

L'acide β -cyclocitrique, un phytostimulant naturel pour protéger les plantes de la sécheresse

Les phytostimulants sont des produits dont la fonction est de stimuler la nutrition des plantes, indépendamment de leur propre contenu nutritif [1-2]. Plus précisément, ils visent à améliorer une ou plusieurs caractéristiques des plantes ou de leur rhizosphère, comme l'efficacité d'utilisation des nutriments, la biodisponibilité de ceux-ci dans le sol, la tolérance aux stress abiotiques et les traits qualitatifs. Dans cette catégorie de produits, on trouve à la fois des microbes, comme certains champignons et bactéries, et des molécules de différentes provenances. Par exemple, des effets bénéfiques pour les plantes ont été obtenus avec des acides humiques du sol, des hydrolats protéiques et des extraits d'algues [1]. L'intérêt pour les biostimulants s'est fortement accru, notamment dans le contexte du changement climatique pour faire face aux stress abiotiques, comme les fortes températures estivales et la sécheresse, et pour réduire l'utilisation des engrais chimiques qui doivent répondre à des législations de plus en plus strictes. La recherche de nouveaux biostimulants adopte généralement une approche qu'on pourrait qualifier d'ectopique, c'est-à-dire qu'elle a recours à des produits étrangers à la plante. Mais les études de physiologie végétale peuvent être très utiles dans ce domaine car elles permettent de mieux comprendre comment une plante perçoit les changements de son environnement et comment elle génère des molécules-signal mettant en place des réponses cellulaires appropriées pour s'adapter à ces changements. Ces voies de signalisation sont une source potentielle de biostimulants.

Le stress photo-oxydant chez les plantes

Les plantes sont des organismes eucaryotes photosynthétiques possédant une énorme plasticité phénotypique, allant de l'organisme unicellulaire microscopique et mobile, comme les microalgues, à des individus sessiles⁽¹⁾ et de très grande taille, comme les séquoias géants de Californie. Leur point commun est la photosynthèse qui leur permet d'être autotrophique, c'est-à-dire qu'elles produisent les molécules dont elles ont besoin pour croître à partir d'éléments nutritifs du sol, d'eau et du CO_2 atmosphérique en utilisant l'énergie

lumineuse. Cependant, capturer l'énergie lumineuse et la transformer en énergie chimique est un processus complexe et délicat qui demande la synchronisation de nombreux facteurs. Quand un seul de ces facteurs, comme la disponibilité en eau ou en CO_2 , fait défaut ou devient limitant, l'énergie lumineuse est absorbée en excès par rapport à son utilisation dans les processus photosynthétiques. L'excès d'énergie est alors dissipé par d'autres voies telles qu'un transfert d'énergie à l'oxygène, une molécule produite dans la plante au cours de la photosynthèse, ce qui conduit à son activation sous forme de molécules oxydantes très réactives appelées « espèces réactives de l'oxygène » [3]. C'est le cas par exemple de la sécheresse à laquelle les plantes répondent en réduisant leur transpiration par fermeture des stomates, les pores à la surface des feuilles qui permettent les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère. Cette réaction limite la perte d'eau, mais en même temps, elle empêche l'entrée du CO_2 et augmente la température foliaire. Il en résulte une production accrue d'espèces réactives de l'oxygène qui peuvent causer des dommages cellulaires, inhiber la photosynthèse et, si le stress hydrique persiste, conduire à la mort cellulaire.

Du β -carotène au β -cyclocitral

La photosynthèse est apparue il y a environ 3,5 milliards d'années, bien avant l'apparition des plantes. Au cours de l'évolution, elle est devenue un mécanisme très efficace armé de nombreux systèmes de protection. Parmi ceux-ci, on trouve des processus passifs, comme la présence de molécules antioxydantes près des sites de capture de la lumière : les photosystèmes. Le photosystème 2, en particulier, lie un de ces antioxydants, le β -carotène [4] (figure 1). Sa fonction est de piéger une molécule particulièrement agressive : l'oxygène singulet ($^1\text{O}_2$), qui se forme directement à partir des molécules de chlorophylle dans le photosystème 2 [5]. Ce piégeage peut se faire par un processus chimique d'oxydation du caroténoïde par $^1\text{O}_2$. Une fois oxydée par $^1\text{O}_2$, la molécule de β -carotène se fragmente en une série de produits secondaires oxydés, appelés apocaroténoïdes, dont certains sont bioactifs et servent de molécule-signal, comme

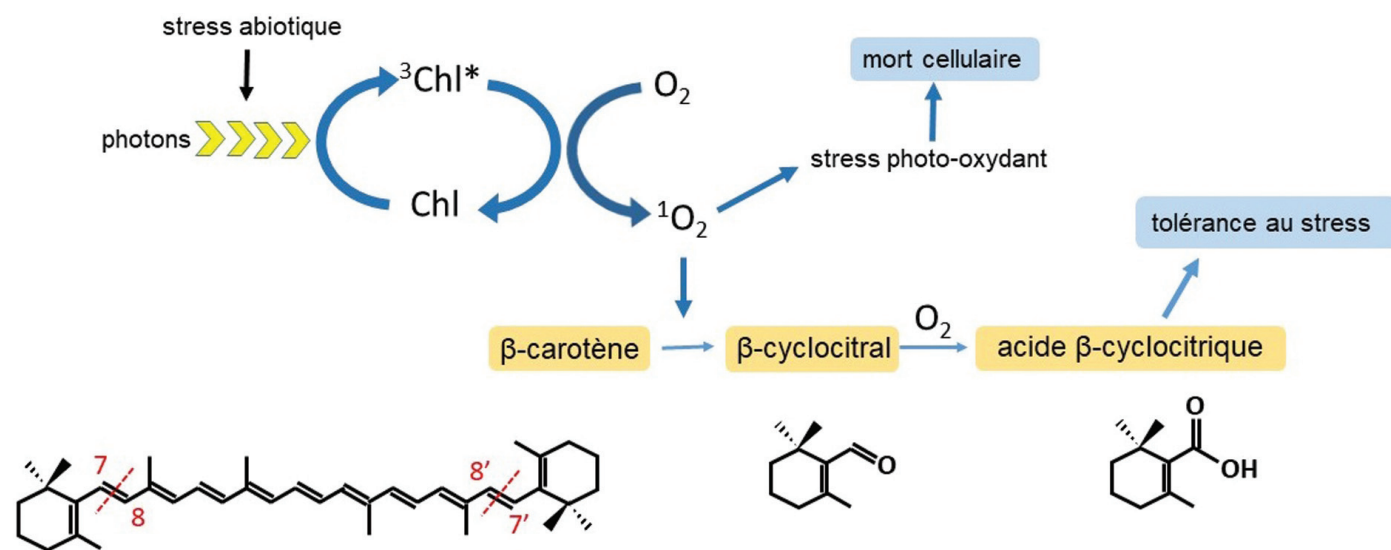


Figure 1 - En conditions défavorables de l'environnement qui inhibent la photosynthèse, une absorption excessive d'énergie lumineuse produit $^1\text{O}_2$ via la chlorophylle triplet $^3\text{Chl}^*$. Le $^1\text{O}_2$ induit une signalisation cellulaire qui peut conduire soit à l'acclimation de la plante au stress, soit à la mort cellulaire en fonction de l'intensité du stress environnemental. L'oxydation du β -carotène par $^1\text{O}_2$ au niveau des doubles liaisons (7,8) et (7',8') génère le β -cyclocitral et l'acide β -cyclocitrique, des intermédiaires en amont de la voie de signalisation, conduisant à la tolérance des plantes à la sécheresse.

le β -cyclocitral (2,6,6-triméthyl cyclohexène-1-carbaldéhyde). Dans les feuilles de la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, le β -cyclocitral est présent à une concentration autour de 0,3 μ M en conditions normales, et sous conditions de stress environnemental, il s'accumule pour atteindre environ 1 μ M. Cette accumulation est suffisante pour informer la plante d'un déséquilibre entre absorption et utilisation de l'énergie lumineuse dans les chloroplastes et déclencher une cascade de signalisation modifiant l'expression de gènes et préparant ainsi la plante aux conditions défavorables de l'environnement [6]. Ainsi, des plantes pré-exposées à une atmosphère contenant du β -cyclocitral dans une enceinte fermée deviennent plus résistantes à des contraintes du milieu qui conduisent à un stress photo-oxydant, comme une forte illumination et/ou une basse température [6].

Le β -cyclocitral est un aldéhyde produit également par les cyanobactéries qui réalisent, comme les plantes vasculaires, une photosynthèse oxygénique [7]. L'accumulation de β -cyclocitral induite par un excès de lumière est donc un processus ancien, si bien que ce signal d'alerte active un ensemble complexe de processus de défense, dont une partie seulement a été identifiée. Un de ces processus est l'activation d'une voie de détoxification cellulaire qui élimine les molécules toxiques, en particulier les carbonyles réactifs dérivés de l'oxydation des lipides, générés au cours du stress photo-oxydant [8].

Du β -cyclocitral à l'acide β -cyclocitrique

Le β -cyclocitral est un aldéhyde qui s'oxyde spontanément dans l'eau en un acide carboxylique, l'acide β -cyclocitrique (ou β -cyclogéranique, acide 2,2,6-triméthyl cyclohexène-1-carboxylique) [7] (figure 1). Cette oxydation, qui correspond à la conversion d'une molécule volatile liposoluble en une molécule plus soluble dans l'eau et peu volatile, se déroule également dans la plante : les concentrations en acide β -cyclocitrique sont en effet plus élevées que celles du β -cyclocitral (trois fois plus en conditions normales, dix fois plus sous stress) [9].

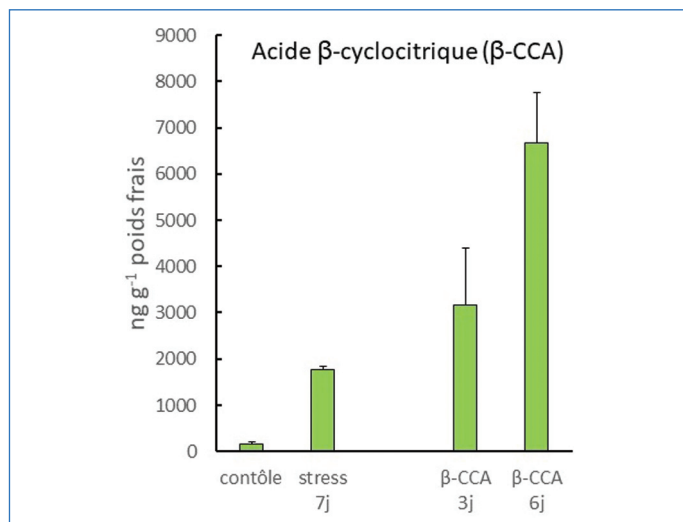


Figure 2 - La concentration foliaire en acide β -cyclocitrique augmente avec le stress hydrique (arrêt arrosage pendant sept jours) ou après arrosage de la plante avec une solution diluée (1,5 mM) d'acide β -cyclocitrique (concentration trois ou six jours après l'arrosage). Adapté de [9].



Figure 3 - L'acide β -cyclocitrique augmente la résistance des plantes à la sécheresse. Ici, des plants d'*Arabidopsis thaliana* dont l'arrosage a été arrêté pendant dix jours : à gauche, plante contrôle ; à droite, plante prétraitée avec l'acide β -cyclocitrique.

L'acide β -cyclocitrique est absorbé par les racines des plantes et est mobile dans la plante. L'arrosage de plantes avec une solution diluée d'acide β -cyclocitrique conduit ainsi à une accumulation de la molécule dans les feuilles (figure 2). De cette manière, il est possible de déclencher artificiellement les mécanismes de défense de détoxification cellulaire et de réponse au stress hydrique, rendant les plantes résistantes à la sécheresse : leurs structures cellulaires sont protégées, leur contenu en eau est maintenu et la production de biomasse est moins affectée par le stress [9] (figure 3).

L'acide β -cyclocitrique est donc un biostimulant capable de protéger les plantes contre la sécheresse. Nous pensons que cette molécule a un fort potentiel d'applications en agriculture, renforcé par un certain nombre d'avantages, ce qui nous a amené à déposer un brevet sur son utilisation [10]. C'est une molécule-signal naturelle qui est présente aussi bien chez les végétaux que chez les animaux. Elle est stable et peut être produite assez facilement avec un coût modéré par oxydation de son précurseur, le β -cyclocitral, dont les propriétés odorantes sont déjà utilisées dans l'industrie agroalimentaire.

(1) Stationnaire, incapable de se déplacer.

[1] P. Du Jardin, Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation, *Sci. Hortic.*, **2015**, 196, p. 3-14.

[2] O.I. Yakhin *et al.*, Biostimulants in plant science: a global perspective, *Front. Plant Sci.*, **2016**, 7, 2049.

[3] K. Apel, H. Hirt, Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **2004**, 55, p. 373-399.

[4] S. D'Alessandro, M. Havaux, Sensing β -carotene oxidation in photosystem II to master plant stress tolerance, *New Phytol.*, **2019**, 223, p. 1776-1783.

[5] C. Triantaphylides, M. Havaux, Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling, *Trends Plant Sci.*, **2009**, 14, p. 219-228.

[6] F. Ramel *et al.*, Carotenoid oxidation products are stress signals that mediate gene responses to singlet oxygen in plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **2012**, 109, p. 5535-5540.

[7] K. Tomita *et al.*, Characteristic oxidation behavior of β -cyclocitral from the cyanobacterium *Microcystis*, *Environ. Sci. Pollut. Res.*, **2016**, 23, p. 11998-12006.

[8] S. D'Alessandro *et al.*, Decoding β -cyclocitral-mediated retrograde signaling reveals the role of a detoxification response in plant tolerance to photooxidative stress, *Plant Cell*, **2018**, 30, p. 2495-2511.

[9] S. D'Alessandro *et al.*, The apocarotenoid β -cyclocitric acid elicits drought tolerance in plants, *iScience*, **2019**, 19, p. 461-473.

[10] S. D'Alessandro, M. Havaux, Use of β -cyclocitric acid or a salt thereof to enhance plant tolerance to drought stress, Brevet WO/2018/162449, **2018**.

Cette fiche a été réalisée par **Stefano D'ALESSANDRO**, chercheur postdoctoral, et **Michel HAVAUX**, directeur de recherche au CEA (michel.havaux@cea.fr), à l'Institut de Biosciences et de Biotechnologies d'Aix Marseille, UMR 7265 CNRS-CEA-Aix Marseille Université, CEA/Cadarache.

Les fiches « Un point sur » sont coordonnées par Jean-Pierre FOULON (jpfoulon@wanadoo.fr). Elles sont regroupées et en téléchargement libre sur www.lactualitechimique.org/spip.php?rubrique11.