

République Algérienne démocratique et populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Frères Mentouri Constantine



Institut de la Nutrition, de l'Alimentation et des Technologies
Agro-Alimentaires
(I.N.A.T.A.A)



Cours de physiologie végétale

Présenté par : Dr. MAOUGAL Rim Tinhin

Année universitaire 2014-2015

Sommaire

Partie 1 : Nutrition

Chapitre I : Absorption et transpiration de l'eau chez la plante

Chapitre II : Nutritions azotée et minérale

Chapitre III : Respiration des végétaux

Chapitre IV : Assimilation chlorophyllienne

Partie 2 : Développement

Chapitre V : Développement et croissance

Chapitre VI : Principales phytohormones

Chapitre VII: Vie latente, dormance et reprise de la vie active

Chapitre VIII: Physiologie de la maturation des fruits

Introduction

La forme et la fonction des organismes multicellulaires ne seraient pas possible sans une communication efficace entre les cellules, les tissus et les organes. En plus des plantes, la réglementation et la coordination du métabolisme, la croissance et la morphogenèse dépendent souvent des signaux chimiques d'une partie de la plante à l'autre.

Il a été proposé que des messagers chimiques soient responsables de la formation et la croissance des différents organes de la plante. Beaucoup de nos concepts actuels sur la communication intercellulaire dans les plantes ont été tirées d'études similaires chez les animaux. Chez les animaux, les messagers chimiques qui interviennent dans la communication intercellulaire sont appelées hormones. Les hormones interagissent avec des protéines cellulaires spécifiques appelées récepteurs.

Les plantes produisent également des molécules de signalisation, appelées hormones, qui ont des effets profonds sur le développement à des concentrations infiniment faibles. Jusqu'à tout récemment, le développement de la plante a été pensé pour être réglée par seulement cinq types d'hormones : les auxines, gibbérellines, cytokinines, l'éthylène, et l'acide abscissique. Cependant, il existe des preuves convaincantes de l'existence d'hormones stéroïdiennes des végétaux, les brassinstéroïdes, qui ont un large éventail d'effets morphologiques sur le développement de la plante.

I. Les 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 réglemente le développement des plantes.

La forme d'auxine la plus courante survenant naturellement est - l'indole 3 -acétique (IAA).

I.1. structure :

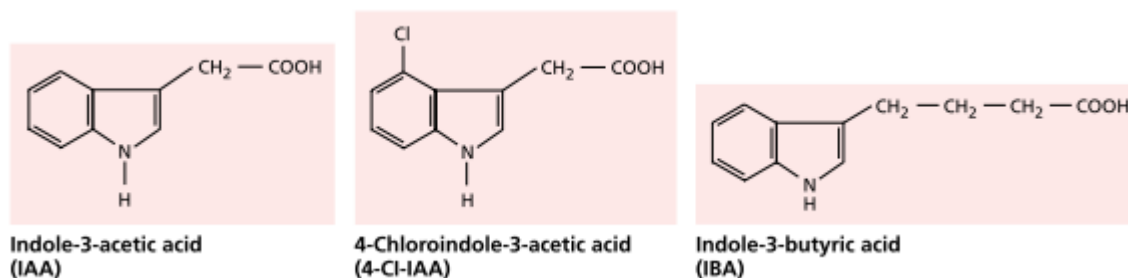


Figure VI. 1. Structure de trois auxines naturelles.

L'indole-3-acétique (IAA) se produit chez toutes les plantes, mais d'autres composés apparentés ont une activité d'auxine. Chez le pois, par exemple, on trouve de l'acide 4-chloro-indole-3-acétique. La moutardes et le maïs contiennent de l'acide indole-3-butyrique (IBA).

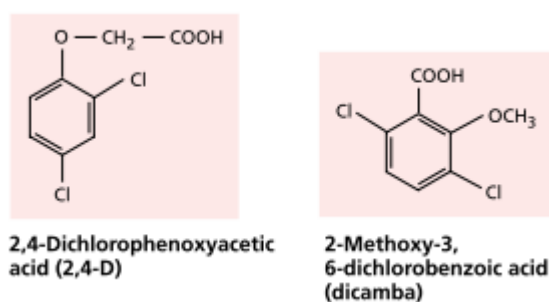


Figure VI. 2. Structure de deux auxines de synthèse

La plus part des auxines de synthèse sont utilisés comme herbicides en horticulture et agriculture. Celles-ci sont essentiellement utilisées comme hormones de bouturage, ou pour inhiber la germination, par exemple les tubercules de pommes de terre ainsi que pour réaliser un désherbage sélectif.

I.2. Rôle de l'AIA

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'AIA 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.

*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.

II. Les cytokinines (les régulateurs de la division cellulaire)

Les cytokinines ont été découvertes lors de la recherche de facteurs qui stimulent la division des cellules végétales. Depuis leur découverte, les cytokinines ont montré qu'elles pouvaient avoir des effets sur beaucoup d'autres 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 des plantes

Un grand nombre de substances ont été testées dans le but d'initier et de soutenir la prolifération des tissus en culture. Des matériaux allant de l'extrait de levure au jus de tomate ont prouvé avoir un effet positif, au moins avec certains tissus. Cependant, la croissance de la culture a été stimulée plus spectaculairement lorsque l'endosperme liquide de la noix de coco, également connu sous le nom de lait de noix de coco, est ajouté au milieu de culture

Le milieu nutritif de Philip White, complété par de l'auxine et de 10 à 20 % de lait de noix de coco, soutiendra la continuité de la division cellulaire de cellules différenciées matures, à partir d'une

grande variété de tissus et d'espèces, ce qui conduit à la formation des cals (Caplin et Steward 1948). Cette découverte indique que le lait de coco contient une ou plusieurs substances qui stimulent les cellules matures à entrer et à rester dans le cycle de la division cellulaire.

Finalement, le lait de noix de coco a montré qu'il contenait la cytokinine zéatine, mais ce résultat n'a été obtenu que plusieurs années après la découverte des cytokinines (Letham 1974). La première cytokinine à être découverte était la kinétine, un analogique synthétique.

II.1. La Kinétine

Dans les années 1940 et 1950, Folke Skoog et ses collègues de l'Université du Wisconsin ont testées de nombreuses substances pour leur capacité à initier et à soutenir la prolifération des tissus en culture de tabac. Ils avaient observé que la base de l'acide nucléique, l'adénine, a eu un léger effet de promotion, de sorte qu'ils ont testé la possibilité que les acides nucléiques puissent stimuler la division dans les tissus. Après beaucoup de travail, une petite molécule a été identifiée à partir de l'ADN autoclavé et nommé kinétine. Il a été montré que c'était une adénine (ou aminopurine) dérivé, la 6-aminopurine - furfury (Miller et al. 1955)

La Kinétine n'est pas un régulateur de croissance végétale d'origine naturelle, et il ne se produit pas en tant que base dans l'ADN de toutes les espèces. Il est un sous-produit de la dégradation de l'ADN induite par la chaleur, dans laquelle le sucre désoxyribose de l'adénosine est converti en un anneau furfurylique et décalée de la position 9 à la position 6 sur le cycle adénine.

La découverte de la kinétine était importante parce qu'elle a démontré que la division cellulaire peut être induite par une simple substance chimique. D'une plus grande importance, la découverte de la kinétine a suggéré que les molécules d'origine naturelle avec des structures similaires à celle de la kinétine régulent l'activité de division cellulaire dans la plante. Cette hypothèse s'est avérée correcte.

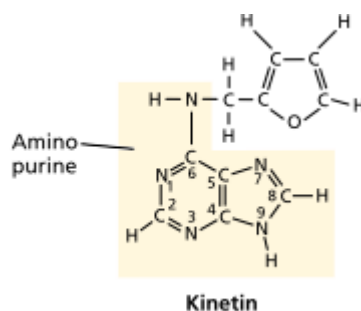
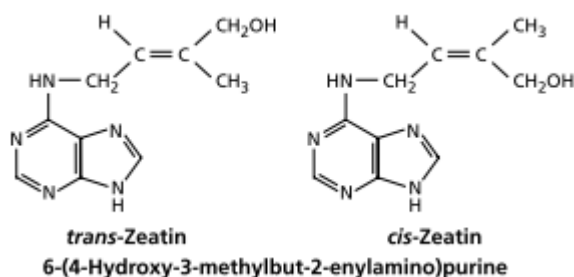


Figure VI.3. La Kinétine

Les cytokinines sont des substances proches des bases puriques, (adénines substituées). D'autres substances synthétiques de nature voisine et des dérivés de l'adénine isolés des végétaux ont une action comparable. L'ensemble de ces substances est regroupé sous le terme de cytokinines.

II.2. La zéatine

Plusieurs années après la découverte de la kinétine, des extraits de l'endosperme immature du maïs (*Zea mays*) ont montré qu'ils contenaient une substance qui a le même effet biologique que la kinétine. Cette substance stimule les cellules de plantes matures à se diviser lorsqu'elle est ajoutée à un milieu de culture avec une auxine. Letham (1973) a isolé la molécule responsable de cette activité et l'a identifié comme trans-6-(4-hydroxy-3-méthylbut-2-enylamino) purine, qu'il a appelé zéatine :



FigureVI.4. la Zeatine

Depuis sa découverte dans l'endosperme du maïs immature, la zéatine a été trouvée dans de nombreuses plantes et certaines bactéries. C'est la plus répandue des cytokinines chez les plantes supérieures, mais d'autres aminopurines substituées qui sont actives en tant que cytokinines ont été isolées à partir de nombreuses espèces végétales et bactériennes.

II.3. Rôle biologiques des cytokinines :

*Au niveau cellulaire :

- Elles stimulent la division cellulaire sous réserve qu'elles soient en présence de l'auxine.
- Elles agissent sur l'accroissement cellulaire différemment de l'AIA et stimulent la synthèse protéique.

*Au niveau de l'organisme :

- Elles induisent la néoformation des bourgeons et font régresser l'inhibition exercée par la dominance apicale alors qu'au contraire elles limitent le développement des racines.
- Elles lèvent la dormance de nombreuses graines.
- Elles provoquent le développement des ébauches florales chez certaines espèces en conditions de photopériodisme défavorables.
- Elles stimulent la transformation des proplastides et retardent la sénescence des feuilles.

III. - Les gibbérellines :

Elles appartiennent à la famille des terpènes (hydrocarbures aromatiques naturels qui interviennent dans la composition des essences), elles possèdent 20 atomes de carbone. Actuellement, on en connaît plus de 70 représentées par les abréviations suivantes : GA1, GA2, GA3, etc....La plus utilisée et la plus commercialisée est l'acide gibbérellique GA3 produite par le genre *Fusarium*.

III.1. Biosynthèse :

La synthèse s'effectue par l'intermédiaire de l'acide mévalonique, ce dernier est formé par l'union de 3 acétyles activés par le COA et une réduction par le NADPH (Figure VI. 5).

L'acide mévalonique, par l'intermédiaire d'une décarboxylation et une déshydratation, donne l'isopentnyl pyrophosphate (IPP) qui subit une isomérisation, le produit obtenu est le diméthyl allyl dont la condensation de 4 molécules donne le géranyl géranyl, précurseur du kaurène (composé à 20 C), ce dernier est le point de départ de toutes les gibbérellines.

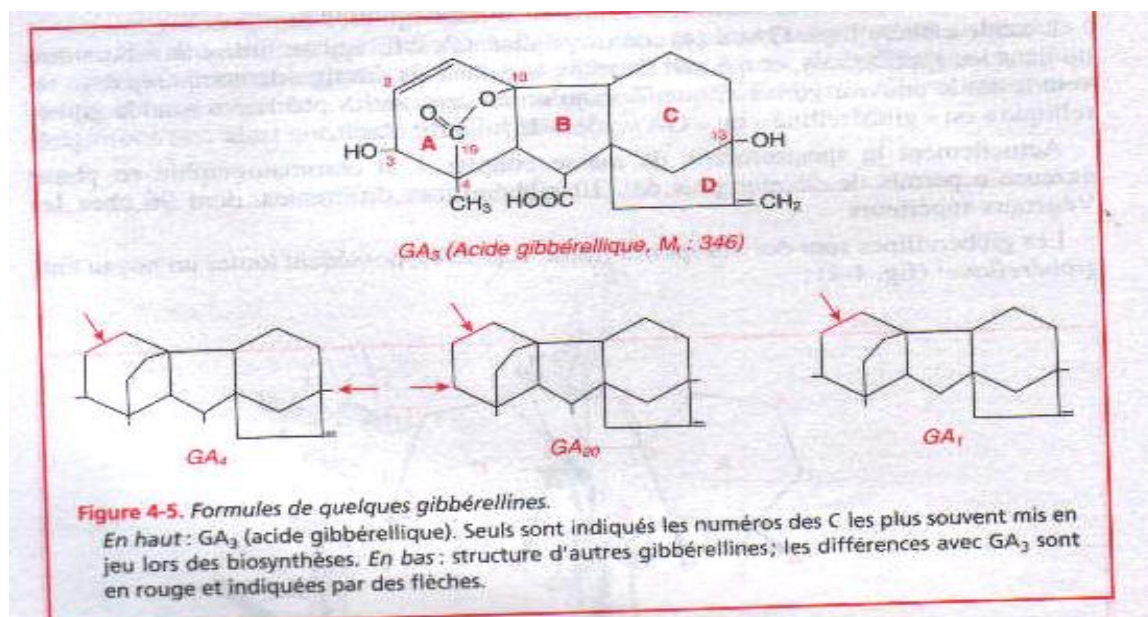


Figure VI. 5. Formules de quelques Gibbérellines

III.2. Actions physiologiques :

Parmi ses principales actions, on cite :

*Allongement des entres-nœuds :

Les gibbérellines permettent l'allongement des entres-nœuds, 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.

IV. Les brassinostéroïdes

En 1968, ces molécules ont été initialement isolées avec du pollen de *Brassica majus* sous le terme de brassines.. En 1979, une molécule spécifique de ce groupe a été mise en évidence appelée Brassinostéroïde.

IV.1. Définition

Les Brassinostéroïdes (BRs) ou brassinolides sont un groupe d'hormones stéroïdiennes végétales. Leurs actions se produisent au niveau d'un photorécepteur à la lumière bleue soit les cryptochromes. Une quarantaine de structures actives ont été actuellement caractérisées.

Les Brs étant présents chez les algues, fougères, gymnospermes, angiospermes mais pas chez les microorganismes. Le brassinolide est le plus actif biologiquement et le plus répandu.

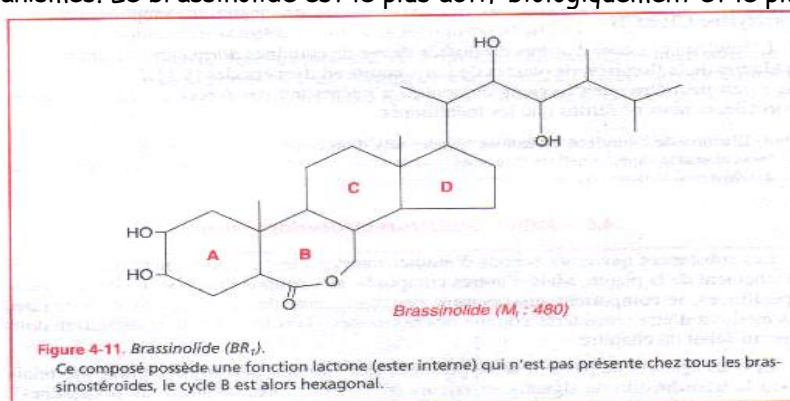


Figure VI. 6. Brassinolide

IV.2. Effets physiologiques des brassinostéroïdes :

- Leur action est située au niveau de la mitose et l'élongation cellulaire. Ils interviennent également dans la différenciation des tissus vasculaires. Ils accélèrent la sénescence des feuilles par des effets antagonistes des cytokinines.
- Les Brs contrôlent l'expression génique en favorisant la transcription de certains gènes, c'est à dire qu'ils permettent la copie de l'ADN en ARN, ou de l'ARN en ARN messager. C'est la première étape du processus qui permet de passer de l'ADN à la protéine, ou plus concrètement du gène à son produit.
- Ils ont aussi une action d'accélération du mouvement de la sève élaborée ou brute, donc par effets redondants une meilleure absorption des nutriments et permettent aussi une amélioration des phénomènes osmotiques.
- Ils luttent contre le froid, la chaleur, ils ont aussi une action détoxifiante (sels toxiques), aident à une germination plus rapide des graines et les brassinolides ont un effet potentialisateur de la rhizogénèse. Enfin, ils aident la plante à se défendre de toute attaque par des agents pathogènes tels que les bactéries, champignons etc...

V. L'Acide abscissique

La mesure et le calendrier de la croissance des plantes sont contrôlés par les actions coordonnées de régulateurs positifs et négatifs. Certains des exemples les plus évidents de croissance réglementée sont les semences et la dormance des bourgeons, les fonctions adaptatives qui retardent la croissance jusqu'à ce que les conditions environnementales soient favorables. Depuis de nombreuses années, la physiologie végétale soupçonne que les phénomènes de dormance des bourgeons ont été causés par des composés inhibiteurs, et ils ont essayé d'extraire et d'isoler ces composés à partir d'une variété de tissus de la plante, les bourgeons dormants en particulier.

Les premières expériences utilisant la chromatographie sur papier pour la séparation d'extraits de plantes, ainsi que les essais biologiques sur la croissance du coléoptile d'avoine. Ces premières expériences ont conduit à l'identification d'un groupe de composés inhibant la croissance, y compris une substance connue sous le nom de "dormine" purifiée à partir de feuilles de sycomore recueillies en début de l'automne, lorsque les arbres entrent en dormance. Il a été découvert que la "dormine" était chimiquement identique à une substance qui favorise l'abscission des fruits de coton, "l'abscisine II", le composé a été rebaptisé acide abscissique (ABA).

V.1. Définition de l'acide abscissique :

L'acide abscissique ou ABA (de l'angl. abscissic acid) est un sesquiterpénoïde composé de 15 carbones de formule $C_{15}H_{20}O_4$.

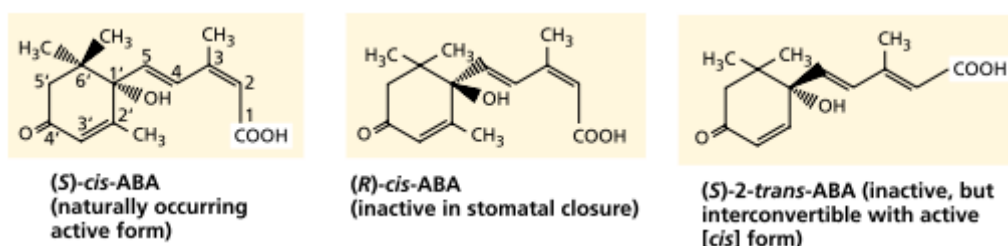


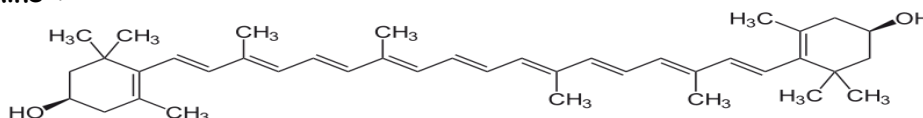
Figure VI. 7. Les structures chimiques de la S et R formes de cis - ABA, et la forme (S) -2 -trans de l'ABA.

Deux voies de biosynthèse ont été successivement proposées pour l'ABA, la première dite voie en C15_s correspondrait à la condensation de 3 molécules d'isopentenyl pyrophosphate selon un mécanisme analogue à celui de la synthèse des gibberellines.

-la 2ème voie dite en C40_o a été caractérisée plus récemment. Elle correspond à une coupure de caroténoïdes en C40_o du type zeaxanthine selon la séquence :

Zéaxanthine ==> Violaxanthine==> Xanthoxine==> ABA aldéhyde ==> ABA

La Zéaxanthine :



La zéaxantine C₄₀H₅₆O₂ est un pigment de la famille des xanthophylles (caroténoïde) qui donne sa couleur jaune aux grains de maïs.

V.2.Effets physiologiques et mécanismes d'action de l'ABA :

-**Action sur la fermeture des stomates** : il permet de contrôler les pertes d'eau de la plante. A la suite d'un stress hydrique, on observe un accroissement du taux d'ABA par un facteur 20. La production d'ABA se ferait en 1er au niveau des racines stressées qui perçoivent le stress et l'ABA serait transporté vers les apex.

-**Formation des graines et dormance** : l'ABA intervient dans le contrôle de l'expression de gènes qui correspondent à des protéines de réserve des graines et à des protéines permettant sans dommage la déshydratation des tissus. L'ABA est nécessaire à l'entrée en dormance des graines et des bourgeons. L'ABA est d'une manière générale un antagoniste des gibbérellines dans des phénomènes comme la dormance ou la production d' α -amylase par les cellules d'aleurone.

-**L'Abscission** : bien que l'hormone ait été initialement caractérisée en relation avec l'abscission. Ce sont des doses supraphysiologiques qui sont actives et on pense que ces doses entraîneraient la surproduction d'éthylène véritable hormone responsable de l'abscission.

VI. L'éthylène

En 1937, on découvre que les émanations gazeuses de pommes mûres initient la maturation des fruits verts et que l'éthylène constituait le gaz actif (première démonstration de la production d'éthylène par un végétal). A partir de ce moment on attribue un rôle à l'éthylène dans la maturation des fruits et l'on montre que de nombreux fruits émettent de l'éthylène.

Entre 1955-1960, le développement de la chromatographie en phase gazeuse a permis de montrer que l'éthylène était présent dans toutes les parties de la plante. Parallèlement, on démontrait au-delà de la maturation les actions diverses de l'éthylène sur le développement des végétaux.

A partir de 1969, ce composé était finalement rangé parmi les hormones végétales. Produite par les végétaux, active à faible dose et à distance du lieu de synthèse, l'éthylène répond tout à fait à la définition d'une hormone.

L'éthylène est un gaz et il est la seule phytohormone pour laquelle on connaît le récepteur.

Depuis longtemps il avait été démontré que la méthionine (acide aminé) était un précurseur de l'éthylène. En effet, si on apporte de la méthionine marquée à des tranches de pommes ou de bananes, on observe une incorporation de la radioactivité dans l'éthylène. L'éthylène dériverait des carbones 3 et 4.

VI.1. 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.

I. morphogenèse

La morphogenèse (du grec *morphê*: forme, et *genesis*: naissance) constitue l'ensemble des mécanismes qui participent à l'édification d'une plante. Elle intervient de la germination de la graine jusqu'à la mort de la plante. Les mécanismes fondamentaux de la morphogenèse végétale sont communs à toutes les espèces végétales. Ils dépendent de nombreux facteurs du milieu dont les plus importants sont la température, l'éclairement, l'humidité, la force de gravitation et des substances chimiques.

I.1. Température

- **Limites extrêmes** : la gamme de température compatible avec une vie active est assez étroite. Elle est en général de -5°C ou -10°C à $+45^{\circ}\text{C}$ à l'exception de certains conifères qui peuvent vivre jusqu'à -65°C , des lichens des régions froides qui font leur assimilation chlorophyllienne à -20°C . Par contre, certains cactus peuvent résister à des chaleurs de $+60^{\circ}\text{C}$.

Ces limites peuvent être largement reculées par la possibilité que présente un grand nombre de végétaux de passer à l'état de vie latente. Celle-ci est définie par la réduction au minimum des activités métaboliques cellulaires.

Le froid diminue uniquement l'activité des tissus vivants et les empêche de se développer. Des grains résistent à des réfrigérations à la température de -191°C sans perdre leur pouvoir germinatif, alors que les méristèmes sont couramment conservés dans l'azote liquide à -196°C .

- **Notion de thermoperiodisme** : ce terme fut créé par le physiologiste WENT (1944) pour désigner la sensibilité des végétaux à la thermoperiodicité 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 thermoperiodicité journalière joue un rôle important dans la vie de la plante, le refroidissement nocturne entraîne une amélioration de sa croissance 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.

I.2. éclaircissements

En fonction de leur besoin en éclaircissement, on distingue des plantes d'ombre et des plantes de soleil. Les plantes d'ombre atteignent leur maximum d'activité photosynthétique et donc de croissance pour des éclaircissements inférieurs à l'éclaircissement solaire direct alors que les plantes de soleil ont leur capacité photosynthétique maximale en plein soleil.

La photoperiodicité quotidienne (alternance des jours et des nuits) avec ses variations annuelles (jours longs et jours courts) déclenche dans les organismes des réactions dont l'ensemble constitue le photopériodisme.

L'interruption périodique de la lumière permet l'évacuation des produits de la photosynthèse et évite un engorgement des tissus assimilateurs.

Pour de nombreuses plantes, les jours courts empêchent la floraison et maintiennent les entrenœuds courts. La montaison ne peut se produire que si les phases lumineuses ont une durée suffisante. La photoperiodicité agit aussi sur la mise à fleur et sur la croissance végétative.

*Les phototropismes ou héliotropismes sont des réactions d'orientation d'organes dues à une différence d'éclaircements par rapport au vecteur indiquant l'éclaircissement maximum. L'organe peut s'orienter de telle sorte qu'il prenne :

-la même direction : c'est l'orthophototropisme positif. C'est le cas de la tige principale qui s'oriente vers la lumière.

-la direction opposée : c'est l'orthophototropisme négatif. C'est le cas de la racine qui évite la direction de la lumière.

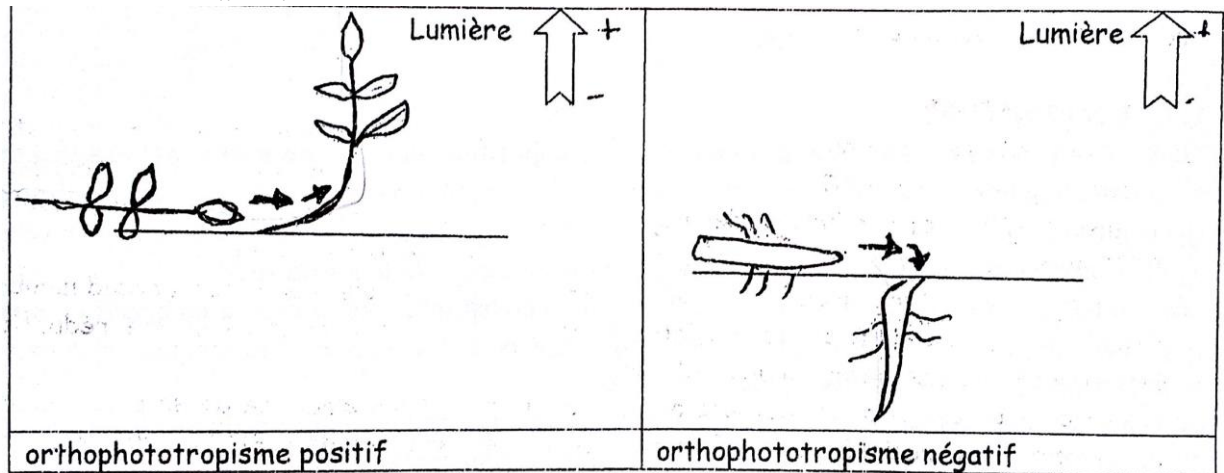


FIGURE VII.1. Phototropisme

I.3. Force de gravité

Pour les jeunes radicules et coléoptiles, la zone sensible est l'apex de l'organe. Il suffit de placer horizontalement cet apex (expérience de SACHS, 1874) pour observer la courbure due à la force de gravité (géotropismes). On distingue :

- -Un **orthogéotropisme positif** : c'est le cas des racines qui s'orientent verticalement vers le bas dans la même direction que le vecteur gravité.
- -Un **orthogéotropisme négatif** : c'est le cas de la tige qui s'oriente dans la direction opposée du vecteur gravité.
- -Un **plagiotropisme** : l'organe s'oriente obliquement par rapport au vecteur gravité, c'est le cas des rhizomes et des branches.
- -Un **agéotropisme** caractérisé par l'absence de géotropisme.

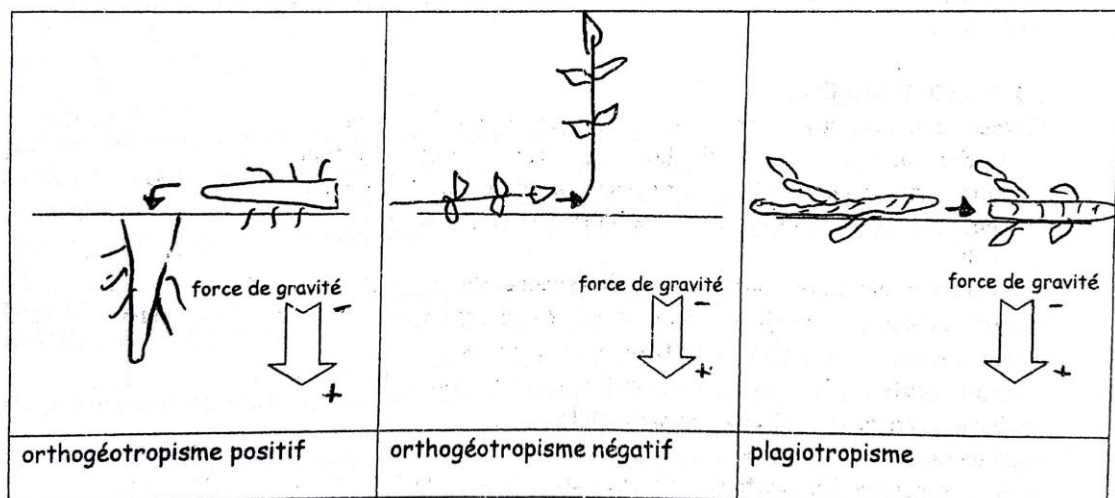


FIGURE VII.2. orthogéotropisme et plagiotropisme

I.4. substances chimiques

La croissance des racines est dans une certaine mesure dirigée par les inégalités dans la composition du sol (chimiotropismes). Elles ont tendance à gagner les régions humides (hygrotropisme) ou des régions riches en certains ions selon ses besoins. La production des substances chimiques par le stigmate pour fixer le tube pollinique constitue un bon exemple de chimiotropisme.

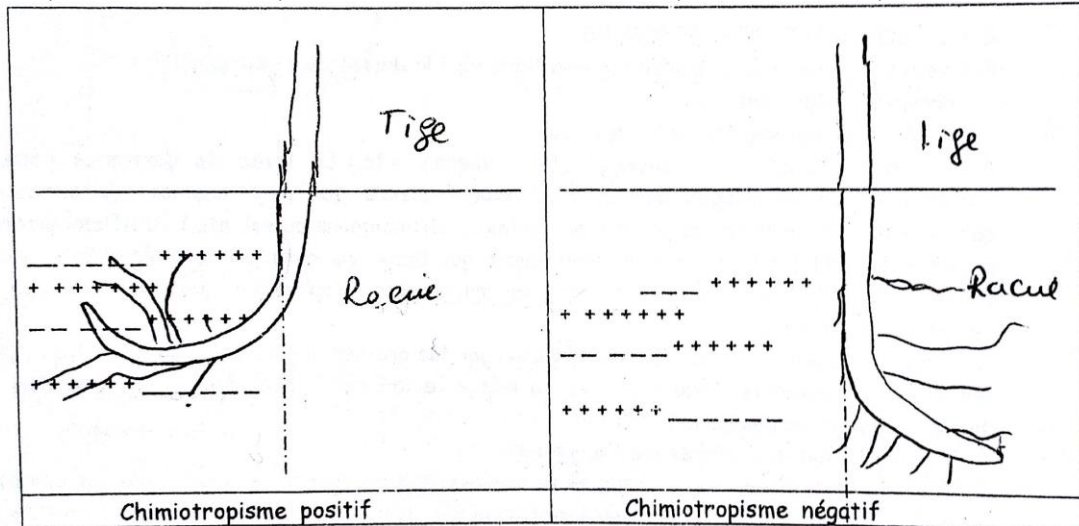


FIGURE VII.3. chimiotropisme

II. Vie latente et état de dormance

II.1. Vie latente

La vie latente est l'un des moyens qui permet aux végétaux de résister aux conditions défavorables. Elle est caractérisée par une réduction au minimum des activités cellulaires. C'est une réduction temporaire d'activité, elle est réversible et peut être considérée comme un arrêt ou une diapose qui lui permet d'ajuster son développement au calendrier d'une organogenèse coordonnée à l'évolution des conditions extérieures.

II.1.1. Caractères généraux

La réduction des activités métaboliques et la réduction des échanges, celles-ci limités au strict minimum, sont indispensables à la production de l'énergie nécessaire et au maintien des structures cellulaires. La réduction des échanges cellulaires est obtenue par le développement d'une pression osmotique relativement élevée (surcharge en glucides), par la formation d'un épiderme subérifié donc imperméable et souvent par la formation des écailles qui protègent efficacement les bourgeons, celles-ci sont collées entre elles par une substance visqueuse.

Très souvent, préalablement à l'entrée en vie latente, il se forme des réserves qui permettent aux tissus non seulement de subsister sans alimentation ni synthèse et encore de revenir à la vie active.

II.1.2. Entrée et sortie de la vie latente

L'entrée en vie latente peut résulter d'un déterminisme interne préalable et de l'influence des facteurs externes. Elle signifie un véritable changement d'états qui implique de profondes transformations morphologiques et physiologiques. Pour le retour à la vie active, il faut que les conditions extérieures (température, humidité, aération) soient favorables à cette reprise.

II.2. Dormance

Souvent l'organisme qui entre en vie latente reste insensible aux conditions extérieures même lorsqu'elles deviennent favorables : c'est l'état de dormance, le retour à la vie active ne peut se faire qu'après une transformation interne préalable : c'est la levée de dormance.

La dormance est donc une inaptitude interne au retour à la vie active et elle diffère de l'inhibition qu'est due à une cause externe. Il existe plusieurs types de dormance :

II.2.1. Dormance des semences

II.2.1.1. Inhibitions ou dormances tégumentaires

- Enveloppes imperméables à l'eau

Cas de nombreuses légumineuses : Trèfle, Luzerne. La levée de l'inhibition nécessite l'altération des enveloppes par de nombreux facteurs : longue conservation au sec ; alternance de sécheresse et d'humidité ; alternance de gel et de réchauffement ; action des bactéries et champignons du sol. Artificiellement, on pratique la scarification, tout traitement qui brise ou affaiblit les téguments. Comme traitement mécanique, on peut : décortiquer les graines, trop long et donc pas pratique ; les battre à la machine, cas des légumineuses ; les soumettre à des hautes pressions, 2000 bars pendant 5 à 20 mn expérimentale.

Les procédés chimiques doivent être maniés avec délicatesse pour ne pas léser l'embryon : 10 mn à 2 h dans l'éther, l'alcool, l'eau bouillante, l'eau oxygénée ou même l'acide sulfurique.

- Limitation de l'entrée de l'oxygène

Cas du pommier, de la laitue et de nombreuses Composées et Graminées (Avoine). Dans les conditions naturelles, la levée d'inhibition est réalisée par la dessiccation des téguments, qui augmentent leur perméabilité aux gaz, et par les Bactéries qui les dissocient. Par ailleurs, l'imprégnation par l'eau suffit, l'oxygène pénétrant alors à l'état dissous.

- Résistance mécanique

Les téguments, trop durs, empêchent l'expansion de l'embryon et la saillie de la plantule. Différents procédés de scarification, naturels ou artificiels, lèveront l'inhibition.

- Inhibiteurs chimiques

Les enveloppes contiennent très fréquemment des inhibiteurs de différente nature. Les inhibiteurs volatils sont éliminés par une post maturation à sec. Les autres par les intempéries, et artificiellement par la stratification. Celle-ci, très utilisée en horticulture, consiste à faire séjourner les graines pendant un à deux mois dans de la tourbe humide, à une température assez basse, en moyenne 5°C, en pratique entre 1 et 10°C. Cette stratification, qui signifie au sens propre une disposition en couches superposées, a donc, en tant que traitement, la signification d'un séjour au froid humide.

II.2.1.2. Dormance embryonnaire

Une dormance embryonnaire a par définition son origine dans l'embryon lui-même, c'est-à-dire qu'elle n'est pas levée par un traitement opéré sur les enveloppes et qu'elle se manifeste même si l'embryon est isolé.

La levée de dormance permet en général la poursuite de la germination sans autre encombre, mais il n'en est pas toujours ainsi car il peut persister ou s'installer une dormance secondaire, qui nécessitera une nouvelle levée de dormance.

II.2.2. Dominance apicale (inhibition des bourgeons)

L'inhibition des bourgeons peut avoir différentes causes, mais la plus générale est celle exercée par le bourgeon apical ou dominance apicale.

* Caractères

La dominance apicale est en partie responsable du port des arbres.

-faible, branches se développent de manière similaire, et l'arbre prend l'aspect d'une boule plus ou moins régulière ;

-forte, le bourgeon apical se développe beaucoup plus que les autres et il y a une prééminence de la flèche, comme c'est le cas des Conifères.

* Mécanismes

Plusieurs théories ont été avancées pour rendre compte de la dominance apicale.

-Bourgeon apical détourne à son profit les substances nutritives, et l'inhibition des bourgeons sous-jacents n'est qu'une forme d'inanition.

-Bourgeon apical sécrète de l'auxine, qui est inhibitrice du développement des bourgeons ; l'inhibition d'un bourgeon axillaire, levée par l'ablation du bourgeon terminal, peut être rétablie par une application d'AIA. L'auxine provoquerait la sécrétion d'un inhibiteur, qui pourrait être l'éthylène ou l'acide abscissique et/ou une baisse au niveau des bourgeons de la teneur en cytokinines, en perturbant leur synthèse ou leur distribution. Les cytokinines ont en effet un rôle déterminant dans le développement des bourgeons et des applications de cytokinines lèvent la dominance. De plus, les bourgeons dominés présentent un déficit en cytokinines.

La dominance apicale relèverait donc de l'équilibre auxine-cytokinines, qui, déplacé en faveur de l'auxine (présence bourgeon apical), favorise l'inhibition ou, en faveur des cytokinines (suppression) favorise le débourrement.

II.2.3. Dormance des bourgeons

La dormance peut affecter les bourgeons floraux comme les végétatifs. Les praticiens, confondent sous le même terme les bourgeons réellement dormants et les inhibés.

II.2.3.1. Entrée en dormance

L'entrée en dormance des bourgeons peut présenter plusieurs cas :

-Entrée en dormance sous l'influence des facteurs externes : jours courts en automne, réduction d'éclairement, nutrition insuffisante, sécheresse, etc.

-Dormance autonome, indépendante des facteurs externes ; cas des Lilas : bourgeons entrent en dormance lorsque le rameau les portant à 4 à 10 entrenœuds.

-Inhibition prolongée : bourgeon trop longtemps inhibé par la dominance apicale.

II.2.3.2. Levée de dormance

C'est en général le froid qui lève la dormance des bourgeons, comme celle des graines. Artificiellement, on peut lever la dormance par des moyens très variés. On réalise alors un forçage. Parmi les plus utilisés figure notamment le froid. On notera que la levée de dormance est un phénomène localisé: seul le rameau traité fleurit.

II.3. Types de dormance

La dormance désigne l'état de suspension temporaire de la croissance apparente d'un végétal ou d'une partie de celui-ci. On distingue trois types de dormance :

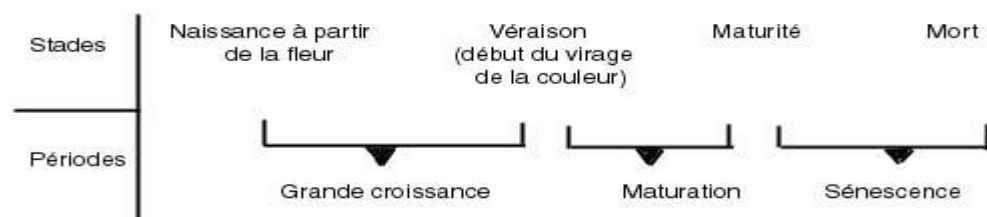
-Quiescence (bourgeon quiescent), la cause de l'inactivité réside dans la déficience où l'excès d'un facteur du milieu (eau, température, photopériode...) agissant directement sur le méristème : on parle d'écodormance

-Inhibition corrélative (bourgeon inhibé) lorsque l'activité d'un organe (autre méristème, feuille en croissance, fruit...) limite celle du méristème considéré ; on parle de paradormance

-Enfin, dormance (bourgeon dormant), lorsque la cause de l'inactivité se situe dans le bourgeon lui-même, on parle d'endodormance. Dans les deux premiers cas, la suppression de la cause, le rétablissement de conditions adéquates de milieu ou l'ablation de l'organe inhibiteur, amènerait une réversibilité immédiate de la situation, avec retour à la croissance. Par contre, la sortie de la dormance nécessiterait un changement physiologique.

I. Introduction

La maturation est la phase du développement des fruits qui s'étend de la véraison (début du virage de la teinte) à la maturité,



La maturation et la sénescence sont des étapes programmées du développement et donc sous la dépendance du génome mais elles peuvent être modulées par les facteurs de l'environnement.

La maturation correspond à un instant de la vie du fruit qui peut se caractériser de diverses manières selon le point de vue auquel on se place.

*Le biologiste peut considérer que le fruit est mûr lorsqu'il tombe, qu'il s'ouvre ou quand les graines ont terminé leur développement.

*De nombreux auteurs parlent de maturité physiologique pour désigner le moment où le fruit est apte à poursuivre seul son développement complet même s'il est récolté, cette maturité ainsi définie peut s'étendre sur plusieurs semaines.

*Le terme de maturité est généralement utilisé pour désigner la maturité de consommation.

II. Tests proposés pour apprécier la maturité

Il est extrêmement utile, tant du point de vue physiologique que de point de vue industrielle de pouvoir repérer avec précision à quel stade de son développement est parvenu un fruit à un moment donné ou à quels caractères on pourrait reconnaître que des fruits sont bons à récolter en vue d'un usage précis. Certains auteurs ont attiré l'attention sur un certain nombre de tests qu'il est possible d'utiliser, il est évident que ces tests seront différents selon la variété que l'on considère et selon le climat sous lequel les fruits se développent. Les principaux tests proposés par les auteurs sont :

II.1. La couleur

Dans certains fruits (cas des poires et des pommes), il est indispensable de distinguer la couleur de fond, d'abord verte et qui vire au jaune, de la pigmentation anthocyanique rouge plus ou moins vive et d'étendue variable. Cette couleur est appréciée, soit à l'aide de fiches colorées fournissant des éléments de comparaison, soit par des méthodes physiques plus fines (mesure par un photomètre sur la solution pigmentaire). Ils apprécient en outre la chlorophylle dont la disparition est un indice de maturité très intéressant pour certains fruits (pêches).

Il est cependant certain que la teinte du fruit est affectée par de multiples facteurs. Dans certains cas, la couleur des agrumes renseigne très mal sur le degré de maturité du fruit et il arrive que des oranges mûres restées trop longtemps sur pied reverdissent.

II.2. Production de cires

Pour certains fruits comme la pomme, la maturité accroît la production de cires sur l'épiderme qui contribue à réduire les pertes d'eau ; cette formation est plus importante au froid.

II.3. Biosynthèse de l'éthylène

Chez certains fruits (les fruits climactériques), le développement de la compétence à mûrir est intimement lié à la capacité de synthétiser l'éthylène ou de répondre à l'éthylène exogène en termes de déroulement complet du processus de maturation.

L'acquisition de la compétence à répondre à l'éthylène et à synthétiser de l'éthylène de façon autocatalytique ne se produit qu'à partir d'un certain stade de développement de la plante.. L'hormone éthylène initie et coordonne l'ensemble de toutes les modifications.

II.4. quelques modifications biochimiques

➤ la teneur en amidon

Elle peut être appréciée avec de l'eau iodée d'une manière générale. A la récolte, les pommes et les poires ne renferment plus d'amidon ou en contiennent plus que de petites quantités.

Il se produit aussi une augmentation de la teneur en sucres produits par dégradation de l'amidon sous l'action de l'amylase, une diminution de l'acidité (acides citrique et malique) qui est utilisés dans les combustions cellulaires ou transformés en sucres par décarboxylation.

➤ la teneur en sucres solubles

Il n'a été constaté qu'un maximum de saccharose en relation avec la maturité et une augmentation des sucres réducteurs pendant la sénescence.

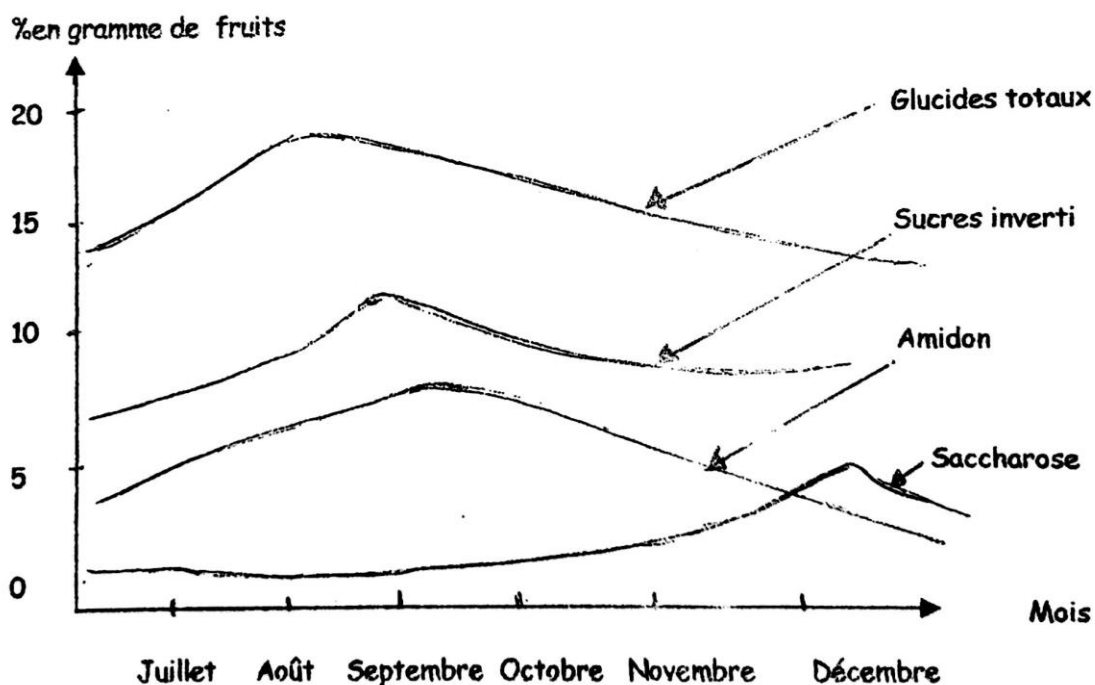


FIGURE VIII.1. Variation des sucres et de l'amidon dans la pomme d'après LINDET

Chez les fruits acides, les sucres sont constitués théoriquement par du sucre inverti chimiquement égale à molécule de glucose et une molécule de lévulose. Cependant il arrive que le lévulose prédomine. C'est ainsi que le rapport glucose/lévulose est toujours inférieur à 0.5. Par contre d'autres fruits comme les prunes et les abricots contiennent plus de glucose que de lévulose.

Fruits à acidité malique

	glucose (%)	fructose (%)
pommes	4.5	8.35
poires	2.3	7.7
coings	2.9	7.4
prunes	5.10	3.30

Fruits à acidité citrique

	glucose (%)	fructose (%)
orange valence	1.94	1.86
orange Calabre	2.32	2.28

Fruits à acidité citrique et malique

	glucose (%)	fructose (%)
abricots	4.5	2.9
pêches	6.7	4.9

➤ **les lipides**

Ils sont d'ordinaire peu abondants dans les fruits. 4 périodes ont été observées : une période prémonitoire qui se caractérise par une croissance importante de l'organe et une faible accumulation de graisses. Une période d'accumulation lipidique (exemple pour l'olive, elle a eu en juillet jusqu'à début octobre). Une période d'état due à l'enrichissement en lipides et en fin une période de régression.

➤ **la solubilisation des pectines**

Les matières pectiques se trouvent dans les fruits verts à l'état insoluble combinés avec la cellulose (pectocellulose). A maturité, il y'a activation des enzymes de dégradation de la paroi en particulier la polygalacturonase qui est responsable du ramollissement par solubilisation des pectines et dépolymérisation.

➤ **la teneur en substances volatiles**

La maturation des fruits s'accompagne également d'un dégagement de produits volatils, mélanges d'éthers sels, d'aldéhydes et d'alcools qui développent cette odeur agréable. L'aldéhyde éthylique est le principal constituant de ce mélange de substances volatile et possède la propriété de catalyser les réactions chimiques intracellulaires et par suite accélère la maturation.

➤ **les tanins**

Les tanins sont oxydés durant l'évolution des fruits vers leur maturité. Certains tanins glucidiques en se dédoublant donneraient naissance à du glucose. Toutefois les tanins ne disparaissent pas totalement de certains fruits tels les pommes et les châtaignes en contiennent encore à maturité des petites quantités.

II.5. Caractères physiologiques

- **âge du fruit** ou temps écoulé depuis la pleine floraison à la date de récolte, celle-ci diffère d'une année à une autre pour une variété donnée. Cependant, il existe des variétés auxquelles ce test est inapplicable (variétés à floraison prolongée).
- **intensité respiratoire** : le maximum est atteint dans le cas des pommes, des prunes et des bananes juste avant la pleine maturité et il coïncide (en même temps) au contraire avec celle des pêches et des poires. Cette intensité respiratoire est en relation avec la dégradation des substances nutritives élaborées par les feuilles.

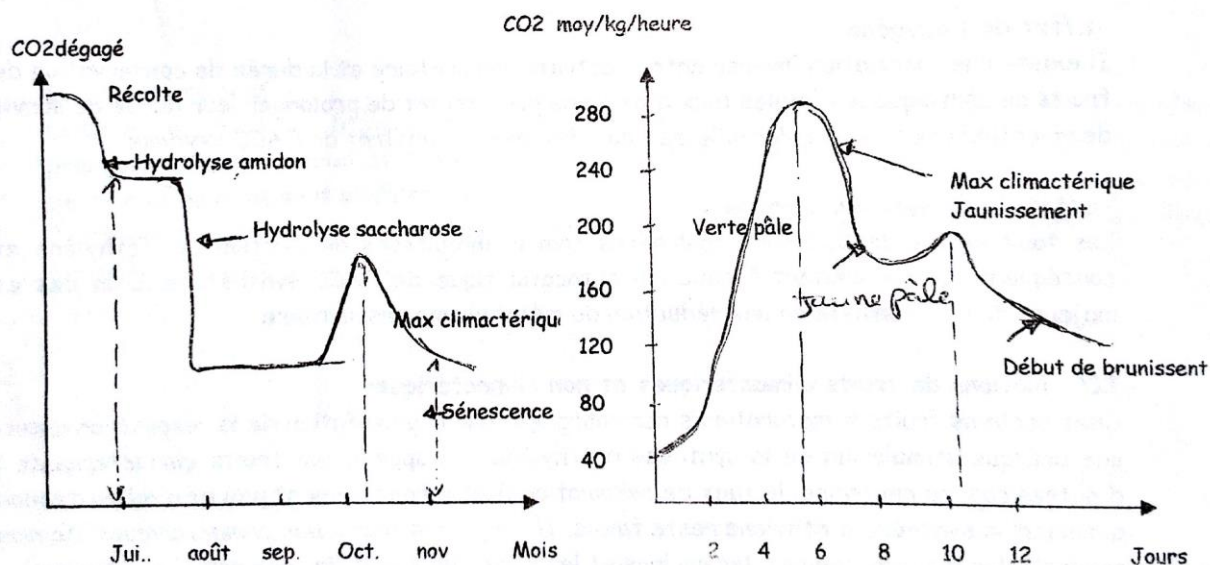


FIGURE VIII.2. Variation de l'intensité respiratoire en fonction du temps
Cas de la pomme Cas de la banane

- **modification de la perméabilité** : d'autres changements sont perceptibles au niveau cellulaire. Il s'agit en particulier des modifications des membranes qui aboutissent à une augmentation de la perméabilité, à une fuite accrue de solutés. Au cours de la maturation et de la sénescence, ces membranes deviennent perméables aux ions et molécules organiques.

III. Facteurs généraux de la maturation

Ils sont regroupés en facteurs biologiques, physiques et chimiques.

III.1. Facteurs biologiques

La nutrition du fruit sur pieds : plus les fruits sont nombreux sur un pied, plus la maturation est tardive et irrégulière. La maturation est plus satisfaisante lorsque le feuillage est abondant que lorsqu'il est rare.

- Les diverses parties d'un fruit ne mûrissent pas simultanément. Dans la tomate, c'est auprès des graines qu'on aperçoit les premières traces de rougissement. Les graines paraissent, pour une raison inconnue, provoquer le départ de cette dernière.
- La séparation du fruit de la plante mère : il a été constaté que les fruits cueillis sont mûrs avant ceux qui restent sur la plante mère dans des conditions identiques.

III.2. Facteurs physiques externes

- **Radiations lumineuses** : la lumière est un facteur important de la pigmentation des fruits. Il a été démontré qu'un éclairage intense est favorable à la maturation des fruits. Il agit en particulier sur le métabolisme de la chlorophylle, des caroténoïdes et des acides organiques.
- **La température** : elle influence la maturation des fruits aussi bien sur pied qu'après la cueillette. Des températures basses au printemps et une moyenne élevée au début de l'automne retardent la maturité. Certains auteurs désignent sous le nom de température critique, celle au-dessous de laquelle les fruits ne mûrissent plus (exemple 0°C pour les

pommes, 10°C pour les poires). Au-dessous de la température critique s'observent une altération de l'arôme et un brunissement de la chair.

- **Effet de l'oxygène** : Il existe une corrélation inverse entre l'activité respiratoire et la durée de conservation des fruits de sorte que les faibles taux d'oxygène permettent de prolonger leur durée de survie et de ralentir la maturation. Par ailleurs l'oxygène est un substrat de l'ACC oxydase.
- **Effet du dioxyde de carbone**: Les taux élevés de CO₂ sont considérés comme inhibiteurs de l'action de l'éthylène et par conséquent comme limitant l'induction autocatalytique de l'ACC synthétase. L'un des effets majeurs du CO₂ consiste en une réduction du métabolisme respiratoire.

IV. Notions de fruits climactériques et non climactériques

Chez certains fruits la maturation s'accompagne d'une augmentation de la respiration associée à une brusque stimulation de la synthèse d'éthylène. On appelle ces fruits climactériques. Dans d'autres cas, au contraire, le taux de respiration évolue relativement peu et a même tendance à diminuer; la synthèse d'éthylène reste faible. Il s'agit des fruits non climactériques. De manière générale, les légumes feuilles, les racines et les tubercules sont de type non climactérique.

IV.1. Les fruits climactériques : se caractérisent par une autonomie de maturation après récolte et une synthèse auto catalytique d'éthylène; l'éthylène émis par le fruit stimule sa propre production (autocatalyse). De plus, l'éthylène exogène initie l'ensemble des processus intervenant dans leur maturation. Ce phénomène a été démontré dans le cas de la banane en utilisant un analogue de l'éthylène, le propylène (C₃H₆). Les fruits climactériques peuvent être récoltés avant maturité gustative (physiologique) à un stade correspondant à la maturité de récolte et leur maturation pourra se poursuivre hors de l'arbre

IV.2. Les fruits non climactériques : ne peuvent évoluer que vers la sénescence ; ils ne présentent pas de synthèse autocatalytique d'éthylène et l'éthylène exogène accélère leur sénescence, en provoquant la dégradation des chlorophylles (déverdissage) et des systèmes membranaires, et ne stimule pas la production d'éthylène endogène (absence d'autocatalyse). Ils ne présentent pas d'autonomie de maturation et doivent donc mûrir sur l'arbre. Les critères de récolte de ces fruits sont analogues aux critères de qualité gustative.

Classification de quelques fruits d'après leur comportement respiratoire réalisée essentiellement à partir des données de Biale et Young (1981) et Nakosone et Pauli (1998).

Fruits climactériques	Fruits non-climactériques
Banane	Ananas
Figue	Cerise
Kiwi	Citron
Mangue	Concombre
Melon	Fraise
Papaye	Lime
Pêche	Mandarine
Poire	Olive
Pomme	Orange
Prune	Pamplemousse
Tomate	Raisin

V. Blettissement

Lorsque le fruit a franchi le maximum climactérique, l'intensité respiratoire diminue progressivement, le fruit continue à vivre sur lui-même ; les parois cellulaires gélifiées par la pectine et elles ne sont plus perméables au gaz. Les cellules ainsi isolées brûlent les sucres pour continuer à vivre ; les sucres se transforment en CO_2 et en alcool ; au bout de quelques temps les cellules brunissent et meurent.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Claude Laberche J. (1999). *Biologie végétale* Ed. Dunod
- Epstein, E. and A.J. Bloom. (2005). *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*, 2nd. ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Favard, P. et Carasso, N. (1964). Étude de la pinocytose au niveau des vacuoles digestives de ciliés péritriches. *Journal de microscopie*, 3(6), 671
- Gerhard R. (1993). *Métabolisme des végétaux. Physiologie et biochimie*. Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Goda Y. (1997). SNAREs and regulated exocytosis, , PNAS, vol 94, P 769-72.
- Heller R. (1989). *Physiologie végétale*. Tome 1. Nutrition, Ed. Masson.
- Heller R. (1989). *Physiologie végétale*. Tome 2. Développement, Ed. Masson.
- Pilet P.E. (1966). *La cellule, structure et fonctions*. Seconde Edition Masson et Cie.
- Prévost P. (1994). *Les bases de l'agriculture moderne*. Techniques et documentations Lavoisier.
- Robert D. et Cateson A. M. (1990). *Organisation végétative*. Tome 2, Edition Doin.