

Rapport de Physiologie végétale : Les régulateurs de croissance

Introduction

Les régulateurs de croissance, appelés aussi hormones végétales (phytohormones) sont des substances qui à faible dose, peuvent moduler ou orienter le développement de la plante dans un sens particulier. Synthétisés par le végétal lui-même, ils sont porteurs d'une information qu'ils apportent à une cellule cible, sensible à leurs actions, et dont ils influencent le fonctionnement.

Les hormones végétales se distinguent des hormones animales par l'absence de tissus spécialisés dans leur fabrication, par le fait que leurs effets varient en fonction de la concentration et aussi par le fait qu'elles agissent rarement seules : leurs effets résultent d'actions coordonnées de plusieurs hormones.

Les principaux régulateurs de croissance peuvent exercer un rôle de promoteurs, ce sont les auxines, les cytokinines, les gibbérellines ou un rôle d'inhibiteurs pour l'acide abscissique et l'éthylène.

Les Auxines

Au sens strict, l'auxine est de l'acide indole-3-acétique (AIA) mais le terme d'auxines a été élargi à un ensemble de substances, synthétiques ou non, ayant les mêmes propriétés physiologiques et une conformation chimique proche.

La synthèse de l'auxine se fait par une transamination du tryptophane dans l'apex des tiges et des jeunes feuilles. Une fois synthétisée, l'auxine se déplace dans la plante via les cellules de parenchyme xylémien selon un transport polaire, de l'apex jusque la base de la plante. Le transport polaire de l'auxine est un modèle de transport chimiosmotique. Il se réalise grâce à un ensemble de pompes à protons qui, en consommant de l'ATP, permettent de maintenir une différence de pH entre l'intérieur des cellules et la paroi cellulaire et de produire un certain potentiel de membrane qui facilitera l'expulsion des anions AIA^- .

L'auxine est la principale hormone agissant sur l'élongation cellulaire (ou auxèse). En effet, elle provoque le relâchement de la paroi via la stimulation d'une pompe à proton qui, en acidifiant la paroi, provoque la rupture de certaines liaisons, entraîne une entrée de cations accompagnés de molécules d'eau qui augmentent la turgescence cellulaire. De plus, l'auxine régule la synthèse d'ARNm codant pour des protéines nécessaires à l'élongation cellulaire. Au niveau cellulaire, l'auxine stimule aussi les divisions cellulaires au niveau des zones de différenciation (dans le cambium libéro-ligneux), c'est pour cette raison que l'auxine est dite cambio-stimulante.

D'un point de vue plus macroscopique, l'auxine contribue à la croissance des tiges et rameaux, à partir des bourgeons apicaux ou axillaires. Au niveau des feuilles, elle favorise

l'élongation des pétioles et des gaines quant aux limbes, leur croissance est stimulée en présence d'auxine chez les Monocotylédones et est inhibée chez les Dicotylédones. L'action sur les racines dépend de la concentration en auxine, en effet elle stimulera la rhizogenèse à fortes concentrations et l'inhibera à des concentrations moyennes.

L'auxine joue un rôle important dans l'organogenèse végétale. Associée à des cytokinines l'auxine, à faibles doses, participe à la différenciation des bourgeons mais s'oppose, à fortes doses, à leur débourrement. On parle alors de dominance apicale, la partie terminale de la plante empêchant le développement des bourgeons axillaires pour favoriser son propre développement. Mais son effet le plus marquant est son pouvoir rhizogène à fortes concentrations.

L'auxine est aussi utilisée en biotechnologie végétale. Elle permet de faire se développer des fruits comme les pommes, poires, prunes, pêches, fraises, tomates, ... sans fécondations (parthénocarpie). L'auxine comme le 2,4-D (acide dichlorophénoxyacétique) peut aussi être utilisée comme herbicide sélectif. En effet, à certaines concentrations le 2,4-D agit favorablement sur les monocotylédones (maïs, blé, ...) et par contre inhibe la croissance des monocotylédones nuisibles aux cultures telles que le pissenlit, chardons, ... L'auxine agit alors comme agent défoliant.

Il est bon de remarquer pour terminer cette partie sur les auxines que comme tous les facteurs de croissance, leurs effets dépendent fortement de leur concentration, du tissu sur lequel elles agissent, le stade de développement de la plante mais aussi du rapport entre sa concentration, la présence et la concentration des autres hormones végétales dans la plante.

Les Cytokinines

Les cytokinines sont des phytohormones dérivées de bases puriques, à savoir des formes modifiées d'adénine, un autre groupement remplaçant l'hydrogène du groupement amine en position 6.

Les cytokinines sont répandues dans la presque totalité des tissus des végétaux mais sont particulièrement abondantes dans les fruits, les graines et les racines. La grande partie des cytokinines sont synthétisée directement sur leurs lieux d'utilisation, cependant une forte dose de cytokinines peut être élaborée dans les racines et ensuite être transportée dans les autres parties de la plante via la sève brute.

Lorsque les cytokinines sont en présence d'auxines, elles permettent de stimuler la division cellulaire. En effet, lorsque ces deux hormones sont présentes conjointement, elles permettent d'activer un facteur de transcription qui est essentiel pour que les gènes requis pour l'entrée en phase S de la mitose soient synthétisés. Au niveau cellulaire, elles permettent aussi d'interférer sur l'auxèse, sur des tissus l'auxine n'exerce pas d'effets. Mais les cytokinines ne permettent pas d'influencer seulement sur la division cellulaire, elles jouent également un rôle dans la différenciation cellulaire selon les concentrations respectives en cytokines et en auxines :

- Un rapport élevé (plus d'auxine que de cytokinines) va engendrer la différenciation de racines
- Un rapport faible (plus de cytokinines que d'auxine) va engendrer la différenciation de tiges.
- Un rapport égal à 1 ne va pas entraîner de différenciation mais la formation de cal.

Les cytokinines interviennent dans la néoformation des bourgeons en contrecarrant l'effet inhibiteur de l'auxine. Elles sont capables de lever la dominance apicale. Produites essentiellement dans les racines et circulant dans la sève brute par le xylème, on peut donc observer deux gradients antagonistes : celui de l'auxine qui part des bourgeons terminaux vers les racines dont l'effet est inhibiteur, et celui des cytokinines qui part des racines pour monter aux bourgeons dont l'effet est stimulateur. Les effets opposés de ces deux hormones ne se font pas sentir que sur les bourgeons, ils peuvent être aussi observés sur la rhizogenèse, sur laquelle les cytokinines exercent un effet inhibiteur et sur la callogenèse comme le montre le schéma ci-dessous.

Les cytokinines favorisent aussi la différenciation des proplastés en chloroplastes et prolonge la vie des feuilles en maintenant la teneur en protéines dans les feuilles et en protégeant les chloroplastes de la destruction de leur pigment. Elles retardent ainsi la sénescence des feuilles et sont donc utilisées par les fleuristes pour prolonger la durée de vie des fleurs coupées.

Les cytokinines sont donc des hormones végétales dont l'action dépend fort de la présence et de la concentration en auxines.

Les Gibbérellines

Le terme gibbérellines regroupe un ensemble de substances, désignées sous le signe GA, qui sont toutes des diterpènes, famille de composés à vingt atomes de carbones, et qui sont formées à base d'isoprène C_5H_8 . Ces phytohormones ont été découvertes au Japon en 1926 chez un champignon parasite du riz, *Gibberella fujikuroi*. Ce champignon sécrète une substance qui provoque le gigantisme de son hôte via un allongement des entrenœuds. Actuellement, on connaît une centaine de gibbérellines différentes mais la plus connue d'entre elles est l'acide gibbérellique (GA3).

Les différences entre GA3 et les autres molécules sont en rouge et indiquées par des flèches

La synthèse des gibbérellines s'effectue dans des régions très diverses de la plante, pourvu qu'il s'agisse de tissus aux divisions actives. Cette synthèse est particulièrement intense dans les parties terminales des jeunes pousses, les pétioles, les jeunes feuilles mais elle ne semble pas avoir lieu dans les tissus de la racine. Cette voie de synthèse implique une enzyme clé : ent-kaurène-synthase dont la mutation cause le nanisme de la plante. Une fois produite, les gibbérellines sont transportées dans la plante de manière polarisée, à la fois dans le xylème et dans le phloème, toujours liées à des sucres.

Les gibbérellines agissent sur l'élongation cellulaire mais seulement pour les cellules situées aux entre-nœuds de la plante en activant des enzymes spécifiques de relâchement de la paroi qui vont faciliter la pénétration d'expansines dans la paroi cellulaire. Les expansines étant des protéines non enzymatiques susceptibles à un pH légèrement acide, comme celui de la paroi (pH=5), de s'insérer entre les molécules de xyloglucanes et les molécules de cellulose des fibrilles et ainsi de casser les liaisons H et de séparer ces molécules. Il en résulte une chaîne plus longue de xyloglucane libre et donc une plus grande distance entre les fibrilles de cellulose. La pression de turgescence effectue le reste du travail qui permettra l'allongement de la cellule.

En allongeant de la sorte les entre-nœuds, les gibbérellines jouent un grand rôle dans la fructification. En effet, elles favorisent le développement et le grossissement des fruits en les espaçant les uns des autres. Cela permet une meilleure circulation de l'air entre les fruits, une plus grande surface de contact avec les rayons lumineux et minimise les risques d'infections par l'intermédiaire de levures ou d'autres microorganismes.

Dans les graines des Graminées, l'embryon sécrète des gibbérellines qui induisent dans un tissu particulier, la couche à aleurone, la synthèse d'alpha-amylase qui mobilise les réserves contenues dans l'albumen au profit de l'embryon : lors de la germination, les teneurs en gibbérellines augmentent dans l'embryon. Les gibbérellines passent alors de la couche cellulaire externe du caryopse, riche en réserves protéiques et activent les enzymes du complexe de l'amylase qui vont dégrader les réserves amylicées, libérant des glucides qui

vont servir d'énergie pour la germination. Les gibbérellines permettent donc la levée de la dormance de la graine.

Les gibbérellines jouent également un rôle clé dans l'induction de la floraison où elles remplacent un traitement par le froid.

L'Acide Abscissique

L'acide abscissique ou ABA est une substance qui fut isolée pour la première fois en 1963, impliquée dans l'abscission (d'où son nom) des feuilles de cotonnier. Comme les gibbérellines, l'acide abscissique est produit dans la voie de synthèse des terpènes mais cette fois-ci, il s'agit de sesquiterpènes (molécules à quinze atomes de carbone). Chez les plantes, la production d'acide abscissique est concentrée au niveau du dans le parenchyme des racines et des feuilles matures ainsi qu'au niveau des plastes. C'est à partir de mévalonate que l'acide abscissique est synthétisé dans les plantes.

Il n'existe aucun système de transport spécifique connu jusqu'à présent, par contre, l'acide abscissique étant un acide faible, les mouvements et distributions intracellulaire sont régis par son état d'ionisation. Cet état ionisé lui permet plus facilement de traverser les membranes lipidiques. Le temps de migration est relativement limité puisque l'acide abscissique est très rapidement métabolisé.

L'acide abscissique est une hormone de stress qui provoque la fermeture des stomates, permettant une lutte contre la sécheresse (déficit hydrique), contre un choc osmotique et contre une carence en éléments minéraux.

L'acide abscissique est une hormone inhibitrice qui est antagoniste à l'action des gibbérellines. Comment nous l'avons vu plus haut, lors de la germination, l'imbibition de l'embryon déclenche la synthèse de gibbérellines qui passent du scutellum dans la couche à aleuron qui produit alors de l'amylase. L'acide abscissique bloque cette synthèse d'alpha-amylase et inhibe donc la germination des graines et la levée de la dormance.

En inhibant la germination de la graine, l'acide abscissique favorise également la croissance de l'embryon et l'augmentation des réserves.

De par son rôle antagoniste aux gibbérellines, l'acide abscissique exerce bien sur un effet négatif sur la croissance des entre-nœuds qui est favorisée en présence de gibbérellines.

La fonction pour laquelle l'acide abscissique est la plus reconnue est le fait qu'elle soit responsable de l'accélération de l'abscission des feuilles (repos hivernal) mais sans la déclencher directement.

L'Éthylène

L'éthylène est la seule hormone végétale présente sous forme de gaz. Elle est donc très volatile ce qui lui permet une diffusion rapide dans la plante mais aussi vers l'extérieur et donc sur les plantes avoisinantes. L'éthylène est un hydrocarbure insaturé de structure brute C_2H_4 .

L'éthylène 'végétal' est synthétisé à partir de la S-adénosine-méthionine et par l'intermédiaire de l'ACC (acide 1-amino-cyclopropane-carboxylique). Sa production se produit dans pratiquement tout l'organisme, que ce soit dans les nœuds des tiges, dans les tissus des fruits de maturation, dans les feuilles ou encore dans les fleurs sénescents

L'éthylène a une action sur l'orientation des microtubules dans la cellule. Par cela, elle permet d'intervenir sur le sens de croissance de la cellule. En effet, l'orientation des microfibrilles de cellulose est en relation (selon certaines hypothèses) avec l'orientation des microtubules.

L'éthylène, tout comme l'acide abscissique, est une hormone de stress. L'éthylène est une hormone essentielle à la régulation de la réaction des plantes aux perturbations de l'environnement telles que les inondations, la sécheresse, les attaques de pathogènes. Toutefois, elle détruit les feuilles si les conditions sont défavorables, sacrifiant ainsi les parties les moins essentielles d'une plante pour protéger le point végétatif qui contient les organes de reproduction de la plante.

L'éthylène est aussi capable de provoquer une 'réponse triple'. En effet, qu'il soit fourni artificiellement ou produit naturellement à la suite d'une quelconque contrainte physique, on se rend compte que l'éthylène provoque dans les plants en germination un ralentissement de l'allongement, un épaississement de la tige et une croissance horizontale ; c'est ce qu'on appelle une réponse triple. Cette réaction de croissance est en fait une adaptation qui permet aux plants de contourner les obstacles qu'elles rencontrent dans le sol.

L'éthylène est surtout connue pour le rôle capital qu'elle joue dans le mûrissement des fruits en stimulant la synthèse des enzymes lytiques, par exemple, les pectinases. Les plantes qui

sont devenues insensibles à l'éthylène suite à une mutation présentent des phénotypes caractéristiques: élongation excessive, retard ou absence de maturation des fruits, fleurs de longue durée ne flétrissant plus et qui présentent un intérêt incontestable pour la fleur coupée. L'éthylène entraîne donc le mûrissement, qui à son tour, permet au fruit de produire de l'éthylène. Un véritable engrenage. Ainsi, si on place dans une même corbeille une banane très mûre (qui dégage donc beaucoup d'éthylène), et une autre verte, cette dernière verra sa maturation accélérée.

Analyse des résultats obtenus lors de l'expérimentation

	racines	cals	feuilles
Contrôle	Non	+++	++
NAA 0	Non	++	++
NAA 0.1	Non	++	++
NAA 5	+++	+	Non
BAP 0	++	Non	Non
BAP 0.1	++	+	+
BAP 5	Non	Non	+++

NAA = Naphtalène-1- acetic acid, hormone de la famille des auxines.

BAP = 6-benzylamino purine, hormone de la famille des cytokinines

Conclusion de l'expérience

Comme attendu, les résultats que nous avons obtenus lors de cette manipulation sont conformes avec ceux prévus par la théorie expliquée dans les notes d'introduction :

- Un rapport auxines/cytokinines élevé favorise la formation des racines
- Un rapport auxines/cytokinines égal à 1 favorise la formation de cals.
- Un rapport auxines/cytokinines faible favorise la formation de feuilles.