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

# Découverte des auxines

**Voir poly page 2**

***Darwin*** est à l’origine de la découverte de ces hormones. Il a travaillé sur le coléoptile d’avoine. 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**.

**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*** 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 3**

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 + active. Une fois synthétisée, elle se trouve **sous forme liée**.

## **Formes conjuguées**

**Voir poly page 3**

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 3**

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 4**

Il y a 3 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**

Les auxines sont **transportées dans un sens privilégié**. => Expériences à partir du matériel coléoptale.

**Voir poly page 5**

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 **peut être dégradée en composés métaboliques** suite à l’action de la lumière (rarement exposée aux radiations).

### Oxydation par les auxines-oxydases

Voie **la + importante** et elle est **indispensable**. Elle est réalisée par des systèmes enzymatiques de la famille des oxydases.

**Voir poly page 4 bas**

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 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. **Un des électrons de l'atome d’azote** du noyau indolique va partir sur le carbone 3 qui va porter une charge négative. C’est la **forme polaire** de 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 a une tendance inverse.   
Quand le **taux d’hormones est trop important** => peut être **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 + importantes**. C’est un **système d’autorégulation**.

# Manifestations physiologiques des auxines

## **Action sur l’élongation**

### Action au niveau des organes

### Voir poly page 5

Les auxines ont en effet un **effet significatif positif** au niveau de **l’élongation des tiges** qui 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**. => doses **beaucoup + faibles**. L’auxine a un **effet moins important sur l’élongation des racines**.

Les feuilles, pour les **dicotylédones**, **+ 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.

rôle principal des auxines 🡺 **stimuler l’élongation des tiges**

+ **dominance apicale** (bourgeon apical a une action inhibitrice sur les bourgeons axillaires en dessous).  
Bourgeon apical **synthétise AIA** qui **ira vers le bas** (inhibe développement bourgeons axillaires) mais **baisse de l'AIA** => inhibition sur une partie de la tige seulement

***Tryptophane*** => pas inhibition par bourgeon apical, pas dominance = développement bourgeons axillaires

### Effet sur la paroi squelettique

**Voir poly page 6**

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

* En jouant sur l’**élasticité** de la paroi = déformation qu’est capable de subir la paroi squelettique (**réversible**)
* En jouant sur sa **plasticité** = déformation irréversible qui est fixée une fois que l’organe l’a subie.

Auxine 🡺 **augmente l’élasticité et la plasticité** **de la paroi squelettique**

*Expérience de HEYN (1932)*

### Rôle dans les phénomènes de tropismes

**Poly page 7**

#### Généralités sur les tropismes

= **réactions d'orientation d'une 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**.

**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 page 8**

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 2 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**, **ce côté va donc croitre + vite**, ce qui va induire le mécanisme de **croissance différentielle**

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**, ils 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 page 9**

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 + 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**.

• **statocytes** = cellules spécialisées dans la perception de la gravité et situées au niveau de la coiffe

• **statocytes** = cellules caractérisées par la présence d’amyloplastes spécialisés = les **statolithes**

• **statolithes** = plastes excentrés au pôle basal de la cellule par sédimentation (gravité)

=> exercent ainsi une pression sur la membrane des réticulums endoplasmiques, induisant l’activation des transporteurs de l’AIA au pôle basal

=> changement de répartition de l’AIA dans la racine

=> **variation dans la croissance** racinaire → courbure

**Nasties** = mouvements de certains organes d'une plante liés à un stimulus extérieur (température, lumière, humidité).

Une nastie **n'est pas orientée en fonction du stimulus** (par opposition à un tropisme) mais est déterminée par la structure de l'organe.

2 types de nasties :

• les **nasties de turgescence** : mouvements réversibles dus à des variations de turgescence (ouverture des stomates)

• les **nasties de croissance** dues à des variations de croissance (photonastie, thermonastie, hygronastie)

## **Action sur la prolifération cellulaire**

### Action cambiogène

L’auxine **stimule la multiplication cellulaire** au niveau du **cambium**.   
S’il n’y a **pas d’auxines** 🡺 le **cambium ne fonctionne pas**

**Voir poly page 10**

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

La mise en place des **nouveaux tissus conducteurs** des plantes pluriannuelles rentrant en période végétative est **déclenchée par la synthèse des auxines**.

### Auxines et culture de tissus

**Voir poly page 11**

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

Au moment de la **fécondation**, les **ovaires synthétisent des auxines** pour déclencher la **multiplication cellulaire au niveau du péricarpe** (paroi du fruit, généralement comestible).   
Le péricarpe doit être d’autant + développé lorsqu’on a à faire à des fruits charnus.

**Voir poly page 11**

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

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

**Voir poly page 11**

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 2 hormones **vont intervenir de façon opposée à l’auxine**. Quand elles sont toutes les 2 majoritaires, elles vont **provoquer la chute des feuilles ou la chute des fruits**. Il s’agit donc d’un **équilibre hormonal** entre ces 3 hormones. Tant que l’équilibre est **favorable** aux auxines les feuilles et les fruits restent en place sur l’arbre.   
Quand l’équilibre 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**.

### Action sur l’organogénèse

#### Action sur la caulogénèse

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

**Voir poly page 12**

L’apparition des tiges et des bourgeons est **stimulée par des auxines** po**ur 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

= mise en place du **système racinaire**.

**Voir poly page 12**

Elle est **stimulée par les auxines** pour des **concentrations beaucoup + 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 + 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 2 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 **+ souple et déformable**. Elle va pouvoir subir des **modifications plastiques et élastiques** qui vont permettre aux organes de grandir.
* **Les protéines 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 2 familles de récepteurs des auxines** et la chaine de transduction du signal auxinique et le mécanisme du contrôle de la transcription par l’AIA.

Tous les promoteurs de gènes sensibles à l'AIA ont des séquences communes  
auxine responsive elements = **AUX-RE**  
  
Identification de facteurs de transcription capables de reconnaître les séquences …

Autre classe de gènes identifiée : gènes de réponse rapide à l'AIA comporant dans leur séquence des similitudes avec celle des ARF1 🡺 **AUX/AIA**

Interaction AUX/AIA et ARF1 en raison de leur similitude (identité des domaines protéiques III et IV)  
  
Système complexe

Le complexe **AUX/AIA/ARF1** serait un système de **rétrocontrôle** par **l'AIA** des phénomènes induits par l'AIA, la régulation concerne : les **mécanismes** et **l'intensité** de ces mécanismes.