



**HAL**  
open science

## Les fructanes protègent les cellules contre les sécheresses modérées et intenses

Marie-Pascale Prud'Homme, Marine Zwicke, Catherine Picon-Cochard,  
Florence Volaire, Annette Morvan-Bertrand

### ► To cite this version:

Marie-Pascale Prud'Homme, Marine Zwicke, Catherine Picon-Cochard, Florence Volaire, Annette Morvan-Bertrand. Les fructanes protègent les cellules contre les sécheresses modérées et intenses. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. 223 p. hal-01233908

**HAL Id: hal-01233908**

**<https://hal.science/hal-01233908v1>**

Submitted on 25 Nov 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

16-17 novembre 2015 - Poitiers

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie  
(métaprogramme ACCAF)

# ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Coordinateurs : Jean-Louis Durand, Jérôme Enjalbert, Laurent Hazard,  
Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire



# LES FRUCTANES PROTÈGENT LES CELLULES CONTRE LES SÉCHERESSES MODÉRÉES ET INTENSES

## FRUCTANS PROTECT CELLS AGAINST MODERATE AND INTENSE DROUGHT

Marie-Pascale Prud'homme<sup>1,2,3</sup>, Marine Zwicke<sup>4</sup>, Catherine Picon-Cochard<sup>4</sup>,  
Florence Volaire<sup>5</sup>, Annette Morvan-Bertrand<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> Normandie Université, France, <sup>2</sup> UCBN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032 Caen, France, <sup>3</sup> Inra, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France, <sup>4</sup> Inra, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, 5 chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand, France, # nouvelle adresse. Inra, UMR 1402, Ecologie fonctionnelle et Ecotoxicologie des Agroécosystèmes, 10 route de Saint-Cyr, F-78026 Versailles Cedex, France, <sup>5</sup> Inra, USC 1338, UMR 5175, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Université de Montpellier – Université Paul Valéry – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, France

### RÉSUMÉ

Les fructanes, polymères solubles de fructose, ne représentent pas seulement une réserve carbonée mais participent aussi à la résistance des plantes vis-à-vis de contraintes telles que la sécheresse. Cette étude, menée sur des espèces prairiales plus ou moins résistantes à la sécheresse, teste l'hypothèse selon laquelle les fructanes contribuent à cette résistance en protégeant les structures membranaires des méristèmes foliaires et du système racinaire, lors de la déshydratation. Six espèces prairiales natives de prairies de moyenne montagne (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) et un cultivar méditerranéen (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) ont été cultivés en conditions semi-contrôlées en monoculture avant d'être soumis à une période de sécheresse pendant 50 jours. Chez les espèces les plus résistantes, les teneurs en saccharose et en fructanes sont peu affectées, voire augmentent, tandis que chez les espèces les plus sensibles, les teneurs en saccharose augmentent et celles des fructanes diminuent. En considérant l'ensemble des populations, la stabilité membranaire des méristèmes foliaires et des racines est corrélée positivement avec la teneur en fructanes. Ce résultat corrobore pour la première fois *in vivo* le rôle protecteur des fructanes vis-à-vis des membranes. Cette contribution au maintien de l'intégrité membranaire est cruciale pour la survie des plantes sous sécheresse intense.

## ABSTRACT

Fructans are soluble polymers of fructose which represent the main carbohydrate reserve in Poaceae and Asteraceae species of temperate grasslands. They contribute also to drought resistance. The present study aimed to test the hypothesis that fructans have a direct protective effect towards membranes. Monocultures of six native perennial species from upland grasslands species (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) and one Mediterranean drought-resistant cultivar (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) were grown under semi-controlled conditions and subsequently submitted to drought (50 days of withholding water). In the most resistant species, fructan and sucrose levels were stable or increased during drought, while the most sensitive species accumulated sucrose and mobilized fructans. Considering all populations, cell membrane stability in leaf meristems and in roots was positively correlated with fructan content. This result corroborates for the first time *in vivo* the protective role of fructans in membrane stabilization, which is crucial for plant survival under severe drought.

## INTRODUCTION

Les fructanes sont des polymères de fructose, produits par 15 % des végétaux supérieurs incluant des Poacées et des Astéracées prairiales (Chatterton *et al.*, 1989 ; Jensen *et al.*, 2014 ; Wilson *et al.*, 2001). Produits à partir du saccharose, ils comportent une molécule de glucose. Ils se distinguent par leur degré de polymérisation (DP), la position de leur molécule de glucose (interne ou terminale), la nature de la liaison *O*-glycosidique entre les molécules de fructose ( $\beta(2,1)$  ou  $\beta(2,6)$ ) et l'existence ou non de branchements. Ces molécules solubles ne correspondent pas seulement à une réserve carbonée. Elles participent aussi à la résistance des plantes vis-à-vis de contraintes abiotiques telles que la sécheresse (Livingston *et al.*, 2009). En effet, des plantes transgéniques devenues capables de synthétiser des fructanes (tabac, betterave) (Pilon-Smits *et al.*, 1995, 1999 ; Bie *et al.*, 2012) tolèrent mieux le stress hydrique.

En plus de représenter une source de carbone mobilisée lors de la réhydratation pour la reprise de croissance (Thomas, 1991 ; Amiard *et al.*, 2003), et de contribuer à l'abaissement du potentiel osmotique, les fructanes seraient aussi des osmoprotectants. Il a été montré *in vitro* qu'ils interagissent directement avec les groupements hydrophiles des lipides membranaires en établissant des liaisons hydrogène, ce qui empêche la membrane d'opérer une transition de phase et donc d'être dénaturée (Vereyken *et al.*, 2001, 2003). Des études menées sur des liposomes par l'équipe de DK Hinchu montrent

que la stabilisation des membranes dépend de la concentration en glucides et de leur nature, les fructanes étant plus efficaces que les RFOs (Raffinose Family Oligosaccharides) ou les glucanes (Hincha *et al.*, 2006). Parmi les fructanes, leur capacité à stabiliser les membranes dépend de leur taille, de leur structure et du mélange hauts DP/faibles DP (Hincha *et al.*, 2006, 2007). La teneur et la composition en fructanes sont donc des traits fonctionnels à prendre en compte dans les études relatives aux mécanismes de résistance à la sécheresse.

Aucune étude menée *in vivo* n'a encore mis en évidence de lien entre fructanes et stabilité membranaire. Les études menées par Volaire et Lelièvre (1997, 2011) sur différentes populations et variétés de dactyle, qui se distinguent par leur niveau de résistance à la sécheresse, suggèrent l'existence de ce lien. En effet, elles montrent d'une part qu'une meilleure tolérance à la déshydratation est associée au maintien de la stabilité membranaire et d'autre part que plus la proportion de fructanes de haut DP est importante dans les méristèmes foliaires, meilleure est la survie après une sécheresse estivale.

Pour anticiper les effets du changement climatique sur les espèces prairiales tempérées et aider à la sélection d'espèces ou d'écotypes adaptés à la sécheresse, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les fructanes contribuent à la résistance à la sécheresse en agissant sur l'intégrité membranaire des méristèmes foliaires et aussi sur celle des racines.

Cette étude a pu se faire grâce à l'opportunité offerte par le projet Climagie de mener une collaboration entre le CEFE (F. Volaire), l'UREP (C. Picon-Cochard) et EVA (A. Morvan-Bertrand et MP Prud'homme), ayant respectivement des compétences reconnues sur la sécheresse, le système racinaire et le métabolisme des fructanes des espèces prairiales. L'étude a été menée dans le cadre de la thèse de M. Zwicke (2013).

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

Six espèces prairiales natives de prairies de moyenne montagne (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratensis*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*) et un cultivar méditerranéen (*Dactylis glomerata* cv *Medly*) ont été cultivés en conditions semi-contrôlées en monoculture dans des grands tubes (1,5 m) en PVC remplis de sol. Les plantes ont été soumises à une période de sécheresse par un arrêt d'irrigation et une interception des précipitations pendant 50 jours. Les teneurs en fructanes et en saccharose ont été mesurées dans les méristèmes foliaires, dans les racines et dans les organes de réserve (pivot, stolon, rhizome) au début du traitement (jour 0), et après 20 et 50 jours de traitement correspondant respectivement à une sécheresse modérée et à une sécheresse sévère. Les stabilités membranaires des méristèmes foliaires et des racines ont

été mesurées chez des plantes irriguées et chez des plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation (Zwicke *et al.*, 2015).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

La mesure du pourcentage de tissus verts réalisée 15 jours après la réhydratation a permis de classer les espèces selon leur degré décroissant de survie à la sécheresse : *To*, *Md*, *Dg*, *Tf*, *Pp*, *Fa* et *Pt* (figure 1).

Le niveau et l'évolution des teneurs en fructanes et en saccharose dans les méristèmes foliaires (figure 1A-G) et les racines (figure 1H-N) au cours de la sécheresse modérée (0-20 jours) puis de la sécheresse sévère (20-50 jours) varient selon les espèces étudiées.

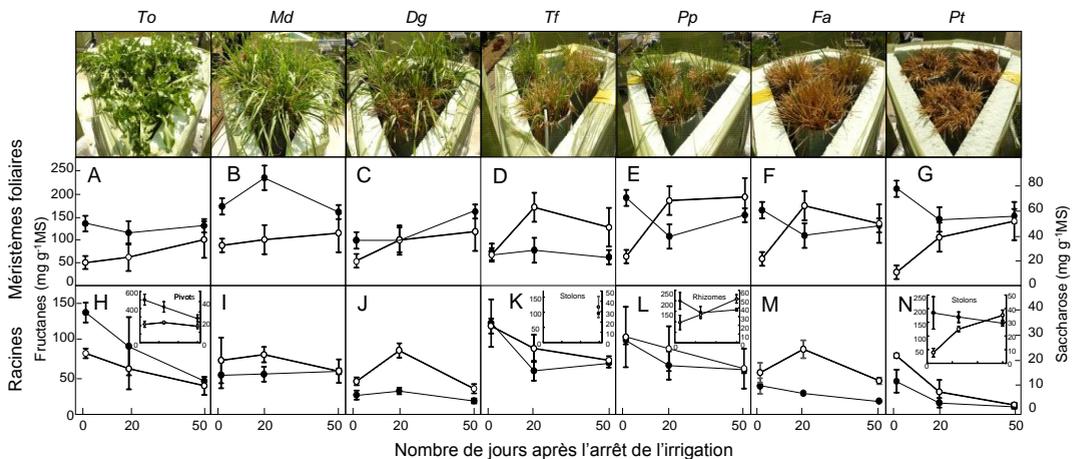


Figure 1 : évolution des teneurs en fructanes (ronds noirs ; échelles de gauche) et en saccharose (rond blanc ; échelles de droite) dans les méristèmes foliaires (A-G) et les racines (H-N) chez les sept populations de plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation. Les teneurs en fructanes et saccharose dans les pivots racinaires (encart H), les stolons (encart K, N) ou les rhizomes (encart L) sont indiquées pour *To*, *Tf*, *Pp* et *Pt*. Les valeurs correspondent à la moyenne  $\pm$  l'erreur standard ( $n=3$ ). *To*: *Taraxacum officinale*; *Md*: *Dactylis glomerata* cv Medly; *Dg*: *Dactylis glomerata*; *Tf*: *Trisetum flavescens*; *Pp*: *Poa pratensis*; *Fa*: *Festuca arundinacea*; *Pt*: *Poa trivialis*. Les photos de chaque population ont été prises deux semaines après la réhydratation.

Chez les espèces les plus résistantes (*To*, *Md*, *Dg*), les teneurs en saccharose et en fructanes des méristèmes foliaires sont peu affectées, voire augmentent (cas des teneurs en fructanes de *Md*) pendant les 20 premiers jours de traitement correspondant à une sécheresse modérée tandis que chez les espèces les plus sensibles (*Pp*, *Fa*, *Pt*), les teneurs en saccharose augmentent et les teneurs en fructanes diminuent. Dans les racines et les organes de réserve, les teneurs en fructanes sont stables chez les espèces les plus résistantes (*To*, *Md*, *Dg*) pendant le stress hydrique modéré alors qu'elles tendent à diminuer chez les espèces les plus sensibles.

Pendant le stress sévère, les teneurs en fructanes et en saccharose sont généralement stables dans les méristèmes foliaires. Dans les racines, les teneurs en fructanes sont stables alors que les teneurs en saccharose tendent à diminuer, sauf dans les rhizomes de *Pp* et les stolons de *Pt* qui accumulent du saccharose pendant toute la durée du stress. Ces résultats suggèrent que le maintien voire l'augmentation des teneurs en fructanes pourrait contribuer à la meilleure résistance à la sécheresse.

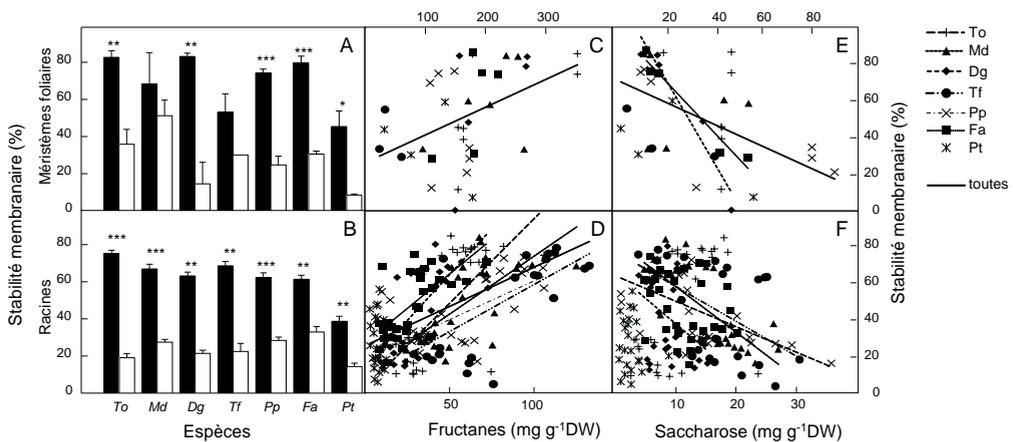


Figure 2: A, B : stabilité membranaire mesurée dans les méristèmes foliaires (A) et les racines (B) chez les sept populations de plantes soumises à 50 jours d'arrêt d'irrigation (barres blanches) ou continuellement irriguées (barres noires). Les valeurs correspondent à la moyenne ± l'erreur standard (n=3). Les étoiles indiquent les différences significatives entre les plantes irriguées et non irriguées : \* P ≤ 0.05 ; \*\* P ≤ 0.01 ; \*\*\* P ≤ 0.001. C-F : Corrélation entre la stabilité membranaire et la teneur en saccharose (C, E) ou en fructanes (D, F) dans les méristèmes foliaires (C, E) ou dans les racines (D, F) des plantes irriguées ou non irriguées pendant 50 jours. Pour les racines, les analyses ont été réalisées à cinq profondeurs (0-15 ; 15-30 ; 30-40 ; 40-90 et 90-150 cm). Les lignes indiquent des corrélations significatives (\* P ≤ 0.05) soit pour l'ensemble des populations (ligne pleine) ou pour une population (ligne pointillée). To : *Taraxacum officinale* ; Md : *Dactylis glomerata* cv Medly ; Dg : *Dactylis glomerata* ; Tf : *Trisetum flavescens* ; Pp : *Poa pratensis* ; Fa : *Festuca arundinacea* ; Pt : *Poa trivialis*.

Au cours de la sécheresse, la diminution de la stabilité membranaire est variable selon les espèces et selon les tissus (figure 2 AB). C'est dans les méristèmes foliaires de l'écotype méditerranéen de dactyle (*Md*) que la stabilité membranaire diminue le moins. Les larges gammes de teneurs en sucres et de stabilité membranaire observées sur l'ensemble des espèces ont permis de tester les corrélations entre ces deux paramètres dans les différents tissus (figure 2 CEDF). Pour toutes les espèces à l'exception de la plus sensible (*Pt*), la stabilité membranaire et la teneur en fructanes dans les racines sont corrélées positivement alors que les corrélations mises en évidence (*Md*, *Dg*, *Pp*, *Tf*) entre stabilité membranaire et teneur en saccharose sont négatives. En considérant l'ensemble des populations, la stabilité membranaire des méristèmes foliaires est corrélée positivement avec la teneur en fructanes et négativement avec celle du saccharose.

Ce résultat corrobore pour la première fois *in vivo* le rôle protecteur des fructanes vis-à-vis des membranes.

## CONCLUSION

Pour résister et survivre à la sécheresse, les plantes développent différentes stratégies qui leur permettent d'éviter, d'ajourner ou de tolérer le stress (Verslues *et al.*, 2006). Parmi les stratégies qui leur permettent d'ajourner ou tolérer le stress, les sucres solubles jouent un rôle important et reconnu, en qualité d'osmolytes vacuolaires, de composés compatibles cytoplasmiques, d'osmoprotectants et de réserve carbonée mobilisable lors de la réhydratation. La présente étude montre pour la première fois *in vivo* le rôle déterminant des fructanes comme osmoprotectants. Des études réalisées sur vacuoles isolées ont montré que les fructanes sont localisés dans ce compartiment cellulaire (Wagner *et al.*, 1983). Ils protégeraient donc le tonoplaste. Dans des conditions de stress hydrique provoquées par le gel, des fructanes ont été retrouvés dans la paroi chez l'avoine (Livingston et Henson, 1998). S'il s'avère qu'en réponse à la sécheresse, les fructanes se retrouvent dans la paroi, ce qui à notre connaissance n'a pas encore été testé, ils pourraient alors aussi protéger la membrane plasmique.

## BIBLIOGRAPHIE

- Amiard V., Morvan-Bertrand A., Billard J.P., Huault C., Keller F. and Prud'homme M.P. 2003. Fructans, but not the sucrosyl-galactosides, raffinose and loliose, are affected by drought stress in perennial ryegrass. *Plant Physiology* 132: 2218-2229.
- Bie X., Wang K., She M., Du L., Zhang S., Li J., Gao X., Lin Z. and Ye X. 2012. Combinational transformation of three wheat genes encoding fructan biosynthesis enzymes confers increased fructan content and tolerance to abiotic stresses in tobacco. *Plant Cell Report* 31:2229-2238.
- Chatterton N.J., Harrison P., Bennett J.H. and Asay K.H. 1989. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperatures. *Journal of Plant Physiology* 134: 169-179.
- Hincha D.K., Livingston D.P., Premakumar R., Zuther H., Obel N., Cacela C. and Heyer A. 2007. Fructans from oat and rye: composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica and Biophysica Acta* 1768: 1611-1619.
- Hincha D.K., Popova A.V. and Cacela C. 2006. Effects of sugars on the stability and structure of lipid membranes during drying. In: A. Leitmannova Liu (Ed.), *Advances in planar lipid bilayers and liposomes*, vol. 3, Elsevier, Amsterdam, pp. 189-217.
- Jensen K.B., Harrison P., Chatterton N.J., Bushman B.S. and Creech J.E. 2014. Seasonal trends in non structural carbohydrates in cool- and warm-season grasses. *Crop Science* 54: 2328-2340.
- Pilon-Smits EAH., Ebskamp MJM., Paul M.J., Jeuken MJW., Weisbeek P.J. and Smeekens SCM. 1995. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiology* 107: 125-130.
- Pilon-Smits EAH., Terry N., Sears T. and van Dun K. 1999. Enhanced drought resistance in fructan-producing sugar beet. *Plant Physiology and Biochemistry* 37: 313-317.
- Livingston DPIII, Henson CA. 1998. Apoplastic sugars, fructans, fructan exohydrolase, and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. *Plant Physiology* 116: 403-408.
- Livingston D.P., Hincha D.K. and Heyer A.G. 2009. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Science* 66: 2007-2023.
- Thomas H. 1991. Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering. *New Phytologist* 118: 35-48.
- Vereyken I.J., Chupin V., Demel R.A., Smeekens S.C., de Kruijff B. 2001. Fructans insert between the headgroups of phospholipids. *Biochimica and Biophysica Acta* 1510: 307-320.
- Vereyken I.J., Chupin V., Hoekstra F.A., Smeekens S.C., de Kruijff B. 2003. The effect of fructan on membrane lipid organization and dynamics in the dry state. *Biophysical Journal* 84: 3759-3766.
- Verslues P.E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J. and Zhu JK. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45: 523-539.

Volaire F. and Lelièvre F. 1997. Production, persistence, and water-soluble carbohydrate accumulation in 21 contrasting populations of *Dactylis glomerata* L. subjected to severe drought in the south of France. *Australian Journal of Agricultural Research* 48: 933-944.

Volaire F. and Lelièvre F. 2001. Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* 229: 225-234.

Wagner W., Keller F. and Wiemken A. 1983. Fructan metabolism in cereals: induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 112: 359-372.

Wilson R., Kachman S. and Martin A. 2001. Seasonal changes in glucose, fructose, sucrose, and fructans in the roots of dandelion. *Weed Science*, 49: 150–155.

Zwicke M. 2013. Impacts d'une canicule sécheresse sur le fonctionnement et la structure des communautés végétales de l'écosystème prairial. Doctorat de l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 304pp.

Zwicke M., Picon-Cochard C., Morvan-Bertrand A., Prud'homme M.P. and Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* (sous presse) doi:10.1093/aob/mcv037.