cellules épidermiques adjacentes. Les divisions de ces cellules étant principalement dans un premier temps anticlines (perpendiculaires à la surface), la croissance de ces cellules en primordium foliaire s'effectue dans le même plan que l'épiderme. De ce fait, le premier axe défini est médio-latéral (Harrison *et al.*, 2007). L'émergence des axes proximo-distal et adaxial-abaxial ne s'effectue que plus tardivement, lorsque les cellules sont prêtes à se diviser de façon péricline, générant une feuille à plusieurs couches cellulaires. La mise en place des axes de symétrie foliaires est similaire chez les végétaux ptéridophytes étudiés à ce jour, ainsi que dans le gamétophyte des bryophytes.

ARCHITECTURES DES ORGANISMES VÉGÉTAUX MARINS

Contraintes environnementales et symétries chez les végétaux marins

Les organismes vivant dans un milieu aquatique ne sont pas soumis aux mêmes contraintes physiques que les organismes terrestres. La gravité est la principale force s'exerçant sur ceux-ci, alors que les organismes aquatiques la subissent de façon moindre. Par contre, ces derniers doivent faire face aux forces de direction et d'orientation variables, que sont les courants marins. De ce fait, les végétaux marins présentent une architecture à la symétrie (en particulier latérale) beaucoup moins prononcée.

Les végétaux marins multicellulaires sont distribués au sein de trois grands groupes : les algues vertes, les algues rouges et les algues brunes, ces dernières étant phylogénétiquement éloignées des deux autres (Baldauf, 2003). Les études du déterminisme de la symétrie des algues sont rares. Cependant, le zygote de l'embryon de l'algue brune *Fucus* a fait l'objet de nombreux travaux. Il se divise de

façon asymétrique, en réponse à un signal positionnel aléatoire (entrée du gamète mâle), ou orienté (lumière) générant, comme chez les plantes terrestres angiospermes, un axe apico-basal définissant dès le stade embryonnaire la partie basale produisant le rhizoïde et la partie apicale le thalle. Cette similitude avec les plantes terrestres a donc valu à *Fucus* de servir de modèle cellulaire pour étudier ce phénomène (Corellou *et al.*, 2005 et références citées), du fait de la meilleure accessibilité du zygote, libre, par rapport à celui des plantes se formant au centre de l'ovule, lui-même capturé au sein du carpelle. Cependant, après la mise en place de ce premier axe apico-basal, l'embryon de *Fucus* ne développe pas de symétrie bilatérale stricte, comme dans le cas des plantes dicotylédones, ni de symétrie translationnelle. C'est pourquoi son étude est limitée aux premiers stades de l'embryogenèse.

Une étude de cas : l'algue brune *Ectocarpus siliculosus*

Ectocarpus siliculosus a été choisi comme modèle génomique et génétique des algues brunes (Peters *et al.*,

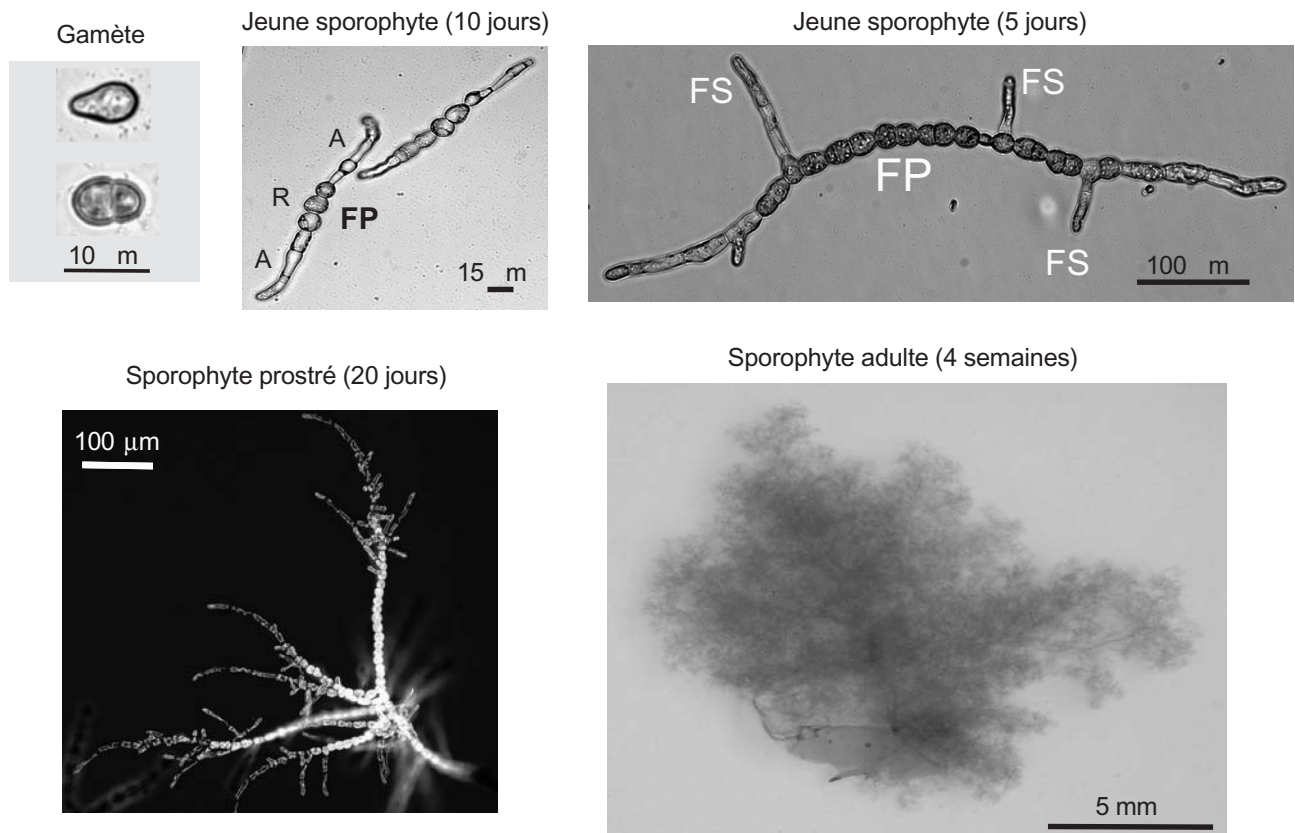


FIG. 7. – Morphologie d'un sporophyte précoce d'*Ectocarpus siliculosus*.

Le sporophyte se développe par divisions successives à partir d'un zygote ou d'un gamète (parthénogenèse). Dans un premier temps, ces divisions s'effectuent dans un seul axe de croissance, générant un filament principal (ou primaire, FP), composé de deux types cellulaires, les cellules rondes (R) et les cellules allongées (A). Puis, tout en continuant sa croissance dans l'axe principal, le FP initie l'émergence de filaments secondaires (FS), par un changement de polarité des divisions cellulaires. Après une vingtaine de jours (en culture *in vitro*), la ramification du sporophyte a progressé, générant des axes dans de multiples directions, et produisant un organisme à architecture filamenteuse.

2004). Le séquençage de son génome a suivi et est aujourd'hui terminé (http://www.cns.fr/externe/Francais/Projets/Projet_KY/organisme_KY.html).

Cette algue développe une architecture filamenteuse. Son sporophyte se différencie en une partie prostrée attachée au substrat de croissance (Fig. 7), puis à partir de ce réseau de filaments, des filaments dressés peu branchés émergent (Ravanko, 1970).

Du fait d'une importante variabilité inter-individuelle de la morphologie, le développement d'*E. siliculosus* ne semble pas obéir à des règles strictes. Un schéma général de morphogénèse précoce du sporophyte d'*E. siliculosus* se dégage néanmoins, et les études menées dans notre laboratoire ont montré que le jeune sporophyte se caractérise par un certain nombre de constantes.

UNE SYMÉTRIE RADIALE APPROXIMATIVE

La croissance du filament primaire (FP) définit un premier axe, autour duquel des filaments secondaires (FS) émergent. En premier lieu, on distingue deux types cellulaires majeurs sur l'axe principal : des cellules rondes (R) et des cellules allongées (A). La proportion du nombre de chaque type varie entre les organismes, mais une analyse morphométrique détaillée montre que cette proportion est maintenue proche de 50/50 jusqu'au stade 20 cellules. D'autre part, leur position n'est pas constante entre individus. Une analyse probabiliste montre néanmoins, qu'au cours de la croissance du filament, les cellules R sont préférentiellement positionnées au centre du FP, alors que les cellules A sont aux extrémités (Fig. 8). Au cours de la phase de colonisation du milieu, les FS émergent (Fig. 7). L'observation de leur position montre qu'ils sont exclus des extrémités, et sont localisés préférentiellement dans une région assez large couvrant néanmoins la moitié centrale du FP (Fig. 9, courbe SFI-1). La position des cellules R sur le FP, cou-

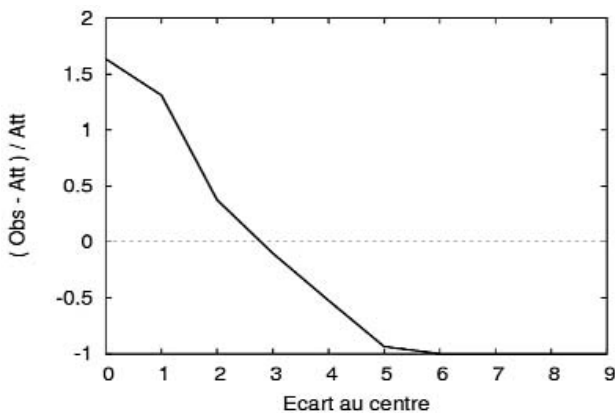


FIG. 8. – Position centrale des cellules rondes dans le filament primaire.

En abscisse : position des cellules rondes, déterminée comme la valeur absolue de la différence entre le nombre de cellules allongées de part et d'autre. En ordonnée : biais relatif entre l'effectif observé (Obs) et l'effectif attendu (Att) sous un modèle de probabilité uniforme de localisation du bloc de cellules rondes dans le filament primaire.

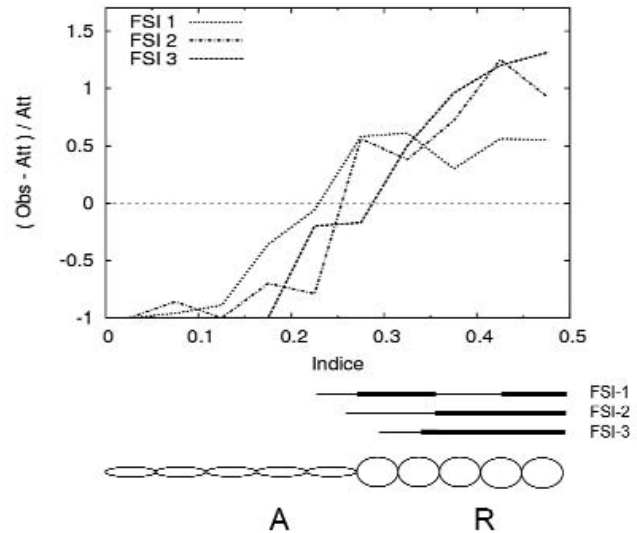


FIG. 9. – Mise en évidence du recentrage du 1^{er} filament secondaire.

La courbe représente le biais de position du 1^{er} filament secondaire (FSI) lors de son émergence (1) et de l'émergence des deux filaments secondaires suivants (2 et 3). En abscisse, indice de position (normalisé sur la longueur du filament primaire : de 0 à l'extrémité à 0,5 au centre); en ordonnée, biais statistique par rapport à un modèle aléatoire d'émergence, à probabilité uniforme le long du filament primaire : les valeurs positives indiquent une sur-représentation et les valeurs négatives une sous-représentation. Les lignes d'épaisseur variable montrent les indices sous-représentés (biais < 0 = pas de ligne), légèrement sur-représentés (0 < biais < 0,5 = ligne fine) et fortement sur-représentés (biais > 0,5 = ligne épaisse). Le schéma présente un demi-filament primaire typique, composé de cellules allongées (A) aux extrémités, et rondes (R) au centre.

plée à celle de l'émergence des FS, assure donc une symétrie radiale approximative.

UN AFFINEMENT PROGRESSIF DE LA SYMÉTRIE RADIALE

Si le premier FS n'émerge en général pas exactement au centre du FP, on constate au cours de l'apparition des FS suivants, que sa position se recentre relativement au FP (Fig. 9, courbes SFI-2 et SFI-3). Ce recentrage résulte en fait d'une croissance quasi-nulle au centre du FP. D'autre part, l'analyse des positions d'émergence relatives des trois premiers FS, par rapport à la position des deux autres, montre que des contraintes biologiques poussent les FS à émerger dans des zones du FP telles que la symétrie radiale est renforcée.

Ces résultats révèlent donc qu'au cours de la croissance du sporophyte d'*E. siliculosus*, des mécanismes intrinsèques interviennent pour recentrer sa symétrie radiale.

MÉCANISMES IMPLIQUÉS

Des expériences préliminaires indiquent que l'auxine pourrait jouer un rôle dans la structuration filamenteuse du sporophyte d'*E. siliculosus*. En effet, l'application d'auxine synthétique (acide naphthalène acétique) sur des gamètes en germination désorganise l'architecture

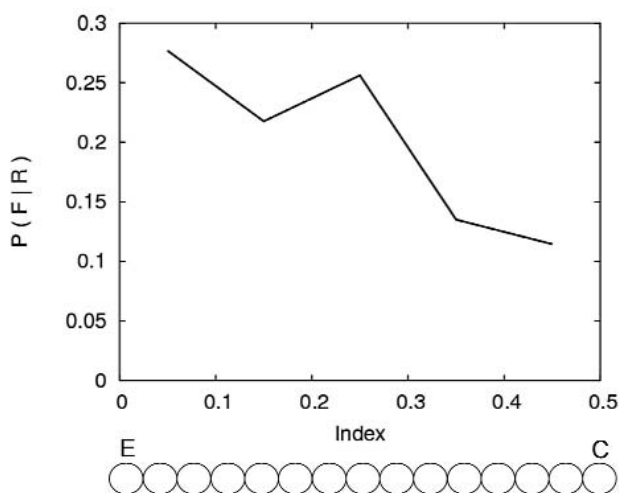


FIG. 10. – Relation entre position des cellules rondes et émergence des filaments secondaires (FS).

En abscisse, indice de position (cf. Fig. 9) sur le demi-filament primaire (représenté dessous : E = extrémité, C = centre du FP); en ordonnée, valeur proportionnelle à la probabilité d'émergence du 1^{er} FS sur une cellule si cette cellule est ronde. La courbe serait une droite horizontale si l'émergence préférentielle des FS dans la partie centrale du FP était entièrement explicable par la combinaison de deux éléments : 1) position centrale des cellules rondes et 2) émergence des FS plus fréquente sur les cellules rondes. La pente globalement négative montre que les FS sont soumis à une influence centrifuge qui équilibre partiellement ces deux facteurs.

du sporophyte avec un taux de cellules R supérieur à celui habituellement observé dans l'organisme, et une augmentation du nombre d'embranchements, en position ectopique sur le filament, rappelant le phénotype de certains mutants. D'autre part, une localisation *in situ* de l'auxine naturellement présente dans *E. siliculosus*, l'acide indole 3-acétique (AIA), (résultats du laboratoire de K. Ljung, Université de Umea, Suède), révèle une plus forte concentration de l'AIA dans les extrémités des filaments, par rapport au centre du filament, qui en semble dépourvu (résultats A. Le Bail, préliminaires).

Si l'auxine est distribuée selon un gradient régulier, l'imperfection de la symétrie radiale peut paraître étonnante. Une étude préliminaire sur la relation entre la position des FS et celle des cellules R semble indiquer que les FS auraient davantage tendance à émerger aux extrémités des filaments, si des cellules R y étaient présentes. Ceci n'étant pas le cas, ils sont « contraints » d'apparaître plutôt dans les régions centrales du filament, conformément aux observations (Fig. 10). Ceci indique que le sporophyte d'*E. siliculosus* (écotype 32) pourrait être le siège d'un conflit entre deux contraintes : 1) l'apparition préférentielle des FS sur des cellules rondes, qui sont majoritairement centrées, et 2) la tendance des FS à émerger loin du centre.

En conséquence, *E. siliculosus* illustre un cas d'organisme qui, malgré l'absence d'une symétrie préalable, se montre capable de « rectifier » ce patron au cours de son développement, pour tendre vers une symétrie radiale,

certes imparfaite et variable d'un individu à l'autre, mais néanmoins contrôlée.

Des mutants d'*E. siliculosus* présentant des altérations morphologiques ont été obtenus, et leurs phénotypes sont en cours d'examen. Les symétries sont perturbées pour bon nombre d'entre eux. Soit la symétrie centrale du filament primaire est totalement perdue, générant des tapis ou des cals cellulaires, soit la symétrie radiale est renforcée, avec plus de filaments secondaires émergeant au centre. De façon intéressante, ces mutants sont constitués principalement de cellules R. Le détail des comportements morphologiques de ces mutants devrait apporter des indications sur les mécanismes de contrôle du développement mis en œuvre chez *E. siliculosus*.

CONCLUSION

Cette revue présente les principales connaissances sur les axes et symétries les plus évidents et communs chez les végétaux. Des asymétries, plus rares ou plus discrètes, existent également. Par exemple, chez les plantes et contrairement aux animaux, l'asymétrie gauche-droite n'est pas beaucoup étudiée, sûrement parce qu'elle ne s'observe qu'essentiellement dans certains types de fleurs. La direction de contorsion des fleurs et la direction de déviation des organes de pollinisation dans des groupes présentant des fleurs énantiostyles (étamines pendant du côté opposé au style) présentent néanmoins des exemples d'asymétrie droite-gauche qui mériteraient une étude des mécanismes moléculaires sous-jacents (Endress, 2001).

Néanmoins, la comparaison des mécanismes de mise en place d'axes polarisés et de symétries radiales ou bilatérales connus chez les plantes terrestres, et de ceux supposés chez les algues brunes, semble d'ores et déjà indiquer que l'auxine jouerait dans ces deux groupes, pourtant éloignés phylogénétiquement, un rôle clé dans ces processus (Fig. 11). Les gènes impliqués ne sont pas connus chez les algues brunes. La caractérisation des mutants permettra de les identifier. Deux gènes d'*E. siliculosus*, induits par l'auxine, ont récemment été identifiés dans notre laboratoire, et leur caractérisation est en cours. La distance évolutive entre les algues brunes et les autres organismes filamenteux, tels que les mousses et les champignons ascomycètes, rend l'identification non seulement des mécanismes cellulaires, mais également des gènes impliqués dans ces processus, particulièrement attrayante.

Les asymétries, dues à la mise en place d'axes polarisés, assurent la fonctionnalité de l'organe. Cependant, ces asymétries nous sont en général macroscopiquement dissimulées par les symétries, qui satisfont davantage notre propension à la recherche d'esthétisme. La finalité morphologique des êtres vivants ne serait-elle donc pas de réussir ce subtil mélange ? Viser la symétrie la plus parfaite, pour plaire alentour et mieux dissimuler toutes les asymétries, qui assurent dans l'ombre le bon fonctionnement de l'organisme.

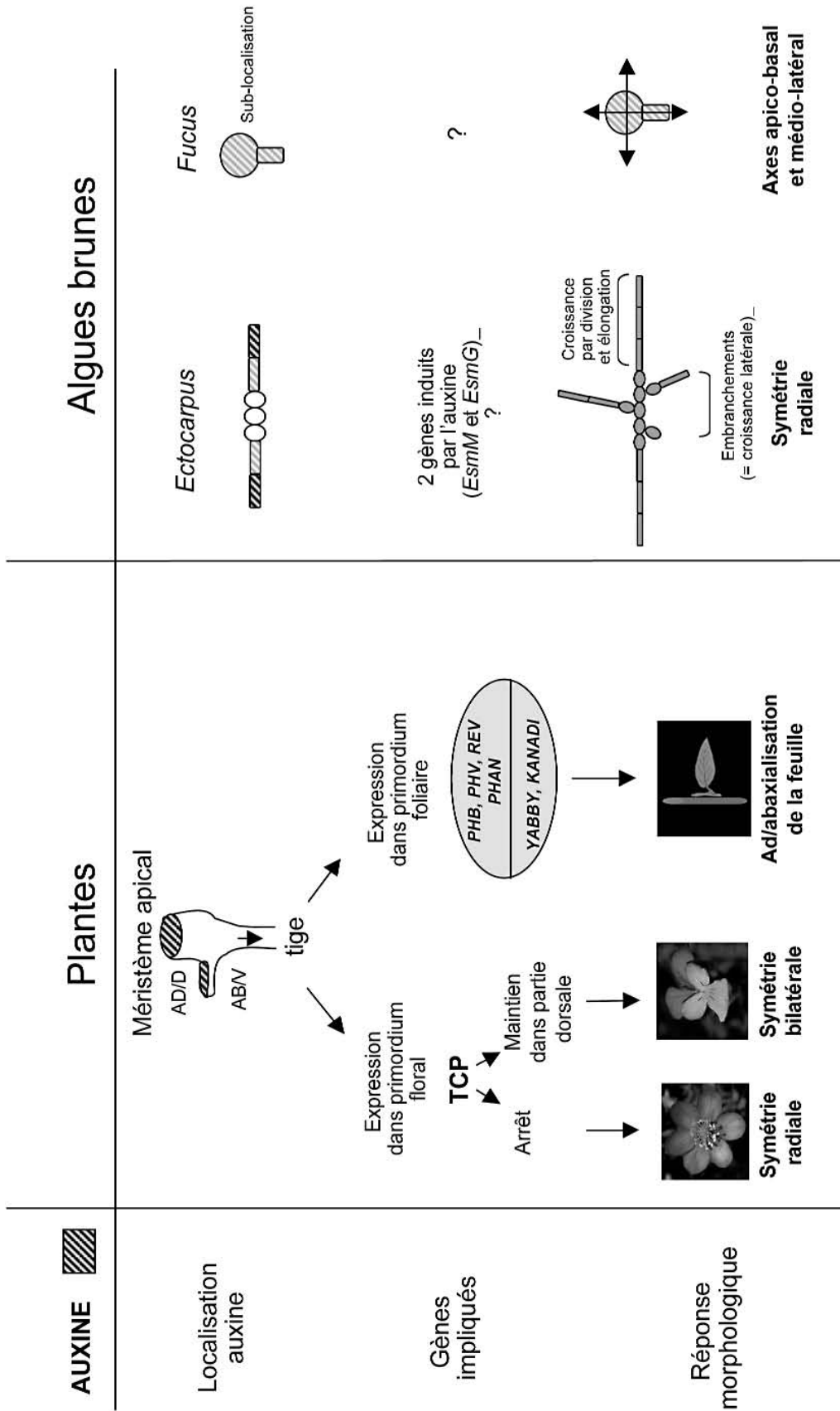


FIG. 11. – Comparaison des mécanismes impliqués dans symétries/asymétries entre plantes et algues brunes.

Chez les plantes, l'auxine est synthétisée principalement dans l'apex de la partie aérienne. Elle est véhiculée par transport polarisé jusqu'aux primordiums des organes latéraux, où elle s'accumule dans la partie dorsale, contrôlant la position de l'expression des gènes TCP (primordiums floraux) (Finlayson, 2007) ou des gènes à domaine HD-ZIP classe III tels que *PHABULOSA* ou des gènes de type *YABBY* (primordiums foliaires) (Nole-Wilson & Krizek, 2006). Chez l'algue brune *Fucus distichus*, de l'auxine a été détectée dans l'embryon (Basu *et al.*, 2002), mais sa localisation sub-cellulaire reste inconnue. Chez *Ectocarpus siliculosus*, la symétrie radiale pourrait être assurée par un gradient d'auxine aux concentrations les plus fortes aux extrémités des filaments (résultats du laboratoire). AD/D : adaxial/dorsal, AB/V : abaxial/ventral. La localisation de l'auxine est représentée par une zone à rayures noires.

BIBLIOGRAPHIE

- Almeida J. & Galego L., Flower symmetry and shape in *Antirrhinum*. *Int. J. Dev. Biol.*, 2005, 49, 527-537.
- Baldauf S. L., The deep roots of Eukaryotes. *Science*, 2003, 300, 1703-1706.
- Basu S., Sun H., Brian L., Quatrano R. L. & Muday G. K., Early embryo development in *Fucus distichus* is auxin sensitive. *Plant Physiol.*, 2002, 130, 292-302.
- Benkova E., Michniewicz M., Sauer M., Teichmann T., Seifertova D., Jurgens G. & Friml J., Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*, 2003, 115, 591-602.
- Berleth T. & Mattsson J., Vascular development: tracing signals along veins. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2000, 3, 406-411.
- Byrne M. E., Barley R., Curtis M., Arroyo J. M., Dunham M., Hudson A. & Martienssen R. A., *ASYMMETRIC LEAVES1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*, 2000, 408, 967-971.
- Byrne M. E., Shoot meristem function and leaf polarity: the role of class III *HD-ZIP* genes. *Plos. Genet.*, 2006, 2, 89.
- Carlsbecker A. & Helariutta Y., Phloem and xylem specification: pieces of the puzzle emerge. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2005, 8, 512-517.
- Citerne H. L., Pennington R. T. & Cronk Q. C., An apparent reversal in floral symmetry in the legume *Cadia* is a homeotic transformation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, 103, 12017-12020.
- Corellou F., Coelho S. M., Bouget F. Y. & Brownlee C., Spatial re-organisation of cortical microtubules *in vivo* during polarisation and asymmetric division of *Fucus* zygotes. *J. Cell Sci.*, 2005, 118, 2723-2734.
- Cubas P., Floral zygomorphy, the recurring evolution of a successful trait. *Bioessays*, 2004, 26, 1175-1184.
- Cubas P., Vincent C. & Coen E., An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*, 1999, 401, 157-161.
- Damerval C., Le Guilloux M., Jager M. & Charon C., Diversity and evolution of *CYCLOIDEA*-like *TCP* genes in relation to flower development in Papaveraceae. *Plant Physiol.*, 2007, 143, 759-772.
- Endress P. K., Evolution of floral symmetry. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2001, 4, 86-91.
- Eshed Y., Baum S. F. & Bowman J. L., Distinct mechanisms promote polarity establishment in carpels of *Arabidopsis*. *Cell*, 1999, 99, 199-209.
- Feng X., Zhao Z., Tian Z., Xu S., Luo Y., Cai Z., Wang Y., Yang J., Wang Z., Weng L., Chen J., Zheng L., Guo X., Luo J., Sato S., Tabata S., Ma W., Cao X., Hu X., Sun C. & Luo D., Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, 103, 4970-4975.
- Finlayson S. A., *Arabidopsis* TEOSINTE BRANCHED1-LIKE 1 regulates axillary bud outgrowth and is homologous to monocot TEOSINTE BRANCHED1. *Plant Cell Physiol.*, 2007, 48, 667-677.
- Fischer-Iglesias C., Sundberg B., Neuhaus G. & Jones A. M., Auxin distribution and transport during embryonic pattern formation in wheat. *Plant J.*, 2001, 26, 115-129.
- Franks R. G., Liu Z. & Fischer R. L., SEUSS and LEUNIG regulate cell proliferation, vascular development and organ polarity in *Arabidopsis* petals. *Planta*, 2006, 224, 801-811.
- Friml J., Benfey P., Benkova E., Bennett M., Berleth T., Geldner N., Grebe M., Heisler M., Hejatk J., Jurgens G., Laux T., Lindsey K., Lukowitz W., Luschnig C., Offringa R., Scheres B., Swarup R., Torres-Ruiz R., Weijers D. & Zazimalova E., Apical-basal polarity: why plant cells don't stand on their heads. *Trends Plant Sci.*, 2006, 11, 12-14.
- Gomez J. M., Perfectti F. & Camacho J. P., Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. *Am. Nat.*, 2006, 168, 531-545.
- Harrison C. J., Rezvani M. & Langdale J. A., Growth from 2 transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. *Development*, 2007, 134, 881-889.
- Howarth D. G. & Donoghue M. J., Phylogenetic analysis of the "ECE" (CYC/TB1) clade reveals duplications predating the core eudicots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, 103, 9101-9106.
- Hudson A., Development of symmetry in plants. *Annu. Rev. Plant Phys.*, 2000, 51, 349-370.
- Iino M., Toward understanding the ecological functions of tropisms: interactions among and effects of light on tropisms. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2006, 9, 89-93.
- Izhaki A. & Bowman J. L., *KANADI* and class III *HD-ZIP* gene families regulate embryo patterning and modulate auxin flow during embryogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19, 495-508.
- Jürgens G., Apical-basal pattern formation in *Arabidopsis* embryogenesis. *EMBO J.*, 2001, 20, 3609-3616.
- Kalisz S., Ree R. H. & Sargent R. D., Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *Trends Plant Sci.*, 2006, 11, 568-573.
- Kim J. I., Park J. E., Zarate X. & Song P. S., Phytochrome phosphorylation in plant light signaling. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 2005, 4, 681-687.
- Long J. A., Ohno C., Smith Z. R. & Meyerowitz E. M., *TOPLESS* regulates apical embryonic fate in *Arabidopsis*. *Science*, 2006, 312, 1520-1523.
- Mayer U., Ruiz R. A., Berleth T., Misera S. & Jürgens G., Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo. *Nature*, 1991, 353, 402-407.
- Nole-Wilson S. & Krizek B. A., *AINTEGUMENTA* contributes to organ polarity and regulates growth of lateral organs in combination with *YABBY* genes. *Plant Physiol.*, 2006, 141, 977-987.
- Ochando I., Jover-Gil S., Ripoll J. J., Candela H., Vera A., Ponce M. R., Martínez-Laborda A. & Micol J. L., Mutations in the microRNA complementarity site of the *INCURVATA4* gene perturb meristem function and adaxialize lateral organs in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2006, 141, 607-619.
- Palme K., Dovzhenko A. & Ditengou F. A., Auxin transport and gravitational research: perspectives. *Protoplasma*, 2006, 229, 175-181.
- Peters A. F., Marie D., Scornet D., Kloareg B. & Cock M., Proposal of *Ectocarpus siliculosus* (Ectocarpales, Phaeophyceae) as a model organism for brown algal genetic and genomics. *J. Phycol.*, 2004, 40, 1079-1088.
- Ravanko O., Morphological, developmental, and taxonomic studies in the *Ectocarpus* complex (Phaeophyceae). *Nova Hedwigia*, 1970, 20, 179-252.
- Rost T. L. & Bryant J. A., Root organization and gene expression patterns. *J. Exp. Bot.*, 1996, 47, 1613-1628.
- Scarpella E. & Meijer A. H., Pattern formation in the vascular system of monocot and dicot plant species. *New Phytol.*, 2004, 164, 209-242.
- Scheres B. & Berleth T., Root development: new meanings for root canals? *Curr. Opin. Plant Biol.*, 1998, 1, 32-36.
- Schneeberger R., Tsiantis M., Freeling M. & Langdale J. A., The *ROUGH SHEAT2* gene negatively regulates homeobox gene expression during maize leaf development. *Development*, 1998, 125, 2857-2865.
- Sun Y., Zhou Q., Zhang W., Fu Y. & Huang H., *ASYMMETRIC LEAVES1*, an *Arabidopsis* gene that is involved in the control of cell differentiation in leaves. *Planta*, 2002, 214, 694-702.
- Thellier M., Le Sceller L., Norris V., Verdus M. C. & Ripoll C., Long-distance transport, storage and recall of morphogenetic information in plants. The existence of a sort of primi-

- tive plant “memory”. *C. R. Acad. Sci. III-Vie*, 2000, 323, 81-91.
- Theissen G., Evolutionary developmental genetics of floral symmetry: the revealing power of Linnaeus’ monstrous flower. *Bioessays*, 2000, 22, 209-213.
- Todd P., Klaus D. M., Stodiek L.S., Smith J. D., Staehelin L. A., Kacena M., Manfredi B. & Bukhari A., Cellular responses to gravity: extracellular, intracellular and in-between. *Adv. Space Res.*, 1998, 21, 1263-1268.
- Waites R. & Hudson A., *PHANTASTICA*, a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majors*. *Development*, 1995, 121, 2143-2154.
- Waites R., Selvadurai H. R., Olivier I. R. & Hudson A., The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorsoventrality of lateral organs in *Antirrhinum*. *Cell*, 1998, 93, 779-789.
- Weijers D., Schlereth A., Ehrismann J. S., Schwank G., Kientz M. & Jurgens G., Auxin triggers transient local signaling for cell specification in Arabidopsis embryogenesis. *Dev. Cell.*, 2006, 10, 265-270.
- Zazimalova E., Krecek P., Skupa P., Hoyerova K. & Petrasek J., Polar transport of the plant hormone auxin – the role of PIN-FORMED (PIN) proteins. *Cell Mol. Life Sci.*, 2007, 64, 1621-1637.
- Zgurski J. M., Sharma R, Bolokoski D. A. & Schultz E. A., Asymmetric auxin response precedes asymmetric growth and differentiation of *asymmetric leaf 1* and *asymmetric leaf 2* Arabidopsis leaves. *Plant Cell*, 2005, 17, 77-91.
-