

**Ecole Nationale
Supérieure de
Bibliothécaires**

1190
**Université
Claude Bernard
Lyon I**

**Diplôme Supérieur
de Bibliothécaire**

**DESS Informatique
Documentaire**

Note de synthèse

*Contrôle hormonal
de la
différenciation
chez les Angiospermes*

*Caroline ATHENOL
sous la direction de Madame EYNARD
(Lycée Colbert LYON)*

1991

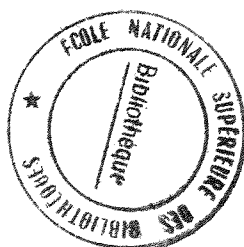
**Ecole Nationale
Supérieure de
Bibliothécaires**

**Université
Claude Bernard
Lyon I**

**Diplôme Supérieur
de Bibliothécaire**

**DESS Informatique
Documentaire**

Note de synthèse



*Contrôle hormonal
de la
différenciation
chez les Angiospermes*

*Caroline ATHENOL
sous la direction de Madame EYNARD
(Lycée Colbert LYON)*

1991

CONTROLE HORMONAL
DE LA DIFFERENCIATION
CHEZ LES ANGIOSPERMES

Caroline ATHENOL

RESUME : Chez les Angiospermes, la différenciation est soumise à un contrôle phytohormonal. L'auxine intervient le plus souvent en synergie avec les gibbérellines et/ou les cytokinines. Le rôle de l'acide abscissique et surtout celui de l'éthylène sont peu connus.

DESCRIPTEURS¹ : Végétal ; Spermatophyta ; Angiospermae ; Cytodifférenciation ; Substance croissance végétal ; Auxine ; Cytokinine ; Abscissique acide ; Ethylène; Gibbérelline

ABSTRACT : The Angiosperms differentiation is under a phytohormonal control. The auxin often cooperates with the gibberellins and/or the cytokinins. The abscisic acid role and especially the ethylene one are not very well understood.

KEYWORDS¹ : Vegetals ; Spermatophyta ; Angiospermae ; Cell differentiation ; Plant growth substance ; Auxin ; Cytokinin ; Abscisic acid ; Ethylene ; Gibberellins

1. termes sélectionnés parmi la liste biosystématique et les descripteurs français-anglais de *Pascal lexique : sciences exactes et technologie, sciences de la vie : lexique français-anglais-espagnol*. CNRS. Paris : CDST, 1988. VIII-796 P.

R E M E R C I E M E N T S

A Madame EYNARD qui a accepté la direction de
la présente note de synthèse et
la réduction du sujet initial

Au laboratoire de Sciences Naturelles du
Lycée Colbert pour sa
participation au financement des
recherches

A Madame ROGER et Monsieur LARDY pour leur
aide lors de l'interrogation des
bases de données

SOMMAIRE

PRESENTATION DU SUJET	p. 1
RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE : METHODOLOGIE	p. 2
SITUER LE SUJET Recherche manuelle préliminaire BN-Opale	p. 2
LA STRATEGIE DE RECHERCHE Une recherche exclusivement automatisée ? Recherche rétrospective limitée à 1988 Le choix des outils	p. 3
LA RECHERCHE AUTOMATISEE Pascal Biosis Previews Chemical Abstracts Search CD-Thèses	p. 6
ACQUISITION DES DOCUMENTS PRIMAIRES Localisation des documents Commande des thèses	p. 9
COMMENTAIRES Recherche manuelle complémentaire D'autres bases de données spécialisées Autres pistes possibles	p. 10
CONCLUSION	p. 11
CONTROLE HORMONAL DE LA DIFFERENCIATION CELLULAIRE CHEZ LES ANGIOSPERMES	p. 13
L'ORGANOGENESE La rhizogenèse et la caulogenèse La différenciation de la fleur	p. 14
HISTOGENESE : EXEMPLE DE LA XYLOGENESE Les techniques expérimentales L'induction hormonale de la différenciation vasculaire L'importance des concentrations relatives des hormones	p. 17
MODE D'ACTION DES PHYTOHORMONES AU NIVEAU CELLULAIRE L'importance de la situation cytoplasmique dans l'orientation de la différenciation Au niveau de la membrane plasmique A l'intérieur de la cellule	p. 22
CONCLUSION GENERALE	p. 27
BIBLIOGRAPHIE	p. 28
ANNEXES	

PRESENTATION DU SUJET

La constitution de dossiers de synthèse, tenus à jour, sur des sujets fondamentaux est nécessaire pour l'enseignement. Précisément, Madame EYNARD, notre demandeur, est enseignante au Lycée Colbert de Lyon, et à l'Université Claude Bernard Lyon I où elle assure des cours en Biologie et Physiologie Végétales en Préparation CAPES-Agrégation de Sciences Naturelles.

La différenciation chez les végétaux est un de ces thèmes généraux et peut être présentée de la façon suivante.

Les cellules du jeune embryon des végétaux supérieurs (Angiospermes) ont une organisation voisine ; et toutes se divisent. Progressivement seules certaines cellules, dites méristématiques, conservent la capacité de se diviser. Elles engendrent des populations cellulaires qui, elles, acquièrent une spécialisation particulière : elles se différencient.

C'est pourquoi on peut observer, dans un même végétal, des cellules très différentes du point de vue structural et fonctionnel.

Lors de la culture in vitro d'un fragment d'organe ou d'une seule cellule somatique, on peut régénérer une plante entière ...

Naturelle, traditionnelle ou artificielle, la multiplication végétative permet la production de nouveaux individus sans intervention de la sexualité ou de l'ensemble des éléments sexuels. Il faut souligner que, dans les conditions naturelles, la reproduction sexuée et la multiplication végétative (les deux processus de production de nouveaux individus) existent chez les végétaux ; et cela même chez les végétaux supérieurs, alors que chez les animaux, sauf pour les plus inférieurs, seule la reproduction sexuée est possible.

RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE :

METHODOLOGIE

Avant tout, il convient de définir les orientations, les limites de la recherche.

Ainsi, lors d'une discussion préalable avec notre demandeur, il a été décidé de restreindre le thème initial sur la cytodifférenciation chez les végétaux aux déterminismes hormonaux, ces mécanismes étant contrôlés aussi par des facteurs de l'environnement et des gradients nutritifs.

A. SITUER LE SUJET

1. RECHERCHE MANUELLE PRELIMINAIRE

Il s'agit de consulter des ouvrages de références "traditionnels", fabriqués manuellement et exploités sur un support papier.

La consultation d'encyclopédies comme *Encyclopaedia Universalis* (encyclopédie alphabétique à lexique restreint et complété par un index alphabétique très détaillé) et d'ouvrages généraux, recensés grâce au fichier manuel de la bibliothèque universitaire de Lyon I, permet de situer le sujet dans son contexte et de donner des pistes de recherche. Dans cette même optique, le dépouillement de périodiques, comme *La Recherche et Pour La Science*, a été réalisé.

2. BN-OPALE

Avec les termes recueillis lors des recherches précédentes, il est possible d'interroger ce CD-ROM afin de chercher d'autres ouvrages généraux sur le sujet.

Ce CD-ROM comprend 1.000.000 notices : des ouvrages français, parus depuis 1975, arrivés à la Bibliothèque Nationale selon le dépôt légal, plus des ouvrages étrangers acquis par celle-ci.

La consultation des microfiches d'indexation RAMEAU ne permet de définir la recherche que dans un contexte très large : *TS plantes ** Cellules et tissus ** différenciation*

La notion de "phytohormone" est absente de même que les noms des différentes hormones végétales : "auxines", "cytokinines", "gibbérélines" ...

Pour l'interrogation du CR-ROM, la fonctionnalité RECHERCHE permet la mise en place d'une zone de travail où on inscrit directement les recherches.

Chaque question doit être précédée de l'option de recherche. Seules les options suivantes serviront : 'ms' (Mot sujet) et 'cs' (Combiner les recherches).

1) ms = plantes	1498
2) ms = cellules	113
3) ms = tissus	232
4) cs = 2 et cs = 3	10
5) ms = différenciation	15
6) cs = 1 et cs = 4	10
7) cs = 6 et cs = 5	0

* Conclusion : Commentaires

Comme prévu, le résultat de cette recherche est décevant. Les 10 références de la sixième question appartiennent, en effet, au domaine de la biologie animale.

BN-Opale n'est pas l'outil à utiliser pour une recherche dans un domaine scientifique comme celle dont il est question ici.

Il faut directement s'orienter vers des fonds bibliographiques spécifiques.

B. LA STRATEGIE DE LA RECHERCHE

Il existe deux grands types de recherche : la recherche manuelle dont des exemples figurent ci-dessus, et la recherche automatisée qui désigne l'emploi d'outils comme les bases de données et les CD-ROM...

Souvent, d'ailleurs, ces derniers ne sont que le résultat d'un changement de support et sont réalisés à partir de formes papier; ils donnent donc le même type de renseignements.

Toutefois, bien que leur utilisation soit plus pratique, les CD-ROM ne sont pas forcément géographiquement accessibles ; et les bases bibliographiques ont un coût de consultation non négligeable : leur interrogation a dû être limitée.

1. UNE RECHERCHE EXCLUSIVEMENT AUTOMATISEE?

Le choix de mener cette recherche en utilisant de préférence les supports informatisés se justifie de la façon suivante. Le travail est moins fastidieux, plus rapide et plus performant. Mais, comme tous les outils sélectionnés n'ont pas pu être consultés, il ne pourra pas être totalement exécuté en recherche automatisée, et il faudra dans un deuxième temps revenir à une recherche manuelle.

2. RECHERCHE RETROSPECTIVE LIMITEE A 1988

De plus, comme il s'agit d'un sujet dans un domaine en évolution constante et rapide, il faut limiter dans le temps la recherche rétrospective des documents, afin d'éliminer les références dépassées par des découvertes scientifiques récentes. Comment dans ces conditions choisir la date de départ ?

En fonction de quel critère ?

Bien sûr, le choix de 1988 comme frontière est discutable. Mais, compte tenu des progrès dans cette matière, une durée de trois ans semblait correspondre à la durée de vie maximale d'un document.

Certains seront donc probablement périmés, il conviendra alors de les éliminer et de ne garder que les plus récents en cas de contraction. En élargissant légèrement la durée, on limite le nombre de documents pertinents qui ne seront pas recensés.

3. LE CHOIX DES OUTILS

Ce sujet se situe dans le domaine des biologie et physiologie végétales.

L'interrogation de bases de données scientifiques plus ou moins spécialisées est particulièrement indiquée pour cette recherche, ainsi qu'on l'a vu lors de l'interrogation de BN-Opale.

a. Pascal

Produite par l'INIST/CNRS (INstitut de l'Information Scientifique et Technique/Centre National de la Recherche Scientifique), la base PASCAL contient toutes les références des documents de la bibliographie imprimée du *Bulletin signalétique du CNRS* de 1973 à 1983, et de *Pascal Sigma*, *Pascal Thema*, *Pascal Folio* et *Pascal Explore* à partir de 1984.

Multidisciplinaire, couvrant en particulier le domaine qui nous intéresse, elle comprend environ 8.000.000 de références et fait l'objet d'une mise à jour mensuelle sur le serveur TELESYSTEMES QUESTEL comme sur ASE, d'où un accroissement de 400.000 notices par an.

La recherche automatisée dans PASCAL pallie l'absence d'index cumulatifs auteurs et matières de la bibliographie imprimée correspondante.

b. BIOSIS Previews

Une seule base de données BIOSIS Previews, produite par Biosciences Information Service (USA), correspond aux bibliographies imprimées *Biological Abstracts* et *Biological Abstracts/RRM*, couvrant la littérature dans le domaine des sciences biologiques et médicales. Selon le serveur, IRS/ESA, DIRS, DIMDI, DATA-STAR ou STN, elle comprend de 5.000.000 à 7.500.000 de références, la date de départ du fichier va de 1969 à 1973, et la mise à jour est mensuelle, bimensuelle ou hebdomadaire. Elle s'accroît de 470.000 références nouvelles par an.

c. Chemical Abstracts Search

Depuis 1967, *Chemical Abstracts*, bibliographie imprimée recensant la majorité de la littérature chimique et para-chimique mondiale, est informatisée. Produite par Chemical Abstracts Service (USA), elle est accessible sur 8 serveurs différents : BRS, IRS-ESA, DIRS, SDC, TELESYSTEMES, DATA-STAR et STN. Elle comprend environ 9.000.000 références et contenait 7.500.000 substances chimiques indexées en 1985. Sa mise à jour est bimensuelle, son accroissement de 400.000 références par an.

d. CD-Thèses

Ce disque contient les références des 170.000 thèses soutenues en France depuis 1972 (dans toutes les disciplines - 1983 pour la santé), créé par la Direction de la recherche et des études doctorales du Ministère de l'éducation nationale de la jeunesse et des sports.

Il a été réalisé grâce au soutien de la Délégation à l'information scientifique et technique du ministère de la recherche et de la technologie. Ses données sont rassemblées par le INST/CNRS pour la section "Sciences" consultée (édition 1989), Le Catalogue Collectif National fournissant les références des bibliothèques universitaires.

C. LA RECHERCHE AUTOMATISEE

Les publications scientifiques sont fréquemment en langue anglaise. C'est pourquoi, une fois la liste des concepts pertinents élaborée, et après la collecte des termes synonymes ou associés, il convient de consulter un dictionnaire pour trouver les équivalents en anglais.

Pour les trois bases de données, PASCAL, BIOSIS Previews et CA Search, les stratégies de recherche sont semblables. D'abord, on construit des équations unitaires, correspondant à un seul aspect du sujet. Puis, grâce aux opérateurs booléens, on forme les intersections ou les unions des ensembles élémentaires précédemment constitués, afin de préciser la recherche.

1. PASCAL

1) <i>differen?iation M (cellular ou cellulaire)</i>	758
2) <i>cytodifferen?iation</i>	18.023
3) <i>1 ou 2</i>	18.657
4) <i>3 et (plante? ou vegetal?? ou vegetaux ou agronomie/FG)</i>	2441
5) <i>4 et (phytohormon+ ou substance croissance+)</i>	179
6) <i>4 et (auxin+ ou gibberelli+ ou cytokinin?? ou kinetin?? ou ethylene ou abscis+)</i>	92
7) <i>4 et hormon+</i>	30
8) <i>5 ou 6 ou 7</i>	208
9) <i>/DP>1988</i>	100

* Résultats : Commentaires

'M' s'emploie pour préciser le voisinage immédiat des termes situés de part et d'autre de cet opérateur de proximité. Les recherches sont effectuées sur le basic index, on utilise donc un vocabulaire libre (mais on aurait pu utiliser le vocabulaire contrôlé : cf les descripteurs donnés au début de cette note de synthèse). Les troncatures permettent de pallier au manque de précision engendré par cette méthode.

- La troncature limitée '?' remplace zéro ou un caractère. Par exemple, "differen?iation" signifie à la fois les termes en français et en anglais "différenciation" et "differentiation".

- Quand on utilise une troncature illimitée '+' (remplaçant de zéro à plusieurs caractères), l'environnement du terme dans le basic index s'affiche avec le nombre de références correspondant. On peut alors sélectionner un ou plusieurs termes pour poursuivre la recherche.

La troncature "phytohormon+" propose les termes :

PYTOHORMONAKTIVITAET, PHYTOHORMONAL, PHYTOHORMONALE,
 PHYTOHORMONALES, PHYTOHORMONALGABEN, PHYTOHORMONARTIGE,
 PHYTOHORMONAUX, PHYTOHORMONE, PHYTOHORMONEN, PHYTOHORMONES,
 PHYTOHORMONFREIEM, PHYTOHORMONGEHALT.

Située à la fin d'un descripteur, la troncature illimitée entraîne l'affichage des descripteurs environnants. Exemple "substance croissance+" :

SUBSTANCE CROISSANCE, SUBSTANCE CROISSANCE VEGETAL, SUBSTANCE CROISSANCE VEGETALE,

Le dépouillement des 50 premières notices a mis en évidence la nécessité de restreindre encore le sujet. En effet, le sujet initial impliquait de nombreux documents à synthétiser faisant référence à des organismes très hétérogènes. Il convenait donc de contacter notre demandeur pour lui exposer ce problème. Une généralisation des mécanismes au niveau d'un seul groupe, les Angiospermes, a été décidée.

2. BIOSIS

Cette recherche a été effectuée dans le cadre d'un stage de formation à l'initiation de cette base, organisé à l'URFIST (Unité Régionale de Formation et de promotion pour l'Information Scientifique et Technique) de Villeurbanne.

La recherche dans cette base nécessite la consultation préalable du *master guide* qui renferme une liste alphabétique de vocabulaire contrôlé : les concept codes (CC), une numérotation pour les groupes systématiques : biosystématique codes (BC) et les codes empruntés à CHEMICAL ABSTRACTS pour les substances chimiques : les registry numbers (RN). Une recherche préalable a permis de définir :

CC=51000--> *Morphology Anatomy Embryology of Plants*

CC=51510--> *Plant Growth & Differentiation*

CC=51514--> *Plant Growth Substances*

Il convient, tout d'abord, de se placer dans le *Super Taxa* : *Plants, Vascular Plants, Spermatophytes, Angiosperms.*

Puis, en limitant la recherche à 1988, on interroge sur l'intersection entre le KeyWord (KW) : "cytodifferentiation" et les différents CC définis. Enfin, on rassemble les références dans la dernière question en faisant l'union des trois questions précédentes. Mais certaines signalaient des articles en russe, japonais, ... dont on a imprimé le résumé (toujours en anglais).

Puis on a introduit une restriction pour la langue de publication : ont été retenus l'anglais, l'allemand et le français. Cette recherche a fourni 11 références, dont 10 pertinentes.

3.CAS

Dans le *Chemical Substance Index*, on trouve les RN des molécules de substances de croissance.

<i>RN de l'AIA</i>	87-51-4
<i>RN de l'AIB</i>	113-32-4
<i>RN de l'ANA</i>	86-87-3
<i>RN de l'éthylène</i>	74-81-1
<i>RN de la kinétine</i>	525-79-1
<i>RN de l'acide gibbérellique</i>	77-06-5

En combinant avec "ou" le RN avec le nom correspondant de l'hormone, on augmente l'efficacité de la recherche.

87-51-4 ou 113-32-4 ou 86-87-3 ou auxin?

525-79-1 ou cytokinin ou kinetin

77-06-5 ou gibberellin?

74-81-1 ou ethylene

Ensuite, on limite la question avec des concepts du *general subject index* : "Angiosperms" et "Plant Cell, differentiation of".

* Commentaires

Pour pallier à l'impossibilité financière d'interroger cette base de données, on peut consulter la bibliographie imprimée *Chemical Abstracts* correspondante.

Une recherche similaire, c'est-à-dire avec les RN, aurait pu être faite avec BIOSIS.

4. CD-THESES

En complément des recherches précédentes dans les bases de données, où les thèses sont parfois recensées mais pas de façon exhaustive, on peut consulter ce CD-ROM spécialisé, dans la "salle chercheurs" de la bibliothèque universitaire de la Doua.

Plusieurs paramètres sont disponibles pour détailler la question. Ceux qui seront utilisés sont 'DOM' (*Domaine d'études*), 'SUJ' (*Sujet*) et 'AN' (*Année*).

Grâce à des opérateurs booléens, on peut affiner la recherche en ajoutant une condition supplémentaire (ET), en excluant certaines réponses (SAUF) ; ou peut élargir la recherche en augmentant le nombre de réponses (OU).

Dans l'option "Rech.Thèse - Sciences", la question se décompose de la façon suivante :

DOM="05E-BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALE"	787
ET SUJ="CYTODIFFERENCIATION"	32
ET (SUJ="PHYTOHORMONES" OU SUJ="SUBSTANCE CROISSANCE")	18
ET SUJ="ANGIOSPERMES"	12
ET AN>=1988	3

* Conclusion : Commentaires

Lors de la visualisation des trois notices analytiques, toutes semblaient convenir. Mais, après leur commande, deux se sont révélées hors sujet, traitant particulièrement de l'influence du photopériodisme sur la différenciation.

L'interrogation de CD-Thèses n'est pas très aisée, parce qu'on ne peut pas individualiser une partie de la question ; chaque condition supplémentaire s'ajoutant à la précédente pour former une unique équation. Donc on ne peut pas mener parallèlement, dans une même recherche, différentes articulations du même sujet.

D'autres outils recensant des thèses étrangères (*Dissertation Abstracts International, section B : Sciences and Engineering ...*) auraient pu être consultés.

D. ACQUISITION DES DOCUMENTS PRIMAIRES

1. Localisation des documents

Par interrogation, à partir des titres de revues, du CD-ROM Myriade (l'équivalent de BN-Opale mais pour les périodiques), les articles recensés ont été localisés.

Ceux présents sur le campus de l'Université Lyon I ont été exploités en priorité. Pour acquérir d'autres documents primaires, on peut demander un Prêt Entre Bibliothèques (PEB).

2. Commande des thèses

Pour se procurer les thèses françaises, on effectue un PEB : la bibliothèque de l'ENSB s'adresse directement à la bibliothèque universitaire de soutenance qui, le plus souvent prête la thèse ; elle peut aussi en fournir une photocopie après accord de l'auteur.

E. COMMENTAIRES

Cette recherche n'a pas pour but de recenser tous les documents existant sur le sujet, mais d'avoir une vision d'ensemble sur l'état des connaissances actuelles. Toutefois pour tendre vers une plus grande exhaustivité du résultat, des démarches complémentaires peuvent être envisagées.

1. RECHERCHE MANUELLE COMPLEMENTAIRE

D'abord, entre le moment où ont été effectuées les dernières mises à jour des bases de données et celui de leur interrogation, d'autres articles ont peut-être été publiés ; ces derniers n'ont donc pas été sélectionnés. Pour pallier à cette lacune, il faut se renseigner sur la date limite de couverture des bases de données, et faire une recherche rétrospective à partir de celle-ci.

Les bibliographies de sommaires sont des outils particulièrement adaptés pour une recherche rétrospective immédiate et limitée dans le temps.

Le *Current Contents* correspond à ce type d'ouvrage. Créé en 1958 par l'Institut for Scientific Information (USA), il est divisé en sections dont *Agriculture, biology and environmental science, Life sciences* et *Physical, chemical and earth sciences*.

Les références des documents des sections scientifiques sont entrées dans la base de données CURRENT CONTENTS Search, interrogeable sur le serveur BRS, mise à jour chaque semaine et contenant les références des trois derniers mois.

2. D'AUTRES BASES DE DONNEES SPECIALISEES

Des répertoires spécialisés peuvent nous aider à choisir les outils bibliographiques à consulter. Par exemple, le Guide des bases et banques de données d'Euronet Diane répertorie les bases par sujet et donne une brève indication de leur contenu.

De même, on aurait pu utiliser *Online bibliographic databases : an international Directory* d'Aslib, ou *le Répertoire des banques de données professionnelles* de l'ARNT...

Il existe, en effet, d'autres bases de données qui auraient pu être consultées : CABS (CURRENT AWARENESS IN BIOLOGICAL SCIENCES)...

3. AUTRES PISTES POSSIBLES

Pour élargir les recherches, on peut s'aider des références déjà trouvées. A la fin des articles et ouvrages, il y a fréquemment une bibliographie qui renvoie à d'autres documents sur le même sujet.

A partir des noms des auteurs du document ou bien ceux cités dans la bibliographie, on peut dresser une liste d'articles de même thème en faisant une recherche en cascade dans le *Citation Index*. Il est possible de ramifier encore plus les recherches, en regardant les personnes qui travaillent dans le même laboratoire que l'auteur, et donc sur un sujet voisin. Cette façon de procéder explique la présence dans la bibliographie de références antérieures à 1988. Certains auteurs citaient des articles écrits avant cette date. Ces derniers ont parfois été recherchés et utilisés dans la présente note de synthèse.

CONCLUSION

Plusieurs documents paraissant intéressants à la lecture du titre, le résumé n'étant pas toujours présent, se sont révélés hors sujet : souvent les processus de cytodifférenciation sont étudiés en fonction des variations de facteurs externes comme la lumière, la température... Parmi les 72 références pertinentes recensées, les 56 acquises n'ont pas toutes été utilisées. Pour éviter de donner à cette synthèse l'aspect d'un catalogue, des exemples ont été choisis et développés pour mettre en évidence, autant que possible, les mécanismes généraux apparus lors de la lecture des documents. Mais parfois, d'autres expériences ont été citées pour souligner certaines contradictions dans l'état des connaissances actuelles.

Dans la bibliographie, ne sont citées que les références ayant effectivement servies lors de la synthèse. Elles sont présentées suivant la méthode du premier élément et de la date de la norme Z44-005. Les citations dans le texte se composent donc de la responsabilité principale suivie de la date, le tout entre parenthèses, ce qui présente le double avantage de situer chronologiquement l'expérience citée pendant la lecture, et de pouvoir retrouver facilement sa référence dans la liste bibliographique par ordre alphabétique.

Des parties du texte n'ont pas de citation, soit parce qu'elles résultent de la synthèse de plusieurs documents, soit parce qu'elles se réfèrent à des notions communes données dans plusieurs ouvrages généraux. Donc, les citations ne seront employées que lors de mention d'une définition ou d'un article. Dans ce dernier cas, s'il le désire, le lecteur pourra se procurer l'article pour connaître le déroulement des manipulations expérimentales.

La recherche effectuée est donc loin d'être exhaustive. Mais de toute façon, même si toutes les méthodes envisagées avaient été appliquées, elle ne le serait pas devenue. En effet, malgré l'existence d'outils relativement performants (comme les bases de données...), on a vu qu'un certain nombre de documents non pertinents étaient recensés ; par analogie, on conçoit très bien que des documents pertinents aient été oubliés.

De plus, la quantité d'information scientifique circulant de nos jours étant très grande, il ne paraît pas possible qu'elle soit recensée en totalité. A ce phénomène, vient s'ajouter le temps d'inertie nécessaire au recensement et au traitement des nouveaux ouvrages et revues, ainsi qu'à la mise à jour des outils bibliographiques.

N.B. : Deux références pour une bibliographie de base afin d'orienter des recherches du même type

ADBS, ANRT. 1989. *Répertoire des banques de données professionnelles*. 11^e éd. Paris : ADBS. p. 396.

SUCH, MF., PEROL, D. 1987. *Initiation à la bibliographie scientifique*. Paris : Promodis-Ed. du Cercle de la librairie. 302 p.

CONTROLE HORMONAL

DE LA DIFFERENCIATION CHEZ LES ANGIOSPERMES

Le développement d'une Angiosperme se traduit extérieurement par des modifications quantitatives et qualitatives. Les premières permettant l'augmentation des dimensions de l'organisme (longueur, surface, volume ou masse) constituent la croissance ; les dernières, se traduisant par l'acquisition de nouvelles propriétés morphologiques et fonctionnelles, la différenciation.

La croissance d'une plante correspond à l'augmentation de taille d'un ou plusieurs organes. C'est le résultat de trois phénomènes : la multiplication, le grandissement et la différenciation. Cette dernière est la phase caractéristique de l'état pluricellulaire.

Ce développement ne dépend pas que des conditions ambiantes et de ses potentialités propres, mais largement du fonctionnement des autres organes. Ces corrélations entre organes ou tissus sont soit de nature trophique, soit de nature hormonale. L'hormone est "une substance porteuse d'une information émise par un organe (ou tissu) et agissant sur le métabolisme d'un autre pour l'inhiber, le stimuler, ou pour l'infléchir dans une direction spécifique" (Heller, 1990). L'idée de l'existence de ces corrélations hormonales date de la fin du XIX^e siècle. Beijerinck (1885-1897) soupçonne que la division cellulaire, comme la différenciation, devait être induite par des substances solubles qui se déplaceraient librement à travers les cellules des tissus en croissance. On connaît cinq groupes de phytohormones : les auxines, les gibbérélines, les cytokinines, l'acide abscissique et l'éthylène (cf annexe)

La différenciation au niveau intracellulaire ne sera pas étudiée ici ¹. Après une mise en évidence expérimentale, nous analyserons la différenciation chez les Angiospermes, d'abord au niveau de l'organe, puis au niveau du tissu, en prenant comme exemple la xylogénèse². Enfin, nous examinerons le mode d'action des hormones au niveau cellulaire.

¹ = exemple la différenciation des proplastés en chloro-amylo- et chromoplastés.

² = différenciation vasculaire

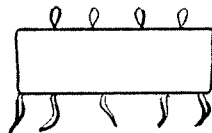
I. L'ORGANOGENESE

INTRODUCTION :

La mise en évidence du contrôle hormonal de la différenciation a été réalisée en 1940 par STOUGHTON et PLANT, sur le Chou maritime, *Krambe maritima*, plante vivace par un très gros rhizome, dont on coupe des fragments :

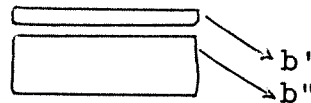
1. Expériences :

a) Repiquage :

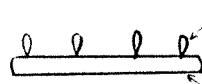


différenciation de bourgeons
différenciation de racines

b)



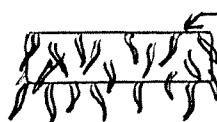
b')



bourgeons

pas de racine

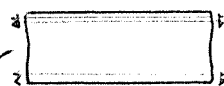
b'')



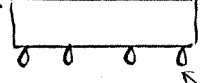
AIA (10^{-7} à 10^{-5} g.ml $^{-1}$)

différenciation de racines

c)



rien



bourgeons

2. Commentaires

a) Dans le fragment initial, l'AIA s'accumule dans la partie inférieure, et on obtient la différenciation de racines. La faible quantité d'AIA à la face supérieure induit la différenciation de bourgeons.

b) La quantité d'AIA étant trop faible (b'), on n'observe que la différenciation de bourgeons. Quand on ajoute de l'AIA en quantité suffisante partout (b''), on obtient la différenciation de racines sur tout le fragment. Donc, les fortes concentrations d'AIA déterminent la formation de racines.

c) Quand on enlève les faces inférieure et supérieure, on vide le rhizome de son auxine dans la partie supérieure ; et il n'en reste que très peu dans la partie inférieure, induisant alors la différenciation de bourgeons.

3. Conclusion

[AIA] faibles --> différenciation de bourgeons

[AIA] fortes --> différenciation de racines

On met ainsi en évidence le pouvoir de l'auxine pour la différenciation des racines, et la nécessité de sa présence à faible dose lors de différenciation de bourgeons.

Une plante supérieure est constituée de différents organes, des organes végétatifs (racinaires et aériens) et des organes reproducteurs (fleurs).

A. LA RHIZOGENESE³ ET LA CAULOGENESE⁴

Dès 1940, le fort pouvoir rhizogène de l'auxine a été démontré. Depuis, des expériences complémentaires ont mis en évidence la complexité de la différenciation ; l'auxine n'agit pas seule mais en synergie avec une ou plusieurs substances différenciatrices.

Des protoplastes de mésophylle et d'hypocotyle sont isolés (Eapen, 1988) de *Vigna radiata* en utilisant une combinaison de cellulase Onozuka RIO (1%) et de Macérozyme (0,2%). Sur un milieu V-47 modifié, 60% des protoplastes se divisent et se développent en colonies. On obtient la différenciation de racines sur un milieu de Murashige et Skoog complété par différentes auxines et cytokinines ; cependant, on n'a jamais obtenu des jeunes pousses.

La formation de racines adventives à partir du cal d'Hiproly Barley est accrue par une culture dans un milieu contenant de l'AIB (Kato, 1987). On met de plus en évidence que l'AIB inhibe l'élaboration d'éthylène à ce moment là.

L'éthylène stimule aussi la rhizogénèse, mais il s'agit peut-être d'une action secondaire : favorisant de façon générale les processus de vieillissement (maturation des fruits, chute des feuilles), elle faciliterait dans une certaine mesure l'intervention des substances différenciatrices qui prennent le relais des substances mitotiques.

Des explants foliaires de *Nicotiana tabacum* v. *Xanthi* sont cultivés sur quatre milieux différents : un milieu témoin, un contenant en plus de la benzyladénine : une cytokinine de synthèse, un contenant en plus du premier du 2,4-D : une auxine de synthèse, et un avec les deux (Martin-Tanguy, 1988). Aucune différenciation ou division cellulaire n'a lieu dans les explants de feuille cultivés sur le milieu témoin.

3 = différenciation de racines

4 = différenciation de bourgeons, donc de rameaux

L'addition de benzyladénine provoque la formation de bourgeons (le 26^e jour, on a environ 200 bourgeons par explant), alors que le 2,4-D favorise seulement la formation et le développement du cal à partir du 14^e jour. Aucun cal ne se forme sur le milieu contenant à la fois les deux hormones. L'action inhibitrice sur la caulogenèse de l'auxine pourrait également se faire par la formation d'un inhibiteur (éthylène ou ABA).

Conclusion :

La présentation de quelques études ponctuelles ne permet pas de généraliser. Il existe en effet de nombreuses variations en fonction des espèces, des individus, des clones d'un même individu, des conditions de culture, des concentrations hormonales ...

En première approximation, on peut retenir, comme l'a démontré SKOOG en orientant la croissance de cal de cellules de Tabac, que le rapport relatif des concentrations molaires en cytokinine et auxine influence l'orientation de la néoformation :

cytokinine/auxine > 1 → caulogenèse
cytokinine/auxine < 1 → rhizogenèse

B. LA DIFFERENCIATION AU NIVEAU DE LA FLEUR

1. La sexualisation des fleurs

L'orientation du développement de primordiums floraux peut être influencée, dans une certaine mesure, par l'application d'auxines et de gibbérélines (Harrisson, 1963). Les auxines stimulent la formation de fleurs femelles chez les Cucurbitacées, le Maïs, le Chanvre, etc... L'acide gibbérélinique au contraire, favorise la formation de fleurs mâles chez le Concombre.

Pourtant, les quelques études faites sur les auxines des feuilles de lignées mâles et femelles de Concombre ou sur les points végétatifs de Maïs cultivés en condition favorisant la formation des fleurs mâles ou femelles n'ont pas révélé de nettes différences entre les extraits des tissus des deux sexes.

2. L'initiation florale

Sorghum bicolor est traité avec de l'acide gibbérélinique : des solutions de GA₃ sont appliquées sur l'apex (Morgan, 1987). GA₃ accélère la date de la différenciation florale pour certains géotypes. Le phénomène a été mis en évidence au cours d'expériences où cette initiation n'était pas déclenchée par la photopériode. On note des différences dans les caractéristiques morphologiques de l'initiation florale dans les méristèmes des plants traités. Quelques méristèmes issus du traitement par GA₃ subissent une régression du développement floral avec parfois même des aptitudes à la dédifférenciation. GA₃ n'a pas ou très peu d'influence pendant le développement des anthères. La présence d'un méristème floral ne conduit pas nécessairement à un développement floral. Chez *Sorghum*, l'initiation florale doit être séparée du développement floral.

Il semble que le contrôle génétique de l'initiation induit son inhibition pour certains génotypes lors du traitement à GA_3 . Ce retard peut être associé à un haut niveau de l'activité de GA_3 intrinsèque. Ces plantes pourraient donc recevoir un inhibiteur floral qui préviendrait l'action non restrictive des gibbérellines et des autres promoteurs du potentiel floral. La floraison semble donc modulée par une balance entre un ou plusieurs promoteur(s) et un ou plusieurs inhibiteur(s).

3. La différenciation de la graine

Les changements des concentrations endogènes d'AIA, de GA_3 , et ABA pendant la croissance in vivo d'une fibre de *Gossypium arboreum* mettent en évidence l'influence prépondérante de l'ABA sur la restriction du taux d'élongation de la fibre (Nayyar, 1989). Aucune relation entre la concentration en AIA et la croissance de la fibre n'a été constatée. La croissance de fibres d'ovules de Coton non fécondés, cultivés in vitro, augmente lors d'une application de fluridone, un inhibiteur de la biosynthèse de l'ABA. La fluridone provoque la nette réduction de la concentration en ABA, en même temps qu'une augmentation de celle en AIA et GA_3 dans les ovules de Coton cultivés. Les liens de l'ABA avec l'AIA et la gibbérelline montrent son influence régulatrice dans le déterminisme de l'élongation de la fibre de Coton.

CONCLUSION

Concernant la rhizogenèse et la caulogenèse, on peut noter l'antagonisme entre l'auxine fortement rhizogène et les cytokinines caulogènes.

Les auxines peuvent orienter la sexualisation vers la différenciation de l'androcée, l'acide gibbérellique vers celle du gynécée. Parfois, GA_3 intervient aussi dans l'initiation florale. L'ABA intervient dans la différenciation de la graine...

Donc, des grandes lignes directrices de l'organogenèse peuvent être établies.

II. HISTOGENESE⁵ : EXEMPLE DE LA XYLOGENESE

INTRODUCTION

La xylogenèse est la différenciation tissulaire la plus étudiée. De nombreuses expériences permettent d'avoir une vision globale des mécanismes.

La formation du bois, à l'origine de la croissance en diamètre des arbres adaptés au climat tempéré, pose un intéressant problème de différenciation cellulaire (Lachand, 1984).

5 = différenciation de tissus

La reprise d'activité de la zone cambiale au printemps se traduit par la réapparition de mitoses dans cette zone. Puis, à partir de ces initiales cambiales, les cellules mères du xylème peuvent évoluer en vaisseaux, parenchyme ligneux vertical ou en fibres.

Les phytohormones ont un cycle annuel d'activité en relation avec le cycle de l'arbre lui-même ; elles peuvent traduire l'influence du milieu par des phénomènes tels que la modification du rapport hormones libres / hormones liées et induire alors un changement d'état. Par exemple, le transport polarisé vers le bas de l'auxine s'effectue parallèlement à la propagation basipète de la réactivation cambiale... Pouvant agir sur leur lieu de synthèse ou être transportés plus ou moins loin, les messagers hormonaux modulent donc les différentes étapes du cycle annuel de l'arbre.

A. LES TECHNIQUES EXPERIMENTALES

L'étude du mode d'action de l'AIA sur la xylogénèse *in vitro* nous permettra de les présenter.

1. Les cultures de tissus et de cals

Dans des cultures de tissus et de cals, l'AIA peut induire la différenciation de xylème, en général sous forme de trachéides. Mais cette action nécessite communément la présence d'une autre hormone comme les cytokinines. En effet, si l'auxine seule est présente dans le milieu, on note un développement du cal, mais des trachéides n'apparaissent que s'il existe des cytokinines endogènes. Mais, le 2,4-D employé seul pourrait avoir une action xylogénique dans les cultures *in vitro*.

Cette différenciation donne naissance à du parenchyme cellulosique, des trachéides réticulées, parfois des vaisseaux, mais pas à des fibres ni à du parenchyme lignifié. De plus, on note que la nature de la différenciation des dérivées cambiales varie en fonction de la concentration d'auxine dans le milieu : du phloème se forme si cette concentration est faible, du xylème si elle est forte.

La xylogénèse est facilitée dans les cultures de tissus si l'auxine est apportée en un point particulier. Le milieu n'est alors plus homogène, il se polarise et un sens de transport peut être défini pour l'auxine. La différenciation du xylème se fait alors en dessous et autour du point d'application. Dans la culture de cal de *Helianthus*, par contre, il n'y a pas de transport polarisé. Ce transport orienté, facilité, peut néanmoins être considéré comme un stade précoce de la différenciation vasculaire.

2. L'ablation d'organes

L'ablation d'organes est une technique expérimentale employée pour localiser la source des hormones. Pour localiser la source d'AIA, on pratique la décapitation ou l'ablation de jeunes organes (tiges, feuilles...). On constate alors une diminution

On peut donc supposer que ces organes jeunes libèrent des substances stimulant le mécanisme de xylogenèse. En effet, une de ces substances a été identifiée comme étant l'auxine.

L'ablation des feuilles adultes prouvent que ces dernières ont aussi un rôle dans la xylogenèse. Elles sont responsables de la formation d'un bois composé surtout de fibres. Elles peuvent produire un signal inhibiteur qui réduit la croissance en longueur du Chêne et modifie le fonctionnement cambial.

3. L'application d'hormones exogènes

C'est une méthode complémentaire de la précédente ; après décapitation, on applique des hormones exogènes en cherchant à reproduire les conditions naturelles de l'apport de ces substances.

Quelques études ont été effectuées sur l'action cambio-gène de l'AIA. La première a été réalisée par SNOW en 1975 sur des plantules d'*Helianthus* très jeunes (donc sans cambium) : Après application d'AIA sur le bout de la tige de la plantule décapitée, on obtient la formation précoce du cambium.

Dans des segments de tiges ou sur des plantes entières possédant déjà un système vasculaire, donc une certaine polarisation, la différenciation ou la régénération du xylème primaire est obtenue en réponse à des applications d'auxine. Cette réaction est possible si l'hormone est transportée dans le sens basipète. Pour expliquer ces résultats, différentes hypothèses sont proposées. Certaines mettent l'accent sur la nécessité d'un gradient décroissant d'auxine ; d'autres sur l'importance majeure du flux lui-même, plus que sur le niveau de concentration de l'hormone.

Par cette technique, on montre aussi que l'apport d'auxine est nécessaire mais pas toujours suffisant ; il faut, par exemple, ajouter aussi de l'acide gibbérellique à des plants de *Xanthium* décapités pour induire la différenciation du xylème. Et on met en évidence le double aspect du phénomène : si le cambium est dormant, l'AIA ne provoque qu'un effet localisé ou quasi nul, et si le cambium est non-dormant, l'AIA peut remplacer les bourgeons et stimuler efficacement la xylogenèse à distance.

B. L'INDUCTION HORMONALE DE LA DIFFERENCIATION VASCULAIRE

Chez *Zinnia elegans*, plante à fleurs d'origine mexicaine, les cellules du mésophylle se différencient en éléments vasculaires, quand on cultive des disques foliaires dans un milieu de culture contenant suffisamment d'auxine et de cytokinine : $0.005 \mu\text{M}$ d'ANA et $0.005 \mu\text{M}$ de 6-benzyladénine (BA) (Church, 1988 et 1989). La différenciation se produit le long du passage du flux polarisé de l'auxine. Une légère augmentation de la concentration des phytohormones ($0.15 \mu\text{M}$ ANA ; $0.15 \mu\text{M}$ BA) induit le recrutement de cellules adjacentes de la vascularisation préexistante. Un taux hormonal encore supérieur ($0.5 \mu\text{M}$ ANA ; $0.5 \mu\text{M}$ BA) provoque une différenciation anarchique en trachéides partout dans le mésophylle et l'épiderme. On constate donc que les cellules épidermiques ont la capacité de se différencier en éléments vasculaires, malgré leur position périphérique dans la feuille.

Mais ils ne sont pas intégrés à la vascularisation, le système étant alors ouvert vers le milieu extérieur. De même, les cellules différenciées du mésophylle ne font pas partie des veines de la feuille.

Dans le dernier milieu (0.5 μM ANA ; 0.5 μM BA) pourtant, les cellules du mésophylle perdent rapidement leur compétence à la différenciation, sauf si on les expose à un milieu inducteur contenant de l'auxine et de la cytokinine pendant une durée au moins égale à un seuil critique, ce temps variant en fonction des individus d'origine. Si on réduit la concentration de l'auxine et/ou de la cytokinine à 0.005 μM , il n'y a pas de différenciation. Les cellules nécessitent un traitement préalable de 24 heures dans un milieu inducteur contenant de la cytokinine et un de 56 heures dans un milieu inducteur contenant de l'auxine, pour qu'une différenciation se produise après 72 heures de culture. Des cellules de *Zinnia* récemment isolées peuvent être maintenues dans un milieu ayant une faible concentration à la fois en auxine et en cytokinine, pendant une journée seulement, sans perdre de façon significative leur potentiel de différenciation. Après deux jours dans un milieu ayant une forte concentration en auxine et une faible en cytokinine, ou inversement, la culture initiale peut se différencier le troisième jour après son transfert du milieu inducteur. Donc l'exposition à une concentration élevée en une des phytohormones permet un peu de prolonger le maintien de la capacité à se différencier et autorise même la différenciation précoce de certaines cellules. Le traitement avec une forte concentration d'une hormone doit être suivi par un autre avec une forte concentration de la deuxième, dans les deux jours pour qu'une différenciation ultérieure reste possible.

C. L'IMPORTANCE DES CONCENTRATIONS RELATIVES DES HORMONES

Dans une culture de suspension cellulaire de *Solanum carolinense* (Reynolds, 1987), la majorité des trachéides (15% du nombre total des cellules en culture dans la suspension) sont produites dans les 10 jours, quand les cultures se développent dans un milieu contenant une forte proportion de 2,4-D par rapport à la kinétine (20/1). L'augmentation de la concentration en kinétine ou la baisse de la concentration en 2,4-D inhibe la différenciation. En suspension, les cellules perdent progressivement leur capacité à se différencier. Des expériences de transfert et l'utilisation d'une substance antagoniste à l'auxine, l'acide triodobenzoïque (TIBA), montrent que l'induction de la xylogénèse nécessite de 2 à 6 jours de traitement, et que le 2,4-D est utile non seulement pour l'induction, mais aussi pour les étapes précoces de la cytodifférenciation. Les résultats de cette étude suggèrent que le 2,4-D et la kinétine jouent un rôle direct dans la xylogénèse, mais n'induiraient pas la différenciation par la régulation de l'activité de cycle cellulaire.

Chez le Chêne, l'action des gibbérellines sur la xylogénèse est différente selon qu'il contienne ou non une source importante d'auxine endogène (Lachand, 1984). S'il n'en contient pas ou peu, l'acide gibbérellique exogène seul stimule les divisions cellulaires, en particulier au niveau du cambium, mais ne peut pas provoquer la différenciation du xylème ; parfois l'acide gibbérellique pourrait stimuler la différenciation du phloème. S'il contient de l'AIA endogène, on observe une nette excitation de la xylogénèse primaire et secondaire chez l'Abricotier. Le bois formé est alors surtout composé de fibres. Par contre, chez *Acer rubrum*, l'acide gibbérellique stimule l'activité cambiale mais reste sans effet sur la xylogénèse.

Les explications données à la synergie qui existe le plus souvent entre l'auxine et l'acide gibbérellique sur la xylogénèse sont variées, mais font en général référence à la stimulation directe ou indirecte du transport de l'auxine par les gibbérellines.

CONCLUSION

Le contrôle hormonal de la xylogénèse se fait en deux étapes : une induction grâce à l'action synergique d'auxine et de cytokinine, et la différenciation en elle-même grâce à celle d'auxine et de gibbérelline. En fait, l'auxine semble contrôler la proportion entre xylème et phloème avec la gibbérelline :

gibbérelline/auxine > 1	--	surtout du phloème
gibbérelline/auxine < 1	--	surtout du xylème

L'action de l'acide abscissique est relativement mal connue. Chez le Hêtre, il interviendrait, en fin d'été, dans la diminution du diamètre des éléments de xylème et dans l'augmentation d'épaisseur de leur paroi. Son action sur la croissance pourrait se faire par l'intermédiaire d'autres phytohormones : il aurait une action sur le métabolisme de l'acide gibbérellique, et interviendrait dans la diminution ou le blocage du transport de l'auxine. Chez certains arbres nains (*Prunus*), la faible croissance pourrait être due à une sensibilité particulière de leurs cellules à l'acide abscissique.

L'action de l'éthylène est encore moins connue. Elle interviendrait de façon indirecte en ralentissant la migration de l'auxine.

On peut essayer de reconstituer, dans leurs grands traits, les variations d'activité des phytohormones endogènes. L'ensemble des trois (auxine, gibbérelline, cytokinine) est particulièrement efficace pour stimuler la division et la différenciation des cellules cambiales d'arbre. L'action de l'acide abscissique se détache de ce groupe. En effet, la différenciation semble alors hypertrophiée et a lieu avant même que les éléments du xylème ne grandissent en diamètre.

II. MODE D'ACTION DES PHYTOHORMONES AU NIVEAU CELLULAIRE

INTRODUCTION : l'embryogenèse somatique et la régénération de plantes entières à partir de protoplastes⁶.

En 1958, STEWARD obtient pour la première fois la néoformation d'un embryon à partir d'une cellule de Carotte. L'induction du programme embryogène nécessite l'apport d'une auxine dans un milieu contenant des concentrations élevées en K^+ et NH_4^+ . Pour le développement ultérieur de l'embryon, il faut le soustraire à toute influence auxinique ; de plus le maintien dans le milieu inducteur provoque la perte du potentiel embryogène. A partir d'un embryon néoformé, on peut régénérer, dans certains cas, une plante entière.

Des protoplastes ont été isolés d'un cal de tissu internodal de *Oxalis glaucifolia* et de *Oxalis rhombeo-ovata*, par macération dans une solution contenant 0,1% de Macérozyme R-10, 0,5% de cellulase Onozuka R-10 et $0,3 \text{ mmol.m}^{-3}$ de sucrose (Ochatt, 1989). Les protoplastes prolifèrent pour donner des colonies cellulaires sur un milieu de Gamborg B5 complété avec $0,3 \text{ mmol.m}^{-3}$ de mannitol, $0,5 \text{ dm}^{-3}$ de 2,4-D, et $2,0 \text{ mg.dm}^{-3}$ de kinétine. Le cal se constitue après un transfert des colonies dans un milieu de Murashige et Skoog contenant $2,0 \text{ mg.dm}^{-3}$ d'ANA et $0,1 \text{ mg.dm}^{-3}$ de kinétine pour *O. glaucifolia*, ou $5,0 \text{ mg.dm}^{-3}$ d'ANA et $0,5 \text{ mg.dm}^{-3}$ de BAP pour *O. rhombeo-ovata*.

Des plantes sont régénérées à partir de protoplastes de *O. glaucifolia* dans un milieu contenant $0,1 \text{ mg.dm}^{-3}$ d'ANA, $1,0 \text{ mg.dm}^{-3}$ de kinétine et $1,0 \text{ mg.dm}^{-3}$ d'acide gibbérellique, mais seulement des nodules vasculaires sont différenciés à partir de cals dérivant de protoplastes de *O. rhombeo-ovata*.

A. IMPORTANCE DE LA SITUATION CYTOPLASMIQUE DANS L'ORIENTATION DE LA DIFFERENCIATION

Dans les cellules méristématiques, la situation cytoplasmique au cours de l'interphase définit soit le retour au programme génétique de division cellulaire, soit l'enclenchement de la procédure de différenciation qui, grâce à la morphogenèse, permet la spécialisation de la cellule pour une fonction particulière.

Dans le méristème apical, plus les cellules restent longtemps au niveau du méristème d'attente, plus leur état cytoplasmique subit des variations : les cellules vieillissent contrairement à celles de l'anneau initial, lieu de divisions intenses.

⁶ = cellules nues isolées

Les cellules les plus jeunes en terme génétique sont les plus totipotentes, alors que les plus âgées, situées plus haut dans le végétal, ont déjà leur programme modifié et finissent par ne plus être capables de donner des bourgeons. Le programme génétique semble donc se dérouler au cours du temps, de façon irréversible, sauf exception (un retour à l'état méristématique).

B. AU NIVEAU DE LA MEMBRANE PLASMIQUE

La fixation de l'hormone sur son récepteur au niveau du plasmalemme induit la modification de la conformation de ce récepteur. Le second messager (la calmoduline, l'inositol), alors stimulé, est porteur d'un signal intracellulaire activant certaines enzymes (Heller, 1990).

Dans une suspension cellulaire de cellules de Carotte, l'embryogenèse somatique dépend de la présence d'un contrôle phytohormonal des protéines extracellulaires qui doivent être correctement glycosylées (De Vries, 1988). En effet, plusieurs protéines glycosylées sont essentielles pour la différenciation cellulaire. Les lignées cellulaires qui ne produisent qu'une ou quelques unes de ces protéines en absence de 2,4-D, peuvent être restaurées après addition de protéines extracellulaires obtenues à partir des lignées embryogènes. Les suspensions cellulaires non-embryogènes ont des profils aberrants de protéines extracellulaires. Mais la lignée FG10 ne peut jamais être complétée par l'addition de protéines extracellulaires produites par des cultures embryogéniques. Donc, les protéines extracellulaires ont leur développement régulé par les auxines pendant l'embryogenèse somatique. Un facteur protéique de 13 kD, non indentifié, inhiberait cette activité de rajout des protéines extracellulaires. Cette expérience met en évidence l'importance de l'intégrité de la paroi dans les processus de différenciation.

Le transport polarisé de l'AIA, qui s'effectue vers le bas de cellule en cellule à une vitesse de $1\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ et qui dépend du métabolisme, a beaucoup été étudié chez les plantes herbacées. Chez ces dernières, selon la théorie chimiosmotique, la diffusion dans la cellule d'un flux d'auxine non associée, grâce à un gradient de pH, est suivie par la sortie active des ions AIA^- , probablement facilitée par des transporteurs saturables localisés à la base de la cellule pendant que l'excrétion des protons permet de rétablir la différence de potentiel membranaire et le gradient de pH.

L'acide abscissique, qui diminue le transport de l'auxine, limite la quantité transportée en empêchant l'excrétion des protons par la membrane.

Quand l'auxine entre dans une cellule, son action peut se décomposer en deux étapes chronologiquement distinctes. La première, appelée phase précoce, se situe au niveau de la paroi.

La réponse cellulaire à une variation de pH est semblable à celle consécutive à l'action de l'AIA. Donc, l'auxine agit en faisant baisser le pH dans la paroi. Cette chute est due à la stimulation par l'auxine de pompes à protons de la membrane plasmique. La sortie de H^+ acidifie la paroi, affaiblissant ainsi ses liaisons internes. Ce relâchement de la paroi permet alors l'élongation cellulaire sous l'influence de la turgescence.

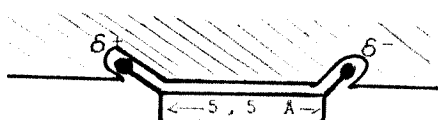
La composition chimique de la membrane, la structure chimique des régulateurs et les paramètres physicochimiques de l'environnement conditionnent la pénétration des phytohormones dans la cellule.

C. A L'INTERIEUR DE LA CELLULE

Une substance de croissance provoque l'activation de certaines séquences génétiques aboutissant à la mise en place d'un programme de différenciation. On observe alors une activation métabolique, c'est-à-dire une synthèse accrue d'ARN_m et d'ARN_r et donc de la synthèse protéique.

1. Sites récepteurs des phytohormones

La phase tardive de l'action de l'AIA se situe à l'intérieur de la cellule. On a recherché le récepteur de l'hormone par comparaison entre 50 molécules : en déterminant ce qu'elles avaient en commun, on a trouvé ce qui est important dans la molécule d'auxine pour permettre l'interaction hormone/récepteur.



$\delta^- \rightarrow COO^-$

$\delta^+ \rightarrow N$ sur le noyau indole

Par un marquage radioactif, on peut localiser le complexe ainsi formé. En 1975, OOSTROM a été le premier, à partir de cal de Tabac et avec de l'AIA marqué au ^{14}C , à mettre en évidence le site hyaloplasmique de fixation de l'AIA.

En 1977, TEKEGAMI et YOSHIDA ont isolé du hyaloplasme un polypeptide qui a une grande affinité pour les cytokinines. Ces dernières semblent avoir le même mode d'action que l'auxine.

Donc, les récepteurs sont des transporteurs, auxin binding protein (ABP), qui se combinent avec l'hormone, formant un complexe régulateur protéique, et qui conduisent cette hormone jusqu'à l'ADN.

2. Action du complexe régulateur protéique

L'étude sur l'albumen de noix de coco, *Cocos nucifera*, montre que le complexe AIA/protéine hyaloplasmique induit la formation de nouveaux ARN_m, certains codant pour des protéines, d'autres pour des protéines spécifiques qui activeraient

certaines ARN-polymérase impliquées dans la synthèse des ARN_r. La mise en place de ces ribosomes dans la cellule favorise l'augmentation de la synthèse protéique, et donc stimule l'activité métabolique responsable du processus de développement.

La quantité de certains ARN_m est augmentée par les cytokinines dans les suspensions cellulaires de Tabac (Axelos, 1987). La différenciation des chloroplastes est induite par les cytokinines dans les cultures de cellules de *Nicotiana tabacum*, souche 19M, indépendantes de ces hormones pour sa croissance. Les ARN-poly(A) des cellules cultivées en milieu de base ou en présence de kinétine ont été analysés par hybridation sur membrane avec une sonde ADN_c codant pour la petite sous-unité de la RUBISCO. Les ARN_m codant pour la sous-unité sont synthétisés beaucoup plus tôt et en quantité plus élevée d'un ordre de grandeur dans les cellules pourvues d'hormone que dans celles qui en sont privées.

Quand une molécule de cytokinine est fixée sur l'ADN, on observe la formation de sites d'ADN non méthylés. Ce pourrait être un des mécanismes de régulation de la réplication, de la transcription et la différenciation cellulaire (Vanyushin, 1988).

L'acide abscissique pourrait inhiber la synthèse de protéines plus ou moins impliquées dans la xylogénèse chez le Chêne, au niveau de la transcription ou de la traduction (Lachand, 1984).

On a étudié l'effet de la kinétine sur la transcription de la chromatine des cotylédons de Concombre (Waliszewska-Wojtkowiak, 1985).

La kinétine inhibe l'élongation de l'hypocotyle (20% moins vite). Mais des mécanismes de corrélation compliqueraient les études : des interactions existeraient entre les stimulations ou les inhibitions induites par la kinétine sur la croissance des cotylédons et de l'hypocotyle. Des plants sont traités à la fois avec de la kinétine endogène et exogène. L'addition de kinétine stimule la synthèse des ARN et augmente le taux des ARN-poly(A).

Cette augmentation du taux de transcription peut être le résultat de plusieurs phénomènes :

- l'induction par la kinétine du changement d'activité des ARN-polymérase ;

- l'accès facilité à la matrice d'ADN : chez le Seigle, les cytokinines induisent un changement structural qui augmente l'accessibilité, mais l'effet est limité dans le temps ;

- en diminuant la transcription des cellules de l'hypocotyle de Concombre.

Mais les effets de la kinétine sur la synthèse *in vitro* des ARN sont contradictoires. Pour le noyau de cellules de Noix de coco, on observe une stimulation ; chez le Tabac, la kinétine n'augmente pas la transcription nucléaire dans les cals, et elle l'inhibe dans les cotylédons de Concombre.

D'une façon générale, il semble que les cytokinines agissent sur la migration, alors que les auxines influencent la transcription des ARN.

3. La modification de la paroi

Il s'agit d'une conséquence de l'action différenciatrice des phytohormones au niveau de la cellule.

La production de vésicules de Golgi et le renouvellement (turnover) de la membrane plasmique, en réponse à la stimulation par l'auxine de cellules épidermiques superficielles sont étudiées à partir de coléoptiles d'Avoine cultivés dans le noir (Phillips, 1988). La production de vésicules est accrue dans les cellules 6 heures après la stimulation par l'AIA.

L'élongation est réalisée en utilisant les vésicules accumulées lors du blocage expérimental de leur transport par la cytochalasine, inhibitrice de l'auxine. On observe alors une production excessive de vésicules avec une réduction du turnover de la membrane. Ces expériences montrent que l'activité sécrétrice des cellules atteint un taux maximal en présence d'auxine.

Avant la synthèse de la paroi dans des cultures cellulaires de mésophylle de *Zinnia*, les filaments d'actine et les microtubules sont orientés parallèlement à l'axe de la cellule. Immédiatement avant le dépôt de la paroi secondaire, le réseau de microtubules et celui de filaments d'actine s'organisent juste sous la membrane plasmique presque simultanément (Kobayashi, 1988). Les filaments d'actine, localisés uniquement entre les microtubules, sont orientés transversalement à l'axe de la cellule. Le dépôt de la paroi se fait le long de l'alignement transversal des microtubules. Les filaments d'actine jouent un rôle important dans le changement d'orientation, de longitudinale à transversale, du réseau de microtubules. On suppose que les microtubules sont impliqués dans l'induction de la formation de l'arrangement régulier des filaments d'actine.

Donc, les microtubules coopèrent avec les filaments d'actine pour le contrôle du dépôt de la paroi secondaire dans la différenciation des trachéides.

CONCLUSION

La différenciation se fait donc, à la fois, au niveau de la membrane plasmique, et à celui de la paroi. Ce sont surtout les modes d'action de l'auxine qui sont connus. L'activation des pompes à protons dans un premier temps et la synthèse *de novo* d'ARN dans un deuxième temps sont les deux phénomènes majeurs engendrés par l'entrée de l'auxine dans la cellule.

CONCLUSION GENERALE

Les connaissances sur la différenciation chez les végétaux apparaissent très limitées par rapport à celles acquises en physiologie animale, notamment en ce qui concerne les processus intracellulaires. Toutefois des grandes lignes peuvent être dégagées.

Chaque phytohormone a plusieurs effets sur la différenciation ; La spécificité d'action de l'hormone animale n'existe pas chez les végétaux. Pour l'auxine, on tente d'opposer des influences directes (allongement cellulaire) et indirectes (rhizogenèse) sans y parvenir clairement.

Dans bien des cas, la spécificité d'une réponse semble résulter d'un équilibre entre plusieurs hormones, dans une même cellule, dans un même tissu : un même cal ne sera le siège d'aucune organogenèse ou produira des racines ou des bourgeons suivant le rapport des concentrations d'auxines et de cytokinines mis à sa disposition. Autrement dit, ces substances agissent ensemble à la fois sur la croissance et sur les phénomènes de différenciation et de développement plus complexes.

On suppose que des mécanismes globaux existent dans la régulation de la différenciation chez les végétaux ; mais comme toutes les données expérimentales ne sont pas connues, en particulier les valeurs exactes des concentrations des phytohormones intrinsèques, on a des difficultés pour les mettre en évidence. De plus, les variations propres à l'espèce, à l'individu (...) demeurent, et compliquent l'essai de globalisation.

Dans certains cas, une cellule différenciée peut revenir à un état méristématique ; elle perd en quelque sorte la mémoire de sa spécialisation antérieure. Ce rajeunissement s'appelle la dédifférenciation.



Cette réversibilité est à l'origine de la multiplication végétative.

On commence donc à pouvoir contrôler la différenciation des végétaux grâce à ces phytohormones. On comprend dès lors pourquoi l'industrie chimique a investi dans des recherches de synthèse de composés semblables : les applications agronomiques sont multiples et d'un très grand intérêt. Par exemple, on utilise l'action rhizogène de l'AIA pour le bouturage.

B I B L I O G R A P H I E

AMERICAN CHEMICAL SOCIETY. 1963. *Plant growth regulation : fourth international conference on plant growth regulation*. Ames (Iowa) : Iowa State University Press. 325 p.

AMERICAN CHEMICAL SOCIETY. 1979. by N. Bhushan Mandava. *Plant growth substances : ACS symposium series 111*. Washington : D.C. 309 p.

AUGE, A., et al. 1989. coord. par H. vidalie. *La culture in vitro et ses applications horticoles*. 3è éd. rev., cor. et aug. Paris : Lavoisier. 225 p.

AXELOS, M., TEYSSENDIER DE LA SERVE, B., PEAUD-LENOEL, C. 1987. Level of messenger RNA encoding small subunit ribulose biphosphate carboxylase is enhanced by cytokinins in tobacco cell suspension cultures. *Biochimie*, 1987, vol. 69, p. 671-675.

BURROWS, GE. 1989. Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot decapitation *in vitro* and *in vivo*. *Botanical gazette*, 1989, vol. 150, no. 4, p. 369-377.

CHURCH, DL., GALSTON, AW. 1989. Hormonal induction of vascular differentiation in cultured *Zinnia* leaf disks. *Plant and cell physiology*, 1989, vol. 30, no.1, p. 73-78.

CHURCH, DL., GALSTON, AW. 1988. Kinetics of determination in the differentiation of isolated mesophyll cells of *Zinnia elegans* to tracheary elements. *Plant physiology*, 1988, vol. 88, p. 92-96.

CONSTABEL, F. 1987. *Cell culture and somatic cell genetics of plants*. T.4 *Cell culture in phytochemistry*. San Diego (California), london : Academic press. 254 p.

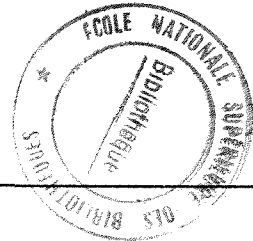
DARNEL, J., LODISH, H., BALTIMORE, D. 1988. *La cellule : biologie moléculaire*. Mont-Royal (Québec) : Décarie, Paris : Vigot. 1189 p.

DE, S. 1989. DNA RNA and protein contents during rhizogenesis in tissue culture of *Calotropis gigantea*. *Indian journal of experimental biology*, 1989, vol. 27, vol. 2, p. 185-186.

- DE VRIES, SC., BOOIJ, H., JANSSENS, R., *et al.* 1988. Carrot somatic embryogenesis depends on the phytohormone-controlled presence of correctly glycosylated extracellular proteins. *Genes and development*, 1988, vol. 2, p. 462-476.
- EAPEN, S. 1988. Callus induction from mesophyll and hypocotyl protoplasts of mungbean (*Vigna radiata* (L)). *Annals of botany*, 1988, vol. 62, p. 441-443.
- FUKUDA, H., KOBAYASHI, H. 1989. Dynamic organization of the cytoskeleton during tracheary element differentiation. *Development growth and differentiation*, 1989, vol. 31, no. 1, p. 9-16.
- GORENFLOT, R. 1990. *Biologie végétale : plantes supérieures. T.1 Appareil végétatif*. 3è éd. rév. Paris, milan, Barcelone : Masson. 247 p. Abrégés.
- GRAVES, DA;, STEWART, JM. 1988. Chronology of the differentiation of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fiber cells. *Planta*, vol.175, no. 2, p. 254-258.
- HELLER, R., *et al.* 1990. *Physiologie végétale. T.2 Développement*. 4è éd. ref. et aug. Paris, Milan, Barcelone : Masson. 266 p. Abrégés.
- KATOH, Y., HASEGAWA, T., SUZUKI, T., *et al.* Changes in 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content and ethylene production in Hiproly Barley callus during differentiation. *Agricultural and biological chemistry*, 1987, vol. 51, no. 8, p. 2185-2190.
- KOBAYASHI, H., FUKUDA, H., SHIBAOKA, H. 1988. Interrelation between the spacial disposition of actin filaments and microtubules during the differentiation of tracheary elements in cultured *Zinnia* cells. *Protoplasma*, 1988, vol. 143, p. 29-37.
- LACHAND, S. 1984. *Modalités et contrôle hormonal de la réactivation cambiale et de la xylogénèse chez deux Dicotylédones arborescentes (Hêtre et Chêne)*. Thèse de doctorat. Physiologie végétale. Univ. de Poitiers, 192 p.
- LE GUYADER, H. 1987. *Le développement des végétaux : aspects théoriques et synthétiques*. Paris, New-York, Barcelone Masson. 429 p. Collection Biologie Théorique.
- MARTIN-TANGUY, J., MARTIN, C., PAYNOT, M., *et al.* 1988. Effect of hormone treatment on growth bud formation and free amine and hydroxy cinnamoyl putrescine levels in leaf explant of *Nicotiana tabacum* cultivated *in vitro*. *Plant physiology*, 1988, vol. 88, p. 600-604.

- MORGAN, PW., QUINBY, JR. 1987. Genetic regulation of development in *Sorghum bicolor*. *Plant physiology*, 1987, vol. 85, p. 615-620.
- NAYYAR, H., KAUR, K., BASRA, AS., et al. 1989. Hormonal regulation of cotton fibre elongation in *Gossypium arboreum* L. *in vitro* and *in vivo*. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 1989, vol. 185, p. 415-421.
- OCHATT, SJ., ESCANDON, AS., MARTINEZ, AJ. 1989. Isolation, culture, and plant regeneration of protoplasts of two shrubby *Oxalis* species from South America. *Journal of experimental botany*, 1989, vol. 40, no. 213, p. 493-496.
- PHILLIPS, A. 1987. Effects of sequential exposure to auxin and cytokinin on xylogenesis in cultured explants of Jerusalem artichoke *Helianthus tuberosus*. *Annals of botany*, 1987, vol. 59, no. 2, p. 245-250.
- PHILLIPS, GD., PRESHAW, C., STEER, MW. 1988. Dictyosome vesicle production and plasma membrane turnover in auxin-stimulated outer epidermal cells of coleoptile segments from *Avena sativa* (L.). *Protoplasma*, 1988, vol. 145, p.59-65.
- RAHMAN, MM., KAUL, K. 1989. Differentiation of sodium chloride tolerant cell lines of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cv. jet star. *Journal of plant physiology*, 1989, vol. 133, no. 6, p. 710-712.
- REYNOLDS, TL. 1987. Cytodifferentiation in cell suspension cultures of *Solanum carolinense* : effect of 2,4-D and kinetin. *Journal of plant physiology*, 1987, vol. 130, p. 373-383.
- SENNERBY-FORSSE, L. 1986. Seasonal variation in the ultrastructure of the cambium in young stems of willow *Salix viminalis* in relation to phenology. *Physiologia plantarum*, 1986, vol.67, no.4, p. 529-537.
- SINSKA, I. 1989. Callus formation and plant regeneration capacity of apple embryonic axes and cotyledons in relation to seed dormancy. *Plant science (Shannon)*, 1989, vol. 54, no. 2, p. 147-152.
- VANYUSHIN, BF., KIRNOS, M.D. 1988. DNA methylation in plants. *Gene*, 1988, vol. 74, p. 117-121.
- WISZEWSKA-WOLJTKOWIAK, B., WALISZEWSKA-WOJTKOWIAK, B., SCHNEIDER, J., SZWEYKOWSKA, A. 1985. Effect of kinetin on the transcription activity of chromatin from Cucumber cotyledons. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 1985, vol. 180, p. 413-422.

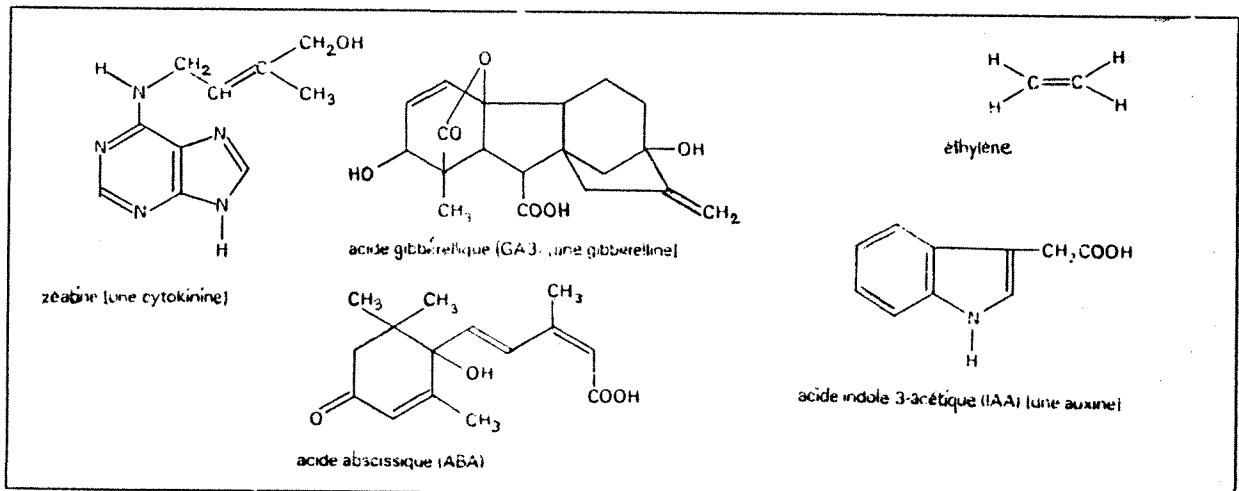
ANNEXES



ABREVIATIONS

2,4-D	acide 2,4-dichlorophénoxyacétique
ABA	acide abscissique
ADN	acide désoxyribonucléique
GA ₃	acide gibbéréllique
AIA	acide indolyl acétique
AIB	acide indole butyrique
ANA	acide naphtalène acétique
ARN	acide ribonucléique
BAP	6 benzyl amino purine

CINQ CLASSES D'HORMONES



(Heller, 1990) Les formules d'une molécule représentative de chacune des classes d'hormones végétales décrites.



* 9 5 5 7 1 0 4 *