

Croissance et développement des plantes



SCIENCES DE LA
VIE



Shop



- Cahiers de Biologie + Lexique
- Accessoires de Biologie



Etudier



Visiter [Biologie Maroc](https://www.biologie-maroc.com) pour étudier et passer des QUIZ et QCM en ligne et Télécharger TD, TP et Examens résolus.



Emploi



- CV • Lettres de motivation • Demandes...
- Offres d'emploi
- Offres de stage & PFE



**UNIVERSITE ABDELMALEK ESSAADI
FACULTE DES SCIENCES DE TETOUAN
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE**

Filière Sciences de la Vie (S5)

Module : Croissance et développement des plantes

Cours

Pr. LAMARTI Ahmed

Année universitaire : 2020 / 2021

LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DES VEGETAUX

Tous les organismes sont capables au cours du temps de changer de dimensions, de forme, de complexité, de nombre....etc.

La croissance et/ou développement d'un organisme = C'est son évolution au cours du temps (ou pendant un intervalle de temps Δt).

La plante est donc le siège de transformation qui se traduit extérieurement par 2 séries de modifications indépendantes :

***Des modifications quantitatives** = (changement quantitatif) augmentation des dimensions (longueur, nombre, surface, volume ou masse), dont l'ensemble constitue **la croissance** (ces modifications sont irréversibles).

Deux exemples sur la croissance :

-Exemple 1 : Après la formation de racines secondaires ou radicules (d'origine endogène à partir de péricycle de la racine principale), leurs nombres augmentent durant la croissance en fonction de temps, $f(t)$.

-Exemple 2 : Le nombre de feuilles primordiales s'accroît au cours de la croissance en longueur de la tige (la tige s'allonge et sa taille s'amplifie) en $f(t)$.

***Des modifications qualitatives** = qui se traduisent par l'acquisition de propriétés nouvelles morphologiques et fonctionnelles, et qu'on peut inclure dans le terme général **de développement**.

Pour les cellules, il s'agit de la différenciation, c'est-à-dire l'acquisition d'une **spécialisation** progressive et ordonnée (les cellules prennent des caractères morphologiques et physiologiques différents) qui aboutit à la formation de tissus différents (histogenèse).

Cinq exemples sur le développement :

-Exemple 1 : Après la double fécondation, le zygote principal (œuf principal) se divise, se fragmente et se transforme en embryon de la graine.

-Ex. 2 : Après la germination, il y a sortie de la radicule qui devient la racine principale.

-Ex. 3 : Après la sortie de la radicule, l'hypocotyle (= tigelle) émerge (sort) avec un bourgeon terminal issu de la gemmule embryonnaire et ensuite, mise en place successives de feuilles primordiales ($f_1, f_2, f_3, f_4, \text{etc.}\dots$) sur la tige principale.

-Ex. 4 : Ramification endogène (à partir de péricycle) de la racine principale en radicules (primaires, secondaires, etc.....).

-Ex. 5 : Bourgeons végétatifs allongés se convertissent en bourgeons floraux aplatis.

En définitive la croissance et le développement d'un organisme pluricellulaire (plante), ou d'un de ces organes (racines, tige,.....) sont **indépendants** et impliquent trois processus dans l'ordre de leur mise en œuvre :



1 - Croissance

La croissance est le résultat de deux activités (la mérése et l'auxèse) :

Croissance \longleftrightarrow $\left[\begin{array}{l} \text{La mérése} \\ \text{L'auxèse} \end{array} \right]$ sont séparées dans **le temps et dans l'espace.**

*La **Mérése** (croissance par mérisis) = **Croissance par division cellulaire par mitose successive** \implies **prolifération cellulaire.**

Cette prolifération cellulaire réalisée en général dans des méristèmes primaires et secondaires (croissance en épaisseur).

La mérése s'opère dans des régions localisées nommées méristèmes (primaires et secondaires), sauf dans la feuille où les divisions cellulaires se répartissent sur toute la surface du limbe, ce qui explique que la feuille des dicotylédones est un organe à croissance définie (les divisions sont orientées donnant ainsi à l'organe une forme caractéristique de l'espèce).

- sont situés
- *Méristèmes primaires \longrightarrow dans la pointe racinaire
 - \longrightarrow dans le bourgeon apical (bourgeon terminal ou apex) à l'extrémité des tiges et rameaux.
 - \longrightarrow dans les bourgeons axillaires (à l'aisselle des feuilles).
 - \longrightarrow à la base des entrenœuds (méristèmes intercalaires)
-
- *Méristèmes secondaires \longrightarrow Cambium, entre xylème et phloème
 - \longrightarrow Phellogène s'installe dans le parenchyme cortical

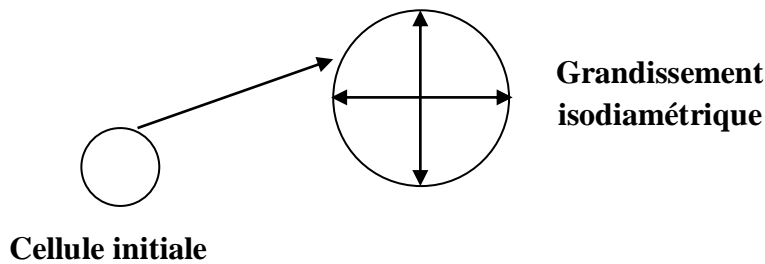
Les divisions cellulaires sont bien organisées et se font dans des plans d'orientation variés. \implies d'où un massif de petites cellules (à petites vacuoles et protoplastes) et un noyau central de grande taille. Le rapport nucléoplastique est élevé.

$$\text{Rapport nucléoplastique (RNP)} = \frac{\text{Volume nucléaire}}{\text{Volume cellulaire} - \text{volume nucléaire}}$$

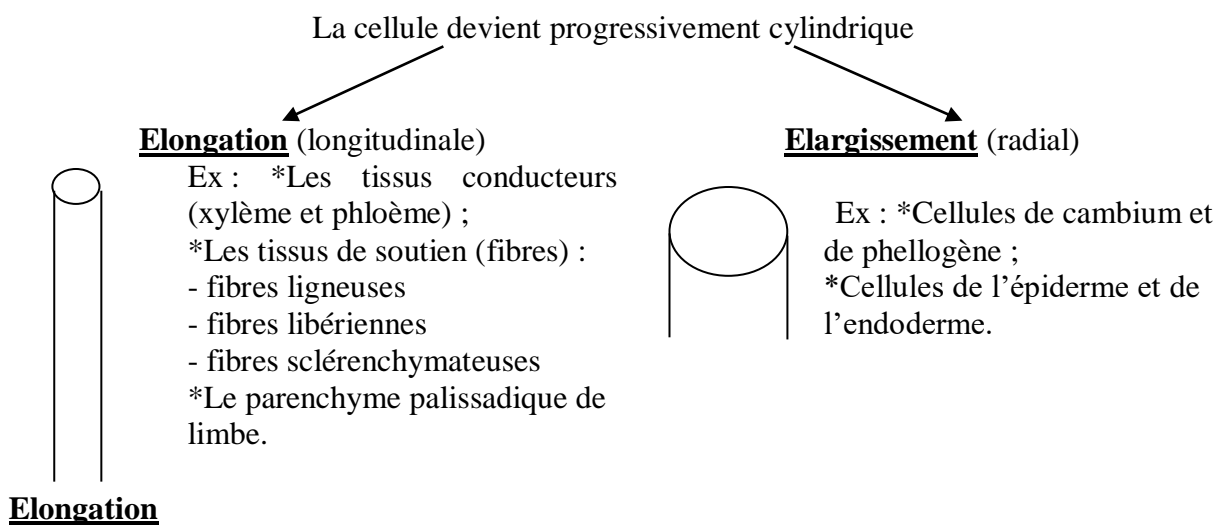
***L' Auxèse (croissance par Auxésis) :**

Augmentation des dimensions des cellules. Elle se déroule de plusieurs façons :

+ Elle est **isotrope** : Lorsque la surface cellulaire augmente de façon égale dans toutes ses parties. Les cellules sont isodiamétriques c'est-à-dire pratiquement sphériques. Ce sont en général des éléments peu différenciés (parenchyme cortical et médullaire, collenchyme, péricycle, cal,...).



+ Elle est **anisotrope** : Lorsqu'il existe une direction privilégiée. Certaines régions de la surface cellulaire s'accroissent plus que d'autres ==> une orientation apparaît dans la croissance :



L'élongation et l'élargissement s'accompagnent aussi de profondes modifications structurales :

*Structuration et différenciation des organites : Protoplastes → Plastes (chloroplastes, etc.) ;

*Vacuolisation (vacuole centrale de grande taille) et le RNP diminue ;

*Une forte activité de synthèse (ARN, protéines ...) au sein de cytosol (= cytoplasme) ;

*Respiration cellulaire intense.

Il existe aussi la croissance symplastique (extension apicale intrusive ou extrusive) qui ne doit pas être comprise comme un simple déplacement en bloc de cytoplasme, mais intervention des phénomènes locaux :

- **Extension extrusive**

-Exemple 1 : La formation des poils absorbants de racines à partir de rhizoderme (= assise pilifère). Une partie de cytoplasme d'une cellule de rhizoderme soulève en dôme une partie de paroi → naissance d'une hernie (ébauche) cytoplasmique qui s'accroît rapidement **vers l'extérieur** → un tube est élaboré dans lequel s'engage la vacuole et le noyau.

-Exemple 2 : La germination du grain de pollen a lieu sur le stigmate d'une fleur et donne un tube pollinique qui s'allonge (10 à 20 cm) dans le tissu conducteur du style, le noyau végétatif et le noyau reproducteur se placent à l'extrémité de ce tube entraînant ainsi une partie du cytoplasme. Le tube pollinique traverse le placenta, atteint l'ovule dans la cavité ovarienne et enfin arrive jusqu'à l'oosphère du sac embryonnaire (le plus souvent par le micropyle).

- **Extension intrusive**

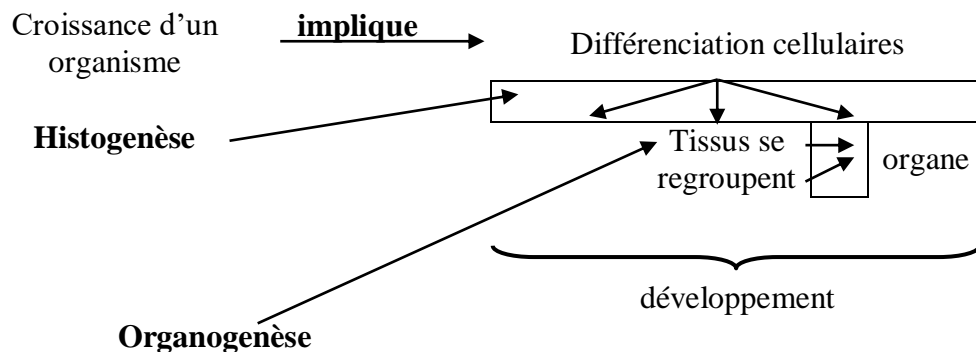
Elle se déroule vers **l'intérieur** des organes. Les cellules sont d'abord polyédriques et leurs parois s'allongent provoquant la formation de méats.

-Exemple : La moelle de la tige de Jonc (*Juncus*, plante non aquatique, elle a seulement les pieds dans l'eau) représente un cas remarquable de morphogenèse cellulaire. Son parenchyme médullaire (moelle) est formé de cellules étoilées maintenant entre elles des méats triangulaires.

2 - Développement

On utilise le terme développement lorsque la part prise par les changements qualitatifs devient **prépondérante**.

La différenciation a lieu après l'auxésis :



Il y a divers niveaux d'étude de la **différenciation** :

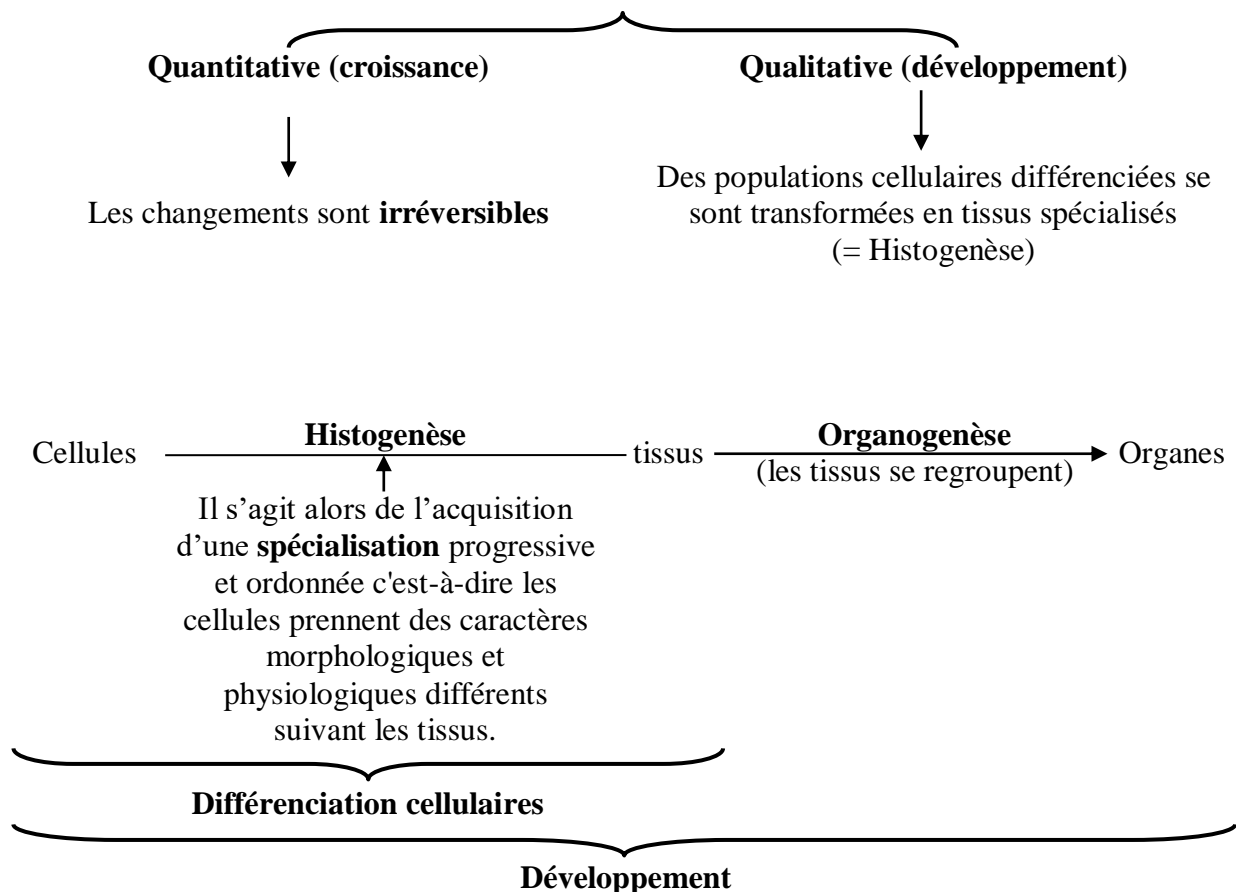
- Niveau subcellulaire (différenciation des plastes, mitochondries,...).
- Au niveau cellulaire (différenciation dans le zygote,...).
- Au niveau tissulaire (apparition des cellules pro cambiales, médullaires, corticales,...).
- Au niveau des organes (passage de bourgeon végétatif →bourgeon floral).

Cette différenciation porte sur :

- La structure de la paroi (dépôts de cellulose, lignine,...).
- Le pouvoir de synthèse (tissus assimilateurs, sécréteurs, de réserve,...).
- L'acquisition de potentialités physiologiques nouvelles comme le virage floral (passage du méristème végétatif → au méristème floral).

3 - Conclusions

La plante est le siège de transformation qui se traduit extérieurement par 2 séries de modification :



LES HORMONES VEGETALES (PHYTOHORMONES)

I - RAPPEL

La croissance et le développement d'une plante ne se déroulent pas au hasard mais à la fois de façon :

- Harmonieuse
- Coordonnée
- Reproductible

Harmonieuse : une plante est généralement équilibrée dans ses proportions, la taille relative des différents organes est proportionnée. Le rapport surface aérienne / surface partie souterraine demeure relativement constant.

Coordonnée : apparition séquentielle d'organes. Une semence lors de sa germination émet d'abord une racine principale qui pénètre dans le sol et fixe la jeune plantule qui va développer sa partie aérienne. Aussi, les fleurs apparaissent après les feuilles.

Reproductible : pour une espèce donnée, si les conditions sont identiques, les dimensions de l'individu arrivé à maturité sont comparables, les périodes de floraison ou de fructification se retrouvent à des époques comparables.

La croissance et le développement se déroulent donc **selon un plan propre à chaque espèce** (= chaque espèce se caractérise par sa propre architecture) qui dans les conditions normales correspondent à la mise en place séquentielle de programmes génétiques.

II - GENERALITES SUR L'HORMONOLOGIE

1 - Notion d'hormone et comparaison hormones végétales - hormones animales

La notion d'hormone (du grec hormao : exciter le terme fait son apparition en 1905) s'applique à des substances organiques (C, H, O, N) 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.

Toutes les hormones sont synthétisées à de très faibles concentrations et impliquées dans les communications intercellulaires. Les hormones agiraient par le biais de récepteurs membranaires ou cytosoliques (cytoplasmiques).

Les hormones végétales tout en présentant quelques points communs avec les hormones animales (synthèse, perception, etc.) s'en distinguent sous différents aspects :

- Molécules de faibles poids moléculaire (PM) ;
- Structures chimiques généralement différentes à l'exception des brassinostéroïdes voisins des stéroïdes animaux ;
- Produites dans différentes régions de la plante (avec une zone de production majoritaire fréquente) et elles sont actives 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). Autrement dit, les hormones végétales présentent plusieurs propriétés (actions) physiologiques.

Ce dernier point met l'accent sur la difficulté des études d'hormonologie végétale. Une hormone n'agit généralement pas seule sur un phénomène physiologique mais en présence d'autres phytohormones qui agissent dans le même sens. **C'est ainsi, il est préférable d'utiliser le terme « Régulateur de Croissance de Plante : Plant Growth Regulator (PGR) » à la place de phytohormone.**

Les PGRs sont répartis sur sept classes primordiales (7 groupes) :

- Auxines
- Gibbérellines ou acides gibbérelliques
- Cytokinines
- Ethylène
- Polyamines
- Acide abscissique
- Brassinostéroïdes

D'autres molécules à rôle de « médiateur chimiques » chez les végétaux comme le jasmonate, le salicylate, les oligosaccharides n'ont pas encore obtenu le statut de PGR vrai.

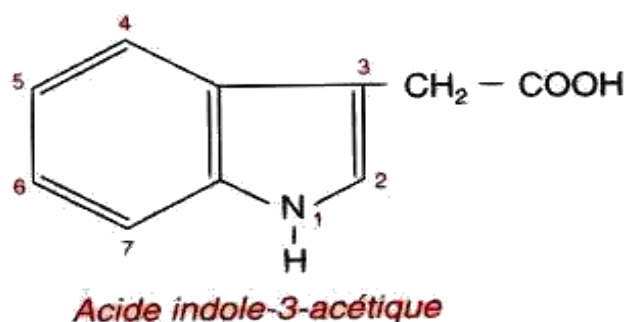
Certaines substances qui ont des effets analogues à ceux des PGRs naturels, mais qui ne sont pas synthétisées par les végétaux sont appelées régulateurs de croissance de synthèse. Ce sont généralement des substances chimiques de synthèse qui sont abondamment utilisées en recherche, agriculture et horticulture.

AUXINES

Chez les végétaux supérieurs, l'acide indole 3-acétique constitue la première hormone végétale (le premier PGR), mais d'autres molécules naturelles présentent aussi une activité auxinique ont été par la suite caractérisées.

L'Acide Indole 3-Acétique (**AIA**, le 1^{er} PGR naturel avec une masse molaire de 175,184 g.mol⁻¹). En anglais : Indole 3-Acetic Acid (IAA).

Pour la numérotation, on emploie aussi β au lieu de 3 → Acide β-indole acétique ou acide β-indolyl acétique.



L'AIA, de formule brute C₁₀H₉NO₂, est formé d'un noyau indole et d'une courte chaîne latérale (acide acétique -CH₂-COOH) à deux atomes de carbones portant le groupement carboxyle.

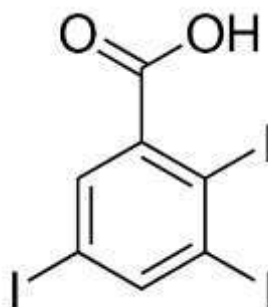
Il existe aussi trois autres auxines naturelles (**Tableau 1**) :

- Acide Indole 3-Propionique (**AIP**, la chaîne latérale est composée de l'acide propionique à trois atomes de carbones, -CH₂-CH₂-COOH) ;
- Acide Indole 3-Butyrique (**AIB**, la chaîne latérale est composée de l'acide butyrique à quatre atomes de carbones, -CH₂-CH₂-CH₂-COOH) ;
- Acide PhénylAcétique (**APA**, noyau phényle et acide acétique comme chaîne latérale, -CH₂-COOH).

Tableau 1 : Auxines naturelles avec poids moléculaire (PM).		
AIA (En anglais, IAA)	Acide indole 3-acétique	PM 175,18
AIP (IAP)	Acide indole 3-propionique	PM 189,21
AIB (IAB)	Acide indole 3-butyrique	PM 203,23
APA (PAA)	Acide phénylacétique	PM 136,15

L'acide indole-3-acétique reste l'auxine naturelle la plus fréquente dans les plantes, suivies par AIB, AIP et APA. L'AIA est en général instable à la lumière (photosensible).

Certaines molécules dites antiauxines, comme **le TIBA** (acide 2,3,5-tri-iodobenzoïque, en anglais 2,3,5-tri-iodobenzoic acid) sont des inhibiteurs de transport des auxines. Elles peuvent être utilisées pour favoriser la croissance des organes trop riches en auxine endogène.



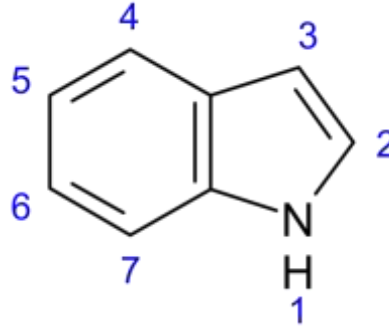
Il existe beaucoup d'autres auxines de synthèses (**Tableau 2**) qui résistent à la chaleur (autoclavage) et à la lumière, les plus fréquemment utilisées pour la recherche et des applications agricoles et horticoles, sont le 2,4-D, ANA et ANOA. Les auxines de synthèses sont peu métabolisées par la plante et s'échappent à l'oxydation enzymatique.

Nom	Description	PM
ANA (En anglais, NAA)	Acide 1-naphtalène acétique	PM 186,20
ANOA (NOA)	Acide 2-naphtoxyacétique	PM 202,20
2,4-D	Acide 2-4-dichlorophénoxyacétique	PM 221,04
4-ACP (4-CPA)	Acide 4-chlorophénoxyacétique	PM 186,60
2,4,5-T	Acide 2,4,5- trichlorophénoxyacétique	PM 255,49
AMCPA (MCPA)	Acide 2-méthyl-4-chlorophénoxyacétique	PM 200,62
DICAMBA	Acide 3,6-dichloro-2-méthoxybenzoïque	PM 221,48
PICLORAME (PICLORAM)	Acide 4-amino-3,5,6-trichloro-2-pyridinecarboxylique = Acide 4-amino-3,5,6-trichloropicolinique	PM 241,48

Il est à noter qu'à forte concentration (supérieure à 10 mg/l), ces auxines de synthèse sont toxiques. Elles sont utilisées comme des herbicides sélectifs pour la série des acides chlorophénoxy (2,4-D, 2,4,5-T, AMCPA). Quant à la série des acides benzoïques (DICAMBA) et picoliniques (PICLORAM), elles sont des herbicides puissants.

Voies de biosynthèse de l'AIA

L'analogie de structure entre l'AIA et l'acide aminé aromatique « tryptophane » suggère que l'auxine est synthétisée à partir de cet aminoacide qui renferme aussi un noyau indole (C_8H_7N , composé organique hétérocyclique formé d'un cycle benzénique et d'un cycle pyrrole accolés) :



Le tryptophane (précurseur initial ou primaire) et ses dérivés (précurseurs intermédiaires) sont stockés dans les réserves des semences (albumen et endosperme), tubercules et ils sont synthétisés à la lumière par les feuilles âgées (feuilles basales). Ces précurseurs (tryptophane, tryptamine, etc.) sont acheminés vers les différents lieux de synthèse.

Il y a plusieurs voies (ou possibilités) de biosynthèse de l'AIA à partir de l'acide aminé aromatique « tryptophane », dont deux sont plus fréquentes comportant chacune deux étapes.

***Première possibilité ou voie principale (tryptophane est converti en acide indole pyruvique, Figure 1) :**

-désamination : tryptophane + O \rightarrow acide indole pyruvique + NH_3 (transaminase) ;

-décarboxylation : acide indole pyruvique \rightarrow indole acétaldéhyde + CO_2 (indole-pyruvique décarboxylase) ;

Puis l'indole acétaldéhyde est transformé en acide indole 3-acétique (AIA) (indole acétaldéhyde déshydrogénase).

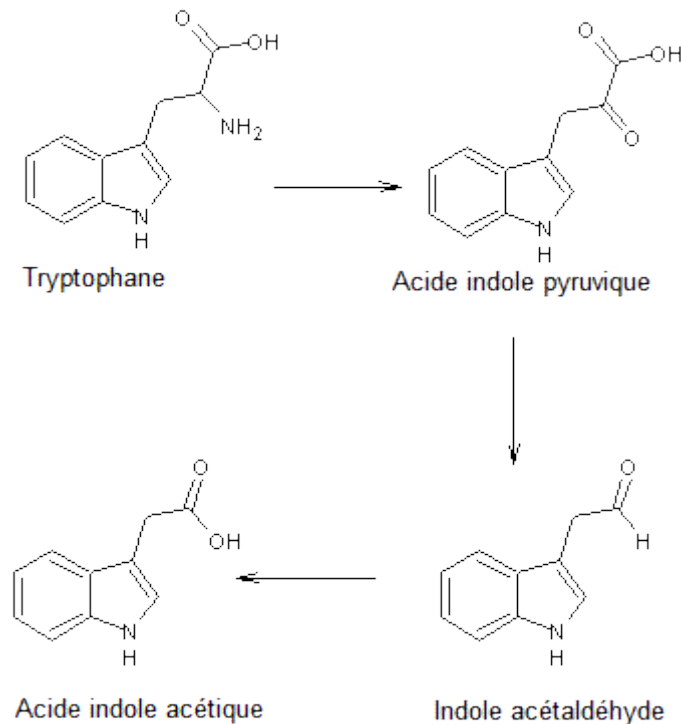


Figure 1 : Voie principale de la biosynthèse de l'AIA

***Deuxième possibilité ou voie secondaire (tryptophane est converti en tryptamine) :**

-décarboxylation : tryptophane \rightarrow tryptamine + CO₂ (tryptophane décarboxylase) ;



-désamination : tryptamine + O \rightarrow indole acétaldéhyde + NH₃ (tryptamine oxydase) ;

Puis l'indole acétaldéhyde est transformé en acide indole 3-acétique (AIA) (indole acétaldéhyde déshydrogénase).

Lieux de synthèse des auxines

Il est vraisemblable que toutes les cellules peuvent fabriquer des auxines dites naturelles à partir d'un précurseur. Les auxines se forment essentiellement dans les tissus en voie de mérisis (surtout dans les méristèmes primaires). La biosynthèse des auxines s'effectue dans plusieurs sites :

- Le méristème primaire de l'apex de la tige (bourgeon apical ou bourgeon terminal) en activité de croissance ;
- Les bourgeons axillaires par leur méristème primaire, quand ils ne sont pas dominés par le bourgeon terminal qui inhibe leur débourrement (dominance apicale) ;
- Les méristèmes primaires des pointes racinaires (racine principale et ramifications) ;
- Les méristèmes intercalaires primaires à la base des entre-nœuds (monocotylédones) ;

Le transport de l'auxine est basé sur le fait que le pH dans les parois et les espaces intercellulaires (pH 5,5) est plus faible que celui dans les cytoplasmes des cellules (pH 7,2), cela étant dû à des ATPases qui sont chargées d'acidifier les parois. A savoir que les ATPases membranaires sont une classe d'enzymes liées au métabolisme énergétique, qui hydrolysent ou synthétisent les molécules d'adénosine-triphosphate (ATP) tout en transférant des ions d'un côté à l'autre de la membrane. Il en résulte que l'auxine ($pK_a=4,75$) est protonée (IAAH) dans les parois et déprotonée (IAA^-) dans le cytosol. Lorsqu'elle est protonée, elle peut diffuser librement selon son gradient électrochimique à travers la membrane cytoplasmique. Lorsqu'elle entre dans la cellule, l'auxine se déprotonne et le mécanisme recommence (**Figure 1**).

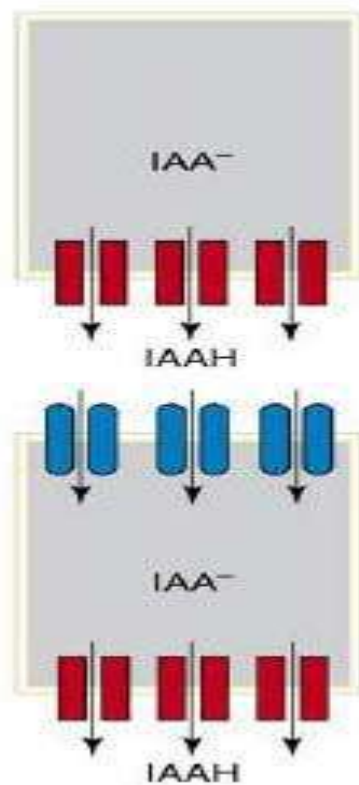


Figure 1 : Transport polarisé (vertical et basipète) de l'auxine.

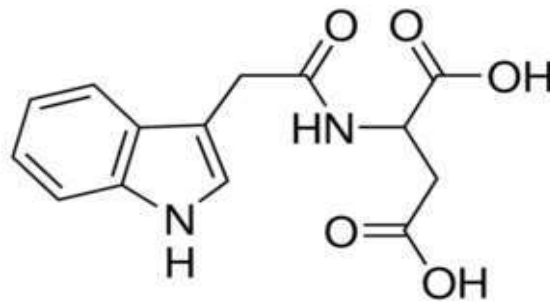
Formes conjuguées de l'AIA

A côté des auxines libres, il existe des formes combinées (auxines liées = auxines conjuguées) **inactives**.

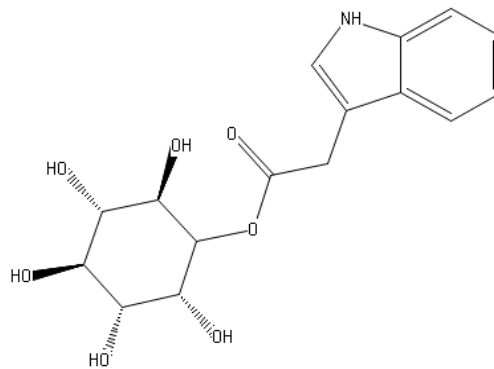
Les auxines libres en excès se lient avec des acides aminés, des sucres alcools et des sucres réducteurs (hexose comme glucose et pentose comme arabinose) pour former des auxines conjuguées (liées) de réserve.

Trois exemples des auxines conjuguées inactives :

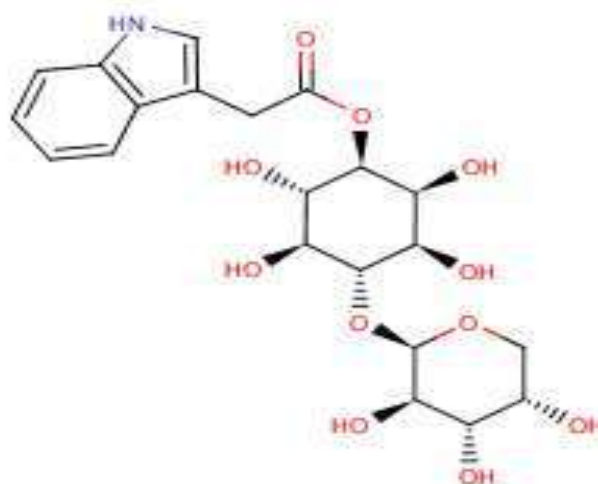
Exemple 1 : Indole 3-acétylaspartique ($C_{14}H_{14}N_2O_5$, AIA associé à l'acide aspartique par liaison peptidique. La masse molaire est égale à 288,25 g/mol).



Exemple 2 : Indole 3-acétyl-myo-inositol ($C_{16}H_{19}NO_7$, AIA associé au myo-inositol par liaison ester. La masse molaire est égale à 337,32 g/mol).



Exemple 3 : Indole 3-acetyl-myo-inositol 3-L-arabinoside ($C_{21}H_{27}NO_{11}$, AIA associé au myo-inositol et à l'arabinose (sucre pentose). La masse molaire est égale à 469.43922 g/mol).



Ces formes conjuguées peuvent être mise en évidence à la suite de l'apport d'AIA radioactif à une plante : plus de 50 % de l'AIA est parfois retrouvé sous forme conjuguée après 3 heures d'incubation. On peut également montrer par identification et dosage que l'auxine conjuguée représente plus de 50 % de l'auxine totale de la plante. Ces formes conjuguées sont donc souvent présentes à des concentrations supérieures aux formes libres et elles sont très stockées dans les graines, où elles semblent participer à la libération progressive d'auxine active durant la germination.

Ces formes conjuguées peuvent contribuer à maintenir une certaine homéostasie des teneurs en auxine à l'intérieure des végétaux. L'homéostasie de l'auxine signifie que les ajustements constants de concentrations en auxine résultent de l'équilibre entre plusieurs processus, à savoir biosynthèse, conjugaison, compartimentation, dégradation et transport à courtes ou longues distances.

Propriétés physiologique des auxines

Les effets de l'auxine **sont multiples** et ce PGR agit sur les trois réponses cellulaires coordonnées à savoir la mérisis (division), l'auxésis (élongation) et la différenciation. L'auxine est généralement considérée comme une substance de croissance majeure dans le contrôle de la croissance et du développement. Toutefois, dans un grand nombre de cas, l'auxine n'agit pas seule mais en combinaison ou en opposition avec d'autres PGRs. Ainsi, à l'échelle d'un organisme entier, la croissance et le développement est le résultat d'un équilibre entre les effets des différents PGRs (balance phytohormonale). En outre, l'auxine peut soit stimuler une réponse soit l'inhiber selon la concentration locale et, pour une même concentration, selon le tissu considéré (Tableau 3).

Les principales propriétés (activités) physiologiques des auxines (naturelles ou de synthèses) sont indiquées ci-dessous et classées fréquemment par ordre d'importance de 1 à 7.

1/ Action des auxines sur l'auxèse (= les auxines sont responsables de la croissance cellulaire par auxésis). Autrement dit, elles sont à l'origine de l'augmentation de la taille de cellules végétales.

2/ Action des auxines sur la mérisis (division cellulaire par mitose ou prolifération) : Elles agissent différemment sur les deux types de méristèmes.

*Pour les méristèmes primaires : l'auxine agit à faible concentration et stimule partiellement la mérisis.

*Pour les méristèmes secondaires : l'auxine a une action très marquée sur la multiplication cellulaire par mitose des cambiums et des phellogènes ==> croissance en épaisseur.

3/ Action des auxines sur la dédifférenciation cellulaire.

La différenciation cellulaire est un concept de biologie du développement décrivant le processus par lequel les cellules se spécialisent en un « type » cellulaire. La morphologie d'une cellule peut changer entièrement durant la différenciation, mais le matériel génétique reste le même.

Les auxines provoquent la dédifférenciation cellulaire (autrement dit, l'auxine favorise la division par mitose de cellules différenciées). Par exemple :

Certaines cellules différenciées d'un parenchyme cortical → se dédifférencient, c'est-à-dire, ces cellules deviennent méristématiques indifférenciées et elles se divisent par mitose puis se différencient (= se spécialisent) pour donner un nouveau tissu ayant une structure et une fonction bien déterminée → formation des tissus conducteurs phloème et xylème (faisceau cribro-vasculaire).

4/ Action sur la dominance apicale.

L'auxine à dose moyenne ou forte dose inhibe le développement des bourgeons axillaires. L'auxine sécrétée en grande quantité pour le bourgeon apical est à l'origine de la dominance apicale (bourgeons axillaires sont dormants).

Par contre, l'auxine à faible dose (= 10^{-8} g/ml) semble nécessaire à l'induction (débourrement) des bourgeons axillaires. Elle n'agit pas seule mais en association avec les cytokinines.

5/ Action rhizogène des auxines : Elles induisent la rhizogenèse.

Le pouvoir rhizogène de l'auxine ==> apparition des racines et des ramifications racinaires. Cette action rhizogène de l'auxine facilite le bouturage.

Il est à noter que les auxines à dose moyenne et forte (10^{-7} à 10^{-6} g/ml) réduisent la croissance en longueur des racines.

6/ Action des auxines sur la croissance de péricarpes des fruits charnus.

Pollinisation → Fécondation (double fécondation) → Production des graines → auxines des embryons diffusent vers le péricarpe (particulièrement vers le mésocarpe) pour assurer sa croissance et donner un fruit charnu.

7/ Action des auxines sur l'abscision et la sénescence.

L'auxine retarde le développement de la zone d'abscision sur les pétioles des feuilles et les pédoncules floraux. Elle s'oppose aux processus de sénescence des organes et des organismes.

(La sénescence est un processus physiologique qui entraîne une lente dégradation des fonctions de la cellule à l'origine du vieillissement des organes et elle est retardée par les auxines).

Tableau 3 : les principales interventions (propriétés physiologiques) des auxines en fonction de la concentration (10^{-8} à 10^{-5} g/ml).

+ = stimulation (parfois ++ ou +++)

- = inhibition (parfois -- ou ---)

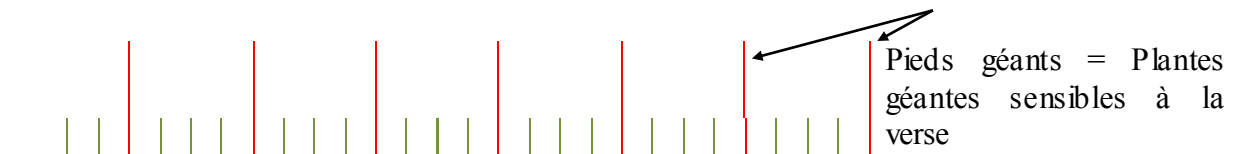
Activités biologiques	Concentration en auxine (g/ml)		
	10^{-8} (faible)	10^{-7} à 10^{-6} (moyenne)	$>10^{-6}$ à 10^{-5} (forte)
Mérésis :			
Méristèmes primaires (bourgeons et pointes racinaires)	+	-	--
Méristème intercalaire (à la base des entre-nœuds)	+	-	--
Méristèmes secondaires (cambium et phellogène)	+	+++	+
Auxésis :			
Tige et pétiole	+	+++	+
Limbe de monocotylédone	+	+++	+
Limbe de dicotylédone	-	--	---
Bourgeon	+	++	--
Racine	+	-	--
Péricarpe (fruit charnu)	+	+++	-
Différenciation :			
Histogenèse (différenciation et formation des tissus)	+	+++	-
Initiation et débourrement des bourgeons axillaires	+	-	--
Rhizogenèse (formation des racines)	+	++	+++
Zone d'abscission	-	--	---
Dédifférenciation :			
Faisceau cribro-vasculaire (Faisceau libéro-ligneux)	+	+++	-
Ramifications de la racine principale	-	+++	++
Formation des racines adventives (applications)	+	++	+++
Formation des bourgeons adventifs (applications)	++	+	-

GIBBERELINES

(Acides gibbérelliques)

I- Introduction

Les acides gibbérelliques (AGs) ont été découverts au Japon par observation dans un champ de Riz en 1926 par le phytopathologiste Eiichi Kurosawa. Ce dernier a prouvé l'existence, à la base des plantes géantes de riz, d'un champignon ascomycète nommé à l'époque, le "*Gibberella fujikuroi*" (aujourd'hui nommé = *Fusarium heterosporum f. heterosporum*). Ce champignon parasite est responsable de l'allongement considérable des entre-nœuds de riz qui deviennent sensibles à la verse.



Ce *Fusarium heterosporum* cause aussi une maladie appelée *bakanae*, responsable de la pourriture de plantules et la stérilité de graines.

-En 1926, Kurosawa démontre que des extraits du milieu de culture de *Gibberella* fournis à des plantes saines produisent le gigantisme.

-Du 1938 à 1939, deux autres auteurs Japonais (Teijiro Yabuta et Yusuke Sumiki) isolent un mélange de substance cristallisée qu'ils nomment **gibbérelline**. Leur inoculation à faible concentration à la base des plantes saines provoque une croissance en longueur considérable chez le riz et chez d'autres espèces (plantes).

↓
2^{ème} guerre mondiale
(Arrêt de la recherche)

-Les recherches ont été reprises en 1952 par Phinney B.O. et Lang aux Etats-Unis et par Brian en Grande-Bretagne.

-En 1955, Brian a établi **la structure chimique de premier acide gibbérellique, il s'agit de l'AG₃ (AG numéro 3).**

L'AG₃ (**Figure 1**) est donc le premier AG connu et utilisé (le N° 3 correspond à la tâche 3 sur la chromatographie ascendante sur papier). Sa masse molaire est de $346,3744 \pm 0,0185$ g/mol et sa structure est indiquée ci-dessous :

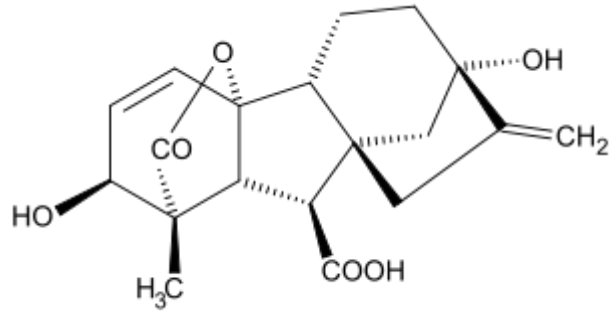
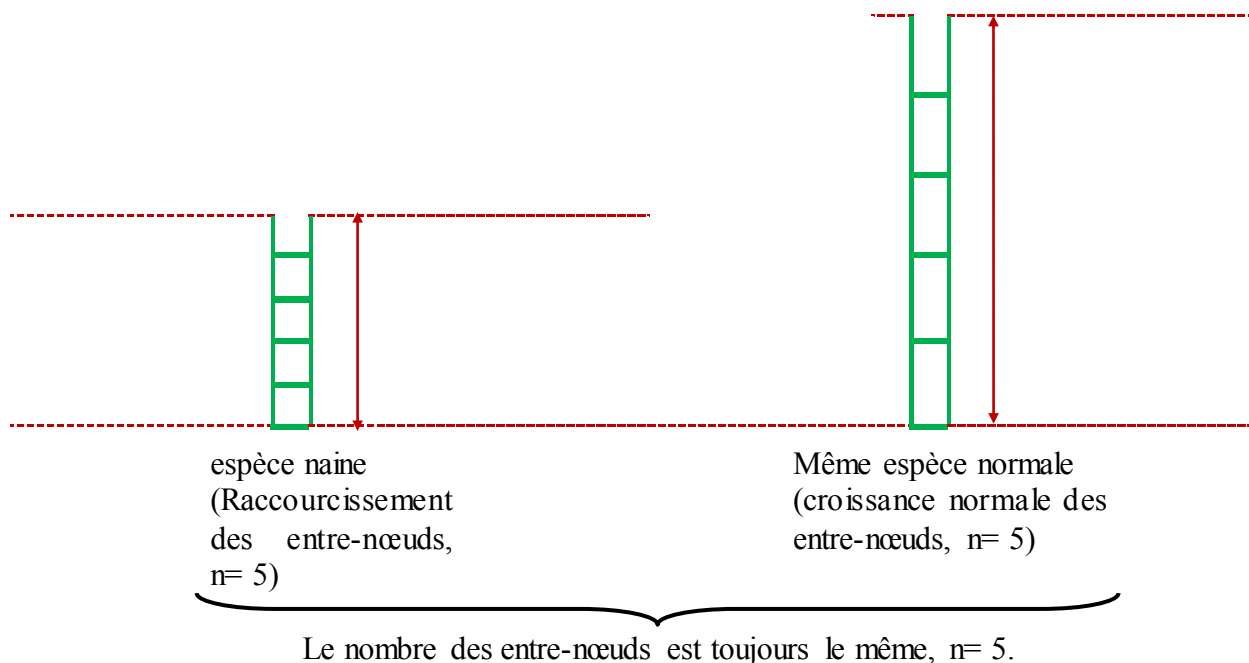


Figure 1 : Structure de l'acide gibbérellique 3 (AG₃).

Sa formule brute est C₁₉H₂₂O₆ (346,375 g/mol) et son nom chimique est acide (3S,3aS,4S,4aS,7S,9aR,9bR,12S)-7,12-dihydroxy-3-méthyl-6-méthylène-2-oxoperhydro-4a,7-méthano-9b,3-propénoazuleno[1,2-b]furane-4-carboxylique.

-En 1956, Phinney B.O. et West C.A. (deux américains) détectèrent les gibbérellines chez **les végétaux supérieurs**. Ensuite, on a pu les mettre en évidence chez tous les végétaux inférieurs et supérieurs (champignon, algues, bryophytes, ptéridophytes et spermatophytes). On les a même trouvés chez certaines bactéries.

-En 1957, Phinney B.O. a utilisé la propriété principale des gibbérellines (auxésis) pour lever **le nanisme d'origine génétique** de certaines variétés naines de pois et de maïs. De plus, cette propriété (levée de nanisme et la croissance des entre-nœuds) a été utilisée comme test biologique qui permet de tracer la courbe d'étalonnage afin de quantifier l'acide gibbérellique présent dans différents extraits végétaux.



*Plante naine + AG₃ ==> Croissance tout à fait semblable à celle de la plante normale.
(Les AGs sont appliquées en solution aqueuses (10^{-9} g/ml = 0,001 mg/l) ou alcoolique (10^{-7} g/ml = 0,1 mg/litre)). Ils déclenchent la croissance en longueur des entre-nœuds.

D'autres tests biologiques peuvent être utilisés :

- Allongement de l'hypocotyle de laitue.
- Production d' α -amylase par les cellules à aleurone des caryopses d'orge ou de blé.

*La chromatographie couplée à la spectrométrie de masse a permis la caractérisation de nombreuses gibbérellines. On connaît à l'heure actuelle **plus de 150** gibbérellines **naturelles** (AG₁ à AG₁₅₀). Ces gibbérellines n'existent pas ensemble chez chaque espèce mais chaque espèce contient un certain nombre.

Exemple 1 :

* *Phaseolus coccineus* L. (haricot écarlate, légumineuse) : AG₁ ; 3 ; 5 ; 6 ; 8 ; 17 ; 19 et 20.

* *Phaseolus vulgaris* L. (haricot commun) : AG₁ ; 3 ; 6 ; 8 ; 17 ; 19 ; 20 ; 29 ; 37 ; 38 et 44.

Exemple 2 : *Lupinus luteus* L. (Lupin jaune) (légumineuse voisine cultivée comme plante fourragère) : AG₁₈ ; 23 et 28.

II- Lieux de synthèse des AGs par ordre de priorité

- Les bourgeons terminaux (= bourgeons apicaux = apex) et les bourgeons axillaires en activités. Il est à noter que **Les ébauches foliaires des bourgeons produisent d'avantage les AGs que les méristèmes primaires** (contrairement aux auxines).
- La pointe racinaire et dans ce cas, les AGs sont synthétisés par le méristème primaire et ils sont transportés plutôt par le xylème.
- Les jeunes entre-nœuds (méristèmes intercalaires).
- Les jeunes feuilles.
- Les embryons des graines.

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

Les gibbérellines migrent aussi bien à travers **le phloème** (sève élaborée) que par **le xylème** (sève brute). 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.

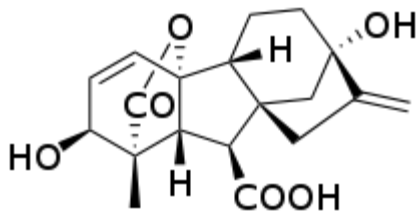
Un transport de cellules à cellules de type symplastique a été aussi observé.

Les gibbérellines ne présentent pas de transport polarisé à la différence des auxines. Appliquées à un niveau quelconque de la plante, elles peuvent avoir des effets régulateurs sur toutes les autres parties.

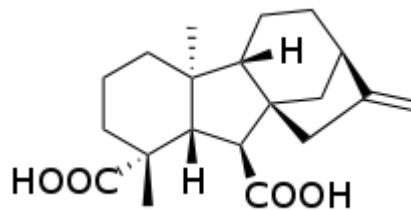
III- Structure et voies de biosynthèse

Les **gibbérellines** (de *Gibberella fujikuroi*) ou **acides gibbérelliques** sont une famille **naturelle** de régulateurs de croissance. Elles sont nommées AG (en anglais GA, **gibberellic acid**) suivi d'un chiffre lié à la date de leur découverte (de plus ancien au plus récent). Les gibbérellines sont donc appelées GA₁ à GA_n par ordre de découverte.

C'est une famille de composés diterpéniques tétracycliques (métabolisme secondaire) **à 19 ou 20 atomes de carbones et quatre cycles (A, B, C et D)**, formés par quatre unités isoprène (= unité de 5 atomes de carbones). L'AG à 19 atomes de carbone possède un pont lactone dans le cycle A (AG₃).



Acide gibbérellique 3 (AG₃)
à 19 atomes de carbone.
(présence de pont lactone
dans le cycle A)



Acide gibbérellique 12 (AG₁₂) à 20 atomes de carbones
(absence de pont lactone dans le cycle A).

La synthèse a lieu en trois étapes dans trois compartiments cellulaires (plastides, cytosol et réticulum endoplasmique) :

*Formation de l'énantiomère Kaurène (ent-Kaurène) dans les plastides et se dirige vers le cytosol (cytoplasme).

*Réactions d'oxydation dans le réticulum endoplasmique (RE). Ces réactions sont menées par des enzymes monooxygénases dépendantes du cytochrome P450 associé à la membrane du réticulum. L'ent-kaurène forme le premier acide gibbérellique nommé AG₁₂.

*Synthèse d'autres gibbérellines (hydroxylation et oxydation) dans le cytosol à partir de l'AG₁₂ grâce à des dioxygénases solubles.

Chaque gibbérelline contient **un noyau gibbérellane** (issu d'un noyau gibbane) composé de 4 cycles (A, B, C et D). Contrairement aux auxines (issues de métabolismes primaires), la voie de biosynthèse des AGs fait partie de métabolismes secondaires (la voie des terpénoïdes) et **la première gibbérelline formée est l'AG₁₂ qui sera le précurseur** de toutes les autres gibbérellines.

Les gibbérellines présentent **des formes conjuguées ou liées** avec un sucre réducteur tel que le glucose). Les conjugaisons les désactivent en général, afin de réguler leurs actions et de les mettre en réserve.

IV- Propriétés physiologiques des AGs

1/ Ils stimulent la croissance en longueur de plantes normales et naines. Ils sont beaucoup plus efficaces que les auxines dans leur action externe sur la croissance des plantes normales. Nous avons ainsi observé que les gibbérellines externes ont un effet spectaculaire sur la croissance des plantes naines et la montaison des plantes en rosette (hypocotyles de laitue, carotte,...).

Il ne fait aucun doute que leur action est spécifique sur la croissance des entre-nœuds.

*À la différence des auxines, **les gibbérellines sont sans effet sur les racines** (elles sont neutres sur la croissance racinaire), mais y sont produites.

2/ Ils stimulent à forte dose la croissance des feuilles.

3/ Ils contribuent à la levée de la dormance des graines et favorisent ainsi leur germination.

4/ Ils permettent le débourrement des bourgeons axillaires après la levée de leur dormance.

5/ Ils stimulent la croissance des péricarpes (grandissement cellulaire) des fruits charnus et ils permettent la production de fruits parthénocarpiques (sans graines).

Commercialement, les gibbérellines sont employées pour faire grossir les fruits avec graines et sans graines (= parthénocarpiques).

*Pas d'effet sur la dédifférenciation.

*Pas d'effet sur la sénescence et l'abscission.

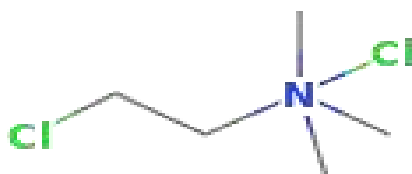
ANTIGIBBERELLINES

Les antigibbérellines réduisent la croissance en longueur des plantes et elles sont considérées comme **des Retardant de Croissance (RC)**.

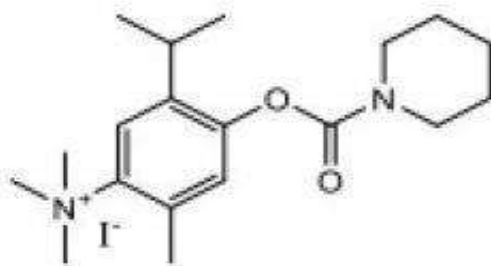
-Les antigibbérellines naturelles sont l'**acide abscissique (ABA)** et l'**acide phaséique**. Ces derniers **bloquent** la synthèse endogène des gibbérellines.

-Les antigibbérellines de synthèse (composés organiques) sont utilisées en agriculture et horticulture. Elles sont nombreuses et elles inhibent à différents niveaux les activités enzymatiques impliquées dans la biosynthèse des AGs au niveau de la plante. Parmi ces antigibbérellines de synthèse fortement utilisées, je cite quatre exemples :

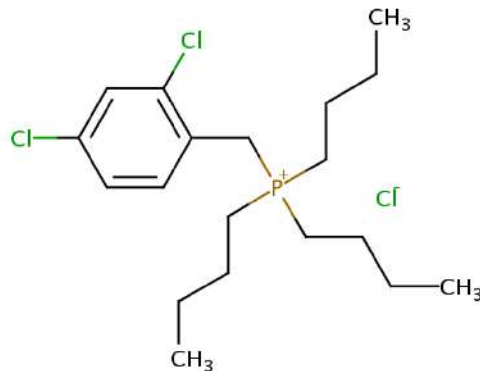
***Chlorocholine chloride (Cycocel, CCC)** : Son nom chimique est 2-chloroéthyl-triméthylammonium chloride et sa formule brute est $C_5H_{13}Cl_2N$ avec une masse moléculaire de 158.07 g/mol.



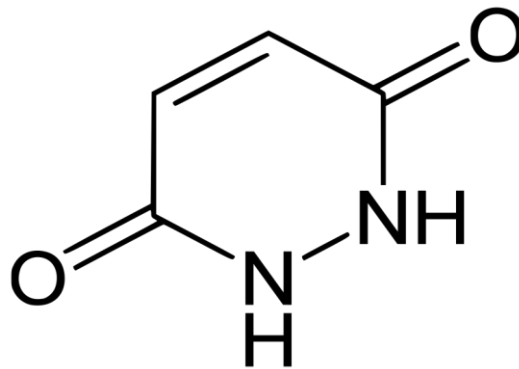
***Amo-1618** (2'-isopropyl-4'-(triméthylammonium chloride)-5'-méthylphényl piperidine-1-carboxylate. Sa formule moléculaire est $C_{19}H_{31}ClN_2O_2$ avec une masse molaire de 354,9 g/mol.



***Phosfon-D (Phosphan).** Son nom chimique est Chlorphonium chloride et sa formule brute est $C_{19}H_{32}Cl_3P$ avec une masse molaire de 397.8 g/mol.



***Hydrazide maléique** ou 1,2-dihydro-3,6-pyridazinedione. Sa formule brute est $C_4H_4N_2O_2$ avec une masse molaire de 112,08 g/mole.



L'hydrazide maléique est un composé organique utilisé en agriculture comme inhibiteur de germination pour la pomme de terre. Il agirait essentiellement par inhibition de quelques réactions enzymatiques et stoppe finalement la mitose.

Les antigibbérellines ont plusieurs utilisations :

- Utilisées en horticulture pour obtenir des plantes naines.
- Utilisées pour inhiber la germination des tubercules comme la pomme de terre.
- Utilisées simultanément avec des engrais (cas de blé). Les engrais stimulent ainsi la maturation des graines sans provoquer, grâce aux antigibbérellines, une trop grande croissance de la plante **pour éviter sa verse** (la casse de chaume) et augmenter ainsi le rendement.
- Utilisées pour augmenter la tolérance au froid (retard de levée de dormance de graines et tubercules (donc prolongation de la forme de résistance).

CYTOKININES

Le troisième groupe de régulateurs de croissance constitue les cytokinines, dont l'effet prépondérant (majeur) porte sur la prolifération cellulaire ou la méiose (division cellulaire par mitose), plus particulièrement sur la cytokinèse d'où le nom de cytokinines.

La cytokinèse (= cytodierèse = cytocinèse) est la phase finale de la division cellulaire qui correspond à la séparation des deux cellules filles. Autrement dit, la mitose se termine par la formation de deux noyaux distincts, suivie d'une séparation du cytoplasme (cytokinèse) pour former deux cellules filles.

Les cytokinines naturelles proviennent de l'adénine (= aminopurine). Cette dernière est un composé organique de formule brute $C_5H_5N_5$ (135,13 g/mol) appartenant à la famille des purines. L'adénine est une molécule hétérocyclique, constitué d'un cycle possédant plusieurs atomes d'azote associés avec des atomes de carbone (**Figure 1**).

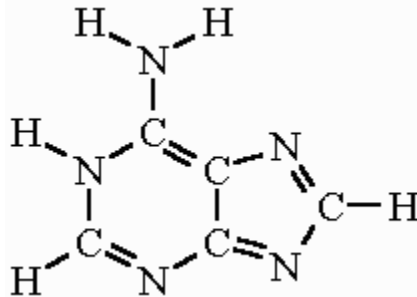


Figure 1 : Formule de l'adénine, une base azotée purique qui fait partie des quatre bases essentielles des acides nucléiques.

Découverte et structure des cytokinines

En 1941, **VAN OVERBEEK J.** met en évidence les propriétés actives du lait de noix de coco vis-à-vis de la croissance de jeunes embryons de *Datura stramonium* L. (= *Datura officinal*, Stramoine ou Stramoine commune).

La noix de coco est le fruit du cocotier (*Cocos nucifera* L.). Cette noix décortiquée (graine) est commercialisée. L'albumen liquide de la graine (= lait de noix de coco) est filtré et il est parfois utilisé en culture de tissus végétaux (il est très riche en acides nucléiques comme l'adénine).

En 1954, l'équipe de **SKOOG Folke K.** montre que la prolifération cellulaire in vitro des tissus de moelle (= parenchyme médullaire) de tabac ne peut se faire avec la seule présence d'auxine qui assure généralement le grandissement cellulaire. La recherche de substances actives capables d'induire la méiose conduit à mettre en évidence l'action positive de :

- Lait de noix de coco (albumen liquide) ;
- Spermies autoclavés de poisson.

En 1955/56, **MILLER Carlos** obtient à partir de sperme autoclavé de Hareng (un petit poisson gras = *Clupea harengus* L.) une substance capable d'induire la mitose de cellules de parenchyme médullaire de tabac. Cette substance a été identifiée et il s'agit de **la 6-furfuryladénine (= 6-furfurylaminopurine)**, appelée **la kinétine** (première cytokinine de synthèse). Sa formule brute est $C_{10}H_9N_5O$ et sa masse molaire est égale à 215,21 g/mol (**Figure 2**).

La kinétine a été aussi isolée en 1974 dans des extraits de levure autoclavés.

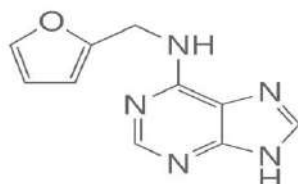


Figure 2 : Structure de la kinétine (adénine + noyau furfural). Le furfural est un aldéhyde hétérocyclique.

A côté de la kinétine, une deuxième substance synthétique à activités cytokinine a été élaborée à la base de l'adénine (**Figure 3**) et il s'agit de la **benzyl adénine (BA) = 6-benzylaminopurine (BAP) (BA = BAP)**. Sa formule brute est $C_{12}H_{11}N_5$ avec une masse molaire de 225,25 g/mol.

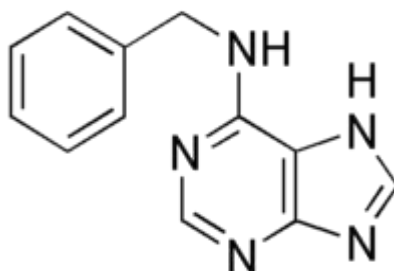


Figure 3 : Formule de la benzyl adénine (= adénine + benzyle). Le terme benzyle désigne le groupe fonctionnel aromatique de formule brute $C_6H_5-CH_2-R$.

La benzyl adénine (BA ou BAP) est une cytokinine de synthèse de première génération, qui a des propriétés analogues à celles des cytokinines naturelles mais qui est moins chère à produire. Elle était synthétisée la première fois dans le laboratoire de **SKOOG Folke K.** (né le 15 juillet 1908 à Halland, Suède - 15 février 2001) était un physiologiste végétaliste suédois (naturalisé américain en 1925), pionnier dans le domaine des régulateurs de croissance, particulièrement les cytokinines. On lui doit notamment le test de Skoog qui sert à tester des substances à action phytohormonale, en observant leurs effets sur la division de cellules de moelle de tabac mises en culture.

Ces deux cytokinines synthétiques de nature voisine, dérivent de l'adénine. Leurs abréviations sont : Kinétine (K ou Kin) et Benzyl adénine (BA ou BAP, à savoir adénine = aminopurine).

De même, des activités cytokinines ont été caractérisées dans divers extraits végétaux (extraits de divers fruits et surtout jus de banane) mais sans identification des structures actives. En 1964/65, **LETHAM D. S.** identifie dans l'albumen de caryopse de maïs (*Zea mays* L.) la première cytokinine naturelle et elle s'agit de **la 4-hydroxy-3 méthyl-2 butényl adénine** ou **Zéatine** (par abréviation Z ou Zéa). Sa formule brute est $C_{10}H_{13}N_5O$ avec une masse molaire de 219,24 g/mol.

La zéatine (**Figure 4**) et la dihydrozéatine (DHZ, **Figure 5**) sont les cytokinines les plus répandues dans le règne végétal.

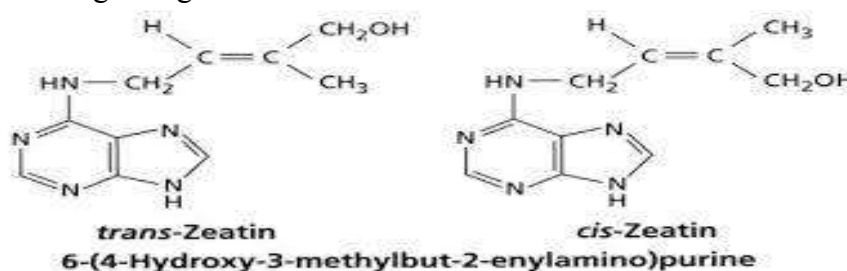


Figure 4 : Deux stéréoisomères Z (cis) et E (trans) de la zéatine. Les deux formes sont actives. La trans-zéatine issues des caryopses de maïs est la plus utilisée dans la recherche.

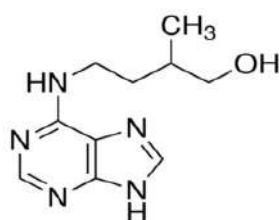


Figure 5 : Structure de la dihydrozéatine (DHZ). C'est une cytokinine naturelle généralement très active et plus stable à l'intérieur de la plante que les deux formes de la zéatine. Cela peut être dû au fait que la DHZ n'est pas un substrat de la cytokinine oxydase. La DHZ peut jouer un rôle important dans le maintien des niveaux d'activité des cytokinines dans un environnement oxydatif.

Par la suite, on a abouti à la caractérisation chez les végétaux d'une deuxième cytokinine naturelle qui est l'isopentényladénine (**IPA**) = 6-(γ,γ -Diméthylallylamino)purine = N⁶-(2-isopentényl)adénine (**2iP**) (**Figure 6**).

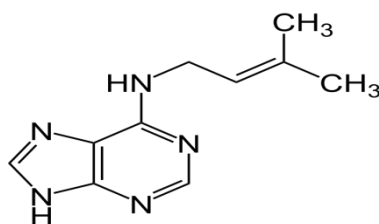


Figure 6 : Structure de l'isopentényladénine (IPA = 2iP). Sa formule brute est $C_{10}H_{13}N_5$ et sa masse molaire est 203,24 g/mol. C'est la seconde cytokinine découverte à partir de plantes atteintes par la bactérie *Rhodococcus fascians*. Cette bactérie phytopathogène attaque de nombreuses espèces de plantes dicotylédones et monocotylédones chez lesquelles elle provoque des malformations de croissance (des galles feuillées). Les galles causées par des souches virulentes de *R. fascians* aient des niveaux plus élevés de cytokinine. Il est également important de noter que les cytokinines de type IPA sont sécrétées dans le milieu de culture par des souches de *R. fascians*.

Les cytokinines naturelles (IPA, Zéa et DHZ) sont formées d'adénosine monophosphate (AMP) et de l'isopentényle pyrophosphate (**Figure 7**). Le résidu isoprène est transféré par la cytokinine synthétase (une prényle transférase) au groupe amino de l'AMP puis est hydroxylé. La synthèse des cytokinines a lieu principalement dans les tissus méristématiques des racines. Les plants de tabac transgéniques dans lesquels l'activité de la cytokinine synthétase dans les feuilles est augmentée ont une durée de vie beaucoup plus longue que les plants normaux, car leur sénescence est supprimée par la production accrue de cytokinine.

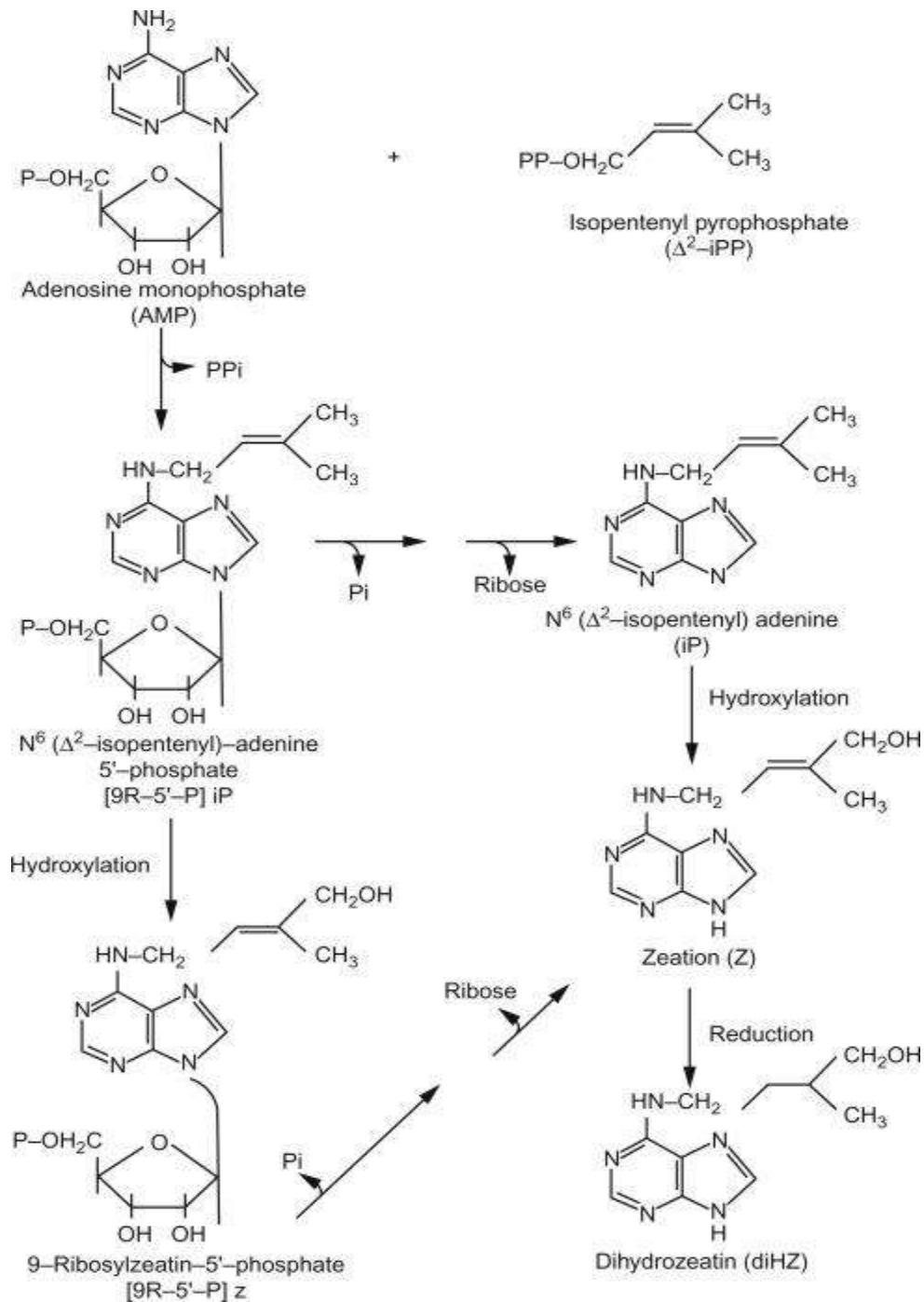


Figure 7 : Les voies simplifiées de la biosynthèse successive des cytokinines naturelles (IPA, ensuite Zéa et enfin DHZ).

Il est admis que les cytokinines naturelles sont produites de façon préférentielle dans **les racines** (elles sont présentes dans les racines en grande quantité), bien que les embryons, les jeunes fruits, les bourgeons aient aussi une autonomie de production de cytokinines.

Les cytokinines sont transportées dans le xyème. Elles sont commercialisées et appliquées de façon exogène au niveau des feuilles.

Au sein de la plante, les cytokinines se lient fréquemment avec **le ribose** (sucre à 5 atomes de carbone) au niveau de la base adénine qui devient adénosine. Nous avons deux cytokinines naturelles conjuguées au ribose par l'adénosine phosphorylase: La zéatine riboside (**Figure 8**) et la N⁶-isopentényladénosine (**Figure 9**). Ces deux dernières sont actives et commercialisées.

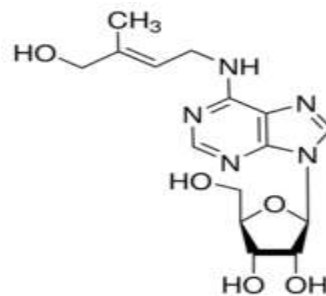


Figure 8 : Structure de la zéatine riboside, se retrouve principalement dans les racines des plantes. Elle a deux stéréoisomères Z (cis) et E (trans).

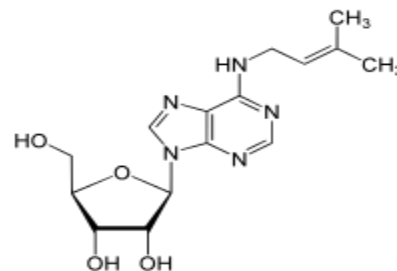


Figure 9 : N⁶-isopentényladénosine ou riboprine, est un nucléoside rare.

Parfois, le ribose est phosphorylé par l'adénosine kinase et nous obtenons la zéatine ribotide (**Figure 10**). Cette dernière se forme aussi directement à partir de la zéatine par l'enzyme APRT (adénine phosphoribosyltransférase) (**Figure 11**).

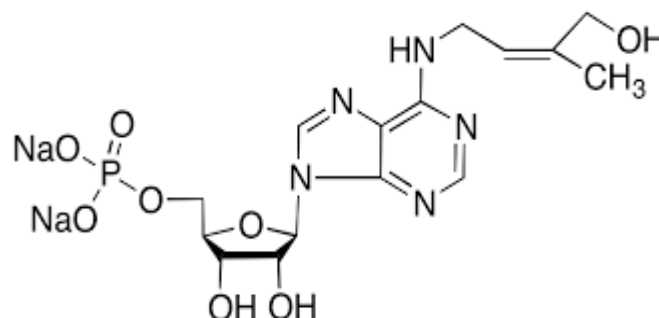


Figure 10 : Structure de la Zéatine ribotide (les deux cations Na⁺ se fixe sur les deux O⁻ du phosphate).

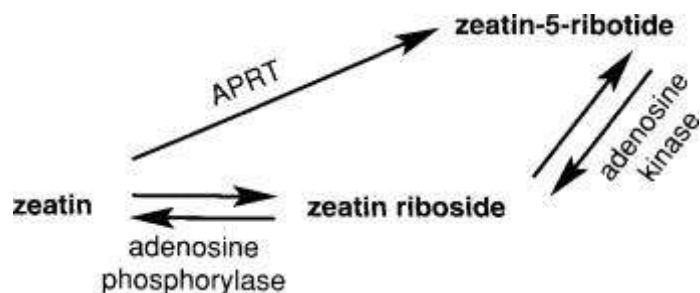


Figure 11 : Différentes voies de conjugaison de zéatine (même observation pour les deux autres cytokinines IPA et DHZ).

Il est à noter que les cytokinines naturelles se conjuguent aussi avec le glucose.

Propriétés physiologiques

1/ Division cellulaire ou prolifération cellulaire par mitose (mère)

- Les cytokinines permettent la cytokinèse, c'est-à-dire la formation d'une paroi transversale assurant la séparation de deux cellules filles durant la phase finale de la mitose.
- Il faut également signaler que l'action des cytokinines sur la méiose est amplifiée par la présence des auxines à faible ou à moyen dose. Ceci est un exemple de complémentarité d'action entre deux substances de croissance (= synergie).

2/ Dédifférenciation et différenciation vers les bourgeons

Les cytokinines sont à l'origine d'une dédifférenciation, suivie d'une différenciation, orientée vers la constitution de bourgeons : Formation de bourgeons axillaires durant le développement de la plante et néoformation de bourgeons adventifs lors de la culture in vitro de tissus.

Les cytokinines sont donc des PGRs de bourgeonnement.

3/ Levée de dormance (bourgeons et graines)

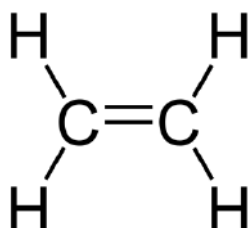
- Elles lèvent la dormance de bourgeons axillaires (contre action sur la dominance apicale). Elles sont plus efficaces que les acides gibbérelliques et les deux PGRs sont complémentaires sur cette action.
- les cytokinines lèvent la dormance des graines et stimulent leur germination. Mais, beaucoup moins que les acides gibbérelliques.

4/ Effet sur la mobilisation de métabolites et action anti-sénescence

Des applications localisées de cytokinines à des feuilles âgées entraînent une mobilisation de métabolites (sels minéraux, acides aminés, etc.) vers la zone traitée qui reste bien chlorophyllienne malgré la sénescence. Les cytokinines retardent donc la sénescence en inhibant la dégradation des protéines et stimulent la synthèse d'ARN.

Les cytokinines sont de PGRs de rajeunissement : Elles sont beaucoup plus anti-sénescence que les auxines et les gibbérellines.

ETHYLENE



L'éthylène (ou éthène, masse molaire 28,0532 g/mol.) est un hydrocarbure à deux atomes de carbone, de formule C_2H_4 , ou plus précisément $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ (avec une double liaison entre les deux atomes de carbone). L'éthylène est la molécule de base de la pétrochimie. Il en est produit 207,58 millions de tonnes/an en 2019, soit $207,58 \cdot 10^9$ kilogrammes/an.

L'éthylène est aussi un produit naturel émis par les plantes. Il a été découvert en tant que PGR gazeux en **1901** par le botaniste russe **Dimitri Neliubov** qui démontra qu'il était le responsable de la chute prématurée des feuilles des plantes situées à proximité des lampadaires (lampes) à gaz de ville.

En 1910, on s'aperçoit qu'un fruit enfermé mûrit plus vite qu'un fruit à l'air libre. On fait alors un premier **rapprochement avec l'éthylène**. **En 1934**, on découvre les **voies métaboliques de l'éthylène**.

En 1960, par chromatographie en phase gazeuse, on arrive à doser l'éthylène émis par les plantes.

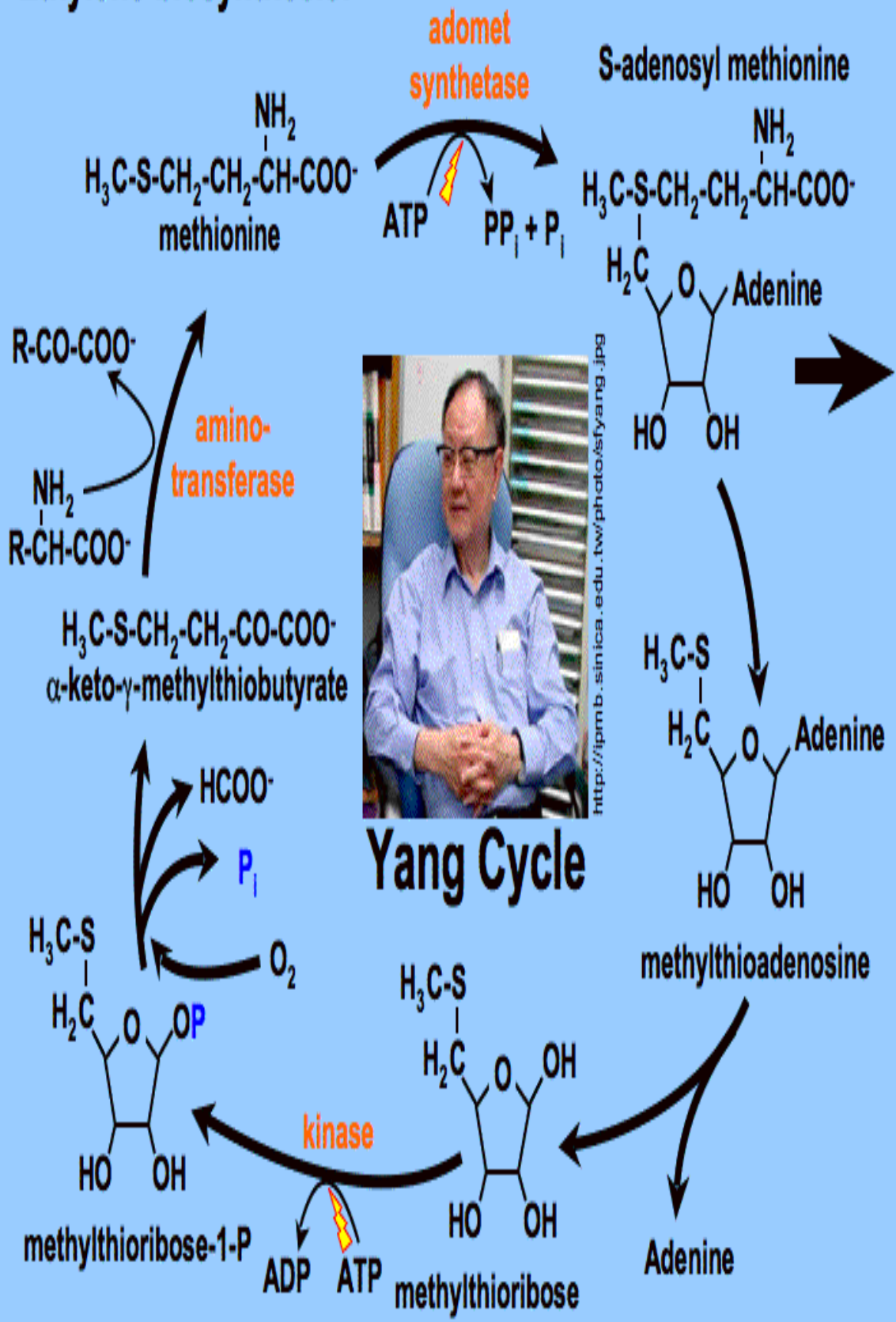
Biosynthèse de l'éthylène (Figure 1)

*L'éthylène a pour origine la méthionine (acide aminé soufré).

*Dans le cycle de Yang (1980), la **méthionine est transformée en S-adénosylméthionine (SAM)** par la SAM Synthétase : Méthionine + ATP → SAM + PPi + Pi.

*La SAM est ensuite dégradée en 5-méthylthioadénosine (qui est réutilisé par le cycle de Yang) et en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (**ACC**) par l'ACC Synthétase. **Une partie de l'ACC est ensuite convertie en éthylène (volatil) grâce à l'ACC Oxydase**, le reste va se conjuguer avec du N-Malonyl CoA ($\text{HOOC-H}_2\text{C-COSCoA}$) pour donner du N-Malonyl ACC (MACC non volatil) stocké en une réserve métabolique qui pourra être hydrolysée en fonction des besoins de la plante.

Ethylene biosynthesis:



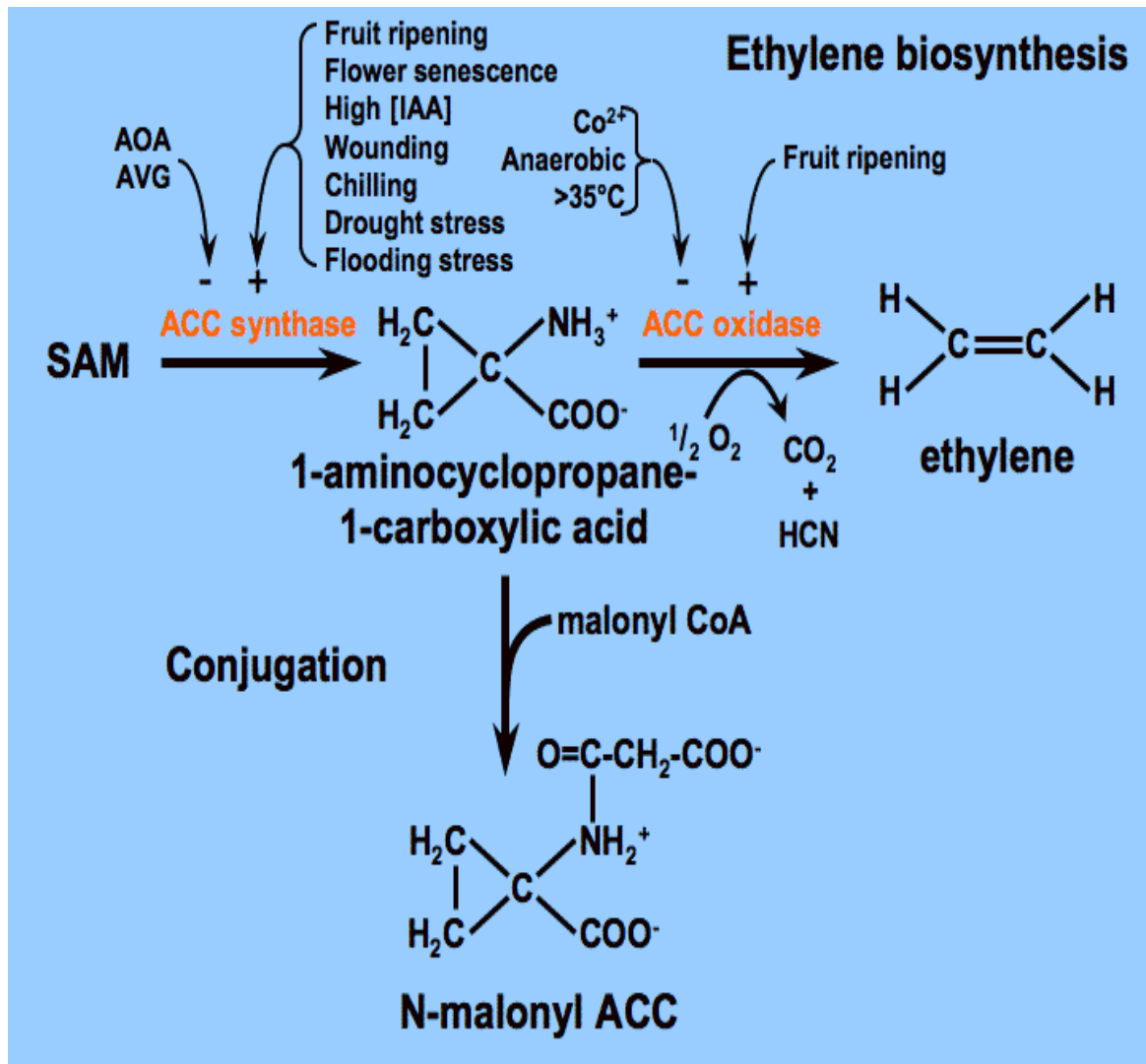


Figure 1 : Cycle de Shang Fa Yang (1980) sur la biosynthèse de l'éthylène.
(- : inhibition ; + : stimulation).

*L'AOA (acide aminooxyacétique) et l'AVG (Aminoéthoxyvinyglycine) bloquent (inhibent) le fonctionnement de l'ACC Synthétase ;

*Le mûrissement de fruit, sénescence, forte concentration des auxines, blessures, basses températures, stress hydrique, stress causé par l'inondation (anoxie) stimulent (+) le fonctionnement de l'ACC Synthétase et favorisent la synthèse de l'éthylène ;

*Une absence d'oxygène (anaérobie), des fortes températures (supérieure à 35°C), des ions cobalt Co^{2+} , inhibent le fonctionnement de l'ACC Oxydase. Ce dernier est stimulé (+) durant le mûrissement de fruit ;

*Le nitrate d'argent AgNO_3 , le thiosulfate d'argent $\text{Ag}(\text{S}_2\text{O}_3)_2^{-3}$ ou un milieu enrichi en CO_2 , inhibent en aval l'action de l'éthylène ;

*Le cyclopropène de méthyle (1-MCP) se fixe de façon presque irréversible sur les récepteurs éthylène et inhibe son action ;

*L'acide abscissique stimule la synthèse de l'éthylène.

Propriétés physiologiques de l'éthylène

Elle a une influence sur la croissance et le développement de la plante (de la germination à la sénescence) souvent en interaction avec d'autres PGR.

L'éthylène peut être considéré comme un PGR mixte avec des effets positifs (maturation des fruits, etc.) et des effets négatifs sur le développement (inhibition de la croissance, provoque la sénescence des organes et l'abscission des feuilles).

1/ Action sur le mûrissement des fruits charnus

L'éthylène est un catalyseur essentiel de mûrissement des fruits. Par exemple, un avocat ne mûrit pas sur l'arbre mais six à huit jours après la récolte. On observe alors un pic de production d'ACC, puis d'éthylène qui déclenche la maturation du fruit. Un fruit dont la maturation et le mûrissement sont dépendantes de l'éthylène est classé comme **fruit climactérique**.

Le tableau ci-dessous recense certains fruits climactériques et non-climactériques :

Maturation et mûrissement des fruits charnus	
<u>Fruits climactériques</u> (Ethylène)	<u>Fruits non climactériques</u> (Acide abscissique, ABA)
Abricot, Avocat, Banane, Figue, Kaki, Kiwi, Mangue, Melon, Nectarine, Pêche, Poire, Pomme, Tomate.	Ananas, Cerise, Citron, Fraise, Grenade, Litchi, Mandarine, Myrtille, Olive, Orange, Pamplemousse, Pastèque, Raisin.

Changements biochimiques lors de mûrissement :

- Hydrolyse des composés pectiques en pectine soluble ;
- Hydrolyse de l'amidon en sucres réducteurs ;
- Disparition des acides organiques (de l'acidité) en oses ;
- Disparition des substances astringentes (tannins).

Pour empêcher le mûrissement, le froid ne suffit pas. On ventile pour éviter l'accumulation d'éthylène. Pour redémarrer le mûrissement, il suffit de diffuser de l'éthylène.

On peut ajouter du permanganate de potassium (KMnO₄) dans les sachets contenant des bananes ou des tomates afin d'oxyder l'éthylène en éthylène glycol (C₂H₆O₂) ce qui arrête le mûrissement et prolonge la durée de vie des fruits.

L'utilisation d'inhibiteur de la production d'éthylène « la rhizobitoxine » (**Figure 2**), bloque l'action de l'ACC synthétase » et retarde le mûrissement des pommes.

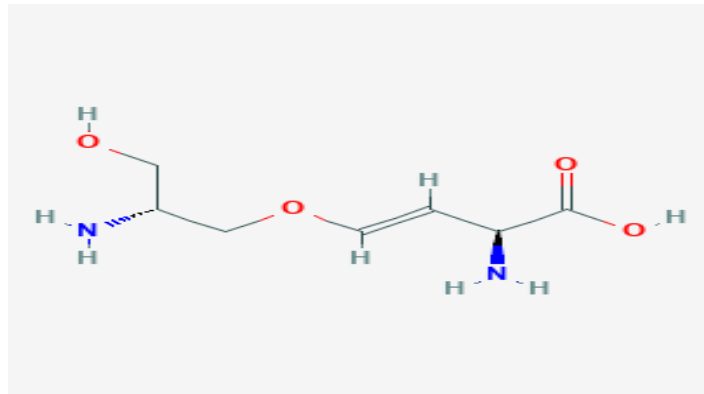


Figure 2 : Structure de la rhizobitoxine (C₇H₁₄N₂O₄ et 190.2 g/mol.).

2/ Accélère la sénescence des organes

La sénescence des organes est un processus génétiquement programmé influençant l'âge physiologique des entités vivantes. Un apport exogène d'ACC ou d'éthylène entraîne une sénescence prématurée, alors qu'un apport exogène de cytokinine retarde le processus.

Une augmentation de la production d'éthylène est associée à une perte de chlorophylle des feuilles, une dégradation des protéines et des ARN, une perte de pigmentation des fleurs, et autres symptômes de vieillissement.

3/ Provoque l'abscission (= chute) des feuilles et des fruits

Les cellules des zones nécessitant une abscission répondent spécifiquement à l'éthylène. Une multitude d'enzymes hydrolytiques telles que des pectinases, cellulases ou des polygalacturonases (qui dégradent l'acide galacturonique) sont alors stimulées et lysent les parois cellulaires pour fragiliser la structure de la zone d'abscission au niveau de pétiole ou le pédoncule floral.

4 /Inhibition de la floraison

L'éthylène inhibe la floraison pour la plupart des végétaux sauf chez certaines espèces comme la mangue ou l'ananas.

POLYAMINES

Les polyamines (PA) sont de petites amines aliphatiques chargées positivement qui sont omniprésentes dans les cellules de tous les organismes vivants (règne animal, végétal et micro-organismes). En raison de leurs charges positives, les polyamines se lient aux macromolécules telles que l'ADN, l'ARN, les protéines, etc.

Trois polyamines sont plus fréquentes chez les végétaux : putrescine, spermidine et spermine. Deux autres, l'agmatine et la cadavérine sont rares.

***Putrescine (Put)** : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_2-\text{CH}_2\text{NH}_2$ (2 groupements amines)

→ dérive de l'ornithine : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_2-\text{CHNH}_2-\underline{\text{COOH}}$

***Cadavérine** : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}_2\text{NH}_2$ (2 groupements amines)

→ dérive de lysine : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_3-\text{CHNH}_2-\underline{\text{COOH}}$

***Agmatine** $\text{HNC} \begin{cases} \text{NH}_2 \\ \text{NH}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}_2\text{NH}_2 \end{cases}$ (4 groupements amines)

→ dérive de l'arginine : $\text{HN}=\text{C} \begin{cases} \text{NH}_2 \\ \text{NH}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}_2(\text{NH}_2)-\underline{\text{COOH}} \end{cases}$

Ces trois polyamines proviennent d'acides aminés polyaminés, par de simples décarboxylations réalisées grâce à des décarboxylases spécifiques (libération de groupement carboxylique COOH).

***Spermidine** : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_2-\text{NH}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}_2\text{NH}_2$ (3 groupements amines)

***Spermine** : $\text{H}_2\text{NCH}_2-(\text{CH}_2)_2-\text{NH}-(\text{CH}_2)_4-\text{NH}-(\text{CH}_2)_2-\text{CH}_2\text{NH}_2$ (4 groupements amines)

Les polyamines sont caractérisées donc par la présence de plusieurs (2 à 4) fonctions amines (-NH₂ ; -NH- et -HN=) dans leur molécule.

Les polyamines sont donc des composés aliphatiques azotés de poids moléculaires faible et de nature polycationiques (RNH₂ + H⁺ donne RNH₃⁺ et RNHR + H⁺ donne R₂NH₂⁺), nécessaires dans les processus cellulaires vitaux, et qui sont considérées comme un nouveau groupe (une nouvelle classe) de régulateurs de croissance. Leur caractère essentiel pour la croissance et le développement est reconfirmé.

Biosynthèses de polyamines

Deux enzymes sont clés pour la **synthèse de putrescine** : ODC (ornithine décarboxylase) et ADC (arginine décarboxylase). La synthèse de putrescine se fait par deux voies : La voie directe à partir de l'ornithine (ODC) (**Figure 1**) et la voie indirecte à partir de l'arginine (ADC et arginase) (**Figures 1 et 2**).

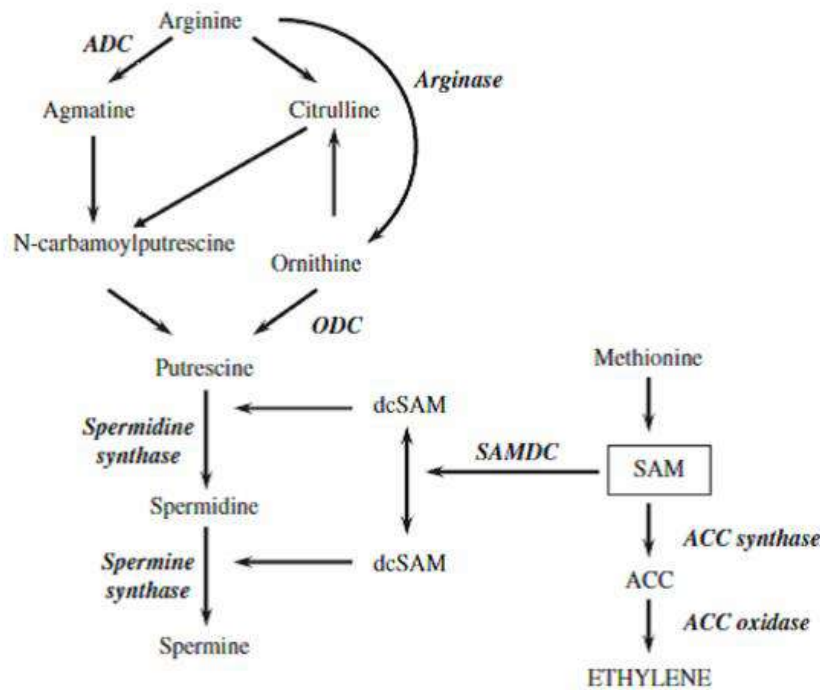
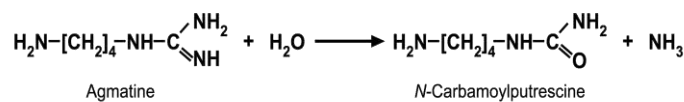


Figure 1 : Cycle de la synthèse de putrescine à partir de l'ornithine par l'ornithine décarboxylase (ODC, voie directe) et à partir de l'arginine (voie indirecte) par l'arginine décarboxylase (ADC) ou l'arginase.

Agmatine Iminohydrolase:



N-Carbamoylputrescine Amidohydrolase:

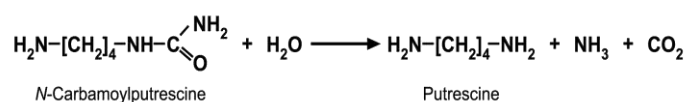


Figure 2 : Détail sur la synthèse indirecte de putrescine à partir de l'agmatine.

Pour **la spermidine (Spd)** et **la spermine (Sp)**, le processus de synthèse est assez complexe et utilise d'abord la L-méthionine ($\text{H}_3\text{C}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$) comme précurseur initial (cycle de Yang) et ensuite la SAM (S-adénosyl-L-méthionine) qui se décarboxyle par l'enzyme SAMDC (S-adénosyl-méthionine décarboxylase) pour donner la **dcSAM** (= SAM décarboxylée = SAM sans groupement COO^-).

Nous constatons qu'il y a une compétition entre la synthèse de l'éthylène et les polyamines (**Figure 1**). La dcSAM redonnera le MTA (= 5-méthylthioribose) pour fermer le cycle de Yang jusqu'à la méthionine et le groupement aminopropyle $-(\text{CH}_2)_3-\text{NH}_2$ libéré se fixe sur la putrescine (= putrescine + $-(\text{CH}_2)_3-\text{NH}_2$) pour former **la spermidine** grâce à la spermidine synthétase. Sur la spermidine se fixe aussi le groupement aminopropyle (= spermidine + $-(\text{CH}_2)_3-\text{NH}_2$) pour régénérer **la spermine** grâce à la spermine synthétase (**Figure 1**).

Polyamines conjuguées

Les polyamines se lient avec les acides de la série cinnamique comme l'acide coumarique, l'acide caféique et l'acide férulique (Tableau 1).

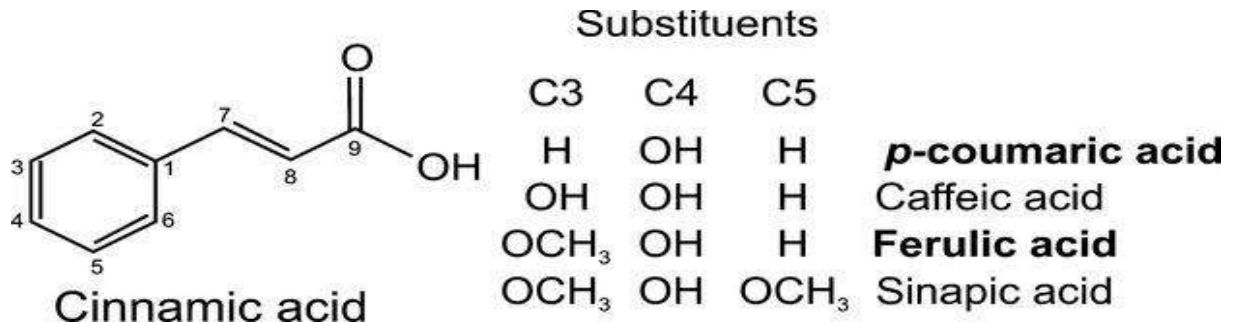


Tableau 1 : Acide cinnamique et les différents substituants. OH sur le carbone 4 (acide para-coumarique) ; OH sur le carbone 3 et 4 (acide caféique) ; OCH₃ sur le carbone 3 et OH sur le carbone 4 (acide férulique).

La Figure 3 donne des exemples sur des polyamines conjuguées aux différents phénols de la série cinnamique :

- Coumaroylputrescine (la putrescine par son groupement amine NH₂ se fixe sur le groupement carboxylique COOH (carbone 9) de l'acide coumarique.
- Caféoylputrescine
- Féruloylputrescine
- Dicoumaroylputrescine (deux molécules de l'acide coumarique se lient à la putrescine)
- Dicoumaroylspermidine, etc.

Examples of hydroxycinnamic acid amides

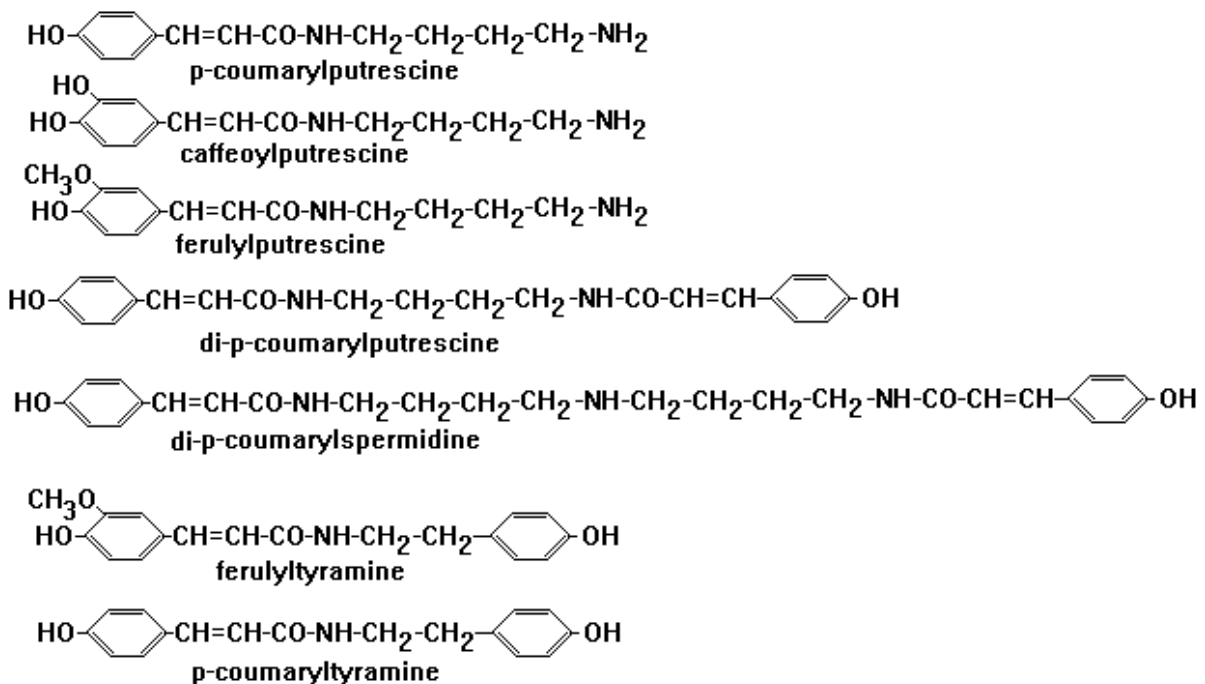


Figure3 : Simples ou doubles conjugaisons des polyamines avec des phénols.

L'homéostasie des polyamines est déterminée par la biosynthèse, la conjugaison, l'interconversion, le catabolisme et le transport.

Propriétés physiologiques

1/ Les polyamines sont des polycations et établissent des liaisons électrostatiques avec les polyanions cellulaires comme les phospholipides de la membrane afin de stabiliser et de diminuer la fluidité membranaire de la cellule ;

Les polyamines s'assoient aussi avec l'ADN et l'ARN pour leurs réplifications durant la division cellulaire ;

Les polyamines captent aussi les H^+ endocellulaire au niveau de leurs NH_2 (qui devient $-NH_3^+$) pour réguler le pH de la cellule au voisinage de 7 ;

2/ Les polyamines favorisent le virage floral ;

3/ Les polyamines contrôlent l'embryogenèse ;

4/ Les polyamines ont un rôle anti-sénescence en réduisant la production de l'éthylène ;

5/ Les polyamines ont un rôle adaptatif et protectif et leur biosynthèse augmente généralement avec le stress.

ACIDE ABSCISSIQUE

Introduction et découverte

L'acide abscissique (de l'anglais Abscissic Acid = **ABA**) est un PGR naturel ayant un rôle central. L'ABA se trouve dans les plantes, les algues, les champignons et les cyanobactéries.

C'est le principal PGR inhibiteur. L'ABA est antagoniste des gibbérellines (antigibbérelline naturelle) en retardant la croissance des entrenœuds et des tiges, en favorisant les dormances des graines et bourgeons à l'approche de la mauvaise saison, l'abscission des fleurs, feuilles et fruits et le remplissage des graines. Il est fortement synthétisé pendant les jours courts et il prépare ainsi la plante à résister à l'hiver.

De plus, Il aide la plante à résister aux conditions défavorables comme en cas de déficit hydrique par la fermeture des stomates. Pour cette raison, il est appelé aussi PGR de détresse ou PGR de stress.

Dans les années 1960, P. F. WAREING et ses collaborateurs (Royaume-Uni) recherchaient la cause de l'arrêt de la croissance des arbres en automne et le facteur qui provoque la dormance des bourgeons (apicaux et axillaires). Ils ont obtenu à partir des feuilles d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., un arbre de grande taille de la famille des acéracées), un extrait acide qui était un puissant inhibiteur de la croissance, et qui appliqué aux apex des rameaux feuillés était capable d'induire la formation de bourgeons dormants (mise en hibernation). Ils appellent cette substance active encore inconnue **la dormine**.

En 1965, Frederick T. ADDICOT et ses collaborateurs à l'Université de Californie (USA), se sont intéressés au problème de l'abscission des feuilles et obtiennent à partir du cotonnier (*Gossypium sp.*, *Malvaceae*) deux substances abscissine I et **abscissine II**. Cette dernière est capable d'accélérer l'abscission (d'où son nom) des feuilles de jeunes plants de coton. De même, ils ont déterminé la structure chimique de l'abscissine II.

En 1966, l'isolement de la dormine par J. W. CORNFORTH (un chimiste australien) et ses collaborateurs a permis sa caractérisation chimique et montrent que **la dormine est égale à l'abscissine II** qui en 1967 fut définitivement appelée **acide abscissique** (synonyme de dormine = abscissine II).

Nature chimique

L'acide abscissique est un sesquiterpénoïde (métabolisme secondaire) dont la molécule comporte 15 carbones ($C_{15}H_{20}O_4$) (**Figure 1**).

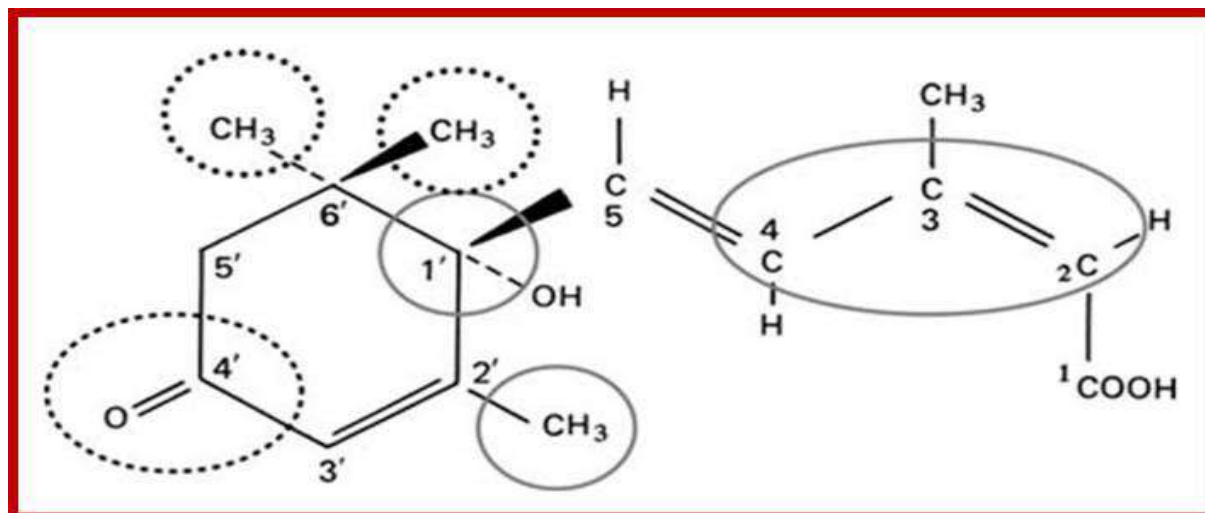


Figure 1 : Structure de l'ABA. Sa nomenclature chimique est acide [\pm -(Z)]-5-(1-hydroxy-2,6,6-triméthyl-4-oxo-2-cyclohexen-1-yl)-3-méthyl-2,4-pentadiénoïque]. Sa masse molaire est égale à 264,3 g/mole.

Sa composition chimique contient un cycle et une chaîne latérale portant deux insaturations ($^2C=^3C$ et $^4C=^5C$). Ces caractéristiques impliquent l'existence d'énantiomères et isomères.

Seul l'énantiomère dextrogyre, noté (D ou +) (ayant la propriété de faire dévier le plan de polarisation de la lumière polarisée vers la droite, du latin *dexter*, droit) **existe à l'état naturel**.

De plus, l'ABA présente deux isomères appelés stéréoisomères (ont la même formule développée plane mais qui diffèrent par la disposition des atomes dans l'espace). Cette isomérisation est liée d'une part à la présence d'un **carbone assymétrique** 1C (un atome de carbone asymétrique ou carbone chiral substitué asymétriquement est un carbone tétraédrique (lié à quatre atomes) qui possède quatre substituants de natures différentes) et d'autre part à l'existence d'une double liaison entre 2C et 3C sur la chaîne latérale. Il existe ainsi deux formes isomériques pour l'acide abscissique (cis- et trans-) ou (Z et E) (**Figure 2**).

Rappel :

-Les préfixes *cis* et *trans* servent à préciser la configuration géométrique d'une molécule par rapport à sa chaîne principale, les principaux groupes fonctionnels sont situés du même côté (*cis*-, « ensemble » en latin) ou au contraire de part et d'autre (*trans*-, « opposé » en latin).

-En allemand, (**Z** = Zusammen (ensemble) = *cis*) et (**E** = Entgegen (opposé) = *trans*).

Transport (migration)

Il n'existe aucun système de transport spécifique (l'ABA est transporté par le phloème dans la partie aérienne de la plante et par les vaisseaux du xylème dans les racines). L'ABA se déplace aussi de cellule à cellule (transport symplastique intracellulaire). Il s'agit donc d'un acide faible avec un pKa de 4,7. À cette valeur de pH, la forme protonée ABA-COOH est à la même concentration que la forme ionique chargée ABA-COO⁻. La forme protonée peut être transportée à travers les membranes biologiques, mais pas la forme ionique chargée.

Le temps de migration est relativement limité puisque l'acide abscissique est très rapidement métabolisé.

Conjugaison de l'ABA (inactivation)

L'ABA est une molécule assez instable qui est rapidement inactivée. Au cours de la période hivernale, on assiste à une interconversion entre formes libres actives et formes conjuguées (liées) inactives.

Autrement dit, les fonctions carboxyle et hydroxyle de l'ABA sont susceptibles d'être glycosylées. Les formes glycosylées de l'ABA sont inactives, dont la plus majoritaire d'entre elles est le glucose ester d'ABA (ABA-GE) (Figure 4). Inactivation de l'ABA par conjugaison avec du glucose au niveau de groupement carboxylique (¹COOH) et formation d'ABA-β-D-Glucose Ester (= ABA Glucosyl Ester ou ABA-GE). Cette réaction d'estérification est effectuée par une glycosyltransférase.

De plus, la forme ABA-GE n'est pas seulement une forme de stockage ABA mais également un moyen de transport. ABA-GE s'accumule dans les vacuoles et l'apoplaste (l'apoplaste désigne le continuum extracellulaire formé par les parois pectocellulosiques et les espaces vides entre les cellules végétales. les solutés peuvent se déplacer par diffusion passive non sélective).

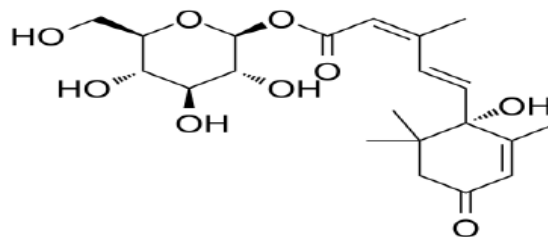


Figure 4 : Cis (+) abscissate de β-D-glucopyranose ou Cis (+) acide abscissique D-glucopyranosyl ester (= Abscisyl-1-beta-glucopyranoside) (C₂₁H₃₀O₉, 426.462 g/mol.).

La déconjugaison de l'abscisate de β -D-glucopyranosyle (ABA-GE) par le réticulum endoplasmique et les β -glucosidases vacuolaires (**Figure 5**) permet la formation rapide d'ABA libre en réponse à des conditions de stress abiotique telles que le déficit hydrique et le stress salin. L'ABA-GE contrôle de façon dynamique la teneur interne en ABA dans différentes conditions.

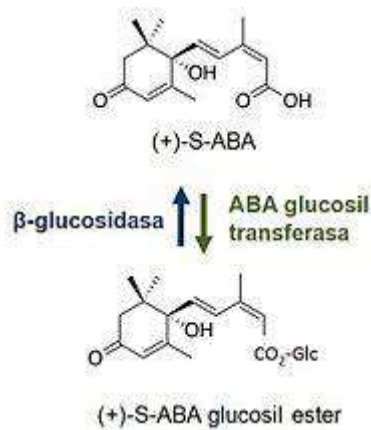


Figure 5 : Inactivation de l'ABA par glycosylation est réversible avec une glucosidase capable d'hydrolyser l'ABA-GE.

Il existe aussi l'ABA Glucoside ou ABA 1'-glucoside (**ABA-GS**) en faible quantité dans la plante : Le glucose se lie à l'ABA au niveau de son groupement hydroxyle (OH) du carbone asymétrique 1'C.

L'ABA par son groupement carboxylique pourrait s'associer aux différents acides aminés par leur fonction amine (**Figure 6**).

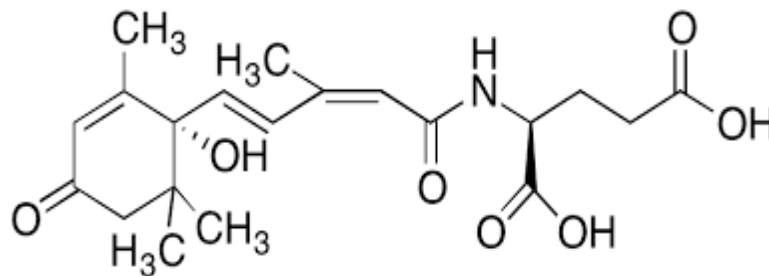


Figure 6 : Acide abscisique-acide L-glutamique (ABA-L-glutamate).

Catabolisme de l'ABA

Le catabolisme repose sur des réactions particulières : l'hydroxylation (Il existe trois voies d'hydroxylation (en 7' ; 8' et 9') de l'ABA (**Figures 1 et 7**), qui diffèrent par le groupement méthyl oxydé (sur les carbones 7', 8' ou 9'). La voie principale est celle de l'hydroxylation en 8' (pour donner 8'-hydroxy ABA) qui conduit après isomérisation, à la production d'acides phaséique (AP, en anglais **PA**) et dihydrophaséique (ADP, en anglais **DPA**), ces deux catabolites majeurs de l'ABA qui sont biologiquement inactifs.

Cette réaction d'hydroxylation en 8' de l'ABA est catalysée par une monoxygénase à cytochrome P450. Il s'agit d'une inactivation de l'ABA par 8'-hydroxylation afin de donner l'acide phaséique et ensuite dihydrophaséique.

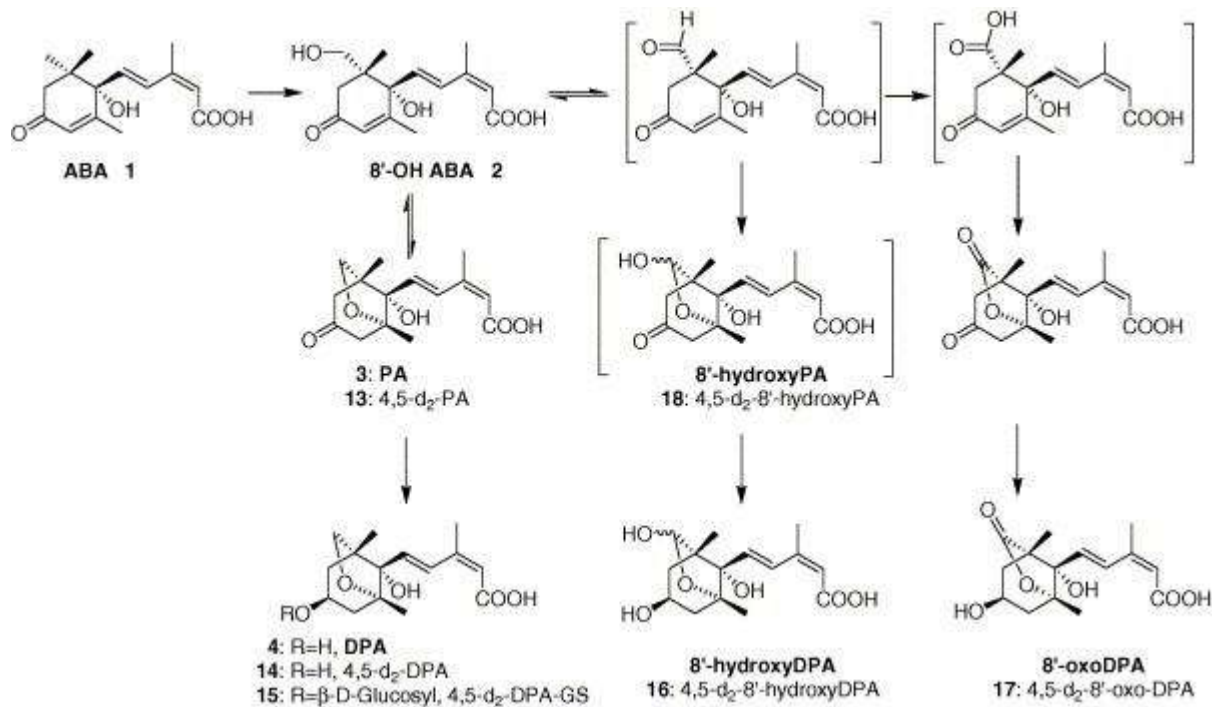


Figure 7 : Voie oxydante qui génère un intermédiaire instable, 8'-OH-ABA, qui est isomérisé à l'acide phaséique. Bien que l'hydroxylation en 8' soit la voie catabolique principale, l'ABA peut également être hydroxylé aux positions 7' et 9'.

Comme le montre les figures 4, 5, 6 et 7, l'homéostasie de l'ABA est contrôlée non seulement par la régulation de la biosynthèse, mais également par inactivation via la conjugaison avec le glucose (ABA-GE et ABA-GS), ou dégradation par oxydation en acide phaséique (PA).

Propriétés physiologiques

1/ Il inhibe la croissance des tiges, entreneuds et induit la croissance des racines. L'ABA est un retardant de croissance naturel et il bloque la synthèse endogène des acides gibbérélliques (ABA est antigibbérélline).

2/ Responsable de la dormance des graines et inhibe leur germination par modification de la perméabilité des membranes. Par contre, il est responsable de la maturation des graines (fruits secs) en stimulant la synthèse des protéines de réserve (protéines LEA : Late Embryogenesis Abundant) en grande quantité lors de leur dessiccation (accumulation de réserve et déshydratation).

3/ Il favorise la tubérisation (mise en réserve) pendant les jours courts. Il est d'ailleurs fortement synthétisé pendant les jours courts.

4/ Responsable de la maturation des fruits charnus non climactériques.

5/ Responsable de la dormance des bourgeons pendant le repos hivernal (arrêt de croissance de bourgeons) en transformant les ébauches foliaires en écailles protectrices. Il prépare ainsi la plante à résister à l'hiver.

6/ Il accélère l'abscission des feuilles et des fruits (sans la déclencher).

Il est à noter que l'abscission est le processus physiologique naturel par lequel un organe (le plus souvent une feuille, une fleur, un fruit) se détache d'une plante. Elle dépend de facteurs externes (photopériode, température, stress hydrique) et de facteurs internes comme l'équilibre entre plusieurs PGRs aux effets antagonistes.

7/ Il induit la fermeture des stomates en inhibant la pompe à proton H^+/K^+ située sur le plasmalemme de chaque cellule stomatique (= ABA est donc responsable de la gestion du stress hydrique pendant la sécheresse) : il s'agit d'un phénomène très important au plan physiologique puisqu'il permet de contrôler les pertes d'eau de la plante et de maintenir l'homéohydrie (= l'équilibre hydrique). A la suite d'un stress hydrique, on observe un accroissement du taux d'ABA par un facteur 40. La production d'ABA se ferait au niveau des racines stressées qui perçoivent le stress et l'ABA serait transporté via les vaisseaux de xylème vers les organes aériens (spécialement les limbes) de la plante.

8/ Il s'implique aussi dans les voies de défense contre les agents pathogènes par fermeture des stomates déclenchée par un mécanisme de reconnaissance qui empêche la pénétration du pathogène.

9/ ABA exogène provoque l'inversion des conditions photopériodiques nécessaires à la floraison (une plante de jours longs peut fleurir en jours courts et vice versa).

BRASSINOSTÉROÏDES

Les **brassinostéroïdes** (BR) sont une classe de polyhydroxystéroïdes, reconnue comme la septième classe de régulateurs de croissance. Ils existent dans de nombreux organes végétaux, mais à des concentrations plus faibles que dans le pollen.

Leur découverte date **des années 1970**, quand Mitchell et coll. découvrirent que traiter des plantes avec un extrait de pollen de colza favorisait l'élongation des tiges et la division cellulaire. De même en 1970, était identifiée, à partir de 226 Kg de pollen de Colza (fraction huile), des substances (environ dix milligrammes) capables de provoquer la méréisis et l'auxésis des cellules de la tige chez le haricot. Ces composés inconnus sont nommés à l'époque « **BRASSINES** ».

Le **brassinolide** (Figure 1) est le premier brassinostéroïde isolé, **en 1979**, à partir de pollen de colza (*Brassica napus* L.). Ce brassinolide (**BR1**) est le plus actif et le plus répandu. Ce brassinolide est un phyto-stéroïde présentant un squelette cholestane (Figure 2).

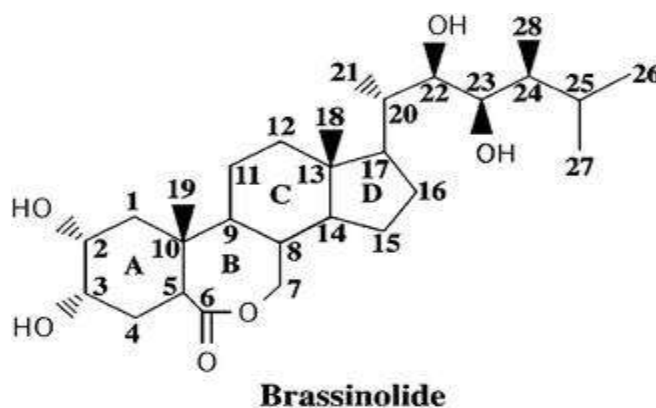


Figure 1 : Brassinolide, premier brassinostéroïde (BR1) isolé ayant montré une activité biologique ($C_{28}H_{48}O_6$ et 480.686 g/mol. comme masse molaire).

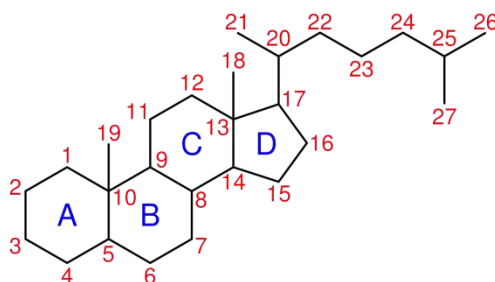


Figure 2 : Cholestane ($C_{27}H_{48}$ et masse molaire 372.681 g/mol.) est un hydrocarbure saturé (alcane) à noyau stéroïdien. Il correspond à un triterpène tétracyclique de 27 atomes de carbone.

Après 1979, plus de 70 composés de type brassinostéroïde ont été isolés à partir de plantes (les fougères, les gymnospermes, les angiospermes) et d'algues.

Les BR sont produits dans tous les tissus ont plutôt une activité à faible distance. Des expériences ont montré que le transport à longue distance est possible avec un flux acropétalaire.

Le **campestérol** (**Figure 3**) est un phytostérol ayant une structure très proche de celle du cholestérol. De nombreux légumes, fruits, graines en contiennent en petite quantité. Il est **le précurseur** de la biosynthèse des brassinostéroïdes.

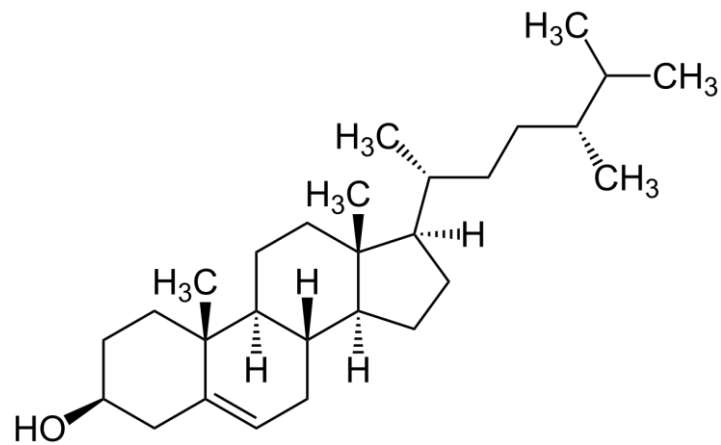


Figure 3 : Structure de campesterol ($C_{28}H_{48}O$; masse molaire : 400,68 g/mol.).

La voie de synthèse des brassinostéroïdes à partir de **campestérol** (un stérol végétal de répartition très générale) a été établie au cours des dernières années (**Figure 4**) :

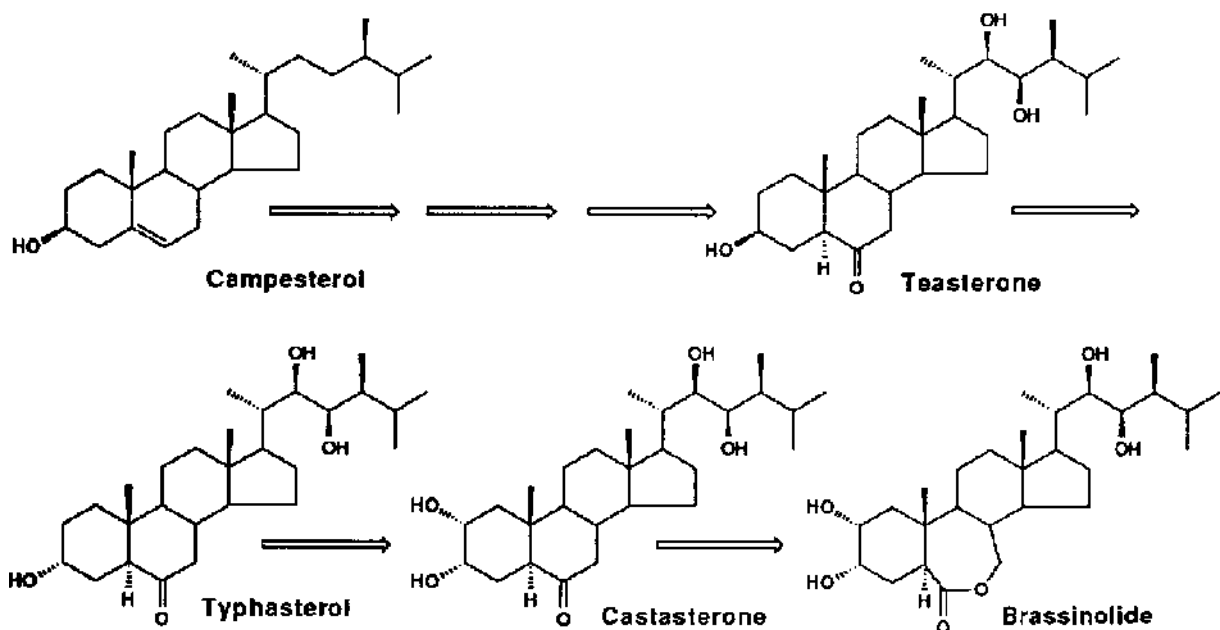
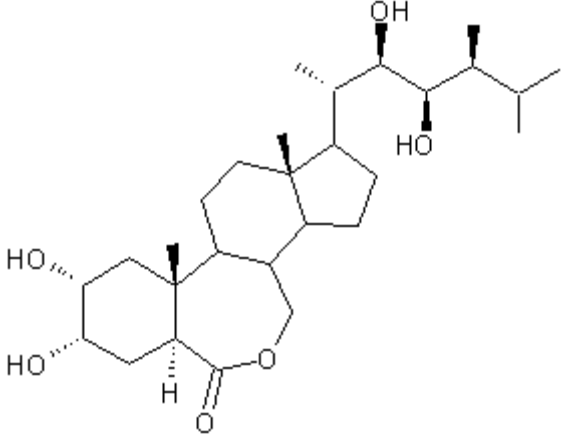
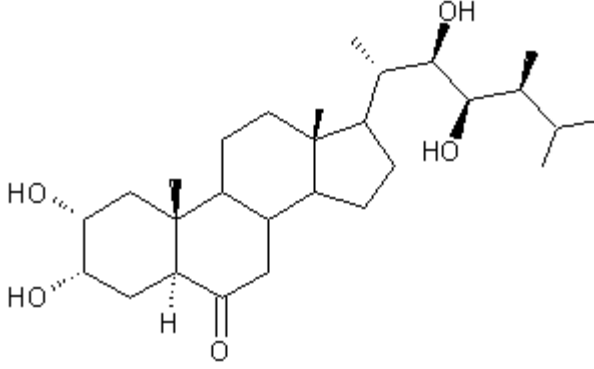
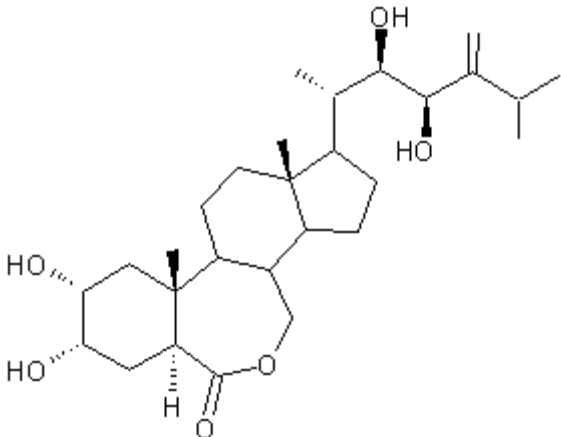
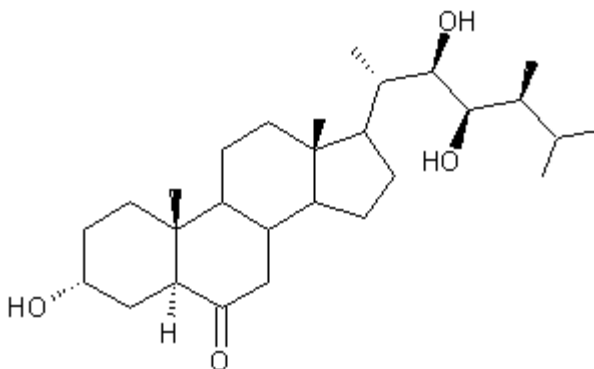
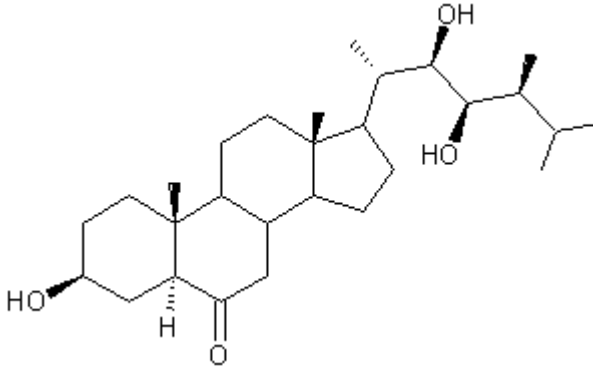
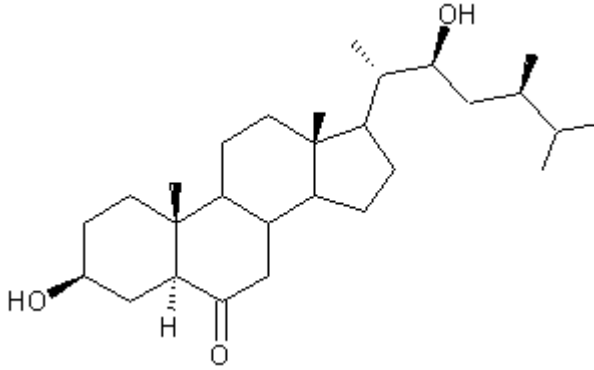


Figure 4 : Voie de biosynthèse des brassinostéroïdes a été clarifiée sur la tomate et le pois par des chercheurs japonais.

Quelques brassinostéroïdes sont regroupés dans les tableaux ci-dessous :

<p style="text-align: center;"><u>Brassinolide</u></p>  <p>Le plus répandu $C_{28}H_{48}O_6$ <u>Masse molaire :</u> $480,66 \text{ g.mol}^{-1}$</p>	<p style="text-align: center;"><u>Castastérone</u></p>  <p>Elle a été retrouvée en 1982 dans le pollen de châtaignier (<i>Castanea crenata</i> Siebold & Zucc.).</p> <p>$C_{28}H_{48}O_5$ <u>Masse molaire :</u> $464,678 \text{ g.mol}^{-1}$</p>
<p style="text-align: center;"><u>Dolicholide</u></p> <p>Elle a été pour la première fois isolée en 1982 de la dolique pourpre (<i>Dolichos lablab</i> L.).</p>  <p>$C_{28}H_{46}O_6$ <u>Masse molaire :</u> $478,661 \text{ g.mol}^{-1}$</p>	<p style="text-align: center;"><u>Typhastérol</u></p>  <p>$C_{28}H_{48}O_4$ <u>Masse molaire :</u> $448,668 \text{ g.mol}^{-1}$</p>

<u>Teastérone</u>	<u>Cathastérone</u>
isolé la première fois en 1984 de l'arbre à thé (<i>Thea sinensis</i> ou <i>camellia sinensis</i> (L.) Kuntze).	Isolée en 1995 de la pervenche de Madagascar (<i>Catharantus roseus</i> (L.) G. Don).
	
C ₂₈ H ₄₈ O ₄	C ₂₈ H ₄₈ O ₃
<u>Masse molaire</u> : 448,668 g.mol ⁻¹	<u>Masse molaire</u> : 432,68 g.mol ⁻¹

Les BR sont produits dans tous les tissus puisque les gènes de biosynthèse des BR et de transduction du signal sont exprimés dans des organes végétaux très variés.

Quelques exemples sur la teneur en brassinostéroïdes en nanogrammes (ng) chez les végétaux (PMF : poids de la matière fraîche) :

- Pollen : 5 – 1000 ng / g PMF (g de poids de la matière fraîche)
- Graine : 0,3 – 1600 ng / g PMF
- Fruits charnus : 0,2 – 3,5 ng / g PMF
- Caryopse de blé (fruit sec) : Brassinolide : 0,127 ng ; Castastérone : 0,159 ng et 24-Epicastastérone : 0,535 ng / g PMF
- Partie aérienne d'une plantule de blé de 10 jours : Brassinolide : 0,421 ng et Castastérone : 0,289 ng / g PMF
- Racine : inférieure à 0,05 ng / g PMF**

Propriétés physiologiques

- 1/ Ils ont un rôle dans la division cellulaire et l'élongation cellulaire (avec la régénération de la paroi cellulaire) ;
- 2/ Ils favorisent l'expansion des feuilles et la croissance des tiges;
- 3/ Ils sont nécessaires à l'élongation du pollen pour la formation des tubes polliniques ;
- 4/ Ils favorisent la germination des graines ;
- 5/ Ils inhibent la croissance de racines ;

6/ Ils favorisent la différenciation des faisceaux vasculaires ;

7/ Ils régulent le processus de floraison ;

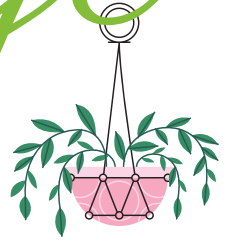
8/ Ils accélèrent la sénescence ;

9/ Ils protègent les plantes subissant un stress froid ou la sécheresse (stress abiotiques) ;

10/ Ils améliorent la résistance aux maladies des plantes (stress biotique). L'usage de brassinostéroïdes est autorisé en tant que "substance de renforcement de la plante". Sur les plantes, l'application exogène de BR a permis l'augmentation du métabolisme et de rendement ;

11/ Les BR ont donc un intérêt important en horticulture. Ils améliorent la quantité et la qualité des cultures et protègent les plantes de nombreux stress de leur environnement (stress abiotique).

Bon courage



LIENS UTILES 🙌

Visiter :

1. <https://biologie-maroc.com>

- Télécharger des cours, TD, TP et examens résolus (PDF Gratuit)

2. <https://biologie-maroc.com/shop/>

- Acheter des cahiers personnalisés + Lexiques et notions.
- Trouver des cadeaux et accessoires pour biologistes et géologues.
- Trouver des bourses et des écoles privées

3. <https://biologie-maroc.com/emploi/>

- Télécharger des exemples des CV, lettres de motivation, demandes de ...
- Trouver des offres d'emploi et de stage

