

Analyse des gènes et activité hormonale

En analysant les gènes régulés par des hormones, on a précisé les mécanismes de l'action hormonale. On isole d'abord des polypeptides et des messagers dont la synthèse est déclenchée ou inhibée par une hormone; puis, on identifie et on isole des séquences régulatrices des gènes et des protéines qui s'y lient; enfin, on introduit dans des plantes des gènes spécifiquement commandés par des hormones, afin d'en découvrir la fonction.

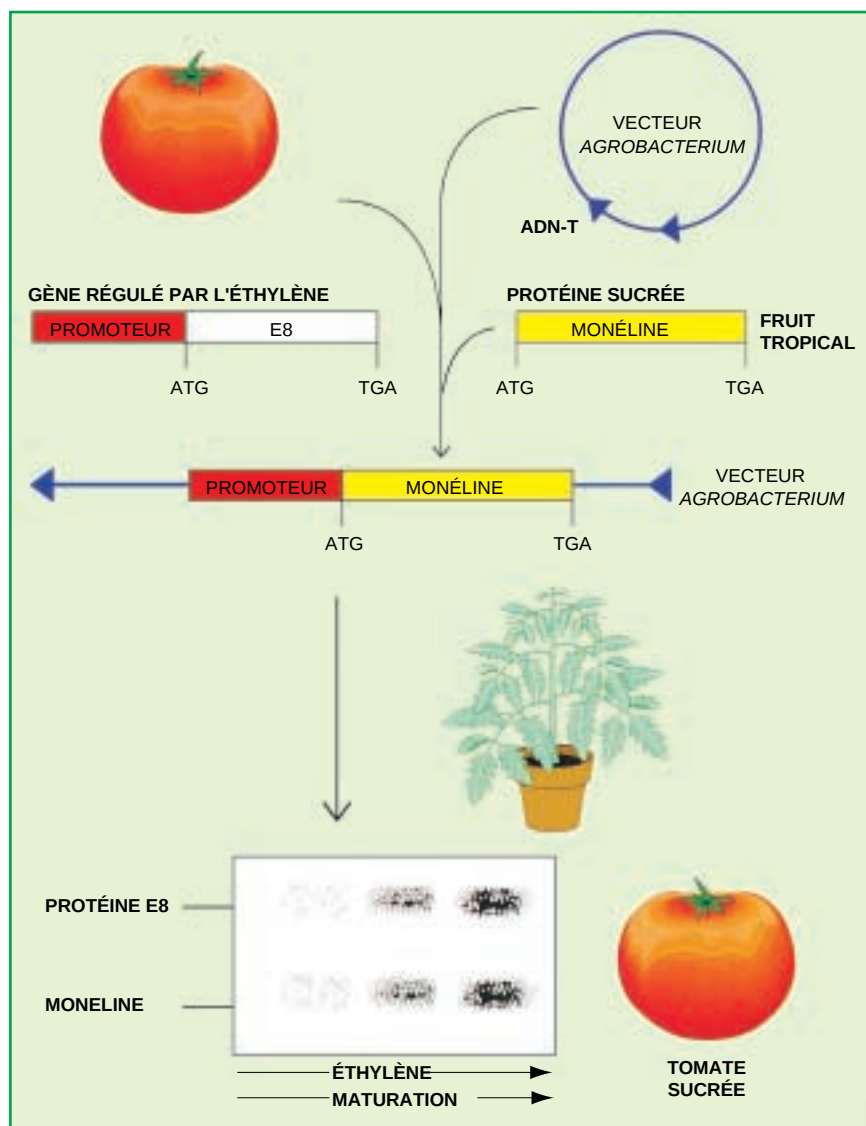
Certains de ces gènes contiennent des séquences *HRE* qui réagissent aux hormones (*HRE* pour *Hormone Responsive Elements*); ces séquences sont localisées dans la région du promoteur. Au cours de l'étude des promoteurs, on a délimité des séquences, spécifiquement reconnues par certaines protéines, dont la présence est nécessaire à la régulation du gène par l'hormone. La perte d'une séquence *HRE*, ou une mutation dans cette région, entraîne la perte partielle ou totale de la sensibilité à l'hormone: ces éléments agiraient comme des rhéostats modulateurs de l'expression du gène.

Dans notre laboratoire de l'Institut de biologie moléculaire et cellulaire des plantes, nous avons étudié l'expression du gène d'une thiolprotéase durant la sénescence d'ovaires de pois non pollinisés. L'application de gibbérellines sur l'ovaire évite sa sénescence et empêche l'expression du gène de la thiolprotéase. En revanche, elle favorise le développement de fruits sans graines. Pour observer l'expression du gène de la thiolprotéase, on construit un gène, par l'union d'une séquence du gène de la thiolprotéase et du gène marqueur *gus* (qui code l'enzyme β -glucuronidase). Quand ce gène est présent dans les fleurs où s'exprime temporairement le gène de la thiolprotéase, on le détecte par la couleur bleue due à l'enzyme β -glucuronidase. On délimite ainsi les séquences responsables du contrôle hormonal de l'expression génique.

L'étude de gènes contrôlés par les gibbérellines et par l'acide abscissique a permis l'identification de séquences régulatrices *GARE* (pour *Gibberellic Acid Regulatory Elements*) et *ABRE* (pour *Abscissic Acid Regulatory Elements*). L'identification d'ARN messagers et de protéines dont la production, très rapide, est commandée par des hormones a per-

mis l'identification de certains maillons de la chaîne de transduction du signal transmis par les auxines. Ainsi, l'expression de deux gènes (*IAA1* et *IAA2*) est-elle activée quatre ou huit minutes après l'action des auxines. Les produits de ces gènes, *IAA1* et *IAA2*, sont des protéines qui agissent dans le noyau dont la durée de vie moyenne est très courte (de six à huit minutes en moyenne); elles ressemblent à des facteurs de transcription présents chez les procaryotes. Ces protéines sont-elles l'autre extrémité de la chaîne de transduction du signal dû aux auxines?

Dès lors que les séquences cibles des hormones agissant sur l'ADN sont connues, nous pouvons chercher dans quelles cellules et dans quels tissus l'hormone s'accumule. On introduit, dans des cellules végétales, le promoteur d'un gène, contrôlé par des hormones et couplé à un gène marqueur. Par exemple, on construit un gène contenant le promoteur du gène *SAUR* du soja (un gène dont on ignore la fonction, mais qui est activé par des auxines), lié à la séquence codante du gène *gus* (on introduit ce gène dans des plants de tabac grâce à *Agrobacte-*



7. LES RÉGIONS RÉGULATRICES des gènes contrôlés par des hormones commandent l'expression d'autres gènes chez des plantes transgéniques. Cette figure illustre l'expression d'un gène de tomate constitué par les séquences régulatrices du promoteur du gène *E₈* et par la région codant la monéline, la protéine sucrée de la plante tropicale *Taumatococcus daniellii*. Durant la maturation du fruit, la régulation est assurée par l'éthylène. Le fragment d'ADN constitué du promoteur et du gène codant la monéline est introduit dans des plants de tomate par l'intermédiaire d'*Agrobacterium*. Dans ces plantes transgéniques, la monéline est produite durant la maturation du fruit déclenchée par l'éthylène. La présence de monéline confère un goût sucré aux tomates, sans augmenter la concentration en sucres.

rium tumefaciens). Les cellules qui contiennent des auxines activent le promoteur SAUR et le gène marqueur qui produit une couleur bleue.

Hormones et rendements agricoles

La sélection d'espèces végétales d'intérêt agricole a été pratiquée selon des critères qui, sans qu'on le sache, correspondaient à la présence ou à l'absence d'hormones végétales. Ainsi, en recherchant des variétés qui exigent moins d'engrais et dont les tiges restent bien droites, pour faciliter la récolte et pour éviter les attaques des prédateurs et des agents pathogènes, on sélectionne des plantes de blé naines, résistantes et dont les distances internodales sont courtes. Or, de telles plantes ont des concentrations en gibbérellines basses. Au contraire, une concentration élevée en certaines hormones endogènes (les auxines, certaines gibbérellines et les cytokinines) donne des fruits sans graines. Enfin, on a longtemps fait mûrir des fruits en atmosphère confinée et surchauffée, sans savoir que l'éthylène était le principe actif de la maturation.

Quand le rôle de certaines hormones et de divers régulateurs a été établi, on a tenté de reproduire les résultats en appliquant sur les plantes des phytohormones et des régulateurs. L'application d'une substance qui inhibe la synthèse de gibbérellines a raccourci la distance internodale et renforcé la résistance des tiges de diverses variétés de blé, plus petites. De même, l'emploi d'auxines, de gibbérellines et de cytokinines a amélioré le développement et les caractéristiques de certains fruits. En outre, on utilise de l'éthylène pour faire mûrir les fruits. L'application d'acide abscissique, un phytorégulateur, provoque la chute des fleurs de coton, ce qui en facilite la cueillette. Enfin, les hormones végétales sont indispensables pour les cultures *in vitro*, pour l'obtention de clones de plantes, de plantes exemptes de virus ou de plantes qui produisent des sous-produits précieux.

Aujourd'hui, on dispose d'hormones qui commandent le développement des plantes. Les méthodes utilisées respectent mieux l'environnement, puisqu'elles évitent l'épandage de produits chimiques. Nous avons expliqué que la

synthèse de l'éthylène est inhibée par des gènes qui bloquent la production des enzymes de sa biosynthèse ou qui réduisent la production de ses précurseurs. Aussi peut-on cueillir les fruits avant qu'ils ne soient trop mûrs : ils résistent mieux au transport, à un stockage prolongé et à de nombreux agents pathogènes qui s'attaquent aux fruits trop mûrs. On contrôle la maturation de ces fruits par application exogène de la phytohormone.

On peut aussi utiliser des promoteurs de gènes commandés par des hormones. La séquence nucléotide du promoteur est liée à des gènes qui peuvent conférer de nouvelles propriétés, et l'on en déclenche l'expression par application de l'hormone. On a ainsi introduit un «goût sucré» dans des tomates sans en augmenter la concentration en sucre. Pour ce faire, on a construit un gène avec le promoteur du gène E8 (on ignore la fonction du gène, mais son promoteur est activé dans les tomates au début de la maturation et par traitement à l'éthylène) et la séquence d'ADN qui code une protéine à la saveur très sucrée, la monéline (isolée d'un fruit tropical, *Taumatococcus danielli*).

Les pièces du puzzle constitué par les hormones végétales commencent à s'assembler. Cette facette de la physiologie végétale ouvre de nouvelles perspectives, dont certaines ont déjà été appliquées : la première tomate transgénique résistante à la surmaturation est aujourd'hui sur le marché. C'est le «fruit» des recherches menées sur les mécanismes moléculaires de l'action des hormones végétales.

Antonio GRANELL et Juan CARBONELL sont chercheurs à l'Institut de biologie moléculaire et cellulaire des plantes, à l'Université polytechnique de Valence.

Fisiología y Bioquímica Vegetal, sous la direction de J. Azcón-Bieto et M. Talón, chapitres 12 à 17, Interamericana McGraw-Hill, Madrid, 1993.

M.H.M. GOLDSMITH, *Cellular Signaling : New Insights into the Action of the Plant Growth Hormone Auxin*, in *Proc. Natl. Acad. Sci.*, USA, vol. 90, pp. 11 442-11 445, 1993.

H.J. KLEE et C.P. ROMANO, *The Roles of Phytohormones in Development as Studied in Transgenic Plant*, in *Critical Reviews in Plant Science*, vol. 13, pp. 311-324, 1994.
