

Études génétique et moléculaire de la rhizogenèse adventive : possibilités de modifier le développement des racines *via* la transformation génétique ; enjeux scientifiques et agronomiques

Genetic and molecular studies of adventitious rhizogenesis : possibilities of modifying root development through genetic transformation ; scientific and agricultural challenges

C. JAY-ALLEMAND, C. BRETON, D. CORNU

INRA, UR Amélioration, Génétique, Physiologie Forestières,
Avenue de la Pomme de Pin, BP 20619, Ardon 45166 Olivet Cedex
Tél : 02 38 41 78 00 • Fax : 02 38 41 78 79 • Email : jay@orleans.inra.fr

Résumé : La rhizogenèse est un processus de morphogenèse complexe qui met en jeu de très nombreux facteurs. Si les aspects anatomiques, physiologiques, biochimiques, ... ont été abondamment étudiés, l'identification des gènes impliqués en est à ses tous premiers débuts. Dans un premier temps, cet article traite du contrôle génétique de la rhizogenèse chez le peuplier marqué par une héritabilité élevée et l'identification d'un QTL¹ lié à l'enracinement. Dans un deuxième temps, les premiers gènes connus pouvant être impliqués dans l'initiation de racines adventives sont présentés en liaison avec le développement des biotechnologies, incluant la transgénèse dans le but de modifier les caractéristiques qualitatives et quantitatives de cet enracinement.

Mots clés : racine adventive, rhizogenèse, gène, contrôle génétique, transformation génétique

Abstract : *Rhizogenesis is a complex process involving many factors. The anatomical, physiological, biochemical aspects of root initiation have been studied for several decades already, whereas genetic and molecular approaches of such a process have been developed more recently. In the first part of this paper, a study on poplar is presented, showing that rhizogenesis is under a strong genetic control with a high heritability and that a relevant QTL has been identified. In the second part, the first putative genes which might play a role in root initiation are presented. In addition, interesting results show how these genes could be used through the techniques of gene transfer in order to improve the number of roots and the quality of the root system.*

Keywords : *adventitious root, rhizogenesis, gene, genetic control, genetic transformation*

¹ QTL : Qualitative Trait Loci : locus à effet qualitatif

1 Introduction

La formation de nouvelles racines à la base d'une bouture ou d'un pétiole est un processus complexe marqué par plusieurs étapes : "induction, initiation, et développement". Si l'origine cellulaire des racines adventives est plutôt bien connue (Chriqui, 1985), les processus conduisant à la néoformation d'un méristème racinaire à partir d'une structure de tige sont encore mal élucidés, alors que ceux conduisant à la formation des racines primaires et latérales sont à présent décrits avec beaucoup de précisions chez *Arabidopsis thaliana* (Scheres *et al.*, 1996). Cependant, même chez l'arabette, ce processus complexe reste mal caractérisé au niveau moléculaire (Haissig *et al.*, 1992). Peu de gènes associés à la rhizogenèse sont aujourd'hui identifiés. De nombreux travaux montrent que les capacités d'enracinement varient fortement entre espèces et entre individus appartenant à une même espèce (Jay-Allemand *et al.*, 1989). De plus, le déterminisme génétique de ce caractère a été très peu étudié chez les végétaux ligneux en raison d'importantes difficultés techniques à résoudre (tests d'enracinement reproductibles, états physiologiques variés, analyses sur parents et descendance F1 et F2, ...).

Dans cet article, un bref éclairage sur la génétique et la génomique fonctionnelle de la rhizogenèse adventive est donné. Il permettra d'acquérir les bases de la connaissance existant dans ce domaine et d'envisager, à l'aide de la transformation génétique, de développer des stratégies visant à accroître les capacités d'enracinement des (micro)boutures, voire de modifier le développement des systèmes racinaires. Des travaux récents réalisés sur *Arabidopsis* apportent la preuve qu'il est possible aujourd'hui par surexpression d'un gène impliqué dans la division cellulaire, lui-même régulé par l'auxine, de promouvoir le développement à la fois de la racine primaire et surtout des racines latérales (Doerner *et al.*, 1996).

2 Contrôle génétique de la formation de racines adventives

Chez les plantes ligneuses en particulier, les capacités d'enracinement des (micro)boutures varient fortement aux niveaux inter et intraspécifiques. Les exemples sont nombreux et contrastés. A partir de clones de noyer hybride cultivés *in vitro*, nous avons pu montrer (Jay-Allemand *et al.*, 1989) que sur 25 clones testés en enracinement, seulement 3 clones présentent des taux d'enracinement voisins ou supérieurs à 50% alors que 16 d'entre eux s'enracinent à des taux inférieurs à 10% voire pas du tout (cf Figure n°1).

Chez le merisier, la variabilité est plus importante. Ainsi sur 33 clones cultivés *in vitro* nous avons pu observer (Cornu et Chaix, 1982) que tous les clones s'enracinaient dont 1/3 à plus de 90%. Près de 55% des clones s'enracinaient à un taux supérieur à 70%, permettant leur bouturage industriel (cf Tableau n°1).

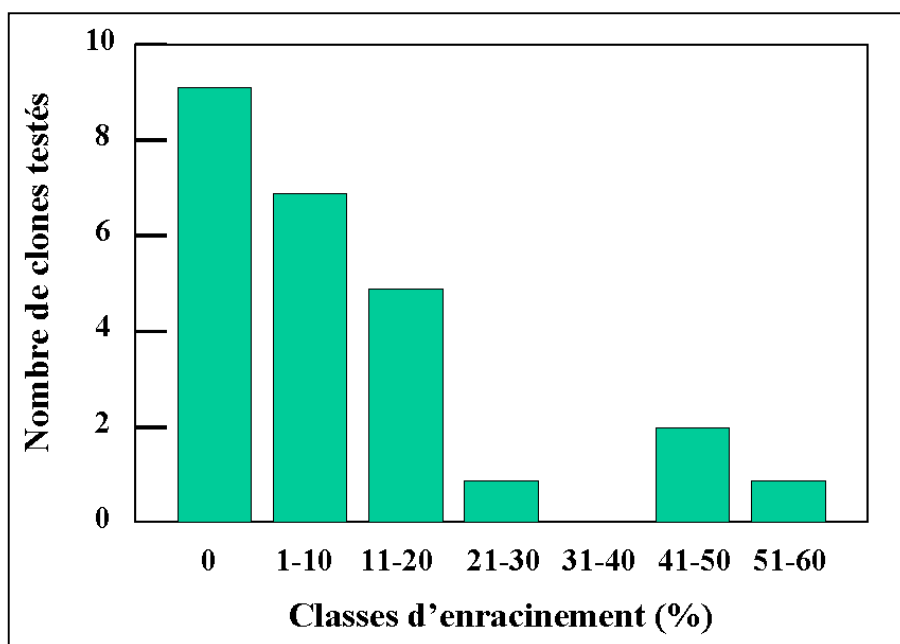


Figure n°1 : Distribution des clones de noyers hybrides (*Juglans nigra* 23 x *J. regia*) en fonction du taux d'enracinement déterminé *in vitro* entre 21 et 35 semaines de culture. 25 clones ont été testés, $n > 30$. (d'après Jay-Allemand et al., 1989)

	Pourcentage d'enracinement					
	0-10	10-30	30-50	50-70	70-90	90-100
Nombre de clones	2	5	5	3	7	11
Pourcentage de clones	21		24		55	

Tableau n°1 : Variabilité de l'enracinement de 33 clones de merisier cultivés *in vitro* sur le milieu MS contenant 1 mg/l d'AIB. Lecture après 5 semaines de culture de 20 microboutures par clone (d'après Cornu et Chaix, 1982)

Une étude complète a permis pour la première fois sur une espèce ligneuse, le peuplier, d'estimer l'héritabilité du caractère « aptitude à la rhizogenèse adventive » (Han *et al.*, 1994). Ce travail a été effectué à partir d'un *Populus trichocarpa* (femelle) et d'un *Populus deltoides* (mâle) utilisés pour produire par fécondation contrôlée une famille F1 à partir de laquelle 2 individus (1 femelle et 1 mâle) ont été croisés pour obtenir une famille F2 composée de 68 individus. Sur l'ensemble des 4 parents et des 68 individus F2, un test d'enracinement *in vitro* a été appliqué consistant à placer des fragments de tiges (sections transversales de 5 mm d'épaisseur) dans des boîtes de pétri contenant 25 ml de milieu de culture WPM (Lloyd et McCown, 1980) avec 20 g/l de saccharose et 10 μ M d'AIB (Acide Indole Butyrique). Pour chaque génotype, 30 fragments ont été testés. Les résultats d'enracinement des parents utilisés pour créer les familles F1 et F2 sont résumés dans le tableau n°2.

Parents	Sexe	Pourcentage d'enracinement
<i>Populus trichocarpa</i> (PT)	Femelle	67
<i>Populus deltoides</i> (PD)	Mâle	0
PT x PD, F1 53-242	Femelle	71
PT x PD, F1 53-246	Mâle	87

Tableau n°2 : Pourcentage d'enracinement *in vitro* des peupliers utilisés pour créer les familles F1 et F2 (d'après Han et al., 1994)

L'analyse des descendants de 2^{ème} génération (F2) effectuée sur la base des tests d'enracinement montre que la distribution des génotypes en fonction du pourcentage d'explants enracinés est de type bimodale indiquant une disjonction du caractère « aptitude à la rhizogenèse » (cf Figure n°2). Il est intéressant de noter la position des différents parents (PD, PT, PT x PD) et de préciser que tous les individus F1 (PT x PD) testés se sont enracinés à des taux supérieurs à 67 % (taux d'enracinement du parent femelle PT). Ces résultats conduisent les auteurs à penser que l'enracinement est sous le contrôle d'un gène majeur et qu'il s'agit d'un caractère très héritable ($h^2 = 0,72$). De plus, grâce à la carte génétique (19 groupes de liaison) disponible à cette époque, ils ont pu identifier un QTL majeur P1286, appartenant au 13^{ème} groupe de liaison appelé N. Ils proposent un modèle de « surdominance » dont la probabilité est 100 fois plus élevée que les modèles additif, dominant et récessif.

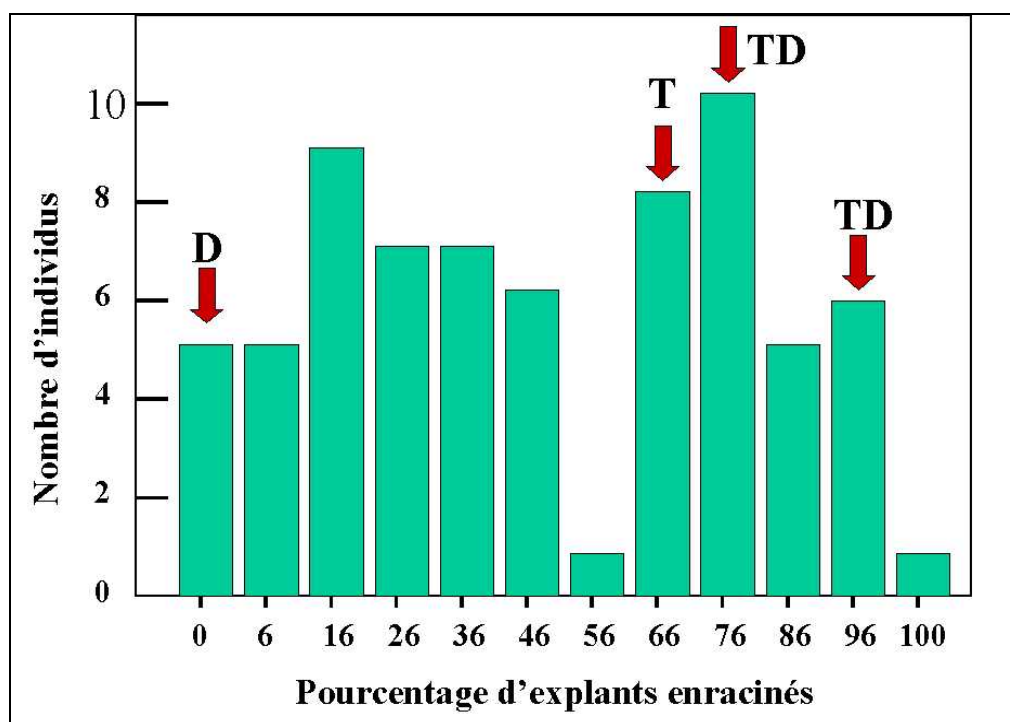


Figure n°2 : Distribution des individus de la famille F2 issue du croisement entre 2 individus de peuplier hybride (TD) en fonction du pourcentage d'explants enracinés (classes = 0, [1,6], [7,16], ...). Les taux d'enracinement des parents D, T et TD sont indiqués à l'aide de flèches. D = *P. deltoides*; T = *P. trichocarpa*; TD = Hybride *P. trichocarpa* x *P. deltoides*. (d'après Han et al., 1994)

Un résultat majeur dans ce domaine a donc été obtenu confirmant le niveau élevé de contrôle génétique de ce caractère « enracinement ». Nous le devons au « système peuplier » qui se caractérise par des comportements extrêmes en terme de régénération de racines adventives selon l'espèce considérée. Il resterait cependant à confirmer ces résultats avec d'autres tests d'enracinement, plus proches des conditions réelles de bouturage. Le fait de disposer simultanément de 3 générations (parents, F1, F2) ainsi que d'une carte génétique a été déterminant. L'identification des gènes responsables de la rhizogenèse adventive s'avère être une étape clé pour avancer encore dans la connaissance du déterminisme génétique et moléculaire de ce processus essentiel chez les végétaux supérieurs.

3 Identification de gènes exprimés au cours de la rhizogenèse adventive

Depuis le développement des techniques de biologie moléculaire, l'identification de gènes régulés dans les tissus végétaux est devenue possible grâce à l'analyse de mutants, de gènes candidats ou de banques d'ADNc obtenues à partir d'ARNm systématiquement séquencées et comparées à des banques de données de séquences internationales. Jusqu'à présent, très peu de gènes se sont avérés être spécifiques et reliés à la rhizogenèse adventive. Cependant, plusieurs gènes majeurs ont déjà été clonés et séquencés dans les racines à différents stades de leur développement, sans pour autant connaître leur fonction exacte.

C'est le cas du gène *LRPI*, qui coderait pour une protéine C kinase de 321 acides aminés et riche en glycine et sérine. Il est exprimé très précocement pendant la mise en place du primordium racinaire (Smith et Sederoff, 1995). Nous l'avons aussi retrouvé exprimé dans des fragments de cotylédons de noix cultivés *in vitro* et utilisés comme modèle d'étude de la rhizogenèse adventive (Ermel *et al.*, 2000). Le gène *HRGPnt3* codant une glycoprotéine riche en hydroxyproline est régulé par l'auxine et s'exprime chez le tabac également lors de la formation des primordia de racines adventives juste après les premières divisions cellulaires (Vera *et al.*, 1994). Les gènes *RML* sont impliqués spécifiquement dans l'activation du cycle cellulaire des cellules apicales de la racine et régulent en particulier la prolifération cellulaire des racines adventives (Cheng *et al.*, 1995). Greenwood *et al.* (2000) ont montré qu'un gène codant une expansine responsable du relâchement de la paroi primaire des cellules est induit par l'auxine pendant la phase de rhizogenèse et qu'il s'exprime dans les tissus vasculaires où se forment les racines adventives. Enfin le gène *ARRO-1* est activé lors de l'initiation de racines adventives chez le pommier, pendant la division cellulaire (Butler *et al.*, 2000). Notre équipe a pu récemment montrer à partir d'une caractérisation histologique fine des étapes conduisant à la formation de racines adventives que les gènes *LRPI* (lateral root primordium), *TIP* (tonoplast intrinsic protein) et *CHS* (chalcone synthase) s'expriment d'une manière séquentielle pendant la formation des primordia (Ermel *et al.*, 2000).

De nombreux gènes sont aujourd'hui identifiés en liaison soit avec le développement des racines primaires et latérales (Duroux *et al.*, 1998), soit avec les effets de l'auxine sur un tissu, un fragment d'organe ou encore une (micro)bouture (Sitbon et Perrot-Rechenmann, 1997). Il pourrait s'avérer intéressant de les étudier dans le contexte de la rhizogenèse adventive. En effet, bien que les organes d'origine soient différents, les processus qui conduisent à la formation d'une racine latérale sur une racine primaire sont très voisins de ceux qui permettent la régénération d'une racine adventive à la base d'une bouture ou à partir d'un pétiole. Dans les 2 cas, il y a néoformation de méristèmes racinaires, contrairement aux ramifications de tiges qui proviennent de méristèmes axillaires préformés. Il apparaît donc nécessaire de réunir le maximum de données de séquences de gènes,

particulièrement ceux régulés par l'auxine, au cours des différentes phases de la rhizogenèse pour accroître nos connaissances dans ce domaine. Il faudrait également engager des travaux sur l'étude de la fonction des premiers gènes candidats identifiés au moyen de la transformation génétique et pouvoir vérifier ainsi leur impact sur le développement précoce et tardif des racines.

4 Contrôle de la croissance et du développement des racines *via* la transformation génétique

L'obtention de plantes transgéniques résulte de l'incorporation dans le génome de toutes les cellules constituant ces plantes d'un gène complet, ou d'une séquence, en position sens ou antisens sous contrôle d'un promoteur constitutif ou spécifique. Les techniques d'incorporation de gènes et de régénération de plantes sont aujourd'hui possibles chez de nombreuses angiospermes et gymnospermes.

Chez le noyer la stratégie ARN antisens, qui se traduit par une forte réduction de la synthèse d'une protéine, a été utilisée pour évaluer l'impact des flavonoïdes endogènes sur la formation des racines adventives de microboutures (Jouanin *et al.*, 1996 ; El Euch *et al.*, 1996 ; El Euch *et al.*, 1998 ; Breton *et al.*, 2000). La relation entre les teneurs en flavonoïdes et la capacité d'enracinement des microboutures a été étudiée sur 13 souches transformées par *Agrobacterium tumefaciens* possédant dans leur plasmide un gène codant pour la chalcone synthase (*CHS*) en position antisens sous contrôle d'un promoteur constitutif fort. Les microboutures fortement déficientes en flavonoïdes ont montré des taux d'enracinement élevés (cf Figure n°3). Ces résultats reposent sur le rôle inhibiteur potentiel des flavonoïdes du noyer sur la néoformation de racines adventives sachant qu'ils sont considérés comme des marqueurs du vieillissement de l'arbre (Jay-Allemand *et al.*, 1988 ; Claudot *et al.*, 1992), des inhibiteurs du transport de l'auxine (Jacob et Rubery, 1988) et des inhibiteurs de l'enracinement (Jay-Allemand *et al.*, 1993).

En 1996, Doerner *et al.* travaillant sur le développement du système racinaire de l'arabette ont obtenu des résultats spectaculaires, qui peuvent être mis à profit pour étudier la production de racines. L'essentiel de ce travail a été de réaliser une construction associant un gène *CYCIAt*, codant une cycline jouant un rôle direct dans la mitose, au promoteur inductible à l'auxine du gène *CDC2aAt* codant la protéine p34 intervenant, elle aussi, dans la phase de mitose. Cette construction a ensuite été intégrée au génome de l'arabette. Pour les plants transformés cultivés en présence de 10 µM d'AIA, la croissance des racines primaires et latérales est de 6 à 8 fois supérieure à celle des plants témoins non transformés cultivés dans les mêmes conditions. Ces résultats montrent que l'accumulation des transcrits *CYCIAt* et de la protéine correspondante est suffisante pour augmenter l'activité des méristèmes apicaux de racines préexistants et que cette protéine du cycle cellulaire est capable de stimuler l'activité méristématique. Il semble cependant qu'aucun nouveau primordium de racine latérale n'a été initié chez les plantes transgéniques. Il existe donc d'autres modes de contrôle de la formation des primordia. Les auteurs proposent comme hypothèse que l'abondance des protéines de type cycline agirait comme une sorte de « rhéostat » qui permettrait ainsi un contrôle de la croissance en réponse au changement de l'environnement de la racine. Ces mécanismes de régulation pourraient d'ailleurs nous intéresser dans le cadre de la rhizogenèse adventive.

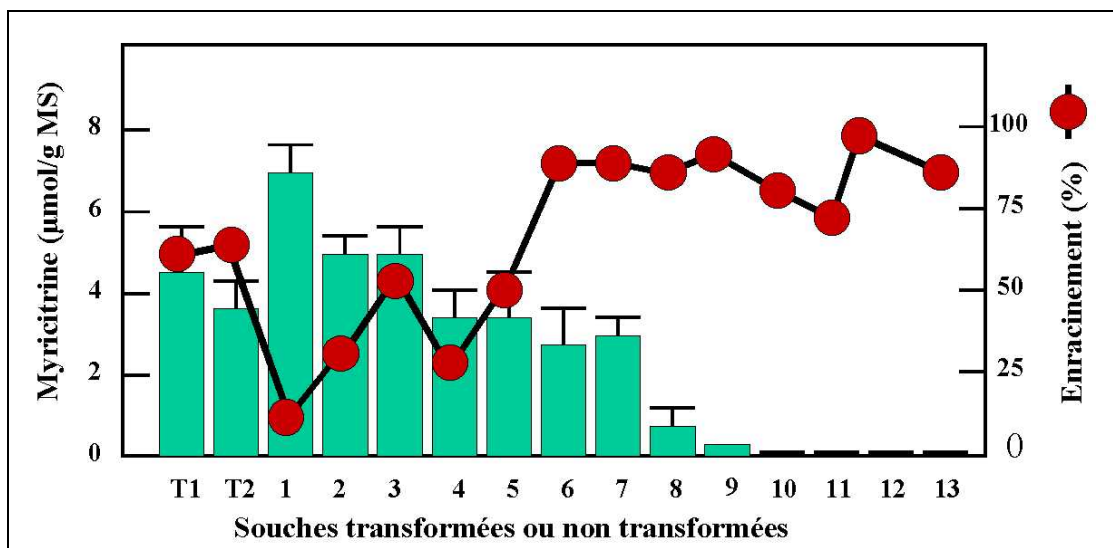


Figure n°3 : Teneur en myricitrine (flavonol) et taux d'enracinement in vitro de souche (T1, T2, 1, 2, ...) de noyer (*Juglans nigra* 23 x *J. regia*). Les teneurs en myricitrine sont mesurées dans 6 tiges distinctes (sans bourgeon, feuille et cal) pour chaque souche, les valeurs correspondent à la moyenne de 6 mesures \pm ES. Les taux d'enracinement ont été calculés sur un nombre de microboutures variant de 25 à 56 selon les souches. T1 = souche non transformée; T2 = souche transformée par les gènes *gus* intron et *NptII*; Les souches 1, 2, 3, ... sont transformées avec le gène antisens *CHS* (chalcone synthase) et les gènes *gus* intron et *NptII*. (d'après El Euch et al., 1996)

5 Conclusion : enjeux et perspectives

Le contrôle génétique de la rhizogenèse adventive a été clairement démontré chez le peuplier. Par co-localisation de gènes candidats sur la carte génétique, ou encore grâce à une carte physique, des gènes impliqués dans la rhizogenèse pourraient ainsi être identifiés. Mais l'ampleur de ce type d'approche ne doit pas être sous-estimée. Par contre, des progrès importants ont été réalisés en transformation génétique des plantes et, malgré les problèmes éthiques posés par l'utilisation de cette technique, la transgénèse représente un moyen efficace pour étudier la fonction de gènes candidats. Il semble particulièrement important de développer des approches intégratives afin de déterminer non seulement le rôle des protéines ou des métabolites mais aussi les mécanismes de régulation contrôlant leur production *in planta*. L'expression des ARN sens et antisens est une voie toute tracée pour étudier l'impact des gènes au niveau cellulaire et au niveau de la plante entière. Au cours des 10 dernières années, de nombreux travaux ont été publiés prouvant l'intérêt de la transformation génétique pour étudier les processus de morphogenèse, en particulier ceux liés à la floraison impliquant les gènes homéotiques « à boîte MADS » (Yanofsky, 1995). Dans le cadre de la rhizogenèse de l'arabette, Rounsley *et al.* (1995) ont mis en évidence 3 gènes de ce type dont le gène *AGL12* qui a été cloné et séquencé par notre équipe chez le noyer. Une approche similaire à celle publiée par Doerner *et al.* (1996) a été développée afin de tester si une surexpression de ce gène pouvait favoriser le développement des racines d'embryons somatiques de noyer transformés par *Agrobacterium tumefaciens*.

Les outils biotechnologiques actuellement disponibles (micropropagation, embryogenèse somatique, transformation génétique) associés au formidable développement de la biologie moléculaire permettant d'étudier les gènes, les transcrits et leur régulation, laissent présager

d'importants progrès en ce qui concerne l'étude du développement de la racine. Il n'est pas impossible, de voir émerger au cours des 10 prochaines années des travaux proposant des solutions efficaces pour stimuler la néoformation de racines adventives ou encore pour amplifier la croissance et le développement des racines primaires et latérales. La production de plants enracinés ayant un système racinaire plus ramifié, plus volumineux, pourrait augmenter leurs capacités d'adaptation à des environnements plus contraignants, accroître l'absorption des éléments nutritifs pour atteindre une meilleure utilisation des engrais, améliorer les ancrages dans le sol, et par conséquent augmenter la production tout en limitant les pollutions.

Bibliographie

Butler E.D., Graham C.P. and Gallagher T.F., 2000, *ARRO-1* expression during adventitious root formation in apple, in : ? ? ? *Abstracts of the Third International Symposium on Adventitious Root Formation*, Veldhoven (The Netherlands), G.J. De Klerk, 27/06-1/07/2000, 28

Breton C., Charpentier J.P., Capelli P., Jouanin L., Jay-Allemand C., 2000, Genetic manipulation of flavonoid accumulation in *Juglans sp.*, *Polyphenols actualités*, 20, 7-10

Cheng J.C., Sweeley K.A., Sung Z.R., 1995, RML1 and RML2, *Arabidopsis* genes required for cell proliferation at the root tip, *Plant Physiol.*, 107, 365-376

Chriqui D., 1985, Induction de prolifération des cellules pré-rhizogènes : auxine et polyamines, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 132, *Actual. Bot.*, 1, 127-141

Claudot A.C., Drouet A., Jay-Allemand C., 1992, Tissue distribution of phenolic compounds in annual shoots from adult and rejuvenated hybrid trees, *Plant Physiol. Biochem.*, 30, 565-572

Cornu D., Chaix C., 1982, Multiplication par culture *in vitro* de merisiers adultes. Application à un large éventail de clones, in : AFOCEL (eds), *Coll. Intern. sur la culture in vitro des essences forestières*, IUFRO S2.01.5., Fontainebleau, 71-79

Doerner P., Jorgensen J-E, You R., Steppuhn J., Lamb C., 1996, Control of root growth and development by cyclin expression, *Nature*, 380, 520-523

Duroux L., Ermel-Fontaine F., Breton C., Charpentier J.P., Capelli P., Bruant B., Label P., Couée I., Jay-Allemand C., 1998, How could we progress in the knowledge of the mechanisms that govern the adventitious root formation from aerial plant tissues ?, *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 67, 105-115

El Euch C., Jay-Allemand C., Pastuglia M., Doumas P., Charpentier J.P., Capelli P., Jouanin L., 1996, Modification de l'expression du métabolisme phénolique chez le noyer et réactivité *in vitro*, Réunion de la Société Botanique de France, Montpellier (France), 22/09/1995, *Acta Botanica Gallica*, 143, 6, 547-553

El Euch C., Jay-Allemand C., Pastuglia M., Doumas P., Charpentier J.P., Capelli P., Jouanin L., 1998, Expression of Antisens Gene Chalcone Synthase in Transformed Hybrid Walnut Microcuttings : Effect on Flavonoid Content and Rooting Percentage, *Plant Mol. Biol.*, 38, 467-479

Ermel F. F., Vizoso S., Charpentier J.P., Jay-Allemand C., Catesson A.M., Couée I., 2000, Mechanism of primordium formation during adventitious root development from walnut cotyledon explants, *Planta*, 21, 563-574

Greenwood M.S., Xu F., Hutchinson K., Kozerow C., 2000, Genetic regulation of lateral and adventitious root initiation, in : *Abstracts of the Third International Symposium on Adventitious Root Formation*, Veldhoven (The Netherlands) 27/06-1/07/2000, G.J. De Klerk ed., p24

Haissig B.E., Davis T.D., Riemenschneider D.E., 1992, Researching the controls of adventitious rooting, *Physiol. Plant*, 84, 310-317

Han K-H, Bradshaw H. D., Milton J.R., Gordon P., 1994, Adventitious root and shoot regeneration *in vitro* is under major gene control in an F2 Family of hybrid poplar (*Populus trichocarpa* x *P. deltoides*), *Forest Genetics*, 3, 139-146

Jacob M., Rubery P.H., 1988, Naturally auxin transport regulators, *Science*, 241, 346-349

Jay-Allemand C., Cornu D., Macheix J.J., 1988, Biochemical attributes associated with rejuvenation of walnut trees, *Plant Physiol. Biochem.*, 26, 139-144

Jay-Allemand C., Capelli P., Bruant B., Cornu D., 1989, Variabilité clonale *in vitro* de noyers hybrides (*Juglans nigra* x *J. regia*), Relations avec le contenu polyphénolique des pousses, in : CEE Agriculture, Programme AGRIMED, 2^{ème} colloque noyer-noisetier 18/09-20/09/1988, Bordeaux (France), E. Germain, EUR 12005, 79-87

Jay-Allemand C., Peng S., Capelli P., Cornu D., 1993, Micropropagation of hybrid walnut trees: some factors involved in rooting, I R.T.A., International Walnut Meeting, Editors N. Aleta, J. Gironas and J. Tacias, Taragona (Spain) 21/10-25/10/1991, *Acta Horticulturae*, 311, 117-124

Jouanin L, El Euch C, Pastuglia M, Capelli P, Doumas P, Jay-Allemand C, 1996, Characterization of antisense chalcone synthase transgenic microcuttings, in Ahuja MR, Boerjan W, Neale DB, eds, Somatic Cell Genetics and Molecular Genetics of Trees, *Forestry Sciences*, 49, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 147-152

Lloyd G., McCown B., 1980, Commercially-feasible micropropagation of mountail laurel, *Kalmia latifolia*, by use of shoot-tip culture, *Comb. Proc. Int. Plant Prop. Soc.*, 30, 421-427

Rounsley S.D, Ditta G.S., Yanofsky M.F., 1995, Diverse roles for MADS box genes in *Arabidopsis* development, *Plant Cell*, 7, 1259-1269

Scheres B., McKann H.I., Van der Berg C., 1996, Root redefined : anatomical and genetic analysis of root development, *Plant Physiol.*, 111, 959-964

Sitbon F., Perrot-Rechenmann C., 1997, Expression of auxin-regulated genes, *Physiol. Plant.*, 100, 443-455

Smith, Sederoff N.V., 1995, LRP1, a gene expressed in lateral and adventitious root primordia of *Arabidopsis thaliana*, *The Plant Cell*, 7, 735-745

Vera P., Lamb C., Doerner P.W., 1994, Cell cycle regulation of hydroxyproline-rich glycoprotein HRGPnt3 gene expression during the initiation of lateral root meristems, *Plant J.*, 6, 717-727

Yanofsky M.F., 1995, Floral meristems to floral organs : genes controlling early events in *Arabidopsis* flower development, *Annu. Rev. Physiol. Plant Mol. Biol.*, 46, 167-188