##### La régulation hormonale du développement des végétaux supérieurs – LES AUXINES

# Découverte des auxines

*Voir poly page 1*

Darwin est à l’origine de la découverte de ces hormones. Il a travaillé sur le coléoptile d’avoine (organe qui n’existe que chez les Poacées, la plantule est protégée par un étui dont le coléoptile est la partie supérieure). Il s’est aperçu que quand on l’éclaire, l’étui se courbe dans le sens de la lumière puis si on décapite le coléoptile ou si on le cache avec un capuchon, il n’y a plus de courbure.

Dans les jeunes tiges, il y a une partie qui est sensible aux conditions extérieures et surtout à la lumière (coléoptile). Lorsque la lumière est répartie de manière non uniforme, cela modifie la croissance du coléoptile en provoquant une courbure de la tige = **croissance différentielle**.

Les expériences de Darwin ont été reprises par Boysen-Jensen. A cette époque, on connaissait déjà pas mal de choses sur la transmission de l’influx nerveux chez les animaux. Il a décapité le coléoptile mais il repose l’apex par-dessus le reste du coléoptile. Il observe que la jeune tige se courbe quand même. Il introduit un bloc de gélose entre le coléoptile et l’apex coupé, il y a courbure. Il insère une demi-lame de mica intercalée côté lumière, il y a courbure. Il insère une demi-lame de mica intercalée côté opposé, il n’y a pas courbure. Il a pensé que l’apex était sensible à la lumière, aux facteurs environnementaux, que cela créait un signal capable de se transmettre à travers des plaques métalliques.

Paal a continué ces recherches. Il a décapité le coléoptile et l’a replacé latéralement. On observe une courbure, même si la lumière est la même de tous les côtés. La jeune plantule est sensible à une dissymétrie des facteurs environnementaux et à une dissymétrie interne. L’apex d’une tige est capable de desceller quand il y a une variation des facteurs externes ou internes. Paal a conclu que le signal ne peut pas être électrique car il ne se transmet pas dans la plaque électrique mais il se transmet dans la gélose. Il a donc conclu que c’était un **signal chimique hydrosoluble**. On en a conclu qu’il existait des hormones végétales.

Les dernières expériences sont celles de Söding. Il a montré que tout ce qui avait été mis en évidence par ces prédécesseurs s’applique à la croissance linéaire sans courbure, dans les conditions normales. Pour que la croissance ait lieu il faut que l’apex soit présent. Un médiateur chimique est donc synthétisé dans l’apex.

# Structure chimique des auxines

## Forme libre

*Voir poly page 2*

L’auxine est un acide indole 3 acétique. Le noyau indole est constitué de deux cycles. Sur son carbone 3, on trouve une chaîne latérale qui est un acide acétique.

Cette molécule est synthétisée à partir d’un acide aminé qui est le tryptophane sur lequel on retrouve le noyau indole.

L’auxine sous forme libre est répandue et synthétisée par tous les végétaux mais ce n’est pas la forme la plus active. Une fois synthétisée, elle se trouve sous **forme liée**.

## Formes conjuguées

*Voir poly page 2*

La plupart du temps, les auxines sont conjuguées à des sucres (glucoses). Certaines familles de plantes sont caractéristiques de la forme des auxines qu’elles synthétisent.

Il y a plusieurs formes de combinaison possibles, les plus courantes étant soit la combinaison avec des sucres, soit la méthylation.

## Auxines non indoliques

*Voir poly page 2*

On s’est aperçu que certaines molécules synthétisées par les plantes avaient exactement les mêmes rôles et les mêmes propriétés vis-à-vis de la croissance sauf que ce sont des molécules qui ont une structure chimique complètement différentes. On les appelle auxine car elles ont les mêmes rôles mais on les appelle non idoliques car elles n’ont pas la même structure.

La plus courante dérive d’un autre acide aminée. C’est l’acide phényl acétique.

# Métabolisme des auxines

## Les sites de synthèse

Elles sont synthétisées à l’apex, dans les méristèmes et les bourgeons des jeunes tiges, des tiges en croissance. Elles sont synthétisées surtout dans les organes aériens en croissance. Elles ne sont pas synthétisées dans les racines.

## Biosynthèse de l’AIA

*Voir poly page 3*

Il y a trois voies possibles, la plus commune est celle du milieu sur le poly.

#### La voie universelle

1 : Transamination pour perdre le radical amine NH2  
2 : Décarboxylation pour obtenir un aldéhyde   
3 : Oxydation qui permet de retrouver l’AIA

#### Voie caractéristique des crucifères

7, 8

#### Voie de la tryptamine

4, 5

## Le transport de l’AIA

Il a été mis en évidence à l’aide d’expériences très simples. Il y a un certain temps, dans les années 1930 on s’est aperçu que les auxines étaient transportées dans un sens privilégié. On est donc reparti du matériel coléoptale.

*Voir poly page 4*

L’auxine a un sens de **transport polarisé** **préférentiel** de l’apex vers la base. Mais l’auxine est également capable de circuler dans le sens base 🡪 apex mais dans des doses infimes.

#### Circulation de l’auxine dans la racine

L’auxine, en provenance des jeunes tiges, circule de haut en bas dans le cylindre central des racines puis remonte dans la région corticale de manière symétrique mais en faible dose favorable à la croissance des racines.

## Dégradation de l’AIA

### Photooxydation de l’auxine

C’est l’oxydation à la lumière. Il y a intervention des photons. L’auxine est sensible aux radiations lumineuses et elle peut être dégradée en composés métaboliques suite à l’action de la lumière. L’auxine est rarement exposée aux radiations lumineuses de façon directe. Cette situation est donc anecdotique.

### Oxydation par les auxines-oxydases

C’est la voie de dégradation la plus importante et elle est indispensable. Elle est réalisée par des systèmes enzymatiques de la famille des oxydases.

*Voir poly*

Ces dégradations sont des oxygénations car l’oxydation est réalisée par de l’oxygène. La dégradation peut se faire sur la chaine latérale acide ou sur le cycle avec ouverture de celui-ci. L’oxygène est apporté par des peroxydes (super oxydants), en particulier l’H2O2. En présence de ces peroxydes, des enzymes de dégradation interviennent, ce sont les peroxydases qui sont les auxines-oxydases. Ces peroxydases vont conduire à la dégradation de l’auxine. Il faut que l’auxine passe sous forme ionique pour pouvoir subir l’action de l’oxygène. Pour passer sous forme ionique, les charges apparaissent sur le carbone 3. L’atome d’azote du noyau indolique possède 5 électrons périphériques, dont 2 libres. Un de ces électrons va partir sur le carbone 3 qui va porter une charge négative. C’est la forme polaire que l’auxine et elle va être capable de réagir avec des peroxydes sous l’action des peroxydases.

La concentration en auxine suit une courbe décroissante au fur et à mesure que l’on descend dans la plante. Mais quand on fait la même expérience avec les peroxydases, la courbe à une tendance inverse. Quand le taux d’hormones est trop important, cela peut devenir toxique et la plante peut connaitre des désordres de croissance. Ce mécanisme est donc utile pour réguler la quantité d’hormones et l’accumulation d’auxine. Cela peut être assimilable à un système de régulation. C’est au niveau du système racinaire que les peroxydases sont présentes en quantités les plus importantes. C’est un système d’autorégulation.

# Manifestations physiologiques des auxines

## Action sur l’élongation

### Action au niveau des organes

*Voir poly*

R : racines  
T : tige

Les auxines ont en effet un effet significatif positif au niveau de l’élongation des tiges. L’élongation est stimulée par les doses optimales qui sont de l’ordre de 10-6g/mL de solution. En dessous de cette valeur la croissance des tiges est stimulée mais de façon beaucoup moins importante. Cette zone est appelée la **zone des doses infra optimales**. Quand on augmente les doses au-delà du maximum, l’auxine a toujours un effet stimulateur mais la croissance se passe dans de moins bonnes conditions. On parle de la **zone de doses supra optimales**. Si on continue d’augmenter la quantité d’auxine, cela devient toxique pour la plante et elle ne sera plus dans une dynamique de croissance.

Pour la racine, les mécanismes sont les mêmes. Les valeurs optimales sont de l’ordre de 10-10g/mL. Les doses d’auxine sont donc beaucoup plus faibles. Le pourcentage de croissance atteint est beaucoup plus bas. L’auxine a un effet moins important sur l’élongation des racines.

Les feuilles se comportent de façon différente selon qu’il s’agisse de mono ou de dicotylédones. Pour les dicotylédones, plus on augmente la dose en auxine, moins la croissance des feuilles est stimulée. Les feuilles de monocotylédones sont moins sensibles aux doses d’auxine et se comportent comme les tiges. Elles vont être stimulées pendant un certain temps et quand la dose est trop importante on arrivera à une zone toxique.

Le rôle principal des auxines est de stimuler l’élongation des tiges.

### Effet sur la paroi squelettique

*Voir poly*

C’est un effet qui va affecter la paroi squelettique de deux manières :

* En jouant sur l’**élasticité** de la paroi. L’élasticité correspond à la déformation qu’est capable de subir la paroi squelettique. Cette déformation est réversible.
* En jouant sur sa **plasticité**. La plasticité correspond à une déformation irréversible qui est fixée une fois que l’organe l’a subie.

L’auxine va agir en augmentant l’élasticité et la plasticité de la paroi squelettique.

*Expérience de HEYN (1932)*

### Rôle dans les phénomènes de tropismes

#### Généralités sur les tropismes

Ce sont des réactions de la plante ou d’un organe en réponse à un stimulus extérieur qui correspond généralement à une **anisotropie** **du milieu**. Une anisotropie du milieu est un facteur environnemental qui est mal réparti, lorsqu’il y a une dissymétrie dans la répartition d’un facteur de milieu. Cette dissymétrie est perçue par la plante et oriente sa croissance en fonction de cette anisotropie. La croissance de la plante va être modifiée et on observe dans tous les cas, que la plante se courbe. L’anisotropie est donc à l’origine d’une courbure de la plante. On parle de **croissance différentielle**.

Un stimulus orienté agit sur une zone de réception de l’organe. Un message est transmis jusqu’à une zone de réponse (zone de croissance).

**Tropisme négatif (-)** : Une réponse de courbure (croissance différentielle) est orientée dans le sens contraire à la direction du stimulus.

**Tropisme positif (+)** : Une réponse de courbure (croissance différentielle) est orientée dans le sens de la direction du stimulus.

Il y a plusieurs types de tropismes. On parle de **phototropisme** quand l’anisotropie est due à la source lumineuse. On parle de **gravitropisme** quand l’anisotropie est due à la gravité qui augmente la croissance de telle manière que les tiges partent à la verticale et que les racines s’enfoncent dans la terre. On parle de **chimiotropisme** quand l’anisotropie est due à des facteurs chimiques. On parle de **rhéotropisme** quand l’anisotropie est liée au courant pour les plantes vivant dans des eaux courantes en milieu aquatique.

C’est une forme d’adaptation aux facteurs environnementaux.

#### Action sur le phototropisme

La lumière est rarement répartie de manière homogène.

*Voir poly*

Dans des conditions homogènes, l’auxine est diffusée de manière homogène dans toute la plante. Quand on est en éclairement anisotrope, on récupère davantage d’auxines dans la partie qui est à l’opposé du rayonnement lumineux. Il y a donc deux hypothèses : soit la lumière dégrade l’auxine, soit l’auxine fuit la source lumineuse.

Après une expérience où l’auxine est marquée au carbone 14, on s’est rendu compte que l’apex synthétise de l’auxine qui migre sur la partie opposée à la source lumineuse. L’auxine s’accumule à l’opposé de la source lumineuse. On observe une courbure car l’auxine stimule l’élongation des tiges pour des doses relativement élevées. Le côté où il y a une accumulation d’auxines va donc croitre plus vite, ce qui va induire le mécanisme de croissance différentielle.

*Voir poly*

Pour percevoir l’anisotropie du milieu, la plante possèdent des photorécepteurs, des pigments capables de mesurer les stimuli environnementaux. Ce sont les radiations bleues et violettes qui vont déclencher préférentiellement la courbure de la plante. Les pigments sensibles aux radiations bleues et violettes sont les carotènes et la riboflavine. Ces pigments sont capables de déclencher la synthèse de messagers chimiques induisant la synthèse d’auxines.

#### Action sur le gravitropisme

L’effet de la gravité est perçu par les racines de la plante, plus précisément par la zone méristématique qui correspond à la coiffe.

*Voir poly*

Lorsque la racine est couchée horizontalement, le transport d’auxine est décalé dans le sens de la pesanteur au niveau de la coiffe. L’auxine remonte alors avec une plus forte concentration dans la région basse vers la zone de croissance. Cela induit une courbure.

Quand la racine s’enfonce dans le sol, dans le sens de la gravite, on parle de **gravitropisme positif**. Cependant pour les tiges qui s’allongent dans le sens inverse de la gravité, on parle de **gravitropisme négatif**.

## Action sur la prolifération cellulaire

### Action cambiogène

L’auxine stimule la multiplication cellulaire au niveau de certains méristèmes secondaires. Elle stimule cette multiplication au niveau du cambium. S’il n’y a pas d’auxines, le cambium ne fonctionne pas.

*Voir poly*

Les auxines sont à l’origine de la formation du cambium et de sa multiplication cellulaire pour permettre l’apparition de tissus secondaires.

Pour les plantes pluriannuelles, quand elles rentrent en période végétative il va mettre en place des vaisseaux conducteurs. La mise en place de ces nouveaux tissus conducteurs est déclenchée par la synthèse des auxines.

### Auxines et culture de tissus

*Voir poly*

Des expériences ont été effectuées sur la carotte. Quand un fragment de carotte est mis en culture in vitro sur de la gélose, au bout de semaines on obtient un massif de cellules indifférenciées au sommet de l’explant de carotte. Si on récupère ce cal et qu’on le remet en culture dans un milieu identique, au bout de trois semaines, le cal n’évolue plus. Pour qu’il reprenne sa multiplication, il faut rajouter des auxines. Les auxines stimulent la multiplication cellulaire et donc la mérèse.

### Développement du péricarpe des fruits

Les auxines stimulent la multiplication au moment de la création des fruits. Au moment de la fécondation, les ovaires synthétisent des auxines. Cela va servir à déclencher la multiplication cellulaire au niveau du péricarpe (paroi du fruit, généralement comestible). Le péricarpe doit être d’autant plus développé lorsqu’on a à faire à des fruits charnus.

*Voir poly*

Elles sont aussi à l’origine du développement du réceptacle floral quand il vient remplacer le développement du péricarpe (exemple de la fraise)

*Expérience de Nitsch* : montre que les auxines sont à l’origine de la formation de la fraise. Un fruit parthénocarpique est obtenu sans fécondation.

### Abscission des feuilles et des fruits

L’abscission est la chute des feuilles et des fruits. Ce mécanisme est régulé par les hormones végétales et en grande partie par l’auxine.

*Voir poly*

Quand la feuille tombe, la scission se fait à la base du pétiole. Il y a une zone où les tissus sont particuliers. Quand il arrive en fin de saison de végétation, il se met en place une zone fragile qui correspond à la zone de séparation. Dans cette zone, les cellules du pétiole commencent à se gélifier. Les pectines se désorganisent et passent sous forme de gel. C’est à ce moment-là qu’il y a cassure.

Du côté de la tige, il y a la mise en place de tissus cicatriciels une fois que le pétiole est tombé. Les auxines interviennent dans la mise en place de ces tissus. Tant que les auxines sont excédentaires elles vont stimuler la multiplication cellulaire et les feuilles et les fruits restent en place sur l’arbre. Il y a aussi l’éthylène et l’acide abscissique. Ces deux hormones vont intervenir de façon opposée à l’auxine. Quand elles sont toutes les deux majoritaires, elles vont provoquer la chute des feuilles ou la chute des fruits. Il s’agit donc d’un équilibre hormonal entre ces trois hormones. Tant que l’équilibre est favorable aux auxines les feuilles et les fruits restent en place sur l’arbre. Quand l’équilibre est favorable aux deux autres hormones il y a abscission des feuilles et des fruits.

## Action sur la différenciation

### Action sur l’histogénèse

L’histogénèse est la différenciation des tissus. L’action de l’auxine sur l’histogénèse est réduite. Elles permettent d’induire la différenciation des cellules jeunes en tissus conducteurs.

### Action sur l’organogénèse

#### Action sur la caulogénèse

La caulogénèse concerne la mise en place des tiges et des bourgeons.

*Voir poly*

L’apparition des tiges et des bourgeons est stimulée par des auxines pour des doses relativement faibles (de l’ordre de 10-8g/mL). Ce n’est pas un effet significatif de l’auxine. On va se retrouver dans un cas de figure où l’auxine n’intervient pas toute seule. Elle intervient dans le cas d’un équilibre hormonal qui existe avec cytokinines. Pour que la caulogénèse soit efficace il faut qu’il y ait surtout des cytokinines.

#### Action sur la rhizogénèse

Le rhizogénèse est la mise en place du système racinaire.

*Voir poly*

Elle est stimulée par les auxines pour des concentrations beaucoup plus fortes (de l’ordre de 10-5g/mL). Cette stimulation est très significative. Pour la rhizogénèse aussi, tout se joue entre un équilibre entre les cytokinines et les auxines. La caulogénèse et la rhizogénèse sont stimulées par un équilibre hormonal. Quand l’équilibre est déplacé en faveur des auxines, c’est la rhizogénèse qui va être facilitée. Quand l’équilibre est déplacé en faveur des cytokinines, c’est la caulogénèse qui va être facilitée. Pour allonger des racines, il faut très peu d’auxines contrairement à la tige. Mais la formation des racines nécessite beaucoup d’auxines.

On utilise des auxines commercialisées pour les boutures. Ce sont LES hormones du bouturage.

## Résumé des principaux effets de l’auxine

*Voir poly*

Pour un même organe, l’auxine a effet complètement différent suivant le stade développement de cet organe et la dose appliquée.

Pour favoriser la mise en place de la racine il faut des doses d’auxines élevées. Pour l’allonger il faut des doses faibles. Pour provoquer la formation d’une tige, il faut des doses faibles. Pour l’allonger il faut des doses importantes.

Les auxines ont un rôle difficile à identifier. Ce sont les **effets** **pléiotopriques** (effets multiples, divers et variés.

# Mode d’action des auxines

C’est ce que l’on maitrise le moins chez les hormones végétales. Les auxines sont cependant les plus connues. Elles ont des effets très divers et variés, en fonction de l’organe, de la dose et du stade de développement.

**Reconnaissance du signal hormonal par une cellule cible = récepteur**

* Liaison hormone cellule cible
* Affinité entre récepteur et hormone  
  Spécificité vis-à-vis de l’hormone
* Constituant structural du récepteur capable de se lier à l’hormone

**Propriétés auxiniques et règles structurales**

* Structure indolique pas indispensable
* Un noyau non saturé avec double liaison adjacente à la chaine latérale = indispensable
* Chaine latérale carboxylée avec carboxyle hors du plan =présence du radical COOH indispensable
* Chaine latérale avec nombre de carbone pair

Il existe des auxino-mimétiques qui miment l’action des auxines. On peut les trouver dans le commerce. Le 2,4D est trouvé dans la formulation des désherbants (toxique quand dose trop élevée). Quand on a identifié la partie active des auxines on a été capable de synthétiser des mimétiques et des molécules favorisant l’action des auxines.

**Liaison auxine récepteur**

* Covalente en deux points d’attache : le carboxyle et un H en position ortho 🡪 cela ne marche pas dans tous les cas car il y a des molécules de synthèse qui vont être capables de se lier sur des cellules cibles et qui n’ont pas de noyau indo, donc pas d’hydrogène en position ortho. Ce n’est donc pas le bon type de liaison.
* Ionique : charge négative sur le carboxyle et charge positive à 0,55nm du carboxyle 🡪 il y a quelques auxines de synthèse qui marchent sans cette condition. Ce n’est donc pas le bon type de liaison.
* Type « enzyme-substrat » 🡪 cette hypothèse semble être la bonne  
  Les récepteurs seraient des protéines car les seules à pouvoir répondre aux exigences de spécificité.   
  **La liaison active la protéine 🡺 changement conformationnel 🡺** **réponse physiologique**

**Les récepteurs des auxines**

* **Les ATP-ases membranaires**On s’est aperçu que quand les auxines étaient présentes au niveau d’un organe et en doses stimulatrices, il y a au niveau de cet organe une acidification des tissus qui accumulent l’auxine. En particulier, il y a une accumulation de protons qui vont modifier le pH de l’organe en question. Les cellules vont avoir tendance à rééquilibrer cette variation de pH en utilisant des protéines transmembranaires pour faire passer les protons de part et d’autres de la cellule. La présence d’auxine, qui est un acide, acidifie le milieu cellulaire et conduit à la sécrétion de protons. Ces protéines sont les ATP-ases membranaires sur lesquelles les auxines vont se fixer, ce qui va activer la protéine. Il y a donc une synthèse d’ATP et un transfert de protons pour rééquilibrer le pH. Quand on acidifie la paroi squelettique, sa plasticité et son élasticité sont modifiées par la rupture des liaisons faibles ioniques qui maintiennent les pectines entre elles (ponts calcium) et entre les fibres de cellulose (ponts hydrogène). La paroi squelettique est plus souple et déformable. Elle va pouvoir subir des modifications plastiques et élastiques qui vont permettre aux organes de grandir.
* **Les protéines plasmalemmiques libres**Elles se trouvent au niveau de la membrane cytoplasmique. Les auxines qui sont dans la cellule vont se lier avec des protéines du plasmalemme. L’ensemble va migrer en direction du noyau de la cellule. Cet ensemble conduit à l’augmentation de l’expression d’un certain nombre de gènes. Cela peut conduire à une surexpression. Les gènes qui vont être surexprimés peuvent coder pour la synthèse de nouvelles protéines, soit intervenant au niveau de la paroi squelettique (glucanases = détruire liaisons entre les glucoses, hydrolases…) soit pour la synthèse d’enzymes synthétase (synthèse de molécules participant à la formation des nouveaux organes).

On a identifié deux familles de récepteurs des auxines et la chaine de transduction du signal auxinique et le mécanisme du contrôle de la transcription par l’AIA.