

Interférence de l'acide auxinique dans la croissance de la roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) au Gabon

*Alexis Nicaise LEPENGUE¹; André MULUWAY KALENDA¹ Georges AMARI²; Séverin AKE²; Justin YATTY KOUADIO³; Michel ZOUZOU²; Bertrand M'BATCHI¹

¹Laboratoire de Physiologie Végétale et Amélioration des plantes, Unité de recherche Agrobiologie, Université des Sciences et Techniques de Masuku (USTM); BP 067 Franceville, Gabon Tel/Fax : (00241) 67 77 36 / 07684362 / 06764738

²Laboratoire de Physiologie végétale, UFR Biosciences, Université de Cocody-Abidjan; 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire

³Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Abobo-Adjamé, 02 BP 801 Abidjan 02; Côte d'Ivoire

*Correspondant : Email: lepengue_nicaise@yahoo.fr

Mots clés. Roselle, Auxine, Graines, Induction, Inhibition, Croissance

Keywords: Mots clés. Roselle, Auxin, Seeds, Induction, Inhibition, Growth

1 SUMMARY:

La roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) est une plante maraîchère de grande consommation au Gabon. Elle y est notamment cultivée pour des besoins alimentaires et médicinaux. En raison de ces multiples usages, les productions de cette plante connaissent de nombreuses pénuries sur le marché local. Pour résoudre ce problème, des essais d'intensification des productions ont été envisagés par l'emploi de stimulateurs de croissance. La présente étude expérimente l'effet de l'auxine (AIA-3) par prétraitement des graines. Les résultats obtenus révèlent que les faibles concentrations d'AIA-3, inférieures à 10^{-6} M induisent des augmentations des taux de germination des graines, des croissances primaire et secondaire des tiges et des surfaces foliaires des plantes. Des teneurs élevées, supérieures à 10^{-5} M, abaissent au contraire les taux des 4 paramètres morphométriques précités. L'usage de l'AIA-3 à des concentrations faibles de 10^{-8} M peut donc être envisagé pour améliorer les productions de la roselle.

ABSTRACT:

Roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) is among the main market garden plant in Gabon, where it's used for medicinal and food needs. This resulted progressively in the scarcity of this vegetable on local market. The present study deals with the improvement of roselle by plant's growth induction through treatment with auxinic acid AIA-3 in green house conditions. So, seeds were treated by immersion in several concentration of auxinic acid. Results showed that the use of little concentration of AIA-3, lower than 10^{-6} M increased seed germination, longitudinal and diametric growth and leaf area percent. In contrary, higher concentrations of AIA-3 above 10^{-5} M decreased the morphometric parameter's levels growth. Hence, the use of little concentration around 10^{-8} M may be envisaged to improve the roselle production in Gabon.

2 INTRODUCTION

La roselle, aussi appelée oseille de Guinée (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) est une plante maraîchère de la famille des Malvaceae (Follin, 1975). Elle est principalement cultivée

pour des raisons alimentaires et thérapeutiques (Lépengué *et al.*, 2007). En alimentation, les feuilles de la roselle sont consommées comme légumes de cuisine, et les calices utilisés pour l'extraction du "jus d'oseille", une boisson rafraîchissante au goût acidulé, et fortement appréciée par les populations locales. En pharmacopée, les infusions de cette plante sont recommandées dans les traitements de scorbut, de cholestérol, de tension artérielle et de diverses infections microbiennes. La roselle renferme également d'autres propriétés médicinales : diurétique, purgative, sédative, digestive, antiseptique et cardiorégulatrice etc. (Chenu *et al.*, 1986). Aujourd'hui, les productions de cette plante ne parviennent plus à satisfaire la demande du marché gabonais, malgré la multiplication des parcelles de culture périurbaines (Lépengué *et al.*, 2010). L'absence d'un circuit de conservation des productions ne permet pas par ailleurs de valoriser les

excédents des récoltes précédentes, pour réduire les fréquentes ruptures de stock constatées. C'est pour répondre à cette préoccupation, que nous avons initié la présente étude. Elle a pour but d'améliorer les rendements de la roselle par l'intensification des productions unitaires des plantes, et/ou par le raccourcissement de leurs cycles végétatifs. Ces 2 événements peuvent être induits par diverses molécules stimulatrices de croissance végétale (Heller *et al.*, 2006). Dans ce travail, nous expérimentons l'effet de l'auxine (l'acide indo acétique, AIA3), une hormone inductrice potentielle de croissance végétale (Heller *et al.*, 2006). Une large gamme de concentrations a été testée afin de circonscrire les teneurs stimulatrices. Les paramètres morpho métriques mesurés sont la germination des graines, les croissances primaires et secondaires des tiges et la surface foliaire des plantes.

3 MATERIEL ET METHODES

3.1 Matériel

Le matériel végétal employé dans cette étude est la roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*, Malvaceae). Le cultivar à tiges rouges glabres et à feuilles vertes, codifié RV2 (Lépengué *et al.*, 2007) a été choisi pour sa grande valeur commerciale au Gabon (Lépengué *et al.*, 2008).

3.2 Méthodes

3.2.1 Mise en place de l'essai : Trois cent vingt graines de roselle (provenant du Département de Biologie de l'Université de Sciences et Techniques de Masuku (USTM), de bonne qualité morphologique ont été désinfectées par trempage pendant 5 minutes dans 1 litre d'hypochlorite de sodium 1 %, rincées 2 fois dans 5 litres d'eau distillée stérile, et desséchés entre 2 épaisseurs de papier buvard (Lépengué *et al.*, 2010). Elles ont ensuite été divisées en 8 lots de 40 graines et incubées chacun, dans un béccher contenant 500 ml des solutions d'acide auxinique (Acide indole 3-acétique; AIA-3) de concentrations variant entre 10^{-8} M et 10^{-1} M (Heller *et al.*, 2006). Un lot témoin de 40 graines a également été traité par le même procédé, mais en utilisant 500 ml d'eau distillée. Après 24 h d'incubation, les graines ont été ensemencées dans des boîtes de culture cylindriques contenant 1 dm³ de sol de texture argilo limoneuse, préalablement stérilisé 2 fois par autoclave pendant 30 minutes à 120 °C. Quatre graines de roselle ont été semées

par boîte de culture ; ce qui a correspondu à 10 boîtes par traitement, et à 90 unités pour l'ensemble de l'échantillonnage. Les préparations ont ensuite été transférées dans une serre métallique de dimensions 15 x 10 x 2,5 m³, recouverte d'un film de polyéthylène étanche et transparent, d'épaisseur 180 µm (Lépengué *et al.*, 2007). Les plantes ont quotidiennement été arrosées par 500 ml d'eau distillée (par pot de culture), jusqu'à la fin de l'expérimentation au 42^e jour.

3.2.2 Impact l'acide auxinique sur la germination des graines de roselle : Le nombre de graines germées dans chaque traitement a été déterminé après 48 h de culture, selon le protocole de Askri *et al.* (2007) et l'inhibition de germination (% Ig) calculée à partir de la formule suivante (Lépengué *et al.*, 2007):

$$\% Ig = \frac{Gt - Ge}{Ge} \times 100$$

(Equation [1])

où, Gt est le nombre de graines germées dans les 10 boîtes témoins ; et

Ge le nombre de graines germées dans les 10 boîtes d'un essai considéré.

3.2.3 Impact de l'auxine sur les croissances primaires et secondaires des plantes :

La hauteur des plantes de roselle (croissance primaire) a été mesurée au 42^e jour, à l'aide d'un décimètre (du sol à la première fourche foliaire), et leur diamètre (croissance secondaire) déterminée par l'emploi d'un pied à coulisse numérique (de marque Fisherbrand, $P \pm 0.01$ mm), au niveau du collet (Lépengué *et al.*, 2007). L'impact des traitements d'acide auxinique sur les 2 croissances (primaire et secondaire) a été déterminé comme précédemment, en tenant compte des moyennes des mesures essais et témoins [1].

3.2.4 Impact de l'auxine sur la croissance des surfaces foliaires des plantes de roselle :

La surface foliaire des plantes a été mesurée au 42^e jour, à l'aide d'un papier calque transparent de rapport 80 g/m². La technique utilisée consistait à

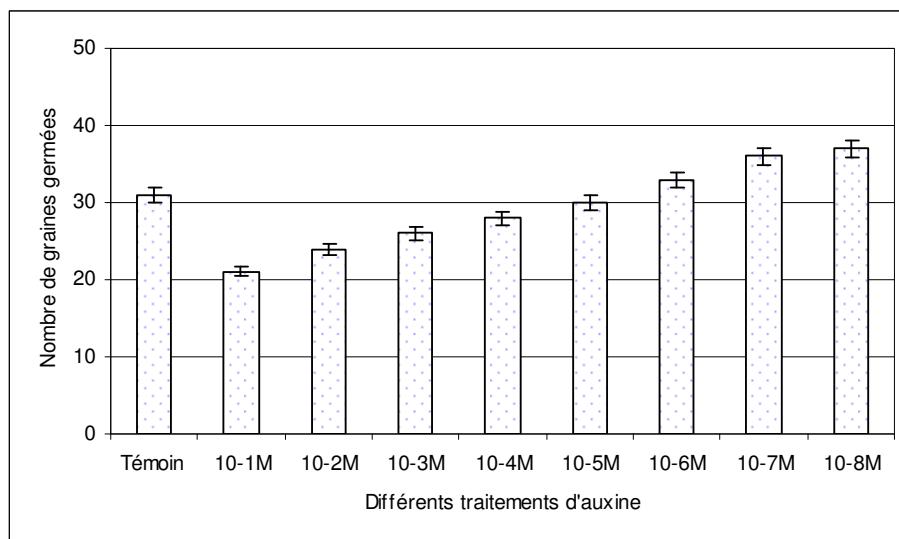
découper le papier aux dimensions de la feuille, et à déterminer à la balance (Ohaus Analytic 60), la masse des répliques sectionnées. Les surfaces foliaires ont ensuite été déduites par correspondance des masses (Lépengué *et al.*, 2007), et leurs variations calculées à partir des moyennes des valeurs essais et témoins, sur le modèle de l'équation [1].

3.2.5 Répétitions et analyses statistiques : Toutes les expériences de ce travail ont été répétées 3 fois et les résultats soumis à une analyse de variance, à un critère d'évaluation, au logiciel Statistica 6.0. Les moyennes des mesures ont été discriminées à l'aide des tests de comparaisons multiples de Newman-Keuls, au seuil de 5 %.

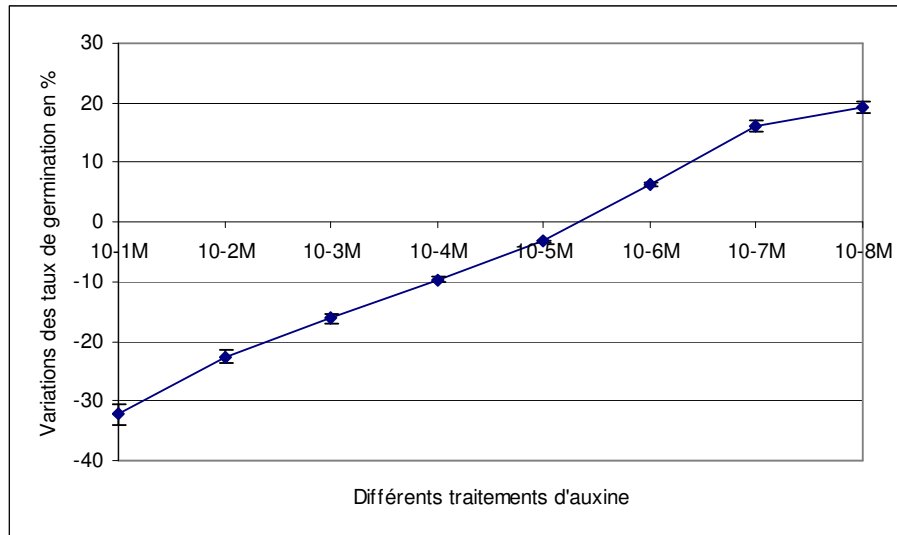
4 RESULTATS

4.1 Effet de l'acide auxinique sur la germination des graines de roselle : L'analyse des résultats de germination des graines de roselle

prétraitées à l'auxine a permis d'identifier 2 types de concentrations auxiniques, sur la base des effets produits (figure 1A et 1B).



A



B

Figure 1 : Effet de différentes concentrations d'auxine sur la germination des graines de roselle

A : Nombre de graines germées 48h après le traitement à l'auxine ;

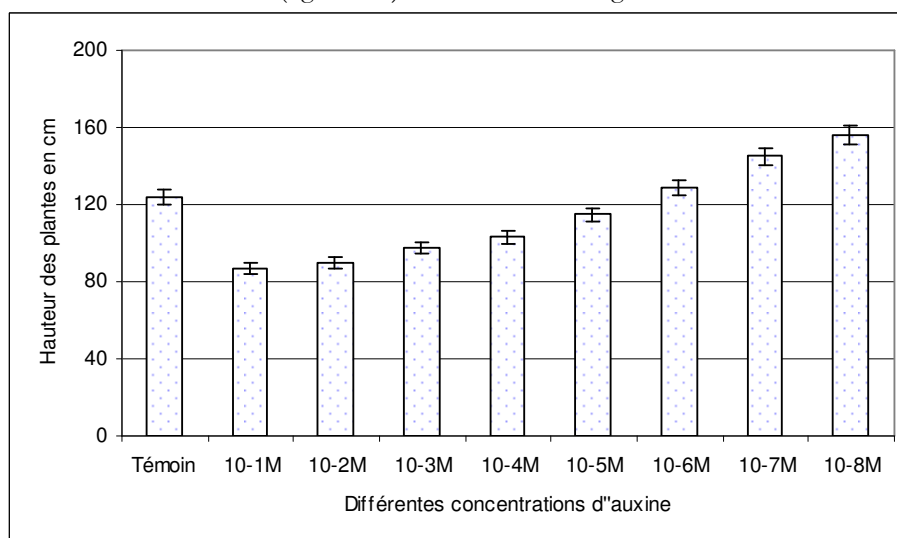
B : Pourcentage de germination des graines traitées par rapport aux témoins.

Le premier genre concerne les concentrations à effets positifs. Celles-ci varient entre $10^{-6}M$ et $10^{-8}M$, et se caractérisent par des augmentations des taux de germination des graines de roselle. Le second type correspond à des concentrations de valeur comprises entre $10^{-5}M$ et $10^{-1}M$ et se singularise par des inhibitions de germination des graines. Les stimulations de germination les plus fortes ont correspondu à des taux de croissance de 19,35%, et ont été notées à la concentration de $10^{-8}M$, alors que les diminutions les plus sévères, avec des valeurs de -32,26%, ont été enregistrées à la concentration de $10^{-1}M$ (figure 1B). L'étude de

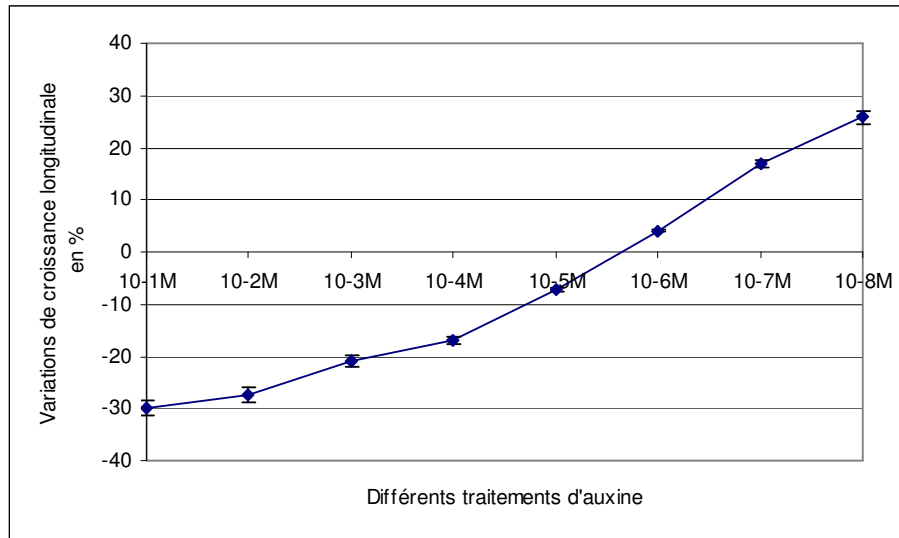
signification statistique a permis de repartir ce gradient en 3 paliers de concentrations : les concentrations élevées à inhibitions significatives ($10^{-1}M$ à $10^{-3}M$), les concentrations sans effets significatifs ($10^{-4}M$ à $10^{-6}M$) et les concentrations faibles à stimulations significatives ($10^{-7}M$ à $10^{-8}M$).

4.2 Effet de l'acide auxinique sur la croissance longitudinale des plantes de roselle :

Les données de l'impact des traitements des plantes de roselle à l'auxine ont été résumées aux figures 2A et 2B.



A



B

Figure 2 : Effet de différentes concentrations d'auxine sur la croissance longitudinale des plantes de roselle :

A : Hauteur des plantes 42 jours après le traitement à l'auxine ;

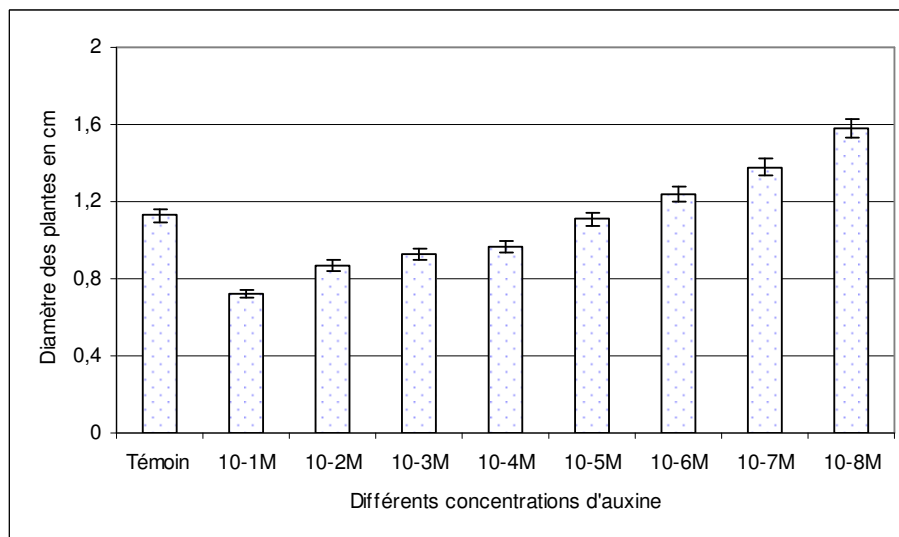
B : Pourcentage de croissance des plantes traitées par rapport aux témoins.

Leur examen a montré que cette hormone produisait 2 effets de croissance opposés sur les plantes la roselle : une réduction des hauteurs des plantes, pour des concentrations auxiniques comprises entre $10^{-4}M$ et $10^{-1}M$, et une élévation de cette mesure, pour les concentrations faibles, de valeur inférieure à $10^{-6}M$. Les meilleurs impacts de stimulation ont alors été notés à la concentration de $10^{-8}M$, avec des taux de croissance de 25,81%, et les effets de réduction les plus sévères (29,84%) enregistrés à la

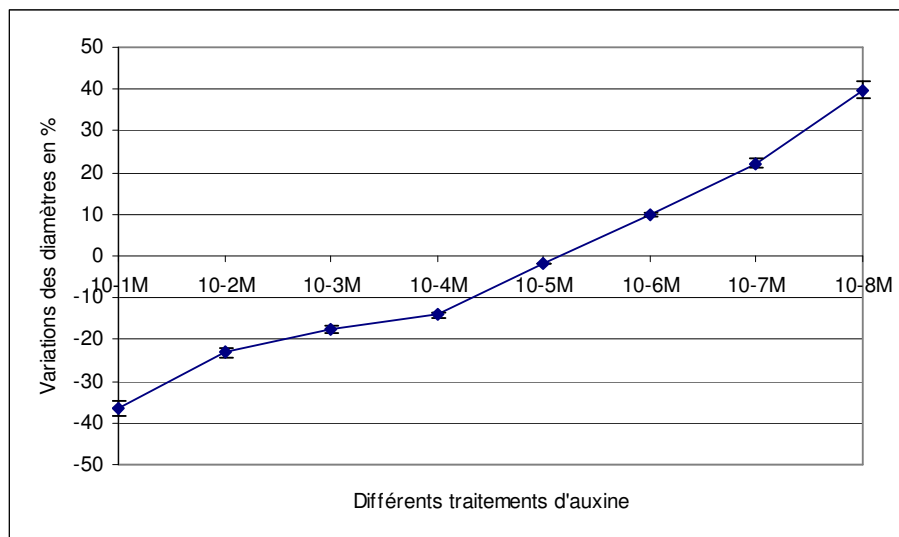
concentration de $10^{-1}M$ (figure 2B). Le traitement statistique a révélé que toutes ces variations de croissance étaient significatives, à l'exception de celles induites par l'intervalle de concentrations comprises entre $10^{-4}M$ et $10^{-6}M$.

4.3 Effet de l'acide auxinique sur la croissance diamétrale des plantes de roselle :

Le prétraitement des graines de roselle à l'auxine a donné les résultats de croissance diamétrale consignés aux figures 3A et 3B.



A



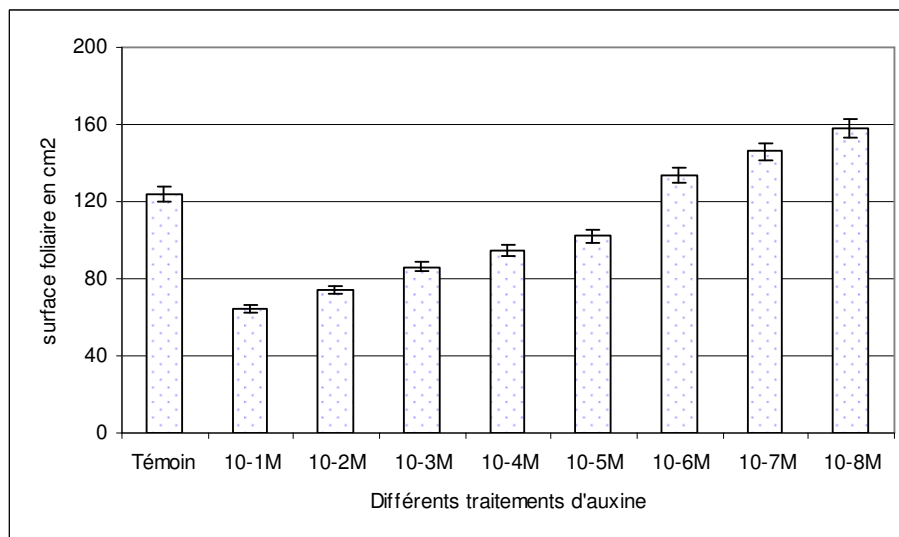
B

Figure 3 : Effet de différentes concentrations d'auxine sur la croissance diamétrale des plantes de roselle :
 A : Diamètre des plantes 42 jours après le traitement à l'auxine ;
 B : Pourcentage de croissance radiale des plantes traitées par rapport aux témoins.

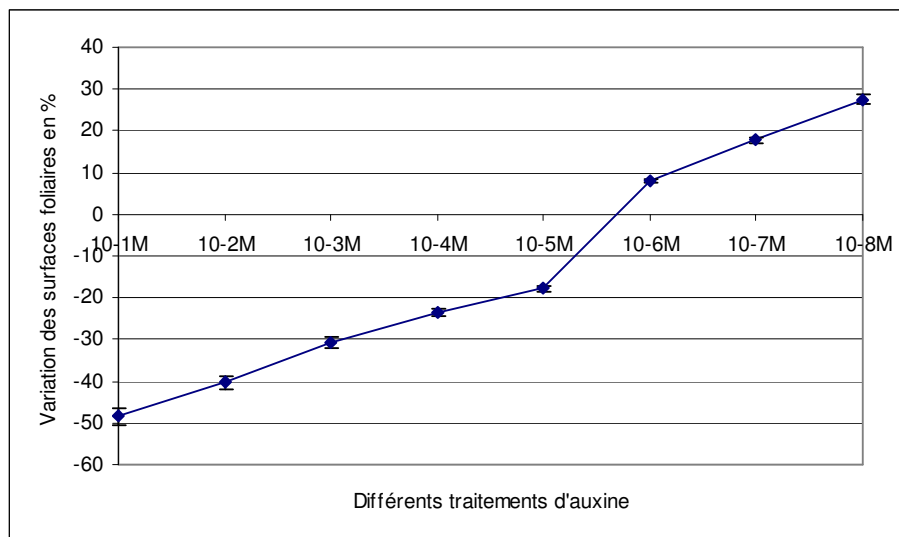
Leur analyse a montré que les plantes de roselle présentaient 2 réactions de croissance à ce traitement : une réduction de l'envergure des tiges pour les concentrations élevées, de valeurs supérieures à $10^{-5}M$, et une hausse de celle-ci pour des concentrations faibles, et de valeur inférieure à $10^{-6}M$. Les réductions diamétrales les plus accentuées (-36,28%), conduisant à des plantes chétives, ont été notées à la concentration de $10^{-1}M$, tandis que les hausses les plus importantes (39,82%), donnant des plantes vigoureuses ont été produites par les concentrations de $10^{-8}M$ (figure

3B). L'étude statistique a montré que tous ces effets positifs et négatifs étaient significatifs, à l'exception de ceux induits par les concentrations allant de $10^{-6}M$ à $10^{-4}M$.

4.4 Effet de l'acide auxinique sur la croissance des surfaces foliaires des plantes de roselle : Les données de surfaces foliaires des plantes de roselle traitées à l'auxine ont montré que ce paramètre morphologique variait en fonction des concentrations auxiniques utilisées (figure 4A et 4B).



A



B

Figure 4 : Effet de différentes concentrations d'auxine sur la croissance foliaire des plantes de roselle :

A : Surface foliaire des plantes 42 jours après le traitement à l'auxine ;

B : Pourcentage de croissance de surface foliaire des plantes traitées par rapport aux témoins.

Deux effets ont ainsi été relevés à savoir, la hausse des surfaces foliaires pour les plantes traitées aux concentrations de valeurs égales ou supérieures à 10^{-5} M, et la baisse de ces mesures, pour les valeurs équivalentes ou inférieures à 10^{-6} M. Les concentrations de 10^{-8} M et 10^{-1} M ont respectivement engendré les augmentations

(27,42%) et les diminutions (-48,39%) de surfaces foliaires les plus significatives (figure 4B). Les traitements statistiques ont montré que toutes les concentrations d'auxine utilisées ont induit des effets de variation significatifs, à l'exception de 10^{-6} M, 10^{-5} M et 10^{-4} M.

5 DISCUSSION

Les résultats de ce travail ont montré que l'auxine induisait des augmentations des taux de germination des graines de roselle, des croissances longitudinale et diamétrale des tiges et des surfaces foliaires de plantes de roselle, à des concentrations égales ou supérieures à 10^{-6} M. Aux teneurs inférieures à cette mesure l'hormone a plutôt provoqué la réduction de tous les paramètres morphométriques étudiés. Ces résultats montrent que l'utilisation des hormones doit respecter un certain nombre de critères biologiques et chimiques, pour éviter d'aboutir à des résultats catastrophiques. Des observations similaires ont été déjà rapportées par Musatenko *et al.* (1995) sur *Acer saccharinum*, Gray *et al.* (1998) sur *Arabidopsis thaliana* et Vissenberg *et al.* (2001) sur le tabac. Les travaux de Ali *et al.*, 2009) sur les cellules d'olivier ont également conduit aux mêmes conclusions. Les modes d'action de l'auxine sont aujourd'hui assez bien connus. Elle agit principalement par induction de l'élongation cellulaire des tissus végétaux (Zhao *et al.*, 2002 ; Heller *et al.*, 2006), en se liant à des récepteurs protéiques membranaires de types Protons-ATPases, régulatrices des

échanges ioniques inter membranaires. Cette fixation provoque un efflux de protons, contre une entrée de cations K^+ et des molécules d'eau, aboutissant à une acidification des cellules végétales devenues turgescentes. De telles conditions physiologiques détruisent les composés acidolabiles pariétaux et conduisent au ramollissement de la paroi qui se distend par l'effet de la pression de turgescence (Heller *et al.*, 2006). Cet impact engendre une extension plastique (donc irréversible) : c'est l'accroissement pariétal aboutissant à l'élongation cellulaire. Selon divers auteurs, c'est par ce type de mécanismes que l'auxine stimule la croissance végétale des plantes soumises à son action (Chen, 2001 ; Compani et Nick, 2005). Dans notre cas, même si des travaux physiologiques cellulaires n'ont pas été réalisés, il est possible (compte tenu de la non spécificité de l'action hormonale), que l'auxine procède de même pour stimuler les élongations cellulaires de la roselle, et aboutir aux augmentations des paramètres morphométriques observées.

La croissance diamétrale résulte quant à elle, d'un autre type de mécanisme physiologique : l'induction de la prolifération des méristèmes secondaires cambiaux Aloni *et al.*, 2006 ; Heller *et al.*, 2006). Dans ce procédé, l'auxine stimule la croissance des zones génératrices libéroligneuses. Cette action conduit à la différenciation des couches de xylème et de phloème et aboutit à l'épaississement des tiges (Dubrovsky *et al.*, 2000 ; Leitz, 2001). Des illustrations de ce phénomène sont rapportées par divers auteurs (Wareing et Phillips, 1981 ; Booker *et al.*, 2003).

La réduction des paramètres morphométriques de la roselle à des concentrations élevées (supérieures à 10^{-6} M) semble relever d'un problème de toxicité chimique, si l'on se réfère aux travaux de Baker et Weitzstein (2004) sur l'arachide ou de Staswick *et al.* (2005) sur le haricot. Cette toxicité pourrait

reposer sur 2 actions distinctes, qualifiées de directe et d'indirecte (Cline, 1996 ; Heller *et al.*, 2006). L'action directe serait liée à la destruction des pompes protéiques réceptrices par de trop fortes concentrations auxiniques. Ce phénomène conduirait à la désorganisation des transports intermembranaires, et provoquerait la mort des cellules (Hopkins, 2003 ; Heller *et al.*, 2006). L'action indirecte quant à elle, reposerait sur la sécrétion et l'accumulation de nouvelles hormones, notamment l'éthylène et les polyamines, dont la synthèse est induite par l'auxine (Coenen et Lomax, 1997 ; Tena et Renaudin, 1998). L'accumulation de ces différentes hormones aux mêmes sites cellulaires engendrerait des toxicités chimiques conduisant à la mort des cellules (Sandberg *et al.*, 1995).

6 CONCLUSION

L'acide auxinique (AIA-3) améliore la croissance de la roselle, à de faibles concentrations, comprises entre 10^{-6} M et 10^{-8} M. Il induit notamment l'augmentation des taux de germination des graines, des croissances primaire et secondaire des tiges, et des surfaces foliaires de la plante. Des teneurs supérieures à ces valeurs

réduisent tous ces paramètres morphologiques de croissance. L'acide auxinique (à de faibles doses) peut donc être préconisé dans les programmes d'amélioration de la roselle. Des travaux à venir réalisés en plein champ devraient permettre d'éprouver la reproductibilité des présents résultats en conditions naturelles.

7 BIBLIOGRAPHIE

- Ali A, Ahmad T, Akhtar N. and Hafiz I : 2009. Effect of different concentrations of auxins on *in vitro* rooting of olive cultivar 'moraiolo'. *Pak. J. Bot.* **41** (3): 1223-1231.
- Aloni R, Aloni E, Langhans M. and Ullrich C : 2006. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Ann. Bot.* **97** (5): 883-893
- Askri H, Rejeb S, Jebbari H., Nahdi H. and Rejeb MN : 2007. Effet du chlorure de sodium sur la germination des graines de trois variétés de pastèque (*Citrus lanatus* L.). *Science et changements planétaires/ Sécheresse* **18** (1) 51-55.
- Baker CM. and Wetzstein HY: 2004. Influence of auxin type and concentration on peanut somatic embryogenesis. *Pl. Cell Tissue Organ Cult.* **36** (3): 361-368.
- Booker J, Chatfield S. and Leyser O : 2003. Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell* **15**: 495-507.
- Campanoni P. and Nick P : 2005. Auxin-dependent cell division and cell elongation. 1-naphthaleneacetic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid activate different pathways. *Plant Physiology*, **137**: 939-948
- Chen JG : 2001. Dual auxin signalling pathways control cell elongation and division. *J. Plant Growth Regul.* **20**: 255-264.
- Chenu J, Ouvry P. and Lavergne R : 1986. Les plantes médicinales tropicales, tome 5. Edition Daren, Libreville, 102 p.
- Cline MG : 1996. Exogenous auxin effects on lateral bud outgrowth in decapitated shoots. *Annals of Botany* **78**: 255-266.
- Coenen C and Lomax TL : 1997. Auxin-cytokinin interactions in higher plants: old problems and new tools. *Trends in Plant Science* **2**: 351-356.
- Dubrovsky JG., Doerner PW, Colon-Carmona A. and Rost TL : 2000. Pericycle cell proliferation and lateral root and lateral root initiation in Arabidopsis. *Plant Physiology* **124**: 1648-1657.
- Follin JC : 1975. Spécificité parasitaire et variations du pouvoir pathogène de *Phytophthora parasitica* Dast., agent du chancre du collet de la roselle. *Cot. Fib. Trop.* **30** (3) : 321-326.

- Gray W.M., Ostin A., Sandberg G., Romano CP., and Estelle M. : 1998. High temperature promotes auxin mediated hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 95: 7197-7202.
- Heller R, Esnault R. and Lance C: 2006. Physiologie végétale. Développement. 6^e édition de l'Abrégé, Éditions Dunod, Paris, 294 p.
- Hopkins WG : 2003. Physiologie végétale. Edition de Boeck, Université de Bruxelles, Belgique, 532 p.
- Leitz MA : 2001. Vessel-element dimensions and frequency within the most current growth increment along the length of Eucalyptus globulus stems. *Trees Structure and Function* 15: 353–357.
- Lépengué AN, M'batchi B. and Aké S : 2007. Impact de *Phoma sabdariffae* Sacc. sur la croissance et la valeur marchande de la roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) au Gabon. *Rev. Ivoir. Sci. Technol.* 10 : 207-216.
- Lépengué AN, M'batchi B. and Aké S : 2008. Production, caractérisation et utilisation des composés toxiques de *Phoma sabdariffae* Sacc. dans la sélection des cultivars résistants de roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) au Gabon. *Agronomie Africaine* 20 (1) : 59-67.
- Lépengué AN, Mouaragadja I, M'batchi B. and Aké S : 2010. Essai d'amélioration des productions de la roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*, Malvaceae) par les traitements à la colchicine. Soumis à *African Journal of Sciences and Technology*.
- Musatenko LI, Berestetsky VA, Vedenicheva NP, Generalova VN, Martyn GI. and Sytnik KM : 1995. Phytohormones and structure of cells of *Acer saccharinum* seed embryo. *Biologia Plantarum* 37 (4): 553-559.
- Sandberg G, Sitbon F, Eklof S, Edlund A, Astot C, Blackwell J, Moritz T, Sundberg B. and Olsson O : 1995. Regulation of auxin and cytokinin turnover in plants. 15th International Conference on Plant Growth Substances. Program-Abstracts 015, Minneapolis, USA.
- Staswick PE, Serban B. and Rowe M : 2005. Characterization and rooting ability of indole-3-acetic acid conjugates formed during rooting of mung bean cuttings. *Pl. Physiol.* 91: 1080-1084.
- Tena G. and Renaudin JP : 1998. Cytosolic acidification but not auxin at physiological concentration is an activator of MAP kinases in tobacco cells. *The Plant Journal* 16 (2) : 173–182
- Vissenberg K, Feijo JA, Weisenseel A. and Verbelen J.P : 2001. Ions fluxes, auxin and the induction of elongation growth in *Nicotiana tabacum* cells. *Journal Experimental Botany* 52 (364) : 2161-2167.
- Wareing PF. and Phillips IDJ : 1981. The control of growth and differentiation in plants. 3rd edition, Pergamon Press, New York, USA.
- Zhao H, Hertel R, Ishikawa H. and Evans M.L : 2002. Species differences in ligand specificity of auxin-controlled elongation and auxin transport: comparing *Zea* and *Vigna*. *Planta* 216: 293–301.