**Physiologie Cellulaire et Moléculaire du Transport**

**chez es Plantes - Partie I**

**Chapitre I - Les Hormones Végétales (Phytohormones)**

**Généralités**

La notion d’hormone (du grec hormao : exciter le terme fait son apparition en 1905) s’applique à des substances organiques biologiquement actives et fait intervenir 3 idées essentielles :

1. activité à de très faibles concentrations (aucun rôle énergétique ni nutritif),

2. synthèse par l’organisme lui-même,

3. transport du site de synthèse au site d’action où elle influence spécifiquement des cellules cibles.

***Hormones végétales*** : composés organiques synthétisés par la plante, qui, à de très faibles concentrations, ont une action sur le métabolisme et le développement généralement dans des tissus différents du lieu de production.

Les hormones végétales comme les hormones animales sont impliquées dans les communications intercellulaires.

Certaines substances qui ont des effets analogues à ceux des hormones mais qui ne sont pas synthétisées par les végétaux sont appelées régulateurs de croissance. Ce sont généralement des substances chimiques de synthèse qui sont abondamment utilisées en agriculture et horticulture.

Les hormones végétales tout en présentant un certain nombre de points communs avec les hormones animales s’en distinguent sous différents aspects :

- Molécules de faibles PM < 500 lié aux difficultés de translocation de cellules à cellules

- Structures chimiques généralement différentes à l’exception des brassinostéroïdes voisins des stéroïdes animaux.

- Produites dans différentes régions de l’organisme (même si une zone de production majoritaire est fréquente) et active à la fois au lieu de synthèse et à distance. Ceci à la différence des hormones animales, où la distinction site de production (ex : glande endocrine) et site d’action est plus claire.

- Enfin les hormones végétales agissent fréquemment de façon additive, antagoniste, ou en synergie sur divers phénomènes physiologiques (action moins ciblée que les hormones animales).

Ce dernier point met l’accent sur la difficulté des études d’hormonologie végétale. Une hormone n’agit généralement pas seule sur un phénomène mais en présence d’autres hormone qui agissent dans le même sens ou en sens contraire (auxine/cytokinines).

A l’heure actuelle, on connaît donc 6 types d’hormones végétales pour lesquels on peut distinguer :

Des hormones stimulatrices (qui induisent ou stimulent un phénomène physiologique) :

- Auxines

- Gibberellines

- Cytokinines

- Brassinostéroïdes

Pour ces hormones, on observe des familles de molécules actives.

En parallèle, on distingue des hormones à effets mixtes comme

- l’éthylène

- l’acide abcissique

Dans ce cas, une seule structure active a été identifiée.

D’autres molécules à rôle de « médiateur chimiques » chez les végétaux comme les polyamines, le jasmonate, le salicylate, les oligosaccharides …n’ont pas encore obtenu le statut d’hormone végétale vraie.

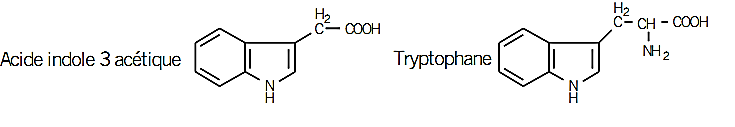
**1. Les auxines**

***Nature chimique des auxines :***

Le tryptophane est un précurseur de l’AIA.

*\*Auxines naturelles* : il s’agit de structure à noyau indole très voisine de l’AIA (Acide Indol Acétique).

Il faut cependant noter que la plupart de ces substances sont impliquées dans les voies de synthèse de l’AIA, en tant qu’intermédiaires, et il n’est pas clairement établi si elles ont une action auxinique par elles-mêmes ou si leur effet résulte de leur conversion rapide en AIA lors du test biologique (effet de précurseurs).



*\*Auxines de synthèse* : il s’agit de molécules qui miment les effets des auxines naturelles. Ce sont généralement des structures de type indolique ou bien :

- de type phénoxycarboxylique

- de type naphtalène acétique

- de type benzoïque

Parmi les auxines d’origine synthétique les fréquemment utilisées, l’acide indole-3-butyrique (AIB), l’acide naphtalène acétique (NAA) et l’acide 2,4 dichlorophénoxyacétique (2,4D), qui, à de fortes concentrations sont utilisées comme herbicide (effet hyperauxinique toxique car la molécule qui n’est pas dégradée s’accumule).

***Répartition et évolution dans la plante :***

Initialement caractérisée dans les coléoptiles de graminées, l’AIA et les autres auxines semblent présentes chez toutes les plantes vasculaires. Chez les formes végétales inférieures

(Bryophytes, algues, champignons), la répartition et l’action biologique sont très limitées.

Chez les plantes, les sites de synthèse maximum sont souvent les sites d’accumulation (apex, jeunes feuilles), mais il faut aussi noter comme nous le verrons plus loin que l’AIA à un transport polarisé qui conduit à sa migration de l’apex vers la base.

D’une manière générale, les racines sont plus pauvres en auxine que les parties aériennes (les concentrations dans les tissus végétaux varient de 10 à 300 µg/kg matériel frais).

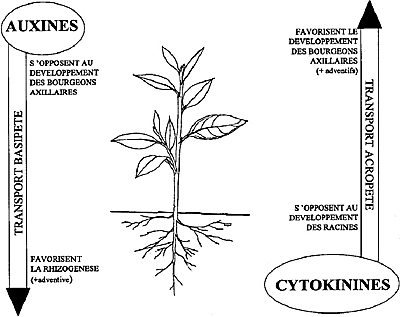
***Rôles des auxines :***

L’auxine intervient sur :

▫ Division ≡ cambium.

▫ Elongation ≡ action typique sur les coléoptiles.

▫ Différenciation ≡ action rhizogéne classique en interaction avec les cytokinines.



L’effet sur le grandissement cellulaire est classique. Il est à noter :

**1.** que généralement l’auxine est sans effet lorsqu’on l’apporte sur des apex de plantes intactes. La plante disposant alors de ses centres producteurs d’auxines aurait une concentration optimale et un apport exogène est sans influence. En revanche l’auxine est active sur les tiges dont les apex ont été décapités ou sur des parties isolées d’organes.

**2.** que la sensibilité des différents organes varie considérablement :

Tiges 10-6 M

Racines 10-10 M

Au-delà de ces concentrations, l’auxine exerce un effet inhibiteur sur la croissance – effet hyperauxinique.

L’auxine intervient dans des phénomènes plus complexes à l’échelle de la plante entière faisant intervenir des interactions entre différentes hormones et dont nous reparlerons : rôle dans la dominance apicale, l’abscission ou le retard de sénescence.

* élongation cellulaire : relâche de liaisons disulfure entre les protéines « d'extensine » = HRGP (hydroxyproline rich glycoprotein), au sein des parois, donc augmentation de l'élasticité ;
* prolifération cellulaire : l'AIA augmente le nombre de cellules au niveau des zones de différenciation (= cambium) Þ croissance en épaisseur des tiges ou racines ;
* croissance des fruits : graines en formation Þ AIA Þ croissance du fruit ; en arboriculture, des pulvérisations permettent d'obtenir des fruits parthénocarpiques (tomates, fraises).
* abscission : une pulvérisation d'AIA peut retarder l'apparition de la zone d'abscission. Plus que la quantité, ce serait le rapport AIA /ABA qui serait important ;
* synthèse de nucléotides : AIA ­ ARNm ; aspect régulateur fin : l'action se fait pour des protéines précises, mais est lié à de nombreuses influences : ce ne sont pas toujours les mêmes gènes qui sont activés, en fonction du stade de développement, des conditions extérieures (interaction génome - environnement). Cet aspect est caractéristique des phytohormones : l'action ne se fait pas selon les mêmes modalités que dans le cas des hormones animales.

Par ailleurs, on a pu également montrer que l’embryon et l’albumen tissu de réserve de la graine produisaient de l’AIA au cours de leur formation.

On peut ainsi observer l’obtention de fruits sans pollinisation ni fécondation par simple application d’AIA sur la fleur femelle (Tomates, Figue), on obtient alors des fruits sans graines : parthénocarpiques.

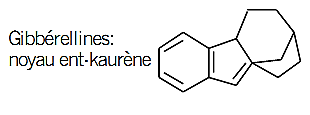
**2. Les gibbérellines**

Les gibbérellines constituent un deuxième groupe de substances de croissance qui paraissent actuellement avoir une importance aussi grande que les auxines dans le développement de la plante.

Si les premières observations relatives à la découverte de l’auxine étaient liées à une réponse physiologique normale de la plante (les tropismes), les gibbérellines ont été mises en évidence à la suite de l’observation d’un fonctionnement pathologique. Elles ont en effet été caractérisées à la suite de l’étude d’une maladie du riz (*Gibberella :* champignon provoquant l’élongation de la tige du riz, entraînant la verse ‘propagation’).

***Nature Chimique et Diversité des Gibbérellines Naturelles :***

Nous avons parlé de ces substances au pluriel car la caractérisation de la première gibbérelline GA3 a été suivie de la mise en évidence de nombreuses autres gibbérellines dans les tissus végétaux puisqu’on connaît plus d’une centaine de gibbérellines (130) à l’heure actuelle caractérisées chez les végétaux supérieurs et les champignons (certaines étant présentes dans les deux sources).



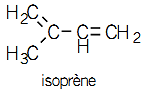
**Définition des gibbérellines :**

Substances synthétisées par les plantes possédant le squelette gibbane et actives vis-à-vis de tests biologiques spécifiques tels que la croissance de mutants nains (Maïs) ou la production d’αamylase par des albumens d’orge.

**Biosynthèse et Métabolisme des Gibbérellines :**

Les gibbérellines appartiennent au groupe des terpénoïdes : composés résultant de la condensation d’unités isoprène elles-mêmes provenant d’unités acétate.

Acétate isoprène terpènes (mono –sesqui – diterpènes)



**Les Gibbérellines dans la plante – Répartition- Transport :**

Les gibbérellines sont présentes chez toutes les plantes supérieures, elles sont synthétisées également par certains champignons.

Comme nous l’avons dit, on ne retrouve que quelques gibbérellines chez une espèce donnée, et les gibbérellines détectées varient selon le stade de développement.

On pense que les sites de synthèse sont les organes contenant les concentrations les plus élevées en gibbérellines, apex des tiges et des racines, jeunes feuilles, mais aussi embryon et tissu de réserve des graines en développement, fruits…

Les concentrations habituelles sont de 0,1 à 100 ng/g de tissu frais mais de 1 à 10 µg au niveau des graines.

Les gibbérellines ne présentent pas de transport polarisé à la différence de l’auxine.

Appliquées à un niveau quelconque de la plante, elles peuvent avoir des effets régulateurs sur toutes les autres parties. Elles ont été retrouvées dans la sève brute et la sève élaborée et leur vitesse de transport (5 cm/h) analogue à celle des sucres, laisse supposer qu’elles sont transportées passivement dans les flux de sève, dans le xylème et le phloème.

***Effets Physiologiques :***

Au niveau cellulaire comme les auxines, les gibbérellines ont à la fois une action sur la division, l’élongation et la différenciation. Parmi les effets observables on peut citer :

- L’action sur la croissance des tiges (au niveau des racines et feuilles on observe de très faibles réponses) – Cette action est particulièrement spectaculaire sur des :

1) Mutants nains qui dans la majorité des cas ont perdu la faculté de synthétiser des gibbérellines, par blocage génétique. Les retardants de croissance peuvent déterminer également un nanisme chez des espèces comme Chrysanthemum et leur effet est levé par apport de gibbérellines exogènes.

2) Espèces en rosette bisanuelles – choux, laitue dont les entre-nœuds sont très courts pendant la 1ère année de végétation et les feuilles sont accolées les unes aux autres.

Dans la nature, chez ces espèces les tiges s’allongent la deuxième année. Un traitement par les gibbérellines (0,1 mg / semaine) peut conduire rapidement à des croissances spectaculaires (3 m de haut). Cependant, les gibbérellines ont un effet sur la croissance de nombreuses plantes normales et intactes comme la Tomate (qui ne posséderaient donc pas des concentrations optimales pour leur croissance). Le plus souvent, on assiste à un accroissement des entre-nœuds existant par des phénomènes d’élongation essentiellement).

*Croissance des fruits :* Effet commun avec les auxines, mais les gibbérellines agissent sur des espèces pour lesquelles l’auxine n’a pas d’action (Rosacées, Pêcher, Pommier, Raisins). La parthénocarpie peut être obtenue avec des gibbérellines.

*Levée de dormance****:*** L’application de gibbérellines à des bourgeons dormants permet la levée de dormance et leur débourrement. Même effet sur la levée de dormance des graines.

*Initiation de la floraison****:*** Pour des espèces ayant des exigences photopériodiques ou de vernalisation pour fleurir, la transformation d’un méristème végétatif en méristème floral peut être obtenue dans de nombreux cas par application de gibbérellines.

**3. Les cytokinines**

La troisième catégorie d’hormones que nous abordons, les cytokinines présentent comme les précédentes AIA, gibbérellines des effets biologiques multiples mais l’effet initialement mis en évidence porte sur la division cellulaire, plus particulièrement sur la cytokinèse d’où le nom de cytokinines.

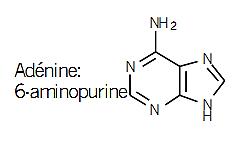
***Nature chimique :***

A côté de la kinétine d’autres substances synthétiques à activités cytokinine existent dont la plus connue est la benzyladénine disponible commercialement très utilisée en culture « in vitro ».

Des activités cytokinines ont été initialement caractérisées dans divers extraits végétaux : lait de noix de coco, extraits de divers fruits mais sans identification des structures actives.

**Biosynthèse – Métabolisme :**

La voie de Biosynthèse est très simple. Les cytokinines sont des adénines substituées, l’adénine est une base purique, constituant naturel des végétaux qui intervient dans la synthèse des acides nucléiques.



**Cytokinines dans la plante :**

Il est classiquement admis que les cytokinines sont produites de façon préférentielle dans les racines, bien que les embryons, les jeunes fruits, les bourgeons aient aussi une autonomie de production.

Elles sont présentes dans les racines en grande quantité et sont synthétisées à partir de précurseurs radioactifs.

On retrouve des cytokinines dans les exsudats racinaires de certaines plantes (Maïs).

Les feuilles sont dépendantes des racines pour la production de cytokinine.

Exemple : *Phaseolus vulgaris*, lorsque l’on sectionne une tige feuillée et si on la maintient en survie dans l’eau le taux de cytokinines diminue mais recommence à augmenter lors de la formation de racines adventives.

Les cytokinines seraient transportées dans le xylème. Appliquées de façon exogène au niveau des feuilles elles migrent peu.

*Division cellulaire* : Un des effets des cytokinines est de permettre la cytokinèse c'est-à-dire la formation d’une paroi transversale assurant la séparation de deux cellules filles. C’est en raison de cette action spécifique sur cette phase de la division cellulaire que le nom de cytokinine a été donné à ces hormones.

Il faut également remarquer que dans les conditions des essais biologiques, les cytokinines seules sont sans action sur la division cellulaire mais qu’elles ne peuvent agir qu’en présence d’auxine (synergie).

*Différenciation*: Les cytokinines permettent la différenciation de bourgeons sur des tissus en culture leur action est contrebalancée par celle des auxines qui favorisent la production de racines, la différenciation du tissu dépendant en fait de l’équilibre auxine/cytokinines.

En culture *in vitro* :

**AIA/CYT = 1** : Multiplication cellulaire mais pas de différenciation.

**AIA/CYT < 1** : Formation de pousses à partir d’une masse de cellules indifférenciées = caulogenèse.

**AIA/CYT >1** : Formation de racines = rhizogénèse.

\*L’équilibre entre ces deux régulateurs est un facteur fondamental du développement.

*Levée de dormance :* les semences de diverses graines Tabac, Laitue, voient leur germination stimulée par les cytokinines.

*Effet sur la mobilisation des métabolites :* MOTHES (1961) a découvert que des applications localisées de cytokinines à des feuilles entraînait une mobilisation de métabolites apportés de façon exogène des zones de dépôt vers la zone traitée ou une rétention de métabolites au niveau du traitement (sels minéraux – acides aminés).

**3. L’acide abscissique**

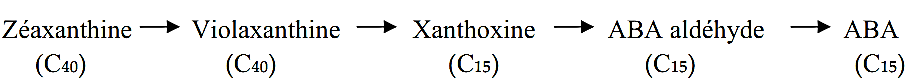
Des inhibiteurs de croissance ont depuis longtemps été caractérisés chez les plantes il s’agit souvent de composés phénoliques sécrétés ou excrétés souvent actifs après leur oxydation.

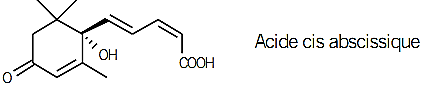
Ces composés sont impliqués dans les phénomènes d’allélopathie c'est-à-dire l’inhibition de croissance d’une plante par une autre plante à proximité.

Au-delà de ces phénomènes une substance à effet inhibiteur de la croissance qui a une répartition générale et une fonction hormonale est l’acide abcissique.

**Nature chimique –Biosynthèse :**

L’ABA est un sesquiterpène, molécule en C₁₅ résultant de l’association de 3 molécules d’isoprène.





**Effets physiologiques et mécanismes d’action :**

*Action sur la fermeture des stomates* : il s’agit d’un phénomène très important au plan physiologique puisqu’il permet de contrôler les pertes d’eau de la plante.

C’est un exemple de réponse rapide à une hormone de l’ordre de quelques minutes (lors de l’apport d’ABA exogène).

*Formation des graines et dormance* : L’ABA intervient comme nous le verrons ultérieurement dans le contrôle de l’expression de gènes qui correspondent à des protéines de réserve des graines et à des protéines permettant sans dommage la déshydratation des tissus (les déhydrines).

L’ABA est d’une manière générale un antagoniste des gibbérellines dans des phénomènes comme la dormance ou la production d’α-amylase par les cellules d’aleurone.

*Abscission* : Bien que l’hormone ait été initialement caractérisée en relation avec l’abscission. Ce sont des doses supraphysiologiques qui sont actives et on pense que ces doses entraîneraient la surproduction d’éthylène véritable hormone responsable de l’abscission.

*Responsable en partie de la dominance apicale chez la Fève.*

**5. Les brassinostéroïdes**

Les Brassinostéroïdes (BR) représentent une classe d’hormones végétales présentant en commun des structures de stéroïdes qui ont de multiples effets sur le développement : germination des graines, élongation des tiges, expansion des feuilles, différenciation du xylème.

Ces molécules ont été initialement isolées en 1970 du pollen de *Brassica majus* sous le terme de brassines, une molécule particulière appelée brassinolide étant caractérisée en 1979. Ces molécules appliquées sur divers systèmes expérimentaux à des concentrations nanomolaires présentent un effet marqué sur l’élongation cellulaire ou sur la prolifération cellulaire. Ceci indépendamment des effets induits par d’autres hormones comme l’auxine, les cytokinines ou les gibbérellines.

Une quarantaine de structures actives ont été actuellement caractérisées les Brs étant présents chez les algues, fougères, gymnospermes, angiospermes mais pas chez les microorganismes.

Le brassinolide est le plus actif biologiquement et le plus répandu.

**Effets physiologiques des brassinostéroïdes :**

Les brassinostéroïdes ont des effets sur la division et l’élongation cellulaire. Ils interviennent également dans la différenciation des tissus vasculaires.

Ils accélèrent la sénescence dans des systèmes simplifiés (feuilles, cotylédons isolés) par des effets antagonistes des cytokinines.

**6. L’éthylène C2H4**

**Découverte du rôle hormonal :**

La démarche qui a conduit à la découverte du rôle hormonal de l’éthylène est tout à fait différente de celle que nous avons évoquée pour les autres hormones.

En effet, l’action de l’éthylène exogène est connue depuis longtemps sur les végétaux et ce n’est qu’à la suite de la démonstration de la présence naturelle de l’éthylène chez les plantes que l’on a conclu à son action hormonale.

**Production par la plante :**

En raison de la sensibilité et de la spécificité de l’analyse chromatographique en phase gazeuse, on ne retient pratiquement pas de test biologique pour estimer les quantités d’éthylène dans la plante (sensibilité 10-¹² mole – 10-⁶ µl).

Les fruits, les fleurs et différents organes de la plante produisent de l’éthylène. On distingue généralement :

La teneur interne (TI)

L’émission dans l’atmosphère (EAth)

Exemple pour la *Poire Williams* : TI= 80 µl/g

EAth = 200 µl/g/24h

Aux USA, ABELES a estimé que la production d’éthylène par les plantes était de 2.10⁴ tonnes par an. Cette production peut être comparée à celle provenant des véhicules et des industries 15.10⁶ tonnes par an. Ces concentrations pourraient être toxiques pour les plantes mais l’éthylène est soit transformé par oxydation par l’ozone par réaction avec les oxydes d’azote à la lumière ou utilisée par les microorganismes du sol.

**Remarques :**

**1)** Que la production d’éthylène est très sensible aux facteurs de l’environnement : lumière, température, différents types de « stress » (blessures, radiations, sécheresse, attaques par les microorganismes, etc…). Dans le cas de ces agressions, cette synthèse accrue (augmentée) d’éthylène s’accompagne de la formation de composés phénoliques, les enzymes de synthèse ou d’oxydation (peroxydase). L’éthylène déclenche ainsi des réactions de la plante qui peuvent être assimilées à des sortes de réactions de défense de la plante (cicatrisation, protection…) d’où l’appellation d’**Hormone de Stress**.

**2)** Que la production d’éthylène est stimulée par les auxines (naturelles ou synthétiques).

**Voies de biosynthèse et régulation de la synthèse :**

Depuis longtemps il avait été démontré que la méthionine (ac. aminé) était un précurseur de l’éthylène. En effet, si on apporte de la méthionine marquée à des tranches de pommes ou de bananes, on observe une incorporation de la radioactivité dans l’éthylène.

L’éthylène dériverait des carbones 3 et 4.

Les étapes intermédiaires ont été ensuite caractérisées selon la séquence :

Méthionine S-adenosyl méthionine Acide cyclopropane carboxylique (ACC) Ethylène

**Effets physiologiques :**

L’éthylène peut être considéré comme une hormone mixte avec des effets positifs : initiation de la floraison, et des effets négatifs sur le développement : inhibition de la croissance, abscission, sénescence.

Elle exerce une influence sur toutes les phases du développement de la germination à la sénescence souvent en interaction avec d’autres hormones.

*Maturation des fruits :* Le phénomène de maturation englobe des changements biochimiques profonds qui conduisent à des modifications de texture, du goût, de la couleur du fruit et le rendent apte à la consommation.

La maturation peut être déclenchée par apport d’éthylène (comme c’est le cas industriellement pour la banane récoltée verte).

**7. Nouveaux régulateurs de croissance**

GASPAR (1994) signale qu’en plus des hormones classiques reprises ci-dessus, beaucoup d’autres substances agissent comme des régulateurs de croissance en intervenant à des concentrations inférieures à 10-4M. Plusieurs d’entre elles peuvent être utilisées en culture *in vitro*. Nous en citerons quelques-unes :

***Polyamines :*** Ces substances ont des effets semblables aux auxines. Elles sont impliquées dans les divisions cellulaires et l’élongation.

***Stérols :*** Parmi ces composés, les vitamines D2 et D3, entre autres, augmentent l’enracinement.

***Oligosaccharides :*** Ils peuvent avoir des réactions de type auxinique *in vitro*. D’autres ont un rôle intervenant dans la synthèse de mécanismes de défense.

***Salycilates :*** Ces substances interviennent, mais de manière moins active que les Jasmonates, dans les processus de tubérisations. Ils sont aussi actifs dans les procédés de germination, de floraison et de résistance aux maladies.

***Jasmonates :*** Ces molécules ont une multiplicité d’effets chez les plantes. Elles sont responsables de la formation in vitro de tubercule et de bulbes.