



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET
POPULAIRE

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE DES SCIENCES ET DE LA TECHNOLOGIE D'ORAN -MOHAMED BOUDIAF

FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE

DEPARTEMENT DE BIOTECHNOLOGIE

Polycopie Pédagogique

Matière

BIOCHIMIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALE

Croissance et Développement

Destiné aux étudiants de M1 Biotechnologie et Valorisation des Plantes



Présenté par

Dr Khadidja SMAIL

Matière enseignée pendant les années universitaires

2020 /2021

2021 /2022

2022 /2023

Année Universitaire : 2023/2024

INTRODUCTION

La **physiologie végétale** est la science qui étudie le fonctionnement des organes et des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions. Elle se divise en deux grandes parties :

- **Nutrition et métabolisme** : qui se résument par
 - L'acquisition des éléments indispensables à la vie
 - La transformation de ces éléments et leur intégration dans la matière organique (dans la biomasse)
- **Croissance et développement** : représente l'ensemble des mécanismes pour le passage de l'état de vie ralentie à l'état reproducteur (cycle de développement).

Le présent polycopié intitulé « **BIOCHIMIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALE : Croissance et Développement** » constitue un support de cours destiné aux étudiants de **première Année Master** spécialité **Biotechnologie et Valorisation des Plantes**. Il vise à leur expliquer les mécanismes de la croissance et le développement des végétaux et les facteurs environnementaux et hormonaux qui les contrôlent.

Ce cours est divisé en quatre chapitres :

Chapitre 1 : Croissance et Développement

Chapitre 2 : Effet des facteurs externes sur la croissance et le développement

Chapitre 3 : Régulateurs de croissance (Phytohormones)

Chapitre 4 : Floraison et Virage floral

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE 1. Croissance et Développement

1. Croissance	1
1.1. Définition	1
1.2. Processus de la croissance (Aspect cytologique)	1
1.3. Formes de la croissance	2
1.3.1. Croissance primaire	2
1.3.2. Croissance secondaire	5
1.4. Mesure de la croissance	8
1.4.1. Critères utilisés	8
1.4.2. Valeurs utilisées	8
2. Différenciation	10
2.1. Définition	10
2.2. Caractéristiques de la différenciation	10
2.3. Différenciation, Organogenèse et Morphogenèse	10
3. Développement	12
3.1. Cycle de développement	12
3.2. Germination, dormance et viabilité des semences	13
3.3. Développement végétatif (feuilles, tiges et racines)	16
3.4. Floraison et développement reproducteur	16
3.5. Sénescence, maturité et mortalité des organes	17
3.5.1. Sénescence des feuilles	17
3.5.2. Sénescence des fleurs	18
3.5.3. Sénescence des fruits	18
3.5.4. Sénescence de la plante entière	18

CHAPITRE 2. Effet des facteurs externes sur la croissance et le développement

1. Introduction	19
2. Action de la température	19
2.1. Intensité	19
2.1.1. Optimum thermique	19
2.1.2. Températures basses (froid)	20
2.1.3. Températures élevées	21

2.1.4. Réponses au stress thermique	23
2.2. Durée (thermopériodicité)	24
3. Action de la lumière.....	26
3.1. Quantité.....	26
3.2. Qualité.....	27
3.3. Durée (photopériodicité)	30
3.4. Direction	31
3.4.1. Définition du phototropisme	31
3.4.2. Types du phototropisme	31
3.4.3. Mécanisme du phototropisme positif.....	32

CHAPITRE 3. Régulateurs de croissance (Phytohormones)

1. Introduction	34
2. Définition d'une phytohormone	34
3. Caractéristiques des phytohormones.....	34
4. Mécanismes liées à la signalisation hormonale	35
5. Types des phytohormones.....	36
5.1. Auxines (hormones de croissance)	37
5.1.1. Structure	38
5.1.2. Biosynthèse	38
5.1.3. Transport.....	40
5.1.4. Transduction du signal.....	41
5.1.5. Effets physiologiques	42
5.2. Cytokinines (régulateurs de la division cellulaire).....	43
5.2.1. Structure	43
5.2.2. Biosynthèse	44
5.2.3. Transport.....	46
5.2.4. Transduction du signal.....	46
5.2.5. Effets physiologiques	48
5.3. Gibbérellines	49
5.3.1. Structure	49
5.3.2. Biosynthèse	49
5.3.3. Transport.....	51
5.3.4. Transduction du signal.....	52

5.3.5.	Effets physiologiques	53
5.4.	Acide abscissique (ABA)	54
5.4.1.	Structure	54
5.4.2.	Biosynthèse	54
5.4.3.	Transport intracellulaire	56
5.4.4.	Transduction du signal.....	57
5.4.5.	Effets physiologiques	59
5.5.	Ethylène	59
5.5.1.	Structure	59
5.5.2.	Biosynthèse et transport	60
5.5.3.	Effets physiologiques	61

CHAPITRE 4. Floraison et Virage floral

1.	Introduction	63
2.	Passage de l'état végétatif à l'état reproducteur	63
1.1.	Virage floral	64
2.1.	Morphogénèse florale.....	65
3.	Mécanismes régulateurs de la floraison.....	69
3.1.	Notion de maturité florale	69
3.2.	Nutrition.....	69
3.3.	Température.....	69
3.3.1.	Vernalisation	69
3.3.2.	Hautes températures	72
3.4.	Photopériodisme.....	72
3.4.1.	Rappel sur le mécanisme.....	72
3.4.2.	Notion de minimum d'éclairement trophique.....	73
3.4.3.	Répartition des plantes selon leur besoin d'éclairement.....	73
3.4.4.	Induction photopériodique.....	74
	Références bibliographiques	76

Chapitre 1



Croissance et
Développement

1. Croissance

1.1. Définition

La croissance est l'augmentation continue de toutes les dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse. Elle représente toutes les modifications quantitatives irréversibles de la plante qui se produisent au cours du temps.

La croissance d'une plante entière (ou d'un couvert végétal) fait intervenir en fait deux phénomènes concomitants :

- La croissance en dimension de chacun des organes après leur initiation : c'est la croissance au sens strict ;
- La multiplication du nombre de ces organes : c'est la liaison avec le développement.

1.2. Processus de la croissance (Aspect cytologique)

La croissance végétale fait intervenir deux processus en ordre :

1- La mèresè : C'est une prolifération cellulaire qui consiste en une succession de divisions cellulaires ou mitoses, qui s'opèrent dans des régions localisées : les méristèmes (du grec : meristos - divisible).

2- L'auxèse : c'est une augmentation des dimensions des cellules. Elle peut être :

- **Isodiamétrique** : précise une croissance à diamètres égaux quel que soit la forme (circulaire, carrée ou rectangulaire), exemple du parenchyme de la feuille, de l'écorce ou des organes de réserve.
- **Radiale** : croissance en épaisseur. Ce phénomène présente chez les végétaux des caractères particuliers du fait de la présence de la paroi pectocellulosique.
- **Longitudinale (élongation)** : cas le plus général.

1.3. Formes de la croissance

Grâce aux méristèmes, la croissance d'une plante est en générale indéfinie (notion de taille adulte pour des organes). Une plante est soumise à deux types de croissance:

- La croissance primaire
- La croissance secondaire

1.3.1. Croissance primaire

La croissance primaire est l'élongation. Elle a lieu au niveau des méristèmes apicaux.

Le méristème primaire est un tissu végétal composé d'un groupe de cellules indifférenciées, à activité mitotique importante, responsables de la croissance en longueur indéfinie de la plante. Les méristèmes primaires apparaissent en premier au cours de l'embryogénèse, et donnent les tissus primaires.

▪ Croissance racinaire

Le système racinaire des végétaux présente la capacité de s'étendre dans le sol en réponse aux conditions du milieu. Plus le milieu est carencé ou pauvre en eau, plus le système racinaire se développe pour optimiser les surfaces d'échanges avec le sol.

Si l'on marque à l'encre de Chine des racines en cours de croissance, on peut mettre en évidence une zone située à l'extrémité des racines où a lieu leur élongation (Figure 1).

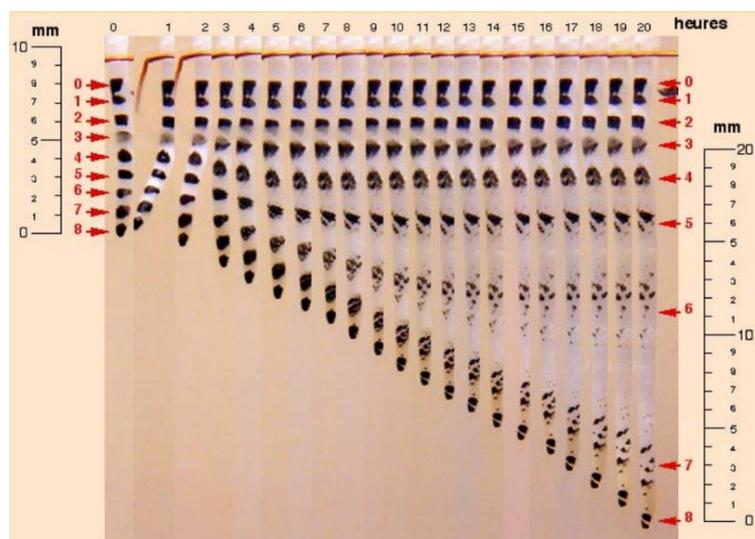


Figure 1. Reproduction d'une expérience de suivi de croissance racinaire réalisée par Von Sachs en 1882 (<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/racine/01-sachs.htm>)

L'observation au microscope de cette zone montre que l'élongation est due à l'allongement des cellules végétales et non à leur multiplication. En fait, à l'extrémité de chaque racine, on peut mettre en évidence trois zones cellulaires (Figure 2) :

Le méristème apical racinaire (MAR) : Il est constitué d'un amas de cellules embryonnaires indifférenciées de petite taille, isodiamétriques, de noyau sphérique, volumineux, très riche en chromatine, les vacuoles sont nombreuses et très petites et des plastes non différenciés (proplastes). C'est le siège d'une division cellulaire active et infinie.

La zone d'élongation cellulaire : L'allongement des cellules est dû à la pression de turgescence appliquée sur les parois végétales par la vacuole centrale qui se remplit d'eau. Durant ce processus, la paroi initialement formée de pectines s'enrichit en cellulose et se rigidifie.

La zone de différenciation cellulaire : On voit notamment se mettre en place les poils absorbants, cellules spécialisées dans l'absorption de l'eau et des sels minéraux.

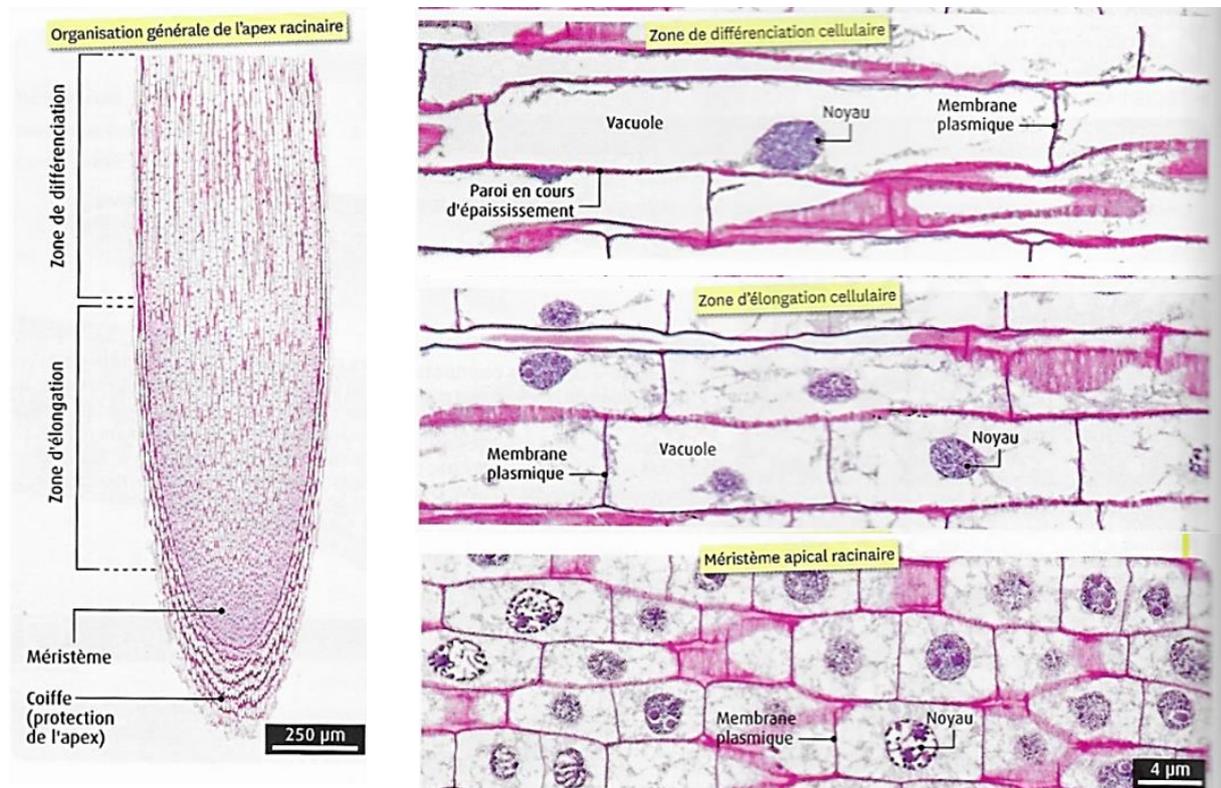


Figure 2. Apex d'une racine de blé observé au microscope optique

Le MAR élabore les tissus de la racine et la coiffe : il est uniquement histogène. Il ne produit pas d'organes latéraux et n'est donc pas organogène.

Les racines latérales se forment de manière endogène à quelque distance de l'apex à partir du péricycle. Le péricycle initie les ramifications de la racine. La structure et le fonctionnement des ramifications sont identiques à celui du méristème apical de la racine.

▪ **Croissance caulinaire**

Le méristème apical caulinaire (MAC) est responsable de l'édification de la partie aérienne en donnant les tiges, les feuilles, les bourgeons axillaires et les bourgeons floraux, il est donc histogène et organogène (Figure).

Par son fonctionnement, le MAC met en place directement les **méristèmes axillaires caulinaires**. Ils se trouvent au niveau des nœuds, du fait que lorsqu'un primordium foliaire est initié, y subsiste toujours des cellules méristématiques qui constituent ce méristème axillaire, de même structure et de même fonction que le MAC.

Il existe à la base de chaque nœud des **méristèmes intercalaires** d'origine primaire, particulièrement actifs chez les Poacées (riz, maïs, canne à sucre, bambou...). Leur fonctionnement simultané, en plus du MAC, contribue à une croissance importante des entre-nœuds de ces plantes, par ailleurs dépourvues de croissance secondaire.

D'organisation plus complexe que l'apex racinaire, l'apex caulinaire peut se définir en 3 secteurs :

1- La zone axiale (centrale) constitue le méristème d'attente (cellules-souches) et inclut :

- Zone apicale superficielle, la tunica constituée de 1 à 2 couches (L1 et L2) de cellules à division anticline (exclusivement pour L1, très préférentiellement pour L2)

- Zone apicale centrale, le corpus (L3) aux grandes cellules vacuolisées se divisant peu (idem centre quiescent) mais préférentiellement de manière péricline

2- Une zone latérale, entourant la zone axiale, la partie à droite correspond à l'apparition d'une feuille. On distingue des divisions péricleines (cloisons parallèles à la surface).

3- Une zone médullaire, un méristème aux mitoses peu fréquentes formant des files empilées de cellules à l'origine de la moelle centrale.

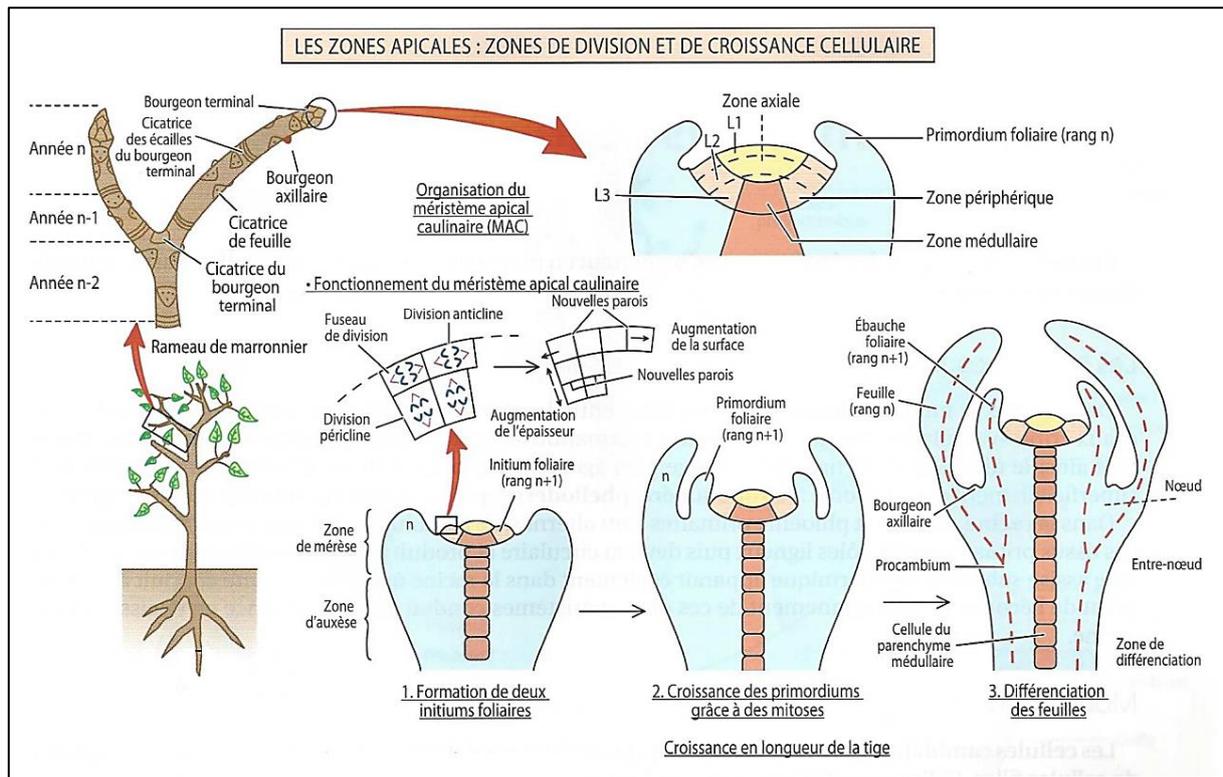


Figure 3. Méristèmes primaires et croissance en longueur de la tige (d'après SAINTPIERRE *et al.*, 2017)

1.3.2. Croissance secondaire

La croissance en épaisseur des tiges et des racines ou croissance secondaire est assurée par des méristèmes secondaires. On distingue : le **cambium** (ou assise libero-ligneuse) et le **phellogène** (ou assise subero-phellogénique) qui sont tous deux des méristèmes latéraux.

- **Le cambium**

L'origine du cambium est soit une cellule de *procambium localisée* entre le xylème et le phloème primaire soit la dé-différenciation de cellules de parenchyme. Au niveau

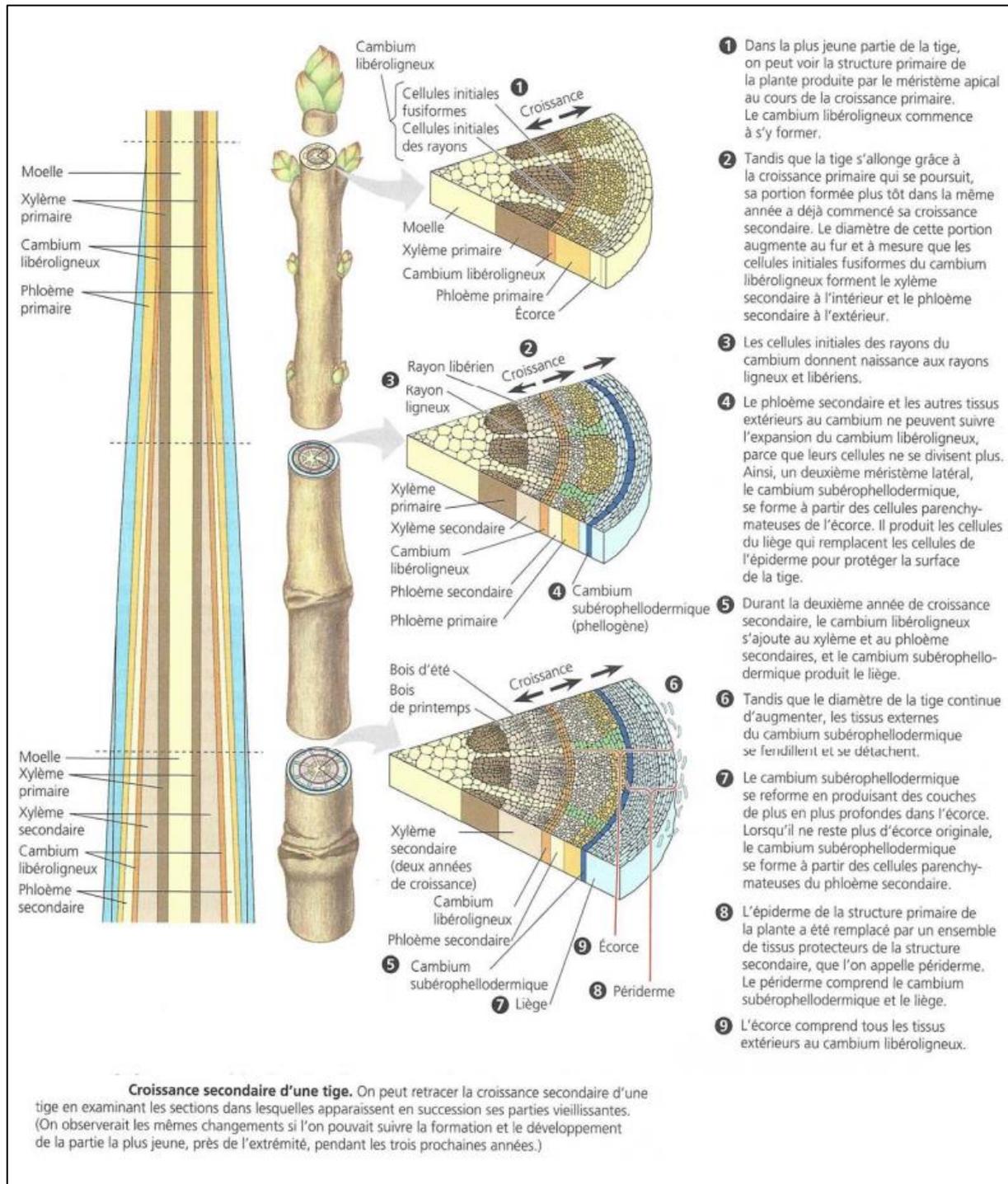
cellulaire, le cambium présente des points communs (paroi fine pectocellulosique ; cytoplasme dense, riche en ribosomes et en réticulum endoplasmique rugueux ; plastes peu différenciées) et des différences (vacuolisation importante, forme cellulaire non isodiamétrique) avec une cellule de méristème primaire.

A chaque division une initiale du cambium conserve le potentiel de la cellule mère à se à diviser et l'autre cellule devient soit une cellule de xylème soit une cellule de phloème. Les divisions sont périclinales c'est à dire parallèles à la surface de l'organe. A mesure que des couches de nouveaux tissus conducteurs s'ajoutent, le cambium s'éloigne du centre de l'organe en produisant du xylème secondaire (le bois) vers l'intérieur et du phloème secondaire (le liber) vers l'extérieur.

- **Le phellogène**

La formation de tissus conducteurs secondaires au centre de l'organe entraîne une augmentation du diamètre de l'organe dans cette région. Il en résulte une pression exercée sur l'épiderme qui ne peut pas grandir. Il va disparaître progressivement et va devoir donc être remplacé par un nouveau tissu de revêtement dit secondaire. Celui-ci est issu du fonctionnement du **phellogène**, méristème secondaire dont l'activité est plus tardive que celle du cambium. Il se divise aussi dans deux directions et les divisions sont périclinales comme pour le cambium.

Le phellogène provient soit de couches de cellules du parenchyme sous épiderme, soit de couches de cellules plus profondes du cortex parfois mais plus rarement de cellules du phloème. Il donne du **phelloderme** vers l'intérieur, tissu vivant de type parenchyme à paroi mince cellulosique. Vers l'extérieur il donne du **suber ou liège**, tissu dont les cellules vont dès leur apparition produire de la subérine dans leur paroi (composé hydrophobe). La paroi de ces cellules devient imperméable à l'eau et au gaz et les cellules finissent par mourir à la fin de leur différenciation. Elles sont repoussées vers l'extérieur par la formation de nouvelles couches de cellules produites par les divisions répétées du phellogène et vont se desquamer soit isolément soit en couches (rhytidome). Le phelloderme et le suber forment le périoderme, tissus protecteur (de revêtement) secondaire.



- 1 Dans la plus jeune partie de la tige, on peut voir la structure primaire de la plante produite par le méristème apical au cours de la croissance primaire. Le cambium libéroligneux commence à s'y former.
- 2 Tandis que la tige s'allonge grâce à la croissance primaire qui se poursuit, sa portion formée plus tôt dans la même année a déjà commencé sa croissance secondaire. Le diamètre de cette portion augmente au fur et à mesure que les cellules initiales fusiformes du cambium libéroligneux forment le xylème secondaire à l'intérieur et le phloème secondaire à l'extérieur.
- 3 Les cellules initiales des rayons du cambium donnent naissance aux rayons ligneux et libériens.
- 4 Le phloème secondaire et les autres tissus extérieurs au cambium ne peuvent suivre l'expansion du cambium libéroligneux, parce que leurs cellules ne se divisent plus. Ainsi, un deuxième méristème latéral, le cambium subérophello-dermique, se forme à partir des cellules parenchymateuses de l'écorce. Il produit les cellules du liège qui remplacent les cellules de l'épiderme pour protéger la surface de la tige.
- 5 Durant la deuxième année de croissance secondaire, le cambium libéroligneux s'ajoute au xylème et au phloème secondaires, et le cambium subérophello-dermique produit le liège.
- 6 Tandis que le diamètre de la tige continue d'augmenter, les tissus externes du cambium subérophello-dermique se fendent et se détachent.
- 7 Le cambium subérophello-dermique se reforme en produisant des couches de plus en plus profondes dans l'écorce. Lorsqu'il ne reste plus d'écorce originale, le cambium subérophello-dermique se forme à partir des cellules parenchymateuses du phloème secondaire.
- 8 L'épiderme de la structure primaire de la plante a été remplacé par un ensemble de tissus protecteurs de la structure secondaire, que l'on appelle péri-derme. Le péri-derme comprend le cambium subérophello-dermique et le liège.
- 9 L'écorce comprend tous les tissus extérieurs au cambium libéroligneux.

Figure 4. Croissance secondaire d'une tige (d'après RAVEN et al., 2007)

1.4. Mesure de la croissance

1.4.1. Critères utilisés

- **Dimensions géométriques** : c'est le premier critère auquel on peut penser en fonction des points suivants : longueurs, diamètre, surface et plus rarement le volume. De telles mesures s'effectuent par des procédés mécaniques, optiques ou photographiques.

- **Augmentation de masse** : elle est marquée par :

- La masse de matière fraîche.
- La masse de sèche.

Ces deux critères présentent tous deux des inconvénients d'où l'utilité d'utiliser un autre critère : la masse d'azote protéique NP, qui est le critère le plus près de la mesure idéale du processus physiologique ; mais il nécessite lui aussi la destruction de l'échantillon.

1.4.2. Valeurs utilisées

L'intensité de la croissance peut être mesurée par :

- **L'amplitude totale.**
- **La vitesse de croissance** : mesurée en cm ou mm / h ou j

La vitesse de croissance est très variable. Ex : bambou 60 cm/j, racines de maïs 48 mm/j.

La vitesse de croissance est donnée par la formule : $v = (dl / dT)$ (l est un paramètre choisi).

Le taux de croissance est donné par la formule : $R=V/Lo$ (Lo représente les dimensions initiales).

La courbe de croissance : son allure est sigmoïde. Cette courbe traduit une évolution de la plante (Figure 5).

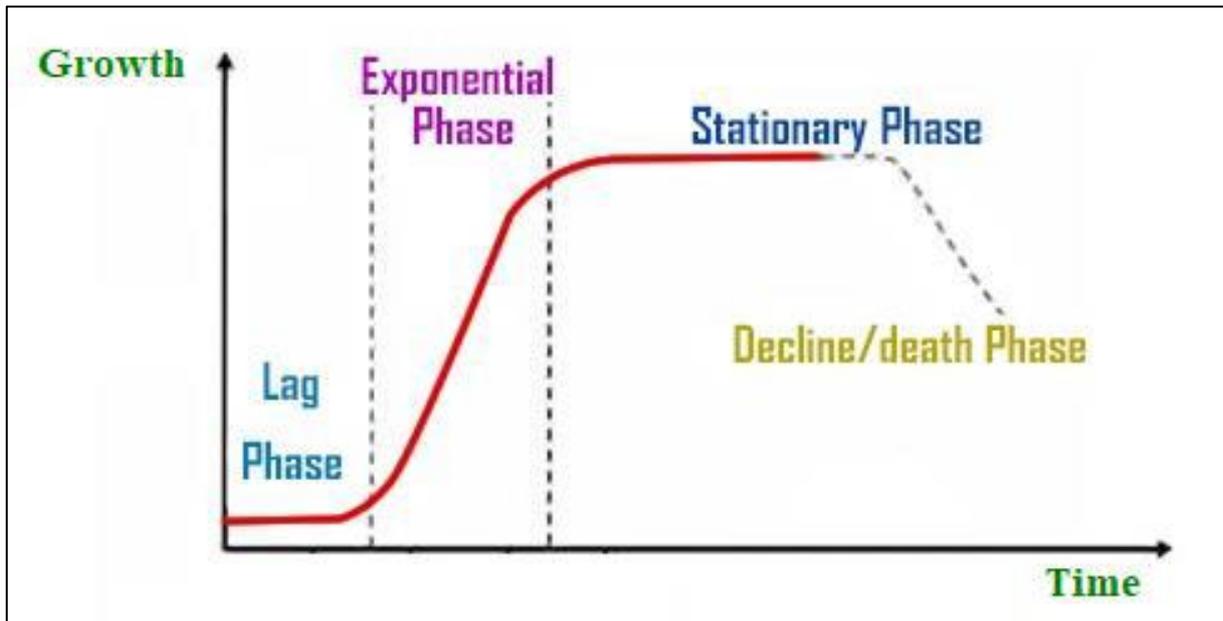


Figure 5. Courbe de croissance

On peut observer quatre phases distinctes :

- 1- La phase de latence.
 - 2- La phase accélérée (ou phase exponentielle) : V est proportionnelle à L , $R=$ constante.
 - 3- La phase linéaire : V est constante. Cette phase est parfois virtuelle, importante, ponctuelle.
 - 4- La phase de ralentissement : c'est une phase de sénescence.
- **L'intensité de la prolifération cellulaire** : par dénombrement des cellules en division.
 - **Le taux de croissance** : est la vitesse de croissance relative et taux d'assimilation nette de la feuille (masse de matière fraîche/unité de surface foliaire).

Rendement foliaire = T_r/T_a , Qui est plus important chez les plantes herbacées que chez les arbres, chez les plantes en C4 que chez plantes en C3 et plus élevé chez les arbres à feuilles caduques que chez les arbres résineux.

2. Différenciation

2.1. Définition

La différenciation est le processus qui permet aux cellules d'acquérir des caractères morphologiques et fonctionnels particuliers, différents suivant les tissus. Elle correspond à l'ensemble des transformations qualitatives progressives de la plante liée à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes.

La différenciation est le dernier processus impliqué dans le développement de la plante est, de loin, le plus complexe et le plus important ; à la fois pour l'individu lui-même et pour l'évolution de l'espèce.

2.2. Caractéristiques de la différenciation

- Le processus de différenciation est présent essentiellement chez les embryons et zones de croissance.
- Il reste très actif durant toute la vie de l'organisme végétal (alors que chez les animaux, la différenciation cellulaire est majoritairement cantonnée au début de la vie).
- Il est nettement réversible : Une cellule végétale mature et parfaitement différenciée en un type cellulaire donnée peut se dédifférencier après avoir déjà vécu un certain temps dans cet état de différenciation (comme les cellules du péricycle qui peuvent être à l'origine des racines secondaires).

2.3. Différenciation, Organogenèse et Morphogenèse

La différenciation cellulaire est moins marquée chez les végétaux que chez les animaux, où la spécialisation des organes est plus poussée. Elle porte surtout sur :

- La structure de la paroi (dépôt de cellulose, de lignine et de subérine, etc.),
- Le pouvoir de synthèse (tissus assimilateurs, sécréteurs et de réserve),
- L'acquisition de potentialités physiologiques nouvelles dont l'une des plus importantes est le virage floral (mise à fleur).

Les cellules issues de la prolifération des cellules méristématiques se transforment en tissus adultes. Au cours de cette transformation, les cellules acquièrent une forme, une structure et une physiologie caractéristiques de chaque sorte de tissu.

A partir des cellules méristématiques, la différenciation va généralement de pair avec un accroissement du volume cellulaire, une diminution du rapport nucléoplasmique, un développement important du vacuome, la modification (ou différenciation) des constituants cellulaires : différenciation des proplastes en plastes (Chloroplastes, Amyloplastes), différenciation de la paroi. Cette différenciation structurale constitue une adaptation physiologique à des fonctions définies : Conduction, Photosynthèse, Accumulation de réserves etc (Figure 6).

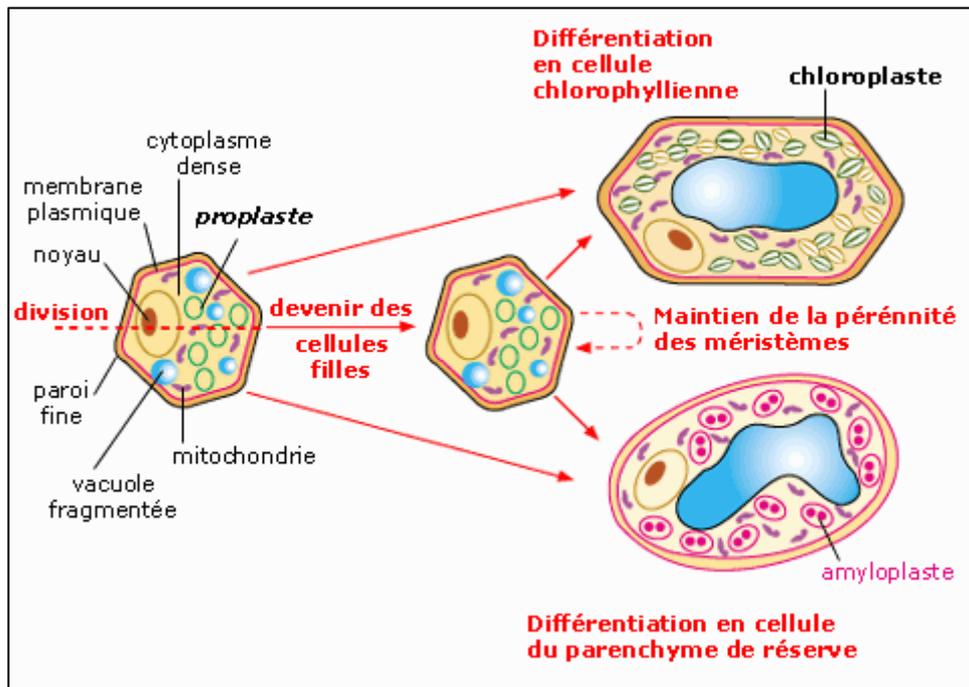


Figure 6. Différenciation d'une cellule d'un parenchyme
(<https://www.maxicours.com/se/cours/les-zones-de-croissance-meristematique/>)

Certaines cellules vont se différencier en poils absorbants (une cellule en un poil absorbant) ; d'autres vont constituer les vaisseaux conducteurs de sèves, cellules du parenchyme...etc. Des cellules peuvent se dédifférencier comme les cellules du péricycle qui peuvent être à l'origine des racines secondaires.

Deux cellules voisines peuvent se différencier en deux éléments cellulaires très dissemblables (une cellule stomatique et une cellule de sclérenchyme, par exemple), ce ne sont pas les mêmes gènes qui se sont exprimés dans les génomes de ces deux types de cellules.

L'activité méristématique joue un rôle important dans la différenciation des tissus et la formation des futurs organes de la plante. Cette différenciation conduit dans un organisme à l'élaboration de nouvelles structures ou morphogénèse ; laquelle s'exprime au niveau des tissus, c'est l'Histogenèse, ou au niveau des organes, c'est l'Organogenèse qui comprend la Rhizogenèse (Racines) et la Caulogenèse (Tiges). Les méristèmes primaires sont organogènes et histogènes, tandis que les méristèmes secondaires sont seulement histogènes.

Les racines se différencient en épiderme, cortex, endoderme, péricycle et stèle, avec des poils absorbants pour l'absorption de l'eau et des nutriments.

Le méristème caulinaire est responsable de l'édification de la partie aérienne de la plante, de lui, apparaissent des cellules qui en se multipliant et en se différenciant donneront les tiges, les feuilles, les bourgeons axillaires et les bourgeons floraux. Il est donc histogène et organogène de manière tout à fait répétitive et indéfinie, jusqu'à la mort de la plante. Les feuilles se différencient en épiderme, mésophylle (parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux), et tissus vasculaires (xylème et phloème). Les tiges se différencient en cortex, écorce, cambium et moelle, avec des tissus vasculaires pour le transport de l'eau et des nutriments. Les cellules méristématiques arrêtent leur prolifération et se différencient définitivement après l'induction florale et formation des tissus de la fleur.

3. Développement

3.1. Cycle de développement

Le développement représente l'ensemble des transformations qualitatives de la plante, liées à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes. Contrairement à la croissance, le développement est un phénomène repérable dans le temps. Il s'agit d'événements discrets qu'on peut observer à un instant donné : germination des graines suite à leur imbibition, émergence des plantules, initiation florale, maturité des graines, mort du végétal.

Comme pour la croissance, on distingue la phase de développement végétatif et la phase de développement reproducteur (figure 9). Durant la première phase et après la germination, la plante passe de l'état juvénile à un état où elle se ramifie et multiplie

ses organes végétatifs (feuilles, tiges, racines). La phase de développement reproducteur est marquée par la fabrication d'organes d'accumulation de la matière sèche.

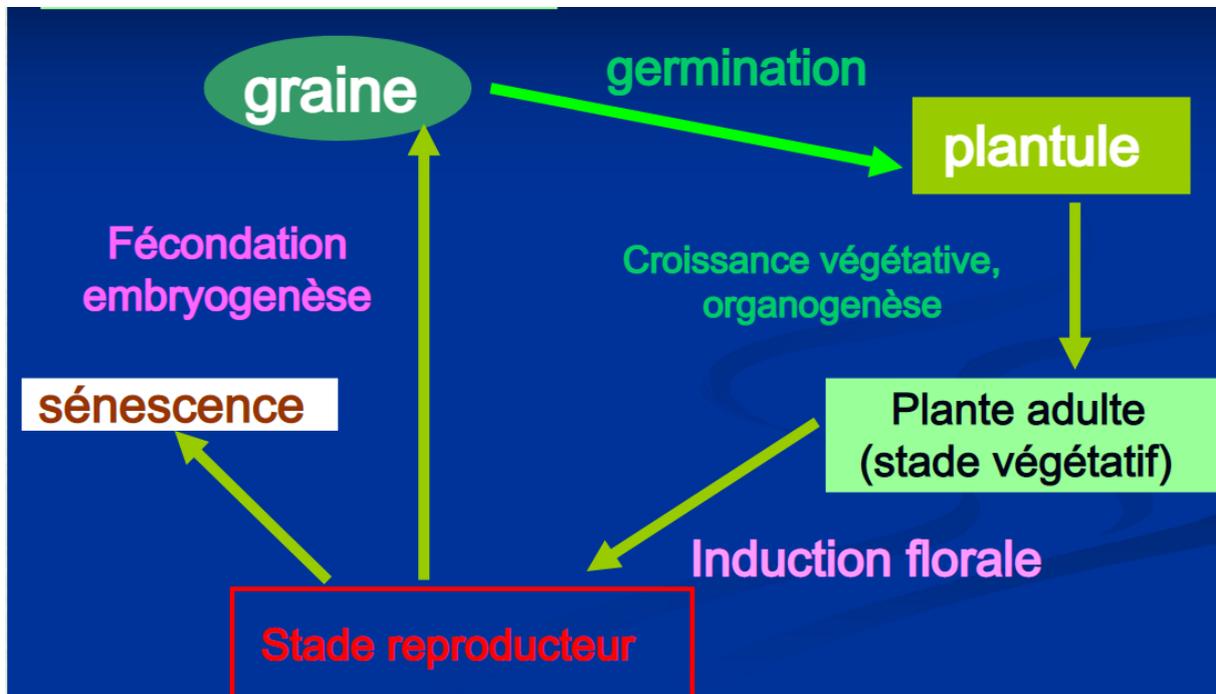


Figure 7. Cycle de développement chez une angiosperme

Le cycle de développement se termine par la mort de tous les organes chez les plantes annuelles, mais il est marqué par une succession d'états végétatif et reproducteur qui s'alternent chez les plantes pluriannuelles.

3.2. Germination, dormance et viabilité des semences

La graine est inactive du point de vue métabolique, la germination correspond au passage d'un état de vie ralentie à un état de vie active. Elle traduit le fait que lorsqu'une semence viable est placée dans des conditions adéquates de lumière, de température, d'oxygène et d'humidité, elle donne lieu à une plantule qui émerge de la surface du sol, ou de tout autre médium est utilisé dans les tests de germination.

Il existe trois phases de la germination (Figure 10) :

- Phase 1 : caractérisée par une absorption très rapide de l'eau. On parle d'imbibition. Cette phase dure quelques heures et permet l'hydratation des tissus.

- Phase 2 : c'est une phase de latence. La teneur en eau reste stable, il y a sortie de la radicule, remise en route du métabolisme et réparation de certains tissus.

- Phase 3 : reprise de l'absorption de l'eau. Il y a croissance de l'embryon et début de la dégradation des réserves et levée des semis.

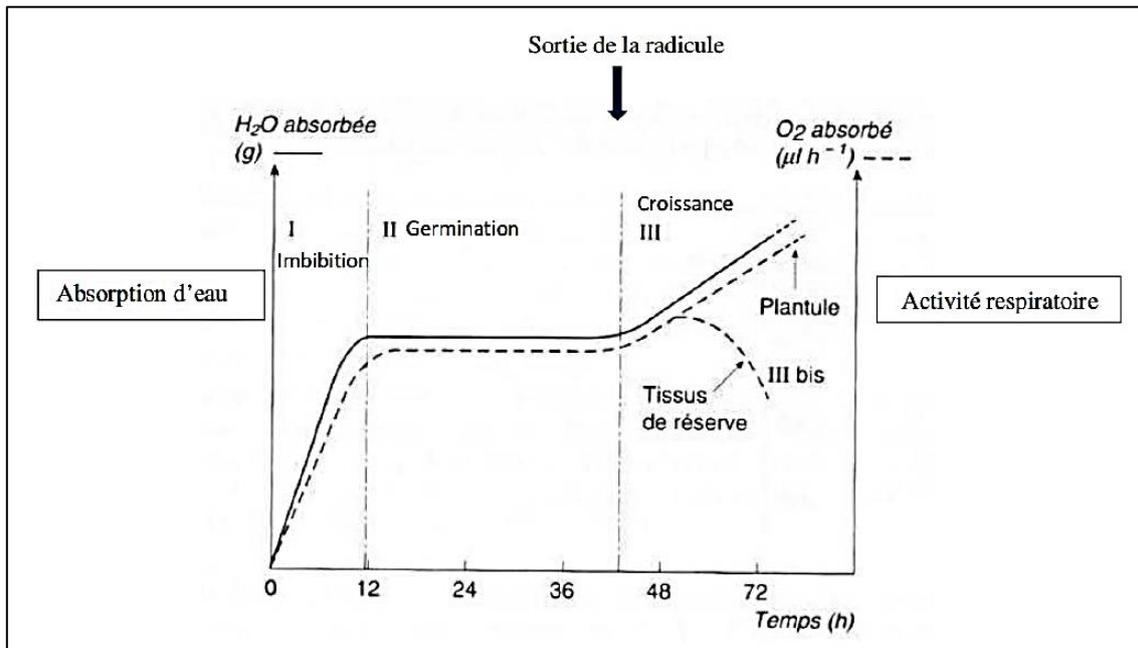


Figure 8. Courbe théorique d'imbibition d'une semence (d'après Côme, 1982).

On observe une grande variabilité de la faculté germinative des semences. La faculté germinative (ou pouvoir germinatif) est définie en % par le nombre de graines qui germent après une durée déterminée (généralement 7 jours pour beaucoup d'espèces) sur 100 graines mises à germer. Les différences de pouvoir germinatif peuvent être liées à des différences d'énergie germinative, de maturité physiologique, et de conditions de récolte et de conservation des semences.

Les processus métaboliques accompagnant la germination sont marqués par une activité enzymatique, respiratoire et hormonale accrue. Cette activité permet l'hydrolyse de l'amidon, des lipides et des protides en substances directement assimilables par l'embryon, comme les sucres, les acides gras et les acides aminés.

L'embryon fabrique différents types d'hormones qui sont transloquées dans l'endosperme ou dans les cotylédons, et qui jouent un rôle déterminant dans l'hydrolyse des réserves. Le rôle que joue l'acide gibbérellique dans la stimulation de

l'activité cc-amylase est bien connu chez les céréales et les légumineuses. L'activité hormonale peut entraîner la production de substances promotrices ou inhibitrices de la germination.

La dormance est un phénomène très répandu dans la nature mais difficile à définir avec précision. Si, en conditions adéquates de germination, une semence ne germe pas, elle est soit morte soit dormante. La semence est dite dormante si, après un traitement qui lève la dormance, la germination a lieu. Si la germination n'a pas lieu, on dira que la semence est morte. La mort d'une semence résulte du fait que son embryon est détérioré par un choc mécanique, thermique ou autre.

Il existe plusieurs types de dormance : la dormance vraie ou dormance embryonnaire et/ou tégumentaire, la dormance induite et la dormance forcée.

Dans le cas de la dormance due aux inhibitions tégumentaires, la germination a lieu si l'embryon est dénudé. On parle alors de graines dures ou de dureté tégumentaire. La dormance tégumentaire dépend de la nature des enveloppes et de la localisation des substances inhibitrices dans ces enveloppes.

Concernant la viabilité, une semence est dite viable si, une fois la dormance levée et les graines placées dans des conditions adéquates de germination, la germination est normale. Sinon la semence est dite morte. Il existe des tests de viabilité qui donnent des résultats fiables.

La dormance peut être levée par un traitement thermique adéquat en jouant sur l'alternance de températures, par l'exposition à la lumière, par un traitement mécanique, ou scarification, permettant d'enlever l'inhibition tégumentaire, et par des traitements chimiques. Toutes ces techniques ont de larges applications agronomiques.

Par ailleurs, la dormance revêt une signification écologique considérable dans la mesure où les plantes utilisent ce phénomène comme stratégie d'adaptation face à l'adversité de l'environnement.

3.3. Développement végétatif (feuilles, tiges et racines)

Le développement végétatif commence avec l'initiation des organes végétatifs primaires, à savoir les feuilles, les tiges et les racines.

L'initiation des feuilles se produit à partir de primordia foliaires, de petites excroissances en forme de bourgeon qui émergent sur les flancs de la tige.

Les tiges se forment à partir de l'apex caulinaire, situé à l'extrémité de la tige embryonnaire, qui produit des bourgeons axillaires donnant naissance à de nouvelles tiges ou branches.

Les racines se forment à partir de la radicule de l'embryon, qui se développe pour former la racine principale, tandis que des racines latérales se développent à partir de la racine principale

Il existe un parallélisme entre le rythme d'apparition des feuilles et des tiges et le rythme d'apparition des autres organes. En particulier, on a pu montrer chez l'orge qu'à la dynamique de tallage (production de tiges) et de ramification aérienne correspond une dynamique souterraine de branchage et de ramification du système racinaire.

3.4. Floraison et développement reproducteur

La floraison est le stade du cycle de vie des plantes où les fleurs se développent et s'épanouissent. Elle marque le début de la reproduction sexuée chez les plantes à fleurs. Elle commence par l'induction florale et l'initiation des organes reproducteurs.

Le premier signe visible de l'initiation florale est le changement morphologique de l'apex dont les primordia évoluent du stade rides simples au stade double ride. L'apparition des premières doubles rides marque le début du stade reproducteur. Cependant, les mécanismes qui interviennent dans la phase de transition du développement végétatif au développement reproducteur ne sont pas encore clairement élucidés.

Concernant l'écophysiologie de la floraison, l'induction florale fait intervenir différents mécanismes adaptatifs qui incluent :

- la levée de la dormance des bourgeons axillaires ;

- la réaction des plantes aux basses températures (vernalisation) ;
- la réaction des plantes au photopériodisme.

La réaction à la photopériode permet de distinguer les plantes de jours courts, les plantes de jours longs et les plantes indifférentes à la longueur du jour pour fleurir.

Par ailleurs, on peut induire la floraison par des traitements chimiques, notamment l'application d'hormones synthétiques dites de "maturation".

Ce stade de développement sera expliqué au 4ème chapitre (Floraison et Virage floral)

3.5. Sénescence, maturité et mortalité des organes

La sénescence des plantes fait référence à la phase de vieillissement naturel qui survient à la fin de leur cycle de vie. C'est un processus programmé génétiquement qui entraîne des changements physiologiques, morphologiques et biochimiques dans les tissus de la plante.

La sénescence peut concerner différentes parties de la plante, y compris les feuilles, les fleurs, les fruits et même toute la plante. Les phytohormones, telles que l'éthylène, jouent un rôle crucial dans la régulation de la sénescence des plantes. Il est important de noter que la sénescence n'est pas un processus de détérioration aléatoire, mais plutôt un mécanisme adaptatif qui permet aux plantes de réallouer efficacement leurs ressources et de maximiser leur succès reproducteur.

3.5.1. Sénescence des feuilles

Les feuilles sont souvent les premières parties de la plante à montrer des signes de sénescence. Cela peut se manifester par le jaunissement des feuilles, la perte de chlorophylle et la diminution de la photosynthèse. Ces changements sont souvent associés à une redistribution des ressources vers d'autres parties de la plante, comme les graines ou les bourgeons.

3.5.2. Sénescence des fleurs

Après la pollinisation et la fécondation, les fleurs peuvent entrer en sénescence. Cela peut conduire à la chute des pétales et à des changements dans la structure florale. La sénescence des fleurs est souvent liée à la formation et au développement des fruits.

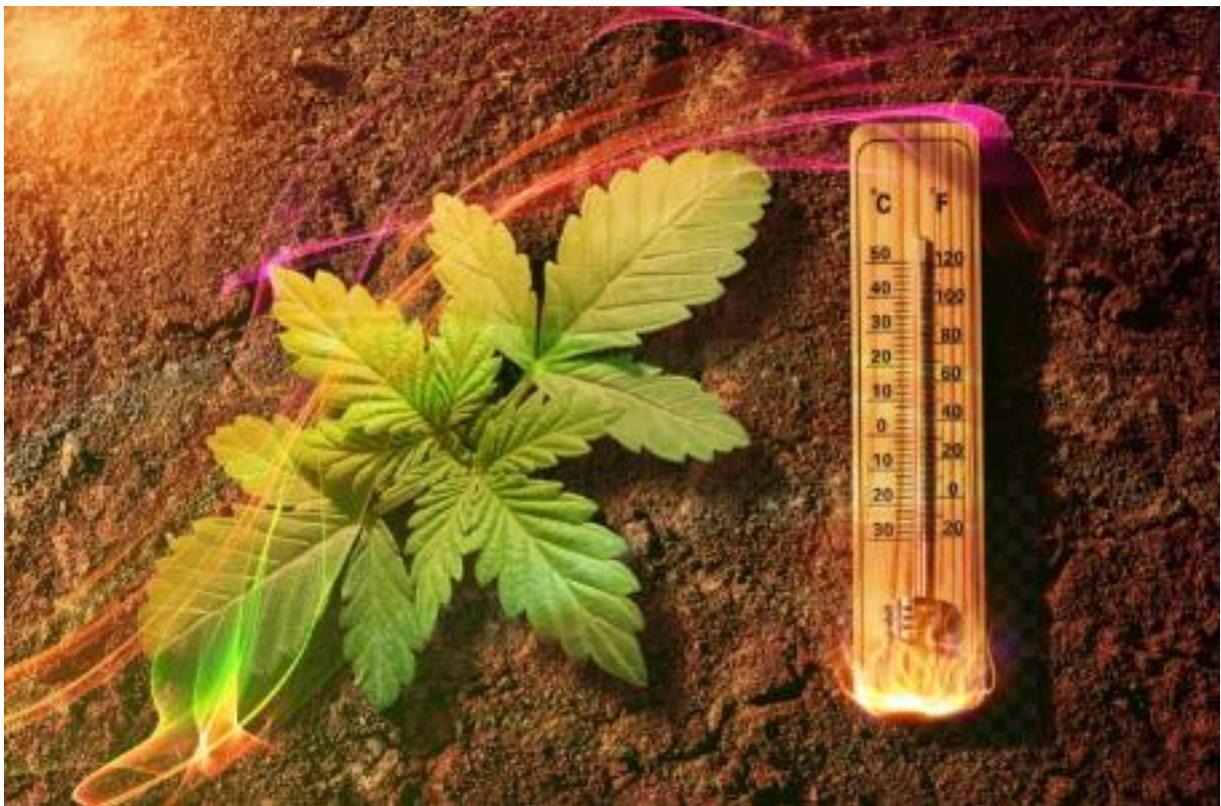
3.5.3. Sénescence des fruits

Les fruits peuvent également subir des changements pendant la sénescence. Ils peuvent mûrir davantage, changer de couleur et présenter des modifications dans la texture et le goût. La sénescence des fruits est souvent associée à la dispersion des graines, car les fruits mûrs sont plus susceptibles d'être consommés par les animaux qui dispersent les graines.

3.5.4. Sénescence de la plante entière

Après la production de graines et la dispersion, la plante elle-même peut entrer en sénescence. Cela peut impliquer le flétrissement et la dégradation des tissus, conduisant finalement à la mort de la plante.

Chapitre 2



Effet des facteurs externes
sur la croissance et le
développement

1. Introduction

Le développement d'une plante se fait selon des informations génétiques spécifiques, mais celui-ci est modulé par des facteurs externes (environnementaux et trophiques) et internes (phytohormones...). Dans cette partie du cours, on s'intéressera à l'action de deux facteurs environnementaux : la température et la lumière sur la croissance et le développement des végétaux.

2. Action de la température

La vie active des végétaux se situe généralement entre -5°C ou -10°C et $+45^{\circ}\text{C}$, mais des Conifères de Sibérie résistent aisément à -65°C , alors qu'inversement de certaines cactacées qui supportent des températures de 60°C .

Les effets de la température sur la croissance et le développement des plantes varie selon plusieurs facteurs, l'intensité, la durée de l'exposition, le taux d'augmentation ou de diminution notamment la tolérance spécifique de l'espèce, ainsi que d'autres conditions environnementales telles que l'humidité et la lumière.

2.1. Intensité

2.1.1. Optimum thermique

Chaque espèce végétale a une plage de température optimale dans laquelle elle se développe le mieux. Cette plage peut varier d'une espèce à une autre (Figure 9), mais généralement, elle se situe entre 20°C et 30°C pour de nombreuses plantes cultivées.

L'optimum thermique favorise une croissance et un développement optimaux des plantes en maximisant le taux de croissance, en stimulant la photosynthèse, la respiration, l'absorption des nutriments, en favorisant la floraison, la formation des fruits et des graines, en influençant la durée du cycle de vie et en améliorant la qualité des récoltes.

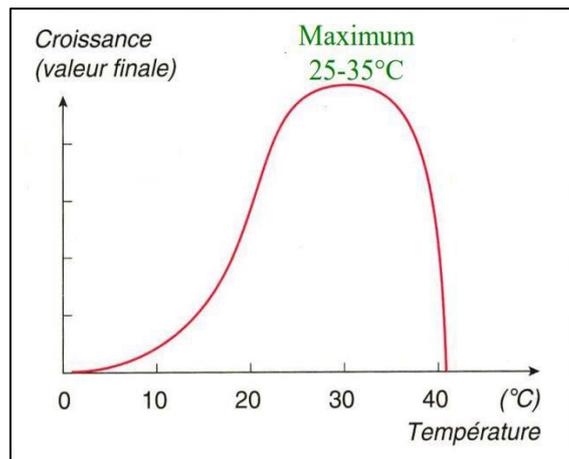


Figure 9. Action de la température sur la croissance (allure générale)

L'échelle des températures n'est qu'indicative, les différences étant importantes selon les espèces.

Des températures trop élevées ou trop basses peuvent compromettre ces processus et entraîner des problèmes de croissance et de rendement (stress thermique).

2.1.2. Températures basses (froid)

Les températures basses peuvent ralentir les processus métaboliques et enzymatiques essentiels à la croissance cellulaire des plantes. Cela peut entraîner une diminution de la photosynthèse (réduction de l'activité des enzymes impliquées dans la photosynthèse telles que la rubisco responsable de l'assimilation du CO₂), une réduction de l'absorption des nutriments, une inhibition de la division cellulaire, l'expansion cellulaire et la synthèse des protéines (Figure).

Les basses températures peuvent retarder le développement des plantes en affectant la transition entre les stades de croissance, tels que la germination, la floraison et la fructification. Cela peut prolonger la durée de vie de certaines phases de croissance.

Les plantes exposées à des températures basses peuvent présenter une morphologie modifiée. Par exemple, les feuilles peuvent se recroqueviller ou se décolorer (dégradation de la chlorophylle), les tiges peuvent devenir plus rigides et de taille réduite, et la croissance des racines peut être ralentie.

Les températures basses peuvent causer des dommages directs aux tissus et aux membranes cellulaires en provoquant la formation de cristaux de glace, ce qui entraîne la rupture des membranes suite à une perturbation dans la structure des lipides membranaire (fluidité) puis la fuite d'ions et de molécules à travers la membrane, perturbant ainsi le métabolisme cellulaire (perte de fonction cellulaire). Cela peut conduire à la nécrose tissulaire et à une diminution de la viabilité des tissus.

Le froid modifie les niveaux d'hormones végétales telles que les gibbérellines, les auxines, les cytokinines et l'acide abscissique. Ces changements hormonaux régulent divers processus physiologiques tels que la croissance, la dormance et la réponse au stress.

L'exposition à de basses températures (vernalisation) est particulièrement importante car elle lève la dormance des graines et stimule leur germination. Une méthode communément utilisée est la stratification qui consiste, selon les espèces, à exposer les graines imbibées à de faibles (généralement entre 2 et 5°C), fortes ou à une alternance de faibles et de fortes températures, avant de les incuber à des températures optimales de germination. Chez la tomate, 24h à 10°C suffisent pour lever la dormance primaire chez le génotype Moneymaker.

Pour certaines plantes, la vernalisation est nécessaire pour induire la floraison. Cela permet de surmonter la dormance des bourgeons et d'assurer une floraison optimale. Sans cette exposition au froid, ces plantes ne fleuriront pas ou fleuriront de manière retardée. Ce processus sera discuté en détail au 4^{ème} chapitre.

2.1.3. Températures élevées

Les températures élevées peuvent accélérer les processus métaboliques, mais au-delà d'une certaine limite (35°C environ), elles peuvent devenir nocives pour les plantes. Des températures élevées peuvent dénaturer les enzymes, perturber la structure des protéines et endommager les membranes cellulaires. Cela peut entraîner une diminution de la photosynthèse, une augmentation de la respiration et une accumulation de radicaux libres, ce qui peut endommager les cellules et compromettre la croissance et le développement des plantes (Figure 10).

L'augmentation de la respiration peut entraîner une perte excessive d'eau par transpiration et peut entraîner un stress hydrique et des dommages oxydatifs. En réponse au stress hydrique, les plantes ferment leurs stomates pour limiter la perte d'eau par transpiration. Cependant, cette fermeture des stomates limite également la prise de CO₂ nécessaire à la photosynthèse, ce qui réduit encore plus la croissance des plantes.

Les températures élevées peuvent entraîner la formation de feuilles déformées, réduites en taille, de densité stomatique réduite, ou présentant des bords brûlés, des tiges courbées ou des racines déformées. Ces déformations sont souvent causées par des dommages cellulaires dus à une chaleur excessive. Ces températures peuvent perturber le processus de floraison, entraînant une floraison prématurée ou retardée. Cela peut compromettre la production de fleurs et de fruits, réduisant ainsi la qualité et la quantité des récoltes.

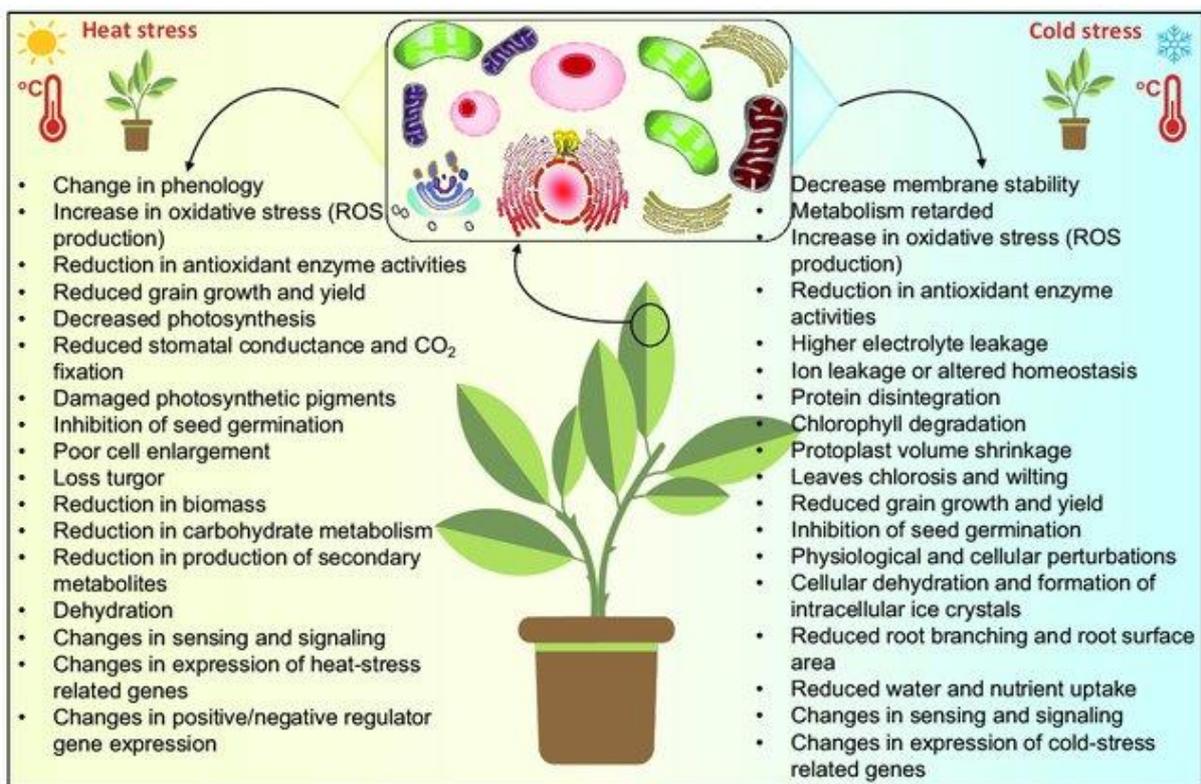


Figure 10. Vue d'ensemble de l'impact du stress thermique sur les processus morphologiques, physiologiques, biochimiques, moléculaires et cellulaires des plantes (d'après Raza et al., 2022)

2.1.4. Réponses au stress thermique

Les mécanismes de réponse au stress thermique chez les plantes sont multiples et complexes, couvrant divers aspects :

Morphologiques : Les plantes peuvent modifier leur croissance, leur développement et leur structure morphologique en réponse au stress thermique. Par exemple, elles peuvent réduire leur croissance aérienne pour favoriser le développement des racines, ce qui améliore l'absorption d'eau et de nutriments ou développer des structures spéciales, comme des poils ou des cuticules épaisses, pour réduire l'exposition aux températures extrêmes.

Physiologiques : Les plantes ajustent leur physiologie pour maintenir leur homéostasie interne face aux fluctuations de température. Cela peut inclure la régulation de l'ouverture des stomates pour limiter la perte d'eau par transpiration ou l'accumulation de solutés compatibles pour protéger les protéines et les membranes cellulaires.

Biochimiques : Les plantes synthétisent des métabolites spécialisés, tels que les protéines de choc thermique (HSP), les osmorégulateurs et les antioxydants, pour protéger les cellules contre les dommages causés par le stress thermique et maintenir leur fonctionnement optimal.

Moléculaires : Les plantes activent des réseaux de signalisation moléculaire complexes en réponse au stress thermique, impliquant notamment des hormones végétales telles que l'acide abscissique (ABA), l'éthylène et le salicylate de méthyle, ainsi que des facteurs de transcription et des protéines kinases.

Cellulaires : Les cellules végétales subissent des modifications dans leur structure et leur fonction en réponse au stress thermique, telles que des changements dans la composition des membranes cellulaires pour maintenir leur fluidité et leur intégrité et la production de métabolites protecteurs comme les antioxydants pour contrer les dommages oxydatifs et la formation de cristaux de glace.

La mélatonine, une hormone qui peut améliorer la tolérance des plantes au stress thermique en agissant comme un antioxydant et en régulant divers processus physiologiques, biochimiques, morphologiques, cellulaires et moléculaires (Figure 11).

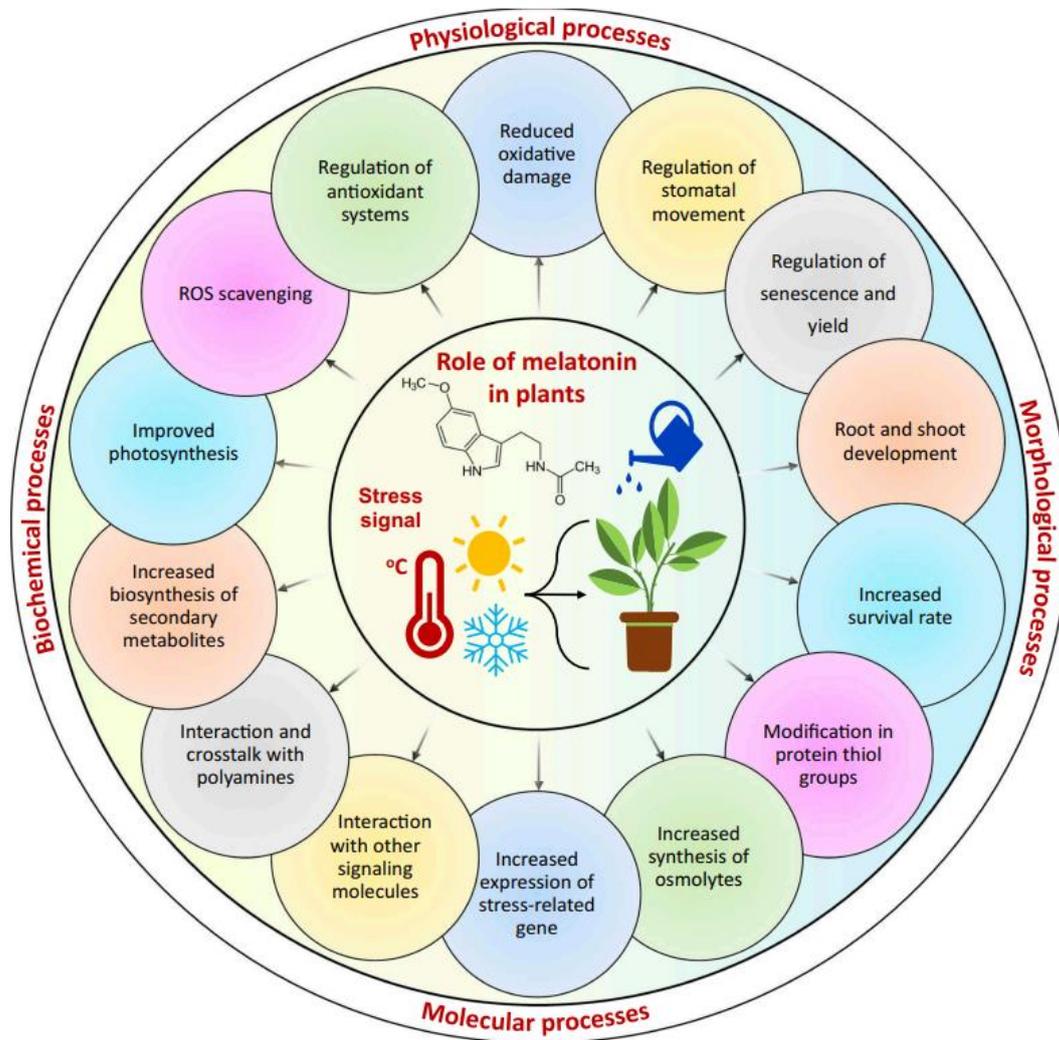


Figure 11. Un aperçu du rôle bénéfique de la mélatonine chez les plantes sous stress thermique (d'après Raza et al., 2022)

2.2. Durée (thermopériodicité)

Les plantes ont ainsi la capacité de détecter et de répondre aux variations de température, régulant des processus biologiques vitaux tels que la germination des graines, la floraison et la tubérisation.

Le thermopériodisme est un terme créé par le physiologiste WENT en 1944, pour désigner la sensibilité des végétaux à la thermopériodicité journalière (entre le jour et la nuit), annuelle (entre les saisons) et les réactions qu'elles entraînent.

L'alternance des températures au cours de l'année est un facteur essentiel du rythme annuel de croissance et intervient indirectement comme une cause déterminante dans le changement d'états physiologiques de la plante.

La thermopériodicité journalière joue un rôle important dans la vie de la plante, le refroidissement nocturne entraîne une amélioration de sa croissance (Figure 12) et un développement important des racines mais il n'est bénéfique que s'il est associé à une faible intensité lumineuse. Cette faveur s'explique par le fait qu'elle provoque un ralentissement des activités foliaires au profit des activités racinaires. Ceci est convenable dans la mesure où les enzymes ne réagissent pas toutes de la même façon à la température et ont des optimums thermiques différents.

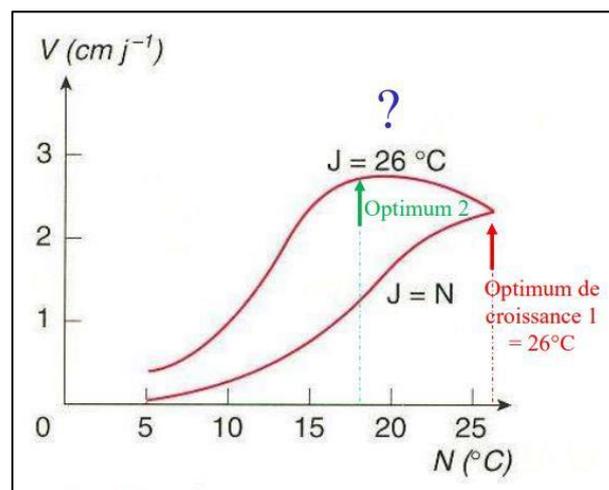


Figure 12. Effet de la thermopériodicité sur la croissance de la tomate (expérience de Went 1944)

J et N : températures de jour et de nuit,

V : vitesse de croissance.

Par exemple, la croissance optimale de la tomate nécessite 8 heures d'éclairage à 26°C suivies de 16 heures d'obscurité à 17-18°C, favorisant une activité enzymatique maximale pendant la journée et un écoulement efficace des produits métaboliques pendant la nuit (Figure 12).

3. Action de la lumière

Les plantes ont besoin de lumière pour croître et se développer de façon optimale, mais les quatre différents aspects de la lumière, soient la **quantité** (l'intensité), la **qualité** (la couleur ou à la longueur d'onde), la **durée** (photopériodicité) et la **direction**, ont également un impact majeur sur la croissance. Cette influence est appelée **Photomorphogenèse**.

Dans des conditions normales, une plante reçoit de la lumière du soleil ; la quantité, la qualité, la direction et la durée dépendent beaucoup de la saison, de l'heure du jour, de l'emplacement géographique et des conditions météo... L'effet de chacun des aspects sur la croissance et le développement des plantes sera expliqué plus loin.

3.1. Quantité

Les plantes utilisent la lumière comme source d'énergie pour la photosynthèse. Le taux de ce processus dépend grandement de la quantité (intensité) de lumière (mesurée en lux). Un taux maximum de photosynthèse est lié au point de saturation lumineuse, lorsque ce point est atteint, l'intensité de la lumière ne fait pas augmenter le taux de photosynthèse et la courbe du taux de photosynthèse cesse d'augmenter.

Les végétaux qui poussent en plein soleil sont dites plantes de soleil ex : tomate, épinard, tournesol. Les plantes qui ne tolèrent pas le plein soleil sont dites plantes d'ombre ex : sceau de Salomon,

En l'absence de lumière (ou à très faible éclaircissement), une plante qui dispose de réserves suffisantes, poursuit sa croissance mais change totalement d'aspect et de structure : elle s'étirole.

L'étiollement définit l'ensemble des symptômes qui affectent le végétal privé de lumière. C'est ce qu'on observe sur une Pomme de terre « germée » dans une cave, ou sur une plantule de Haricot cultivée dans les mêmes conditions (Figure 13). Ce phénomène se caractérise par plusieurs symptômes en plus de l'absence de la photosynthèse, et diminution de poids :

1- Allongement spectaculaire des tiges (entre-nœuds) chez les mono et les dicotylédones.

2- Inhibition de la croissance des limbes de feuilles de Dicotylédones contrairement à celles des monocotylédones qui s'allongent.

3- Jaunissement des feuilles à cause de la disparition des chlorophylles (chlorose).

4- Réduction de la rhizogenèse.

L'étiollement ne peut se prolonger au-delà de l'épuisement des réserves et conduit à une mort par inanition. En présence d'une lumière faible, ces effets se maintiennent mais se réduisent progressivement aux intensités croissantes (les différents organes ou les parties d'organes ne réagissent pas de façon identique).



Figure 13. Symptômes du phénomène de l'étiollement chez des plantules d'haricot

3.2. Qualité

La qualité de la lumière fait référence à la couleur ou à la longueur d'onde. Le soleil émet des longueurs d'onde entre 10 et 2800 nm (97 % de la répartition spectrale totale). Elles se divisent en trois domaines : rayonnement ultraviolet (10-380 nm), rayonnement visible (380-780 nm) et rayonnement infrarouge (780-2800 nm).

L'énergie la plus élevée correspond aux longueurs d'onde les plus faibles ; le rayonnement ultraviolet a une énergie plus élevée que le rayonnement infrarouge. Les humains voient des longueurs d'onde se situant entre 380-780 nm (rayonnement visible). Le rayonnement visible se divise en : violet (380-430 nm), bleu (430-500 nm), vert (500-570 nm), jaune (570-590 nm), orange (590-630 nm) et rouge (630-680 nm).

La photosynthèse se produit entre 400-700 nm; cet intervalle est appelé RAP (Rayonnement Actif Photosynthétique). La chlorophylle, le pigment vert responsable de l'absorption du RAP, a deux pointes d'absorption : la lumière bleue et la lumière rouge.

Les longueurs d'ondes (λ) agissent directement sur les paramètres de la croissance (à distinguer de l'action sur la photosynthèse). En général, différentes couleurs ont différents effets sur les plantes :

- **Lumière ultraviolette** : Elle cause des dommages à l'ADN, réduit le taux de photosynthèse, réduit la floraison et la pollinisation, et affecte le développement des semences. La lumière UVA peut causer l'allongement des plantes.
- **Lumière bleue** : Elle correspond à l'une des pointes d'absorption ; ainsi, le processus photosynthétique est plus efficace lorsqu'il y a de la lumière bleue. La lumière bleue est responsable de la croissance végétative et de la croissance des feuilles, et elle est importante pour les semis et les jeunes plants parce qu'elle réduit l'étirement.
- **Lumière rouge** : Il s'agit de l'autre pointe d'absorption de la lumière par les feuilles. Cette lumière est importante dans la régulation de la floraison et de la production de fruits. Elle aide aussi à augmenter le diamètre des tiges et favorise leurs ramifications.

Lumière rouge sombre (lointain) 730 nm : Elle peut causer l'allongement des plantes et déclencher la floraison chez les plantes de jours longs. L'allongement des plantes est observé dans la nature lorsque des plantes sont ombragées par leurs voisines : les plantes ombragées reçoivent un ratio de lumière rouge lointaine plus élevé et tendent à s'étioler pour atteindre plus de lumière. Dans une serre, cela peut

devenir un problème avec les plantes ombragées par les corbeilles suspendues ou plantées trop à proximité les unes des autres.

Lumière rouge clair (660 nm) : Elle inhibe la croissance des tiges et favorise celle des feuilles. Permet la germination des graines à photosensibilité positive (cas de la majorité des graines comme celles de la laitue).

Les réponses des plantes à la lumière dépendent de molécules appelées les photorécepteurs, qui sont répartis en deux classes : les phytochromes et les récepteurs sensibles à la lumière bleue (cryptochromes et phototropines). Différentes réponses peuvent être obtenues à partir soit du même photorécepteur soit de photorécepteurs différents.

Les photorécepteurs sensibles à la lumière bleue contrôlent l'élongation de l'hypocotyle, l'ouverture des stomates et le phototropisme.

Le Phytochrome existe sous deux formes interconvertibles : la forme active (Pfr) et la forme inactive (Pr). La forme Pr (rouge) est convertie en forme Pfr (rouge lointain) par l'absorption de lumière rouge (660 nm), tandis que la forme Pfr peut être convertie en forme Pr par l'absorption de lumière rouge lointain (730 nm) (Figure 14 et 15).

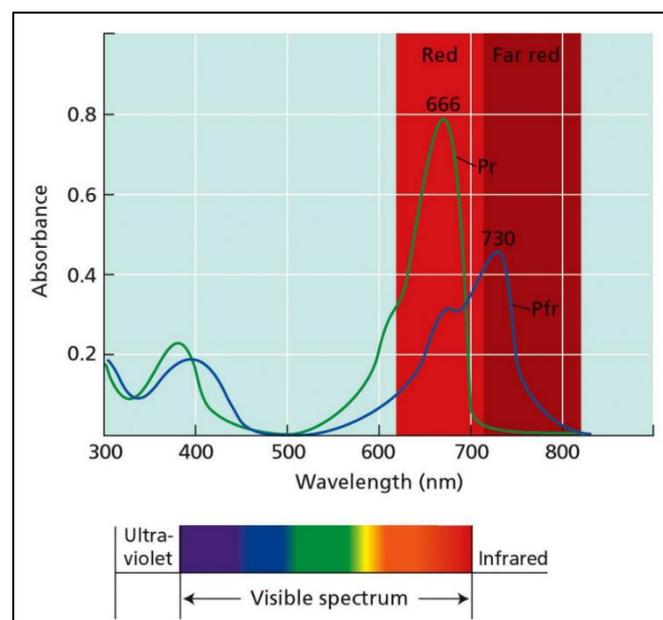


Figure 14. Spectre d'absorption des formes active (Pfr) et inactive (Pr) du phytochrome (D'après Vierstra et Quail, 1983)

En fonction de leur forme, les phytochromes régulent l'expression de gènes spécifiques impliqués dans les processus de croissance et développement tels que la germination des graines, la croissance des tiges, la floraison, la photopériodicité et la photomorphogénèse.

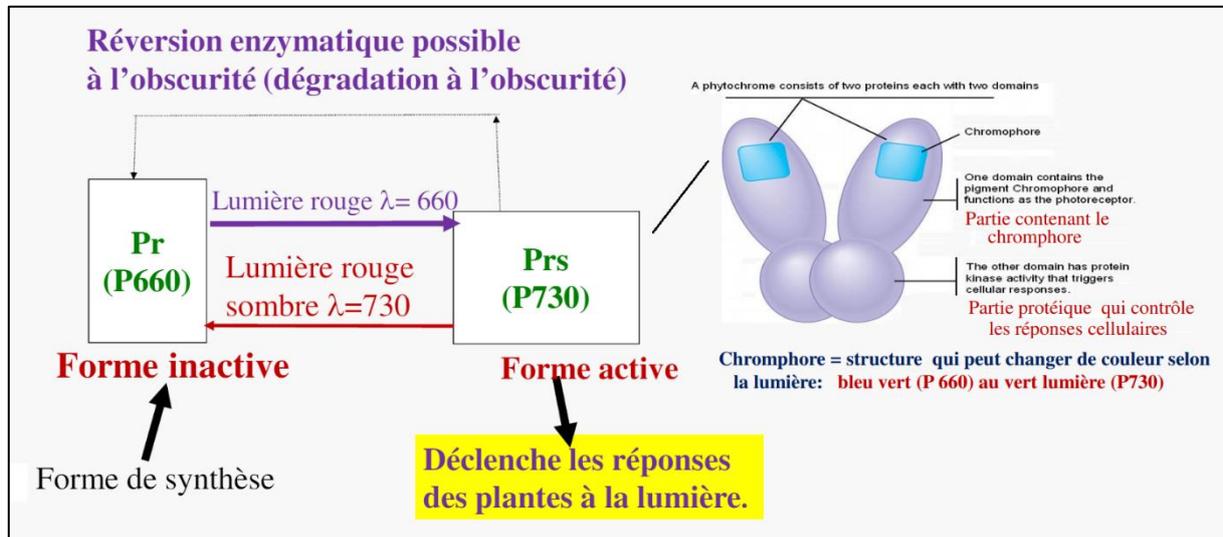


Figure 15. Structure et Photoconversion du phytochrome

3.3. Durée (photopériodicité)

La photopériodicité ou photopériodisme est l'alternance de périodes lumineuses et de périodes obscures pendant les saisons et ou entre jour et nuit.

L'alternance de périodes lumineuses et de périodes obscures est fondamentale pour la mise à fleurs de nombreuses plantes supérieures, pour l'apparition ou la disparition de certaines dormances. Les plantes peuvent être divisées en trois catégories en fonction de la durée du jour (nombre d'heures de lumière par jour) requise pour que la floraison soit déclenchée :

Plantes de jours courts : Ces plantes fleurissent seulement lorsque la durée du jour est plus courte que la nuit. Elles fleurissent tôt au printemps ou en automne. Lorsque la durée du jour dépasse un point critique, ces plantes arrêtent de fleurir et tombent en croissance végétative. Le riz domestiqué, *Oryza sativa*, représente un organisme typique étudié pour ce genre de plantes.

Plantes de jours longs : Ces plantes fleurissent lorsque la durée du jour est plus longue que la nuit (la période de lumière est supérieure à un seuil, appelé photopériode critique). Elles fleurissent vers la fin du printemps et au début de l'été. Lorsque la durée du jour est plus courte qu'un certain point critique, les plantes arrêtent de fleurir et tombent en croissance végétative. L'*Arabidopsis thaliana* est l'organisme modèle de ce genre de plantes.

Plantes à jour neutre : Ces plantes fleurissent peu importe la durée du jour. Elles fleurissent plutôt après avoir atteint certains stades de leur développement. Les plantes à jour neutre incluent : céleri, concombre, tomates, etc.

Ce processus sera discuté en détail au 4^{ème} chapitre.

3.4. Direction

En milieu isotrope, la lumière agit différemment suivant sa quantité, sa qualité et sa durée. En milieu anisotrope (l'anisotropie est le contraire d'isotropie, c'est la propriété d'être dépendant de la direction), la lumière déclenche des mouvements dont certains modifient la morphologie de la plante. On parle de Phototropisme.

3.4.1. Définition du phototropisme

Le phototropisme est la croissance d'un organisme (ex: plantes, champignons) dont l'orientation dépend de celle de la lumière. Le mouvement n'est pas réversible puisque la croissance est irréversible.

Le phototropisme représente une forme d'adaptation physiologique aux conditions variables du milieu. Cette adaptation est fondamentale pour les plantes qui sont des organismes fixés ne pouvant pas se déplacer. Le phototropisme permet à la plante de se placer par rapport à une source lumineuse qui peut varier au cours de la journée. Exemple des inflorescences de tournesol (*Helianthes annuus* L).

3.4.2. Types du phototropisme

Il existe plusieurs phototropismes en fonction de l'orientation de la lumière :

- **Phototropisme positif** : croissance dans la même direction de la lumière.
Exemple : tiges.

- **Phototropisme négatif** : dans la direction opposée. Exemple : racines.
- **Orthophototropisme** : dans la direction parallèle. Exemple : tiges et coléoptiles.
- **Diaphototropisme** : dans la direction perpendiculaire. Exemple : feuilles.

3.4.3. Mécanisme du phototropisme positif

Le phototropisme fait intervenir une régulation de la croissance induite principalement par une hormone : l'auxine. Les auxines induisent l'élongation des cellules et sont produites dans la partie apicale des végétaux. Elles suivent généralement un transport basipète dans les tissus. Le modèle de Cholodny–Went explique qu'en présence d'un éclairage anisotrope, ce transport d'auxine vertical est modifié. Un transfert horizontal a lieu dans la direction de la partie la moins éclairée. Ceci induit une plus forte concentration d'auxine dans la partie non éclairée, qui s'allonge donc davantage que la partie éclairée. Il en résulte une incurvation de la plante vers la source de lumière. Le mécanisme est une croissance différentielle (dissymétrie dans la croissance) sur les deux faces de l'organe qui se traduit par une courbure (Figure 16).

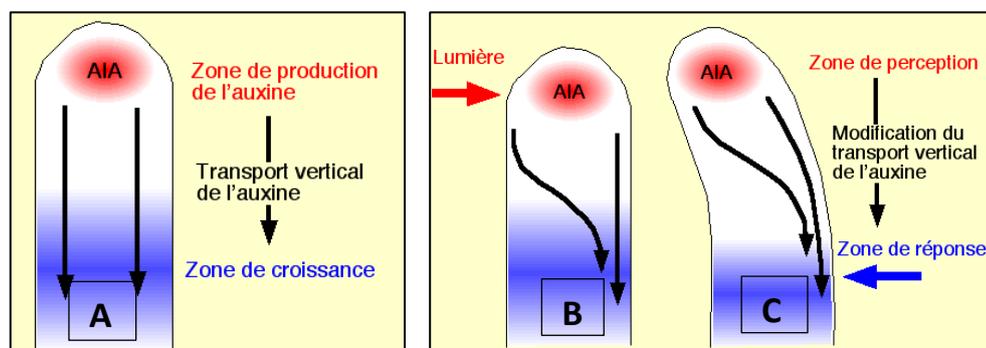


Figure 16 : Mécanisme du phototropisme chez un coléoptile de blé

(<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/mouvements/trop-photo.htm>)

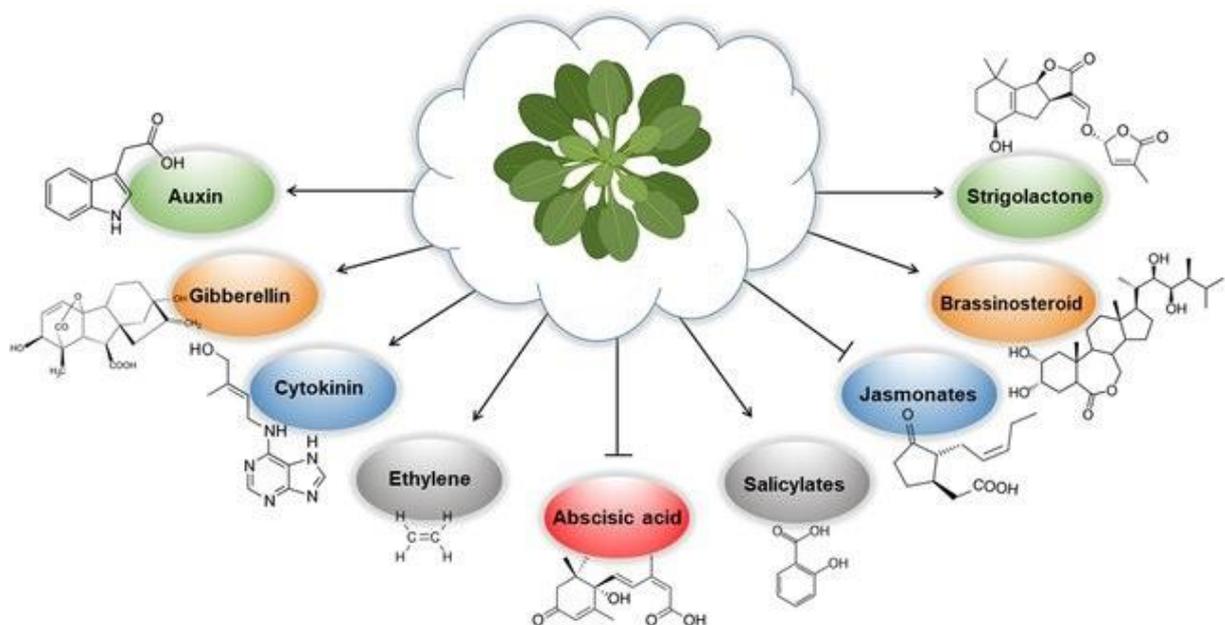
A : Transport normal d'auxine lors d'un éclairage isotrope.

B : Modification du transport d'auxine avec une accumulation d'auxine dans la partie non éclairée lors d'un éclairage anisotrope.

C : Accumulation d'auxine induit une élongation de la partie non-éclairée et donc une incurvation vers la source lumineuse

L'auxine a un effet différent sur les tiges et les racines, ceci explique que les mêmes stimuli externes (lumière) se traduisent par des réactions différentes selon les organes (phototropisme positif des tiges et phototropisme négatif des racines).

Chapitre 3



Régulateurs de croissance
(Phytohormones)

1. Introduction

L'acquisition de la forme et de la fonction d'un organisme multicellulaire est acquise grâce à la communication entre les cellules, les tissus et les organes. Cette communication se fait grâce à des messagers cellulaires chimiques qui sont les hormones.

2. Définition d'une phytohormone

Une phytohormone (hormone végétale) est une molécule endogène (synthétisées par le végétal), oligodynamique (actives à faible dose) et vectrice d'une ou plusieurs informations qu'elle apporte à une cellule cible sensible à son action, et dont elle influence le fonctionnement (cause une réponse physiologique).

3. Caractéristiques des phytohormones

Elles se distinguent des hormones animales en plusieurs points :

1. Les phytohormones sont des composés organiques de très petite taille (poids moléculaire < 500 kDa)
2. Ce ne sont pas des molécules protéiques et peuvent aussi se présenter comme des substances gazeuses comme l'éthylène.
3. Leur sécrétion n'est pas assurée par des organes spécifiques de la plante (il existe des zones de synthèse privilégiées).
4. L'information déclenchant l'émission de l'hormone est souvent directement issue de l'environnement (stimulus externe : photopériode, froid, stress biotique ou abiotique, etc.) et non comme chez l'animal, par une information issue de l'organisme lui-même (stimulus interne). La dominance apicale est sous stimulus interne.
5. Chez les végétaux, les hormones sont soit véhiculées par la sève, soit elles sont diffusées entre les cellules dans la paroi ou vers l'extérieur, avec émissions éventuelles dans l'atmosphère sous forme gazeuse (éthylène par exemple) ou dans la rhizosphère dans le sol. L'organe émetteur agit ainsi à

distance sur l'ensemble des organes cible de l'organisme ou d'organismes voisins de la même espèce, voire d'organismes symbiotes dont les récepteurs sont activés au contact des hormones spécifiques.

6. Leur effet varie en fonction de leur concentration (ex : à faible concentration 10^{-10} g/ml, l'auxine a un effet discret positif sur la croissance racinaire. A de plus fortes concentrations, 10^{-8} g/ml, elle inhibe l'élongation et induit la rhizogenèse).
7. Elles agissent rarement seules : leurs effets résultent bien souvent d'une action coordonnée de plusieurs hormones (ex : stimulation de la division cellulaire grâce à l'action conjuguée de l'auxine et des cytokinines) ou d'effets antagonistes comme la levée de la dormance par l'équilibre acide abscissique et l'acide gibbérellique...

4. Mécanismes liées à la signalisation hormonale

La synthèse de l'hormone se fait dans une cellule, dans un organe, à un instant donné. De nombreuses voies biochimiques fortement régulées contribuent à l'accumulation d'hormones. Cette molécule peut être conjuguée, c'est-à-dire fixée à un acide aminé ou à un sucre. La conjugaison de celles-ci permet un stockage temporaire sous une forme inactive menant à une dégradation catabolique. La conjugaison peut dans certains cas au contraire être un moyen d'activation de l'hormone. Ainsi la teneur de l'hormone va être régulée par sa synthèse, sa dégradation et ou sa conjugaison.

Les Hormones peuvent se déplacer :

- Par le xylème ou le phloème
- A travers les membranes cellulaires
- Grâce a des protéines spécialisées de transport régulé

Plusieurs récepteurs d'hormone ont récemment été identifiés. Ils peuvent être liés aux membranes ou solubles.

Les signaux hormonaux sont transmis de diverses façons. Généralement, on retrouve des systèmes de phosphorylation/déphosphorylation réversible de protéines cibles mais aussi de système de protéolyse.

Les effets qui en découlent peuvent impliquer des changements dans la transcription des gènes ou des changements dans d'autres activités cellulaires telles que le transport des ions.

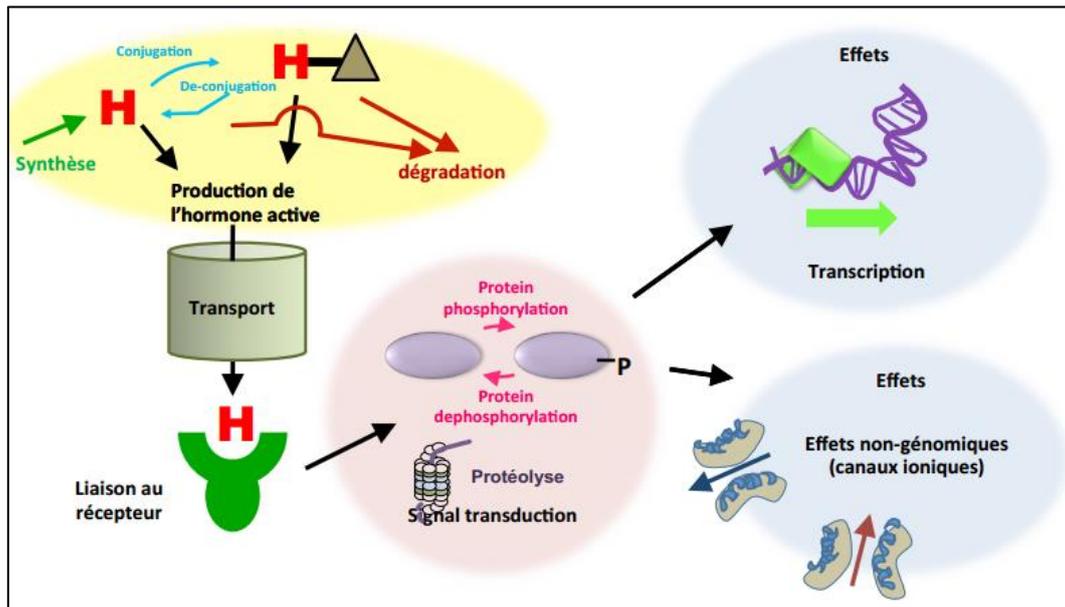


Figure 17. Mécanismes de la signalisation hormonale (synthèse, transport, perception, signalisation, réponse)

(http://2amii.org/upmc/05_vendredi/YHIA/Les%20phytohormones.html)

5. Types des phytohormones

Les phytohormones comprennent 5 groupes de substances majeures : les auxines, les cytokinines, les gibbérellines, l'acide abscissique et l'éthylène. A cette liste, d'autres composés sont ajoutés comme : les polyamines, les jasmonates, l'acide salicylique, la systémine et les brassinostéroïdes (Figure 1).

Les phytohormones contrôlent tous les aspects de la croissance et du développement des plantes, depuis l'embryogenèse, la régulation de la taille

des organes, la défense contre les agents pathogènes, la tolérance au stress et jusqu'au développement reproducteur.

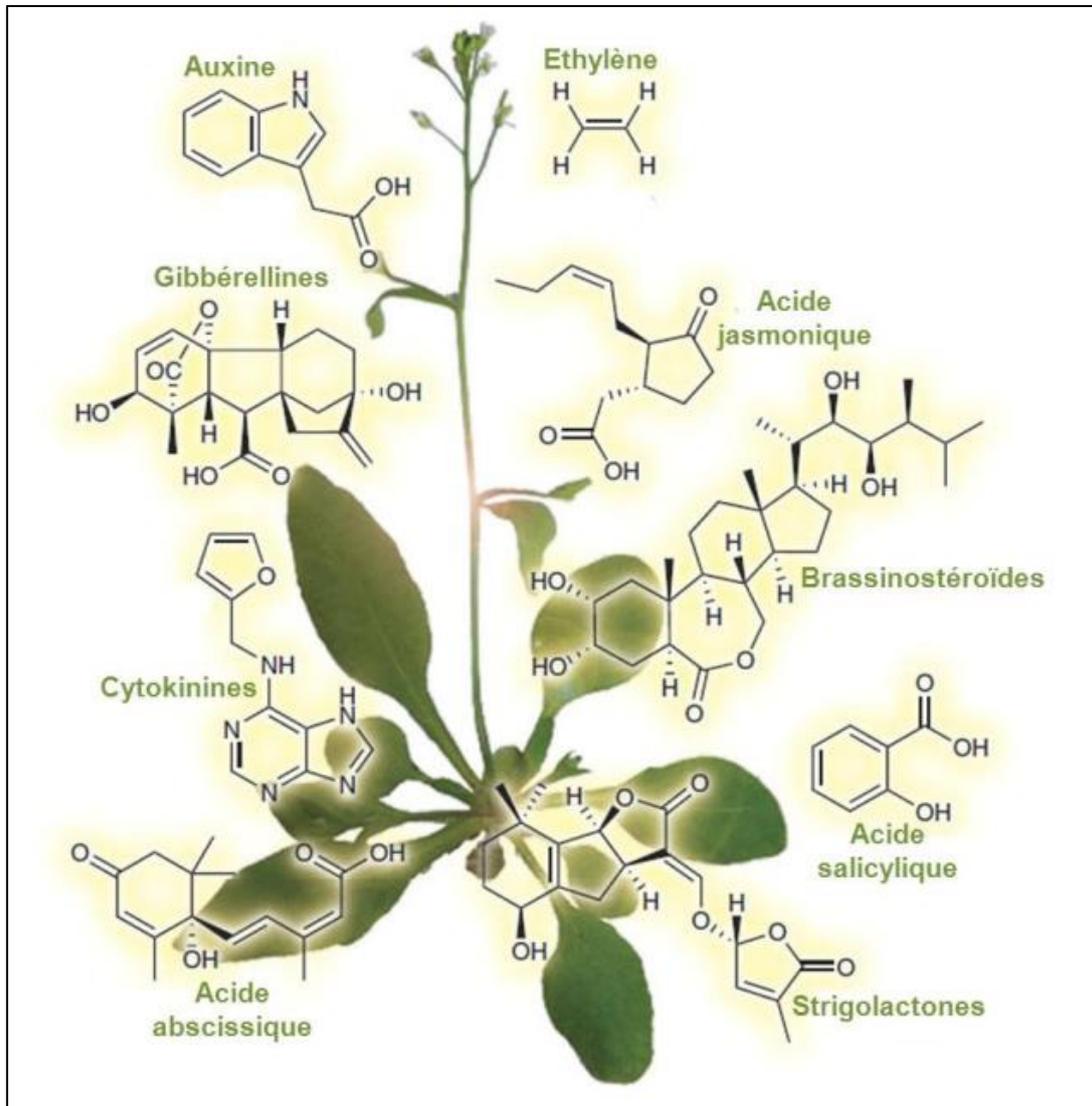


Figure 18. Structures chimiques des différentes classes de phytohormones intervenant dans le développement des plantes (D'après *Santner et al., 2009*).

5.1. Auxines (hormones de croissance)

L'auxine est la première hormone à être découverte dans les plantes et un des premiers agents, sur une longue liste, de signalisation chimique qui régleme le développement des plantes. La forme d'auxine la plus courante survenant naturellement est l'acide indole 3 -acétique (AIA).

5.1.1. Structure

Chez les plantes supérieures, l'auxine principale est l'AIA, mais il existe d'autres molécules naturelles actives, dont l'acide indole-3-butyrique (AIB) chez la moutarde et le maïs et l'acide 4-chloro-indole-3-acétique (4-Cl-AIA) chez le pois (Figure 19).

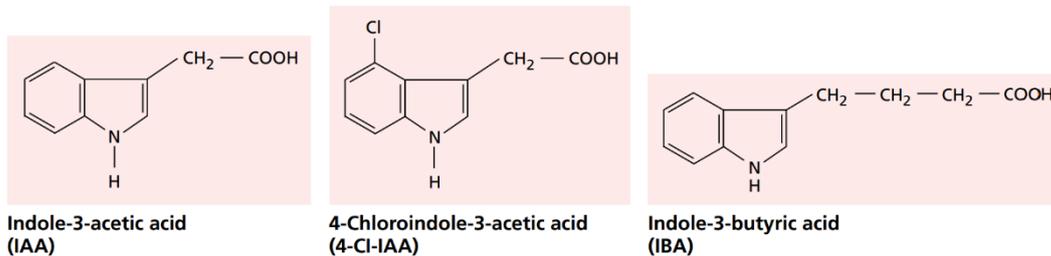


Figure 19. Structure de quelques auxines naturelles

5.1.2. Biosynthèse

La biosynthèse de l'auxine est complexe car il existe cinq voies différentes menant à la production de novo des auxines, quatre dépendantes du tryptophane et une indépendante du tryptophane (Figure 20).

Les premières découvertes sur les voies de biosynthèse de l'auxine ont émergé de l'étude des pathogènes végétaux qui utilisent cette hormone pour leur croissance. Les espèces de *Pseudomonas* et *Agrobacterium* utilisent une enzyme, *iaaM*, pour convertir le tryptophane en indole-3-acétamide (IAM), qui est ensuite hydrolysée en AIA par l'enzyme *iaaH*. Bien que cette voie soit dépendante du tryptophane, elle ne semble pas être utilisée par les plantes elles-mêmes. Cependant, la molécule IAM a été trouvée dans les extraits de plantes et pourrait jouer un rôle dans la conversion de l'indole-3-acétaldoxime (IAOx) en AIA. Chez *Arabidopsis*, trois voies ont été identifiées. La première, appelée "IAOx et glucosinate", conduit à la formation d'AIA et de glucosinate indolique à partir de l'IAOx. La deuxième voie, nommée "TAM", implique les gènes *YUCCA*, une famille de onze membres qui codent des enzymes convertissant la tryptamine en IAOx. Enfin, la voie "IPA" (indole-3-pyruvate) implique l'enzyme *TAA1*, qui convertit le tryptophane en IPA, puis en AIA par le biais d'autres intermédiaires. Il existe également une voie indépendante du tryptophane qui se branche en amont du tryptophane, au niveau d'un précurseur indole-3-glycérol phosphate ou indole.

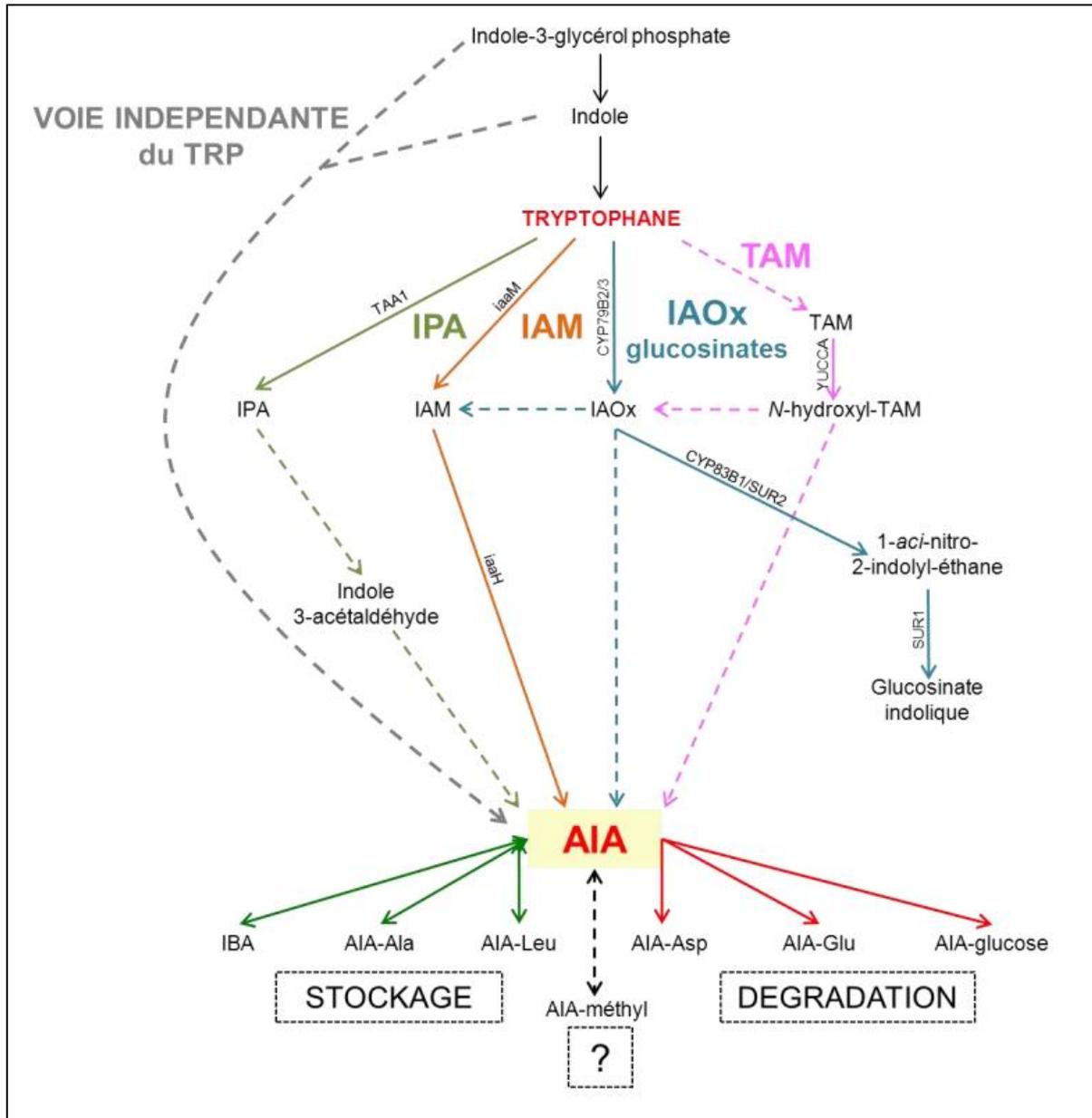


Figure 20. Voies de biosynthèse de l'acide 3-indole acétique (AIA) chez les plantes et les microorganismes ainsi que les différents modes de conjugaison (d'après Woodwark *et al.*, 2005 et Zhao, 2010).

Les flèches pleines représentent les étapes de la voie de synthèse dont les enzymes sont connues alors que les flèches en pointillés représentent des étapes dont les enzymes ne sont pas encore identifiées. La voie indépendante du tryptophane (TRP) est représentée en gris alors que la voie bactérienne IAM est en orange.

La voie «IAOx et glucosinates» (bleu) fait intervenir trois enzymes connues. Ainsi, deux isoformes des cytochromes P450 monooxygénases (CYP79B2 et CYP79B3) oxydent le tryptophane en IAOx alors que la cytochrome P450 monooxygénase, CYP83B1, codé par le gène SUR2 (SUPERROOT2) synthétise la molécule de 1-aci-nitro-2-indolyl-éthane transformée par SUR1 en glucosinolate indolique.

La voie TAM (rose) fait intervenir une tryptophane décarboxylase qui convertit le tryptophane en tryptamine (TAM). Puis, les enzymes YUCCA, qui portent une activité flavine monoxygénase convertissent, vraisemblablement, la tryptamine en N-hydroxyl tryptamine qui deviendra l'acide 3-indole acétique par l'intermédiaire IAOx ou d'autres intermédiaires.

La voie IPA (vert) est composée d'une enzyme tryptophane aminotransférase, TAA1, qui convertit le tryptophane en IPA. Puis, l'IPA décarboxylase catalyse la conversion de l'IPA en indole-3-acétaldéhyde qui sera lui-même transformé en AIA.

La conjugaison de l'AIA à l'alanine (Ala) et à la leucine (Leu) ainsi que l'acide 3-indole butyrique (IBA) sont des molécules pouvant libérer de l'AIA et servent au stockage de l'AIA alors que la conjugaison de l'AIA à l'aspartate (Asp), au glutamate (Glu) et au glucose n'est pas réversible et représentent des intermédiaires de dégradation de l'AIA.

5.1.3. Transport

Bien que l'AIA puisse être synthétisé dans de nombreux tissus, le transport de l'auxine est complexe et finement régulé. L'auxine a été découverte au niveau du méristème apical laissant penser à une forte production dans cette structure. En effet, il apparaît que l'auxine est accumulée dans les territoires présomptifs des primordia de feuilles dans le méristème apical.

L'auxine se distingue par sa capacité à migrer de manière directionnelle entre les cellules. Dans les méristèmes apicaux, elle se déplace de manière basipète (de l'apex vers la base), tandis que dans les racines, elle est transportée de manière acropète dans le cylindre central et basipète dans l'épiderme. Ce transport directionnel est essentiel pour le développement des plantes. Deux voies principales sont impliquées dans la distribution de l'auxine : une voie rapide à longue distance via le phloème, et une voie plus lente à cellule unique utilisant des protéines de transport polarisées. Les molécules d'auxine, en partie protonées dans l'apoplasme, peuvent traverser passivement la membrane plasmique en raison de leur lipophilie. Une fois déprotonées dans le cytoplasme, elles sont piégées à l'intérieur de la cellule. Pour faciliter leur entrée, des transporteurs d'influx comme AUX1/LAX sont impliqués, agissant comme des symports H^+/AIA^- . Pour sortir de la cellule, l'auxine est prise en charge par des transporteurs d'efflux, principalement les familles de gènes ABCB et PIN. Ces transporteurs, en particulier les protéines PIN, jouent un rôle crucial dans la distribution vectorielle de l'auxine et dans l'établissement du gradient auxinique, indispensable pour le développement des plantes.

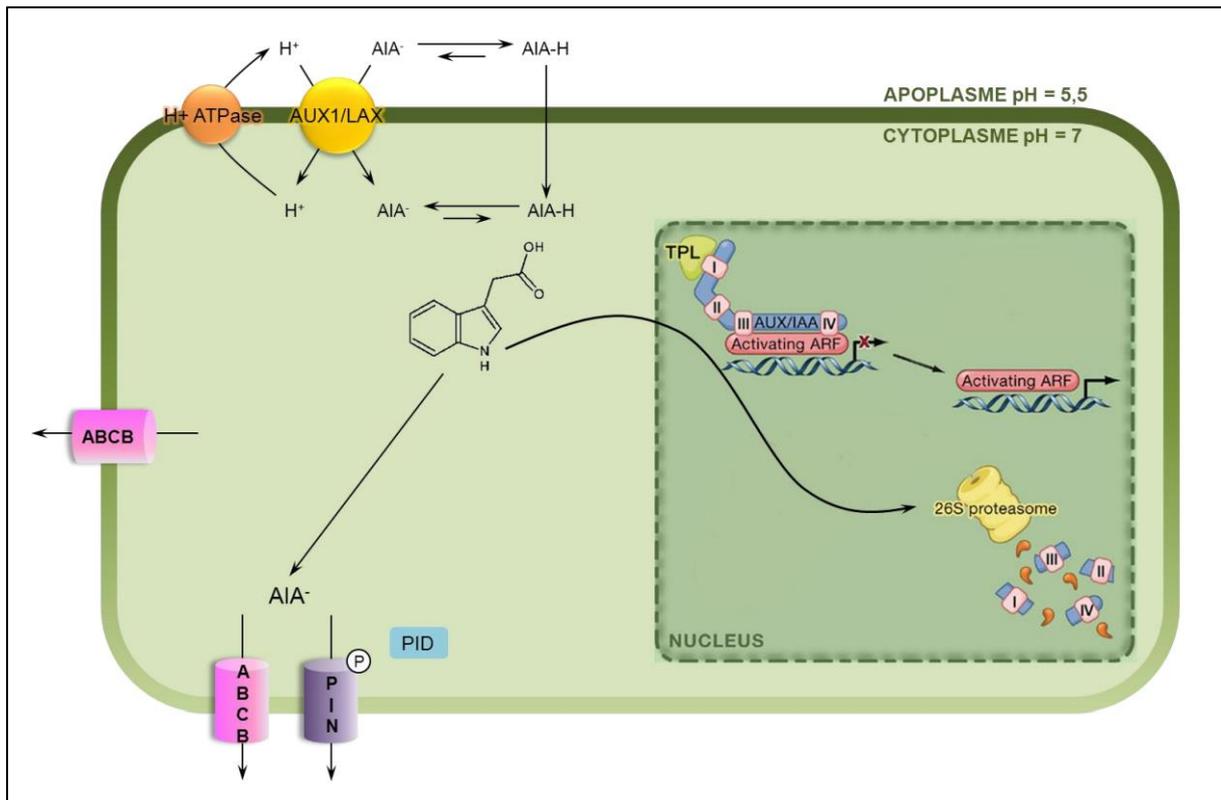


Figure 21. Transport polaire de l'auxine et signalisation auxinique dans la cellule (d'après Vanneste et Friml, 2009).

L'auxine traverse la membrane plasmique soit de manière passive car elle peut être protonée dans l'apoplasme (AIA-H), soit de manière active via un symport effectué par les protéines AUX1/LAX. Les protons sont exportés de la cellule grâce à l'action d'une pompe à protons ATP-dépendante (H⁺ ATPase). Dans la cellule, l'auxine est uniquement sous la forme AIA⁻ et ne peut être exportée que par l'action de transporteurs : les transporteurs ABCB et les transporteurs PIN. Les protéines PIN permettent un flux unidirectionnel de l'auxine et sont positionnés de manière précise grâce à l'action de la protéine à activité kinase, PINOID (PID).

En absence d'auxine, les protéines Aux/IAA interagissent avec les protéines ARF au niveau de leurs domaines communs III et IV et empêchent ainsi l'activation des gènes de réponse à l'auxine grâce à l'action du domaine répresseur I, potentiellement aidé du co-répresseur TOPLESS (TPL). Lorsque l'auxine pénètre dans la cellule, elle permet d'entraîner la dégradation des protéines Aux/IAA par le protéasome 26S et de libérer les protéines ARF engendrant ainsi l'activation des gènes de réponse à l'auxine

5.1.4. Transduction du signal

La transduction du signal de l'auxine implique deux voies distinctes : une voie membranaire et une voie nucléaire "protéasome-dépendante".

Dans la voie membranaire, le récepteur ABP1 (Auxin Binding Protein 1) joue un rôle clé. ABP1 est initialement localisé dans le réticulum endoplasmique (RE), mais il est transporté à la membrane plasmique par des mécanismes de vésiculaires. L'auxine se lie à ABP1, déclenchant l'activation de pompes à protons et de canaux ioniques qui favorisent l'expansion cellulaire.

Dans la voie nucléaire, le récepteur TIR1 (TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE 1) et ses homologues AFB (Auxin-signaling F-box) sont impliqués. Ces récepteurs se lient à l'auxine, ce qui induit leur association avec des complexes E3 ubiquitine-ligases, entraînant la dégradation des protéines Aux/IAA (AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID). Les protéines ARF (AUXIN RESPONSE FACTOR) agissent comme des régulateurs transcriptionnels en reconnaissant des séquences spécifiques dans les promoteurs des gènes de réponse à l'auxine, appelées AuxRE (Auxin Responsive Elements). Les ARF se lient aux Aux/IAA, inhibant leur action répressive sur les gènes cibles. En présence d'auxine, les Aux/IAA sont dégradées par le protéasome, libérant les ARF qui activent alors l'expression des gènes de réponse à l'auxine. Cette interaction entre Aux/IAA et ARF permet de réguler la réponse aux signaux d'auxine et de contrôler le développement des plantes.

5.1.5. Effets physiologiques

Une des rôles les plus importants de l'auxine chez les plantes supérieures est la régulation de la croissance de l'allongement de jeunes tiges et coléoptiles. Mais ce n'est pas sa seule action car elle agit différemment sur les tiges et les racines et son action est variable selon la dose et l'âge des organes. La mesure précise de la quantité d'auxine dans les tissus végétaux est essentielle pour comprendre le rôle de cette hormone en physiologie végétale.

***Action sur l'élongation cellulaire :** L'IAA agit sur la paroi en augmentant sa plasticité (phénomène physiologique irréversible qui implique une fixation de l'allongement de la paroi après augmentation ou étirement) et son élasticité c'est à dire les deux composantes de l'extensibilité de la paroi. L'auxine agit en stimulant la pompe à protons dans la membrane cellulaire, ce qui abaisse le pH de la paroi cellulaire. Cela active ensuite des enzymes appelées expansines, qui permettent l'assouplissement

de la paroi cellulaire. L'élongation cellulaire résulte de l'absorption d'eau par les cellules, conduisant à une augmentation de la pression de turgescence.

***Action sur la mérése :** L'AIA stimule l'activité mitotique, cette action est cependant beaucoup plus spécifique que l'élongation cellulaire, elle s'exerce essentiellement sur les tissus cambiaux. La présence des cytokinines est indispensable à son action.

***Action sur la caulogénèse et sur la rhizogénèse :** La caulogénèse est favorisée par des doses faibles d'AIA (10^{-8} à 10^{-6} g/mL) et en présence des cytokinines. Par contre la rhizogénèse est stimulée à des doses de l'ordre de 10^{-7} à 10^{-5} g/ml

***Action sur le développement du péricarpe des fruits :** L'AIA favorise le développement du péricarpe des fruits charnus. La pollinisation induit une sécrétion d'auxine par l'ovaire provoquant aussi le développement du péricarpe. L'AIA peut remplacer la pollinisation et donne des fruits sans pépins (fruits parthénocarpiques).

***Action sur l'abscission des feuilles et des fruits :** L'AIA retarde l'évolution de la zone d'abscission responsable de la chute des feuilles et des fruits. Il s'agit de l'action de l'AIA corrélée à celles des autres substances hormonales notamment les cytokinines et l'éthylène.

5.2. Cytokinines (régulateurs de la division cellulaire)

Les cytokinines ont été originellement découvertes dans les années 1950 par Carlos Miller par leur capacité à promouvoir la division cellulaire. Depuis, de nombreuses études ont montré que les cytokinines sont impliquées dans divers processus cellulaires, la germination, la sénescence foliaire et le fonctionnement des méristèmes apical et racinaire.

5.2.1. Structure

La première cytokinine découverte fut la zéatine (Figure 3), isolée à partir de l'endosperme laiteux du maïs (*Zea mays*).

Les cytokinines sont des substances proches des bases puriques (adénines substituées). Elles sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N6.

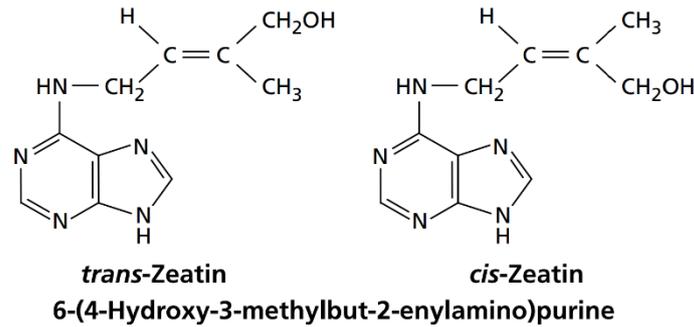


Figure 22. Structures de la zéatine

5.2.2. Biosynthèse

L'homéostasie des cytokinines est finement régulée par leur synthèse et leur catabolisme au niveau spatial et temporel. Les quatre isoformes de cytokinines présentes naturellement et en abondance dans la nature sont l'isopentenyl-adenine (iP), la trans-zéatine (tZ), la cis-zéatine (cZ) et la déhydrozéatine (DZ). Ces phytohormones sont composées d'une base adénosine phosphorylée (AMP, ADP ou ATP) à laquelle sont rajoutés des groupements isoprènes par les enzymes IPT (adenosine phosphate-isopentenyltransferase).

La voie de synthèse des cytokinines partage certaines étapes avec la voie métabolique des purines. En effet, certaines enzymes possèdent un large spectre de substrats puisqu'elles peuvent utiliser les cytokinines ou les adénines.

Chez *Arabidopsis*, la biosynthèse des cytokinines implique sept gènes IPT qui utilisent principalement l'ADP ou l'ATP pour produire des précurseurs tels que l'isopentenyl riboside 5'-diphosphate (iPRDP) et l'isopentenyl riboside 5'-triphosphate (iPRTP).

La trans-zéatine (tZ) peut être générée via deux voies : l'une indépendante des iP, impliquant l'addition d'un groupement isoprène spécifique sur l'adénosine phosphate, et l'autre dépendante des iP, où les enzymes cytochrome P450 monooxygénases (CYP735A et B) hydroxylent les isoformes iPRMP, iPRDP et iPRTP pour produire les isoformes tZRMP, tZRDP et tZRTP. L'isoforme cis-zéatine est produite par la dégradation de l'ARN de transfert.

L'activation des cytokinines se fait par une enzyme phosphoribohydrolase, libérant des cytokinines actives telles que iP, tZ et cZ. Les cytokinines peuvent être glycosylées ou phosphoribosylées, influençant leur activité biologique. Les cytokinines sont dégradées par les enzymes cytokinines oxydases/déshydrogénases (CKX) en clivant les chaînes isoprénoïdes latérales.

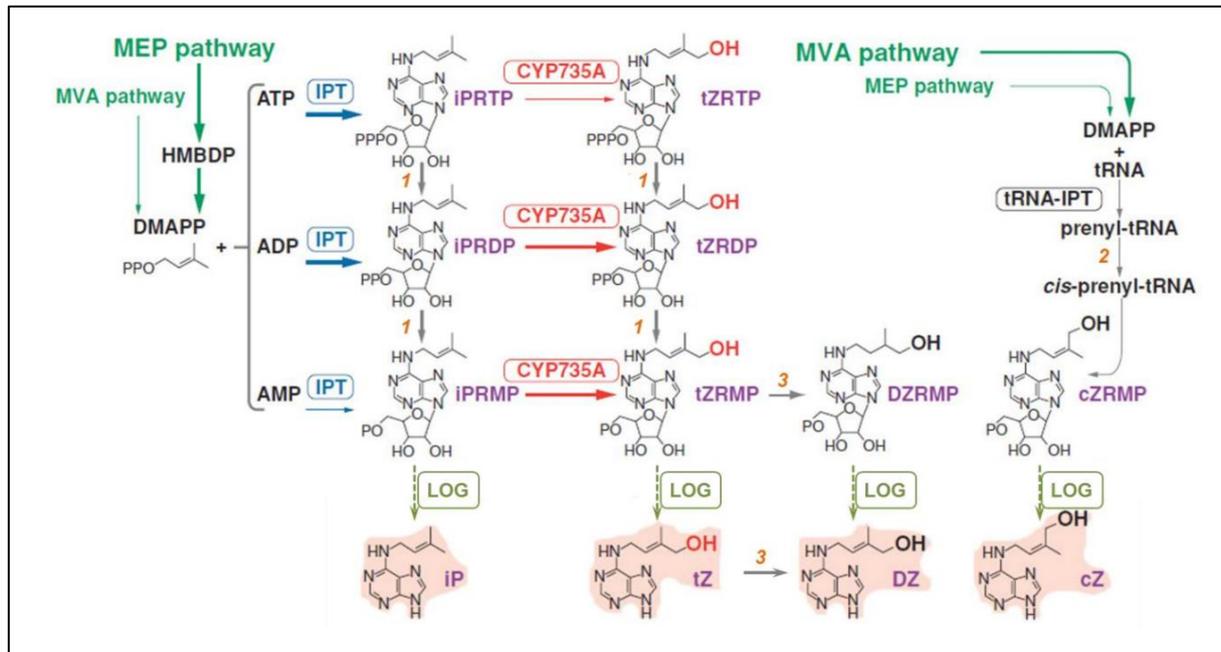


Figure 23. Voie de biosynthèse des cytokinines (d'après Sakakibara, 2006)

Les groupements isoprènes utilisés pour la production de cytokinines sont préférentiellement le DMAPP (diméthylallyl diphosphate) et le HMBDP (hydroxyméthylbutényl diphosphate). Le DMAPP est issu de la voie de synthèse du mévalonate (MVA) cytosolique, et de la voie du méthylérythritol phosphate (MEP) plastidiale, alors que le HMBDP est issu uniquement de la voie MEP. L'addition d'un groupement isoprénoïde DMAPP résulte en la production des isoformes iP alors que l'ajout d'un groupement HMBDP résulte en la production directe de trans-zéatine (tZ) sans intermédiaire iP.

Il est possible de passer de la forme iP/tZ-RTP à la forme iP/tZ-RDP et de la forme iP/tZ-RDP à la forme iP/tZ-RMP par l'action d'une phosphoribosyl phosphatase (1).

Les espèces d'ARN de transfert dont l'anticodon est complémentaire de codons débutant par l'uridine tel que l'ARNtLeu ou l'ARNtSer, portent une adénosine prénylée en cis adjacente à l'anticodon. Ainsi, une ARNt-isopentenyltransférase (tRNA-IPT) va catalyser la réaction aboutissant à la production d'ARNt prénylés. Les ARNt prénylés passent en conformation cis par une cytokinine cis-hydroxylase (2).

La déhydrozéatine est produite à partir de trans-zéatine riboside 5'-monophosphate (tZRMP) pour former la déhydrozéatine riboside 5'-monophosphate (DZRMP) ou directement à partir de trans-zéatine par l'action d'une zéatine réductase (3).

5.2.3. Transport

La biosynthèse des cytokinines par les enzymes IPT est spécifique d'un type de tissu voire d'un type cellulaire. La présence des cytokinines dans des tissus ou types cellulaires ne les produisant pas suppose que les cytokinines peuvent migrer vers un tissu-cible par diffusion ou par un système de transport sélectif. Les plantes sont capables d'absorber les isoformes tZ et iP et les formes ribosylées, tZR et iPR. Ces molécules peuvent être trouvées dans le xylème pour les formes tZ, et dans le phloème pour les formes iP.

Dans les cultures cellulaires d'*Arabidopsis*, l'adénine ainsi que les isoformes iP et tZ sont transportées à travers les membranes par un système de transport couplé à des protons. Deux gènes chez *Arabidopsis*, AtPUP1 et AtPUP2, codent pour des perméases qui participent à l'absorption des cytokinines, avec une large spécificité de substrats. L'expression du gène AtPUP2 dans le phloème suggère son rôle dans le transport dans ce tissu. Les formes prédominantes dans le xylème et le phloème sont les formes ribosylées des cytokinines, tZR et iPR, considérées comme les formes transportées. Certains membres des «*equilibrative nucleoside transporter*» (ENT) sont également impliqués dans le transport sélectif des formes ribosylées. Chez *Arabidopsis*, la protéine SOI33/AtENT8 joue un rôle similaire.

Bien que les plastes soient le site principal de production des cytokinines, aucun système de transport à travers la membrane plastidiale n'a été découvert.

Les facteurs affectant la synthèse, la translocation et l'activité des cytokinines sont peu connus. Cependant le stress hydrique, les hautes températures et les conditions d'hydromorphie inhibent la production des cytokinines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes.

5.2.4. Transduction du signal

Les cytokinines utilisent un système inspiré des systèmes bactériens à «*deux-composantes* » qui fonctionne par un jeu de cascades de phosphorylation transloquées dans le noyau.

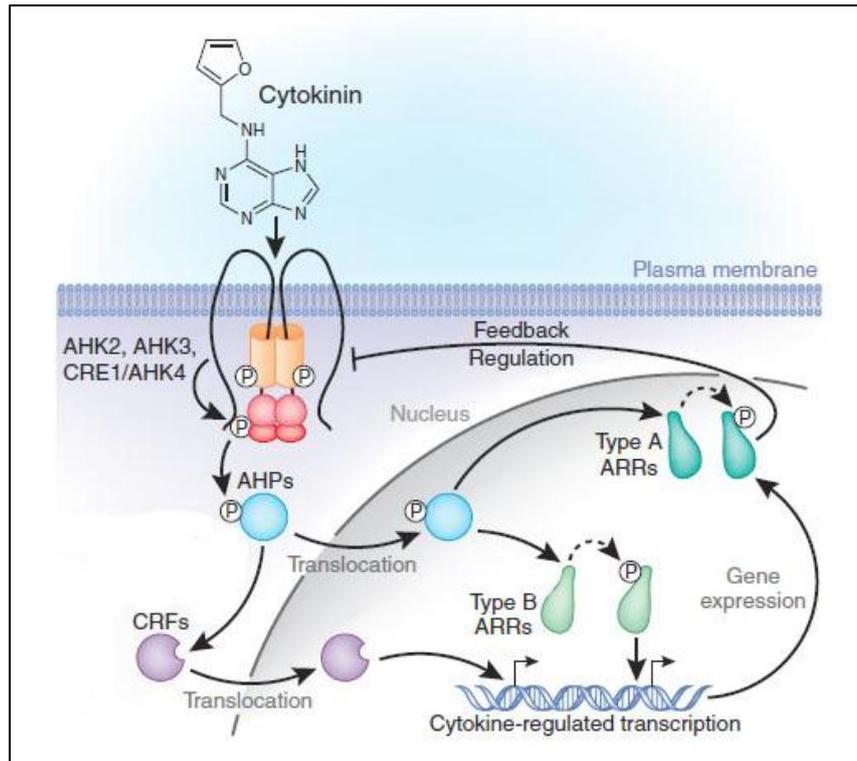


Figure 24. Transduction du signal cytokininique jusqu'au noyau (d'après Santner *et al.*, 2009).

La voie de transduction passe en grande partie par une cascade de phosphorylation consistant à transférer un groupe phosphoryl d'après le schéma suivant : His → Asp → His → Asp. Les récepteurs des cytokinines, AHK, s'autophosphorylent et transfèrent le groupe phosphoryl aux protéines AHP qui peuvent aller dans le noyau pour transférer le groupe phosphoryl sur les ARR de type A et B afin de les activer et d'induire l'expression des gènes de réponse aux cytokinines.

Les protéines AHP peuvent aussi entraîner la translocation des facteurs de transcription CRF dans le noyau afin d'induire l'expression des gènes de réponse aux cytokinines.

Dans ce système, un censeur à activité histidine (His) kinase perçoit le signal et provoque l'autophosphorylation d'un résidu His conservé dans le domaine kinase. Dans la signalisation cytokinique, les censeurs du signal cytokininique sont les protéines AHK2 (ARABIDOPSIS HIS KINASE), AHK3 et AHK4/CRE1 (CYTOKININ RESPONSE 1). Ces trois protéines transmembranaires possèdent un domaine extracellulaire CHASE (Cyclase/His-kinase-Associated Sensing Extracellular) et un domaine intracellulaire scindé en deux motifs, l'un à activité kinase possédant des résidus conservés His et l'autre à motif « receveur » contenant un aspartate. Les protéines participant à cette signalisation directement en aval des protéines AHK sont codées

par cinq gènes AHP (ARABIDOPSIS HIS PHOSPHOTRANSFER PROTEIN) numérotés de 1 à 5. Les cytokinines se fixent sur une des protéines AHK et activent l'autophosphorylation du résidu His. Le groupe phosphoryl est transmis au domaine receveur des AHK sur l'aspartate puis sur un résidu His conservé des protéines AHP. Les protéines AHP migrent dans le noyau et transfèrent le groupe phosphoryl à un résidu aspartate présent dans le domaine receveur des ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATORS (ARR) (Figure 24).

5.2.5. Effets physiologiques

Depuis leur découverte, les cytokinines ont montré qu'elles pouvaient avoir des effets sur beaucoup de processus physiologiques et de développement, y compris la sénescence des feuilles, la mobilisation de la nutrition, la dominance apicale, la formation et l'activité de méristème apical, le développement floral, la rupture de la dormance des bourgeons, et la germination des graines.

Bien que les cytokinines régulent de nombreux processus cellulaires, le contrôle de la division cellulaire est central dans la croissance des plantes et leur développement et est considéré comme diagnostique pour cette classe de régulateurs de croissance.

L'auxine et les cytokinines agissent souvent de manière synergique pour stimuler la division cellulaire. Alors que l'auxine favorise l'expansion cellulaire et l'initiation des divisions, les cytokinines stimulent la progression du cycle cellulaire et la différenciation des cellules.

L'équilibre entre les cytokinines et l'auxine est essentiel pour maintenir la dominance apicale. Une augmentation de la concentration de cytokinines par rapport à celle de l'auxine peut induire la croissance des bourgeons latéraux, réduisant ainsi la dominance apicale. En revanche, une dominance accrue de l'auxine peut inhiber la croissance des bourgeons latéraux, renforçant ainsi la dominance apicale (effets antagonistes).

5.3. Gibbérellines

Cette classe de phytohormones a été découverte en 1938 lors de l'isolement d'un Champignon pathogène, *Gibberella fujikuroi*, qui provoque sur des plants de riz une élongation de la tige conduisant à la verse des cultures. Lors de la « Révolution verte » dans les années 1960-1970, des nouvelles variétés de riz ont été adoptées, caractérisées par une tige courte. Ces variétés résultent de mutations dans les gènes de biosynthèse des gibbérellines et permettent ainsi une mobilisation des ressources de la plante pour la production de grains. (Santner, et al. 2009).

5.3.1. Structure

Il existe une centaine de molécules de gibbérellines (GA) chez les plantes. Cependant seul un petit nombre de ces molécules sont biologiquement actives. Les autres isoformes de GA peuvent être des précurseurs des formes actives ou des formes inactives.

Les gibbérellines sont des diterpènes (20 carbones) cycliques, formées à partir de l'isoprène. Elles sont nommées G ou GA suivi d'un nombre (de 1 à 110). L'acide gibbérellique (GA3) est la mieux connue et la plus commercialisée (Figure 25).

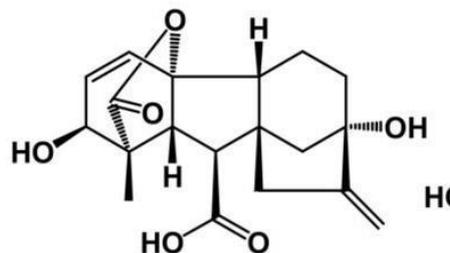


Figure 25. Structure de l'acide gibbérellique GA3

5.3.2. Biosynthèse

Les gibbérellines sont des diterpènes tétracycliques synthétisées à partir de géranylgeranyl diphosphate (GGDP), un précurseur à 20 atomes de carbone (C20) de la classe des diterpénoïdes. Les quatre formes biologiquement actives prédominantes sont GA1, GA3, GA4 et GA7. La molécule GA1 est la forme bioactive la plus répandue mais GA4 semble être l'isoforme majoritaire chez *Arabidopsis*.

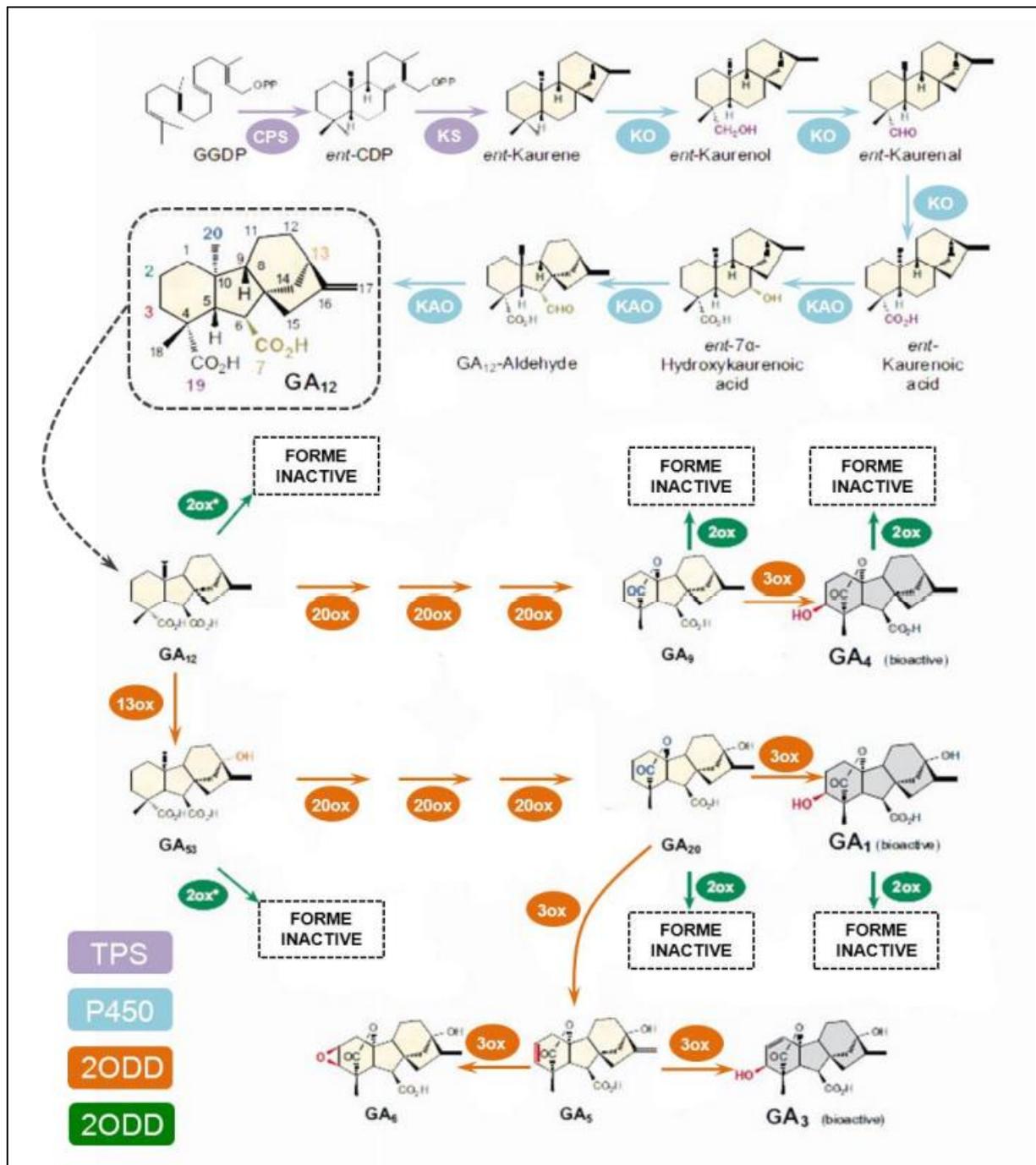


Figure 26. Voie de biosynthèse des gibbérellines (d'après Yamaguchi, 2008).

Les formes biologiquement actives, GA1, GA3, GA4 et GA7 ont en commun un groupe hydroxyl sur leur C3, un groupe carboxyl sur leur C6 et une lactone entre leur C4 et leur C10. Le groupe hydroxyl en C3 peut être remplacé par d'autres groupes entre le C2 et le C3 pour former les molécules GA5 et GA6 qui sont, elles aussi, biologiquement actives.

Deux enzymes TPS (mauve) sont nécessaires à la conversion du GGDP en ent-kaurène, un intermédiaire hydrocarboné tétracyclique. La première enzyme TPS est l'ent-copalyl diphosphate synthase (CPS) et la seconde, l'ent-kaurène synthase (KS). Ensuite, deux enzymes P450 (bleu) interviennent. L'enzyme CYP701A ou ent-kaurène oxydase (KO) va

produire l'acide ent-kaurénoïque et l'enzyme CYP88A ou l'acide ent-kaurénoïque oxydase (KAO) va produire la molécule GA12.

A partir du GA12, toutes les formes bioactives peuvent être synthétisées grâce à l'action des enzymes 2-oxoglutarate-dépendante dioxygénases (2ODD orange) et notamment la GA20ox (20ox), la GA3ox (3ox) et la GA13ox (13ox).

Cependant, d'autres enzymes 2ODD (vert) servent à l'inactivation des molécules bioactives, c'est le cas de la GA2ox (2ox).

Trois classes d'enzymes sont impliquées dans leur synthèse à partir du GGDP : les terpènes synthases (TPS), les cytochromes P450 monooxygénases (P450) et les enzymes 2-oxoglutarate-dépendantes dioxygénases (2ODD). Les TPS et les P450 interviennent dans la conversion du GGDP en ent-kaurène, qui est ensuite oxydé en GA12. GA12 est transformé en GA1, GA3 et GA4 par des enzymes 2ODD, principalement la GA 20-oxydase (GA20ox) et la GA 3-oxydase (GA3ox). La GA 2-oxydase (GA2ox) désactive les gibbérellines bioactives en hydroxylant GA1 et GA4.(Figure 26) (Yamaguchi 2008).

D'autres enzymes inactivent également les formes bioactives de GA, tandis que certaines enzymes effectuent la méthylation des GA. Les gibbérellines peuvent également être conjuguées au glucose pour inactiver leur activité biologique (Yamaguchi 2008).

5.3.3. Transport

Les gibbérellines sont synthétisées dans les apex racinaires. On les trouve aussi dans les graines et les fruits en développement, les jeunes feuilles et les tiges. Leur transport depuis les racines vers les parties aériennes se fait dans le xylème, au niveau des parties aériennes, il se fait de cellule à cellule et au niveau des feuilles, il se fait dans le phloème.

La synthèse des gibbérellines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes sont inhibés par l'excès d'eau et par l'effet des jours courts.

5.3.4. Transduction du signal

Comme pour l'auxine, la voie de signalisation des gibbérellines fait intervenir la voie dépendante du protéasome. Les gibbérellines sont fixées par un récepteur qui est une protéine à F-box, SLEEPY1 (SLY1) pouvant se lier au complexe E3 ubiquitine-ligase afin de dégrader les répresseurs transcriptionnels de la réponse aux gibbérellines (Dill, et al. 2004).

Ces répresseurs transcriptionnels sont les protéines DELLA, Il existe cinq protéines DELLA chez Arabidopsis, GAI (GA Insensitive), RGA (Repressor of ga1-3), RGL1 (RGA-like 1), RGL2 et RGL3. Ces protéines sont très conservées chez les plantes puisque le riz possède un orthologue des protéines DELLA, SLR1 (Slender Rice 1), ce qui suggère qu'elles partagent une fonction cellulaire et une régulation similaire. Ces protéines possèdent trois domaines caractéristiques, les domaines DELLA et VHYNP à l'extrémité N-terminale, et un domaine GRAS (GAI, RGA, SCARECROW) à l'extrémité C-terminale. Lorsque les protéines sont déficientes dans des mutants perte-de-fonction, les plantes présentent un phénotype correspondant à une «overdose de gibbérellines»; elles sont plus grandes que les plantes sauvages et elles fleurissent de manière précoce.

A l'inverse, des mutants gain-de-fonction des protéines DELLA entraînent un nanisme de la plante qui fleurit tardivement y compris en présence de gibbérellines. Il est important de noter que les mutations gain-de-fonction concernent des acides aminés dans le domaine DELLA. Ces éléments indiquent que ces protéines sont des effecteurs négatifs de la réponse aux gibbérellines et nécessitent donc d'être inactivés pour promouvoir cette réponse.

La voie de réponse aux gibbérellines fait intervenir plusieurs étapes successives : 1) une répression de la transcription des enzymes de biosynthèse et une activation de la transcription des enzymes de dégradation des gibbérellines; 2) les gibbérellines entraînent la dégradation des protéines DELLA via le protéasome et dans un même temps activent la transcription des gènes codant les protéines DELLA; 3) une inhibition de la transcription des récepteurs aux gibbérellines (Schwechheimer 2008).

Les protéines DELLA sont des inhibiteurs transcriptionnels dont les cibles ne sont pas encore totalement identifiées. Cependant, de récentes études ont montré ce qui

se produit dans la voie de signalisation aux GA, en aval des protéines DELLA. En fait, les protéines DELLA agissent de concert avec des effecteurs de la réponse à la lumière. En effet, l'élongation cellulaire lors de la croissance de la plantule est régulée de façon antagoniste par la lumière et les gibbérellines. La lumière provoque l'accumulation des protéines DELLA qui inhibent la croissance de l'hypocotyle permettant le phénomène de photomorphogenèse. A l'inverse, les gibbérellines provoquent une augmentation de la croissance des hypocotyles caractérisant le phénomène d'étiollement.

Il a été montré que les protéines DELLA sont capables d'interagir avec des facteurs de transcription de type bHLH, (basic Helix-Loop-Helix) interagissant avec les phytochromes, les protéines PIF (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR). Cette interaction s'effectue au niveau du domaine bHLH des protéines PIF, c'est-à-dire leur domaine d'interaction avec l'ADN, afin d'inhiber la transcription de certains gènes, tels que des gènes impliqués dans l'élongation de l'hypocotyle (de Lucas, et al. 2008; Feng, et al. 2008)

5.3.5. Effets physiologiques

Parmi les principales actions des GA, on cite :

*Allongement des entrenœuds : Les gibbérellines permettent l'allongement des entrenœuds, celui-ci est à la fois une élongation et une prolifération des cellules de la tige. Cette prolifération concerne en particulier les tissus corticaux et épidermiques qui sont de ce point de vue insensibles à l'action de l'AIA.

*Action sur la floraison : Les gibbérellines stimulent la mise à fleur d'où leur efficacité sur la floraison, elles peuvent infléchir (orienter) le développement des ébauches florales dans le sens d'une sexualisation mâle due à une prédominance des étamines, alors que l'AIA agit dans le sens d'une sexualisation femelle.

*Action sur la croissance des feuilles, fruits et semences : A forte dose, les gibbérellines peuvent provoquer une exaspération (aggravation) de la croissance des limbes qui atteignent une surface double par rapport à la normale. Sur le péricarpe des fruits, elles ont une action comparable à celle de l'AIA (possibilité d'obtention des fruits

parthénocarpiques) Dans les plus part des cas les GA lèvent la dormance des semences, des faits analogues se rencontrent dans la dormance des bourgeons.

L'action des gibbérellines sur la croissance se fait en synergie avec les auxines et les cytokinines. Elles ont un effet antagoniste à celui de l'acide abscissique (ABA).

5.4. Acide abscissique (ABA)

L'acide abscissique (ABA) est une hormone végétale clé impliquée dans la régulation des réponses adaptatives des plantes au stress environnemental. Son rôle dans la régulation de la transpiration, de la croissance, du développement et de la tolérance au stress en fait une cible importante pour la recherche agronomique visant à améliorer la résilience des cultures aux conditions environnementales changeantes.

5.4.1. Structure

L'acide abscissique (ABA, pour abscisic acid) est un sesquiterpène dont la molécule comporte 15 carbones ($C_{15}H_{20}O_4$) (Figure 27).

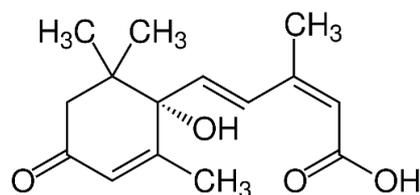


Figure 27. Structure de l'acide abscissique ABA

5.4.2. Biosynthèse

L'ABA appartient à une classe des isoprénoïdes. Les isoprénoïdes dérivent d'une molécule à cinq atomes de carbone l'isopentenyl pyrophosphate (IPP) qui intervient aussi dans la biosynthèse des cytokinines. L'IPP peut dériver de deux voies, la voie du mévalonate (MVA), cytosolique, ou la voie MEP (2-C-méthyl-D-érythritol-4-phosphate) plastidiale. L'ABA contient quinze atomes de carbone qui pourrait correspondre dans la voie de biosynthèse des isoprénoïdes à un dérivé du farnesyl diphosphate, un composé en C₁₅. Cependant, l'ABA semble être formé à partir du clivage d'une molécule en C₄₀ dérivée des caroténoïdes et issue de la voie MEP.

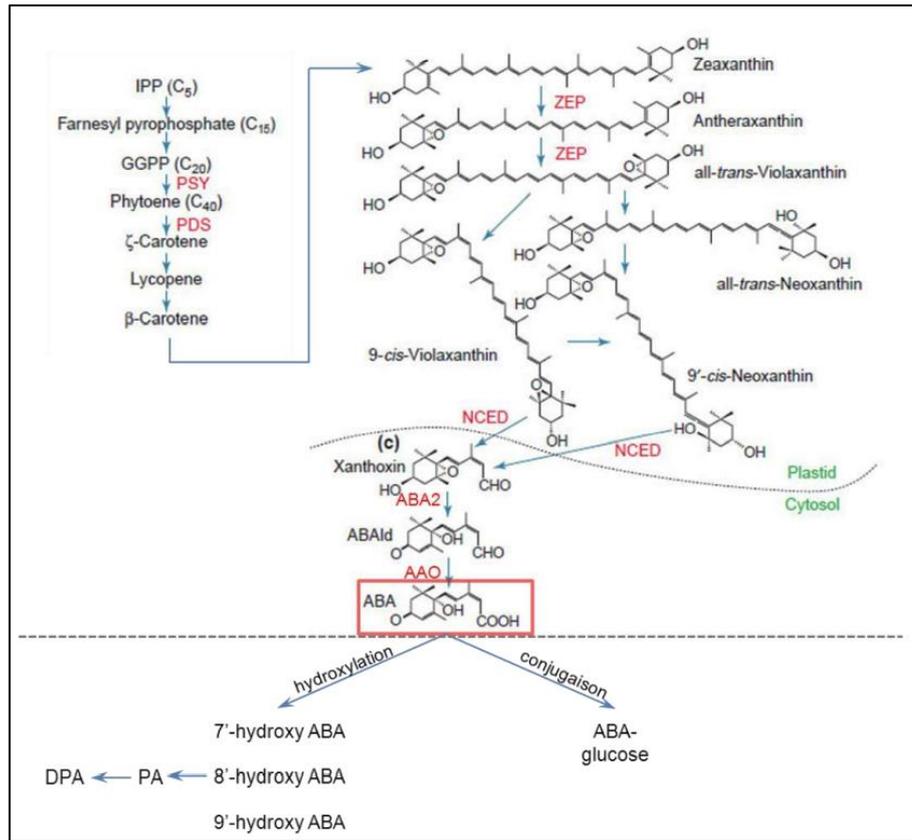


Figure 28. Voie de biosynthèse et modes d'inactivation de l'ABA (d'après Seo *et al.*, 2002 et Nambara *et al.*, 2005).

La voie de biosynthèse des isoprénoïdes (en haut à gauche) va produire le β-carotène qui va servir de précurseur à la synthèse des xanthophylles: zéaxanthine, antheraxanthine et violaxanthine par l'action de l'enzyme zéaxanthine époxydase (ZEP).

En revanche, aucun gène n'a été identifié chez *Arabidopsis* pour permettre d'expliquer la transition de la violaxanthine à la néoxanthine même si deux néoxanthine synthase (NSY) putatives ont été isolées à partir de la tomate et de la pomme de terre. Le gène codant l'enzyme permettant l'isomérisation en cis de la néoxanthine n'a pas été identifié non plus. Par la suite, l'action des enzymes NCED (9-cisépoxycaroténoïde dioxygénase), ABA2 et AAO (abscissique aldéhyde oxydase) va permettre la formation d'ABA.

Les voies d'inactivation de l'ABA conduisent à la formation de formes hydroxylées. L'hydroxylation sur le carbone 8' est réalisée par une des enzymes de la classe des cytochromes P450 monooxygénases (CYP707A) avant d'être spontanément isomérisée en acide phaséique (PA) puis en acide dihydrophaséique (DPA). Une autre voie d'inactivation correspond à la conjugaison à une molécule de glucose. Cette conjugaison s'effectue sur le carboxyl en C1 ou sur les groupements hydroxyles produisant des esters ABA-glucosyl par l'action d'une ABA glucosyltransférase (AOG).

PSY: phytoène synthase; PDS: phytoène désaturase.

Cette molécule dérivée du β -carotène est la zéaxanthine. La zéaxanthine va subir une première époxydation pour former l'antheraxanthine puis une seconde pour former la violaxanthine. Ces étapes sont réalisées par une zéaxanthine époxydase (ZEP) (figure 28). La violaxanthine est transformée en cis-violaxanthine et en cis-néoxanthine par des enzymes qui ne sont pas encore caractérisées. Cependant, une enzyme 9-cis-époxy-caroténoïde dioxygénase (NCED) clive les isomères cis de violaxanthine et de néoxanthine pour former deux produits, l'un en C15 nommé xanthoxine et l'autre en C25 (Figure 28).

5.4.3. Transport intracellulaire

La biosynthèse de l'ABA est la plus abondante dans les cellules compagnes du phloème et dans les cellules parenchymateuses du xylème des plantes en turgescence. Les tissus vasculaires sont le principal site de la synthèse de l'ABA chez les plantes non stressées. Dans ce cas également, l'ABA agit dans les processus d'ouverture/fermeture des stomates. Ainsi, l'ABA doit être transporté des tissus vasculaires jusqu'aux cellules de garde. Deux études ont mis en évidence des transporteurs de l'ABA, AtABCG25 (Kuromori, et al. 2010) et AtABCG40 (Kang, et al. 2010). Il s'agit de deux transporteurs possédant des motifs de fixation de l'ATP (ATP-binding cassette).

Le transporteur AtABCG25 est principalement présent dans les tissus vasculaires et est conservé chez de nombreuses espèces où il sert au transport de divers métabolites d'une manière dépendante de l'ATP. Le transporteur AtABCG40 est majoritairement présent dans les feuilles de jeunes plantules, tout particulièrement dans les cellules de garde, et dans les racines primaires et latérales. D'après ces études, AtABCG25 semble être un transporteur servant à l'export de l'ABA alors que le transporteur AtABCG40 apparaît comme un acteur dans l'import de l'ABA, ces processus s'effectuant au travers de la membrane plasmique. Ainsi, un premier modèle du transport de l'ABA a émergé, l'ABA est exporté des cellules des tissus vasculaires vers l'apoplasme des cellules de garde par AtABCG25 puis le transporteur AtABCG40 importe l'ABA de l'apoplasme dans le cytoplasme des cellules de garde afin de réguler l'ouverture des stomates

5.4.4. Transduction du signal

Jusqu'en 2009, les quelques éléments connus de la voie de réponse à l'ABA étaient des éléments indépendants qui ne pouvaient être associés les uns aux autres et semblaient agir dans des voies de transduction parallèles. La transduction du signal initié par l'ABA est complexe et implique de nombreuses protéines notamment deux protéines phosphatases 2C (PP2C), ABI1 et ABI2 (ABA Insensitive protein 1/2).

Tous les mutants perte-de-fonction des PP2C de groupe A sont hypersensibles à l'ABA, ce qui suppose que ces protéines sont des effecteurs négatifs de la réponse à l'ABA. Ces protéines sont redondantes au niveau moléculaire mais leur distinction se fait au niveau de leur territoire d'expression et de leur localisation subcellulaire.

En plus de ces protéines phosphatases, des protéines kinases ont aussi été identifiées comme intermédiaires dans la voie de signalisation de l'ABA. Les protéines «SNF1-related» kinases 2 (SnRK2) ont une action positive dans la transduction du signal abscissique. Il existe dix membres appartenant à cette famille chez *Arabidopsis* capables d'être activés par l'ABA ou par un stress hyperosmotique ou par les deux.

Enfin, certaines protéines ont été isolées grâce à leur capacité à se lier à la molécule d'ABA, c'est le cas de récepteurs couplés à la protéine G et d'une sous-unité H d'une chélatase de magnésium. Cependant leurs rôles respectifs et leurs liens avec les protéines PP2C et SnRK2 ne sont pas encore établis. En revanche, une nouvelle classe de protéines, PYR/PYL/RCAR, a été découverte et ces protéines solubles sont capables de se lier à l'ABA (Ma, et al. 2009; Park, et al. 2009). La protéine PYR (PYRABACTIN RESISTANCE 1) est capable de fixer un agoniste de l'ABA, la pyrabactine alors que la protéine RCAR1 (Regulatory Component of ABA Receptor 1) a été isolée à travers un criblage par la méthode de double-hybride pour identifier les protéines interagissantes d'ABI1.

Ces deux protéines, PYR et RCAR1, appartiennent à une même famille de protéines possédant une cavité hydrophobe pour la fixation de ligands. Ces protéines sont codées par une famille de gènes contenant quatorze membres nommés PYR1 et «PYR1-like» (PYL) 1- 13 ou RCAR1-RCAR14. De façon intéressante, les protéines PYR/PYL/RCAR sont capables de se lier aux protéines PP2C de manière dépendante à l'ABA afin d'inhiber l'activité phosphatase des protéines PP2C, ce qui aura pour effet de lever l'inhibition qui était exercée sur la voie de réponse à l'ABA. En effet, l'ABA

induit la phosphorylation de résidus sérine/thréonine dans le domaine catalytique des protéines kinases SnRK2 et il a été montré que les protéines PP2C déphosphorylent ces résidus et de ce fait, inactivent les protéines kinases SnRK2. Ainsi, le modèle établi est le suivant, les récepteurs de l'ABA, PYR/PYL/RCAR, désactivent l'inhibition dépendante des protéines PP2C qui est exercée sur les protéines kinases SnRK2 et, ce, en fonction de la présence d'ABA (Umezawa, et al. 2010) (Figure 29). Ces premiers éléments établissent une voie de signalisation et certaines des protéines régulées par cette voie ont été identifiées. En analysant les promoteurs des gènes induits par l'ABA, il a été souligné la présence d'éléments en cis notés ABRE (ABA-Responsive Elements). Ces séquences ABRE ont été utilisées pour des criblages simple hybride afin d'isoler les facteurs de transcription potentiels, les ABF/AREB (ABRE-binding factors). Les facteurs de transcription identifiés sont des protéines à domaine bZIP (basic leucine zipper) appartenant à une famille de neuf membres dont ABI5 qui tient un rôle très important durant la maturation de la graine. Ainsi, les facteurs de transcription ABF2, ABF3 et ABF4 sont induits lors de stress tels que la sécheresse et le stress salin ainsi que par la présence d'ABA. Ces facteurs de transcription ABF sont phosphorylés en présence d'ABA et cette phosphorylation est suffisante pour leur activation. De plus, une des protéines kinases SnRK2, est capable de phosphoryler les ABF in vitro (Umezawa, et al. 2010). D'autres facteurs de transcription sont impliqués dans la réponse à l'ABA, ABI3 qui contient le même domaine de fixation à l'ADN que les facteurs de transcription auxiniques ARF et ABI4 qui contient un domaine APETALA2 (Stone, et al. 2006).

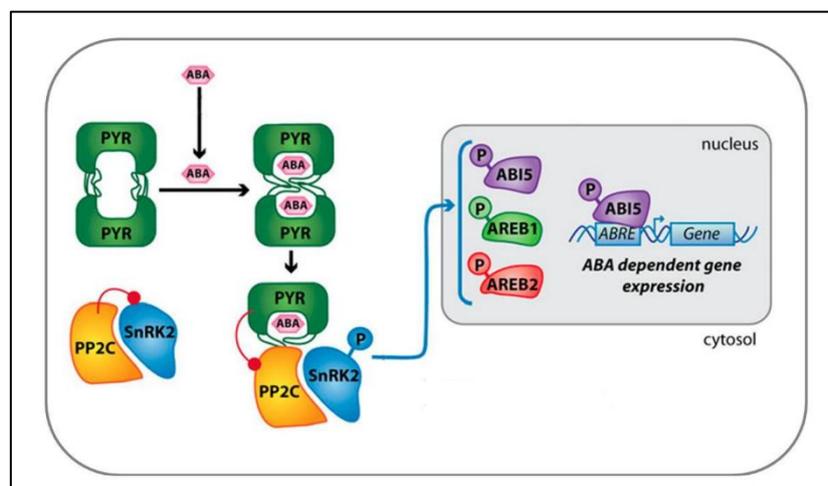


Figure 29. Voie de transduction du signal ABA (d'après Hubbard *et al.*, 2010)

En absence d'ABA, les protéines phosphatases 2C (PP2C) déphosphorylent les protéines kinases SnRK2 et inhibent ainsi leurs activités kinases. En présence d'ABA, les protéines PYR/PYL/RCAR sont capables de se fixer aux protéines PP2C. Ainsi, les protéines PYR/PYL/RCAR inhibent l'activité phosphatase des PP2C et permettent aux protéines kinases d'être phosphorylées et de phosphoryler à leur tour, les facteurs de transcription ABF/AREB. Ces facteurs de transcription vont activer des gènes de réponse à l'ABA

5.4.5. Effets physiologiques

L'acide abscissique (ABA) est un régulateur important de la croissance et du développement de la plante, spécialement lorsque celle-ci est soumise à des conditions environnementales défavorables. Le stress hydrique, l'excès d'eau, la déficience en éléments minéraux et la salinité augmentent la production de l'acide abscissique.

Cette phytohormone participe à la maturation de la graine et peut prolonger la dormance de celle-ci si les conditions environnementales ne sont pas optimales pour initier la germination. De plus, l'ABA peut suspendre la croissance d'une jeune plantule si celle-ci subit un stress, afin de reprendre la croissance lorsque les conditions de croissance redeviennent favorables. L'ABA protège aussi les plantes matures contre divers stress extérieurs, une augmentation de la salinité des sols, le froid, la sécheresse et l'attaque de pathogènes, en induisant diverses réponses physiologiques (Stone, et al. 2006). Ainsi, les changements dans les voies de biosynthèse ou de catabolisme de l'acide abscissique sont très importants dans la régulation de la teneur de cette phytohormone.

5.5. Ethylène

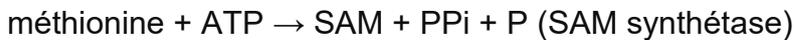
L'éthylène a été découvert en tant qu'hormone végétale en 1901, on remarquait que les feuilles des plantes situées à proximité des lampadaires (à lampe à gaz) tombaient prématurément. A partir de 1969, ce composé était finalement rangé parmi les hormones végétales.

5.5.1. Structure

L'éthylène (C₂H₄), est un hydrocarbure insaturé sous forme de gaz.

5.5.2. Biosynthèse et transport

L'éthylène a pour origine la méthionine. Dans son cycle de biosynthèse (qui se nomme « cycle de Yang ») la méthionine est transformée en S-adénosylméthionine (SAM) par la SAM synthétase :



La SAM est ensuite dégradée en 5-méthylthioadénosine (qui est réutilisé par le cycle de Yang) et en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) par l'ACC synthase (Figure 31). Une partie de l'ACC est ensuite convertie en éthylène (volatil) grâce à l'ACC oxydase, le reste va se conjuguer avec du N-malonyl pour donner du N-malonyl ACC (non volatil) stocké en une réserve métabolique qui pourra être hydrolysée en fonction des besoins de la plante.

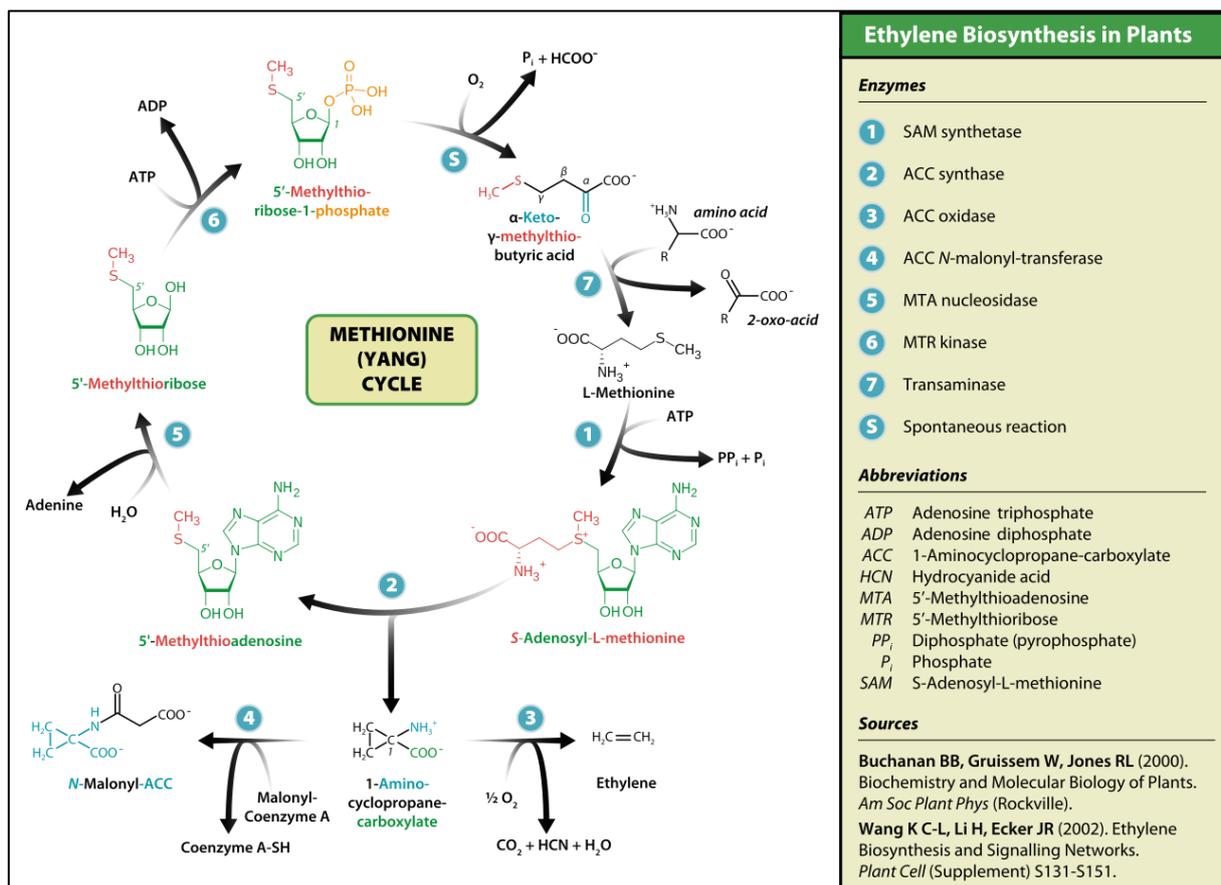


Figure 30. Le cycle de Yang

Étant donné sa nature volatile, l'éthylène circule des racines vers les parties aériennes par diffusion.

Sa synthèse est stimulée par la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et des fleurs, le stress hydrique et l'effet des autres hormones et inhibée par la lumière et les conditions d'anaérobiose

5.5.3. Effets physiologiques

L'éthylène peut être considéré comme une hormone mixte avec des effets positifs tels que l'initiation de la floraison, abscission, sénescence ainsi que la germination et des effets négatifs sur le développement en inhibant la croissance des végétaux. Elle exerce une influence sur toutes les phases du développement de la germination à la sénescence souvent en interaction avec d'autres hormones.

La production d'éthylène est très sensible aux facteurs de l'environnement : lumière, température, différents types de stress (blessures, radiations, sécheresse, attaques par les microorganismes, etc...). Dans le cas de ces agressions cette synthèse accrue d'éthylène s'accompagne de la formation de composés phénoliques, les enzymes de synthèse ou d'oxydation (peroxydases) de ces composés étant nettement activées.

L'éthylène déclenche ainsi des réactions de la plante qui peuvent être assimilées à des sortes de réactions de défense (cicatrisation, protection...) d'où l'appellation d'Hormone de Stress.

La production d'éthylène est stimulée par les auxines (naturelles ou synthétiques). Ainsi de nombreuses réponses attribuées à l'auxine aux fortes concentrations se produiraient par l'intermédiaire de l'éthylène (inhibition de l'élongation). Cette interaction pourrait fournir un contrôle naturel lors de la production excessive d'auxine.

L'éthylène régule la sénescence des tissus végétaux, y compris la sénescence des feuilles, des fleurs et des organes reproducteurs. Il favorise la dégradation des chlorophylles et des protéines, entraînant le jaunissement des feuilles et la perte de structure des tissus.

L'éthylène est connu pour son rôle dans la maturation des fruits. Il déclenche et coordonne une série de changements biochimiques et physiologiques qui conduisent à la transformation des fruits immatures en fruits mûrs. Cela comprend la conversion de l'amidon en sucres, le changement de couleur, le ramollissement de la texture et le développement des arômes.

L'éthylène favorise la sénescence des feuilles, un processus naturel de vieillissement des feuilles qui entraîne leur jaunissement, leur ramollissement et finalement leur chute. L'éthylène agit en régulant l'expression des gènes impliqués dans la dégradation des chlorophylles et des autres composants cellulaires.

L'éthylène peut stimuler l'ouverture des bourgeons floraux et favoriser la floraison. Il agit en régulant la sensibilité des tissus floraux à d'autres hormones impliquées dans la floraison, telles que les gibbérellines et les auxines.

Chapitre IV



Floraison et Virage floral

1. Introduction

La floraison est un processus complexe et vital dans le cycle de vie des végétaux. Elle est caractérisée par l'épanouissement des fleurs, qui sont les organes reproducteurs des plantes à fleurs. La floraison est un moment crucial où les plantes produisent des graines, assurant ainsi leur reproduction et leur survie. Ce phénomène est influencé par divers facteurs, tels que les hormones végétales, la photopériode et les températures. Comprendre la floraison des plantes est essentiel pour mieux connaître leur adaptation, leur biodiversité et les défis auxquels elles sont confrontées.

2. Passage de l'état végétatif à l'état reproducteur

Le passage de l'état végétatif à l'état floral est un processus complexe où l'on peut distinguer quatre étapes (2 phases principales) : induction florale, l'évocation florale, l'initiation florale et la floraison. Les deux premières étapes sont dénommées virage floral, et les deux dernières, morphogenèse florale (Figure 31).

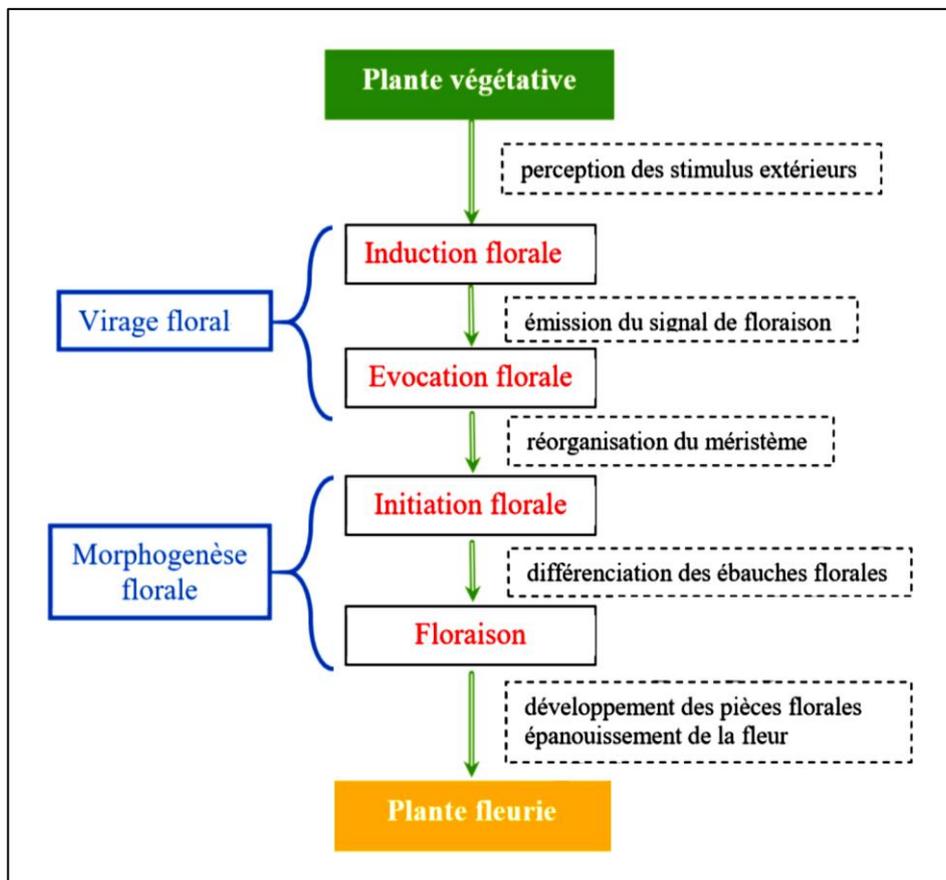


Figure 31. Différentes étapes du passage à l'état reproducteur chez une Angiosperme (HELLER *et al.*, 2000)

1.1. Virage floral

La première phase du passage à l'état reproducteur, que l'on peut désigner sous le terme de virage floral, porte essentiellement sur le changement d'orientation du méristème. Elle comporte deux étapes :

- **L'induction florale** (induction, du latin *inducere*, diriger), où certains organes de la plante tels que les feuilles, sous l'effet de stimulus extérieurs, envoient au méristème un message, le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur.

C'est une étape préparatoire, plus ou moins longue (un jour à plusieurs mois), est d'origine multifactorielle :

- Stimuli interne (endogène) : capacité de la plante à fleurir (maturité de floraison).

- Stimuli externe : dépend de la localisation géographique (saisons, climat : température et lumière). D'une manière générale, l'action de la température lorsqu'elle est nécessaire, doit précéder celle de la lumière, qui est souvent le facteur le plus important de la mise à fleur.

Au cours de cette période, si les traitements ne sont pas appliqués avec assez d'intensité ou de durée, des retours en arrière sont possibles (c'est l'effet dose). Ainsi on peut observer, concernant la fonction de la température, des phénomènes de dévernalisation ou, s'agissant de la lumière, des réversions à l'état végétatif. Cependant, en règle générale, et en dehors de conditions climatiques extrêmes, une fois le signal de floraison transmis et l'évocation florale réalisée, la mise à fleur est un processus irréversible.

- **L'évocation florale** (évocation, du latin *evocare*, faire venir), consiste en une réorganisation de l'architecture de l'apex, préparatoire à la différenciation des ébauches. Cette évolution n'est pas décelable à l'œil nu : on ne peut la caractériser qu'au niveau microscopique ou biochimique, par des changements de morphologie ou de composition cellulaires.

La réorganisation du méristème apical caulinaire (MAC) pour devenir reproducteur. La taille du méristème augmente, il s'agrandit et s'arrondit. La zone

apicale devient active, elle contient trois couches qui donnent les différents organes de la fleur et, le méristème médullaire devient inactif.

- L'architecture de l'apex se réorganise, de même que sa composition cellulaire
- Afflux de substrats (saccharose) et accélération du métabolisme énergétique pour la formation de nouveaux organes
- Augmentation de l'activité mitotique dans les 3 assises cellulaires du manteau/tunica

C'est au cours de cette étape que sont exprimés certains gènes, dont l'expression sera à l'origine de l'initiation florale.

2.1. Morphogénèse florale

La deuxième phase assure la morphogénèse florale est contrôlée par un programme génétique indépendant de l'environnement. Elle est réalisée en deux temps :

- **L'initiation florale**, où se différencient les ébauches des pièces florales; à ce stade le bourgeon végétatif est devenu bourgeon à fleur. On peut considérer que celle-ci est achevée (parfois depuis longtemps) lorsque le méristème, d'aspect végétatif jusqu'alors, commence à manifester les premiers signes visibles de changements morphologiques, qui peu à peu vont lui donner l'aspect d'un méristème préfloral ou, dans le cas d'une inflorescence, d'un méristème inflorescentiel.

Dans le cas d'une fleur unique terminale, les diverses pièces florales sont initiées progressivement à la surface du méristème préfloral (Figure 32).

Dans le cas d'une inflorescence, le méristème inflorescentiel porte des méristèmes floraux, eux-mêmes initiateurs de pièces florales.

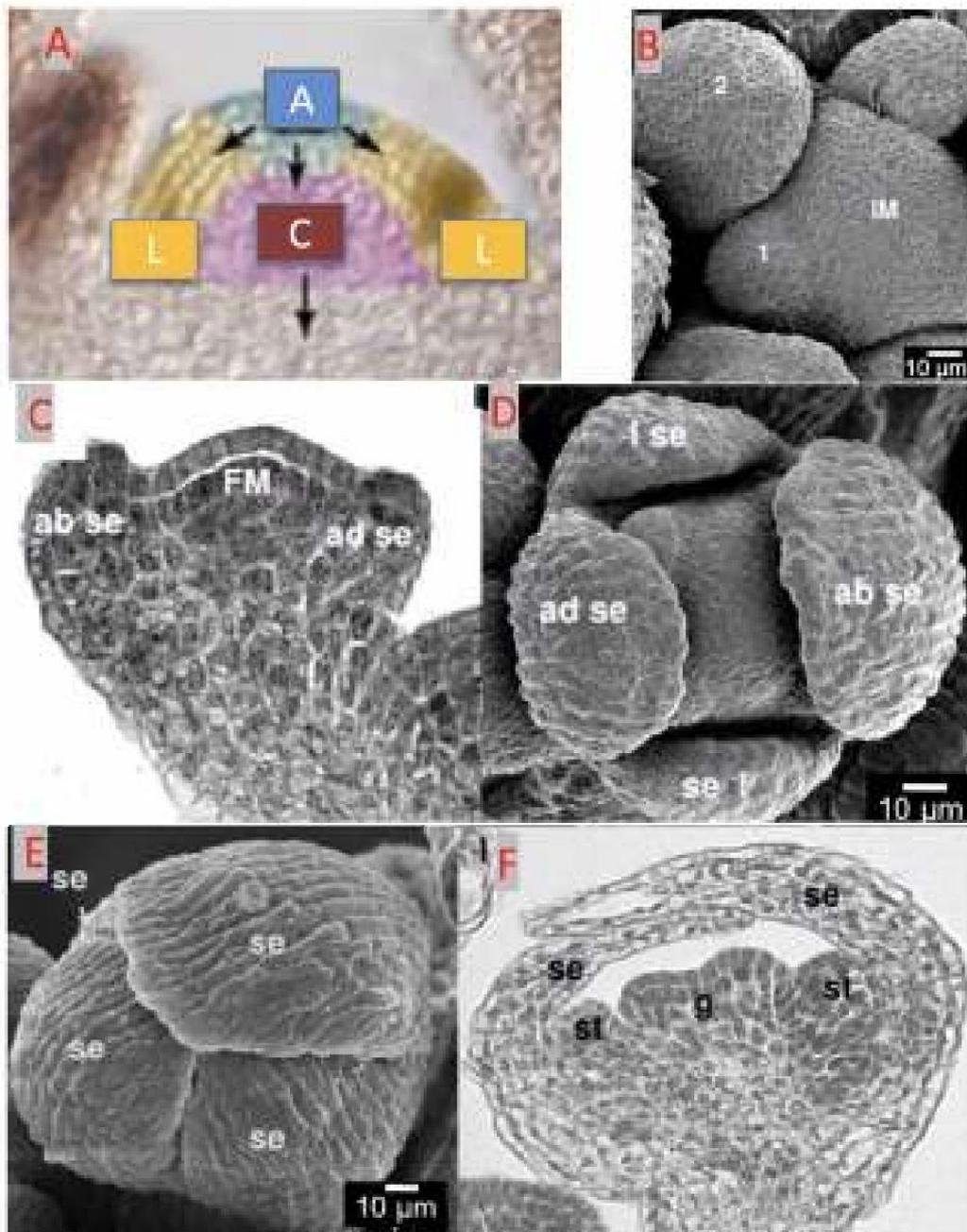


Figure 32. Evolution du méristème végétatif au cours de la floraison chez *Arabidopsis* (Alvarez *et al* ; 2010)

A : Méristème inflorescentiel (A= zone axiale, L= zone latérale, C= zone médullaire)

B : Méristème préfloral au stades 1 et 2

C et D : Méristème floral avec sépales

E et F : Bourgeon floral avec organes formés (S, P, A, C)

- **La floraison**, au sens ordinaire du terme. Elle consiste dans le développement des ébauches florales précédemment édifiées : différenciation de tissus particuliers, notamment dans les carpelles et les étamines, où va avoir lieu la méiose et la formation des gamètes, croissance des diverses pièces florales à l'intérieur du bouton floral, et finalement épanouissement des fleurs (Figure 33).

Une fois que tous les organes floraux sont différenciés et que la morphogenèse est terminée, la fleur mature s'ouvre et est prête à la pollinisation. La maturation des organes floraux est souvent accompagnée de changements dans la couleur, la texture et le parfum de la fleur pour attirer les pollinisateurs.

La fleur est généralement portée par un pédoncule. À son extrémité, le réceptacle renflé supporte les pièces florales. Le périanthe est formé de sépales et de pétales (organes stériles). À l'extérieur, une couronne de petites feuilles ordinairement vertes, les sépales, forme le calice. À l'intérieur, se trouvent des pièces colorées, les pétales, formant la corolle. Une fleur peut porter les organes mâles (androcée) et femelles (gynécée) isolément (fleur mâle, fleur femelle) ou réunis (fleur hermaphrodite).

Les étamines sont les unités de base de l'androcée. Elles sont constituées d'un filet et d'une anthère qui contient un grand nombre de cellules mères de microspores (sporogène), dont chacune subit une division méiotique pour former des microspores uninucléées. Les microspores sont ensuite enfermées dans des parois extérieures lourdes et résistantes et le noyau se divise par mitose, formant deux cellules - une cellule tubulaire et une cellule génératrice - dans la paroi originale des spores. C'est le grain de pollen mature, qui fusionnera avec la cellule germinale femelle pour former une graine après la pollinisation.

L'appareil reproducteur femelle est constitué par les carpelles qui sont, chacun, formés par une partie renflée et creuse qui contient un ovule, le style court, terminé par un stigmate formé de papilles. Dans chaque ovule, une seule grande cellule diploïde, appelée cellule mère mégaspore, subit une mitose pour produire quatre cellules mégaspore. Une seule cellule mégaspore survit et subit une division méiotique pour produire un sac embryonnaire à huit noyaux haploïdes. La division cellulaire subséquente produit un sac embryonnaire mature dans lequel les huit

noyaux sont séparés en sept cellules. L'une de ces cellules est l'œuf. Une autre est la grande cellule centrale contenant deux noyaux polaires.

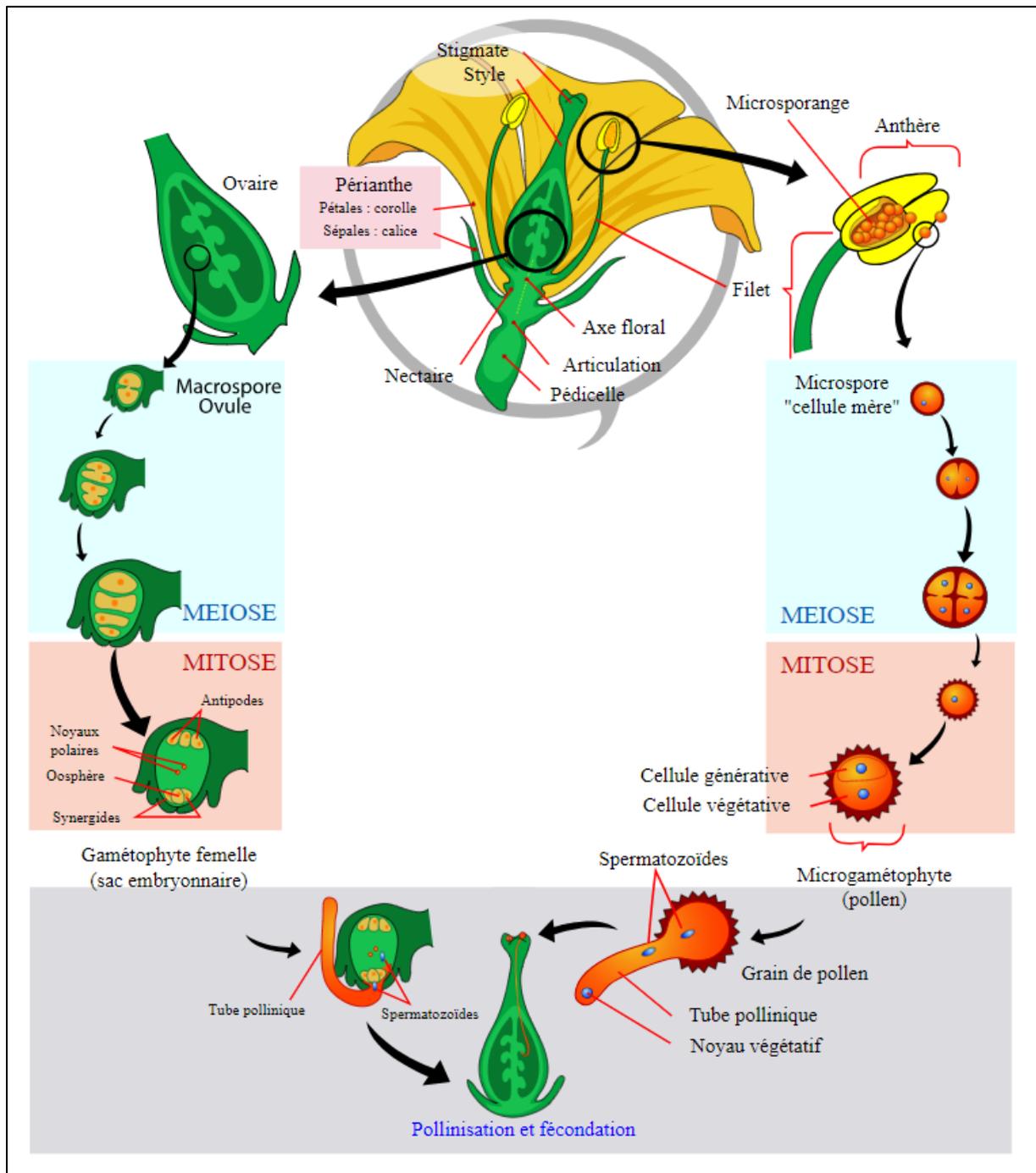


Figure 33. Structure d'une fleur simple.

(https://fr.wikipedia.org/wiki/Fleur#/media/Fichier:Angiosperm_life_cycle_diagram-fr.svg)

3. Mécanismes régulateurs de la floraison

3.1. Notion de maturité florale

Pour qu'une plante puisse fleurir il faut qu'elle ait atteint un certain développement végétatif. On appelle ce stade maturité de floraison. L'acquisition de cette maturité de floraison est de durée très variable selon les espèces. Avant ce stade la plante est dans un état dit juvénile et ne pourra fleurir quels que soient les traitements.

A titre d'exemple cette maturité de floraison est atteinte à des stades de développement différents : 7 feuilles chez le seigle, 13 entre-nœuds chez la tomate. Chez les arbres, ce temps est beaucoup plus long : entre 5 à 7 ans pour les poiriers et plusieurs dizaines d'années pour le Chêne.

La notion de maturité de floraison repose sur des explications empiriques. La plus vraisemblable est de nature trophique il ne serait pas bon pour une plante de fleurir avant qu'elle ait suffisamment développé son système végétatif (feuilles, racines) afin de permettre l'alimentation des organes le plus souvent non chlorophylliens (fleurs, fruits, graines) qui vont résulter de la floraison.

3.2. Nutrition

Les nutriments peuvent influencer les phases de développement. L'exposition à de faible lumière réduit la quantité des carbohydrates au l'apex, ce qui prolonge la phase juvénile ou réversion vers la juvénilité.

La valeur numérique du rapport carbone sur azote (C/N) est un facteur important de la mise à fleur. Si ce rapport est faible ($C/N < 10$), le système racinaire se développe beaucoup avec tige mais sans fleur (croissance végétative dominante). Si le rapport augmente ($C/N > 20$), le virage floral est favorisé (formation de fleur).

3.3. Température

3.3.1. Vernalisation

La vernalisation est longue exposition au froid. Elle ne confère qu'une potentialité de floraison, qui ne s'exprime que plus tard, si d'autres conditions sont remplies. A l'observation macroscopique et microscopique, rien ne distingue un bourgeon vernalisé d'un non vernalisé.

- **Répartition des plantes selon leur besoin de vernalisation**

Les plantes peuvent être réparties en trois catégories principales en fonction de leurs besoins en vernalisation :

Plantes vernalisantes : Ce sont des plantes qui nécessitent une période de froid prolongée pour déclencher la floraison. Cette période de froid imite les conditions hivernales et permet à la plante de se préparer à fleurir au printemps. Les exemples incluent le blé d'hiver, l'orge d'hiver et plusieurs espèces de fleurs vivaces.

Plantes non vernalisantes : Ces plantes n'ont pas besoin d'une période de froid prolongée pour fleurir. Les exemples incluent le blé de printemps, l'orge de printemps et de nombreuses annuelles et bisannuelles.

Plantes facultativement vernalisantes : Ces plantes peuvent fleurir soit après une période de froid, soit sans cette période. Elles ont une certaine plasticité phénotypique qui leur permet de s'adapter aux conditions environnementales changeantes. Certaines variétés de blé et d'orge peuvent être classées dans cette catégorie, selon leur adaptation à différentes régions et conditions de croissance.

- **Mécanismes d'actions de la vernalisation**

Une compréhension des mécanismes moléculaires de la vernalisation a résulté d'études de génétique moléculaire chez *Arabidopsis* en exploitant différents mutants.

En résumé, le traitement par le froid entraîne la répression du gène Flowering locus C (FLC) qui code un inhibiteur de floraison. Cette expression réduite de FLC est maintenue pendant la suite du développement (après le traitement par le froid) par l'activité des gènes de VERNALISATION (VRN).

Il existe trois gènes importants pour la vernalisation : VRN1, VRN 2 et VIN 3. Ils agissent l'un après l'autre en perturbant l'organisation du chromosome (changement de conformation de la chromatine).

VRN1 code une DNA-binding protein et VRN2 code un homologue de l'un des gènes du groupe Polycomb qui maintient le « silencing » de certains gènes durant le développement.

FLC est un régulateur transcriptionnel à boîte MAD qui fonctionne comme un répresseur de floraison en inactivant un ensemble de gènes requis pour la transition d'un méristème végétatif en méristème floral.

Pendant l'hiver : il y a expression de vin 3 qui va permettre qu'un complexe HDAC deacetyle l'histone H3. Cette réaction va former un environnement favorable. Il y aura méthylation de H3 grâce à PRC2 qui contient VRN1 et 2, ils sont nécessaires pour maintenir l'état inactif de FLC.

Au printemps : le maintien de la répression grâce au complexe PRC2, il interagit avec des ADN non codant, et ces transcrits non codants qui sont associés à PRC2 vont éteindre FLC. La chromatine va retourner à son état normal

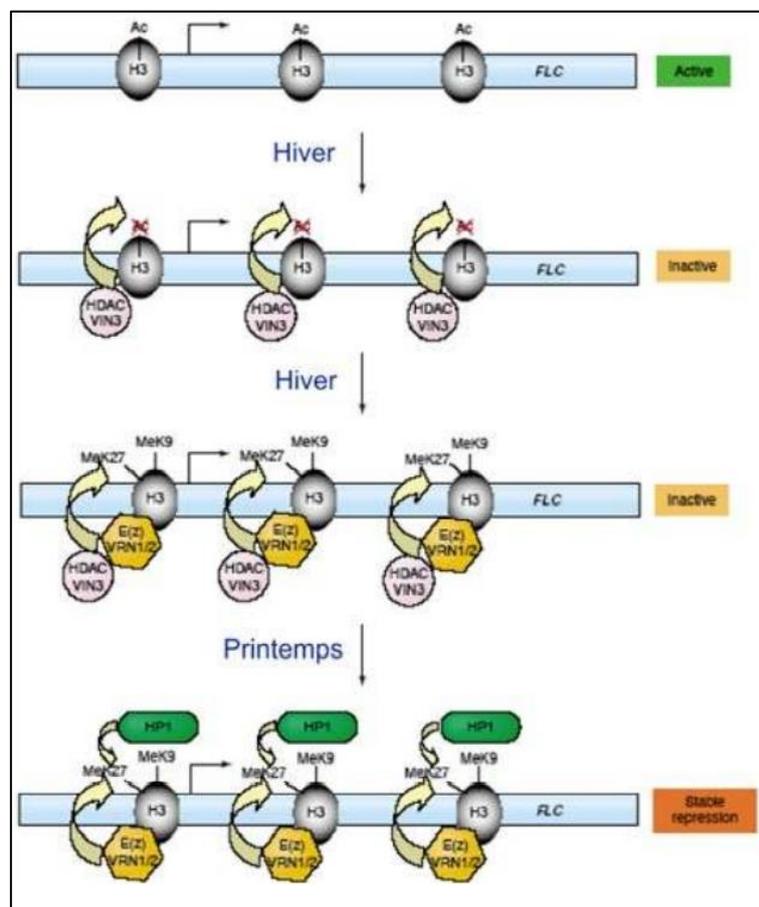


Figure 33. Voie de vernalisation cher Arabidopsis thaliana

3.3.2. Hautes températures

Les exigences en matière de température pour la floraison varient considérablement selon les espèces de plantes. Certaines espèces tropicales, par exemple, peuvent nécessiter des températures élevées et constantes pour fleurir. Le développement floral régit par une succession de températures différentes.

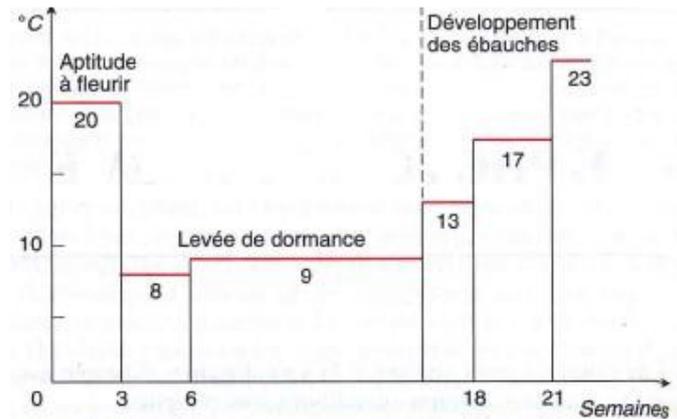


Figure 34. Besoins de températures élevées pour la floraison chez les plantes à bulbes (tulipe)

3.4. Photopériodisme

3.4.1. Rappel sur le mécanisme

Les plantes ont des exigences différentes vis-à-vis de la photopériode (durée de l'éclairement du jour). Exemple : une plante de jour court ne fleurit pas lorsque la photopériode est trop importante, mais elle fleurit lorsque la lumière est inférieure à cette durée critique de la nuit. Donc, les plantes sont sensibles à la durée de la nuit plutôt qu'à la durée du jour.

La photopériode est perçue au niveau des feuilles. La protéine FT est le signal qui provoque la floraison. Il part de la feuille jusqu'au méristème. La protéine CO (Constans) en jour long est activée par la photopériode. Elle agit ensuite en provoquant la synthèse de la protéine FT.

3.4.2. Notion de minimum d'éclairement trophique

Le Minimum d'éclairement trophique est la photopériode minimum pour permettre une photosynthèse suffisante. Exemple : 4 ou 5 heures sous réserve que l'éclairement soit suffisant (quelques centaines de $W.m^{-2}$)

3.4.3. Répartition des plantes selon leur besoin d'éclairement

La Photopériode (héméropériode) est la période éclairée, tandis que la Scotopériode (nyctipériode) est la période obscure. Leur succession constitue le cycle photopériodique qui définit l'alternance de la lumière et de l'obscurité au cours d'une période de 24h.

Une période d'éclairage favorable à la floraison est appelée eupériode, tandis qu'une période contraire est nommée dyspériode. Les plantes sont classées en 4 catégories :

Les plantes se classent en 4 catégories :

- Plantes aphotiques : Formation d'ébauches florales même à l'obscurité.
- Plantes indifférentes : Floraison quelle que soit la photopériode (à partir du min. d'éclairement).
- Plantes nyctipériodiques : Floraison si la photopériode est inférieure à la photopériode critique (P_c).
- Plante héméropériodiques : Floraison si la photopériode est supérieure à la P_c .

Il existe deux photopériodes minimales : T et P_c . Jusqu'à T , l'intensité lumineuse doit être de plusieurs centaines de $W.m^{-2}$, alors qu'au-delà, elle peut être de quelques dixièmes.

Il est important de noter que les jours courts ne signifient pas une photopériode courte en termes absolus ($<12h$), mais plutôt inférieure à la valeur critique. Chaque espèce possède sa propre photopériode critique (P_c). Les plantes peuvent fleurir avec une P_c non adaptée, mais cela peut prendre plus de temps. Les exigences en matière

de photopériode évoluent avec l'âge de la plante, en tenant compte également de la température et des conditions nutritives.

3.4.4. Induction photopériodique

Les mécanismes liés à l'induction photopériodique sont complexes et varient d'une plante à une autre. Cependant, voici une description générale des principaux mécanismes impliqués :

Récepteurs de la lumière : Les plantes possèdent des récepteurs de lumière sensibles aux changements de photopériode. Les photorécepteurs les plus importants sont les phytochromes et les cryptochromes, qui détectent la lumière rouge et bleue, respectivement.

Transduction du signal : Une fois que les récepteurs de lumière détectent les variations de photopériode, ils déclenchent des cascades de signalisation à l'intérieur de la cellule. Ces signaux sont souvent transmis par des protéines kinases et des facteurs de transcription qui modifient l'expression des gènes impliqués dans la réponse aux stimuli environnementaux (Figure 35).

Régulation de l'expression génique : Les changements dans la photopériode peuvent réguler directement l'expression des gènes associés à des processus spécifiques tels que la floraison. Par exemple, certaines plantes peuvent activer l'expression de gènes promoteurs de la floraison en réponse à des jours courts ou longs.

Mémoire photopériodique : Les plantes peuvent aussi avoir une mémoire photopériodique, ce qui signifie qu'elles peuvent se souvenir des changements de photopériode au fil du temps. Cette mémoire peut influencer les réponses futures des plantes à des variations de la photopériode.

Interaction avec d'autres signaux environnementaux : Les réponses des plantes à la photopériode peuvent être modulées par d'autres signaux environnementaux tels que la température, l'humidité, et la disponibilité des nutriments.

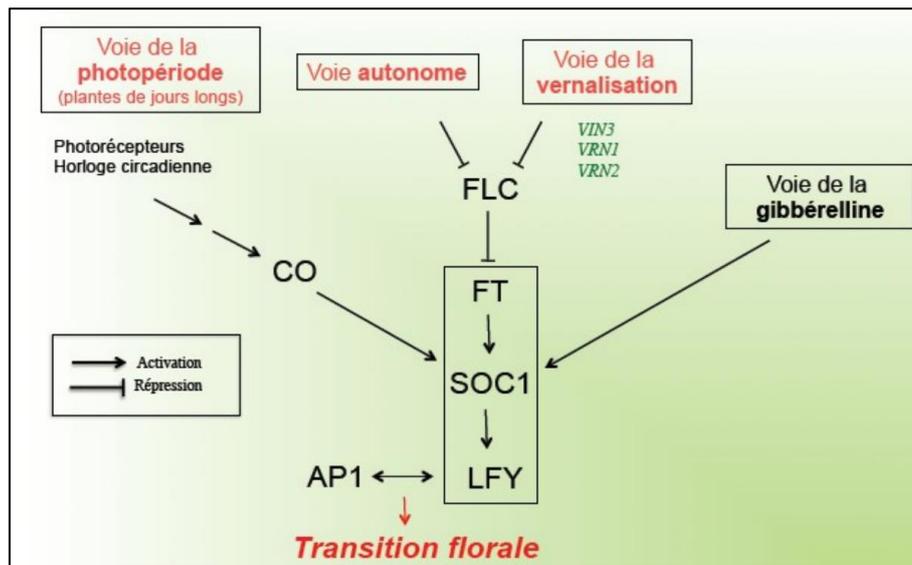


Figure 35. Modèle simplifié du réseau génétique d'interactions contrôlant la floraison chez *Arabidopsis thaliana*

La floraison est influencée par la voie autonome (déclenchement naturel de floraison), la voie de la vernalisation, la voie de la photopériode (plantes de jours longs) et voie des gibbérellines.

FLC a une action négative sur la floraison, mais la voie autonome et de vernalisation le bloque, ce qui au final permet la floraison.

FT + SOC1 + LFY sont des gènes d'identité du méristème floral

AP1 est un gène d'identité de l'organe

Références bibliographiques

1. Alvarez-Buylla, E. R., Benítez, M., Corvera-Poiré, A., Cador, Á. C., de Folter, S., de Buen, A. G., ... & Sánchez-Corrales, Y. E. (2010). Flower development. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 8.
2. Ameziane, E., Hassani, T., & Persoon, E. (1994). Bases physiologiques de l'élaboration du rendement. Hatier-Aupelf. Uref (Eds.). *Agronomie Moderne. Bases de la production végétale*. Paris, France.
3. CHAA, L. (2021). *BIOLOGIE VEGETALE: Histologie et Anatomie Vegetales*.
4. Côme, D. (1982). Germination. *Physiologie végétale, II. Croissance et développement*. Hermann, Paris, 129-225.
5. De Lucas, M., Daviere, J. M., Rodríguez-Falcón, M., Pontin, M., Iglesias-Pedraz, J. M., Lorrain, S., ... & Prat, S. (2008). A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature*, 451(7177), 480-484.
6. Dill, A., Thomas, S. G., Hu, J., Steber, C. M., & Sun, T. P. (2004). The Arabidopsis F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation. *The Plant Cell*, 16(6), 1392-1405.
7. Feng, S., Martinez, C., Gusmaroli, G., Wang, Y. U., Zhou, J., Wang, F., ... & Deng, X. W. (2008). Coordinated regulation of Arabidopsis thaliana development by light and gibberellins. *Nature*, 451(7177), 475-479.
8. Heller, R., Esnault, R., & Lance, C. (2000). *Physiologie végétale. Tome 2. Développement*. 5e Edition mise à jour et augmentée. Ed.
9. Hopkins, W. G. (2003). *Physiologie végétale 2ème édition américaine*, de Boeck et lancier SA. Paris 514p.
10. Hubbard, K. E., Nishimura, N., Hitomi, K., Getzoff, E. D., & Schroeder, J. I. (2010). Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions. *Genes & development*, 24(16), 1695-1708.
11. LAZAR, T. (2003). Taiz, L. and Zeiger, E. *Plant physiology*. 3rd edn.
12. Leblond-Castaing, J. (2011). *Caractérisation de l'interaction des protéines IMA/MIF2 et CSN5 au niveau moléculaire et physiologique (Doctoral dissertation, Bordeaux 1)*.

13. Morot-Gaudry, J. F., Prat, R., Bohn-Courseau, I., Jullien, M., Parcy, F., Perrot-Rechenmann, C., ... & Richard, L. (2017). *Biologie végétale: Croissance et développement-3e éd.* Dunod.
14. Nambara, E., & Marion-Poll, A. (2005). Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 56, 165-185.
15. Raven, P. H., Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (2007). *Biologie végétale traduction de la 7e édition américaine par Jules Bouharmont; révision scientifique de Carlo Evrardt.*
16. Raza, A., Charagh, S., García-Caparrós, P., Rahman, M. A., Ogwugwa, V. H., Saeed, F., & Jin, W. (2022). Melatonin-mediated temperature stress tolerance in plants. *GM Crops & Food*, 13(1), 196-217.
17. Sakakibara, H. (2006). Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 431-449.
18. Santner, A., Calderon-Villalobos, L. I. A., & Estelle, M. (2009). Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature chemical biology*, 5(5), 301-307.
19. Schwechheimer, C. (2008). Understanding gibberellic acid signaling—are we there yet?. *Current opinion in plant biology*, 11(1), 9-15.
20. Seo, M., & Koshida, T. (2002). Complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends in plant science*, 7(1), 41-48.
21. Stone, S. L., Williams, L. A., Farmer, L. M., Vierstra, R. D., & Callis, J. (2006). KEEP ON GOING, a RING E3 ligase essential for Arabidopsis growth and development, is involved in abscisic acid signaling. *The Plant Cell*, 18(12), 3415-3428.
22. Umezawa, T., Nakashima, K., Miyakawa, T., Kuromori, T., Tanokura, M., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2010). Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant and cell physiology*, 51(11), 1821-1839.
23. Vierstra, R. D., & Quail, P. H. (1983). Purification and initial characterization of 124 kDalton phytochrome from Avena. *Biochemistry*, 22(10), 2498-2505.
24. Wang, K. L. C., Li, H., & Ecker, J. R. (2002). Ethylene biosynthesis and signaling networks. *The plant cell*, 14(suppl_1), S131-S151.

25. Went, F. W. (1944). Plant growth under controlled conditions. II. Thermoperiodicity in growth and fruiting of the tomato. *American Journal of Botany*, 135-150.
 26. Woodward, A. W., & Bartel, B. (2005). Auxin: regulation, action, and interaction. *Annals of botany*, 95(5), 707-735.
 27. Yamaguchi, S. (2008). Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 225-251.
 28. Zhao, Y. (2010). Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annual review of plant biology*, 61, 49-64.
-
1. <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/racine/01-sachs.htm>.
 2. <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/mouvements/trop-photo.htm>
 3. <https://www.maxicours.com/se/cours/les-zones-de-croissance-meristematique/>
 4. <https://www.universalis-edu.com/encyclopedie/fleur/?tag64=LzE0Nzc0NzIxNDYvNTgxMDcwMzc1YzNIOQ==>
 5. (https://fr.wikipedia.org/wiki/Fleur#/media/Fichier:Angiosperm_life_cycle_diagram-fr.svg)