

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique

Université de Jijel
Faculté des Sciences
Département d'Ecologie
& Environnement



جامعة جيجل
كلية العلوم
قسم البيئة والمحيط

01.10/08

21/01

Mémoire

De Fin d'Etudes en Vue de l'Obtention du Diplôme d'Etudes Supérieures
en Biologie (D.E.S)

Option : Biologie et physiologie Végétale

Thème

Les facteurs hormonaux *dans le développement* *des végétaux*

Membre du jury :

- ❖ *Président : M^{lle} KHENNOUF H.*
- ❖ *Examineur : M^r SEBTI M.*
- ❖ *Encadreur : M^r KISSERLI O.*



Présenté par :

- ❖ *ROUMEL Samiha*
- ❖ *REMITTA Medjda*

Promotion Septembre : 2008



Remerciements

Nous rendons grâce à dieu qui nous a donné la volonté, l'aide, la patience et le courage pour accomplir ce modeste travail. Ce dernier n'aurait pas vu le jour sans la contribution de plusieurs personnes, tant avec leurs conseils qu'avec leurs critiques.

Nous remercions en particulier:

- ✍ Mr Kissorli O, notre promoteur pour ses orientations et ses conseils.*
- ✍ Tous les enseignants de la biologie au niveau de l'université de Fijel.*
- ✍ Toutes les personnes qui ont participé de près et de loin à la réalisation de ce projet.*

Sans oublier les membres de jury d'avoir accepté de se porter juges de ce travail.

A tous, un grand merci

Samihà et Medjida

Table des matières

Introduction.....1

Chapitre I : LE DEVELOPPEMENT VEGETAL : COISSANCE ET

DIFFERENCIATION

I- 1-Notion de développement3

I -2- Le cycle de développement d'une plante4

I – 3- La croissance5

I-3-1- La division cellulaire5

I- 3-2- Le grandissement cellulaire6

I - 3-3 - Relation entre croissance et métabolisme.....7

(Besoins énergétiques et en matériaux de base)

I -3-3-1- Besoins en molécules de base7

I -3-3-2- Besoins énergétiques7

I-4- Développement de l'embryon.7

I- 4- 1- L'embryon et la graine à maturité9

I-4- 2- Conditions de germination de la graine11

I -4--2-1 – Inhibition de la germination12

I- 4-2- 1-1- Inhibition tégumentaire.....12

I – 4-2-1-2- La dormance de l'embryon.....12

I-4-2-1-2-1-La levée de dormance.....13

I- 4-2-2- Contrôle hormonal de la levée de dormance des semences13

I-4-3- De l'embryon à la plante adult13

I-4-4-La germination des graines15

Conclusion.

Chapitre II : APERCU HISTORIQUE SUR LES HORMONES VEGETALES

II -1- Les différents types d'hormones végétales18

II-1-1-L'acide B indole acétique et les auxines18

II- 1-1-1-Historique et découverte18

II- 2-Les gibbérellines19

II- 2-1 –Historique et découverte19

II- 3-Le cytokinines.....20

II- 3-1-Historique et découverte20

II-4-L'éthylène21

II-5-L'acide abscissique.....	22
II- 6-Les brassinostéroïdes	22

Chapitre III : LES HORMONES VEGETALES

III- 1- Généralités sur l' hormonologie végétale	24
III-1-1 -Notion d'hormone et comparaison hormones végétales – hormones animales ...	24
III-1- 2-Les différents types d'hormones végétales.....	25
III-1- 3-Méthodes d'études des hormones végétales et de leurs mécanismes d'action	25
III-1- 3-1-Approches biochimiques	25
III -1-3-2-Approches de biologie moléculaire et de génie génétique	26
III-1-3- 3-Approche génétique	26
III-1-3-4- Approche pharmacologique	26
III-2-L'acide indole -3- acétique et les auxine	26
III-2-1-Nature chimique des auxines	27
III-2-1-1-Les auxines naturelles	27
III 2-1-2-Les auxines de synthèse	28
III-2-2-Répartition et révolution dans la plante	29
III-2-3-Facteurs intervenants dans la régulation du taux d'auxine : biosynthèse – dégradation- transport- inactivation.....	29
III-2-3-1-La biosynthèse	29
III -2-3-2-Le transporte	31
III- 2-3-3-Inactivation	32
III- 2-3-4-La dégradation de l'auxin	32
III -2-4-Diversités des effets biologiques	33
III-2-4-1-Phototropisme	33
III-2-4-2-Formation des racines latérales	34
III-2-4-3- Contrôle de la dominance apicale	34
III -2-4-4-Développement des fruits	34
III-2-5-Mécanisme d'action dans le phénomène de grandissement cellulaire	34
III-3-Les Gibbérellines	35
III-3-1-Nature chimique et diversité des gibbérellines naturelles	35

III- 3-1-1- Différentes remarques à proposer de cette multiplicité de gibbérellines naturelles.....	36
III -3-2-Biosynthèse et métabolisme des gibbérellines	36
III -3-3Les gibbérellines dans la plante : répartition et transport	38
III -3-4-Effets physiologiques et utilisation	38
III -3-5-Mécanismes moléculaires d'action des gibbérellines	39
III-4- Les cytokinines	39
III -4- 1-Nature chimique.....	39
III – 4-2-Biosynthèse et métabolisme	41
III – 4-3-Cytokinines dans la plante.....	42
III-4-4-La perception et la traduction du signal cytokinines.....	43
III- 4-4-1-Arguments en faveur d'un système à double composante dans la perception et la transduction du signal cytokinine	43
III-5-L'éthylène	44
III-5-1-Production par plante	44
III -5-2-Voies de biosynthèse et régulation de la synthèse	44
III -5-3- Les effets physiologiques	46
III-5-3-1Maturation des fruits.....	46
III-5-3-2-Sénescence des organes.....	46
III –5- 3-2-Abscission des feuilles.....	46
III-5-3- 4- Mouvements d'épinastie	47
III -5-3-4-1 –Floraison.....	47
III -5-4- Mécanisme d'action de l'éthylène.....	47
III-6-L'acide abscissique.....	48
III-6-1-Nature chimique	48
III – 6-2-Biosynthèse de l'acide abscissique.....	48
III 6-3-Les effets physiologiques.....	49
III- 7-Les brassinostéroïdes.....	50
III- 7-1-Structure et biosynthèse des brassinostéroïdes	51
III-7-2-Effets physiologiques des brassinostéroïdes	51
Conclusion	
Conclusion générale.....	52



Liste

d'abréviation

Liste d'abréviation

AIA : Acide indole acétique

AIB : Acide indole butyrique

APA : Acide phénylacétique

NAA : Acide naphtalène acétique

MAP : Mitogen activating protien

AMP : Adénosine monophosphate

IPP : Isopenténil diphosphate

FPP : Famésyl diphosphate

GGPP : Géranyl – géranyl diphosphate

SAM : S-adénosine méthionine

ABA : Acide abcissique

LEA : Late Embryogenesis abundant proteine

BR : Brassinosteroïde

ACC : 1-amicrocyclopropane 1-acide carboxylique



Liste des figures

Figure1.....	4
Figure.2.....	8
Figure.3.....	10
Figure.4.....	14
Figure.5.....	16
Figure.6.....	27
Figure.7	28
Figure.8	30
Figure.9.....	31
Figure.10.....	33
Figure.11.....	36
Figure.12	40
Figure.13	41
Figure.14	43
Figure.15.....	45
Figure.16.....	48
Figure.17.....	49
Figure.18.....	50



Introduction

Introduction

Le règne végétal rassemble un nombre considérable d'individus et d'espèces vivants dans notre environnement et avec lesquels nous tissons des liens très étroits.

Les végétaux constituent les fournisseurs de nourriture directe ou indirecte, et par conséquent de l'énergie nécessaire à notre survie. En l'absence de végétaux toute vie animale disparaîtrait rapidement à la surface de la terre (Tourte et al ; 2005).

Pour bien comprendre les descriptions qui concernent le développement des plantes et sa régulation, il est nécessaire de prendre en considération et de définir les phénomènes de croissance, de différenciation et de développement afin de mettre en évidence les différents aspects de ces phénomènes au cours du cycle vitales des plantes (Hopkins, 2003).

L'intérêt des hormones végétales dans le contrôle du développement est du fait qu'elles interviennent dans la coordination de la croissance et du développement comme médiateurs chimiques contrôlant les communications cellulaires. La découverte de chaque nouvelle hormone représente une étape importante dans la progression de la physiologie végétale.

Les découvertes importantes dans le cas de la recherche scientifique se font alors que l'on essaie de résoudre et d'expliquer par exemple comment des divers aspects d'un développement normale ou anormal sont régulés.

Les hormones végétales ou phytohormones sont impliquées à tous les stades de la vie d'une plante depuis la pollinisation provoquant la fécondation et le développement de l'embryon zygotique, tout au long du développement de celui-ci en plante adulte jusqu'au contrôle de la floraison, de la fructification et de la sénescence.

Les mêmes phytohormones ne font pas que diriger les processus de croissance et de développement, elles sont pour cela obligatoirement impliquées dans des mécanismes spécifiques de division, d'élongation et de différenciation cellulaire, mais aussi nécessairement dans les métabolismes primaire et secondaire [1].

Les phytohormones jouent un rôle régulateur fondamental lors de la croissance et du développement d'une plante. Ces substances sont élaborées en quantités variables par la plante au cours de son développement [2].

Chez les plantes comme chez les animaux, la régulation et la coordination du métabolisme de la croissance et de la morphogénèse dépendent de signaux chimiques appelés hormones (Raven et al ; 2000).

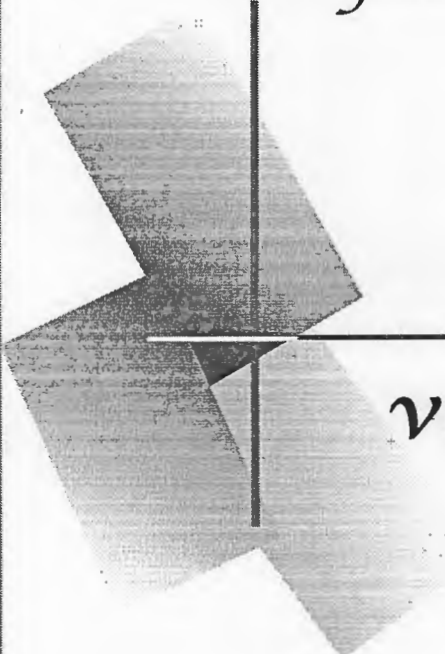
Des points de vues très différents posent la question sur la relation entre les différents principaux groupes d'hormones végétales et le développement des plantes.

On range parmi les hormones végétales classiques, les auxines, les cytokinines, les gibbérellines, l'acide abscissique et l'éthylène (Mazliak, 1998).

Dans ce travail de recherche bibliographique, nous avons jugé utile de mentionner au niveau du premier chapitre, le développement végétal portant sur la croissance et différenciation, dans le second chapitre, sur l'aperçu historique des hormones végétales, et dans le troisième chapitre sur les hormones végétales.

Et enfin, nous terminerons par une conclusion sur le travail de recherche approprié.

Chapitre I



Le développement végétal : croissance et différenciation

Chapitre I : LE DEVELOPPEMENT VEGETAL : CROISSANCE ET DIFFERENCIATION.

I-1-Notion de développement.

Pendant leur vie, les plantes montrent des changements progressifs importants de taille et d'aspect dont le rythme et l'amplitude sont très variables selon les espèces, les variétés et même les individus. Ainsi, un chêne mettra plusieurs dizaines d'années à passer d'une graine de quelques grammes à un arbre de plusieurs tonnes et de plusieurs mètres, tandis qu'un plant de maïs atteindra sa taille maximale de 2 mètres en quelques mois [3].

Ce développement d'un petit gland en un chêne majestueux nécessite une succession précise et très ordonnée d'événements.

Les cellules végétales issues d'un œuf fécondé unique se divisent, croissent et se différencient en tissus et organes de plus en plus complexes (Hopkins ,2003).

Le développement des végétaux est l'ensemble des modifications d'ordre quantitatif et qualitatif qui se déroulent au cours de la vie de la plante .En effet lorsque l'on examine un organisme végétal en fonction du temps on peut observer des différences à chaque examen.

La croissance d'un organisme est l'augmentation irréversible de ses dimensions (hauteur, diamètre, longueur) ou d'une grandeur liée à une de ses dimensions (masse, volume, surface...).la croissance est un accroissement de taille représentant une variation toujours mesurable.

La croissance d'un végétal est la conséquence de l'augmentation du nombre et de la taille des cellules qui le constituent .Ce changement quantitatif réalisé au cours du temps est irréversible. La multiplication des cellules est réalisée dans des tissus particuliers, les méristèmes, situés à l'extrémité des tiges et des racines, la croissance cellulaire s'observe dans des tissus situés à proximité.

Les modifications observées peuvent également être d'ordre qualitatif on parle alors de différenciation. Ces modifications se traduisent par l'acquisition de propriétés morphologiques ou fonctionnelles nouvelles à l'échelle cellulaire ou de l'organe.

La différenciation peut être considérée comme un accroissement en complexité, pas toujours mesurable mais décelable.

Le développement du végétale est influencé par la répartition des hormones en interaction avec les facteurs de l'environnement .L'adaptation aux contraintes de

L'environnement des plantes s'explique du fait qu'elles sont totalement soumises à ce dernier dans lequel elles se développent. Les pressions exercées par cet environnement peuvent être d'origine :

- ◆ Climatique (sécheresse, gel, inondation)
- ◆ Humaine (niveau de fertilisations azotées, pratiques, agricoles....)

Face à ces différentes contraintes environnementales, les plantes ont développé des stratégies diverses d'adaptation [4].

I-2-Le cycle de développement d'une plante.

C'est une alternance d'une phase haploïde (phase gamétophytique) et d'une phase diploïde (sporophytique). L'importance relative de ces deux phases varie. Chez les Angiospermes, la phase gamétophytique est réduite au développement de quelques cellules réduites. Cette phase est incluse dans le développement du sporophyte (L'arbre). Chez les végétaux dits primitifs, la phase haploïde est prépondérante c'est-à-dire que le gamétophyte vit par ses propres moyens, et inversement. On va s'intéresser au développement du gamétophyte mâle et femelle (le pollen et l'ovule).

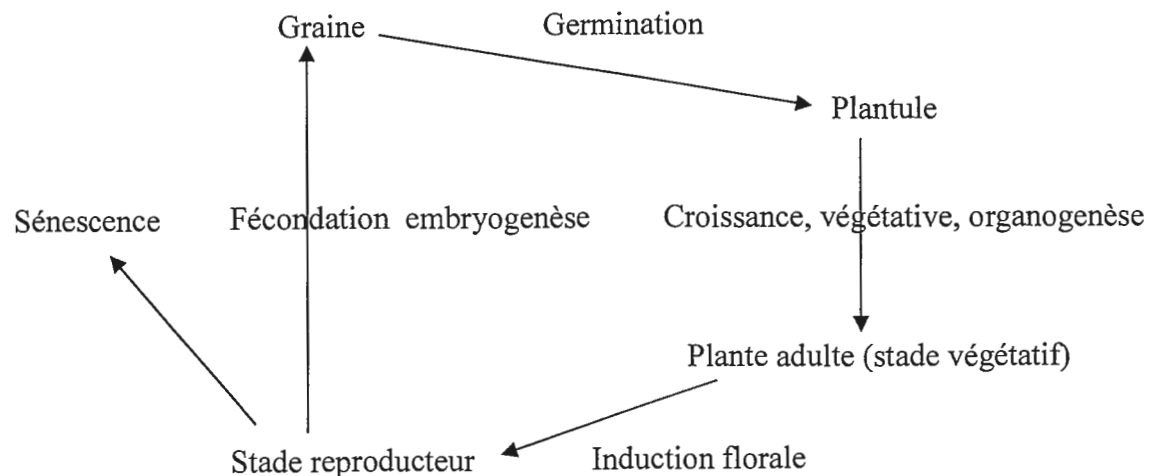


Fig. 01 : le cycle de développement d'une plante [4].

I-3- La croissance.

La croissance des végétaux supérieurs provient au niveau cellulaire à la fois d'une augmentation du nombre de cellules et d'un agrandissement de cellules préexistantes.

Ces deux phénomènes ne se produisent pas dans les mêmes territoires de l'individu. Ils interviennent simultanément ou séquentiellement.

I-3-1-La division cellulaire.

Le processus de division cellulaire ne modifie pas la structure générale des cellules filles qui demeurent isodiamétriques de petite taille avec un fort rapport nucléocytoplasmique et une vacuole de petite taille. Après chaque division la taille de la cellule s'accroît pour atteindre celle de la cellule mère avec une synthèse nouvelle de matériaux, des parois et du cytoplasme.

La division cellulaire se caractérise d'une part par une caryokinèse ou mitose traduisant la formation des deux noyaux et d'autre part, par une cytokinèse qui correspond à la séparation des deux cellules filles suite à la formation d'une paroi.

Si la cytokinèse présente de nombreuses particularités chez l'organisme végétal on observe des grandes analogies dans les mécanismes de la mitose au niveau des différents règnes. Chez les végétaux des études approfondies sur le cycle cellulaire ont montré l'existence des déterminants communs dans le contrôle du cycle cellulaire en particulier de protéines Kinases.

L'utilisation de systèmes de cultures cellulaires en suspension, où les divisions sont synchronisées (apport d'hormones, température, blocage du cycle par un inhibiteur suivi de son élimination) est largement exploitée pour étudier les événements moléculaires associés à la cytokinèse.

De nombreux composés déterminent un dérèglement de la mitose chez les végétaux.

Ce sont les agents mitodépresseurs qui bloquent la prophase et les agents mitoclassiques qui inhibent le fonctionnement du fuseau achromatique et entraînent le doublement du stock chromosomique, sans séparation des 2 noyaux, parmi ces agents, on distingue la colchicine, l'alcaloïde de *colchicum autumnale*, vinblastine alcaloïde de *catharanthus*, c'est le cas également d'un herbicide connu sous le nom de trifluraline [1].

La croissance est un phénomène mesurable la plante augmente de volume, de taille et de poids. Pour suivre son évolution, on peut faire des mesures à différents moments de la vie de la plante :

-masse de matière fraîche, mais son augmentation ne permet pas de distinguer la croissance proprement dite des variations de la teneur en eau (flétrissement, imbibition) ;

-masse de matière sèche, mais son augmentation peut traduire d'autres phénomènes, comme la mise en réserve de glucides ;

-masse d'azote protéique, méthode plus fiable car elle correspond à la synthèse de protéines ;

-longueur (tiges, racines), diamètre (tronc, branches), surface (feuilles) [3].

I-3-2-Grandissement cellulaire.

Deux principaux événements se manifestent au cours du grandissement cellulaire, les événements cytologiques et les événements biochimiques.

Dans le cas de l'événement cytologique, le grandissement des cellules peut être très important. Chez une cellule de parenchyme palissadique, il est fréquent de voir que son volume se multiplie 200 fois ^{par rapport au} le volume de la cellule initiale dont elle dérive.

Par contre, les événements biochimiques accompagnants de l'accroissement du volume de la paroi cellulaire qui conserve son épaisseur et impliquant un remaniement de sa structure, se caractérisent par une synthèse active de polysaccharides qui constituent la paroi.

Au cours de cette phase, suite à la synthèse des éléments constitutifs des parois des cellules végétales dont le but est de maintenir constante la concentration en solutés des liquides intracellulaires tels que les acides aminés, les oses et les sels minéraux. Egalement avec une augmentation du nombre d'organites cellulaires, lors de cette phase, la synthèse des macromolécules constitutives du cytoplasme.

On note également une synthèse active de constituants cytoplasmiques au cours du grandissement cellulaire même si le cytoplasme ne constitue, généralement pour la cellule ayant atteint sa taille maximale, qu'une zone étroite entre la vacuole et la paroi [1].

I-3-3-Relation entre croissance et métabolisme (besoins énergétiques et en matériaux de base) :

Toute croissance s'accompagne de nouvelles synthèses qui exigent de l'énergie et des molécules élémentaires, la croissance ne pourra donc se dérouler qu'en fonction d'un métabolisme actif [1].

I-3-3-1-Besoins en molécules de base.

Qu'il s'agisse de division ou d'élongation cellulaire on retrouve sur un plan biochimique la synthèse de polysaccharides constitutifs des parois végétales.

Les végétaux possèdent une paroi primaire présente dans toutes les cellules et qui est impliquée dans les phénomènes de croissance et une paroi secondaire qui vient s'ajouter à l'intérieur de la précédente à la fin du grandissement de la cellule.

La paroi primaire est constituée essentiellement de molécules polysaccharidiques [1].

I-3-3-2-Besoins énergétiques.

- Dans la synthèse des polysaccharides et des protéines les unités monomères sont initialement activées. Pour la synthèse d'acides nucléiques les nucléotides phosphatés ou désoxynucléotides sont à la fois donneurs d'énergie et unités de base.

La croissance exige donc une fourniture d'énergie importante qui est confirmée par le fait que la respiration est particulièrement importante dans les tissus en croissance par élongation. Par ailleurs, la charge énergétique (paramètre utilisé) pour mesurer l'état énergétique d'un tissu ou d'un organe, doit dépasser une certaine valeur égale environ 80% pour que la croissance se produise [1].

I-4-Développement de l'embryon.

Alors qu'il se trouve encore dans l'ovaire, l'embryon qui s'y développe est entouré d'un tissu nutritif, l'albumen, chez la plupart des dicotylédones, l'albumen est utilisé par l'embryon en développement et qui à maturité occupe pratiquement tout le volume de la graine (Hopkins, 2003).

Les premiers stades de l'embryogenèse sont essentiellement les mêmes chez tous les angiospermes. Le développement de l'embryon débute par la division du zygote à l'intérieur du sac embryonnaire de l'ovule. La première division, est asymétrique et transversale par rapport au grand axe de l'ovule (fig.2)

Des cette division, la polarité de l'embryon est définie. Le pôle supérieur, composé d'une petite cellule apicale, est à l'origine de la plus grande partie de l'embryon

adulte. Le pôle inférieur, composé d'une grande cellule de base, produit un suspenseur en forme de pied qui fixe l'embryon au micropyle.

La polarité est un élément essentiel de l'élaboration d'un plan biologique. L'établissement de la polarité est une première étape essentielle dans le développement de tous les organismes supérieurs, parce qu'il fixe leur axe structural. Grâce à une suite ordonnée de divisions, l'embryon se différencie finalement en une structure presque sphérique, donc l'embryon proprement dit (Raven et al., 2000).

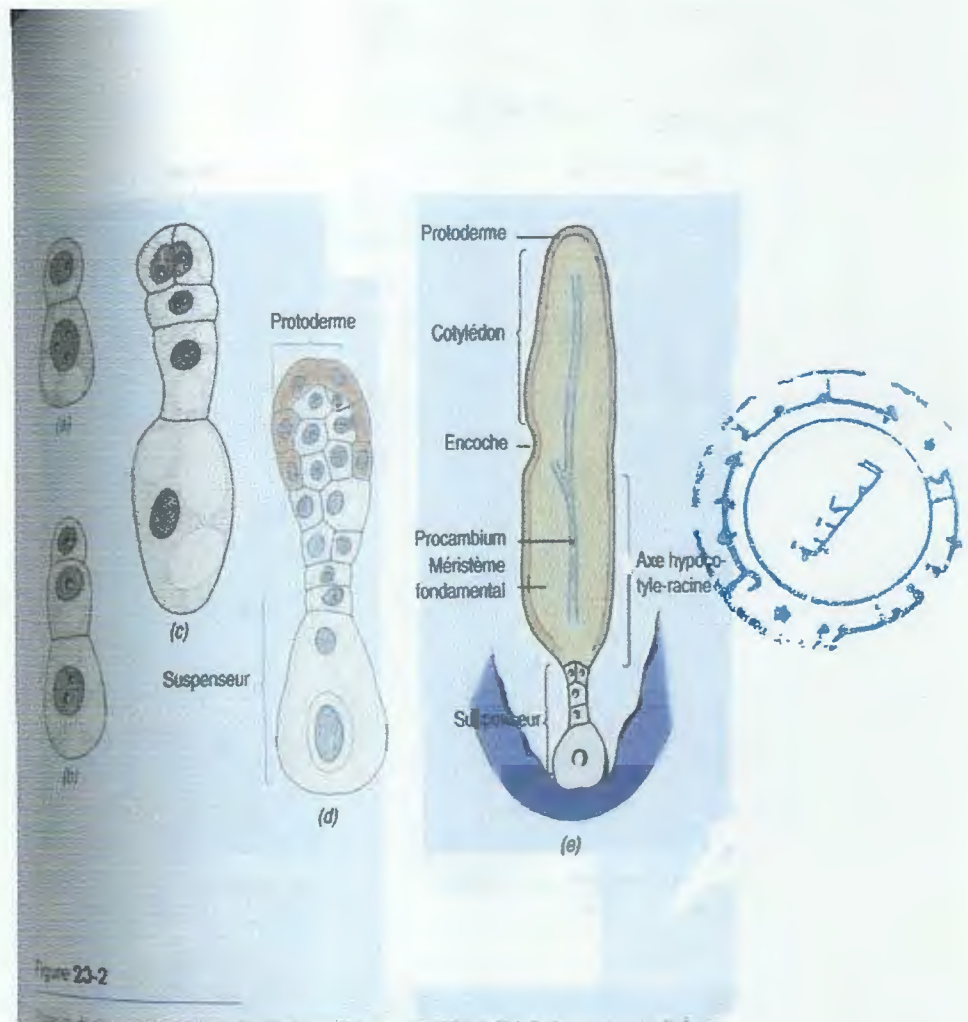


Fig.02 : Développement de l'embryon de la sagittaire (Sagittaria), une monocotylée (Raven et al ; 2000)

Premiers stades (a) stade bicellulaire, après la division transversale du zygote.

(b) proembryon tricellulaire. (c) mise à part de la cellule basale. (d) début de formation de protoderme. (e) une dépression, ou encoche.

I-4-1-L'embryon et la graine à maturité.

Dans les graines albuminées matures, l'albumen est constitué de cellules mortes, remplies d'amidon et de protéines ainsi que d'une faible quantité de lipides. Dans quelques semences de monocotylédones et plus particulièrement dans les graines de céréales comme les espèces du genre *Triticum* (blé), *Hordeum* (orge) ou *Avena* (avoine), l'albumen est entourée d'une ou plusieurs couches de cellules vivantes. Par contre, dans les graines exalbuminées comme celle du pois (*Pisum* sp) ou du haricot (*Phaseolus* sp), les cotylédons grandissent et peuvent, à maturité, occuper jusqu'à 90% du volume de la graine. Les cotylédons contiennent habituellement des quantités importantes de carbone stockées sous la forme de glucides, de lipides et de protéines (Hopkins, 2003).

A maturité, l'embryon des angiospermes consiste en un axe portant deux cotylédons, ou d'un seul, s'il s'agit d'une monocotylée. Aux deux extrémités de l'axe embryonnaire se trouvent les méristèmes apicaux de la pousse aérienne et de la radicule. Dans certains embryons, il n'existe qu'un simple méristème apical au-dessus du (des) cotylédons (fig.03). Dans d'autres embryons, une pousse embryonnaire, formée d'un axe dit épicotyle pendant une ou plusieurs jeunes feuilles et un méristème apical qu'on trouve au dessus de l'épi du cotylédon. Cet axe embryonnaire et le premier bourgeon est une plumule (fig. 03 b, c).

Chez les monocotylées, l'unique cotylédon ne fonctionne pas seulement comme organe de réserve ou pour effectuer la photosynthèse mais il a également une fonction d'adsorption (fig .03c, d).

Toutes les graines sont enveloppées dans un spermoderme qui dérive du ou des téguments de l'ovule et assure la protection de l'embryon.

Le spermoderme est généralement beaucoup plus mince que les téguments dont il provient. Il peut être mince et sec mais, dans beaucoup de graines, il est très dur et imperméable à l'eau. (Raven et al., 2000).

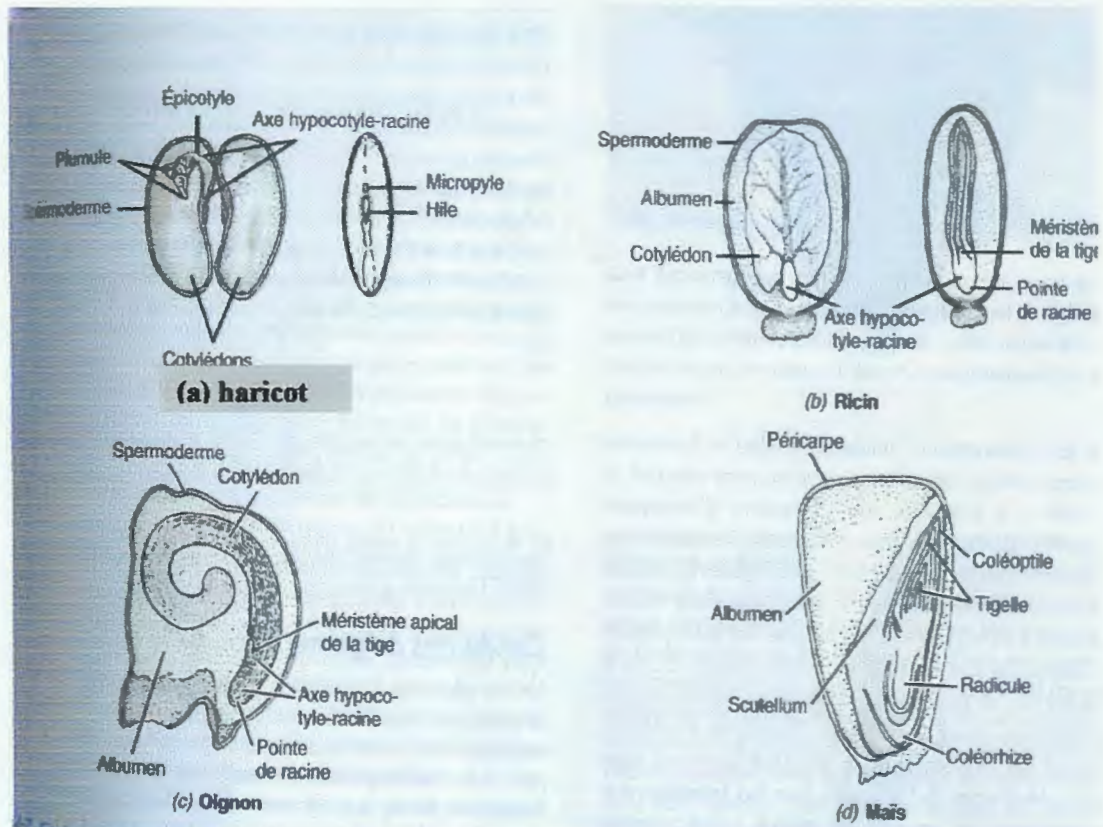


Fig .03: Graines de quelques dicotylées et monocotylées communes.

Graines dicotylédons. (Raven et al., 2000).

_ (a) graines de haricot (*Phaseolus vulgaris*), une dicotylée, à dicotylédons ouverts et en vue externe.

_ (b) Graines de ricin (*Ricinus communis*), autre dicotylée, ouverte pour montrer l'embryon de face et de profil.

Graines monocotylédons :

_ (c) l'oignon (*Allium cepa*)

_ (d) le maïs (*Zea mays*) en vue longitudinale.

Dans l'embryon d'oignon, le méristème apical de la pousse aérienne est situé latéralement à la base du cotylédon.

L'embryon de maïs possède un scutellum (cotylédon) et une racine ou radicule bien développés.

I-4-2-Conditions de germination de la graine.

La croissance de l'embryon s'arrête généralement pendant la maturation et la dissémination de la graine. La reprise de la croissance de l'embryon, ou de la germination de la graine, est soumise à de nombreux facteurs, autant externes qu'internes.

- Les facteurs externes ou environnementaux, sont particulièrement importants tels que l'eau, l'oxygène et la température. Les graines de petite taille comme celles de la laitue (*Lactuca sativa*) et celles de nombreuses mauvaises herbes, doivent en outre être exposées à la lumière pour germer (Raven et al., 2000).

- L'eau est nécessaire à l'hydratation de la graine et à la reprise des activités métaboliques. Un excès d'eau empêche cependant la germination et entraîne l'asphyxie.

- L'oxygène par contre est nécessaire à la respiration.

- La température convenable pour les activités métaboliques.

- Un autre facteur représentant la lumière peut induire, inhiber et être indifférent à la germination.

Ces dernières exigences sont plus théoriques que réelles car elles se manifestent pour des semences fraîchement récoltées à des t° élevées alors que la germination dans les régions tempérées se produit dans un contexte de températures fraîches [1]

- Les facteurs internes s'expliquent par le fait que lorsque des graines arrivées à maturité sont placées dans des conditions optimales de température, d'humidité et d'oxygénation pour leur croissance et qu'elles ne germent pas, pour cela, plusieurs types de causes sont à envisager, la dormance de l'embryon ou les inhibitions de la germination.

Par ailleurs, on peut souligner que les caractéristiques de germination des espèces cultivées résultent d'une sélection très poussée contribuant à éliminer un grand nombre de mécanismes de contrôles naturels et conduisant ainsi à une germination rapide et uniforme nécessaire dans le cas des plantes cultivées.

I-4-2-1- Inhibition de la germination. Il s'agit de tout phénomène qui s'oppose à la germination d'un embryon non dormant. Cette inhibition s'explique par :

I-4-2-1-1- Inhibition tégumentaire.

Les téguments assurent normalement la protection des graines mais dans de nombreux cas, ils peuvent empêcher la germination en jouant un rôle de barrière physique traduisant une résistance mécanique des téguments et leur imperméabilité à l'eau et un rôle de barrière chimique montrant la présence d'inhibiteurs de germination dans les téguments entraînant ainsi le piégeage de l'oxygène par des composées phénoliques.

Certaines graines ne germent qu'après de très fortes pluies et l'on pense que c'est un lessivage d'inhibiteurs de germination qui autorise le phénomène au-delà d'une simple réhydratation.

Dans les conditions naturelles, le gel de l'hiver et les pluies peuvent altérer l'intégrité des téguments. Cette inhibition par les téguments joue un rôle adaptatif car elle demande dans les conditions naturelles une période correspondant à l'hiver pour être levée et diffère ainsi d'une germination précoce pouvant se produire dans de mauvaises conditions [1].

I-4-2-1-2- La dormance de l'embryon.

Par définition on dit que la dormance est d'origine embryonnaire quand la graine étant débarrassée de ses téguments et placée dans des conditions convenables ne germe pas.

L'embryon peut être dormant au moment de la récolte de la semence, on parle alors de dormance [1].

Selon (Heller et al., 2000), une dormance embryonnaire a par définition son origine dans l'embryon lui-même, c'est-à-dire qu'elle n'est pas levée par un traitement sur les enveloppes et qu'elle se manifeste même si l'embryon est isolé [1].

I-4-2-1-2-1- La levée de dormance.

- Traitement par le froid : le traitement généralement utilisé, la stratification qui consiste à placer les graines dans du sable en couches superposées à basses températures. Dans les conditions naturelles le froid de l'hiver réalise la levée de dormance

- Traitement par la lumière : Avec le froid, la lumière est le facteur de l'environnement actif, d'une portée cependant moins importante que le froid (voir remarque précédente) [1].

I-4-2-2-Contrôle hormonal de la levée de dormance des semences.

En particulier dans les levées de dormance par le froid, il semble que l'on soit en présence d'un équilibre entre ABA et gibbérelline.

L'acide abscissique semble être l'inhibiteur fondamental, est présent dans de nombreuses graines. Il présente un puissant effet inhibiteur sur la germination quand il est apporté de façon exogène. Par ailleurs, il existe des corrélations entre le degré de dormance d'espèces voisines du même genre et la teneur en acide abscissique [1].

I-4-3-De l'embryon à la plante adulte.

Le premier organe qui émerge de la plupart des graines à la germination est la racine permettant à la jeune plantule de se fixer au sol et l'absorption de l'eau (fig.04). Au cours de sa croissance, cette racine primaire ou racine principale, produit des racines latérales, ou racines secondaires. celles ci peuvent à leur tour donner d'autres racines latérales. Chez les monocotylées, la racine primaire est souvent éphémère et le système racinaire de la plante adulte se développe à partir des racines produites par la tige (racines adventives) provenant des nœuds, parties de la tige ou les feuilles sont insérées et qui produisent ensuite des racines secondaires (Raven et al., 2000).

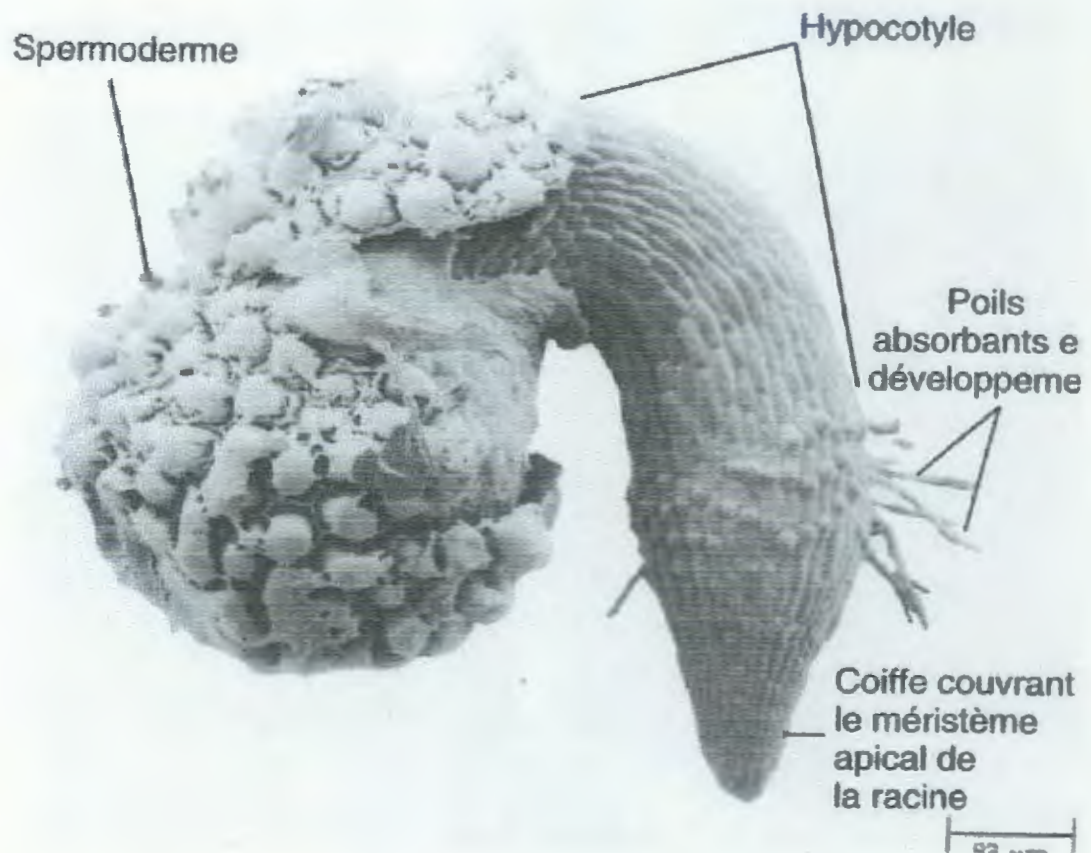


Fig.04 : graine d'Arabidopsis en germination :

On voit l'hypocotyle et la racine embryonnaire (radicule) sortant du spermoderme. le reste de l'embryon, comprenant les cotylédons et le méristème apical de la tige est enfermé dans le spermoderme. Une coiffe couvre le méristème apical de la racine. On peut noter également des poils racinaires à divers stades de leur développement immédiatement sous la coiffe.

Remarque : L'hypocotyle commence à se courber et à former un crochet (Raven et al., 2000).

I-4-4-La germination des graines.

La manière dont la pousse émerge de la graine lors de la germination varie suivant les espèces. Après l'émergence de la radicule de la graine d'haricot, *Phaseolus vulgaris*, l'hypocotyle s'allonge et se recourbe en crosse (fig.05).

L'extrémité fragile de la jeune pousse est ainsi protégée en étant tirée à travers le sol plutôt que poussé. Quand la partie recourbée ou crochet, atteint la surface du sol, se redresse et soulève le cotylédon et la plumule. On dit qu'il s'agit d'une germination épigée lorsque les cotylédons sont amenés au-dessus du niveau de sol. Au cours de la germination et du développement ultérieur de la plantule, les réserves des cotylédons sont digérées et les produits sont transportés vers les régions en croissance de la jeune plante. La taille des cotylédons diminue progressivement, ils se dessèchent et peuvent finalement tomber. A ce moment, la plantule devient autonome et ne dépend plus des réserves de la graine pour se nourrir. La plante est maintenant un organisme photosynthétique autotrophe (le stade plantule est terminé).

La figure n°05, nous montre que la germination de la graine de ricin, *Ricinus communis*, est dans l'ensemble semblable à celle du haricot sauf que, chez le ricin, les réserves sont localisées dans l'albumen. Lorsque le crochet se redresse, l'albumen et souvent le spermodermes, sont amenés au-dessus du sol en même temps que les cotylédons et la plumule. Pendant ce temps, les réserves de l'albumen ont été digérées et sont absorbées par les cotylédons et transportées vers les parties en croissance de la plante. Chez les haricots comme chez le ricin, les cotylédons verdissent quand ils effectuent la photosynthèse, mais leur durée de vie est limitée. Chez certaines plantes, comme le potiron, *Cucurbita maxima*, les cotylédons deviennent des organes photosynthétiques importants (Raven et al ; 2000).

Pisum sativum, par exemple, la structure qui s'allonge et forme le crochet est l'épicotyle. Le crochet protège le sommet de la tige et les jeunes feuilles de la même manière que l'hypocotyle en crochet du haricot. Quand il se redresse, la plumule est soulevée au-dessus de la surface du sol. Etant donné que l'élongation se produit sous les cotylédons, ceux-ci restent en place dans le sol où ils finissent par se décomposer quand les réserves destinées à la croissance de la plantule sont épuisées (fig.05). On parle de germination hypogée lorsque les cotylédons restent sous la surface du sol

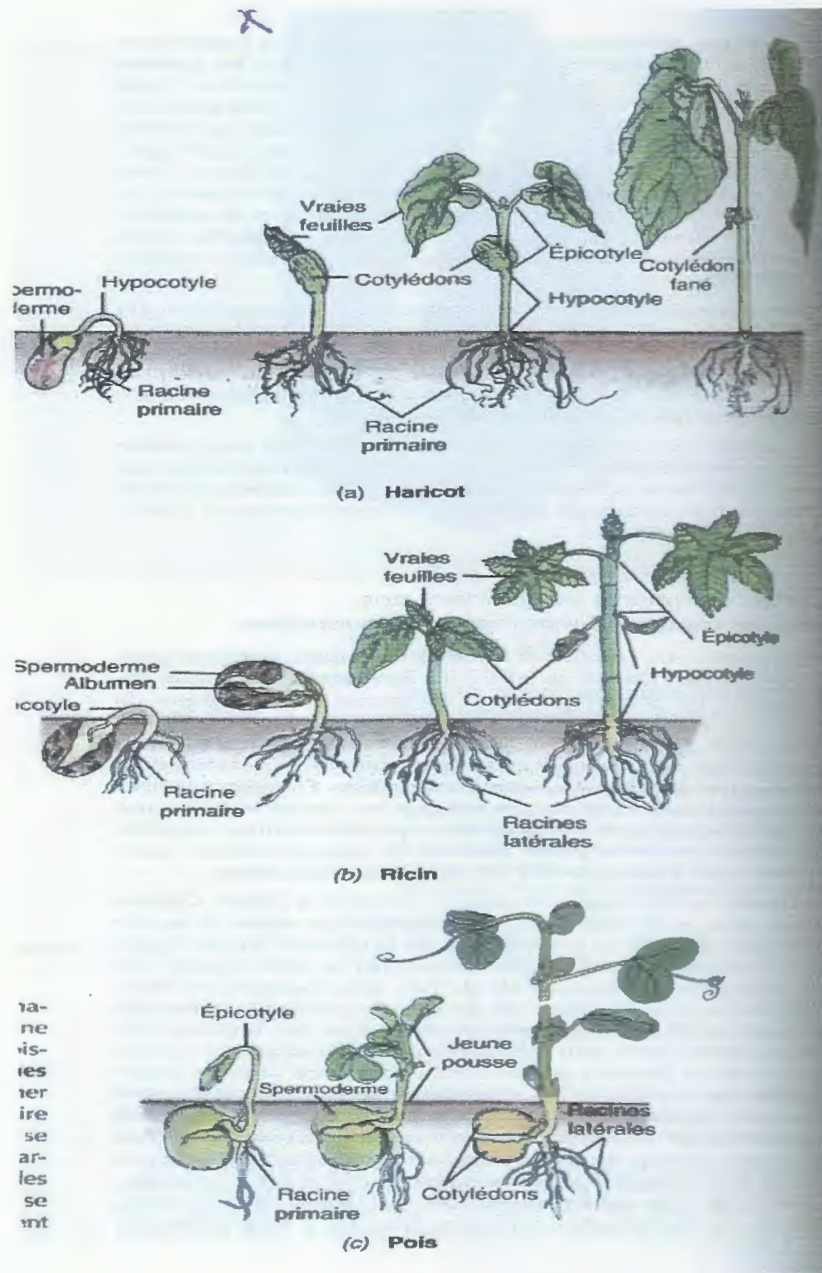


Fig.05 : stade de la germination de quelques dicotylées communes.

a : chez le haricot, *Phaseolus vulgaris*, b : chez le ricin, *ricinus communis*. La germination est épigée. L'hypocotyle en élévation se recourbe en crochet, il se redresse ensuite en tirant les cotylédons et la plumule pour les amener au-dessus du sol.

(c) : la graine de pois, *Pisum sativum* en germination c'est l'exemple d'une germination hypogée. Les cotylédons restent sous terre et l'hypocotyle ne s'allonge pas. Dans la germination hypogée, l'épocotyle s'allonge et forme un crochet amenant la plumule au-dessus de la surface du sol en se redressant (Raven et al., 2000).

Conclusion.

Le développement ordonné d'un organisme pluricellulaire complexe est coordonné par des contrôles ~~et~~ extrinsèques. Les contrôles intrinsèques s'expriment à la fois au niveau intra- et extracellulaire. Les contrôles intracellulaires sont surtout d'ordre génétique qui nécessite l'établissement d'une séquence programmée d'expression génique. Les contrôles extracellulaires sont essentiellement de nature hormonale, correspondant à des messagers chimiques qui permettent aux cellules de communiquer entre elles. Par contre, les contrôles extrinsèques sont des signaux de l'environnement tels que la lumière, la température ou la pesanteur. L'action des signaux environnementaux provoque au moins partiellement, une modification de l'expression génique ou de l'activité hormonale (Hopkins, 2003).

Chapitre II

Aperçu historique

sur les hormones

végétales

Chapitre II : APERCU HISTORIQUE SUR LES HORMONES VEGETALES.

II-1-Les différents types d'hormones végétales.

La mise en évidence d'une hormone végétale remonte à 1926 justifiant les travaux de Went sur l'auxine. Actuellement, on connaît 06 types d'hormones végétales pour lesquels on peut distinguer, d'une part des hormones stimulatrices qui induisent ou stimulent un phénomène physiologique à savoir, les auxines, les gibbérellines, les cytokinines et les brassinostéroïdes et d'autre part des hormones à effets mixtes comme l'éthylène et l'acide abscissique. D'autres molécules à rôle de médiateurs chimiques chez les végétaux comme les polyamines, les jasmonate, le salicilate, les oligosaccharides n'ont pas encore obtenu le statut d'hormone végétale vraie.

II-1-1-L'acide B indole acétique et les auxines.

II-1-1-1 -Historique et découverte.

Rappelons tout d'abord les étapes essentielles traduisant l'historique et la découverte de cette hormone.

En 1881, Darwin et son fils ont été les premiers à publier les expériences sur les régulateurs de croissance. Leur observation portait systématiquement sur la courbure des plantes en direction de la lumière.

A la suite de ces expériences, les Darwin sont arrivés à la conclusion que la lumière est à l'origine d'une influence provoquant la courbure, transmise de l'extrémité de la plantule vers une zone inférieure où la courbure se manifeste normalement (Raven et al., 2000).

1880-1881 : d'abord ce n'est qu'à cette période que s'effectue l'observation du phototropisme chez les coléoptiles de graminées obtenue suite à une excitation perçue au sommet et transmise vers la base [5].

En 1926, le physiologiste des plantes Went, réussit à isoler cette influence à partir de pointes de coléoptiles d'avoine, *Avena sativa*. Cet auteur appela cette substance chimique Auxine du grec auxéine, qui signifie grandir (Raven et al., 2000).

Entre autre, il s'agissait de la récupération par diffusion d'une substance active sur la croissance appelée auxine et mise au point également d'un texte biologique permettant d'apprécier les teneurs en substance active [5].

En 1934, le chercheur Kôgl a pu mettre en évidence l'identification chimique de l'auxine à l'acide B indolacétique isolé à partir d'urine humaine puis la caractérisation de cette structure dans les tissus végétaux en 1942 [5].

En 1925-1970 : Recensement des différentes réponses des plantes à l'action de l'AIA avec une caractérisation de substances naturelles ou synthétiques à action auxinique.

En 1970-1990 : Etudes sur le mode d'action de l'AIA au niveau moléculaire en particulier dans le phénomène de grandissement cellulaire développement des substances à action auxinique en agriculture [5].

En 1990-2005 : La perception et la transduction du message auxinique. Exploitation de la génomique et de mutants pour la compréhension de la production et des mécanismes d'action de l'AIA [5].

II-2 - Les Gibbérellines.

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

II-2-1-Historique et découverte.

Dès le début du siècle, des fermiers japonais avaient constaté que certains plants de riz étaient atteints de gigantisme. Ces plants cependant ne fructifiaient pas et ne présentaient donc pas d'intérêt pour la production. Il fut établi que cette anomalie observée dans la croissance des plantes résultait de l'infection par un Ascomycète parasite appelé *Gibberella fujikuroi* (KUROSAWA, 1926 in [3].

Ou *Fusarium moniliforme* quand le champignon est cultivé in vitro, un extrait de son milieu de culture provoque les mêmes symptômes d'élongation, et vers 1938 on arriva à isoler de ces milieux de culture un mélange de substances actives appelées gibbérellines [3].

Ces travaux ne furent pendant longtemps connus qu'au Japon et ce n'est qu'après la deuxième guerre mondiale que des recherches furent entreprises dans le monde occidental.

Vers 1956, à partir d'une souche de *Gibberella* ne produisant qu'une seule gibbérelline à été isolé et caractérisé chimiquement l'acide gibbérellique ou GA3 [3].

Pendant ce temps, les physiologistes démontraient les effets spectaculaires des gibbérellines isolées des filtrats de cultures de champignons sur la croissance de végétaux et à très faibles doses ces substances stimulent en particulier la croissance des espèces naines telles que le haricot, le pois et le maïs. Une dose de 0,1 µg par plant permet de doubler la hauteur de pois nains [3].

Parallèlement on démontrait la présence des gibbérellines dans les tissus végétaux (non infectés) (PHINNEY et WEST en 1956 in [3]).

Avec la mise en évidence de la répartition générale des gibbérellines il apparaissait donc que l'on était en présence d'un nouveau groupe d'hormones végétales.

II-3 - Les Cytokinines.

Les cytokinines présentent comme les précédentes AIA et gibberellines, des effets biologiques multiples mais l'effet initialement mis en évidence porte sur la division cellulaire, plus particulièrement sur la cytokinèse d'où le nom de cytokinines [3].

II-3-1- Historique et découverte.

La découverte des cytokinines a été associée à la recherche des exigences hormonales des cultures d'organes ou de tissus végétaux *in vitro*. Ces tissus ou organes isolés de la plante exigent en effet pour se développer des éléments divers dans le milieu et en particulier des hormones [3].

En 1941, Van Overbeek met en évidence les propriétés actives du lait de noix de coco vis-à-vis de la croissance de jeunes embryons de *Datura stramonium*. Ce milieu est toujours utilisé en culture de tissus végétaux [2].

En 1954, il a été démontré que la croissance *in vitro* des tissus de moelle de tabac ne peut se faire avec la seule présence d'auxine. La recherche de substances actives conduit à mettre en évidence l'action positive du lait de noix de coco et d'extrait de levure [2].

En 1955, à partir du sperme de Hareng autoclavé très riche en acides nucléiques, on a pu isoler une substance capable d'induire la division cellulaire des tissus de moelle de tabac à de très faibles concentrations (1 µg/litre). Il s'agit de la 6-furfurylaminopurine ou kinétine utilisé comme régulateur de croissance [2].

D'autres substances synthétiques de nature voisine et des dérivés de l'adénine isolés des végétaux ont une action comparable. L'ensemble de ces substances est regroupé

Sous le terme de cytokinines : Adénines substituées ayant une action sur la croissance et la différenciation des tissus végétaux en culture « in vitro » [3].

II- 4- L' éthylène.

Bien avant la découverte de l'auxine, on savait que l'éthylène a une action sur les plantes. l'histoire botanique de l'éthylène hydrocarbure simple ($H_2C=CH_2$) remonte aux années 1800, l'époque où les rues des villes étaient éclairées par des lampes à gaz. en Allemagne, on avait constaté que le gaz d'éclairage s'échappant des conduites provoquait une défoliation des arbres des avenues (Raven et al., 2000).

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

Dès 1886 l'effet du gaz d'éclairage sur la morphologie des plantes de pois à raccourcissement et été démontré par un épaissement des tiges, une perte du géotropisme négatif [5].

Parmi des différents effets de l'éthylène, ce sont cependant les observations relatives à la maturation des fruits qui ont été décisives dans la découverte de son rôle hormonal.

Certains auteurs, en 1924 ont démontré que l'éthylène permet le jaunissement et la maturation des citrons et autre part les émanations gazeuses de pommes mûres initient les maturations des fruits verts et que l'éthylène constituait le gaz actif [5].

A partir de ce moment, on attribue un rôle à l'éthylène dans la maturation des fruits et l'on a montré que de nombreux fruits émettent de l'éthylène [2].

En 1955 -1960, le développement de la chromatographie en phase gazeuse fit franchir une nouvelle étape car cette méthode très sensible et particulièrement adaptée à la détection de ce gaz permet de montrer que l'éthylène était présent dans toutes les parties de la plante [5].

Parallèlement, on démontrait au-delà de la maturation les actions diverses de l'éthylène sur le développement des végétaux et en 1969 ce composé était finalement classé parmi les hormones végétales.

Produite par les végétaux, actif à faible dose et à distance du bien de synthèse, l'éthylène répond tout à fait à la définition d'une hormone. Elle représente cependant des caractéristiques particulières au niveau du transport : on observe en effet une diffusion gazeuse à l'intérieur de la plante mais aussi à l'extérieur d'où la possibilité

d'action sur d'autres individus .cette propriété suggère une analogie avec les phéromones animales [5].

II-5- L'acide abscissique.

Des inhibiteurs de croissance ont été depuis longtemps caractérisés chez les plantes ; il s'agit souvent de composés phénoliques, sécrétés ou excrétés, souvent, actif après leur oxydation. Ces composés sont impliqués dans les phénomènes d'allopathies, c'est -à dire l'inhibition de croissance d'une plante par une autre plante à proximité.

Au - delà de ces phénomènes, l'acide abscissique est une substance à effet inhibiteur de la croissance qui a une répartition générale et une fonction hormonale [5].

La découverte de l'acide abscissique est intéressante car elle a été réalisée simultanément par des chercheurs travaillant dans des laboratoires différents sur des problèmes physiologiques distincts.

Dans les années 1960, WAREING, et ses collaborateurs au pays de Galles recherchaient la cause de l'arrêt de la croissance des arbres en automnes et le facteur qui provoque la formation des bourgeons dormants .ils obtiennent à partir des feuilles de pseudoplatanus un extrait acide qui était un puissant inhibiteur de la croissance et qui appliqué aux apex des tiges feuillées était capable d'induire la formation de bourgeons dormants. Ils appelèrent la substance active encore inconnue, « la dormine ».

D'autres auteurs s'intéressent au problème de l'abscission des feuilles et obtiennent à partir du cotonnier deux substances abscissine I et abscissine II, capables d'accélérer l'abscission des feuilles de jeunes plants de coton. Parallèlement était caractérisé un inhibiteur de croissance du lupin par WAIN en Angleterre [1]. L'isolement de la dormine permet sa caractérisation chimique et fut suivi par des travaux qui montrèrent que dormine inhibiteur de croissance du lupin et que l'abscissine II était en fait la même substance qui fut définitivement appelées acide abscissique en 1967 (A B A) (Cornforth et al., 1966 ; [5]).

II -6- Les brassinostéroïdes.

Les brassinosteroides (BR) représentent une classe d'hormones végétales présentant en commun des structures de stéroïde qui ont de multiples effets sur le

développement à savoir la germination des graines, l'élongation des tiges, l'expansion des feuilles, et la différenciation du xylème [1].

Le rôle des brassinostéroïdes a été clairement démontré par l'étude de mutants soit différentes anomalies de développement. Des phénotypes comparables peuvent être obtenues par des inhibiteurs de biosynthèse des brassinostéroïdes comme le brassinazole [2].

Ces molécules ont été initialement isolées en 1970 du pollen de *Brassica mayus* sous le terme de brassins ; une molécule particulière appelée brassinolide étant caractérisée en 1997. Ces molécules appliquées sur divers systèmes expérimentaux à des concentrations nano molaires présentent un effet marqué sur l'élongation cellulaire ou sur la prolifération cellulaire. Ceci indépendamment des effets induits par d'autres hormones comme l'auxine les cytokinines ou les gibbérellines. Une quarantaine de structures actives ont été actuellement caractérisées, les brassinostéroïdes étant présents chez les algues, fougères, gymnospermes les angiospermes mais pas chez les microorganismes.

Le brassinolide est le plus actif biologiquement et le plus répandu [1]. Les preuves génétiques démontrant que les brassinostéroïdes étaient essentiels pour le développement normal des plantes, ont été très récemment apportées par l'étude des mutants ainsi que des informations sur les mécanismes d'action des brassinostéroïdes [1].

Chapitre III

Les hormones

végétales

Chapitre III : LES HORMONES VÉGÉTALES.

III-1- Généralités sur l'hormonologie végétale

Soupçonnés dès la fin du XIX^e siècle, les hormones végétales ou phytohormones, ont fait l'objet de recherches de plus ^{en} plus approfondies. Leur liste s'est élargie et les mécanismes de leurs actions commencent à être élucidés.

Or, il apparaît de plus en plus clairement que ces hormones ne peuvent être considérées comme des entités indépendantes mais au contraire, leurs actions sont souvent complémentaires, ou opposés, assurant ainsi l'équilibre hormonal de la plante. Leurs métabolismes (biosynthèse, dégradation) présentent parfois des analogies. Leurs modes d'actions offrent des traits communs (Heller et al, 2000).

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

La notion d'hormone, du grec hormao : exciter, le terme fait son apparition en 1905 et s'applique à des substances organiques biologiquement actives.

Les hormones végétales sont des composées organiques synthétisées par la plante qui à de très faibles concentrations ont une action sur le métabolisme et le développement générale dans les tissus différents du lieu de production. Les hormones végétales comme les hormones animales sont impliquées dans les communications intercellulaires [4].

Les phytohormones sont impliquées à tous les stades de la vie d'une plante depuis la pollinisation provoquant la fécondation et le développement de l'embryon zygotique, tout au long du développement de celui-ci en plante adulte jusqu'au contrôle de la floraison, de la fructification et de la sénescence [1].

La définition d'une hormone en physiologie animale est sans ambiguïté représentant une substance organique, agissant à faibles dose, sécrétée par des glandes endocrines dans le milieu intérieur, lequel la véhicule vers un organe ou un tissu électivement sensible à son action, et dont elle règle le fonctionnement. Il s'agit donc d'un véritable messenger chimique, assurant ; comme le système nerveux, la transmission d'un ordre émanant d'un centre de régulation et contribuant ainsi à l'harmonie du fonctionnement de l'ensemble d'un organisme (Heller et al ; 2000).

Chez les végétaux, la notion est moins claire, et cela pour plusieurs raisons qui tiennent les unes aux caractères de l'émission et transport du signal hormonal, et les autres aux particularités de sa réception.

Tout d'abord, il n'y a pas de glandes endocrines. Tout au plus existe-t-il pour certaines hormones, des zones de synthèse privilégiées (apex des tiges pour l'auxine, racines pour l'acide abscissique, graines pour les gibbérellines).

Un autre critère retenu en physiologie animale pour définir une hormone est son transport de l'émetteur au récepteur.

Chez les plantes, il n'y a pas toujours des maladies et, par exemple, les cytokinines sont souvent synthétisées sur place (Heller et al, 2000).

En fin, les hormones végétales agissent fréquemment de façon additive antagoniste, ou en synergie sur divers phénomènes physiologiques (action moins ciblée que les hormones animales) [1].

II-1-2- Les différents types d'hormones végétales

La véritable mise en évidence d'une hormone végétale, remonte à 1926, il s'agit des travaux de WENT sur l'auxine et jusqu'en 1950 on considéra que l'auxine représentait la seule phytohormone. Mais après cette date d'autres hormones végétales ont été découvertes, dont l'importance s'est confirmée avec les années.

Chronologiquement, il s'agit des gibbérellines (1950), des cytokinines (1955), de l'éthylène (1960), de l'acide abscissique (1965) et des brassinostéroïdes (1955).

Les auxines, les gibbérellines, les cytokinines et les brassinostéroïdes sont des hormones stimulatrices, induisant ou stimulant un phénomène physiologique.

On observe pour ces hormones des familles de molécules actives [1].

En parallèle on distingue des hormones à effet mixtes comme l'éthylène et l'acide abscissique. Dans ce cas une seule structure active a été identifiée.

Chez les végétaux, d'autres molécules qualifiées de médiateurs chimiques comme les polyamines, le jasmonate, le salicylate et les oligosaccharides n'ont pas encore obtenu le statut d'hormone végétale vraie.

III-1-3- Méthodes d'études des hormones végétales et de leurs mécanismes

d'action

III-1-3-1- Approches biochimiques.

Elles sont utilisées pour le dosage des hormones, la mesure d'activité des enzymes des voies de synthèse, la caractérisation biochimique des récepteurs [1]

Historiquement, on a 3 méthodes retenues :

- les tests biologiques sensibles peu spécifiques parfois complexes à mettre en œuvre.

- les méthodes physico-chimiques sensibles et spécifiques mais demandant une instrumentation lourde.
- Les tests immunochimiques ou radioimmunosais ultrasensibles et très spécifiques exigeant des anticorps vis-à-vis des hormones et une hormone sous forme radioactive (expériences de compétition)

III-1-3-2- Approches de biologie moléculaire et de génie génétique

Elles sont utiles pour :

- la caractérisation des gènes impliqués dans les voies de biosynthèse des hormones, des gènes répondant à l'application d'hormones.
- l'analyse des promoteurs des gènes répondant aux hormones.
- la recherche des gènes par la technique de promoteur trapping
- la modulation des taux d'hormones par génie génétique.

III-1-3-3 Approche génétique

Caractérisation de mutants de sensibilité aux hormones de mutants de production d'hormones

III-1-3-3 Approche pharmacologique

Elle est basée sur l'apport de drogue inhibiteur y compris par micro-injection pour disséquer les étapes des voies de transduction du signal hormonal. [1]

III-2- L'acide indole-3acétique et les auxines

Nous utilisons le terme auxine au pluriel car au-delà de l'identification chimique de l'acide B indolacétique, d'autres substances se sont révélées actives sur les tests biologiques initialement définis pour quantifier l'AIA. Ces tests ne sont pas en fait absolument spécifiques de l'AIA mais d'une famille de composé à action biologique commune, les auxines [1].

Les auxines sont les premières hormones végétales à avoir été découvertes. Elles sont synthétisées dans les apex caulinaires et racinaires et transportées dans l'axe de la plante. Leur principale caractéristique est de provoquer l'élongation cellulaire dans des fragments excisés de la tige et de coléoptile. Cependant, elles sont capables d'influencer de nombreuses autres réponses comme l'initiation des racines, la différenciation des tissus conducteurs, les réponses tropiques ainsi que le développement des bourgeons axillaires, des fleurs et des fruits (Hopkins, 2003).

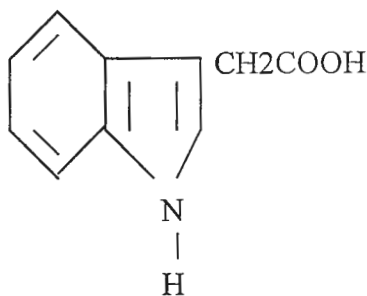
III-2-1 Nature chimique des auxines.

III-2-1-1 Les auxines naturelles.

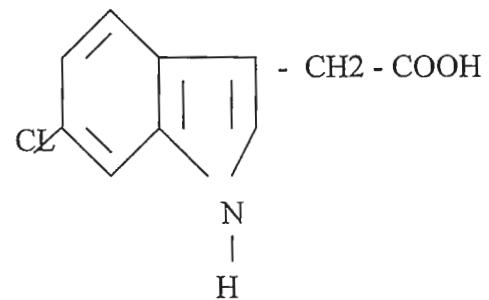
Il s'agit de structure à noyau indole très voisine de l'acide indole acétique [1].

En plus de l'AIA, plusieurs autres dérivés indoliques, naturels possèdent une activité auxinique, à savoir l'indole-3-éthanol, l'indole-3-acétaldéhyde et l'indole-3-acétonitrile. Cependant, tous ces composés sont des précurseurs de l'AIA et leur activité est vraisemblablement liée à leur conversion en AIA dans les tissus.

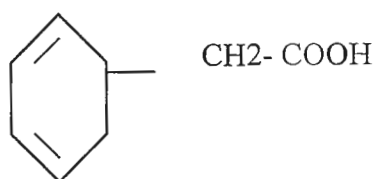
La découverte de l'AIA chez les plantes et la connaissance de son rôle dans la croissance a stimulé la recherche d'autres composés présentant une activité identique (Hopkins ;2003) la figure n°06, nous illustre la structure chimique de quelques auxines naturelles, le résultat de cette recherche était la découverte d'un ensemble de composés de synthèse qui possèdent des propriétés similaires aux auxines tel est le cas de l'acide indole butyrique (AIB) qui à l'origine est considéré étant un composé strictement synthétique mais il a récemment été isolé des graines et des feuilles de maïs, ainsi que d'autres espèces (Epstein et al.,1989 in Hopkins, 2003). Selon (Engvild, 1986 in Hopkins, 2003), un analogue chloré de l'acide indole acétique, l'acide 4-chloroindole acétique ou 4-chloroacide indole acétique a également été trouvé dans des graines de légumineuses. Il a été récemment montré qu'un acide aromatique naturel, l'acide phénylacétique (APA) possède également une activité auxinique (Leuba et le Toureau ; 1990 in Hopkins, 2003)



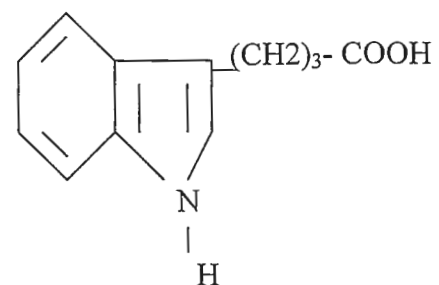
Acide indole 3 – acétique



acide 4 – chloroindole – 3acétique



Acide phénylacétique

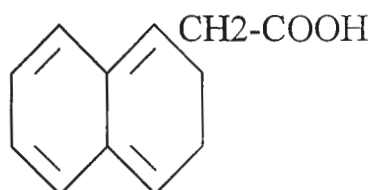


Acide Indole -3 butyrique (AIB)

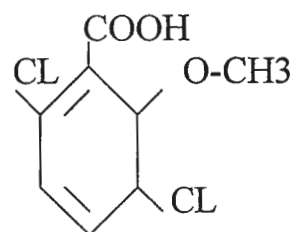
Fig. 06: structures chimiques de quelques auxines naturelles (Hopkins,2003).

III-2-1-2- Les auxines de synthèse.

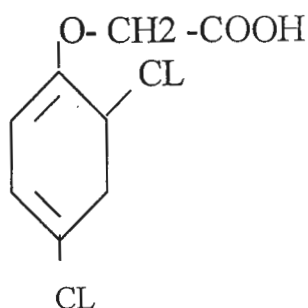
Il s'agit de molécules qui mènent des effets des auxines naturelles (Fig. 07) ce sont généralement des structures de type indole ou bien de type phénoxyacétylique, de type naphthalène acétique ou encore de type benzoïque [1]



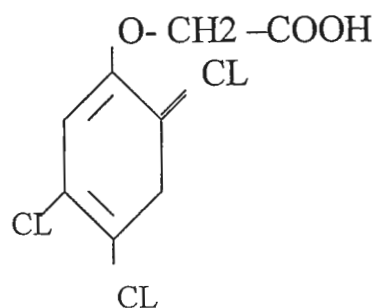
Acide naphthalène acétique



acide 2 méthoxy -
3-6 - dichlorobenzoïque



Acide 2,4 – dichlorophénoxyacétique (2,4- D)



acide 2,4 ,5 trichlorophénoxyacétique
(2, 4,5-T)

Fig. 07 : Structures chimique de quelques auxines de synthèse (Hopkins, 2003)

Les molécules les plus connues sont les NAA et le 2-4 dichlorophénoxyacétique qui sont utilisées à de fortes concentrations comme herbicides.

Des études importantes ont été réalisées dans une optique justifiant la relation de structure fonction pour dégager des points communs entre toutes ces structures actives [1] la plupart de ces molécules ont un noyau insaturé et un groupement carboxylique.

Ces observations suggèrent la fixation de l'hormone sur un récepteur selon un processus de complémentarité de charge. Par exemple la charge positive de l'azote de l'indole et la charge négative du carboxyle dans le cas de l'acide indole acétique sur le récepteur.

La spécificité de la reconnaissance est confirmée par le fait que de légères modifications d'une molécule peuvent supprimer son activité, le (2,6-D) est inactif par ailleurs des molécules à structures proches des auxines inhibent compétitivement l'auxine. Ce sont des anti-auxines : par exemple 2-4-5 Trichlorophénoxyacétique. Ces substances occuperaient les sites récepteurs de l'AIA

ou un site particulier du récepteur sans induire la suite des événements et la chaîne de transduction du signal auxine [1].

III-2-2-Répartition et évolution dans la plante.

Initialement caractérisés dans les coléoptiles de graminées, l'AIA et les autres auxines semblent présentes chez les plantes vasculaires. Chez les formes végétales inférieures (Bryophytes, algues ; champignons), la répartition et l'action biologique sont très limitées. L'AIA est également produite par les Bactéries *Agrobacterium tumefaciens*, *Pseudomonas synagae* mais par des voies de synthèses différentes. Le rôle de la molécule pour la bactérie n'est pas clair mais elle intervient dans l'interaction plante/bactérie.

Chez les plantes, les sites de synthèse maximum sont souvent les sites d'accumulation (apex jeunes feuilles) mais il faut aussi noter comme nous le verrons plus loin que l'AIA a un transport polarisé qui conduit à sa migration de l'apex vers la base [1]

D'une manière générale, les racines sont plus pauvres en auxine que les parties aériennes. Les concentrations dans les tissus végétaux varient de 10 à 300 µg/kg de matériel frais [1].

III-2-3 Facteurs intervenant dans la régulation du taux d'auxine :

Biosynthèse- Dégradation- Transport- Inactivation.

L'auxine comme les autres hormones doit, pour jouer son rôle de messenger chimique ne pas demeurer à une concentration constante dans les tissus mais voir ses teneurs fluctuantes. La vague auxinique détermine une réponse dans le temps, adaptée au contexte de morphogenèse et de la différenciation.

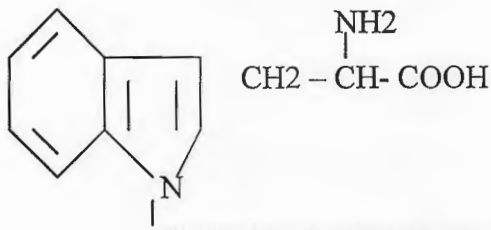
Le taux d'auxine active dans un tissu qui contrôle l'intensité des réponses physiologiques, en parallèle avec la sensibilité de ce tissu à l'auxine peut être potentiellement régulé par différents facteurs qui relèvent du métabolisme de l'auxine ou de son transport.

Ces mécanismes qui sont particulièrement bien connus dans le cas de l'acide indolique peuvent intervenir pour l'ensemble des hormones [1]

III-2-3-1 La biosynthèse.

L'auxine est synthétisée dans des tissus à croissance active, à partir d'un acide aminé, le tryptophane. Son transport est polarisé dans le sens basipète. L'AIA est facilement inactivée par oxydation (Hopkins, 2003).

L'analogie de structure entre l'AIA et le tryptophane (Fig.08) Suggère que l'auxine paraît être synthétisée à partir de cet acide aminé très commun. L'hypothèse a été confirmée par l'emploi de corps marqués. Le passage implique une désamination, une décarboxylation et une oxydation.

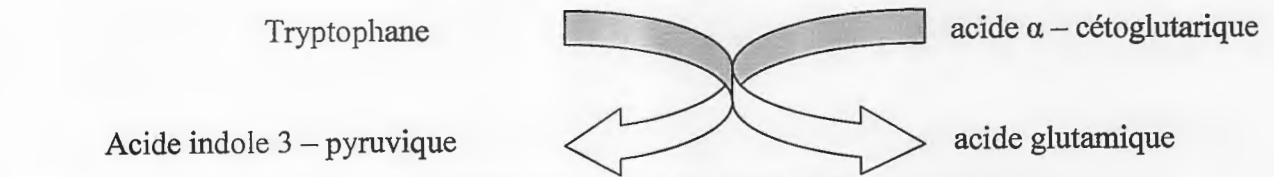


H Fig.08 : Le tryptophane (Heller et al., 2000)

Les analyses chromatographiques ont permis de déceler plusieurs voies de synthèse.

-la voie principale a été mise en évidence sur le haricot et retrouvée sur de nombreux végétaux, les enzymes correspondantes ont toutes été détectées.

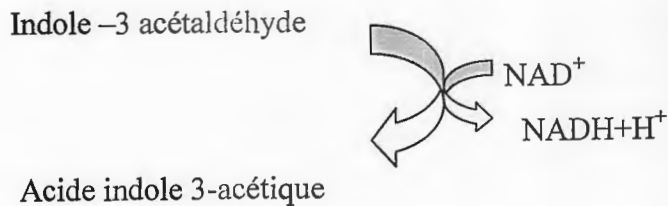
-des voies secondaires moins répondues que la précédentes ont été décelées, passant par la tryptamine, l'indole- acétimine et l'indole acétonitrile ou par l'indole acétamide (Fig.09). Chez les crucifères, un glucosinolate, la glucobrassicine, peut libérer par l'action de la myrosinase de l'indole – acétonitrile qui se transforme ensuite en AIA (Heller et al, 2000).



Une décarboxylation de l'acide indole -pyruvique formé en indole –acétaldéhyde :



Et enfin une oxydation par le NAD^+



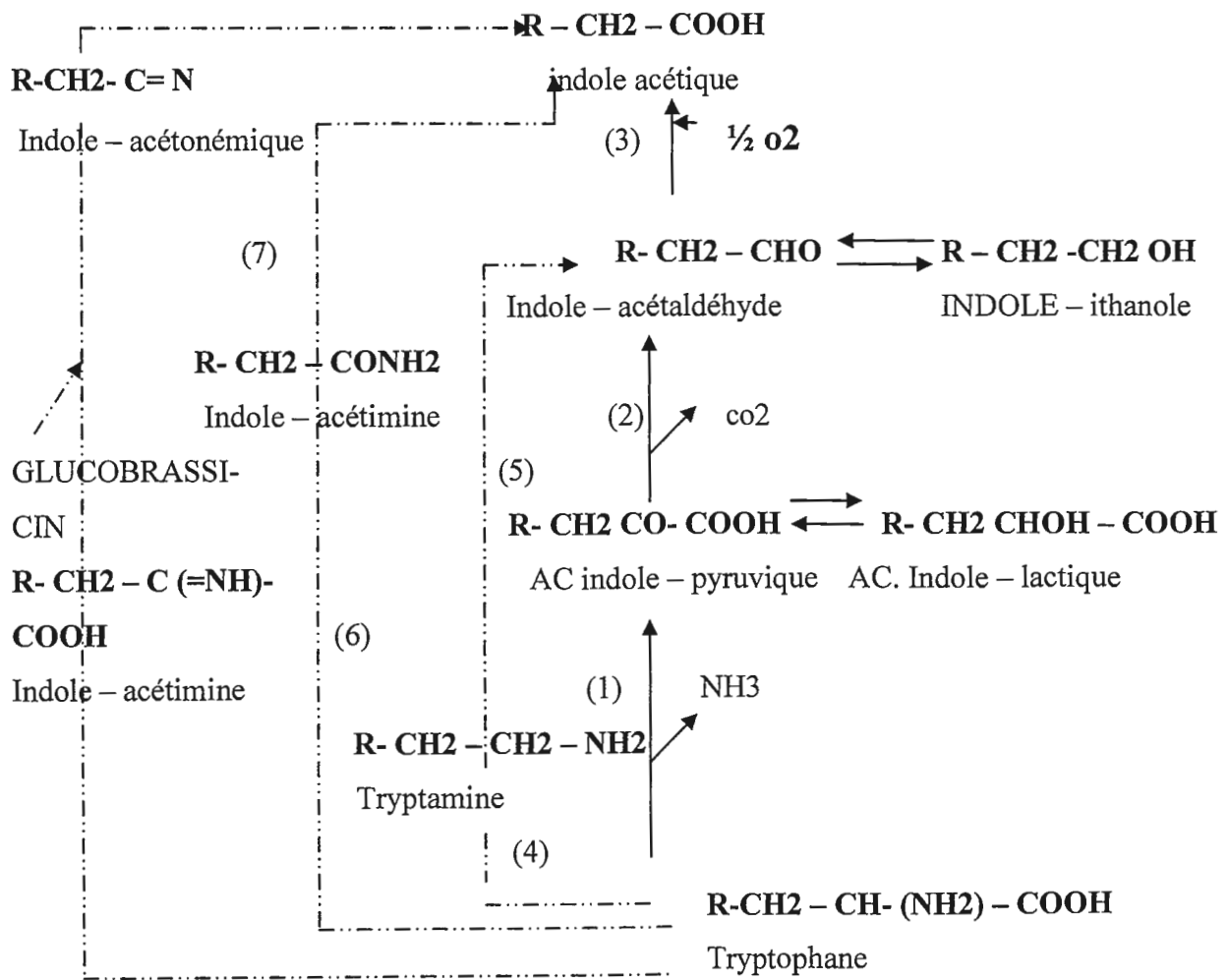


Fig. 09 : biosynthèse de l'auxine (Heller et al, 2000).

Voie principale et voie secondaire ; R : noyau indole ; 1, tryptophane Transaminase ; 2, indole-pyruvate décarboxylase ; 3, indole acétylaldéhyde oxydase (ou déshydrogénase) ; 4, tryptophane décarboxylase ; 5, aminooxydase ; 6 tryptophane mono oxygénase ; 7, indole acétamide hydrolase

III-2-3-2 Le transport.

En effet, il s'agit d'un transport polarisé de l'apex vers la base. Des expériences simples ont permis de confirmer ce phénomène. Ce transport est donc supposé être unidirectionnel. Par ailleurs, il s'agit d'un transport actif de cellules à cellules stimulées, par l'ATP, dépendant de la température, de la présence d' O_2 et sensible aux inhibiteurs métaboliques (cyanure, azide de sodium).

La vitesse de transport est de 10 à 20 mm /heure. La polarité diminue à mesure que l'on s'éloigne de l'apex et au niveau des racines les résultats obtenus sont contradictoires. Ce transport de l'auxine nous révèle des sites de synthèse principaux : les apex, vers le reste de la plante peut être artificiellement perturbé par les analogues d'auxines du type acide triodo-benzoïque (TIBA) ou des

Composées fluorines qui entraînent des morphologies anormales. On note ainsi, un raccourcissement des tiges, une ramification désordonnée des rameaux et le nanisme [1].

III-2-3-3-Inactivation.

L'AIA peut être converti en formes conjuguées inactives par association avec des métabolites présents dans les cellules.

-acides aminés : ce sont des liaisons peptidiques.

Exemple : indolyl aspartate

-oses : ce sont des liaisons esters

Exemple : indolyl glucose, indolyl inositol

Ces formes conjuguées peuvent être mise en évidence à la suite de l'apport de l'AIA radioactif à la plante (50% de l'AIA et parfois retrouvé sous forme conjuguée après 3 heures)

On peut également montrer par identification et dosage que l'AIA conjugué représente 50 à 90 % de l'AIA total (dans les feuilles de pois de 2 semaines). Ces formes conjuguées sont souvent présentes à des concentrations supérieures aux formes libres et elles sont très répandues dans les graines, ou elles semblent participer à la libération d'AIA libre (par hydrolyse de liaisons esters alors que les liaisons peptidiques sont stables=).

Ainsi, chez les semences de maïs, les formes conjuguées diminuent lors de la germination alors que l'AIA libre augmente on caractérise la présence d'une enzyme qui hydrolyse l'AIA inositol.

III-2-3-4-La dégradation de l'auxine.

L'AIA peut être dégradé par des oxydases de type peroxydases ne consommant pas d' H_2O_2 . Les produits de dégradations correspondant à une voie catabolique sans décarboxylation, produisant de l'acide oxindol 3-acétique ou à une voie catabolique avec décarboxylation, dans ce cas, le méthylène oxyndole et l'indo la léhyde sont les produits caractéristiques [1].

Les tissus âgés sont généralement riches en AIA oxydase ainsi que les racines, ce qui contribue à un faible taux d'AIA libre dans ces organes.

Le catabolisme auxinique bien étudié dans les années 1950 à 1980 est actuellement peu abordé dans les recherches [1].

La figure 10, nous illustre les voies de décarboxylation oxydative de l'acide indole acétique. (Heller et al., 2000).

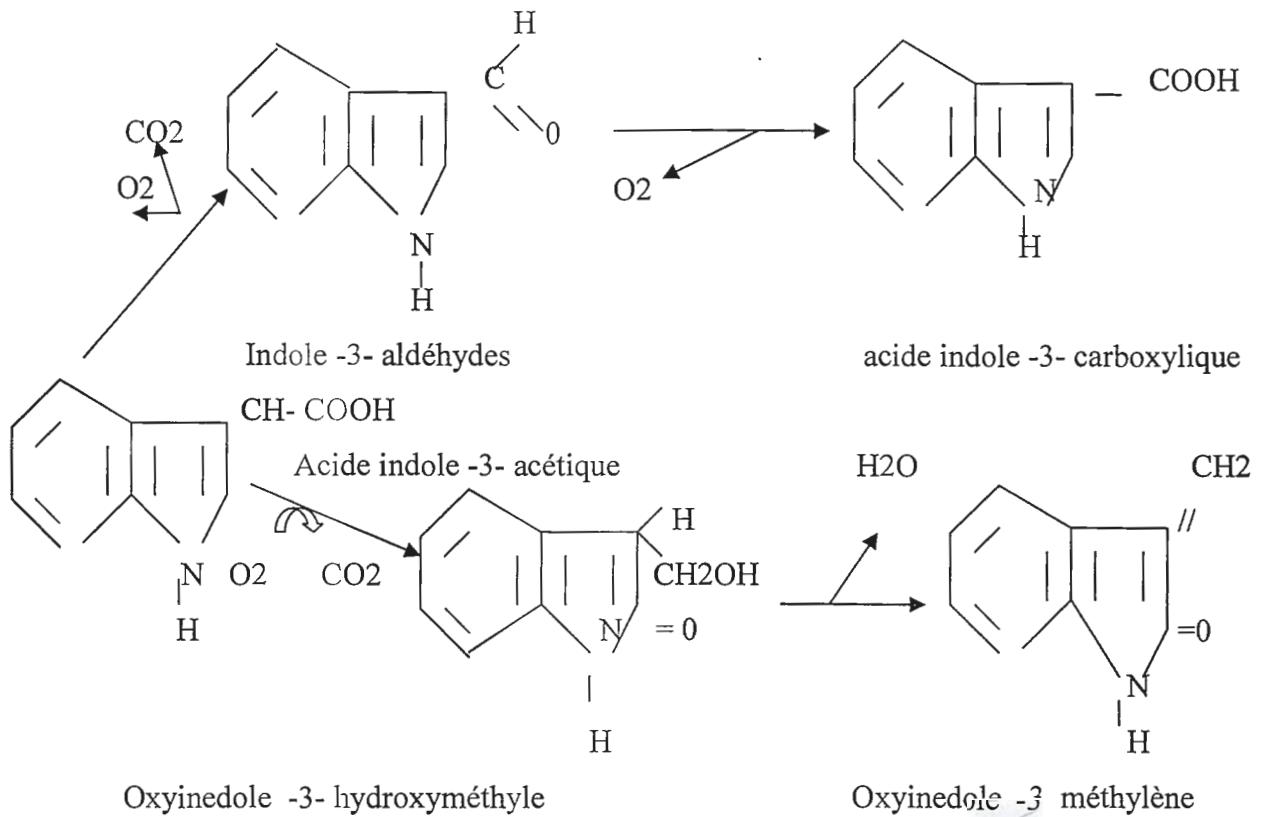


Fig.10 : voies de décarboxylation oxydative de l'acide indole acétique

III-2-4-Diversité des effets biologiques.

Les rôles de l'auxine sont nombreux. Son action dépend très fortement à la fois de sa concentration et du tissu sur lequel elle agit par exemple, une même concentration peut inhiber le développement d'un bourgeon alors qu'elle favorisera l'élongation d'une tige.

Selon les plantes, une même concentration sur un même organe peut entraîner des conséquences différentes par exemple, l'auxine stimule la croissance du limbe de **monocotylédones** alors qu'elle inhibe celle des **dicotylédones**.

L'auxine a aussi une action **cambio-stimulante** et est responsables du phototropisme [1]

III-2-4-1-Phototropisme.

L'auxine joue également un rôle dans le **phototropisme** positif des tiges. Un éclairage dissymétrique de la tige entraîne une migration latérale de l'auxine du côté sombre celle-ci favorisant la croissance, le côté sombre grandit plus vite et la tige se tourne alors vers la lumière, d'où le qualificatif de phototropisme positif.

III-2-4-2-Formation des racines latérales.

L'auxine a aussi des rôles dans l'organogenèse. Elle agit aussi à forte concentration (de l'ordre de 10,5 g/l) sur la **rhizogenèse** favorisant l'apparition de racines sur les boutures [6]. Une forte concentration en auxine permet la mise en route des gènes impliqués dans l'initiation des méristèmes racinaires latéraux. Toutefois, si la teneur en auxine reste forte, la croissance racinaire sera ralentie.

Ainsi, une faible concentration en auxines favorise l'élongation d'une racine alors qu'une plus forte concentration inhibe cette croissance et favorise cette fois la rhizogenèse.

III-2-4-3- Contrôle de la dominance apicale :

En synergie avec les cytokinines, elle participe à la néoformation des bourgeons. En revanche elle s'oppose à leur débourrement, c'est le principe de la croissance apicale.

Le bourgeon apical profite de sa position haute pour **dominer** les bourgeons latéraux. Il synthétise de l'auxine qu'il évacue via le phloème. Les bourgeons sous jacents subissent alors des concentrations en auxine trop faibles qui sont inhibitrices. [4].

III-2-4-4-Développement des fruits.

Si on retire une ^{des} partie akènes en développement, alors le fruit se développe mal. L'ajout d'auxine rétablit un développement normal du fruit.

L'action de l'auxine est très importante dans l'induction florale est de cette hormone issue des **apex** (bourgeons Terminaux) est contrecarrée par les gibbérellines issues des racines. Un rameau fructifère est un végétal ou l'action de l'auxine est suffisamment forte pour produire l'induction florale ou pour l'avoir produite. Le cas du greffon de pêches qui fleurit l'année de la greffe s'explique ainsi. Les plantes de semis vigoureux, tout en bois et racines, ont une physiologie où dominent les gibbérellines et les cytokinines [6].

III-2-5-Mécanisme d'action dans le phénomène de grandissement cellulaire.

Avant d'aborder l'étude d'un mécanisme d'action de l'auxine dans le grandissement cellulaire, rappelons les conditions du grandissement cellulaire. Ce grandissement est conditionné par une entrée d'eau dans la cellule.

Ainsi quatre types d'événements se produisent chronologiquement au niveau de la paroi lors de la croissance de la cellule, il s'agit :

- Accroissement des propriétés d'extensibilité de la paroi,
- Entrée d'eau résultant de la diminution de la pression turgescence
- Extension des parois et grandissement de la cellule,
- Synthèse de nouveaux éléments des parois.

Les mouvements de rentrée d'eau dans la cellule qui se font par osmose sont conditionnés par la concentration saline du contenu cellulaire (pression osmotique). Mais la cellule est entourée par une paroi rigide qui lors de l'entrée d'eau va donc opposer une résistance (pression de turgescence).

L'attraction réelle que subissent les molécules d'eau va donc être égale à la différence entre la pression osmotique et la pression de turgescence. On écrit donc,

$$\text{Pression de succion} = \text{Pression osmotique} - \text{Pression de turgescence.}$$

Il apparaît donc qu'un élément déterminant dans l'entrée d'eau peut être la diminution de la pression de turgescence, résultat de l'accroissement des propriétés d'extensibilité des parois.

De nombreux arguments sont en faveur d'un rôle de l'auxine sur le grandissement cellulaire via une action sur l'extensibilité de la paroi [1].

III-3- Les Gibbérellines :

Ce sont des substances synthétisées par les plantes possédants le squelette gibbane et actives vis-à-vis des testes biologiques spécifiques tels que la croissance de mutants nains chez le maïs ou la production d' α -amylase par des albumens d'orge [1].

III-3-1- Nature chimique et diversité des Gibbérellines naturelles.

Les différents Gibbérellines se différencient par :

- Le nombre total d'atomes de carbone (les gibbérellines en C₁₉ et en C₂₀ dénommées respectivement GA₃ et GA₁₈)
- La présence et la position des substituants (OH ou CH₂ en particulier)
- Le nombre de carboxyles [1].

Parmi les gibbérellines isolées à partir des sources naturelles, trois molécules ont été représentées (Fig. 11) l'acide gibbérellique GA₃ est le plus abondant chez les champignons et est biologiquement actif dans de nombreux testes. Des modifications de structure mineures distinguent les deux autres gibbérellines GA₄ et GA₁₃ (Raven et al, 2000).

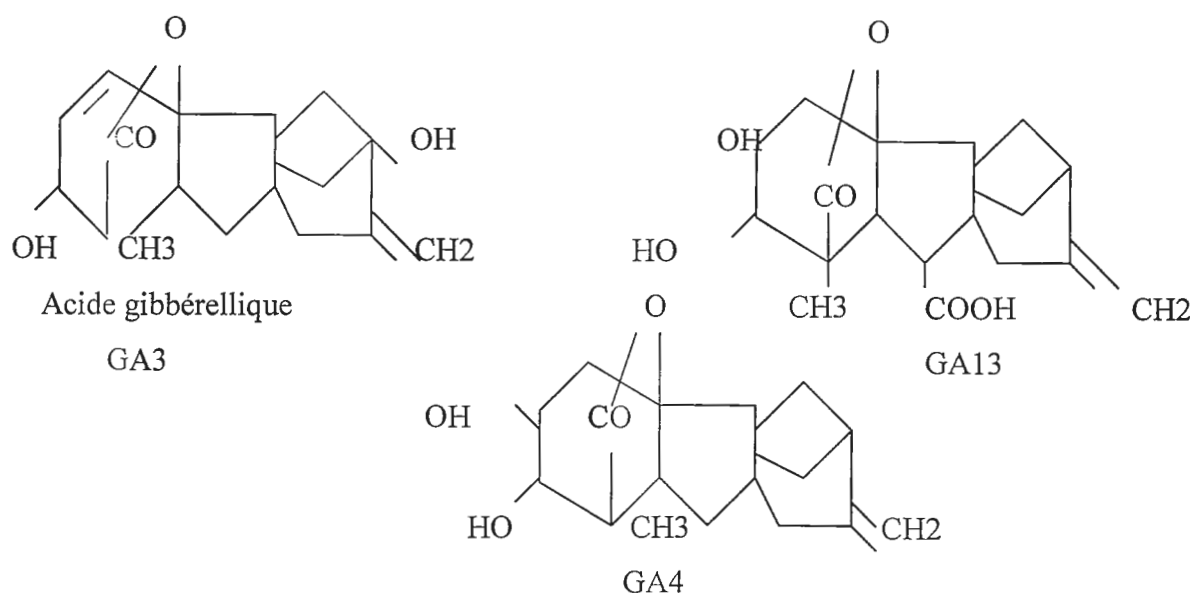


Fig.11 : Les gibbérellines naturelles.

III-3-1-1- Différentes remarques à proposer de cette multiplicité de gibbérellines naturelles.

-La progression dans le nombre des gibbérellines connues est liée à l'utilisation des techniques très efficaces de chromatographie en phase gazeuse associée à la spectrométrie de masse, ce qui permet à la fois la séparation et l'analyse de la structure des molécules.

-Les gibbérellines sont affectées d'un nombre qui correspond à la chronologie de leur découverte.

-Un même végétal ne contient au maximum que 8 à 10 formes différentes. Or différentes formes ont des activités différentes vis-à-vis des tests biologiques où même peuvent être inactives.

Les gibbérellines GA₃, GA₄, GA₇, GA₁₄ ont le plus grand spectre d'activité.

- Cette diversité de structures actives pose un problème au niveau de la finalité. S'agit-il de substances hormonales mais plus particulièrement affectées à une fonction particulière ? Ou d'intermédiaires dans la synthèse d'une seule forme active. L'exemple du maïs permet de conclure en prenant en considération la deuxième hypothèse. Chez le maïs (08) gibbérellines ont été identifiées à savoir GA₅₃, GA₄₄, GA₂₀, GA₂₉, GA₁₉, GA₁₇, GA₁, GA₈. Chez cette espèce ou de très nombreux mutants sont disponibles différents mutants ~~mutants~~ ont été étudiés en particulier.

III-3-2- Biosynthèse et métabolisme des gibbérellines.

Les travaux de West (1965-1970) expliquent bien la voie de synthèse des gibbérellines caractérisées par une structure assez complexe.

Les gibbérellines appartiennent au groupe des Terpénoïdes composés résultant de la condensation d'unités isoprène, elle mêmes provenant d'unité acétate.

Acétate → Isoprène → Terpènes (mono-sesqui-diterpènes) appartient à ce groupe une autre hormone végétale l'acide abscissique et des constituants végétaux importants comme les stérols végétaux, les caroténoïdes, le caoutchouc polymère de milliers d'unités isoprènes [1].

La synthèse a lieu en trois étapes dans trois compartiments cellulaires :

-La formation de précurseurs isoprénoïdes et d'ent-Kaurène dans les plastes. L'unité d'isoprène basique est l'IPP (Isopenténil diphosphate) qui se forme dans des tissus photosynthétiques à partir de glycéraldéhyde-3-phosphate, ou bien dans le cytosol des cellules des graines à partir d'acide mévalonique. Deux molécules d'IPP se condensent en une molécule de GPP (Géranyl di Phosphate), s'ajoute encore une molécule d'IPP pour former le FPP (Famésyl Diphosphate) et en fin une quatrième molécule donnera le GGPP (Géranyl-Géranyl-diphosphate). Le GGPP subit alors des processus de cyclisation conduisant à la formation de l'**ent-kaurene** qui sort de cytosol.

- La réaction d'oxydation dans le réticulum endoplasmique mené par des enzymes monooxygénases dépendantes du cytochrome P450 associé à la membrane du réticulum. Le Kaurène forme la Ga12, première gibbérelline de la voie et précurseur de toutes les autres gibbérellines.

La synthèse de toutes les autres gibbérellines dans le cytosol, grâce à des dioxygénases solubles s'opèrent des changements chimiques d'hydroxylation et d'oxydation. La Galle est la première gibbérelline active [6].

III- 3-3- Les gibbérellines dans la plante, répartition et transport.

Les gibbérellines sont présentes chez toutes les plantes supérieures elles sont synthétisées également par certains champignons comme nous l'avons dit, on ne retrouve que quelques gibbérellines chez une espèce donnée et les gibbérellines détectées varient selon le stade de développement [1].

On pense que les sites de synthèse sont les organes contenant les concentrations les plus élevées en gibbérellines, apex des tiges et réserve des graines en développement, fruits ...

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

Les gibbérellines ne présentent pas de transport polarisé à la différence de l'auxine. Appliquées à un niveau quelconque de la plante, elles peuvent avoir des effets régulateurs sur toutes les autres parties. Elles ont été retrouvées dans la sève brute et la sève élaborée et leur vitesse de transport de l'ordre de 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 [1].

III-3-4- Effets physiologiques et utilisation.

Expérimentalement, son inoculation dans le riz, ainsi que dans divers autres végétaux provoque une exaltation de la croissance, les gibbérellines agissent essentiellement sur les cellules des entre-nœuds qu'elles allongent. Elles contribuent également à la levée de la dormance des graines et au débourrement des bourgeons (vernalisation).

Ce faisant, elles s'opposent donc aux effets de l'acide abscissique elles peuvent décaler la mesure du temps chez les végétaux [4].

Les traitements aux gibbérellines se substituent aux jours longs et provoquent la floraison de plant durant les jours courts de l'hiver. Elles induisent une masculinisation des fleurs et stimulent la croissance des racines.

Commercialement, les gibbérellines sont employées pour faire grossir les graines de raisin sans pépin, ou pour retarder la maturité des agrumes. Elles permettent aussi d'obtenir des fruits parthenocarpiques [6].

II-3-5- Mécanismes moléculaire d'action des gibbérellines.

Les gibbérellines déterminent un nombre important de réponses mais leurs mode d'action aux niveaux moléculaire a été, comme dans le cas de l'auxine, essentiellement étudié vis-à-vis d'un seul phénomène : l'induction des enzymes d'hydrolyse de l'amidon dans les graines de céréales.

L'embryon des graines des céréales est entouré d'un tissu de réserves, l'albumen qui est lui même entouré d'une fine couche de cellules riches en protéines (graines d'aleurone) appelée couche d'aleurone.

Quand la germination débute sous l'influence de l'humidité par exemple, les cellules de la couche d'aleurone libèrent des enzymes qui hydrolysent l'amidon, les protéines et l'ARN de l'albumen. Les produits solubles formés étant ensuite utilisés pour le développement de l'embryon [1].

II-4- Les cytokinines.

Les cytokinines comme leur nom l'indique (kutos = cellule ; kinein = mouvoir, ou sens de séparer) sont nécessaires à la division des cellules. Leur découverte fait suite à celle d'une substance particulièrement active sur la division cellulaire, la kinétine (Heller et al., 2000).

III-4-1-Nature chimique.

Les cytokinines sont des dérivés substitués en N6 d'une base purique, l'adénine. Elles sont caractérisées par leur capacité à stimuler les divisions cellulaires, dans des tissus cultivés in vitro. La **kinétine** (N6 - Fufurylaminoadénine) est la première cytokinine découverte (Fig. 12). La kinétine n'est pas une substance naturelle, mais elle a d'abord été synthétisée à partir d'ADN de sperme (Hopkins, 2003).

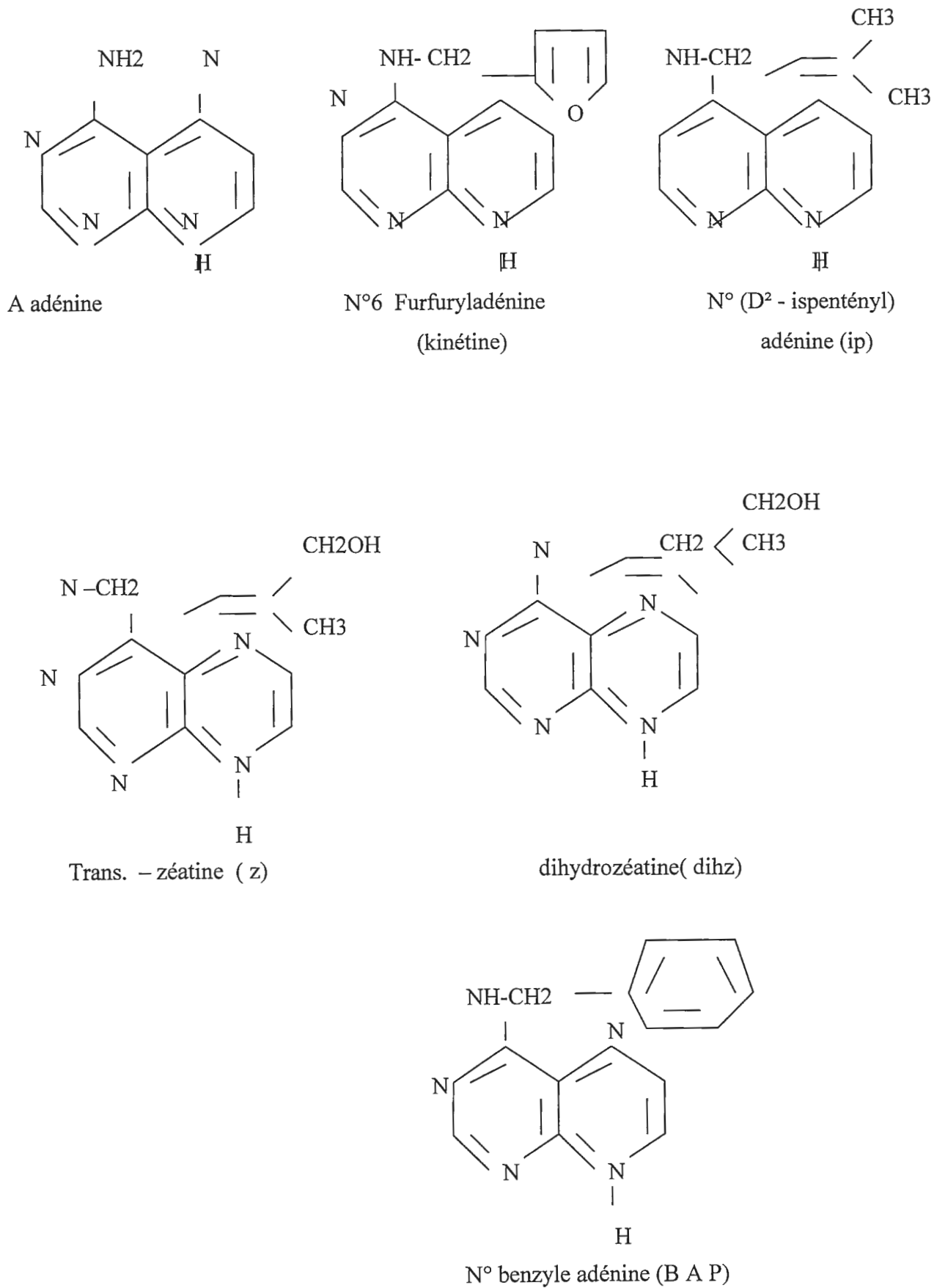


Fig. 12 : Structure chimique de l'adénine et de cinq de ses dérivés (Hopkins, 2003).

III-4-2-Biosynthèse et métabolisme.

La voie de biosynthèse est très simple. Les cytokines sont des adénines substituées, l'adénine est une base purique, constituant naturel des végétaux qui intervient dans la synthèse des acides nucléiques. Les cytokinines naturelles connues résultent de la substitution d'un hydrogène du NH₂ par une chaîne, à 5 atomes de carbones correspondant à une unité isoprène de type pyrophosphate d'isopentényl [1].

Le fait aujourd'hui prouvé que ces adénines substituées de type cytokinine sont présentes dans de nombreux ARN de transfert notamment chez les plantes, d'où l'hypothèse que les l'ARNt pourraient être la source de ces phytohormones, qui seraient libérées lors du catabolisme de ARNt. Dans le cytosol, la biosynthèse part de la combinaison de l'adénosine mono phosphate (AMP) et du D2-isopentényldiphosphate (IPP), qui donne de l'isopentényl adénosine -5'-phosphate.

La réaction est caractérisée par une isopentényl transférase (Fig.13) (Heller et al., 2000).

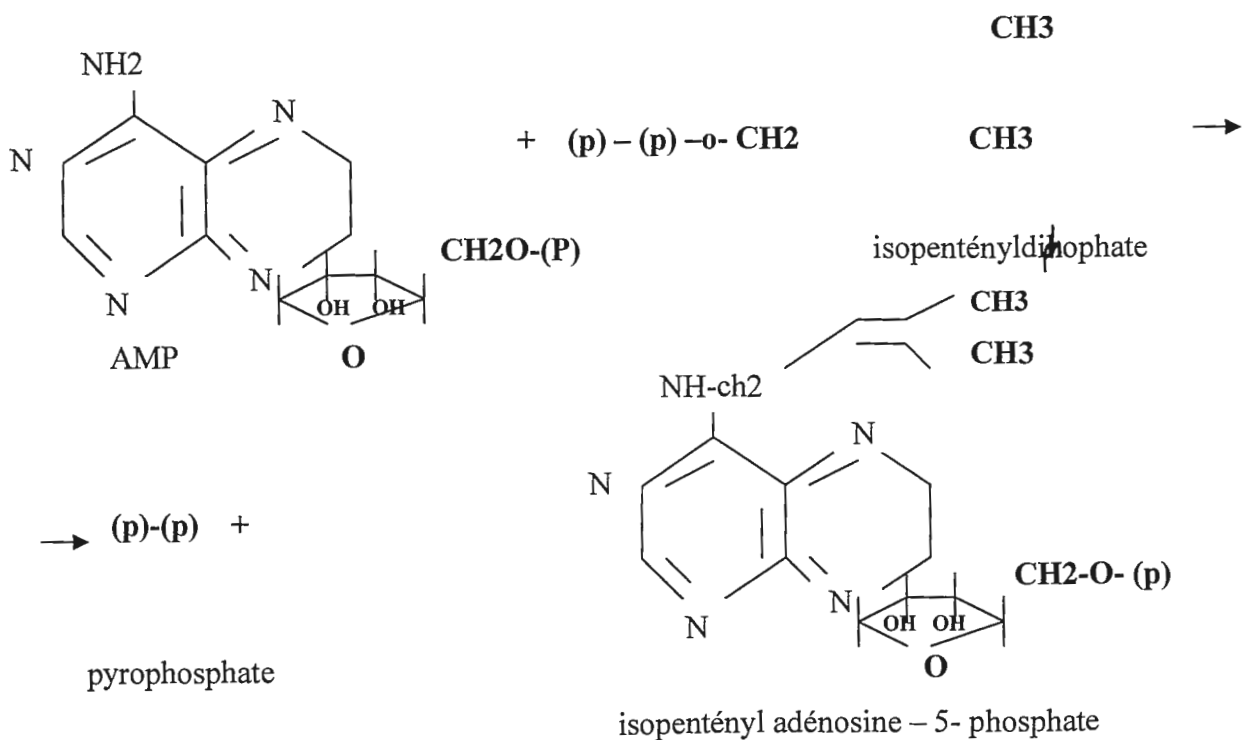


Fig. 13 : Biosynthèse de l'Isopentényl adénosine (Heller et al., 2000).

Il existe deux voies principales de métabolisme, qui en éliminent des cytokinines du pool des molécules actives, régulent leur activité, soit leur conjugaison avec du glucose ou des acides aminés soit leur oxydation.

La conjugaison avec le glucose s'effectue surtout soit en N⁷ ou en N⁹ (à la place du ribose) sur le noyau purine. Les cytokinines forment aussi des conjuguées avec un acide aminé, avec l'alanine. Des conjuguées en N⁹ avec l'alanine, de la zéatine ou de la dihydrozéatine ont été détectés dans des tissus de lupin (*Lupinus*), dans des fruits et des nodules racinaires, mais aussi dans des pépins immatures de pomme et dans des plantules de l'haricot (*Phaseolus*). Ces conjugués sont également très stables et comme les N-glucosides servent sans doute à inactiver des cytokinines (Hopkins, 2003)

III-4-3-Cytokinines dans la plante.

Il est classiquement admis que les cytokinines sont produites de façon préférentielle dans les racines, bien que les embryons, les jeunes fruits aient aussi autonomie de production [1]. On en a trouvé aussi dans le liquide qui s'écoule des blessures, lors de la taille, de crevasses ou d'autres lésions chez de nombreux types de plantes. Les cytokinines sont identifiées aussi chez deux cryptogames vasculaires, une prêlle et une fougère (Raven et al., 2000).

Ces cytokinines migrent et circulent dans les vaisseaux, entraînées par la sève brute (Heller et al., 2000).

Les cytokinines ont des propriétés activatrices de la division cellulaire, mais elles sont également impliquées dans la croissance et la division cellulaire, entre d'autres fonctions de ces hormones dans la plante est à prendre en considération à savoir ;

- Activation de la production de chlorophylle.
- Activation de l'ouverture des feuilles.
- Favorisent la croissance cellulaire.
- favorisent la formation de jeunes pousses.
- favorisent le déchargement de composés sucrés par le phloème.
- retardent la sénescence foliaire.
- conjuguées à l'auxine, activent la division cellulaire.
- impliquées dans les morphogénèses
- inhibent la photosynthèse des plantes en C₄
- stimulent le métabolisme des cellules de jeune pousse en réponse à une augmentation de l'eau et des substances minérales disponibles [6].

III-4-4-La perception et la traduction du signal cytokinique.

Un des systèmes les plus conservés pour la transduction des signaux extracellulaires est la voie des protéines G liant le GTP. Ce sont les protéines G qui, en changeant de conformation lors de l'échange GDP-GTP se lient à des protéines effecteurs et les activent (enzymes, canaux ioniques) [1].

L'approche expérimentale fut différente et fit appel à la technique de l'étiquetage par l'ADN qui a permis d'isoler un mutant, dénommé et caractérisé, à l'inverse du sauvage, par son indépendance vis-à-vis de la cytokinine pour assurer la prolifération cellulaire, le verdissement et la formation des tiges. L'étude de l'ADN flaquant la bordure droite de l'ARNt a conduit à la séquence codant pour une protéine de 125k Da, dont les caractéristiques indiquent qu'elle pourrait correspondre au récepteur (Fig. 14) (Heller et al., 2000).

III-4-4-1- Arguments en faveur d'un système à double composante dans la perception et la transduction du signal cytokinique.

Ces systèmes comprennent comme cela a été mentionné précédemment une partie réceptrice, une partie transducteur (histidine kinase) et une partie régulatrice de réponse [1].

Récepteur cytokinines : sont indiquées la région transmembranaire, le domaine histidine kinase et les régions récepteur /régulateur, ainsi que dans les processus de phosphorylation.

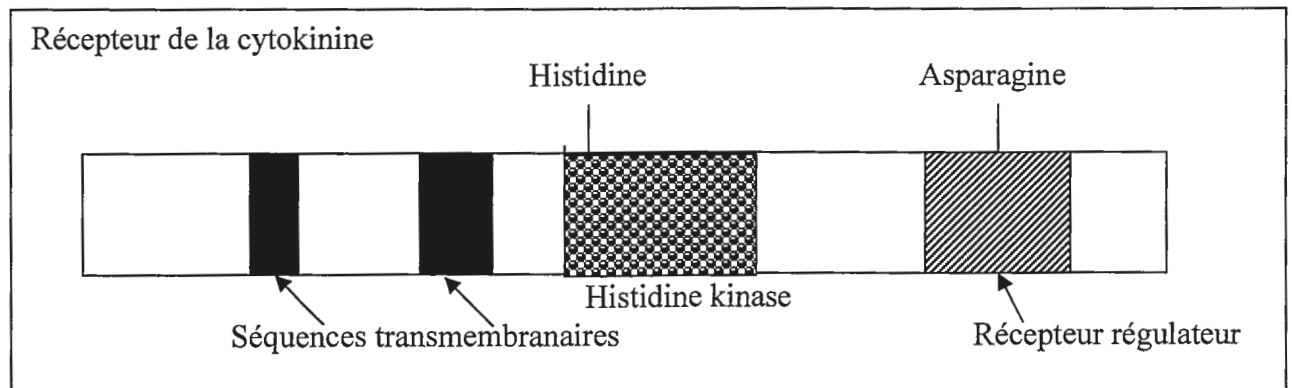


Fig. 14 : Récepteur de la cytokinine

La figure 14 : sont indiqués la région transmembranaire, le domaine histidine kinase et les régions récepteur /régulateur ainsi que les résidus d'acides aminés (histidine, aspartate) susceptibles d'intervenir dans les processus de phosphorylation.

III-5- L'éthylène.

III-5-1-Production par la plante.

La production d'éthylène est facile à déceler puisque ce gaz est émis dans les tissus. Elle peut être évaluée par des testes biologiques (épinastie des pétioles de tomate), des dosages chimiques (fixation par le brome), mais surtout par la chromatographie en phase gazeuse (Heller et al., 2000).

Aux USA on a estimé que la production d'éthylène par les plantes était de 2.10^4 tonnes par an. Cette production peut être comparée à celle provenant des véhicules et des industries de l'ordre de 15×10^6 tonnes par an. Ces concentrations pourraient être toxiques pour les plantes mais l'éthylène est soit transformé par oxydation par l'ozone, par réaction avec les oxydes d'azote à la lumière ou utilisé par les microorganismes du sol. Il est donc à noter que, la production d'éthylène est très sensible, aux facteurs de l'environnement, à savoir la lumière, la température, les différents types de stress (blessures, radiations, sécheresse, attaques par les microorganismes...). La production d'éthylène est stimulée par les auxines (naturelles ou synthétiques) [1].

III-5-2- Voies de biosynthèse et régulation de la synthèse.

La biosynthèse de l'éthylène débute par un acide aminé, la méthionine, qui réagit avec l'ATP pour produire un composé dénommé S- adénosine- méthionine, ou SAM (Fig.15).

La SAM est ensuite scindé en deux molécules différentes dont l'une est l'ACC (1-aminocyclopropane -1- acide carboxylique).

Les enzymes du tonoplaste transforment ensuite l'ACC en éthylène, en CO_2 et en ammonium la production d'ACC semble être l'étape affectée par les traitements (Raven et al., 2000).

Les voies de biosynthèse naturelle ont un certain nombre de composés chimiques exogènes utilisés comme précurseur d'éthylène. Il s'agit de l'ethephon et l'ethrel.

La dégradation de l'éthylène essentiellement à l'extérieur de la plante implique une conversion en oxyde d'éthylène ou en éthylène glycol [1].

III-5-3- Les effets physiologiques.

L'éthylène module de nombreux métabolismes (réponses des plantes aux stress biotiques). Il est impliqué dans les étapes de floraison et stimule la multiplication de nombreux fruits. Cette molécule présente des effets si variés parce qu'elle est très simple et peu spécifique.

III-5-3-1- Maturation des fruits.

L'éthylène est un catalyseur essentiel de la maturation 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 est dépendante de l'éthylène est classé comme « fruit climactérique ».

La banane produit de l'éthylène pour mûrir, pour empêcher le mûrissement donc le froid ne suffit pas, il faut aussi ventiler pour éviter l'accumulation d'éthylène. Quand on veut redémarrer le mûrissement il suffit de diffuser de l'éthylène.

III-5-3-2- 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 ce processus [1]. Une augmentation de la production d'éthylène est associée à une perte de chlorophylle des feuilles, une dégradation des fleurs et autres symptômes de vieillissement [1].

III-5-3-3- Abscission des feuilles.

Ce phénomène présente une chute des feuilles ou d'autres parties de la plante. Les cellules des zones nécessitant une abscission répondent spécifiquement à l'éthylène. Une multitude d'enzymes hydrolytiques telles que des pectinases ou des polygalacturonases (qui dégradent l'acide galacturonique) sont alors stimulées, lèsent les parois cellulaires et fragilisent la structure du végétal. Le plus souvent un agent extérieur tel que le vent donne le coup de grâce et fait tomber l'organe.

Les jeunes feuilles produisent de l'auxine qui les insensibilise à l'éthylène. Après le développement de la feuille, la production d'auxine diminue puis s'arrête et les cellules du pétiole sont alors exposées d'un certain temps, les zones d'abscission répondent par la synthèse d'enzymes hydrolytiques.

De très fortes concentrations d'auxine stimulent la production d'éthylène et donc chute des feuilles.

III-5-3-4- Mouvement d'épinastie.

Les racines perçoivent l'inondation par une forte diminution de la concentration en dioxygène dans le milieu. L'anoxie stimule la production des SAM (SAM synthétase) et entraîne une augmentation de la teneur en ACC car l'ACC oxydase ne fonctionne pas : elle ne peut pas oxyder sans oxygène ! L'ACC excédentaire des racines, finit par se retourner dans les feuilles pour être transformé en éthylène. C'est cet éthylène qui est responsable des mouvements d'épi nastie.

III-5-3-4-1- La floraison.

L'éthylène inhibe la floraison sauf chez certaines espèces comme la Mangue ou l'Ananas, où on synchronise la floraison des fruits en apportant de l'éthylène sur l'arbre.

L'éthylène peut changer la nature des organes floraux. Chez les espèces monoïques, c'est une hormone féminisante [6].

III-5-4- Mécanisme d'action de l'éthylène.

L'éthylène est sans doute l'hormone végétale dont les mécanismes moléculaires d'action (perception, transduction du signal,...) sont les mieux connus.

Ces résultats sont liés à une exploitation extensive de mutants *d'Arabidopsis thaliana* insensibles à l'éthylène au niveau de la réponse physiologique classique de la triple réponse.

Le mutant ETR1 (éthylène résistant) a permis l'isolement du récepteur d'éthylène. Ce gène isolé par clonage positionnel code pour une protéine qui comporte des homologies avec les systèmes régulateurs bactériens à deux composantes.

La protéine réceptrice existe sous forme de dimères, les 2 sous unités étant liées par un pont dissulfure.

La protéine recombinante est capable de fixer l'éthylène au niveau de sa région N- Terminale hydrophobe. La cystéine 65 est impliquée dans cette fixation.

D'autres mutants de sensibilité ont été caractérisés tels que CTR1, EIN2, EIN3, ETR2, EIN4 et ERS.

Certains gènes correspondants (ETR2, EIN4) correspondent peut être à une redondance des récepteurs. D'autres codent pour des intermédiaires de la chaîne de transduction.

CTR1 code pour une protéine répresseur, car la mutation entraîne une triple réponse constitutive.

La liaison du récepteur ayant fixé l'éthylène avec CTR1 désactive ce dernier [1].

ETR → CTR1 → EIN2 → EIN3 → ERF1 → Réponse

Le domaine cytoplasmique d'ETR1 interagit avec le domaine régulateur de CTR1 (protéine kinase de type RAF).

EIN2 protéine membranaire, EIN3 et ERF1 (éthylène réponse factor) qui sont pour les deux derniers des protéines nucléaires à rôle de facteur de transcription se situent en aval.

ERF1 est rapidement induit en réponse à l'éthylène et déclenche un ensemble de réponses physiologiques quand il est exprimé ectopiquement.

L'intervention de ces gènes sur une même voie de transduction a été ordonnée par des testes génétiques d'épistasie qui permettent par croisement de deux mutants suivie d'une autofécondation de déterminer par analyse du phénotype, le gène qui agit avant l'autre sur la chaîne (le gène qui agit en premier donne le phénotype) [1].

III-6- L'acide Abscissique (ABA).

L'acide abscissique est un sesquiterpène qui doit son nom à ce qu'il fut découvert au cours des recherches sur l'abscission des fruits du cotonnier (Addicott et coll., 1963) qu'il stimule bien ce ne soit pas sa fonction principale (Addicott et coll., 1963 in Heller et al., 2000).

III-6-1- Nature chimique.

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

L'ABA présente deux types d'isoméris liés d'une part à la présence d'un carbone asymétrique et d'autre part à l'existence d'une double liaison sur la chaîne latérale (isoméris cis- trans.) [1].

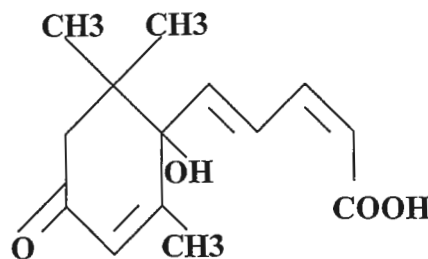


Fig. 16 : Acide abscissique (Raven et al., 2000)

III-6-2- Biosynthèse de l'acide abscissique.

La biosynthèse de l'acide abscissique (ABA) confirme, comme pour les gibbérellines, qu'il s'agit d'un composé terpénique, c'est donc à partir d'un triterpène, le farnésyl diphosphate (FPP), qui se forme l'acide abscissique. La synthèse du FPP s'effectue, tout comme pour les gibbérellines, à partir de mévalonate par les voies habituelles, rappelée sur la figure suivante (Heller et al., 2000)

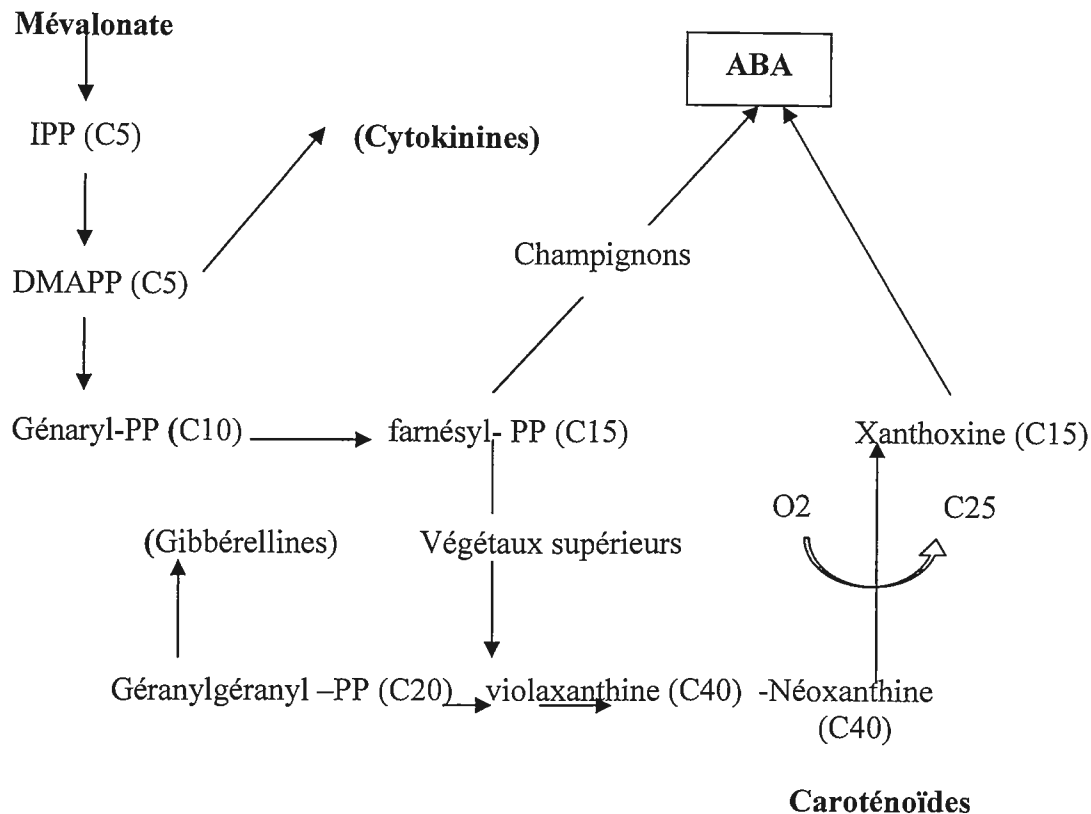


Fig.17 : Voie de biosynthèse de l'acide abscissique

Légendes

IPP : isopentényldiphosphate

DMAPP : diméthylallyldiphosphate

III-6-2- Les effets physiologique

Les teneurs en acide abscissique augmentent au cours du développement des graines chez de nombreuses espèces végétales. Cette augmentation stimule la production des protéines de réserve de la graine ; elle est également responsable d'un blocage de la germination prématurée. La levée dormance de nombreuses graines est liée à une diminution des teneurs en ABA (Raven et al., 2000).

L'acide abscissique a une action négative sur l'élongation des entre nœuds

Les plantes sont souvent soumises à des conditions abiotiques tels que la sécheresse, la salinité, gel... qui induisent un stress hydrique ou une déficience en eau. Dans ces conditions, les racines réagissent par une augmentation de la biosynthèse de l'ABA et sa libération dans le xylème, par ou

il passe rapidement aux feuilles. Dans les feuilles, les stomates réagissent à la concentration accrue d'ABA en se fermant, réduisant ainsi la perte d'eau par transpiration.

III-7- Les brassinostéroïdes

Comme leur nom l'indique, ce sont des stéroïles, composés polyisopréniques voisins des terpènes, familles à laquelle appartiennent les gibbérellines et l'acide abscissique (Heller et al., 2000)

III-7-1- Structure et biosynthèse des Brassinostéroïdes

Le brassinolide (Br. type) est un stéroïde présentant un squelette cholestane qui possède un cycle β -7 oxalolactonique et 2- hydroxyls adjacents sur le cycle A ($C2\alpha$ et $C3\alpha$) et sur la chaîne latérale $C22$ et $C2$

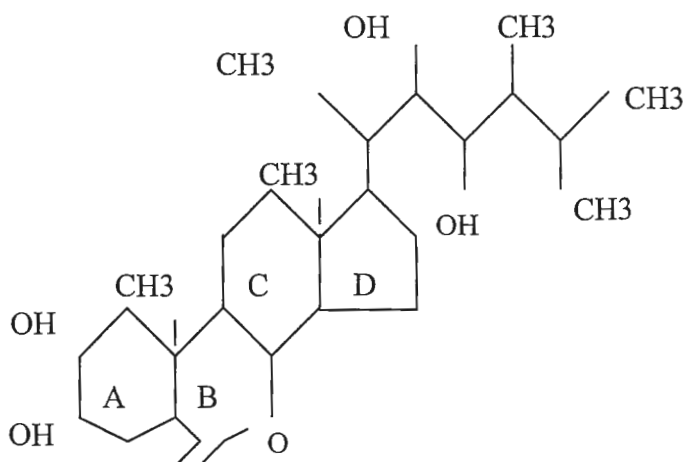


Fig.18 : le Brassinolide

Ce composé possède une fonction lactone (ester interne) qui n'est pas présente chez tous les brassinostéroïdes. Le cycle β est alors hexagonal (Heller et al., 2003). Les différents Brs. se distinguent par le nombre et la nature des substituants sur les cycles A et B et sur la chaîne latérale. Les différents mutants ont été caractérisés sur les nombreuses étapes de la chaîne des synthèses. Le mutant nain de T2 est un mutant déficient en Br. exogène. La mutation concerne un stéroïde réductase assurant la conversion du campestanol. L'auxine et gibbérellines ne complètent pas la mutation au plan fonctionnel [1].

Le fait que le gène de T2 est nécessaire à la biosynthèse des Brs. et la perte de fonction entraîne des modifications sur la dominance apicale, la sénescence démontre sans ambiguïté le rôle hormonal des Brs.

Un autre mutant nain appelé CPD a été étudié et le gène cloné et séquencé. Les analogies des séquences observées montrent que ce gène code pour une étape d'hydroxylation dans la chaîne de synthèse des Brs. Les apports de Testosterone, de thyphastérol et de castastérone, complètent, la mutation. L'apport de castastérone est sans effet [1].

Mutants insensibles aux Brs :

Des mutants de sensibilité au Br. ont été caractérisés par un cible de sélection simple : une absence d'inhibition de la croissance racinaires par des élevées de Br. et un excès de Br. connue dans le cas de l'AIA, qui entraîne en effet, une inhibition de la croissance.

Un de ces mutants BRI1 (Brassinostéroïdes insensitive) correspond à ces critères. A maturité, il est nain et présente d'autres altérations phénotypiques. Il demeure sensible aux autres hormones : auxine, cytokinines et l'éthylène. La caractéristique du gène a permis l'identification du récepteur aux Brs [1].

III-7-2- Effets physiologiques des brassinostéroïdes.

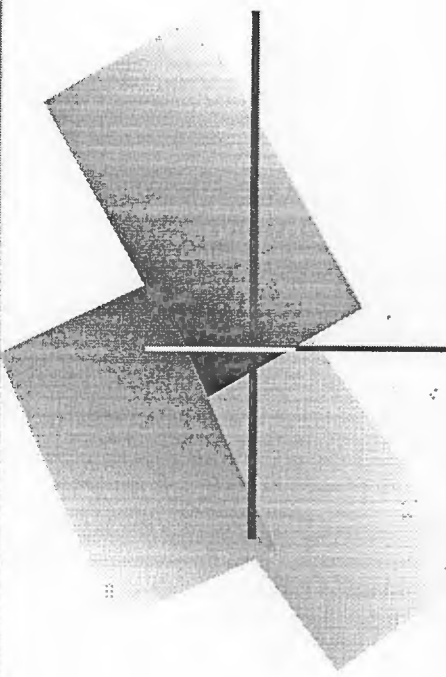
La structure d'un brassinostéroïde, le brassinolide est présent en quantités extrêmement faibles : la première fois qu'il a été isolé il a fallu 500 livres de pollen de colza pour ne récolter que 100mg de brassinolide cristallé ! Depuis, des brassinostéroïdes ont été isolés de pollen, de tiges, de feuilles et de fleurs de diverses espèces (Mandava, 1988) in Hopkins, 1995.

Les brassinostéroïdes inhibent la croissance racinaire, l'élongation hypocotyles, coléoptyle (graine de la feuille (cotylédons et monocotylédones) (Hopkins, 1995).

Les Brs jouent un rôle dans la différenciation vasculaire caractérisés par un effet activateur comme la fertilisation des plantes : un pollen déficient en Brs est viable mais incapable de former le tube pollinique et donc de féconder l'ovule [7].

Conclusion.

Les hormones végétales sont des régulateurs chimiques qui induisent des réactions physiologiques et se montrent actives à des concentrations extrêmement faibles. Une même hormone peut induire des réactions différentes, dans des tissus différents ou à des stades différents du développement d'un même tissu (Raven et al., 2000).



Conclusion

générale

Conclusion générale

La période de développement est la séquence d'ontogenèse qui va du zygote à la plante prête à se reproduire. Elle est caractérisée par une croissance qui fait appel à la division (mérèse) puis à l'élongation (auxèse) et, enfin, à la différenciation cellulaire pour mettre en place les organes indispensables à la plante adulte. On considère successivement l'embryon puis la plantule.

L'embryon se développe aux dépens de la graine, d'abord parasite de la plante mère puis tributaire du milieu extérieur et du sol. Les deux phases sont généralement séparées par une période de dormance qui peut être exigeante en froid (vernalisation). L'embryon devient plantule lorsque celle-ci devient totalement autonome.

Le développement est placé sous le contrôle de nombreux gènes spécifiques qui fonctionnent dans un ordre précis et pour la mise en place d'un tissu ou d'un organe particulier. Ces gènes sont souvent des gènes homéotiques, capable de répondre de façon coordonnée, à des messages de même nature. Ils ont été identifiés grâce à l'étude de nombreux mutants du développement chez lesquels certaines étapes sont altérées ou inexistantes (mutants Arab -dopsis en particulier). Les produits de transcription de ces gènes du développement ont généralement pour rôle d'activer d'autres gènes dont le fonctionnement se traduit par la synthèse d'hormones appartenant à diverses familles de molécules (protéique, isopréniques) qui interviennent seules ou, le plus souvent, de façon combinées dans l'entrée et la levée de dormance de la graine, la multiplication et la croissance cellulaire, la différenciation des tissus (histogenèse) et des organes (organogenèse), la ramification des axes, le développement des structures foliaires et le port général de la plante (dominance apicale).

Les hormones peuvent parfois agir directement sur les promoteurs des gènes de la plante en intervenant de façon spécifique sur les promoteurs de certains gènes du développement. Elles interviennent cependant le plus souvent par l'intermédiaire de cascades réactionnelles complexes impliquant des mouvements d'ions, des processus de phosphorylation de protéine ou le recours à des messagers secondaires (Tourte et al, 2005).



Références

bibliographiques



Références bibliographiques

Heller R, Esnault R. et Lance C., 2000 - Physiologie végétale . 2 . développement. Ed. Dunod, Paris, 336p.

Hopkins W.G., 2003- Physiologie végétale. Ed. De Boeck Lacier, Bruxelles, pp 325-340.

Mazliak P., 1998- Physiologie végétale .II. croissance et développement. Ed. Hermann, Paris, 475p.

Raven H. P., Evert R. F et Eichhorne. S.E., 2000- Biologie végétale. Ed. De Boeck, Paris, 944p.

Tourte Y., Bordonneau M., Henry M. et Tourte C., 2005 – Le monde des végétaux. Ed. Dunod, Paris, 384p.

Référence web:

- [1] <http://www.2ulg.ac.be/cedevit/fr/hormones.htm>
- [2] [http://www.unine.ch/botal/lpv/hormones végétales.pdf](http://www.unine.ch/botal/lpv/hormones_végétales.pdf).
- [3] <http://www.edition.educagri.fr/puplication/extrai>
- [4] <http://www.ressources.pedagogiques.ups.tlse.fr/physiologie>
- [5] <http://www.hormonesvégétal.fr/search>
- [6] <http://www.wikipedia.org/wiki/aux.gibb.ehy-physiologie.fr/>
- [7] <http://www.hormones/developpementdesplantes>

Nom et prénom :

- ROUIMEL Samiha
- REMITTA Medjda

Date de soutenance :

Dimanche 28 Septembre 2008
10h

Thème : Les facteurs hormonaux dans le développement des végétaux**Nature du diplôme : Diplôme d'Etude Supérieures en Biologie (D.E.S)****Option : Biologie et Physiologie Végétale****Résumé :**

Dans le cadre de notre étude concernant l'influence des hormones végétales sur le développement et la croissance des plantes, on a montré que les hormones végétales jouent un rôle essentiel dans la régulation de la croissance et du développement.

Une seule hormone à faible dose a plusieurs effets physiologiques sur un tissu ou un organe de la plante.

Les plantes passent pendant leur cycle vital par des phénomènes de croissance, de différenciation et de développement qui influent sur ces plantes.

Les phytohormones sont des régulateurs de croissance soit, elles augmentent le développement des plantes ou bien, inhibent leurs croissance.

Les mots clés : phytohormones, les phénomènes de croissances, régulateurs de croissance.

Summary :

As part of our study on the influence of hormones on the development and growth of plants, it was shown that hormones play a vital role in regulating the growth and development.

One low-dose hormone has several physiological effects on a tissue or an organ of the plant.

Plants spend during their life cycle by phenomena of growth, differentiation and development affecting these plants.

The phytohormones are growth regulators that increase ~~in~~ the development of plants or to inhibit their growth.

Keywords: phytohormones, the phenomena of growth, growth regulators.

ملخص:

في إطار دراستنا لتأثير الهرمونات النباتية على تطور ونمو النباتات، تبين لنا بأن هذه الأخيرة تلعب دورا مهما في تعديل النمو.

نفس الهرمون بتركيز ضعيف له عدة تأثيرات فيزيولوجية على نسيج أو عضو نباتي.

النباتات تمر خلال دورة حياتها بظواهر النمو، التمايز والتطور التي تؤثر على هذه النباتات.

الهرمونات النباتية هي معدلات نمو سواء تزيد من تطور النباتات أو تخفض منها.

الكلمات المفتاحية: الهرمونات النباتية ، ظواهر النمو، معدلات النمو.