

République Algérienne démocratique et populaire
Ministère de l'enseignement supérieur
Et de la recherche scientifique

Université de Jijel
Faculté des sciences
Département d'Ecologie végétale
& Environnement

جامعة جيجل
كلية العلوم
قسم البيئة النباتية والمحيط



BV.04/03



Mémoire de fin d'étude

En vue de l'obtention du diplôme d'étude supérieur
(D.E.S)

Option : Biologie et physiologie végétale

Thème :

le gravitropisme des végétaux

Jury :

Président : M^r Krikla A.
Examineur : M^r Sebti M.
Encadreur : M^{ame} Benfridja L.

Présenté par :

Bouzit Meriem
Chabbat Louiza

Session : juin 2008.



Corrections apportées

KRIKA-

Remerciements

*Avant toute chose, nous remercions dieu tout puissant
de avoir aidé et éclairé le chemin pour
la réalisation de ce travail.*

*Nous remercions notre encadreur Ben fridja leila pour
Ses conseils et
Son aide tout au long de notre travail.*

*Nous exprimons notre remerciement aux membres de jury
M^r Krika A. et M^r Sebti qu'ont
Bien accepte de juger notre travaille.*

*Nous remercions nos professeurs de
tronc commun ou de spécialité
a tous leurs assistances et encouragements et éducations.*

*Nous remercions toute personne qui nous a aidé
de prés ou de loin pour terminer notre travail de fin d'étude.*

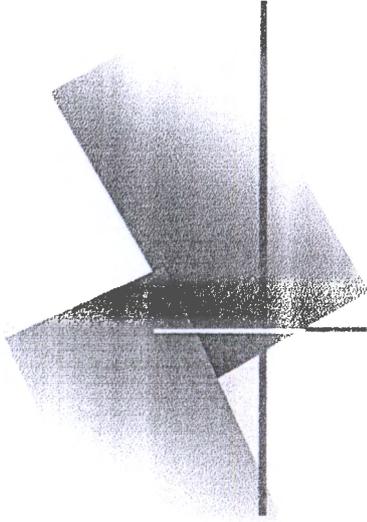
Merci a tous.

La liste des figures :

Figure [01]	Divers types de réponses gravitropiques des parties aérienne et souterraine d'une plante	4
Figure [02]	L'expérience de Knight.....	5
Figure [03]	La rotation du tambour.....	6
Figure [04]	Roue de Knight.....	7
Figure [05]	Roue de Knight (1809).....	10
Figure [06]	Expérience sur le gravitropisme.....	11
Figure [07]	Cinétique de la réaction chez la lentille.....	12
Figure [08]	Croissance d'une racine de maïs en réponse au calcium.....	14
Figure [09]	Statocyte contenant trois statolithes.....	21
Figure [10]	Représentation schématique de la courbe dose-réponse de l'auxine.....	24
Figure [11]	Flux d'auxine dans les racines.....	25
Figure [12]	Présentation schématique du modèle du gravitropisme de Volkmann et Sievers.....	32

Sommaire

Introduction	1
Chapitre I : Mise en évidence du gravitropisme chez les végétaux	2
I-1- Définition du gravitropisme	2
I-2- Les caractères	2
I-3- Mise en évidence expérimentale	4
I-4- L'action de la pesanteur	8
I-5- Les plantes en apesanteur	9
I-6- Mécanisme de l'action de la pesanteur	9
I-7- Le temps de géotropisme	12
I-8- Le rôle du calcium dans le gravitropisme	13
Chapitre II : Perception du stimulus gravitropique	17
II-1- Perception de la pesanteur	17
II-2- Sensibilité au gravitropisme	17
II-3- La sensibilité des tissus	19
II-4- Le mécanisme de perception de la pesanteur	20
II-5- Mécanisme hormonal du gravitropisme	24
II-5-1- Le rôle de l'auxine	24
II-5-2- Le rôle de cytokinine.....	26
Chapitre III : La transduction du signal	27
III-1- Transformation d'un signal physique en message biochimique	27
III-2- Modification des flux d'auxine au sein de la racine après gravistimulation.....	28
III-3- Transduction sensorielle	28
III-4- Transduction du signal gravitropique	29
Chapitre IV : La réponse géotropique	33
IV-1- Coléoptiles et rameaux	34
IV-2- Les tiges des graminées	36
IV-3- Les racines	37
IV-4- La relation entre le gravitropisme et le phototropisme	39
Conclusion	40



Introduction

Introduction

La capacité de se mouvoir est généralement perçue comme un caractère propre aux animaux, mais normalement pas aux plantes. Néanmoins, à la surprise générale, le mouvement n'implique pas la locomotion, comme il le fait chez les animaux et il n'est pas aussi spectaculaire. Le mouvement des plantes est lent et mesuré, mais il constitue un facteur clé dans la détermination de l'orientation des plantes dans l'espace.(Hopkins, 2003).

Le mot tropisme vient du grec *tropos* qui signifie orientation. Il regroupe toutes les réactions d'orientation des organismes végétaux qui surviennent sous l'effet d'agents physiques ou chimiques.

Les tropismes sont des réponses directement liées à un stimulus, la réponse peut être orientée en direction du stimulus ou en sens opposé ou encore selon un angle déterminé par rapport à la direction du stimulus. Parmi les exemples, on peut citer le phototropisme (une réponse à la lumière), le gravitropisme (réponse à la pesanteur), l'hydrotropisme (réponse à l'eau) ou encore le thigmotropisme (réponse au toucher).

Notre travail est consacré à un seul type de mouvement qui est le géotropisme ou gravitropisme, et inclue une brève discussion sur la nature du stimulus lié aux forces exercées par la gravitation et le mécanisme de perception de la pesanteur, le caractère particulier du gravitropisme dans les tiges et les racines, ainsi que le rôle de l'auxine et du calcium dans les réponses de croissance différentielle.(Hopkins, 2003).

Chapitre I

Mise en évidence du gravitropisme chez les végétaux



I- Mise en évidence du gravitropisme chez les végétaux

La gravité terrestre est un facteur de notre environnement, la force qui en résulte représente potentiellement un stimulus, appelé "stimulus gravitropique" auquel les organismes peuvent répondre. En particulier, la croissance des végétaux peut être modulée par ce stimulus : on parlera alors de gravitropisme, dans ce cas, l'influence d'un facteur de l'environnement la gravité, modifie l'établissement du phénotype au travers de différents mécanismes cellulaires (Agnès, 1994).

I-1- Définition du gravitropisme

Le gravitropisme (appelé anciennement "géotropisme" avant que l'on aille sur la lune et dans l'espace pour goûter à l'ivresse de l'apesanteur) représente une réaction fondamentale des plantes à leur environnement (Rubinstein et Prat, 2005).

Tout simplement, le gravitropisme est une courbure d'organe sous l'action d'une force mécanique ($F = m \cdot g$), f : La force de gravitation, m : La masse, g : Intensité de la gravitation, $g = 9,81 \text{ NKg}^{-1}$.

Très généralement, celle-ci, représentée par la force de gravitation ou pesanteur d'où le nom géotropisme naguère donné à ce phénomène, mais elle peut aussi l'être générée par un mouvement relatif rapide. (Heller R. et al, 2000)

I -2 -les caractères

Comme les végétaux, sont des organismes qui puisent leur énergie de la lumière du soleil, il n'est pas surprenant qu'au cours de leur évolution soient apparus des mécanismes qui leur permettent de croître en direction de celui-ci mais qu'est-ce qui pousse la plantule à croître vers le haut quand elle est sous terre et ne peut détecter de lumière ? de même, quel facteur externe pousse la racine à croître vers le bas ? (Campbell et Reece, 2007 ; Callot et Byé, 1992 ; Gorenflot, 2005)

Il est vrai que l'axe primaire des plantes constitué de la racine et de la tige feuillée est orienté parallèlement à la direction de l'attraction de la pesanteur. Cette disposition est appelée : **orthogravitropisme** ; la racine primaire qui croît vers le centre de la terre, présente un **gravitropisme positif** ; la pousse feuillée qui croît dans une direction opposée au centre de la terre présente un **gravitropisme négatif**.

Les organes comme les stolons, les rhizomes et certains rameaux latéraux dont la croissance se fait perpendiculairement à l'attraction de la pesanteur, sont dits *diagravitropiques*.

Les organes qui présentent un angle intermédiaire (compris entre 0° et 90° par rapport à la verticale) sont dits *plagiogravitropiques*.

Les rameaux latéraux et les racines latérales sont généralement *plagiogravitropiques*. Les organes qui ne répondent pas ou peu à la gravité, sont dits *agravitropiques*.

Les avantages que tirent les plantes d'une croissance gravitropique positive ou négative sont parfaitement évidents. La disposition des graines dans le sol peut être aléatoire, mais pour assurer sa survie, la partie feuillée avec ses structures photosynthétique doit se retrouver au dessus du sol de façon à pouvoir utiliser la lumière solaire.

Le système racinaire doit pénétrer dans le sol de façon à assurer l'approvisionnement indispensable en nutriments et en eau.

La racine primaire présente le plus souvent un orthogravitropisme négatif prononcé, les racines secondaires (les racines latérales de première génération), ont cependant tendance à croître plus horizontalement alors que les racines tertiaires sont généralement *agravitropiques*.

Cette hiérarchisation des réponses au gravitropisme permet au système racinaire d'occuper l'espace disponible et de mieux exploiter le sol pour prélever l'eau et les sels minéraux, (figure 01). De la même façon, l'hiérarchisation de l'orthogravitropisme positif du diagravitropisme et du plagiogravitropisme permet au système aérien de capturer plus efficacement la lumière afin de mener bien la photosynthèse. (Hopkins, 2003).

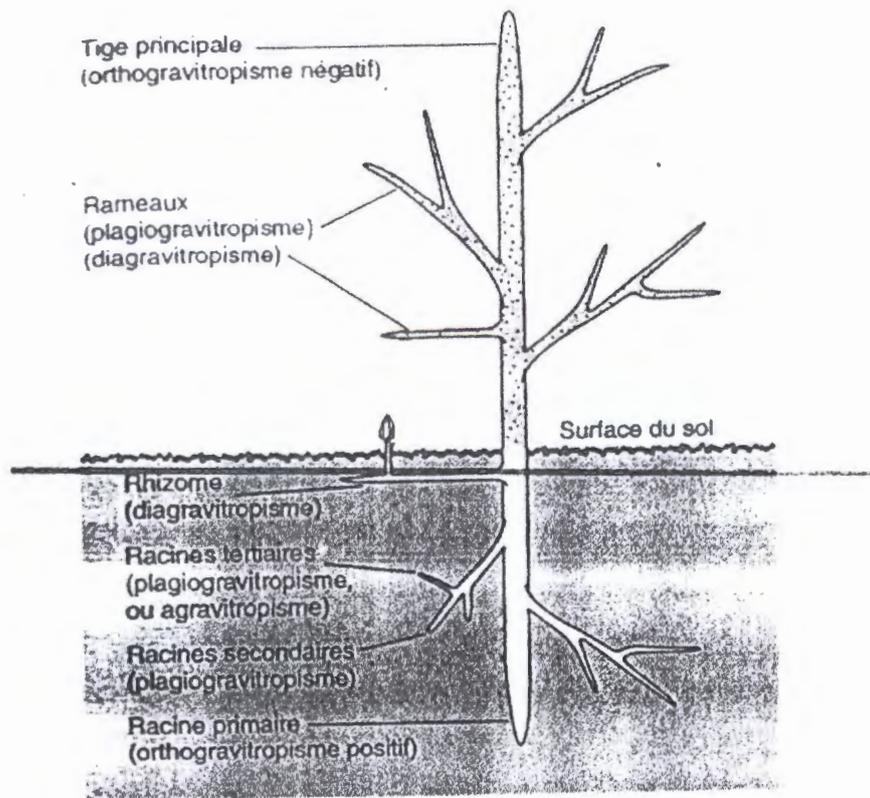
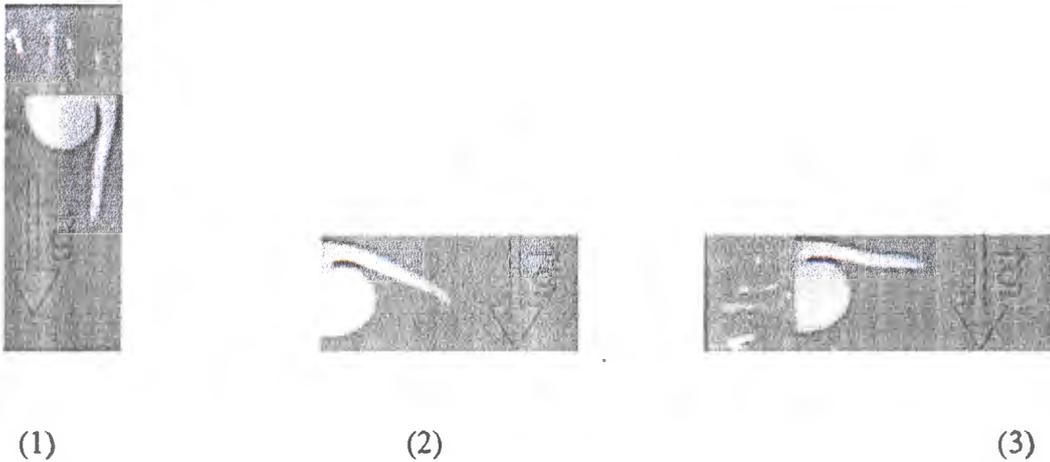


Figure -01 : Divers types de réponses gravitropiques des parties aériennes et souterraines d'une plante. (Hopkins, 2003).

I-3 -Mise en évidence expérimentale

Dés le début du 18^{ème} siècle, Dodart et Astruc remarquent l'orientation verticale de bon nombre d'organes végétaux et émettent l'hypothèse d'une relation avec la gravité. En effet, lorsqu'une racine, par exemple croit initialement dans la direction de champ du gravité, puis est placée ensuite perpendiculairement à celle-ci, on observe au bout d'une vingtaine de minutes l'apparition d'une courbure qui tend à ramener la pointe de la racine dans la direction du champ de gravité. (figure 02).



(1) : racine de lentille après 27h de germination à la verticale.

(2) : courbure observée après 2 heures.

(3) : la racine est placée perpendiculairement au champ de gravité.

Figure-02 :L'expérience de Knight. (Agnès le franc, 1994).

Ce n'est cependant qu'un siècle plus tard que la relation causale entre gravité et orientation des organes végétaux a été montrée expérimentalement. Cette mise en évidence a été réalisée lors de l'expérience *Knight* (1806). Celui-ci, en plaçant de jeunes plantules sur un tournant autour d'un axe vertical, a observé que les tiges se courbaient en se rapprochant de l'axe de rotation du tambour, tandis qu'au contraire, les racines se courbaient en s'éloignant de cet axe.(figure 03).

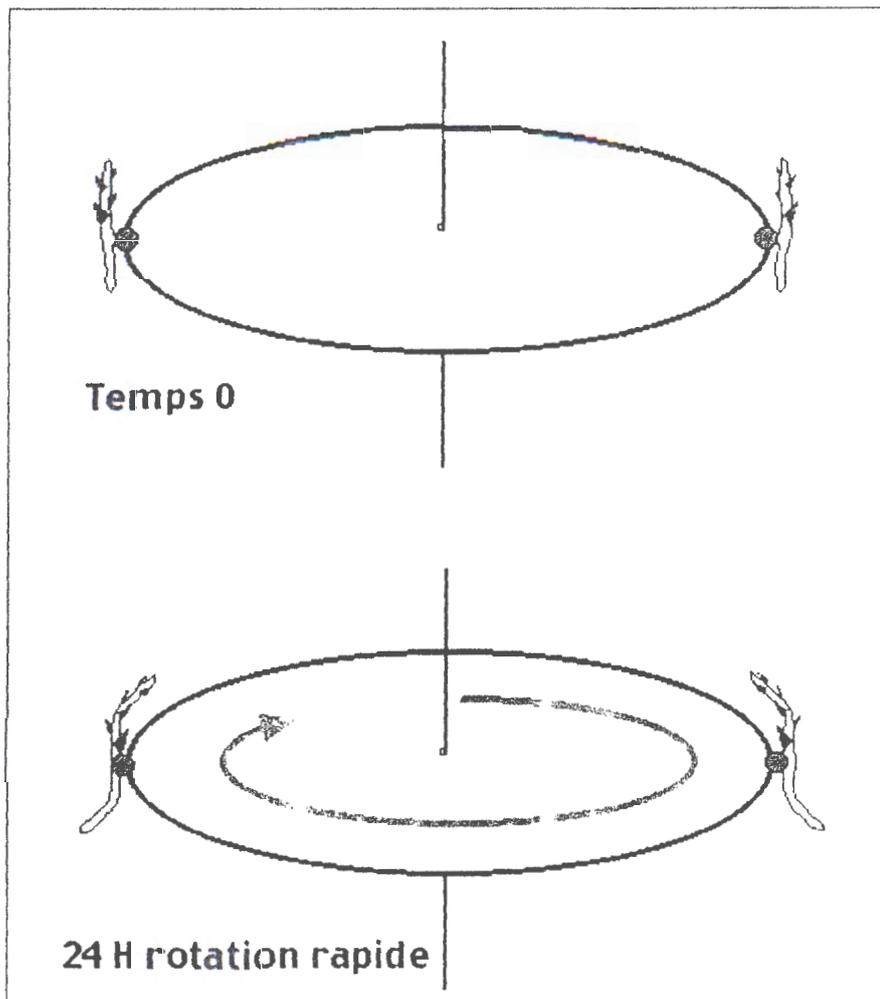


Figure-03 : La rotation du tambour. (Agnès le franc, 1994).

Dans ce dispositif expérimental ,la rotation du tambour crée une accélération centrifuge c dont les propriétés physiques sont tout à fait semblables à celle de la gravité g , si ce n'est que son orientation diffère . L'orientation observée pour les tiges et les racines des plantes correspond donc bien à une réponse à un facteur environnemental qui est la gravité en milieu naturel ou une accélération r artificiellement créée dans l'expérience de Knight .(figure 04).

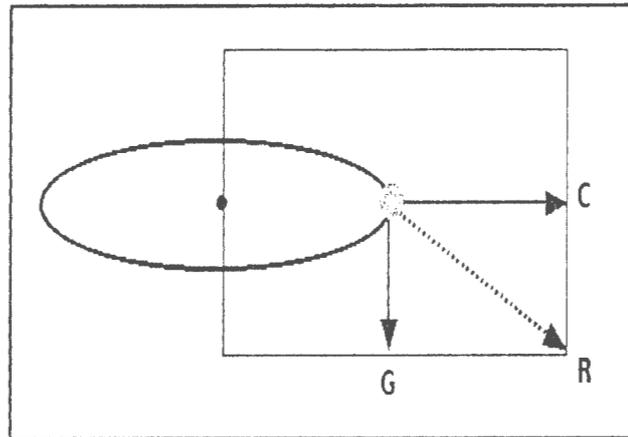


Figure-04 : Schémas « roue de Knight ». (Agnès le franc, 1994).

Au début du 19^{ème} siècle, Franck montre le premier que la réponse gravitropique est liée à la croissance des organe .en effet la courbure observée dans l'expérience de Knight , ou lorsqu'une racine ou tige est placée à l'horizontale ,correspond à une augmentation de la vitesse d'élongation au niveau de la zone de croissance du coté extérieur à la courbure , tandis qu'au contraire la vitesse d'élongation est ralentie du coté intérieur à la courbure . Il introduit alors le terme de géotropisme qui a depuis été remplacé par celui de gravitropisme.

De puis les travaux de Knight , des études ont permis de préciser les mécanismes mis en jeu dans la réaction gravitropique ,même si des incertitudes demeurent encore à l'heure actuelle .

I-4 - L'action de la pesanteur

L'action de la pesanteur sur les plantes, se manifeste par des courbures, elle est positive sur les racines, négative sur la tige.

C'est sur elle que son effet est le plus grand, il va en s'affaiblissant sur les ramifications de divers ordres. (Mathilde et al, 2001).

On peut illustrer l'effet de la gravité terrestre sur les végétaux à l'aide du clinostat (disque couvert vers l'intérieur de liège et fonctionnant avec une montre).

On fait germer les graines de fève et on les fixe sur le disque de liège du clinostat en différentes positions. Pour assurer leur humidité un coton imbibé d'eau doit être fixé avec ces graines.

On fait tourner l'appareil (il faut s'assurer que le disque est en position verticale).

La vitesse étant d'un tour chaque 20 minutes. En parallèle, on fixe d'autres graines germées sur un autre appareil sans le faire tourner.

Après quelques jours, on constate que les graines de fève germées fixées sur l'appareil fonctionnel étaient orientées dans la même direction alors que celles fixées sur l'appareil non fonctionnel leurs racines étaient inclinées positivement avec la gravité terrestre et leurs tiges négativement.

On constate alors que les graines de fève fixées sur l'appareil fonctionnel n'ont pas subi l'effet de la pesanteur (résultat de force nul). (M. Wadjdi et H. El. Arossi, 2000).

Récemment, avec l'utilisation des satellites et au cours des expériences réalisées sur des animaux de laboratoire, l'homme et les plantes, on a trouvé que dès la sortie de ces satellites de l'air de la gravité terrestre et leur orientation vers d'autres satellites, il y a croissance des graines et céréales sans orientation définie des tiges et des racines comme on le constate sur terre.

Il est clair alors que la gravité terrestre influence directement sur le gravitropisme positif et négatif. (A. Houssine Wassfi, 1998).

Très peu d'expériences ont pu être réalisées sur les mouvements de plantes sous traites à l'action de la pesanteur dans les projectifs cosmiques; des plantes ainsi développées en apesanteur ont acquis la même forme que d'autres développées sur clinostat; ces expériences justifient donc l'utilisation du clinostat pour simuler la suppression de la gravité (R. Champagnat, et al, 1969).

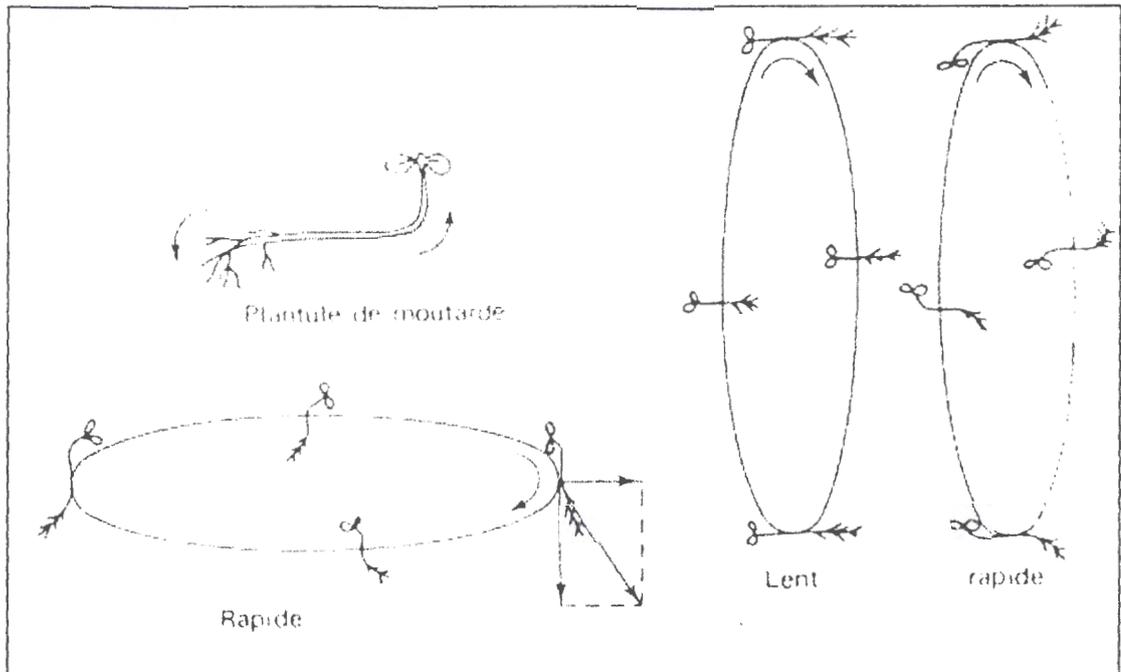


Figure05 : Roue de Knight (1806).(Heller et al, 2000).

Pour soustraire un végétale à l'action de la pesanteur, on peut soit le faire pivoter régulièrement sur lui-même autour de son axe principale, soit comme dans la roue de Knight le faire tourner dans un plan verticale. On peut aussi réaliser des conditions proche de l'apesanteur (microgravité), en opérant dans l'espace à bord de satellites artificiels (Spacelab).

_ **La réponse** consiste comme pour le phototropisme (cas générale), en une inégalité de croissance entre les faces. Ceci fut démontré directement sur les radicelles par Sachs en 1874 (figure 06) et par f. Darwin un peu plus tard sur le coléoptile. On vérifie également sur les tiges que la zone de réaction est la région d'élongation, donc subterminale, de l'organe.

Toute fois, la réponse peut aller jusqu'à la reprise de l'élongation chez des organes arrivés au terme de leur croissance et qui peuvent ainsi s'incurver pour obéir au gravitropisme. tel est le cas des tiges de graminées, qui mises horizontalement, se redressent par reprise de l'auxèse au niveau des noeuds.

qui suivent .

Mais pour les hypocotyles et les tiges la zone de sensibilité se confond pratiquement avec la zone de réponse . (Heller et al, 2000).

I-7- Le temps de géotropisme :

Des expériences réalisées sur clinostat ont permis de préciser la cinétique du phénomène : le temps minimum de présentation de l'apex (ou autre zone de géosensibilité) à la gravité (=temps nécessaire à la perception du signal et au déclenchement de la transduction est étonnamment court : 12 secondes pour les racines de *lepidium* , 18 secondes pour celles de *vicia* ,et 30 secondes pour le coléoptile d'avoine (entre 20 et 30°C ; il peut s'élever à plusieurs minutes à basse température).(Heller et al ,1990).

_le temps de latence (A sur la figure 4), temps nécessaires à l'apparition de la première manifestation mesurable de la courbure gravitropique , est plus long , de 7min au minimum jusqu'à plusieurs heures .

_le temps de réaction , qui s'étend sur plusieurs heures et qui comporte :d'abord une phase de courbure rapide (B) ,linéaire en fonction du temps puis une phase de courbure non linéaire (C) , plus lente , précédant l'arrêt de la courbure (D).(figure 07). (Heller et al, 2000).

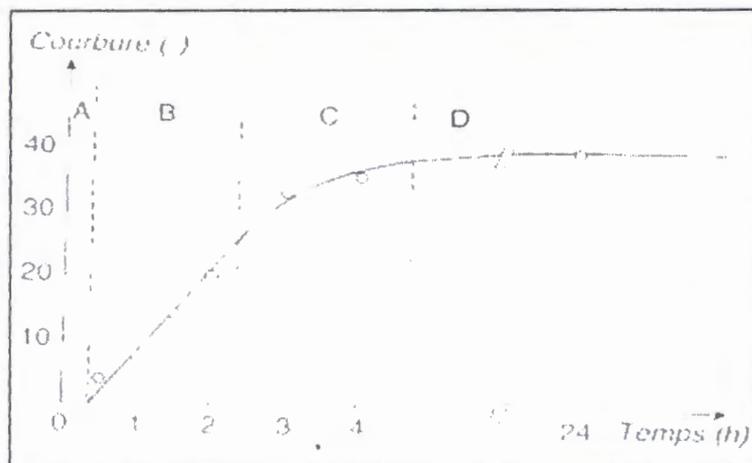


Figure07 : cinétique de la réaction gravi tropique chez la lentille (*les culinaris*).

A , temps de latence ; B ,phase de courbure rapide ; C , phase de courbure Lente ; D, arrêt de la courbure. Stimulation gravi tropique par mise en position horizontale ; le temps de présentation (non figuré) était de 27 Secondes (d'après Perbal et Driss ,1992). (Heller et al,

2000).

I-8-Le rôle du calcium dans le gravitropisme :

Plusieurs chercheurs ont mis en évidence un rôle d'effecteur primaire du calcium dans la courbure induite par la pesanteur dans des coléoptiles et des racines (Moor et Evans, 1986). K. Goswami et I. J. Andrus (1976) ont montré l'existence d'une accumulation différentielle de calcium radioactif (Ca^{45}) dans la moitié supérieure d'hypocotyles de tournesol et de coléoptile de maïs stimulés par la pesanteur. La redistribution du calcium, également observée dans des organes subissant une stimulation phototropique, se produit en l'espace d'une heure.

Une relation entre le calcium et l'auxine a également été signalée. La redistribution du calcium se produit aussi après une application asymétrique d'auxine exogène et elle peut être empêchée par le n.p.a., un inhibiteur du transport d'auxine, dans des organes disposés horizontalement. (Slocum R et Roux S, 1983) ont confirmé ces résultats en utilisant une approche histochimique, en fixant les tissus par un mélange contenant de l'antimoniate de potassium ($K_2Sb(OH)_6$), le calcium non lié forme très vite de l'antimoniate de calcium, qui précipite sur place et peut être observé, dix minutes après l'application de la pesanteur, un dépôt de calcium dans les cellules de l'épiderme supérieur ainsi que dans le parenchyme sous-jacent. La redistribution du calcium ainsi que le gravitropisme sont empêchés si le matériel a été préalablement traité par de l'EGTA, un chélateur qui lie le calcium libre.

De plus la réponse à la pesanteur de coléoptiles est empêchée par un traitement à la chlorpromazine, un inhibiteur de la calmoduline, une protéine qui fixe le calcium. Cela suggère que la réponse à la pesanteur pourrait à un certain stade.

Dans expériences sur le gravitropisme de racine ont également fourni des preuves convaincantes concernant un rôle du calcium.

Des recherches menés dans le laboratoire (de M. I. Evans) ont montré que l'application asymétrique de blocs d'agar contenant 10 mM de $CaCl_2$, induit une courbure de racines de maïs, mais uniquement s'il sont appliqués sur la pointe de la racine (figure 8).

La migration du calcium semble ne s'effectuer qu'au niveau de la coiffe racinaire, elle est en effet empêchée si la coiffe est en levée, et elle s'effectue vers la partie inférieure de la racine (Moore et Evans, 1986 in William G. Hopkins, 2003). De plus, le calcium semble se

déplacer, non pas dans les cellules de la coiffe mais dans l'épaisse couche mucilagineuse qui la couvre. L'importance de cette couche mucilagineuse est illustrée par une observation montrant que son élimination continue par des lavages, rend la racine insensible à la pesanteur (Evans et al, 1986; Moor et Evans, 1986 in W. G. Hopkins, 2003). Notez que l'asymétrie de la répartition du calcium par rapport à l'auxine est opposée dans des coléoptiles d'une part et des racines d'autre part, qui ont été stimulés par la pesanteur. Dans les deux organes, le calcium migre vers la face qui deviendra concave, ainsi dans des racines en position horizontale, le calcium migre vers le bas et s'accumule dans la partie inférieure de la coiffe, dans le coléoptile il migre vers la partie supérieure.

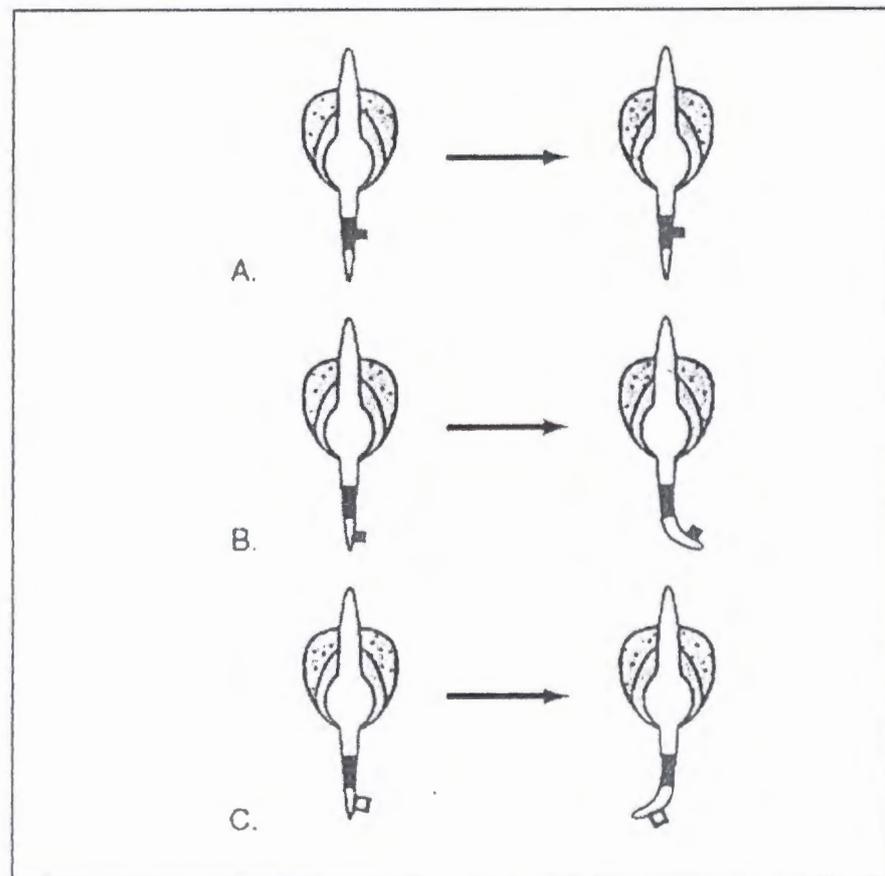


Figure 08: réponse Croissance d'une racine primaire de *maïs* en au calcium. (A) un bloc d'agar contenant du calcium, placé sur un côté de la zone d'élongation de la racine, ne produit aucun effet. (B) lorsque la bloc renfermant du calcium est placé sur la pointe de la racine, la croissance se fait vers la source de calcium. (C) un bloc contenant de l'EGTA, un chélateur du calcium provoque la croissance en sens opposé. (Hopkins, 2003).

A l'origine, en se fondant sur la redistribution de calcium induite par la pesanteur, Moor et Evans, ont proposé un modèle d'explication du gravitropisme de la racine. Dans des racine en position verticale, le calcium est sécrété dans le mucilage environnant par les cellules externes de la coiffe.

La sécrétion est uniforme ; il ne se forme pas un gradient de calcium dans les pointes des racines qui poursuivent leur croissance vers le bas. De même, il existe un flux symétrique d'auxine de la coiffe vers la pointe de la racine. Lorsqu'elle est placée horizontalement, un gradient électrochimique s'installe dans la racine, ce gradient électrochimique est dû en partie à une sécrétion de protons (H^+) par le côté qui est devenu supérieur. L'orientation horizontale induit également un mouvement acropète de calcium dans le tissu de la columelle. L'origine de ce calcium est inconnue mais il pourrait provenir d'une libération depuis le réticulum endoplasmique, suite à l'interaction entre statolithes et le réticulum endoplasmique. Il semble que le gradient électrochimique induit une « électrophorèse » du calcium vers le bas à travers le mucilage mais aussi vers l'arrière, le long de la face inférieure de la racine. Par conséquent le calcium s'accumule le long de la partie inférieure de la coiffe ainsi que dans la zone d'élongation de la racine.

Comment l'accumulation du calcium est traduite en une réponse de croissance différentielle, n'est pas clairement établi, mais il existe deux possibilités. La première est que le calcium constitue un puit pour l'auxine, attirant celle-ci vers la partie inférieure de la racine où, du fait de sa concentration élevée, elle inhibe la croissance. Une telle éventualité précise l'hypothèse de Cholodny et Went, dans la mesure où l'asymétrie de la répartition de l'auxine est induite par celle du calcium. Mais comme il n'existe pas de preuves de l'existence d'une asymétrie de l'auxine endogène dans les racines, cette hypothèse est peu vraisemblable.

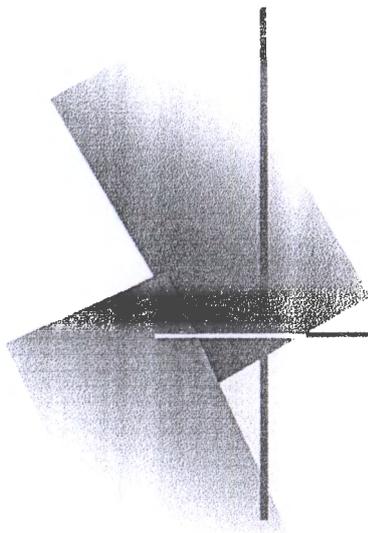
La seconde possibilité est que le calcium sensibilise le tissu à l'auxine. On sait que l'auxine n'inhibe pas l'allongement de racines carencée en calcium, par conséquent, il n'est pas nécessaire d'invoquer que l'apparition d'une asymétrie de la répartition du calcium pourrait générer, par elle-même, une activité différentielle de l'auxine provoquant la réponse de croissance qui est observée.

Bien qu'il soit en partie spéculatif, le modèle du gravitropisme de la racine de Moor et Evans est compatible avec l'absence d'un gradient mesurable d'auxine dans les racines qui répondent à la pesanteur ainsi qu'avec une foule d'autres observations.

Par ailleurs, un lien entre calcium et sensibilité des tissus à l'auxine demande à être démontré expérimentalement. Le modèle de Moor et Evans stimulera sans aucun doute des recherches complémentaires. (Hopkins, 2003).

Chapitre II

Perception du stimulus gravitropique



Perception de stimulus gravitropique

L'existence d'une réponse gravitropique chez les végétaux, qui correspond à une croissance dirigée de certains organes (tiges, racine), selon le sens de la force de la gravitation, suppose qu'il existe un ou des systèmes pouvant percevoir le stimulus gravitropique au sein de la plante.

II-1- Perception de la pesanteur

Comme le phototropisme et les autres réponses induites par des stimuli externes, le gravitropisme peut être subdivisé en processus partiels : perception, transduction et réponse. Cependant à la différence des autres stimuli, la force exercée par la pesanteur est omniprésente et invariable. Son amplitude ne varie pas comme celle de la température par exemple. La pesanteur ne peut pas être fournie puis annulée comme la lumière à l'aube et au crépuscule, de plus, la pesanteur n'est pas un stimulus unilatéral, elle ne comprend pas de gradient. Les cellules de la partie inférieure d'une tige ou d'une racine sont soumises aux mêmes forces de pesanteur que les cellules situées dans les parties plus hautes. Par conséquent, il est vraisemblable que la pesanteur ne peut être détectée que par le mouvement de certaines structures ou de structures intracellulaires, mouvements qui établissent une asymétrie dans la cellule et qui est traduit en termes de pression. La masse et le mouvement de toute structure, qui est impliquée, doit être en accord avec la perception et la réponse gravitationnelles, de plus il doit exister un mécanisme qui traduit le signal pression en une réponse de croissance différentielle. (Hopkins, 2003).

II-2- Sensibilité au gravitropisme

Le stimulus gravitationnel (quantité ou dose de stimulus) est le produit de l'intensité du stimulus et de la durée d'application du stimulus :

$$D = T \cdot A$$

On a : A est l'accélération d'une masse sous l'effet de la gravité (en gramme), T est la durée (en secondes) pendant laquelle le stimulus est appliqué et D est la dose (en g secondes). La dose minimum nécessaire à l'induction de la courbure gravitropique est appelée **dose seuil**. La dose seuil varie selon l'organisme ou les conditions expérimentales. Des valeurs de D comprises entre 240 g.s (à 22,5 C°) et 120 g.s (à 27,5 C°) ont été rapportées pour des coléoptiles d'avoine, mais des calculs mathématiques précis suggèrent que moins de 30 g.s (c'est-à-dire une accélération de 1g pendant moins de 30 secondes) sont suffisants pour induire une courbure gravitropique de racines.

Trois autres paramètres sont intéressants pour définir la stimulation par la pesanteur, ce sont la durée du traitement, le temps de réaction et le seuil d'intensité.

La durée minimum du stimulus, qui est requise pour induire une courbure détectable est appelée **durée de présentation**. L'intensité de la stimulation devrait également être définie, même si un stimulus de $1g$ à 90° est une valeur plus ou moins standard. Une force de $1g$ est facilement obtenue en plaçant simplement une tige ou une racine en position horizontale. Des durées de présentation de 12 secondes pour des racines de cresson et de 30 secondes pour coléoptiles d'avoine permettent d'induire une réponse (Volkamann et Sievers, 1979). Pickard (1973) a montré qu'une présentation de 1 seconde induit une courbure chez les coléoptiles d'avoine à la condition que ce stimulus soit répété toute les 5 secondes.

Cela suggère que «un processus récepteur cumulatif débute dès l'instant où la plante est couchée sur un côté » (Pickard, 1985).

La durée de présentation ne doit pas être confondue avec le **temps de réponse**, qui est l'intervalle compris entre l'application effective de la courbure et le temps de réponse comprend la séquence complète de la transduction du signal qui provoque une réponse de croissance asymétrique. Habituellement, 10 minutes sont nécessaires avant que la courbure puisse être vue, bien que les temps de réponse puissent varier de quelques minutes à plusieurs heures, selon les espèces et les conditions. Lors d'expériences, qui utilisaient des détecteurs électroniques sensibles percevant la position, des courbures de coléoptiles de maïs pouvaient être détectées à environ 1,5 minutes (Bandurski et al., 1984).

L'intensité minimum du stimulus nécessaire à l'induction d'une réponse est appelée **intensité seuil**. Ces intensités ont été mesurées chez toute série d'organes végétaux dans différentes conditions expérimentales. Les résultats sont parfaitement logiques, ils montrent que la sensibilité des racines est peut être plus élevée d'un ordre de grandeur que celle des parties aériennes. Lors d'expériences menées avec des clinostats terrestres, les valeurs des intensités seuils de coléoptiles et racines d'avoine ont été de $1,4 \times 10^{-3} g$ et $1,4 \times 10^{-4} g$ (Miller et al., 1968). Lors d'expériences effectuées à bord du vaisseau spatial Soyuz 7, les valeurs calculées pour des hypocotyles et des racines de plantules de laitue étaient respectivement de $2,9 \times 10^{-3}$ et $1,5 \times 10^{-4} g$ (Halstead et Dutcher, 1987). Il est donc évident que de nombreuses plantes sont sensibles au stimulus gravitationnel. (Hopkins, 2003)

II-3-La sensibilité des tissus

La perception du gravitropisme est située dans la coiffe ; une masse de cellules attribue à la coiffe de la racine deux types de fonctions ; elle exerce un rôle de protection du méristème racinaire apical et ses cellules externes sécrètent un polysaccharide mucilagineux qui lubrifie la racine au cours de sa croissance .

Une troisième fonction celle liée au gravitropisme , à été mise en évidence plus récemment grâce à des expériences au cours desquelles il à été procédé à une ablation chirurgicale de la coiffe . l'ablation de la coiffe abolit totalement la réponse à la pesanteur , sans interférer avec l'allongement de la racine .Les racines dont la coiffe à été ôtée , recouvrent une sensibilité à la pesanteur après environ 24 heures , durée qui correspond au temps nécessaire pour régénérer une nouvelle coiffe . Il est néanmoins , intéressant de noter que des racines de maïs dont la coiffe avait été ôtée ne régénéraient pas de coiffe . Lorsqu'elles étaient placée pendant 5 à 7 jours en microgravité dans l'espace , alors que des témoins restés sur terre la régénéraient dans le laps de temps habituel . Cela pose une indication de la capacité à répondre à la pesanteur , cela signifie t-il que la racine débarrassée de sa coiffe perçoit également la pesanteur ? (Evens et al ,1986).

Le site de la perception de la pesanteur par la partie aérienne n'est pas aussi facile à déterminer que dans la racine . durant le siècle dernier , une multitude d'approches expérimentales ont montré que , comme pour le phototropisme , la perception de la pesanteur est plus important dans la région apicale extrême des coléoptiles de graminées , même si elle n'est pas limitée à l'apex . En effet , dans la plupart des parties aériennes , la sensibilité semble être plus importante dans l'apex , néanmoins ,après que celui -ci à été éliminé , une sensibilité plus grande dans les régions apicales , en particulier des dicotylédones , pourrait n'être simplement que le reflet d'un potentiel de croissance plus important . Comme le gravitropisme est une réponse de croissance différentielle, la pesanteur ne devrait pas être perçue par les régions où la croissance est pratiquement terminée . Des données expérimentales montrent que les hypocotyles peuvent être débarrassés de leurs couches épidermiques sans que leur croissance ne soit affectée , mais ces hypocotyles «épluchés» ne répondent plus à la pesanteur (Firm et Digby , 1980) .

Le site de perception de la pesanteur serait donc localisé dans les couches cellulaires les plus externes de l'hypocotyle . Firm et Digby ont aussi montré qu'aucune transmission longitudinale du signal ne pouvait être mise en évidence , ce qui signifie

pas en accord avec celle , générale qui découle d'étude menées sur des racines et des coléoptiles , décrites ci-dessous . (Hopkins, 2003).

II-4-Le mécanisme de perception de la pesanteur

Comme nous l'avons signalé précédemment , la distinction par les plantes entre le « haut » et « bas » implique vraisemblablement une sédimentation dans la cellule d'une structure qui provoque une asymétrie physiologique .

Ici encore des modèles empruntés du domaine animal ont été introduit au tournant du siècle dernier et ont , dès lors dominé les réflexions des physiologistes des plantes .F.Noll fut le premier à suggérer en 1892 , que les plantes pouvaient percevoir la pesanteur à la manière de certains animaux (Weevers , 1949).

Les crustacés , les mollusques et de nombreux autres invertébrés possèdent des organes de perception de la pesanteur , nommés **statocystes** qui sont de petites cavités tapissées de poils sensoriels . Dans ces cavités se trouvent un ou plusieurs statolithes , qui sont de minuscules grains de sable ou de carbonate de calcium qui sont attirés vers le bas sous l'effet des forces de gravi tropisme . lorsque le statocyte change de position , les statolithes envoient un potentiel d'action qui informe le système nerveux central du changement de position .

En 1900 , G.Hoberlandt et E.Nemec , ont adapté , indépendamment l'un de l'autre, la théorie des statolithes à la réponse des plantes à la pesanteur (Weevers , 1949).

Suite à de minutieuses études cytologiques , ils ont proposé que les grains d'amidon présents dans des tissus spécialisés exercent une fonction de statolithes .

Selon Haberlandt et Nemec , les statocytes sont des cellules contenant des grains d'amidon qui peuvent sédimenter .Les tissus dans lesquels se trouvent les statocytes constituent le **statenchyme** .des pigments en faveur de la théorie des statolithes étaient contenus dans les premières publications de Darwin et d'autres chercheurs , qui observaient que l'ablation de la pointe de la racine , qui renferme la plupart des grains d'amidon , entraînent une perte de la réponse gravitropique . pourtant, cette hypothèse n'a pas reçu d'agrément universel et pendant des décennies , de nombreuses investigations se sont attachées à la confirmer ou à l'infirmer.

Sous sa forme la plus courante , nous savons bien que le statolithe n'est pas simplement un grain d'amidon , mais un amyloplaste (figure 09).

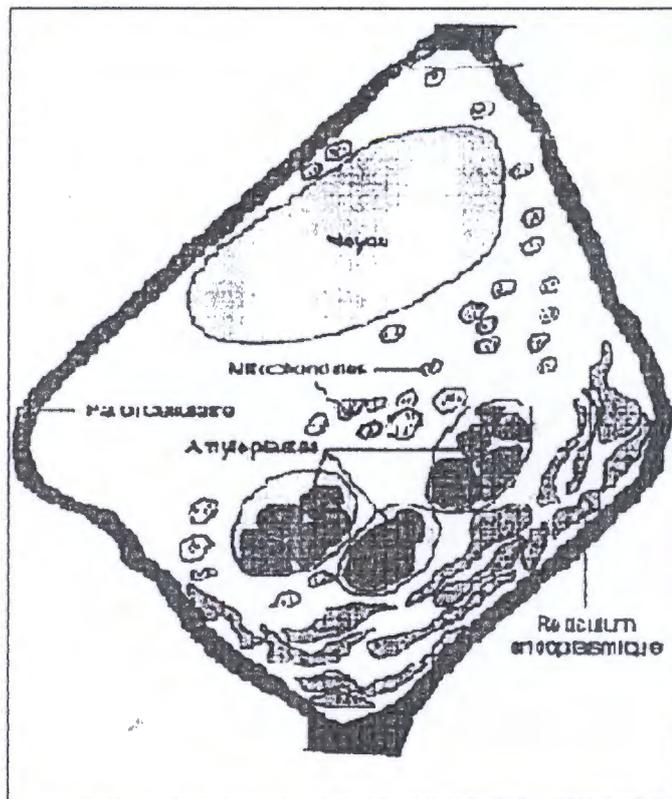


Figure 09 : statocyte contenant trois statolithes. (D'après une micrographie Electronique d'une racine de *lepidium*. (Hopkins, 2003).

Un amyloplaste consiste en un groupement de grains d'amidon, enfermé dans une membrane. Il peut y avoir de 1 à 8 grains d'amidon par amyloplaste et jusqu'à une douzaine d'amyloplastes par statocyte (Wikins, 1984).

Ils diffèrent des gros grains uniques présents dans les organes de réserve. Il faut noter que tous les amyloplastes de toutes les cellules ne sont pas très mobiles.

En fait, la présence de statolithes putatifs semble être fortement limitée aux régions qui présentent une grande sensibilité à la pesanteur. Parmi celles-ci on peut citer le groupe de cellules non vacuolisées situées dans la partie centrale de la coiffe et que l'on nomme **columelle**, ainsi que la zone formée par les cellules de l'endoderme, qui entoure les tissus conducteurs (la gaine amylicée) de nombreuses tiges, (Ici l'argumentation tourne un peu en rond, les amyloplastes mobiles sont présumés exercer une fonction de statolithes, en partie parce qu'ils se trouvent dans les tissus qui sont supposés être le plus sensibles à la pesanteur, parce qu'ils contiennent des statolithes putatifs) des amyloplastes mobiles peuvent aussi être trouvés dans les **palvins**, ou organes moteurs, dans les nœuds des tiges de graminées qui répondent à

la pesanteur. Il est bien entendu que tout mécanisme, qui perçoit la pesanteur et qui implique la sédimentation de particules, doit être compatible avec la vitesse et la sensibilité, de la réponse. Dans les années 1960, Andus a entrepris une analyse minutieuse des différentes particules intracellulaires (Andus, 1969). Il en a conclu que parmi tous les organites cellulaires, seuls les grains d'amidon avaient la masse et la densité leur permettant de se déplacer dans le cytoplasme visqueux dans les temps impartis par la durée de présentation.

Des études ultra structurales ont montré que d'autres cellulaires comme le réticulum endoplasmique étaient susceptibles de se mouvoir dans des cellules soumises à la pesanteur, mais ces mouvements sont considérés comme n'étant qu'une conséquence de la sédimentation des grains d'amidon.

Bien qu'il n'existe aucune preuve directe de la pertinence de l'hypothèse amyloplaste – statolithe, il existe un large faisceau de données plus compatibles avec cette théorie qu'avec toute autre hypothèse avancée jusqu'à présent. On peut résumer l'argumentation de la façon suivante :

1- Il n'existe pas de cas connu d'espèces de plantes, qui présentent une réponse à la pesanteur et qui ne renferment ni grains d'amidon, ni amyloplastés ; chez les algues et les champignons, un excès de glucides peut être stocké sous une forme différente de l'amidon. Dans ces conditions certaines autres substances pourraient jouer le rôle qu'assurent les grains d'amidon est remplacé par des granules de surface de baryum.

2- Il existe une très forte corrélation entre la vitesse de sédimentation de l'amidon et la durée de présentation.

Chez le pois de senteur (*Lathyrus odoratus*), par exemple, il existe une augmentation parallèle entre le temps de sédimentation et le temps de présentation, lorsque la température est abaissée de 30°C à 10°C. Cette diminution de la vitesse de sédimentation et l'allongement de la durée de présentation sont probablement dû à un accroissement de la viscosité du protoplasme.

3- Une diminution de la teneur en amidon par un traitement hormonal ou par mutation est accompagnée d'une perte de gravitropisme. Par exemple des racines de plantules de cresson (*Lepidium sativum*) traitées à 35 °C, par une cytokinine ou une gibbérelline, ne contiennent plus d'amidon 29 heures plus tard. La vitesse de croissance des racines qui ont été traitées, n'est que faiblement réduite (0,48mmh contre 0,64mmh), par contre toute réponse à la pesanteur est abolie (Iversen, 1969). Le transfert des racines

dans l'eau et à la lumière, a pour résultat de faire réapparaître des amyloplastés et la réponse à la pesanteur, après 20 à 24 heures.

4- Chez le mutant amylomaïs du maïs, les grains d'amidon produits sont plus petits que ceux du type sauvage, lors d'étude portant sur le pourcentage et la vitesse de sédimentation des amyloplastés, il a été observé que le degré de courbure du coléoptile était corrélé à la taille de l'amyloplaste (Hertal et al., 1969).

Un autre mutant de maïs, est incapable d'effectuer la photosynthèse, une fois les réserves de l'albumen épuisées, il ne produit donc pas d'amidon dans les statocytes situé à la base des feuilles (Miles, 1981). Ces plantules ne répondent pas à la pesanteur sauf si elles sont cultivées en présence de saccharose, au quel cas il se forme des amyloplastés et elles recouvrent la sensibilité à la pesanteur.

Comme nous l'avons noté précédemment, les preuves ne reposent que sur des corrélations en faveur de l'hypothèse amidon-statolithe, et toutes les données ne sont pas concordantes. un mutant d'*arabidopsis* ne renferme pas d'amidon ni dans la coiffe de la racine ni dans l'hypocotyle, mais la racine comme l'hypocotyle répondent néanmoins à la pesanteur (Casper et Pickard, 1989). Dans une étude différente. Kiss et al, (1997) ont comparé la réponse à la pesanteur des racines et d'hypocotyles d'*arabidopsis* dont le contenu en amidon était différent. Des mutants dont la teneur en amidon était intermédiaire (50% de celle du type sauvage) exhibaient une courbure réduite (80% de celle du type sauvage). Néanmoins des hypocotyles de mutants affectés dans la synthèse d'amidon (0% du type sauvage), présentaient un certain degré de courbure (38% du type sauvage).

En se fondant sur ce type de résultats, il a été suggéré que l'amidon n'était pas, par lui même, nécessaire au gravi tropisme, mais que sa présence était nécessaire pour une pleine perception du signal. (Hopkins, 2003).

Donc, il existe une autre hypothèse selon laquelle les cellules détectent la gravité en percevant la pression hydrostatique exercée par la masse de tout leur contenu sur la paroi. (Mayer et Bosdeveix, 2004).

Quel est le mode d'action des statolithes ?

Qu'il agissent par pression sur la paroi inférieure des statocytes n'est plus guère admis aujourd'hui : venant de l'intérieur d'une cellule à plus de 10µm de la paroi, il leur faudrait plus de 3 minutes pour l'atteindre, alors qu'une présentation horizontale de 15 secondes induit la courbure. Il est plus probable qu'ils agissent par pression sur les membranes du réticulum endoplasmique, qui se révèlent expérimentalement

rencontrées correspondent au domaine où se produit ce deuxième type d'effet : une augmentation de la concentration d'auxine entraîne une inhibition de l'élongation cellulaire .

Une stimulation gravitropique s'accompagne , nous l'avons vu, d'une redistribution de l'auxine au sein de la racine .Si la racine est placée horizontalement , la concentration d'auxine augmente dans la partie inférieure de la racine , tandis qu'au contraire , elle diminue dans la partie supérieure . Ces variations de concentration existent entre autres au niveau de la zone d'élongation. L'auxine pourrait donc être l'inhibiteur de l'extension cellulaire intervenant dans la réponse au stimulus gravitropique .

La redistribution asymétrique de l'auxine suite à un stimulus gravitropique induirait donc une modulation de la vitesse de croissance de chacune des faces de la racine , aboutissant a la courbure . Cette hypothèse a été proposée simultanément par Cholodny et Went en 1926 . Bien qu'aujourd'hui de nombreux faits expérimentaux soient compatibles avec cette hypothèse , il n'est cependant pas encore possible d'affirmer avec certitude qu'elle correspond bien à une réalité biologique .(figure 11).

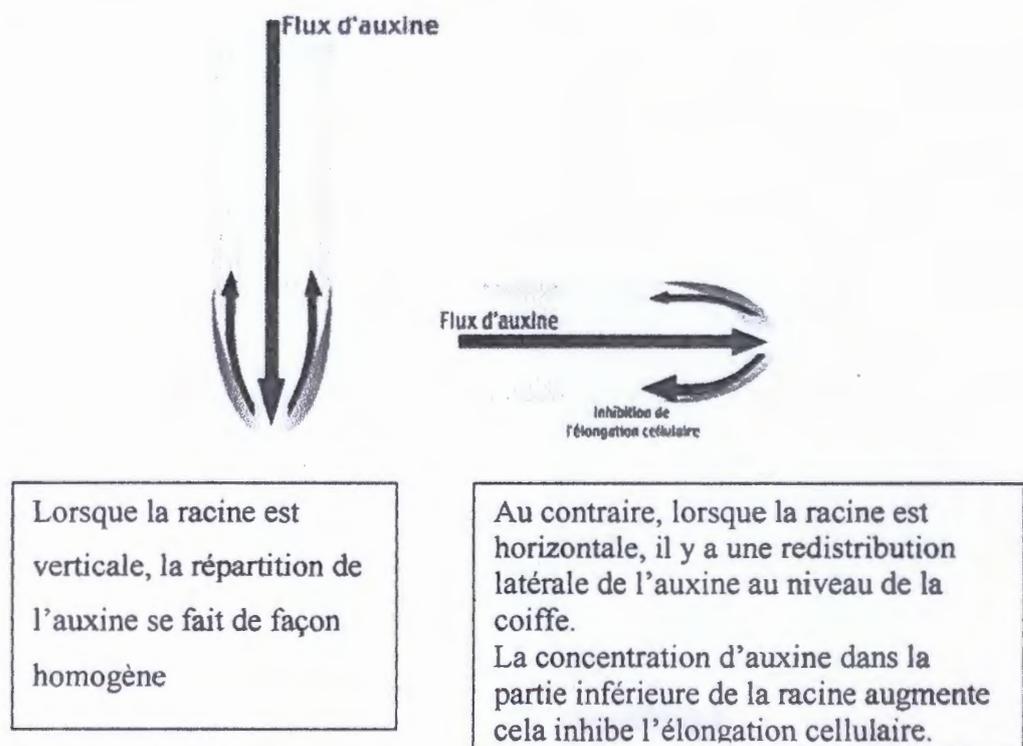
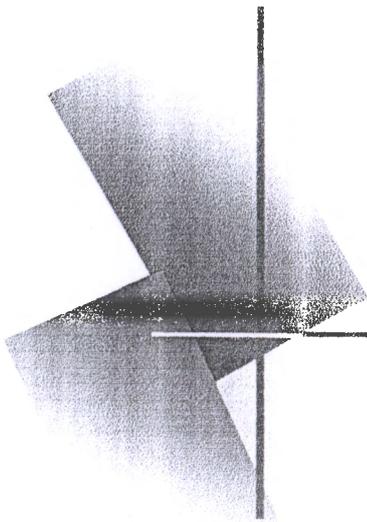


Figure 11 : Flux d'auxine dans la racine.(Agnés ,1994).

II-5-2-Le rôle de cytokinine :

La cytokinine intervient aussi dans la réponse des racines à la gravité . Dans les racines d'*arabidopsis* se développant verticalement , la cytokinine synthétisée dans la coiffe y est répartie uniformément , symétriquement . Si la racine est placée horizontalement , la répartition de la cytokinine devient asymétrique , elle s'accumule du côté de la coiffe qui se trouve maintenant en dessous –on pense que cette répartition asymétrique de la cytokinine déclenche la courbure vers le bas . Cette courbure survient très près de l'apex de la racine pendant la première phase de la réponse à la gravité suite à une inhibition de l'élongation du côté supérieur. L'application exogène de cytokinine à des racines verticales provoque une courbure en direction du site de l'application , ce qui indique que la cytokinine a en fait un effet inhibiteur sur le géotropisme des racines . La cytokinine , comme l'auxine , paraissent donc contrôler le géotropisme des racines –la cytokinine au cours d'un stade , précoce et rapide à proximité de la pointe de la racine , et l'auxine au cours d'un stade ultérieur , plus lent et plus éloigné de la pointe de la racine .(Raven et al, 2007).

Chapitre III
La Transduction du
signal



La transduction du signal

III-1 -Transformation d'un signal physique en message biochimique

La sédimentation des amyloplastés dans les statocytes apparaît comme l'un des mécanismes majeurs de perception du signal gravitropique. Cependant, la réponse gravitropique, qui consiste en une courbure de la racine, suppose une modification des vitesses d'élongation de part et d'autre de l'axe de la racine. On peut dès lors s'interroger sur les mécanismes qui relient la sédimentation des amyloplastés à cette réponse physiologique. En tout premier lieu, il doit y avoir au niveau des statocytes transformation du signal physique «sédimentation des amyloplastés» en un message biochimique. Expérimentalement, l'emploi d'inhibiteurs des canaux membranaires "étirement - dépendant" supprime le gravitropisme. On peut dès lors supposer que la sédimentation des amyloplastés, en agissant physiquement sur ces canaux, les active et permet des modifications de concentrations de certaines substances, qui pourraient alors jouer rôle de **messagers biochimiques**.

On peut dès lors se demander comment la sédimentation des amyloplastés est reliée à l'activation des canaux "étirement - dépendant".

_On peut supposer simplement que la chute des amyloplastés sur la membrane de la face inférieure du statocyte pourrait, en étirant cette membrane, activer les canaux qu'elle contient.

_Une hypothèse complémentaire de la précédente suppose que les amyloplastés sont reliés au réseau de filaments d'actine (cytosquelette) existant dans le statocyte (Agnés, 2001).

Ces filaments d'actine fixés à la membrane plasmique et sur laquelle les amyloplastés créent des tensions (Raven et al, 2000).

Les mouvements des amyloplastés produiraient donc des tensions dans les filaments d'actine. Ces tensions se propageraient le long des filaments jusqu'à la membrane, Produisant ainsi l'activation des canaux sensibles à la déformation.

Quoi qu'il en soit, le **message d'un signal physique (la sédimentation des amyloplastés) à un signal biochimique semble donc se faire par le biais de l'ouverture de canaux membranaires sensible à la déformation.**

III-2- Modification des flux d'auxine au sein de la racine après gravistimulation

L'auxine est une hormone végétale synthétisée dans l'apex de la tige, qui est ensuite transportée par les vaisseaux jusqu'à l'extrémité de la racine, là, l'hormone est redistribuée vers les tissus périphériques puis transportée jusqu'à la zone d'élongation. Cette hormone végétale est suceptible d'intervenir sur la croissance et la division cellulaire. En ce qui concerne son intervention dans le gravitropisme, on dispose des données suivantes :

-L'utilisation d'auxine marquée radioactivement a permis de montrer que la distribution de l'auxine au sein de la racine était modifiée après gravistimulation. Cette **redistribution** débute au niveau de la coiffe pour progressivement concerner toute l'extrémité de la racine, y compris la zone d'élongation.

-On connaît des transporteurs de l'auxine : il s'agit de protéines membranaires pouvant, selon leur type, faire passer l'auxine de l'intérieure de la cellule vers l'extérieur ou inversement. De proche en proche, ce système permet un transport de l'auxine au sein de l'organe. Des plantes présentant des mutations dans les gènes codant pour ces protéines ont une réponse altérée au stimulus gravitropique. L'utilisation d'inhibiteurs de ces transporteurs supprime totalement la réponse gravitropique.

Les variations de la concentration d'auxine au sein des différentes zones de la racine semblent donc jouer un rôle dans la mise en place de la réponse gravitropique. Cependant, le mécanisme exact de la redistribution de l'auxine suite à un stimulus gravitropique, ainsi que le lien avec ce qui se produit au niveau des statocytes n'est pas encore élucidé.

III-3-Transduction sensorielle

Le cytosquelette constitué de microtubules, de filaments d'actine et de filaments intermédiaires joue un rôle essentiel dans la graviperception et dans la gravitransduction. Ce cytosquelette parcourt le cytosol sous la forme d'un réseau dynamique. Les filaments sont accrochés au plasmolème, aux citernes du réticulum endoplasmique et de toute évidence aussi aux membranes des amyloplast. Comme dans la cellule, le cytosquelette est sous tension, cet état d'origine est déjà perturbé par de très faibles changements de position des statolithes. La perturbation est alors transmise vers la périphérie aux points d'attache. L'interaction des statolithes et du cytosquelette peut être démontrée par le fait que la vitesse de sédimentation des statolithes peut être mise en évidence par l'application de cytochazine et d'oryzaline ; la première

dépolymérisation l'actine, la seconde des microtubules. Une modification du potentiel de la membrane des statocytes peut se manifester au plutôt après deux secondes, en moyenne après huit secondes. Comme après application de cytochalasine, cette modification est plus faible. On suppose que les liaisons entre les statolithes et le plasmalemme ont été affaiblies par la dépolymérisation de l'actine fibreuse (actine F). Si on admet que les éléments du cytosquelette sont reliés à des canaux ioniques facilement extensibles, la perturbation de l'état de tension dans le cytosquelette pourrait déclencher une activation asymétrique de ces canaux et par conséquent un transport orienté d'ions, en particulier de calcium (Nultsch, 1998).

Une excitation gravitropique permet d'observer des modifications du champ électrique entourant la racine. En position verticale, des ions chargés positivement, c'est-à-dire des protons, pénètrent en permanence dans la pointe de la racine et ressortent dans la zone d'élongation. Le flux apoplastique d'ions chargés positivement allant de la pointe de la racine vers la zone d'élongation, produit un champ électrique entourant la racine, champ dont la présence peut être mise en évidence par une électrode vibratoire hautement sensible. Quand on produit une excitation gravitropique sur une racine en la couchant horizontalement, les protons ne pénètrent plus que par la face inférieure dans la pointe de la racine et ne ressortent plus que par la face supérieure, ce qui a pour conséquence une modification correspondante du champ électrique. Bien que dans ce cas, il semble démontré que des phénomènes bioélectriques participent à la transduction gravisensorielle, on ne peut généraliser ce résultat (W. Nultsch, 1998).

III-4- La Transduction du signal gravitropique

Bien que de nombreux modèles aient été proposés, nous ne savons pas comment la sédimentation des statolithes provoque une asymétrie physiologique dans la cellule ou le tissu. Dans la plupart des modèles ce n'est pas le changement de position des statolithes ou le mouvement en lui-même qui est important. La conception la plus en vue est que le statolithe exerce une pression sur une ou plusieurs membranes ou sur d'autres composants cellulaires. Bien qu'il n'existe pas de preuves directes de l'existence chez les plantes de membranes sensibles à la pression, il a été suggéré que la membrane plasmique ou le réticulum endoplasmique pouvaient exercer cette fonction. L'interaction avec la membrane plasmique pourrait modifier le transport à travers les plasmodesmes. Certains statocytes, comme les cellules de la columelle de la coiffe racinaire, sont caractérisées par l'existence d'un nombre de plasmodesmes plus élevé que la normale. Inversement, l'interaction avec la membrane plasmique pourrait

provoquer une activation de certaines enzymes qui modulent le métabolisme hormonal . Cependant, c'est le réticulum endoplasmique qui a attiré le plus l'attention. Des observations ultra-structurales ont montré que , lorsque des racines de maïs et de *vicia faba* sont placées horizontalement, le réticulum est déplacé par les statolithes qui sédimentent . Le réticulum semble être distribué au hasard dans les cellules de racines de maïs en position verticale , mais en position horizontale , les amyloplastes le repoussent des régions les plus basses des cellules .

A la différences du maïs et de *vicia* , le réticulum endoplasmique est normalement situé le long de la paroi apicale (la plus basse) dans des coiffes des racines du cresson alénois (*Lepidium*) et de pois (*Pisum sativum*) en position verticale . Lorsque des racines orientées normalement en position verticale , sont réorientées horizontalement, les amyloplastes se déposent le long de la paroi latérale (maintenant en position basse), mais le réticulum endoplasmique demeure en place (les amyloplastes sédimentent en fait dans une couche de cytoplasmie de se proche du plasmalemme , qui est lui même accolé à la paroi) . Volkmann et Sievers (1979) ont élaboré un modèle de graviperception qui prend en compte les positions relatives des amyloplastes et du réticulum endoplasmique dans les racines de *Lepidium* . Selon ce modèle (figure 12-A), la pression des amyloplastes sur le réticulum endoplasmique est le premier événement de transduction . En position verticale , la pression des statolithes sur le réticulum endoplasmique est uniforme dans tous les statocytes .

Lors d'une orientation en position horizontale (figure 12 -B) , les amyloplastomes se détachent du réticulum endoplasmique dans la partie supérieure du statocyte , mais contiennent d'exercer une pression sur le réticulum endoplasmique de la partie inférieure.

Le modèle de Volkmann et Sievers qui n'exige que des mouvements relativement faibles des amyloplastes , est en accord à la fois avec les courtes durées de présentation et la faible valeur de l'angle par apport à la verticale (disons 10°), condition qui suffisent à déclencher une réponse . Une application générale du modèle de Volkmann et Sievers est cependant difficile . La distribution du réticulum endoplasmique , observée en particulier chez *Lepidium* bien que retrouvée dans les coiffes des racines de certaines espèces , ne l'a pas été de manière générale , comme nous l'avons mentionné ci-dessus. Une variante intéressante concernant la transduction de la pression , propose que le récepteur de la pesanteur se trouve à la jonction entre la membrane plasmique et la paroi cellulaire . Selon ce scénario , le récepteur , probablement une protéine , est stimulé lorsque la totalité du protoplasme est en situation de réponse à la pesanteur (Wayne

et Staves ,1997). Cette conception repose sur des expériences effectuées sur des cellules intermodales d'une algue , *chara* . Les cellules de *chara* , ne contiennent ni amidon ,ni statolithe ,et pourtant la pesanteur induit une polarité des courants cytoplasmiques.

Il a été montré que la pression hydrostatique peut mimer la force de pesanteur et peut induire une polarité analogue . En appliquant une pression hydrostatique dans divers conditions , Wayne et ses collaborateurs ont conclu que les cellules de *chara* perçoivent la pesanteur en percevant la compression plutôt que le positionnement « haut » ou « bas ». Selon Wayne et Staves (1997) leur modèle « de pression de gravitation » s'applique non seulement aux plantes supérieures , mais il permet aussi d'expliquer pourquoi des mutants déficients en amidon sont capables de répondre à la pesanteur , même si leur réponse , comparée à celle de types sauvages , est atténuée .

La présence de statolithes ne ferait qu'augmenter la densité globale du cytoplasme , entraînant une augmentation de l'efficacité de la perception de la pesanteur dans des cellules de type sauvage , ces conceptions provocatrices , stimuleront sans aucun doute , l'intérêt et les recherches sur les mécanismes de la perception de la pesanteur ainsi que sur les premiers stades de la transduction du signal .(Hopkins , 2003).

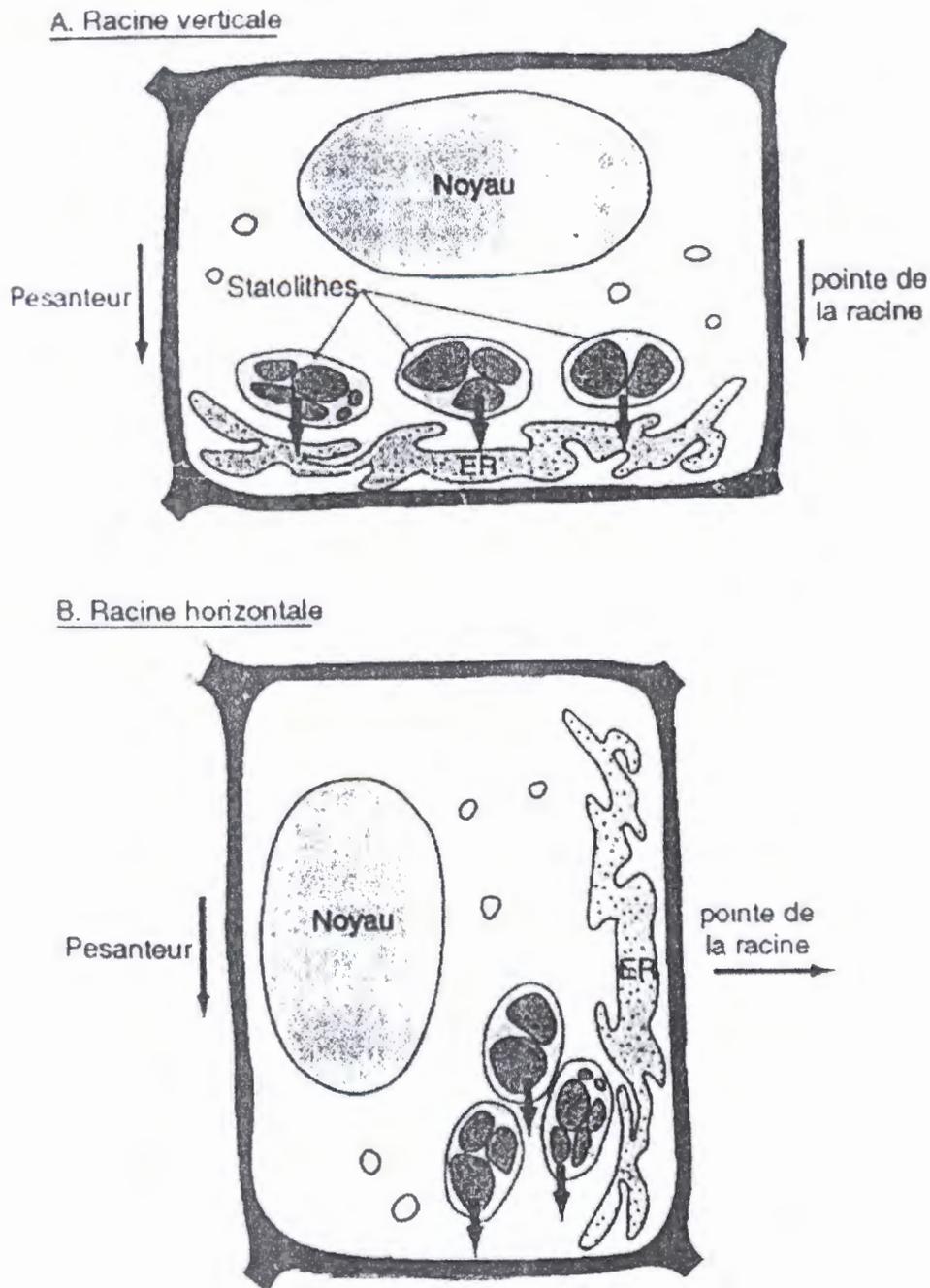
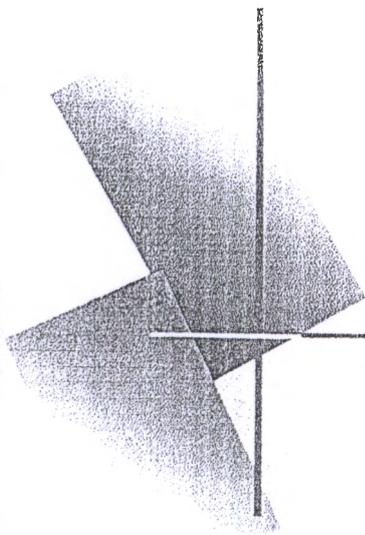


Figure 12 : présentation schématique du modèle du gravitropisme de Volkmann et Sievers.

(A) lorsque la racine est en position verticale, les statolithes chargés d'amidon exercent une pression uniforme sur le réticulum endoplasmique.(B) en position horizontale , en réponse à la gravité , les statolithes sont redistribués dans la cellule et exercent une pression inégalement répartie sur le réticulum endoplasmique .(Hopkins, 2003).

Chapitre IV

La Réponse géotropique



La réponse géotropique

La géodorsiventralité une fois acquise va se manifester par une répartition inégale des auxines. Dans un organe orthogéotropique couché horizontalement, les auxines deviennent plus abondantes à la face inférieure qu'à la face supérieure. Ce résultat a été obtenu pour les coléoptiles et pour les racines par dosage des auxines diffusibles dans des blocs de gélose, l'emploi d'AIA radioactif (marqué au C^{14}) montre une migration transversale d'hormone dans les tissus. Le mécanisme de cette circulation n'est pas connu.

Inversement, si un organe normalement rectiligne se courbe en l'absence de pesanteur, cela correspond à une répartition inégale des auxines, répartition inégale qui n'apparaît pas quand les auxines peuvent circuler transversalement sous l'effet de la gravité. Parvenu à ce stade, on est devant un cas semblable à celui du phototropisme.

Le gradient transversal d'activité auxinique est susceptible de circuler longitudinalement dans l'organe; d'autre part, il est capable de déterminer une inégalité d'allongement des tissus et, par conséquent, une courbure.

Comment l'accumulation d'auxines à la face inférieure d'un organe couché peut-elle commander une courbure vers le haut (croissance plus grande de la face enrichie en auxines) ou vers le bas pour une racine (croissance prépondérante de la face appauvrie en auxine)? Cette contradiction apparente s'explique en admettant que l'activité auxinique normale de la tige est infra-optimale et celle de la racine supra-optimale du point de vue de la réaction géotropique. (Chapagnat et OZend, 1969).

Alors que nous ne possédons que peu de données avérées sur les premiers stades de la transduction du signal dans le gravitropisme, il est certain que le développement d'une courbure implique finalement une croissance différentielle. Comme pour le phototropisme, la théorie de Cholodny et Went d'une distribution asymétrique de l'auxine a prévalu pendant plus de 60 ans, dans la représentation qui était faite du gravitropisme et dans les recherches qui y étaient consacrées. Par conséquent, selon cette hypothèse, une orientation horizontale de la partie aérienne ou des racines, induit un transport latéral d'auxine vers la face de l'organe qui est en position basse. Comme pour le phototropisme, la redistribution de l'auxine favorise la croissance de la face inférieure, de sorte que les organes qui présentent un gravitropisme négatif (par exemple les coléoptiles ou les rameaux) se tourneront vers le haut. Dans les organes qui ont un gravitropisme positif, l'auxine est sensée inhiber l'allongement de la face inférieure, comparé à celui de la face supérieure.

Les réponses des rameaux et des racines seront examinées séparément. (Hopkins, 2003).

IV-1- Coléoptiles et rameaux

L'étude de la distribution asymétrique de l'auxine dans les coléoptiles stimulés par la pesanteur repose essentiellement sur des expériences de sa diffusion dans de l'agar à partir de pointes incisées, similaires aux expériences qui ont été décrites lors de l'étude du phototropisme à la fin des années 1920. Dolka, montre qu'environ les deux tiers de l'auxine récoltée à partir d'apex de coléoptiles, disposés horizontalement, provenaient de la moitié inférieure. Ce résultat a été confirmé par de nombreux chercheurs.

Les preuves peuvent être les plus convaincantes d'une redistribution de l'auxine, on a été apportées par les travaux de M. Wilkins et de ses collègues (Wilkins, 1984).

Au cours de ces expériences une mini goutte d'AIA marqué au tritium (^3H -AIA) était appliquée de façon asymétrique sur l'apex de coléoptiles de maïs.

Après un certain temps, les coléoptiles étaient découpés longitudinalement et la quantité de radioactivité de chacune des moitiés mesurée. Lorsque les coléoptiles étaient maintenus en position verticale et en absence de tout stimulus de nature phototropique, 90% de la radioactivité était retenue dans la moitié de coléoptile située sous le point d'application.

Néanmoins en position horizontale seuls les tiers étaient retenus et le tiers restant était transporté vers la moitié inférieure. Ce profil de redistribution de l'auxine, qui est totalement dépendant de l'énergie métabolique, a été confirmé par des techniques d'analyse radioimmunologiques (Mertens et Weiler, 1983).

Malgré les résultats que nous venons de décrire, la validité de l'hypothèse de Cholodny et Went a été mise en question, comme dans le cas du phototropisme. Digby et Firn (1979) ont analysé les modifications des vitesses de croissance des faces supérieures et inférieures de coléoptiles de maïs soumis à la pesanteur. Au cours des stades initiaux, la vitesse de croissance de la face inférieure est presque doublée, alors que celle de la face supérieure s'annule très vite. Une modification aussi disproportionnée n'est pas prévue dans l'hypothèse de Cholodny et Went, ce qui a conduit d'autres chercheurs à se demander si l'ampleur de l'asymétrie de la distribution d'auxine suffit à rendre compte de différences aussi importantes des vitesses de croissance. Ce genre de question a également été posé à propos du phototropisme. L'argumentation de Briggs concernant la courbure en réponse à une

augmentation linéaire de la concentration d'auxine s'applique aussi dans le cas présent. La distribution asymétrique de l'auxine synthétisée dans les apex semble jouer un rôle important dans la réponse au gravitropisme de coléoptiles d'avoine et de maïs, même si elle ne constitue pas le seul facteur. Par ailleurs, la réponse au gravitropisme des rameaux de dicotylédones est très importante mais mal comprise.

Le transport latéral d'AIA a été observé dans des hypocotyles de *Helianthus* et de *Phaseolus* mais il n'était pas détectable dans les épicondyles verts (Phillips et Hartung, 1976). L'utilisation de techniques radioimmunologiques n'a pas permis à Mertens et Weiler (1983) d'observer une redistribution importante de l'auxine endogène dans des hypocotyles de tournesol en position horizontale. F.B. Salisbury et ses collaborateurs ont observé que les faces supérieures et inférieures d'hypocotyles des tournesols et de soja présentaient des réactions différentes lorsqu'il étaient immergés dans une solution d'auxine (Salisbury et al, 1988). Comme toutes les cellules devaient être soumises à des concentrations identiques d'auxine, ils en ont déduit que les hypocotyles ne répondaient pas à des différences de concentration en auxine, mais à des modifications de la sensibilité des cellules à l'auxine.

Néanmoins, l'auxine est indispensable à la réponse à la pesanteur chez les dicotylédones.

S.Lwami et Y. Masuda (1974) ont remarqué que l'ablation de la région la plus apicale d'hypocotyles de *Cucumis* réduisait la réponse à la pesanteur, mais qu'elle pouvait être remplacée par de l'AIA. Des hypocotyles d'*Helianthus* qui ont été décapités de façon à ne plus contenir d'auxine endogène, ne répondent pas à la pesanteur, lorsqu'ils sont mis en position horizontale, pendant trois heures.

Cependant, si de l'auxine est fournie au moment où la plantule est remise en position verticale, une courbure se produira (Brauner et Hager, 1958).

Il semble que l'induction d'une différence physiologique n'exige pas la présence d'auxine, mais que l'accomplissement de la croissance l'exige. De plus, il semble que le stimulus inducteur du tropisme est d'une certaine façon « mémorisé » par les hypocotyles. (Hopkins, 2003).

IV-2- Les tiges des graminées

Une manifestation du gravitropisme particulièrement intéressante et importante en agriculture est observée chez les tiges des céréales et d'autres graminées qui ont subi la *verse*, ce qui signifie qu'elles ont été couchées par le vent ou la pluie.

La partie inférieure des feuilles de graminées forme une graine qui est insérée au nœud et qui enserre la tige. La partie renflée de la gaine foliaire, juste au dessus de l'entre-nœud, est nommé **pseudopulvinus**. Le pseudopulvinus est un organe indépendant qui perçoit et répond à la pesanteur. A la différence des pulvinus typiques, qui sont des organes moteurs décrits dans le paragraphe suivant et qui sont contrôlés par des variations de turgescence à l'origine de mouvements réversibles, les pseudopulvinus des tiges de graminées sont spécialisés dans la perception de la pesanteur et sont soumis à des élongations cellulaires irréversibles. Lorsqu'une tige de graminées est couchée, les cellules du pulvinus le plus jeune et le plus proche de l'apex subissent une élongation différentielle importante, alors que celles dans la partie supérieure s'allongent moins ou subissent même une compression.

Les cellules des pulvinus situées à l'intérieure des vaisseaux conducteurs possèdent des statolithes de grande taille qui tombent rapidement dès que la tige s'incline. Cependant la plupart des réponses d'élongation se produisent dans les cellules du collenchyme qui se trouvent dans la partie externe du pulvinus. Bien que les auxines semblent intervenir, la manière dont la croissance différentielle s'installe n'est pas bien comprise. Le contenu en AIA libre de pulvinus d'*avena* (de tiges verticales âgées de 45 jours) est d'environ 60 à 70 ng par gramme de matière sèche de tissu (Kaufman et Song, 1987). Après une gravistimulation de 24 heures, le contenu en AIA libre augmente, atteignant 420ng, dont les deux tiers se retrouvent dans la partie inférieure du pulvinus. Cette différence de concentration n'est pas provoquée par un transport latéral, car des expériences avec un radiotracteur de l'AIA C^{14} , n'ont permis de détecter aucun mouvement d'auxine vers le bas du pulvinus stimulé par la pesanteur.

L'excès d'auxine libre dans la partie inférieure peut être attribué à une synthèse accrue ou à une libération d'auxine libre à partir de stocks de conjugués. Des modifications des contenus en gibbérellines libres et conjuguées ont également été observée, suggérant que les gibbérellines pourraient également intervenir dans le gravitropisme des tiges des graminées.

IV-3- Les racines

L'intervention des hormones dans la réponse à la pesanteur des racines a fait l'objet de controverses durant des années. C'est là la conséquence du peu de connaissances que nous avons concernant le rôle des hormones sur la croissance normale des racines. Parce qu'il est généralement admis que même de faibles concentrations d'auxines inhibent la croissance des racines. L'auxine a occupé une place prédominante dans la plupart des théories sur le gravitropisme des racines, en fait, il existe de nombreuses preuves en faveur de l'intervention d'un inhibiteur dans le gravitropisme des racines. Wilkins et ses collègues ont montré que si la coiffe n'était ôtée que partiellement, la racine se courbait du côté où une partie de coiffe d'une racine de maïs subsistait. De même, lorsqu'une barrière imperméable est partiellement insérée entre la coiffe et la zone d'élongation, la racine se courbera vers le côté opposé à la barrière. Ces réactions de croissance montrent que la coiffe de la racine est la source d'une substance diffusible qui est transportée vers la zone d'élongation, où elle inhibe la croissance racinaire.

Quelle est la nature de cet inhibiteur? selon l'hypothèse de Cholodny et Went, l'inhibiteur devrait être l'auxine elle-même et de plus en plus de preuves viennent étayer cette hypothèse (Moor et Evans, 1986). On sait, par exemple, que les auxines inhibent fortement la croissance des racines lorsqu'elles sont appliquées de façon exogène à des concentrations égales ou supérieures à 10^{-6} M, des concentrations normalement stimulent l'allongement des coléoptiles et des rameaux. Cependant, bien qu'il existe des données en faveur d'une synthèse d'auxine dans les pointes de la racine, la source principale de l'auxine présente dans les racines est la partie feuillée d'où, grâce à un transport polarisé elle est véhiculée vers les pointes racinaires.

L'AIA à des concentrations supérieures à 10^{-8} M inhibe l'élongation des racines primaires. De fortes concentrations d'AIA stimulent, au contraire, l'initiation des racines latérales. Ces racines sont formées à partir de cellules du péricycle. (Mazliak P. 1995).

L'un des premiers événements du gravitropisme est un efflux rapide mais asymétrique de protons dans la zone d'élongation. Ceci peut être facilement démontré en disposant des racines sur de l'agar contenant du pourpre de Bromocrésol qui est un indicateur de pH. Le changement de couleur qui passe du rouge au jaune, correspondant à une racine stimulée par la pesanteur. De telles observations sont compatibles avec la théorie de la croissance par observation ainsi qu'avec des données cinétiques montrant une inhibition de l'allongement de la partie inférieure.

De plus la courbure due au gravi tropisme et l'efflux asymétrique de protons sont tous deux empêchés par des inhibiteurs du transport d'auxine (TIB et NPA).

Une application asymétrique d'AIA exogène sur des racines provoque une courbure vers la face sur laquelle l'application a été effectuée. Une distribution asymétrique d'auxine exogène a également été détectée; trois fois plus d'auxine se dirige vers la face inférieure que vers la face opposée. La question primordiale est alors de savoir si la stimulation par la pesanteur induit une asymétrie du contenu d'auxine endogène dans cette racine.

Cette question n'a pas encore reçu de réponse convaincante, mais aucun gradient n'a été observé dans les racines disposées horizontalement ni chez le maïs, ni chez *vicia faba* (Mertens et Weiler, 1981).

L'existence d'inhibiteurs autres que l'auxine a été suggérée. L'éthylène pourrait être l'un d'eux. Si l'auxine s'accumule dans la partie inférieure de la racine, elle pourrait alors que stimuler la synthèse d'éthylène.

Les concentrations d'AIA qui, habituellement, inhibent la croissance des racines, induisent au contraire la croissance en présence d'inhibiteurs de la synthèse d'éthylène. (Hopkins, 2003).

Un autre inhibiteur potentiel est l'acide abscissique (ABA) qui se transmet horizontalement dans les zones d'élongations sous l'effet de la pesanteur terrestre.

Ensuite il se sédimente et inhibe l'élongation des cellules de la partie inférieure de la racine posée horizontalement.

Il semble que cet inhibiteur n'est pas spécifique quant à l'espèce végétale (Divlin et Widam, 1992).

Wilkins (1984) a apporté de solides arguments en faveur d'une dépendance du gravitropisme vis-à-vis de l'ABA. Cependant, plusieurs aspects de cette théorie ont été contestés (Moor et Evans, 1986). Aux concentrations physiologiques (0,1 μ M) l'effet premier de l'ABA est de stimuler l'allongement des racines. L'inhibition ne se produit que pour des expositions prolongées et à des concentrations relativement élevées. De plus, chez des plantules de maïs, des racines soit de mutants soit traitées par la fluridone et dans lesquelles l'ABA n'est pas détectable, présentent des réponses normales à la pesanteur.

De fortes concentrations d'AIA stimulent, au contraire, l'initiation des racines latérales. Ces racines sont formées à partir de cellules du péricycle. L'AIA induit leur division: elles forment un nouvel apex radicaire. Les racines adventives se développent sur

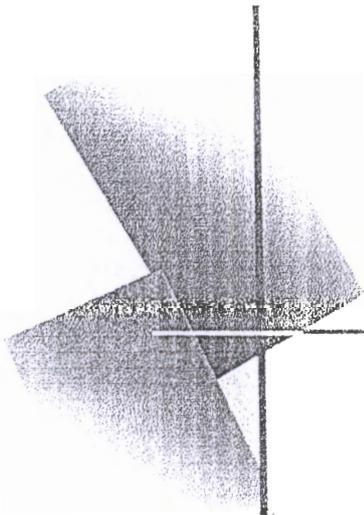
d'autres organes que la racine, à partir de cellules différenciées (Mazliak, 1995). Actuellement, le rôle des hormones dans le géotropisme des racines n'est pas clairement établi, bien qu'une implication de l'auxine demeure vraisemblable (Hopkins, 2003).

IV-4- La relation entre le gravitropisme et le phototropisme

Le phototropisme et gravitropisme sont en interaction. Plusieurs auteurs ont étudié et/ou synthétisé les relations qui existent entre photo- et gravi tropisme et donc leur synergie comme leur antagonisme (Hangarter 1997; Orbovic & Poff 1997; Hoson 1999; Tarui & Iino 1999; Grolig *et al.* 2000; Correll & Kiss 2002; Digby & Firm 2002; Berkovich *et al.* 2005). Les deux processus sont à l'évidence couplés car la croissance est à la fois nécessaire au gravitropisme et limitée par la lumière disponible, et la lumière est le signal du phototropisme qui perturbe le positionnement de consigne (GSA) des axes dans le champ de gravité. De plus, il existe une interaction au niveau physiologique (Correll & Kiss 2002). Ces interactions physiologiques sont surtout démontrées chez les végétaux non-ligneux ou non encore lignifiés (jeunes pousses ou racines) par l'utilisation de mutants incapables de répondre à l'un des deux signaux ou bien par découplage des signaux (microgravité ou manipulations dans l'obscurité).

Les deux processus ont des messagers communs dans les phases de transduction et de réponse : l'auxine et l'éthylène, « hormones » végétales, le calcium, les phytochromes, et des inhibiteurs de l'auxine. L'auxine est impliquée dans les phases de réponse des deux processus : sa redistribution et/ou les variations de sensibilité des tissus à sa présence et de distribution de ses inhibiteurs génèrent les modulations de la croissance impliquées dans les tropismes (Evans 1991; Forest *et al.* 2006). Ethylène et calcium sont des messagers secondaires. Les interactions dues aux phytochromes impliquent que la qualité de la lumière influe aussi sur la réaction gravitropique (Hangarter 1997). Les phytochromes modifient la distribution de l'auxine.

Les deux processus diffèrent pour la phase de perception du signal (photorécepteurs contre sédimentation intracellulaire) mais partagent des messagers dans les phases de transduction et de réponse. (Jaouen, 2007).



Conclusion

Conclusion

La gravité est présente de façon constante sur terre. En cela, elle représente un facteur environnemental très important pour les espèces végétales. Ainsi, le gravitropisme est un phénomène présent chez quasiment toutes les plantes. Les mécanismes exacts qui interviennent dans sa réalisation sont aujourd'hui encore très mal connus. Cependant, les progrès réalisés au cours des dernières années en génétique permettront sans doute à plus ou moins court terme d'identifier les gènes intervenant dans le gravitropisme, et partant de là, de mieux "décortiquer" les voies de transduction et de transmission du stimulus gravitropique. L'exploration de cette voie de recherche déjà débuté et fournit des résultats intéressants.

D'autre part, la réalisation d'expériences scientifiques au cours des missions spatiales, seul moyen de travailler dans un environnement où la gravité est réellement négligeable, a permis et permettra d'intéressantes découvertes sur le gravitropisme végétal. En effet, il existe des moyens de "mimer" l'absence de pesanteur en laboratoire : la méthode du clinostat par exemple consiste à placer les échantillons sur un tambour en rotation lente de telle sorte que les forces dues à l'action de la gravité s'annulent pour un tour complet du système.

Cependant, les résultats obtenus avec cette méthode ne sont pas toujours exactement les mêmes que ceux obtenus en véritables conditions d'apesanteur.

La liste des abréviations :

ABA : Acide Abscisique.

AIA : L'auxine.

Ca : Calcium.

RE : Réticulum Endoplasmique.

Références Bibliographique

- Berkovich, Y. A., Smolyanina, S. O., Krivobok, N. M., Erokhin, A. N. and Ivanov, V. B. 2005.** Impact of the altered light vector relative to gravity vector on plant growth and development. *Advances in Space Research* 36: 1319–1328. In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.
- Campbell N. et Reece J. (2007)**, les végétaux réagissent à de nombreux stimulus autres que la lumière in : Biologie Dunod, Paris, pp : 876 .
ISBN : 978- 2- 7440- 7223- 9.
- Champagnat R., Ozend p. et Bailland (1969)**, les mouvements des plantes in biologie végétale 3. Masson, Paris .pp : 286, 290.
- Digby, J. and Firn, R. D. 1995.** The gravitropic set-point angle (GSA): the identification of an important developmentally controlled variable governing plant architecture. *Plant, Cell and Environment* 18: 1434-1440. In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.
- Evans, M. L. 1991.** Gravitropism: Interaction of Sensitivity Modulation and Effector Redistribution. *Plant Physiology* 95: 1-5. In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.
- Forest, L., Padilla, F., Martinez, S., Demongeot, J. and San Martin, J. 2006.** Modelling of auxin transport affected by gravity and differential radial growth. *Journal of Theoretical Biology* 241: 241-251. . In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.
- Gorenflot R. (2005)**, la tige in : biologie végétale : les cormophytes, DUNO.
- Grolig, F., Eibel, P., Schimek, C., Schapat, T., Dennison, D. S. and Galland, P. A. 2000.** Interaction between Gravitropism and Phototropism in Sporangiohores of *Phycomyces blakesleeanus*. *Plant physiology* 123: 765-776 D, Paris .pp 15 .ISBN : 210- 0493 – 620. In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.
- Correll, M. J. and Kiss, J. Z. 2002.** Interactions between gravitropism and phototropism in plants. *Journal of Plant Growth Regulation* 21: 89-101.
- Hangarter, R. P. 1997.** Gravity, light and plant form. *Plant, Cell and Environment* 20: 796-800. . In Gaëlle J. 2007. Synthèse bibliographique. In : Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.

Heller R., Esnault R. et Lance C. (1990), les tropismes in : physiologie végétale. Masson, paris. pp : 51, 52, 54. ISBN : 2- 225- 81940- 8.

Heller R., Esnault R. et Lance C. (2000) , les mouvements des végétaux in : physiologie végétale . DUNOD. Paris. Pp : 48, 50, 51, 52. ISBN : 210- 00- 4497 -4.

Hopkins W.G. (2003),les muovements des végétaux l'orientation dans l'espace in physiologie végétale . traduction de la deuxième édition américaine par serge rambour .Révision scientifique de charle-marie evrard , paris .pp :398 ,399 ,400 ,401 ,402 , 403,404,405 , 406 ,407 .ISBN : 2-7445-0089-5.

Hoson, T. 1999. Interaction of gravity with other environmental factors in growth and development: an introduction. *Advances in space research* **23**: 1971-1974. . In Gaelle J.2007.Synthèse biographique. In : Etude des strategies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.

Marouf A. et Reynaud J. (2007) , La botanique de A à Z , DUNO , Paris. pp : 131 . ISBN : 978 - 2 -10050638 - 5.

Meyer S., Reeb C. et Bosdeveix R. (2004) , les relations des végétaux avec leur environnement in : Botanique : Biologie et physiologie végétales Paris . Pp : 305, 306.

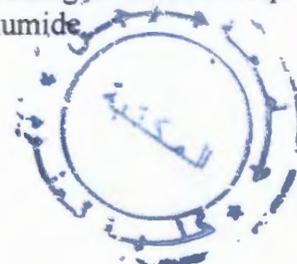
Nultsch W. (1998) , les mouvements in : botanique générale . paris .pp : 541.ISBN : 2- 7445-0022-4 .

Orbovic, V. and Poff, K. L. 1997. Interaction of light and gravitropism with nutation of hypocotyls of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Growth Regulation* **23**: 141–146. In Gaelle J.2007.Synthèse biographique. In : Etude des strategies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.

Paul M. (1995) Effets physiologique des hormones in physiologie végétale II. Paris. pp 59. ISBN : 2-7056-62537.

Raven , Evert et Eichhorn (2007) , les facteurs et croissance des plantes in : biologie végétale . De Boeck paris. pp : 625, 626 .ISBN : 978-2-8041-5020-4. . In Gaelle J.2007.Synthèse biographique. In : Etude des strategies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.

Tarui, Y. and Iino, M. 1999. Gravitropism and phototropism of oat coleoptiles: post-tropic autostraghtening and tissue shrinkage during tropism. *Advances in Space Research* **24**: 743-753. . In Gaelle J.2007.Synthèse biographique. In : Etude des strategies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropicale humide.



المراجع باللغة العربية :

عماد الدين حسين وصفي (1998) . عماد فسيولوجي النبات . المكتبة الأكاديمية . القاهرة . رقم الصفحة : 264 .

هـ . فولار وآخرون . عالم النبات . الموصل . رقم الصفحة : 370 ، 371 .

روبرت م ديفلين . فرانسيس هـ . ويدام (1998) . التأثيرات الفيزيولوجية للاوكسين في : فسيولوجيا النبات . الدار العربية للنشر و التوزيع القاهرة . رقم الصفحة : 623 ، 624 .

محمد وجدي المواح وحسين لعروسي (2000) . النمو و الهرمونات النباتية في : اساسيات علوم النبات . مكتبة المعارف الحديثة الاسكندرية . رقم الصفحة : 340 ، 341 .

Sites d'Internet :

Agnès le franc (1994), le gravitropisme des végétaux [en ligne]. Disponible sur : « www.Gravitropisme.com », 10-04-2008.

Rubinstein J.P. et Prat R. (2005), le gravitropisme [En ligne]. Disponible sur : « www.Mouvements.Com », 08-05-2008.

Jean P. Les tropismes. [En ligne]. Disponible sur : « www.Psychotheque.Ch/cours/motivation.pdf », 20-05-2008.

Devès M. et al (2001), l'action de la pesanteur. [En ligne], disponible sur : « www.Croissance.com », 25-05-2008.

Callot G. (1992). La frutte, la terre, la vie, in : « www.Books.Google.fr ».

Nom et prénom :

- Bouzit Meriem
- Chebbat Louiza

Date de soutenance :

Juin 2008

Titre : Le gravitropisme des végétaux .

Nature du diplôme : Diplôme d'Etude Supérieures (D.E.S)

Option :

Résumé :

A la différence des stimuli auxquels les plantes sont exposées, la pesanteur est omniprésente et invariable. Il n'existe pas de gradient gravitationnel ; la pesanteur ne peut être perçue que par le mouvement de structure cellulaires (les statolithes) qui induisent ensuite une asymétrie qui est traduite en terme de pression.

Dans les racines la perception de la pesanteur est située dans la coiffe de la racine et plus particulièrement dans sa zone centrale, la columelle, qui est formée d'un groupe de cellules sans vacuole. Malgré l'absence de preuves directes, des arguments de poids amènent à penser que les statolithes sont des amyloplastes, des plastides contenant de l'amidon. Le premier élément de transduction qui perçoit la pression exercée par les statolithes et initie la chaîne de transduction du signal n'est pas encore identifié.

Certaines données suggèrent que ce pourrait être le réticulum endoplasmique.

D'après une autre théorie, le récepteur percevant la pression est situé à l'interface de la membrane plasmique et de la paroi cellulaire et répond au poids exercé par l'ensemble du protoplasme. Comme le phototropisme, la réponse à la pesanteur implique une croissance différentielle qui s'explique par une redistribution du transport d'auxine.

Les étapes comprises entre la perception de la pression et la redistribution de l'auxine sont inconnues, mais plusieurs expériences montrent que l'ion calcium joue un rôle important.

Les mots clés : Gravitropisme, statolithes, amyloplaste, auxine .

Summary:

In contrast to the stimuli to which the plants are exposed to gravity is omnipresent and unchanging, there is no gravitational gradient; gravity can be imposed only by the movement of cellular structure (statolithes), which then lead to an asymmetrical which is translated in terms of pressure. In the roots perception of gravity is located in the fairing of the root and more particularly in its central area, columelle, which is formed by a group of cells without vacuole. Despite the absence of direct evidence, arguments led to believe that statolithes are amyloplastes, plastids containing starch. The first element transduction receiving pressure from the statolithes and initiates the chain transduction signal has not yet been identified. Some data suggest that this could be the endoplasmic reticulum. According to another theory, the receiver receiving the pressure is located at the interface of the plasma membrane and the cell wall and meets the weight exerted by the whole protoplasm. As Phototropism, the response to gravity implies differential growth due to a redistribution of transport of auxin. The steps between the perception of pressure and redistribution of auxin are unknown, but several experiments show that the calcium ion plays an important role.

Key words : gravitropism, statolithes, amyloplastes, auxin .

ملخص:

على خلاف المؤثرات التي يتعرض لها النبات الجاذبية وهي ثابتة، حيث أنه لا يوجد تدرج في الجاذبية، في الجذور، التحسس للجاذبية يكون على مستوى La coiffe في منطقتها المركزية La columelle التي تتكون من مجموعة من خلايا عديمة الفجوة، على الرغم من عدم وجود تجارب مباشرة، إلا أنه يعتقد أنه Les statholithes هي عبارة عن صانعات نشوية، أي صانعات تحتوي على النشاء، أول عنصر في عملية الترجمة التي تستقبل ضغط المطبق من طرف Les statholithes وأول سلسلة في هذه العملية ليست محددة إلى حد الآن، بعض المعطيات تفترض بأنه يمكن أن يكون الشبكة الأندوبلازمية، والمستقبل يقع في الجهة الداخلية للشبكة وفي الجدار الخلوي وتستجيب للضغط المطبق بواسطة مجموعة Protoplasme. مثل الأنتحاء الضوئي، النمو الذي يتضح بإعادة توزيع الأوكسين، المراحل المعروفة بين التحسس للضغط (الجاذبية) وإعادة توزيع الأوكسين هي غير معروفة. لكن تجارب كثيرة تبين الدور المهم لأيون الكالسيوم .

الكلمات المفتاحية

الجاذبية، الأوكسين، صانعات نشوية .