

LE MONOXYDE D'AZOTE PRODUIT PAR LES ENZYMES DU MÉTABOLISME AZOTÉ.

par Christian Meyer¹

Le nitrate du sol est une des sources principales d'azote pour les plantes, et plus particulièrement pour les espèces cultivées. Après son absorption par les racines, le nitrate est tout d'abord réduit en nitrite par une enzyme cytosolique, la nitrate réductase (NR). Le nitrite, relativement toxique, s'accumule rarement au contraire du nitrate qui peut être stocké en quantités importantes par les plantes. Le nitrite est ensuite réduit dans les (chloro)plastides en ammonium par la nitrite réductase (NiR) qui utilise une part non négligeable de l'énergie photosynthétique pour cette réaction (il faut 6 électrons pour réduire une molécule de nitrite en ammonium).

Il a été montré récemment que la réduction du nitrate en ammonium par la NR et la NiR s'accompagnait de dégagement de N₂O (Smart et Bloom, 2001). De même on sait depuis longtemps que, chez le soja, l'activité de réduction du nitrate peut dans certaines conditions être liée à un dégagement de NO. En fait des travaux récents ont montré que la NR peut catalyser également *in vitro* la réduction du nitrite, produit de la réduction du nitrate par cette enzyme, en NO (Yamasaki et al., 1999). Le NO est une molécule signal importante pour les plantes et de nombreuses études ont mis ensuite en évidence que la NR était bien capable de produire du NO *in planta* (voir Wendehenne et al., 2001 ; Meyer et al., 2005 pour une synthèse). Une seule autre enzyme semble impliquée dans la production de NO chez les plantes : il s'agit d'une NO synthase homologue à une NO synthase d'escargot (Guo et al. 2003).

La NR est une enzyme dont l'activité est finement modulée par des mécanismes de phosphorylation/déphosphorylation. Nous avons ainsi exprimé chez *Nicotiana plumbaginifolia* une enzyme qui a perdu sa capacité à être inactivée par phosphorylation. Une émission très importante de NO a alors été observée à l'obscurité dans les feuilles et en conditions anoxiques dans les racines (Lea et al., 2004). Ceci démontre que l'activité NR est une des sources principales de production de NO (directement ou indirectement) chez les plantes. Il a d'ailleurs été observé par ailleurs que les racines de nombreuses plantes excrètent du nitrite et émettent du NO, en relation avec l'activité NR, en conditions d'anoxie. Ce mécanisme leur permettrait d'utiliser le nitrate comme substrat de respiration (régénération du pouvoir réducteur).

La production de NO par la NR semble donc liée à l'accumulation de nitrite dans les cellules, accumulation qui n'a normalement pas lieu et pourrait donc être le signal d'un stress. Ainsi dans des tabacs présentant une activité NiR très faible (antisens NiR), on constate une accumulation de nitrite et une forte émission de NO (15 fois plus à l'obscurité et 100 fois plus à la lumière que les plantes normales) ainsi qu'une réduction de la respiration (Morot-Gaudry-Talamain et al., 2002). De plus la nitration des résidus tyrosine augmente ainsi que l'accumulation des protéines 14-3-3 et des cyclophilines, protéines qui interviennent toutes dans la signalisation cellulaire et les situations de stress.

Il a également été décrit que le NO dérivé de l'activité de réduction des nitrites par la NR participe à la fermeture des stomates, phénomène très important pour la régulation de la fixation photosynthétique du CO₂. De façon plus générale, le NO semble avoir un rôle essentiel dans la

¹ Laboratoire de Nutrition Azotée des plantes, INRA Centre de Versailles, 78026 Versailles Cedex.
Courriel : meyer@versailles.inra.fr

régulation de la croissance et du développement des plantes. Ainsi le NO stimule-t-il la germination et la croissance foliaire alors qu'il semble inhiber la sénescence et la floraison (He et al., 2004).

Il est maintenant clair que la NR peut produire du NO (et plus généralement des oxydes d'azote) *in vivo*, et ce en quantités suffisantes pour en détecter l'émission. Par contre le rôle de ce NO dans la signalisation cellulaire reste à établir. De nombreux autres points restent à élucider, comme les mécanismes mis en œuvre par les plantes pour se soustraire à l'influence du NO_x présent en quantités de plus en plus importantes dans l'atmosphère.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) GUO F.Q., OKAMOTO M. et CRAWFORD N.M., 2003. – Identification of a nitric oxide synthase gene involved in hormonal signaling. *Science* **302**, 100-103.
- (2) HE Y. et al., 2004. – Nitric oxide represses the *Arabidopsis* floral transition. *Science* **305**, 1968-1971.
- (3) LEA U.S., TEN HOOPEN F., PROVAN F., KAISER W.M., MEYER C. et LILLO C., 2004. – Mutation of the regulatory phosphorylation site of tobacco nitrate reductase results in high nitrite excretion and NO emission from leaf and root tissue. *Planta* **219**, 59-65.
- (4) MEYER C., LEA U.S., PROVAN F., KAISER W.M. et LILLO C., 2005. – Is nitrate reductase a major player in the plant NO (nitric oxide) game ? *Photosynth Res.* sous presse
- (5) MOROT-GAUDRY-TALAMAIN Y., ROCKEL P., MOUREAUX T., QUILLERE I., LEYDECKER M.T., KAISER W.M. ET MOROT-GAUDRY J.F., 2002. – Nitrite accumulation and NO emission in relation to cellular signaling in NiR antisense tobacco. *Planta*, **215**, 708-715
- (6) SMART D.R. ET BLOOM A.J., 2001. – Wheat leaves emit nitrous oxide during nitrate assimilation. *Proc Natl Acad Sci USA*, **98**, 7875-7878
- (7) WENDEHENNE D., PUGIN A., KLESSIG D.F. et DURNER J., 2001. – Nitric oxide : comparative synthesis and signaling in animal and plant cells. *Trends Plant Sci.*, **6**, 177-183
- (8) YAMASAKI H., SAKIHAMA Y. et TAKAHASHI S., 1999. – An alternative pathway for nitric oxide production: New features of an old enzyme. *Trends Plant Sci.*, **4**, 128-129

(Reçu le 10 janvier 2005)