

Dans ce dernier cas, elle est à la base de modifications morphogénétiques très complexes connues sous le nom de xéromorphoses. Les xérophytes ont une surface foliaire réduite, une cuticule épaisse, des cellules petites et à membrane épaisse, beaucoup de tissus mécaniques, des systèmes racinaires très développés, une tendance à la spinosité ou à la succulence. Les stomates, nombreux, sont souvent bien protégés (chambres sous-stomatiques, cryptes pilifères, etc.).

Les plantes immergées ont leurs caractères propres : faible développement ou absence des racines, tissus mécaniques et vasculaires peu différenciés, parois cellulaires fines, feuilles minces et souvent réduites aux nervures, stomates malformés ou absents, abondance des méats ou lacunes aérifères.

b) Les stimulations mécaniques : Si elles sont unilatérales, elles peuvent conduire à une dorsiventralité physiologique et à des mouvements (thigmotropisme, thigmonastie, etc.).

Retenons aussi que, par des chocs répétés, on a pu combattre un étiolement partiel, donc mimer l'influence de la lumière, et ceci sur des organes aussi différents que le carpophore d'un Coprin ou la tige d'une Sensitive (*Mimosa pudica*) (Figure 11).

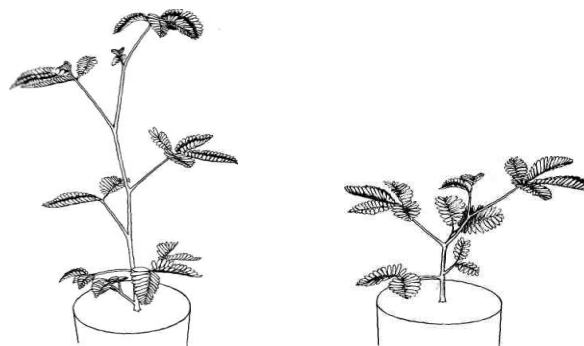


Figure 11. Plantes de *Mimosa pudica* développées en lumière peu intense

L'individu de droite a subi de multiples stimulations mécaniques (14 par jour pendant 7 semaines). Il est beaucoup moins étioilé que celui de gauche qui n'a jamais été stimulé

c) Les tensions : Enfin elles provoquent des réactions anatomiques intéressantes. Après avoir exercé une traction pendant deux jours sur des plantules de Soleil et des pétioles, à l'aide de poids (150g) suspendus à leur extrémité. On a observé que la résistance des organes à la traction avait plus que doublé, que les parois cellulaires s'étaient épaissies et que le collenchyme avait augmenté.

Dans la nature, il arrive qu'une racine soit coincée entre deux obstacles du sol (Roches, autres racines, etc.). Dans la zone sous tension, les membranes cellulaires sont toujours beaucoup plus épaisses.

4. L'état reproducteur

4.1. Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur

Bien que programmée pour fleurir et produire les graines qui assureront sa pérennité une Angiosperme ne fleurira que si un certain nombre de conditions favorables sont rencontrées, et parfois même successivement réalisées. Dans le cas contraire, la formation des fleurs n'aura pas lieu, soit parce que le passage à l'état reproducteur ne s'effectue pas (la plante demeure végétative), soit parce que, après un début de réalisation qui interrompt l'état végétatif (et notamment la production de feuilles et de rameaux), les ébauches florales ne peuvent se former ou se développer. Il y a à cela plusieurs raisons

- Alors que certaines plantes différencient parfois des ébauches florales dès les premières phases de la germination, au stade plantule (plantes néoténiques), d'autres exigent pour fleurir d'avoir atteint un certain degré de développement, dit maturité de floraison.
- Il est également nécessaire que l'état trophique de la plante soit satisfaisant, et notamment son alimentation hydrique, minérale et carbonée. Mais à l'inverse, une alimentation trop riche favorise le développement végétatif au détriment de la floraison.
- Ces conditions réalisées, les facteurs liés à l'environnement, et perçus par les différentes parties de la plante, pourront agir : ce sont notamment les températures basses (vernalisation) ou les alternances de températures basses et élevées (thermopériodisme), la lumière (photopériodisme).

4.2. Les différentes étapes du passage à l'état reproducteur

L'acquisition de l'état reproducteur comporte une suite de processus où l'on peut distinguer plusieurs étapes, dont les limites sont au demeurant imprécises et qui peuvent se chevaucher plus ou moins. On peut les répartir en deux phases principales

- La première phase, que l'on peut désigner sous le terme évocateur de virage floral, porte essentiellement sur le changement d'orientation du méristème. Elle comporte deux étapes :
 - l'**induction florale** (induction, du latin *inducere*, diriger), où certains organes de la plante, sous l'effet de stimulus extérieurs, envoient au méristème un message, le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur ;
 - l'**évocation florale** (évocation, du latin *evocare*, faire venir), où le méristème se réorganise en fonction de ce programme, en procédant à des mitoses dans des secteurs appropriés.
- La deuxième phase assure la morphogénèse florale, réalisée en deux temps :
 - l'**initiation florale**, où se différencient les ébauches des pièces florales; à ce stade le bourgeon végétatif est devenu bourgeon à fleur;
 - la **floraison** proprement dite, avec développement des pièces florales, débourrement des bourgeons et enfin épanouissement de la fleur.

Voyons plus en détail les caractéristiques de ces étapes.

- L'**induction florale**, étape préparatoire, plus ou moins longue (elle peut s'étendre sur des mois), est d'origine multifactorielle. Toutes les plantes, à des degrés divers, y sont plus ou moins soumises. D'une manière générale, l'action de la température lorsqu'elle est nécessaire, doit précéder celle de la lumière, qui est souvent le facteur le plus important de la mise à fleur.

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

La nature du signal de floraison est aujourd'hui encore inconnue. Le fait qu'il soit inductible, plus ou moins quantifiable, et transmissible d'une plante ou d'un organe induit à un individu non induit, fait pendant longtemps assimiler à une sorte d'hormone de floraison (florigène).

L'hypothèse d'un signal de nature purement hormonale est maintenant abandonnée devant l'impossibilité d'isoler une telle substance et la complexité du message.

- **L'évocation florale** (terme introduit par Evans en 1969) consiste en une réorganisation de l'architecture de l'apex, préparatoire à la différenciation des ébauches. Cette évolution n'est pas décelable à l'œil nu : on ne peut la caractériser qu'au niveau microscopique ou biochimique, par des changements de morphologie ou de composition cellulaires. On observe ainsi une accélération du métabolisme énergétique, sous l'influence d'un afflux de substrats (saccharose notamment), une augmentation de l'activité mitochondriale ainsi que de la synthèse de RNA, de protéines nouvelles, de polyamines, etc.).

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

- **L'initiation florale**, première étape de la morphogénèse florale, succède à l'évocation florale. On peut considérer que celle-ci est achevée (parfois depuis longtemps) lorsque le méristème, d'aspect végétatif jusqu'alors, commence à manifester les premiers signes visibles de changements morphologiques, qui peu à peu vont lui donner l'aspect d'un méristème préfloral ou, dans le cas d'une inflorescence, d'un méristème inflorescentiel.

Dans le cas d'une fleur unique terminale, les diverses pièces florales (sépalles, pétales, étamines, carpelles) sont initiées progressivement à la surface du méristème préfloral. Dans le cas d'une inflorescence, le méristème inflorescentiel porte des méristèmes floraux, eux-mêmes initiateurs de pièces florales.

Enfin intervient la dernière étape, qui correspond à la floraison, au sens ordinaire du terme. Elle consiste dans le développement des ébauches florales précédemment édifiées : différenciation de tissus particuliers, notamment dans les carpelles et les étamines, où va avoir lieu la méiose et la formation des gamètes, croissance des diverses pièces florales à l'intérieur du bouton floral, et finalement épanouissement des fleurs.

Toutes ces étapes, depuis la réception du signal de floraison sont sous le contrôle de gènes, inexprimés jusqu'ici, les gènes d'identité florale (ou inflorescentielle).

En réponse au signal, ces gènes vont être activés et réguler (induire, réprimer, moduler) l'activité d'autres gènes, pour interrompre le programme de développement végétatif et initier le programme de développement floral.

4.3. Réorganisation du méristème caulinaire

Ainsi, la mise à fleur engage le méristème caulinaire dans une voie nouvelle : sa structure et son fonctionnement changent. Nous avons vu qu'une caractéristique de l'anneau initial est d'être restauré régulièrement après chaque initiation foliaire, d'où une organogenèse illimitée des tiges feuillées (Figure 11).

Au contraire, la construction florale utilise la totalité du méristème résiduel. Aucune restauration n'étant plus assurée, l'évolution est maintenant limitée. À « l'embryogenèse végétative indéfinie » s'oppose ainsi « l'embryogenèse reproductrice définie ». La disparition du rythme plastochronique et la mise en place de phase préflorale d'un matériel cellulaire disponible expliquent la rapidité généralement constatée de l'initiation des pièces florales. Les ébauches de sépales constituant le calice apparaissent les premiers. La corolle se différencie ensuite avec soulèvement, successif ou simultané, des primordiums de pétales. Sépales et pétales forment le périanthe, stérile et protecteur de la fleur.

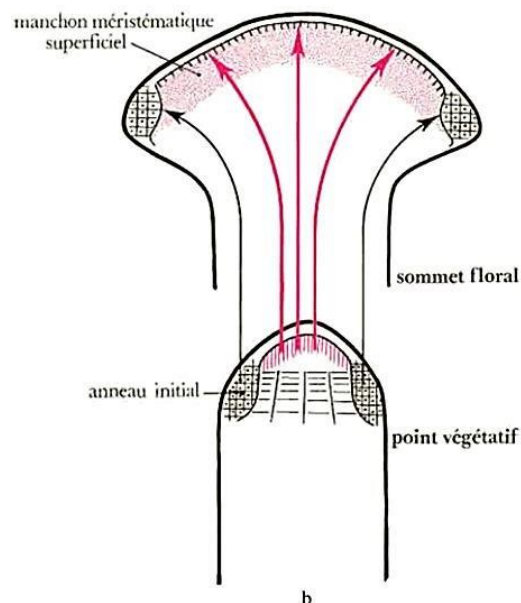


Figure 11. La phase préflorale au niveau de méristème apical caulinaire.

Leur structure rappelle encore beaucoup celle d'une feuille quoique la fonction assimilatrice y soit réduite ou nulle. Les ébauches d'étamines, constituant l'androcée, se soulèvent ensuite. Au centre, les carpelles formant le gynécée ou pistil sont habituellement les derniers formés des organes floraux. (Figure 11)

Au moment où l'activité végétative d'un apex caulinaire s'achève avec la formation des dernières ébauches foliaires, le méristème terminal *modifie sa forme et ses dimensions.*

L'apex devient généralement plus saillant et plus bombé. Cette dilatation de l'apex amorce la formation du réceptacle floral.

L'extension des proliférations cellulaires à tout l'ensemble de l'apex, y compris le méristème d'attente qui jusqu'alors était une zone relativement inerte. Cette multiplication des cellules n'est pas en rapport dans l'immédiat avec une activité organogénétique ; elle accroît seulement la masse de tissus méristématiques à partir desquels se formera la fleur.

La différenciation dans l'apex transformé de 2 territoires cytologiquement distincts :

- Un manchon, qui est une nappe de tissus méristématiques, actifs, occupant toute la surface de l'apex. Ce manchon est formé, en partie par l'ancien anneau initial, qui en constitue donc les flancs, et pour une autre partie par l'ancien méristème d'attente, activé, qui en forme la région sommitale. Ce manchon méristématique sera à l'origine de toutes les pièces florales.
- Un socle parenchymateux, couvert par le manchon méristématique, et qui prolonge en se dilatant la moelle de la tige. Ce socle constitue le parenchyme médullaire du réceptacle floral.

A ces changements dans la taille et la forme, sont associées 2 séries de modifications structurales importantes

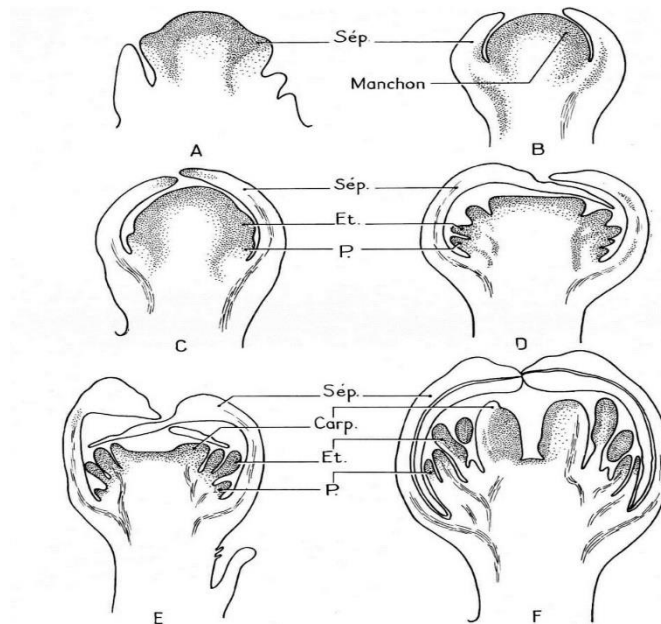


Figure 12. Développement de la fleur du *Papaver somniferum* (coupes longitudinales)

A : formation des sepales ; B : formation du manchon ; C et D : formation des étamines ; E et F : formation des carpelles. *Carp.*, carpelle ; *Et.*, étamine ; *P.*, pétale ; *Sép.*, sépale.

4.4. Contrôle génétique de l'état floral

Lorsqu'on observe les fleurs dans la nature, ce qui frappe le plus est sans doute la très grande diversité des formes, des couleurs et des parfums de ces structures. Pourtant les progrès des 20 dernières années dans le domaine de la génétique moléculaire montrent que, derrière cette diversité apparente, se cache un mécanisme moléculaire conservé qui régit la formation des fleurs sans doute chez la majorité des angiospermes.

La découverte de ce mécanisme a débuté par l'étude de mutants de mufliers (*Antirrhinum majus*), d'*A. thaliana* ou encore du pétunia (*Pétunia hybrida*) dont les organes floraux ne se développent pas normalement : ils présentent des défauts d'identité, comme des pétales remplacés par des sépales ou des étamines remplacées par des carpelles. Ces modifications sont appelées conversions homéotiques comme celles qui affectent l'identité des membres de la drosophile. Ils ont constaté que les défauts affectaient toujours deux couronnes adjacentes. Se basant sur la caractérisation de doubles mutants combinant différents défauts, ils ont proposé un modèle génétique prédisant l'existence de trois activités dont les combinaisons permettraient la génération des quatre types d'organes. Les postulats de ce modèle sont les suivants (Figure 24)

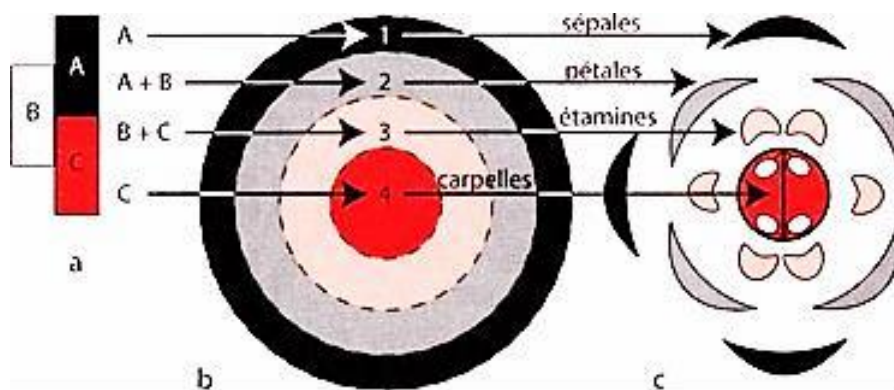
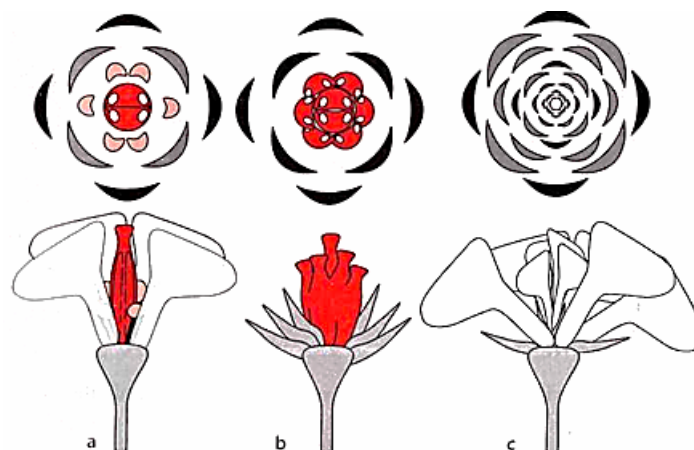


Figure 13. Intervention des activités A, B et C pour la détermination morphologique et fonctionnelle des quatre verticilles de la fleur.

- (a) Activités A, B et C.
- (b) Schéma des 4 verticilles potentiels,
- (c) Détermination des 4 verticilles d'une fleur de crucifères

- Il existe trois activités appelées A, B et C réparties sur deux verticilles adjacents. A dans les verticilles périphériques 1 et 2, C au centre dans les verticilles 3 et 4 et B dans les verticilles 2 et 3 ;
- C'est la combinaison de ces activités qui déterminent la nature de l'organe : A seul est responsable de la formation de sépales, A + B de pétales, B + C d'étamines et C seul de carpelles ;
- Il existe un antagonisme entre les activités A et C de telle sorte que lorsqu'une des fonctions est perdue, le territoire est envahi par l'autre ;
- L'activité C contrôle également la croissance déterminée (finie) du méristème floral. Ainsi lorsqu'elle est perdue, le centre de la fleur est remplacé par une nouvelle fleur (emboîtement « infini »).

Ce modèle rend compte de la plupart des phénotypes observés chez les mutants homéotiques floraux. Les différents gènes responsables des activités A, B et C ont été identifiés chez le muflier (*Antirrhinum majus*) et *A. thaliana*. À une exception près, tous ces gènes sont régulés au niveau transcriptionnel : leurs ARN messagers ne sont présents que dans les verticilles prédits par le **modèle ABC**. Ils codent des facteurs de transcription dits à boîte MADS d'après le nom des quatre membres fondateurs de cette famille (*MCM1* de la levure, *AGAMOUS* d'*A. thaliana*, *DEFICIENS* du muflier et *SRF* de l'homme). La manipulation de l'expression de ces gènes a confirmé très largement le modèle ABC et permet de changer à dessein l'identité de n'importe quelle couronne (Figure 14).



(a) Sauvage, (b) Mutant b-apetala 3, perte de l'activité B.
(c) Mutant c-agamous, perte de l'activité C.

Figure 14. Mutants de développement floral chez *A. thaliana*.

La mutation simultanée de gènes des trois classes (mutant abc-) conduit à la formation de fleurs ne possédant que des feuilles pour organes mais disposées en verticilles. Dans son ouvrage sur la métamorphose des plantes, Goethe, le philosophe et naturaliste allemand, avait proposé au XIX^e siècle que feuilles et organes floraux soient bâtis sur la même base. Le triple mutant abc- est venu confirmer cette hypothèse deux siècles après la prédiction. Par contre, l'expression ectopique des gènes ABC dans la feuille ne suffit pas à la convertir en organe floral. Pour réussir

Cette transformation, il faut ajouter l'expression d'un quatrième type de gène appelé gène de classe E (l'activité D jouant un rôle dans la formation des ovules) et découvert au début des années 2000. Il existe 4 gènes de classe E chez *A. thaliana* (*SEPALLATA* 1 à 4) appartenant à la même famille de facteurs de transcription à boîte MADS. Le modèle ABC a été intégré dans le modèle ABCE et l'identité des organes floraux est maintenant déterminée par la combinaison de ces quatre activités. Au plan biochimique, cette combinaison se traduit par la formation de complexes tétramériques de facteurs de transcription. L'expression ectopique de ces activités dans une feuille suffit à transformer la feuille en pétale ou en étamine.

CHAPITRE 3.

LE CONCEPT D'ARCHITECTURE DES VEGETAUX

1. Modes de croissance et de ramification

Les tiges se ramifient selon deux modes principaux

- Dans le cas des monopodes, le bourgeon terminal assure, d'une année à l'autre, la croissance en longueur de l'axe principal ; les bourgeons axillaires généralement inhibés la première année (dominance apicale) sont à l'origine, la deuxième année, de rameaux latéraux qui se comportent comme la tige principale du point de vue de la croissance en longueur. Le Hêtre et l'Érable sont des exemples d'arbres à croissance monopodiale (Figure 15).
- Dans le cas d'un sympode, le bourgeon terminal meurt à la fin de la première année de végétation; il est remplacé l'année suivante par le (ou les) bourgeon (s) axillaire (s) placé (s) en position la plus haute (Figure 15 et 16).

Contrairement au monopode, la croissance sympodiale passe donc nécessairement par la réalisation d'une ramification latérale ; le ou les rameaux issus du développement du ou des bourgeons axillaires-relais présentent une direction orthotrope (géotropisme négatif) qui assure la croissance en hauteur de l'individu.

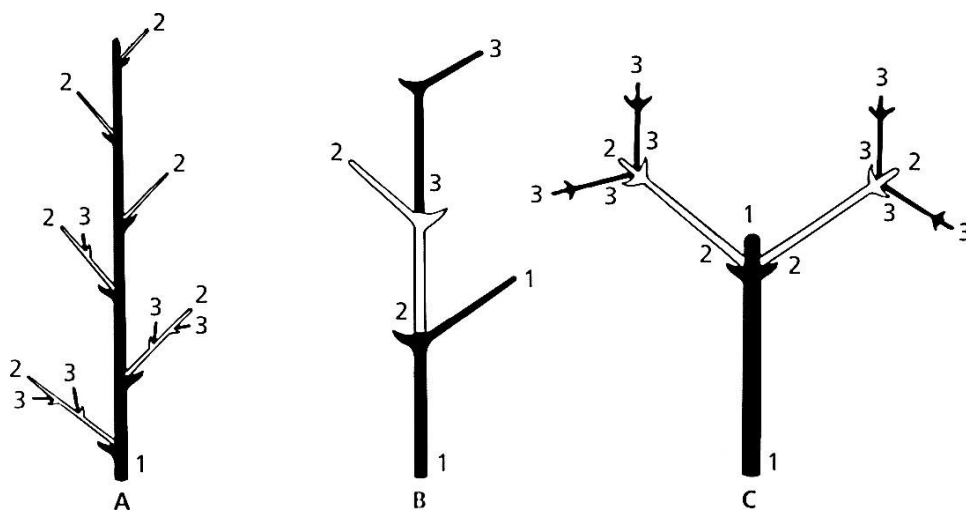


Figure 15. Ramification latérale.

A. monopodiale; **B.** sympodiale monochasiale; **C.** sympodiale dichasiale. Les chiffres indiquent l'ordre d'apparition des axes

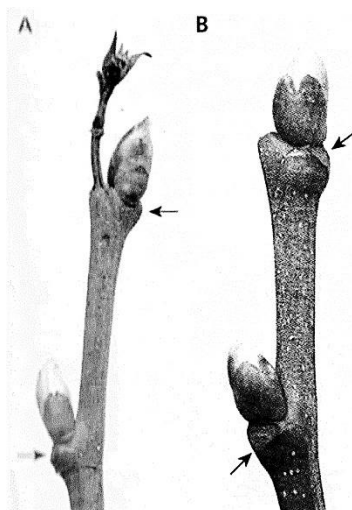


Figure 16. Ramification sympodiale mono- chasiale.

A, à l'automne, la partie distale d'un rameau de l'année, son bourgeon terminal et un bourgeon latéral dégénèrent ;

B, un bourgeon latéral s'est redressé et est maintenant en position terminale. Il est flanqué de deux cicatrices : à gauche, celle résultant de la chute du sommet desséché du rameau et, à droite, celle de la feuille tombée à l'aisselle de laquelle ce bourgeon se trouvait à l'origine en position latérale (les flèches indiquent les cicatrices foliaires).

2. Concepts et modèles en architecture des plantes

L'architecture d'un arbre : Exemple de la croissance du platane (*Platanus* sp., Platanacées).

Dans les premières années, le platane développe un tronc (axe primaire A1) à croissance verticale ou orthotrope. Très rapidement, des branches (axes secondaires A2) à croissance horizontale ou plagiotrope divergent du tronc, de manière alterne. Elles se ramifient elles-mêmes en axes A3, A4, A5 (Figure 17). Comme chez l'érable, le méristème apical de chaque axe meurt après un à trois ans. La croissance monopodiale cesse, mais l'allongement de chaque axe reste possible à partir du méristème d'un bourgeon axillaire sub-apical. La croissance devient sympodiale. À ce stade, le platane présente une certaine stabilité architecturale (Figure 27A et 28A). Il n'y a pas de différenciation d'axes d'ordre supérieur, et les axes les plus courts, A4 et A5, se spécialisent dans la reproduction. Il se met donc en place de façon très précise un ensemble d'axes possédant des caractères propres de croissance, de longueur et de fonction. Cet ensemble constitue l'unité architecturale, motif de base de la construction de l'arbre.

L'arbre plus âgé comporte un tronc (A1) dont les axes A2 basaux se sont élagués naturellement. À son sommet, il porte deux ou trois branches maîtresses, de type A1, qui divergent, formant une fourche (Figure 28B,C). Chaque nouvel axe forme des axes d'ordre supérieur A2 à A5. L'arbre se construit donc à partir de répétitions de l'unité architecturale, ou réitérations.

Enfin, l'arbre vieillit et le poids des années lui pèse, au sens propre, malgré la rigidité de son matériau : sa propre charge, après de multiples réitérations, entraîne une ouverture de la cime, ou affaissement de cime (Figure 28D). Des pousses, encore appelées rejets, de plus en plus petites, de type A3 et A4, se différencient sur les axes A2 et exploitent le volume du houppier. Ces rejets augmentent l'abondance des fleurs puis des fruits

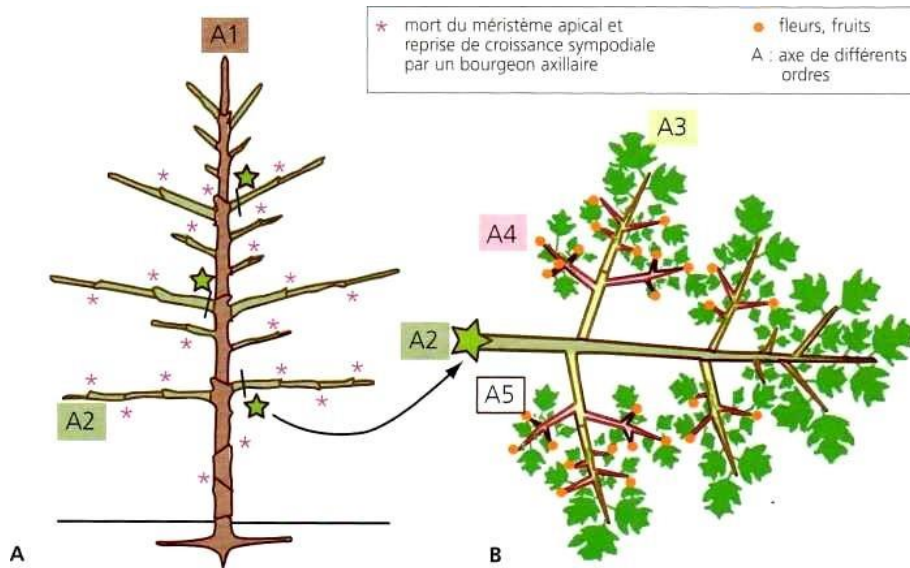


Figure 17. Hiérarchie des axes de l'unité architecturale du platane (*Platanus sp.* Platanacées)

A. La croissance orthotrope de l'axe A1 construit le tronc ; des ramifications A2 se mettent en place selon une croissance sympodiale. B. Détail des axes plagiotropes A2 à A5 (d'après Caraglio, 1997).

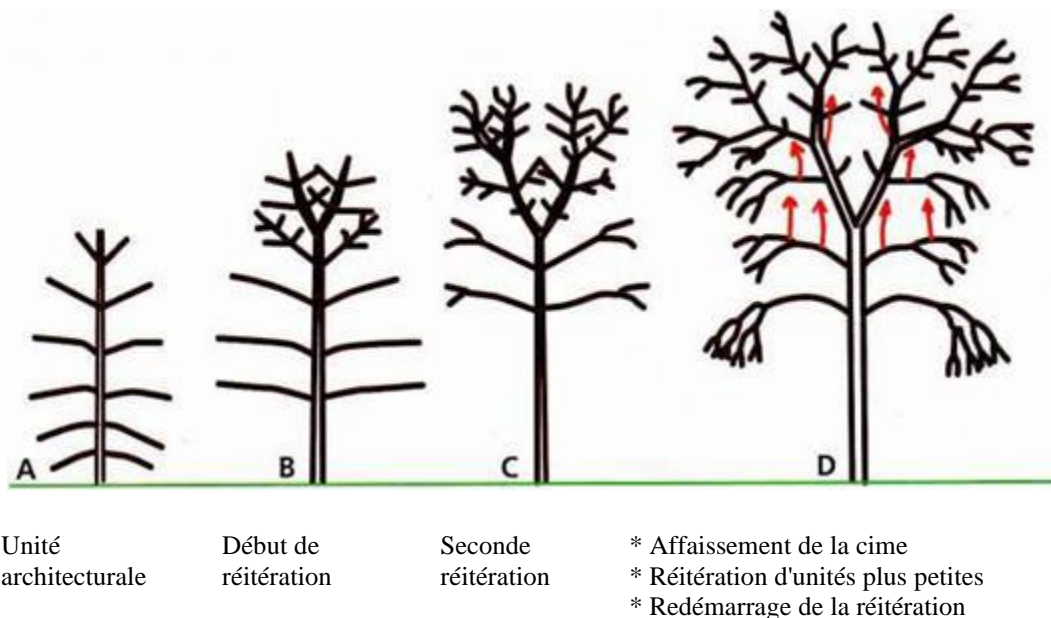
La construction d'un arbre dépend de quatre propriétés de l'unité architecturale (Figure 29) :

- a) La croissance des axes est rythmique ou continue. Chez la majorité des espèces, dont les arbres des milieux tempérés, la croissance est rythmique. L'unité de croissance représente la portion d'axe qui s'est développé pendant une période ininterrompue de croissance (Figure 29). Elle correspond généralement à la pousse annuelle. Chez certaines espèces (pin), plusieurs unités de croissance peuvent se succéder au cours de l'année : la croissance est polycyclique. Dans de rares cas, comme celui d'arbres de la mangrove (*Rhizophora mangle*), la croissance est continue.
- b) La ramification des axes est définie ou non, c'est-à-dire sympodiale ou monopodiale.
- c) La spécialisation des axes. En général, les axes orthotropes forment le squelette porteur de l'arbre et explorent l'espace vertical ; certaines branches horizontales explorent le volume autour des axes verticaux, ce sont souvent des

axes aux entre-nœuds longs et aux feuilles éparses. D'autres branches, beaucoup plus courtes, ont un rôle trophique (les entrenœuds courts génèrent un feuillage fourni) ou reproducteurs. Ces spécialisations se traduisent par la variation de la durée, de la vitesse et de l'orientation de la croissance.

- d) La mise en place des organes reproducteurs s'effectue, soit à l'extrémité des tiges, stoppant tout allongement à partir du méristème apical, soit latéralement autorisant une croissance monopodiale.

Les trois premières propriétés caractérisent aussi les racines qui occupent, dans le sol, un volume au moins aussi grand que celui de l'appareil aérien.



sur les unités déjà en place

Figure 18. Les étapes de la construction d'un platane

■ L'unité architecturale diffère selon les espèces, mais le nombre d'axes n'excède jamais six (Figures 17 et 19). Ce caractère est génétiquement déterminé. Les arbres sont donc des organismes modulaires comportant plusieurs niveaux d'organisation dont les principaux sont : le phytomère, l'axe, l'unité architecturale, et enfin l'organisme entier (Figure 29). Ces niveaux d'organisation dérivent progressivement les uns des autres à partir de la répétition de trois mécanismes : la croissance, la ramification et la réitération.

- La réitération des unités architecturales confère son port définitif à chaque espèce d'arbre

Oldeman (1972) a défini la réitération comme le mécanisme de répétition d'une unité architecturale, dont la première est issue d'une graine (Figure 18). Outre cette réitération naturelle, existe une réitération traumatique qui permet la construction d'unités architecturales à partir d'un tronc couché, par exemple. En un sens, grâce à la réitération, un arbre est potentiellement immortel, puisque, même à terre, il peut se reconstruire.

- Les modèles architecturaux

« Un végétal est un polypier couvert de ses polypes ; ce n'est pas un être simple mais un être collectif, une association d'individus tous parents, tous étroitement unis, s'entraînant les uns les autres et travaillant à la prospérité de l'ensemble ». Cette citation n'est pas due à un éminent botaniste du XX^e siècle, mais au naturaliste Jean- Henri Fabre, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, plus connu pour ses travaux entomologiques. Darwin avait également formulé cette conception de la plante. Pourquoi ne nous est-elle pas familière

? Tout simplement parce qu'elle fut presque ignorée jusqu'aux travaux d'Oldeman et Hallé, dans les années soixante-dix/quatre-vingt, sur la modélisation de l'architecture des arbres de la forêt guyanaise. Hallé discute d'ailleurs cette idée d'arbre-colonie, qui pose la question de l'individu végétal, pour laquelle nous vous renvoyons au chapitre 8. Bien que l'on puisse imaginer une infinité de variations à partir des processus présentés ci-dessus, seulement vingt-trois modèles d'architecture ont été mis en évidence dans des conditions écologiques stables. Chaque modèle porte le nom d'un botaniste. Ces modèles ne sont pas liés à la phylogénie : des arbres apparentés peuvent se développer selon des modèles différents et à l'inverse, des arbres non apparentés peuvent posséder le même modèle. Il s'agit de convergences (Figure 30).

- Les travaux actuels portent sur la modélisation en 3D de l'architecture de l'arbre pour simuler son développement et dégager les rôles des facteurs endogènes et exogènes. D'autres travaux portent sur la biomécanique de l'arbre pour mieux comprendre la relation entre l'architecture et les contraintes fonctionnelles (flux de sève, support de son propre poids, etc.).

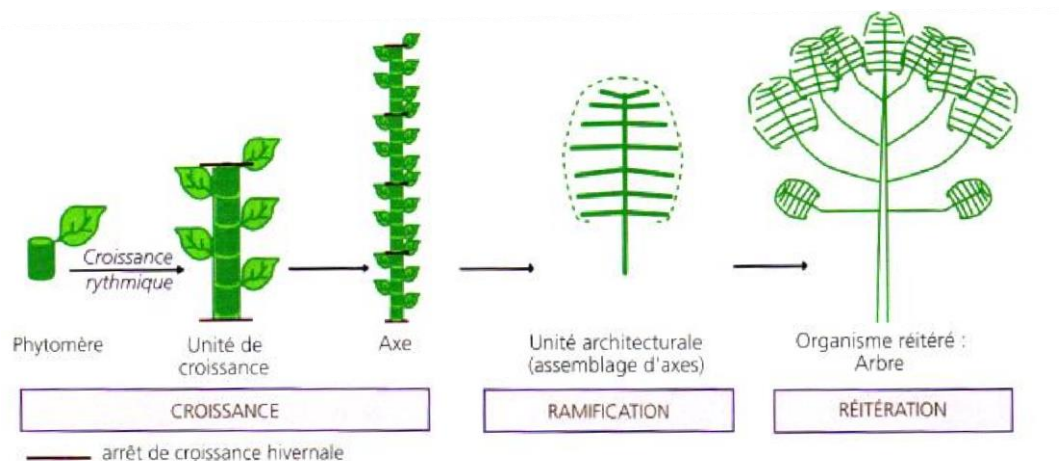


Figure 19. Les niveaux d'organisation des arbres et les processus de leur construction

Le méristème caulinaire élabore les phytomères dont la succession forme la tige feuillée (axe), à l'origine de l'unité architecturale (d'après Barthélémy et Caraglio, 2007, *Ann. Bot.*, p. 1-33, simplifié).

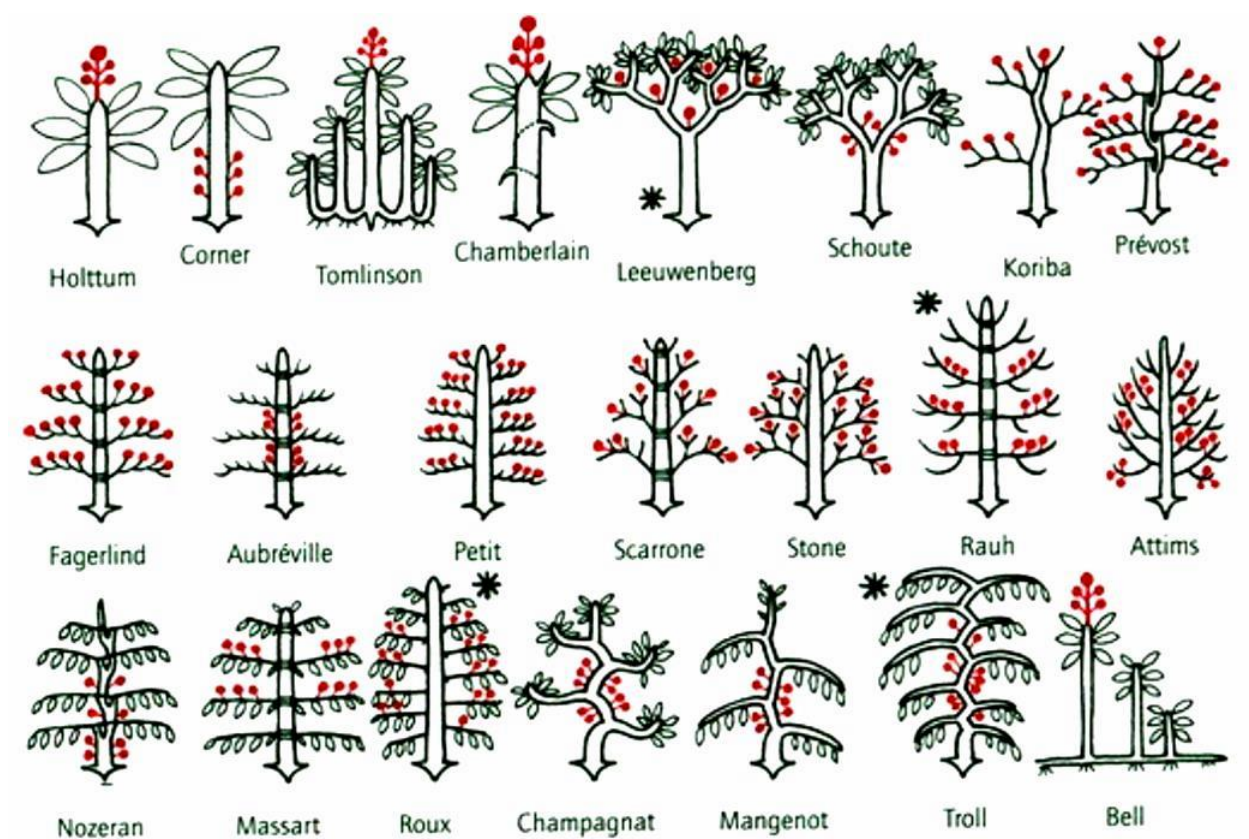


Figure 20. Les 22 modèles architecturaux définis par Francis Hallé. En rouge, la sexualité. Les astérisques désignent les modèles les plus courants.

CHAPITRE 4.

SENESCENCE ET ABSCISSION

La sénescence est la phase ultime du développement végétatif et reproducteur qui précède la mort du végétal.

1. Les manifestations de la sénescence

À partir d'un certain âge, la croissance, le métabolisme, le pouvoir de régénération et de multiplication végétative du végétal s'atténuent. Ce ralentissement des processus vitaux, ou vieillissement, aboutit à la sénescence puis à la mort. Il est d'autant plus rapide que l'affaiblissement du végétal le rend plus sensible aux attaques des agents pathogènes. Chez les végétaux annuels, la mort du végétal est prévisible après sa fructification. Son déterminisme est codé par le génome, même si les facteurs externes peuvent intervenir indirectement. Chez les végétaux pérennes comme les arbres, la sénescence de tout l'individu est difficile à prévoir. Chaque espèce est dotée d'une longévité qui lui est propre, qui fait partie de son patrimoine génétique.

La sénescence d'un végétal implique la mort cellulaire programmée (apoptose) à une grande échelle. L'apoptose est un suicide cellulaire, c'est-à-dire un désassemblage cellulaire organisé qui s'achève par la perte d'intégrité de la membrane plasmique. Les matériaux cellulaires sont recyclés, utilisés pour d'autres tissus ou organes. La mort cellulaire est en relation avec l'accumulation d'espèces réactives d'oxygène (peroxyde d'oxygène H_2O_2 , ion superoxyde O_2^-) dans les cellules sénescents. Ces composés altèrent les membranes, les enzymes et les acides nucléiques. Il existe aussi un contrôle phytohormonal de la sénescence : l'acide abscissique et l'éthylène la stimulent contrairement aux cytokinines.

La sénescence d'un végétal est difficile à définir, car un végétal est constitué de tissus juvéniles juste dérivés des méristèmes et de tissus âgés, différenciés, parfois morts. La sénescence des différents tissus et organes est asynchrone. Notons qu'un végétal peut continuer sa croissance tout en portant des organes morts (branche, par exemple), mais il meurt quand les pertes d'organes dépassent un seuil critique.

2. Abscission

On désigne par abscission (du latin *abscissus*, séparé) la chute des feuilles, des fleurs ou des fruits, causée par la rupture des pétioles ou des pédoncules. La chute des fleurs est accidentelle ; celle des fruits peut jouer un rôle appréciable dans la dissémination des graines. Mais c'est surtout la chute des feuilles qui constitue une étape physiologique importante dans la vie de beaucoup d'espèces pérennes (adaptation à la mauvaise saison, renouvellement de l'appareil photosynthétique, élimination de déchets, etc.).

En dehors de situations pathologiques (attaques parasitaires) ou, de stress (sécheresse excessive, gel), c'est un phénomène normal qui se produit périodiquement.

L'abscission résulte de l'évolution d'une couche de cellules, dite zone d'abscission, constituée de quelques assises de cellules à paroi mince, située à la base du pétiole ou du pédoncule, et perpendiculaire à leur axe.

On a cru à une certaine époque que l'acide abscissique était l'inducteur de l'abscission, d'où son nom ; il semble maintenant établi qu'il ne fait qu'accélérer le processus, mais ne le déclenche pas. Ses effets sont inconstants, et par exemple il ne cause l'abscission des feuilles chez l'Oranger ou l'Olivier qu'en saison sèche.

Par ailleurs, on avait constaté que l'auxine appliquée à l'extrémité d'un pétiole privé de son limbe inhibe le développement de la zone d'abscission. D'où l'hypothèse que la chute des feuilles serait due à une baisse de leur teneur en auxine sous l'effet de leur vieillissement ou des conditions extérieures.

Un tel processus joue sans doute pour une part. Mais il semble insuffisant pour expliquer le développement rapide de l'abscission. D'autant plus que l'action de l'auxine apparaît moins simple qu'on aurait pu le croire au premier abord : l'effet inhibiteur, très

marqué si les feuilles sont jeunes, décroît avec l'âge (à doses d'auxine égales) ; de même une application prolongée d'auxine (au-delà de 6 h) non seulement n'est plus inhibitrice, mais au contraire accélère l'abscission.

En fait, il ne fait plus aucun doute aujourd'hui que c'est l'éthylène qui est en cause dans le mécanisme de l'abscission, maintenant bien élucidé.

Ce mécanisme est le suivant. Au fur et à mesure que la feuille (par exemple) vieillit, les cellules du pétiole situées au-dessus de la zone d'abscission (fig. 4-1 et 4.2), du côté du limbe produisent de plus en plus d'éthylène, qui diffuse dans la zone d'abscission. Cet éthylène induit chez les cellules de cette zone, sur 2 ou 3 assises, un grandissement cellulaire isodiamétrique, et, par le biais d'une stimulation de la transcription, la néosynthèse d'enzymes hydrolytiques, cellulases et pectinases en particulier.

La destruction des parois par ces enzymes, jointe aux forces de cisaillement créées par le grandissement des cellules, va conduire à la désorganisation de la zone, et la feuille ne sera plus retenue que par les faisceaux conducteurs, qui se rompent au moindre coup de vent.

L'abscission est considérée de plus en plus comme l'une des résultantes d'un processus plus général : la sénescence des feuilles et la production d'éthylène qu'elle entraîne. La chute des feuilles est favorisée par les facteurs qui hâtent la sénescence : sécheresse, raccourcissement de la photopériode (arbres à feuilles caduques), compétition trophique entre organes aux dépens des plus âgés (plantes herbacées, plantes à rhizome ou à bulbe), etc.

Les effets de l'auxine mentionnés plus haut s'expliquent aisément. Si l'auxine généralement freine la chute des feuilles, c'est parce qu'elle agit en antagoniste de l'éthylène, en diminuant la sensibilité des tissus à son égard. Si par contre des applications prolongées d'auxine favorisent la chute des feuilles, c'est parce qu'elles stimulent la production d'éthylène