



République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Larbi Tebessi Tébessa

Faculté des sciences exactes et de la nature et de la vie

Cours : Biologie du développement

Destinée aux 3^{ème} LMD Sciences biologiques et biotechnologie et amélioration végétale,

Module : Biologie du développement végétale

Boudjabi S

2021 – 2022

Avant propos

Ce support de cours a été conçu à l'intention d'étudiants en sciences Biologie et agronomie. Il est le fruit d'une dizaine d'années d'enseignement de cette matière. Ce support de cours traite les mécanismes morphologiques du développement des plantes à partir de la fécondation jusqu' à l'élaboration de la plante adulte. .

À travers ce support de cours, des illustrations anatomiques, histologiques, cytologiques et moléculaires situent précisément les descriptions des processus de développement des méristèmes primaires et secondaires, avec la mise en place des différentes parties du végétal. J'espère que les pages qui suivent répondront aux besoins des étudiants. Qu'ils y trouvent le même plaisir que j'ai éprouvé en enseignant ce module.

Listes des figures

Figure 1. cycle monogénétique

Figure 2. Cycle digénétique

Figure 3. Cycle trigénétique

Figure 4. Phases de formation du gamétophyte male

Figure 5. Phases de formation du gamétophyte femelle

Figure 6. La double fécondation

Figure 7. Les étapes de l'embryogenèse dans les graines à cotylédons et à endospermes

Figure .8 . Les etapes du developpement embryonnaire

Figure. 9. Développement post embryonnaire d'une plante à fleur

Figure. 10. Les méristèmes caulinaires et racinaires

Figure. 11. Lieu des meristemes caulinaires et racinaires

Figure. 12. Les tissus secondaires

Figure. 13. Site de croissance longitudinale et radiale dans la plante

Figure. 14. Les modalités de croissance chez les végétaux

Figure .15. Résumé de la croissance primaire et secondaire

Figure. 16. Formation du phytomère

Figure .17. La croissance en largeur et mise en place du système vasculaire

Figure. 18. Fonctionnement du méristème caulinaire

Figure .19. Organisation du méristème caulinaire

Figure. 20. Régulation génique de la croissance en longueur

Figure. 21. L'autorégulation génique de la croissance en longueur

Figure.22. Boucle de retro action des gènes CLV ET WUS

Figure. 23. La prolifération et différenciation du méristème caulinaire

Figure. 24. Contrôle génique du fonctionnement du méristème apical caulinaire et des ébauches

Figure. 25. Elongation et grandissement cellulaire

Figure.26 Rôle des auxines dans le grandissement cellulaire

Figure.27. Stimulation ou inhibition de la croissance par AIA

Figure. 28. Le méristème apical racinaire

Figure. 29. Modes de division dans le méristème apical racinaire

Figure. 30. Les différentes zones de la racine

Figure. 31. Modes de croissance dans la racine

Figure. 32. La croissance en largeur

Figure. 33. Fonctionnement du cambium
Figure. 34. Mise en place des faisceaux libéro ligneux
Figure. 35. La polarité des divisions dans le cambium
Figure. 36. La croissance en largeur dans la racine
Figure. 37. Division et Organisation de l'Apex caulinaire
Figure. 38. La croissance foliaire
Figure. 39. La courbe de croissance
Figure. 40. Schéma d'une graine à périsperme (a), albuminée (b), ex albuminée (c)
Figure. 41. La germination chez les dicotylédones et monocotylédones
Figure. 42. Les différentes parties du bourgeon floral
Figure.43. Nature chimique de l'auxine
Figure.44. Le rôle de l'auxine dans l'élongation de la paroi cellulaire
Figure. 45. L'activité génique dans l'élongation cellulaire
Figure. 46. Formule de quelques gibbérellines
Figure .47. La structure du phytochrome
Figure. 48. Le spectre d'action du P730 etP660

Table des matières

Chapitre I Développement des végétaux

I/1/ Les cycles biologiques de développement

I/2/ Les générations

I/3/ Les Aspects fondamentaux du développement reproducteur

I/4/ Les étapes de l'embryogenèse (Phase embryonnaire)

I/5/ Développement post embryonnaire

Chapitre II/ Les méristèmes

II/1/ Les méristèmes primaires

II/1-1/ Les méristème racinaire

II/1/2 Les méristèmes caulinaire

II/1/3/ Les méristèmes axillaires

II/2/ Méristèmes secondaires

II/2/1 / L'assise génératrice subéro-phellodermique (phéllogène)

II/2/2/ L'assise génératrice libéroligneuse (cambium)

II/2/ 3/ Tissus conducteurs secondaires

Chapitre III / La croissance et différenciation cellulaire

III/1/ Les caractéristiques et modalités de la croissance en largeur

III/ 2/ La croissance en longueur

III/2/ 1/ Le méristème apical caulinaire (MAC)

III/2 /2/ /L'élongation ou grandissement cellulaire

III/2/3/Le méristème apical racinaire

III/ 3/ La croissance en largeur

III/4/Mode de croissance dans les bourgeons

III/5/ Les feuilles

III/6/ Les fruits

III/7/ Les types d'extension cellulaires

III/8/ cinétique de croissance

III /9/ Les facteurs de variation de la croissance

III/10 / Les corrélations morphogénétiques

Chapitre IV/ Différenciation organogénèse et morphogénèse

IV/1/ Le cycle de développement des spermaphytes.

IV/2/ Développement embryonnaire : la germination

IV/3/ La différenciation des autres organes.

IV/4/ Les capacités d'organogenèse des végétaux.

IV/4/1/ Le développement reproductif (Physiologie de la floraison)

IV/4/2/ Les modalités de transformation du méristème apical en méristème floral

Chapitre/ V/ Les régulateurs de croissance

V /1/ Notion d'hormone

V /2/ Le rôle des différentes hormones

V/2/1/ les auxines

V/2/ 2/ Les gibbérellines

V/2/3- les cytokinines

Chapitre VI/ Les photorecepteurs chez les végétaux

VI/ 1/ Le phytochrome

VI / 2/ Les cryptochromes

Introduction

Pour comprendre comment une cellule végétale peut donner naissance à une plante adulte, on doit passer par une étude fascinante qui repose sur l'étude de la biologie de développement. Les progrès de la recherche depuis la fin du XXe siècle ont fait de la biologie du développement une discipline centrale dans la recherche en sciences de la vie, à la fois objet d'étude et source de découvertes inattendues dans tous les domaines. Nous pouvons par exemple citer la transgénèse culture des méristèmes etc. Pour l'étudiant qui découvre la biologie du développement, la tâche est souvent ardue car cette discipline l'oblige à la synthèse. Sans oublier aussi que cette matière fait appel à des notions importantes en biologie moléculaire, biologie cellulaire, génétique, biodiversité, évolution. En effet, l'étude de la biologie du développement est un très bon outil pour créer du lien entre les autres disciplines et aborder des objets complexes, étape indispensable dans le travail universitaire. Dans cet objectif que ce support de cours est réalisé. Pour avoir une vision plus complète, nous avons souhaité avec cet ouvrage, donner à nos chers étudiants un aperçu relativement synthétique de la biologie du développement. Nous espérons que ce modeste document les aidera à dépasser les difficultés dans l'acquisition des connaissances qui se rapportent à cette discipline. Les données présentées commencent par les différents cycles biologiques dans le monde végétal, suivi par les différents méristèmes et leurs fonctionnements géniques, pour finir avec les différents facteurs qui contrôlent le développement de la plante.

Nous souhaitons à nos étudiants de faire bon usage de cet ouvrage, qu'il aigüise leur curiosité et stimule aussi leur réflexion.

Biologie du développement

Chapitre I. Développement des végétaux

Les trois termes utilisés en routine pour décrire les différents aspects qui dans une plante se modifient au cours de son cycle vital sont : Croissance, différenciation et développement.

Le développement (en physiologie végétale) étudie toutes les modifications qualitatives et quantitatives chez une plante, c'est un terme très général qui rend compte de l'ensemble des modifications subies par un organisme durant sa vie et qui vont de la germination de la graine jusqu'à la floraison et la sénescence en passant par la croissance et la maturation.

Les modifications quantitatives représentent la croissance, ce sont des modifications irréversibles qui se produisent au cours du temps. On a, par exemple, l'augmentation de taille, le volume, la masse.

On parle de différenciation quand la part prise par les modifications qualitatives va prédominer : c'est l'acquisition de propriétés morphologiques et fonctionnelles.

La différenciation se déroule lorsque une cellule se divise et produit deux cellules filles dont le destin sera d'engendrer des caractères anatomiques et des fonctions différentes par exemple au cours des stades précoces de développement, le zygote donne naissance à des cellules qui formeront soit la racine, soit la partie aérienne feuillée de la plante; des cellules parenchymateuses non spécialisées se différencient en vaisseaux du xylème ou en tubes criblés du phloème qui ont des morphologies différentes et exercent des fonctions spécifiques.

La différenciation est une route à deux voies; même lorsque les cellules semblent totalement être différenciées ou spécialisées elles peuvent souvent être incitées à recouvrir des caractéristiques embryonnaires; on dit que les cellules se **dédifférencient**.

I/ 1/Les cycles biologiques de développement

Cycle de vie = cycle biotique = cycle biologique = cycle vital = cycle de reproduction = cycle de développement = ensemble cyclique du déroulement de la vie d'un organisme eucaryote impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation.

Les Phases chromosomiques : Episode chromosomique associé à un cycle de reproduction, pouvant être haploïde (haplophase) ou diploïde (diplophase). Si la méiose est immédiatement suivie de la fécondation (sans mitoses) : cycle diplophasique (ou diplobiontique, ou diploïde)

Si la fécondation est immédiatement suivie d'une méiose (le zygote la subit immédiatement) : cycle haplophasique (ou haplobiontique, ou haploïde).

Cas de nombreux champignons. La plupart des cycles végétaux sont haplodiplophasiques (haplodiplobiontiques). Cas de nombreuses 'algues' et des Embryophytes, dont les Angiospermes.

I/2/Les générations : étape du cycle vital comprenant au moins une mitose (= développement végétatif). Une génération va du zygote ou d'une spore jusqu'à la production de gamètes ou de spores après un épisode végétatif plus ou moins long (pas de génération si fécondation juste après méiose, ou si méiose juste après fécondation).

Si 1 génération dans le cycle : cycle monogénétique [cas des Métazoaires] (Figure 1)

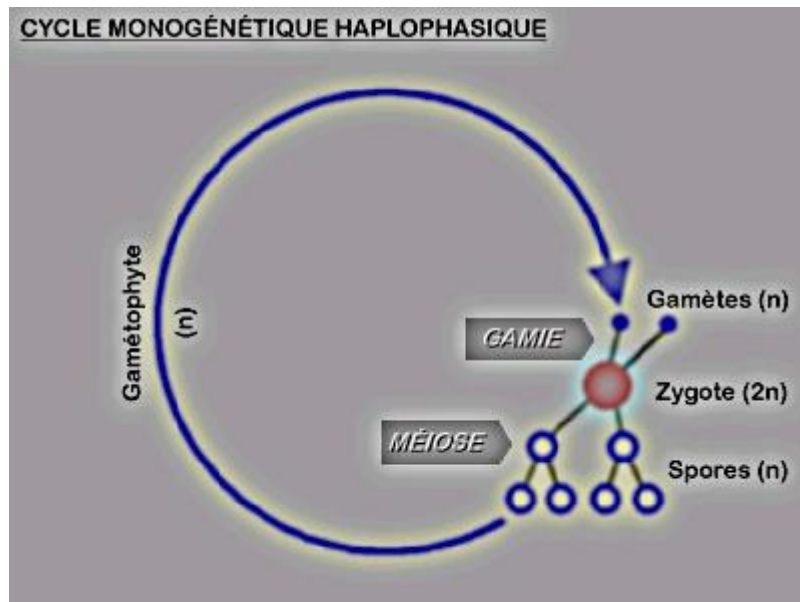


Figure. 1. Cycle monogénétique

Si 2 générations: le cycle est dit digénétique [cas de nombreuses 'plantes' dont les Angiospermes] (Figure.2)

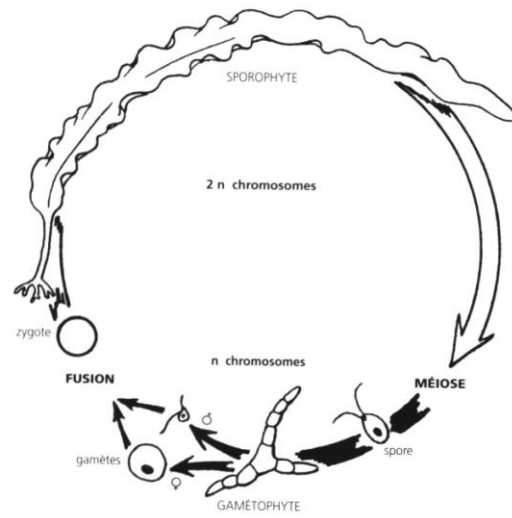


Figure .2. Cycle digénétique

Si 3 générations : cycle trigénétique. (Figure.3)

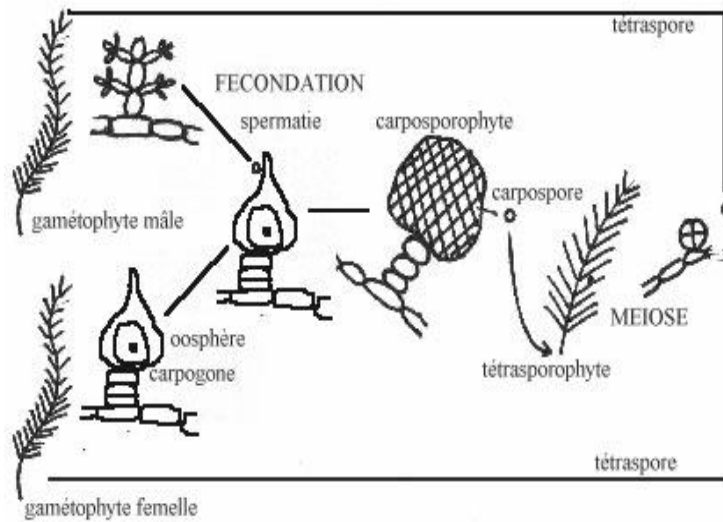


Figure. 3. Cycle trigénétique

La spore = cellule généralement haploïde dont les divisions cellulaires (mitoses) produisent généralement un **gamétophyte**. Ce **gamétophyte** est une **génération haploïde qui produit des gamètes**.

_ **Gamète** : *cellule haploïde qui subit la fécondation*. Après fécondation, il y a obtention d'un **zygote** qui subit des mitoses et donne le **sporophyte diploïde**. Chez les Angiospermes, la situation est un peu particulière parce qu'il y a **double fécondation**.

I/3/Les Aspects fondamentaux du développement reproducteur

I/3/1/ La gamétogenèse

Chez les Angiospermes (comme chez des nombreux végétaux), les cellules obtenues après méiose ne sont pas des gamètes : ce sont des « **spores** » (**macrospore** pour la spore femelle, et **microspore** pour la spore mâle). En subissant des **mitoses à l'état haploïde** ($n > n$), elles génèrent un **gamétophyte** (gamétophyte femelle c'est le **sac embryonnaire** ; gamétophyte mâle c'est le **grain de pollen**). Notons que la génération gamétophytique est assez réduite chez les Angiospermes. (Figure.4) et (Figure. 5).

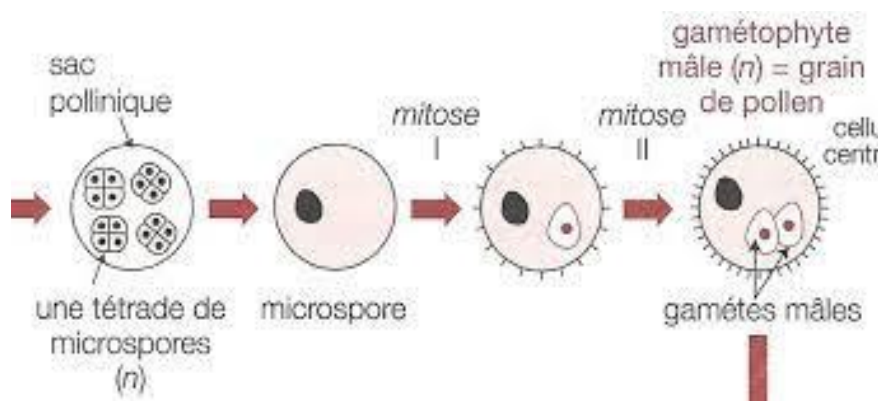


Figure .4. Phases de formation du gamétophyte male

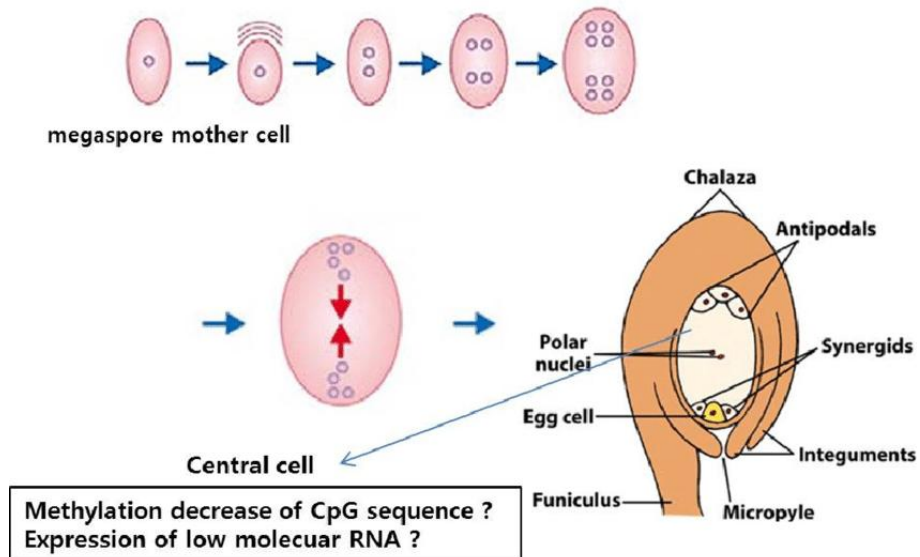


Figure. 5. Phases de formation du gamétophyte femelle

I/3/2 /La fécondation

La fécondation est la formation d'un œuf résultant de la fusion des cellules reproductrices mâle et femelle. La fécondation se produit à la suite de la pollinisation, quand des grains de pollen ont été déposés sur le stigmate, partie terminale du pistil. Les grains de pollen adhèrent au stigmate en raison des papilles gluantes qui le recouvrent. Une fois collé au stigmate, le grain de pollen germe en produisant un tube, le tube pollinique, qui s'allonge à travers les tissus du pistil jusqu'à atteindre l'ovaire contenant les ovules. En raison de l'existence du tube pollinique, la fécondation des plantes à graine est indépendante du milieu aquatique, contrairement à celle des mousses et des fougères, par exemple (Figure. 6)

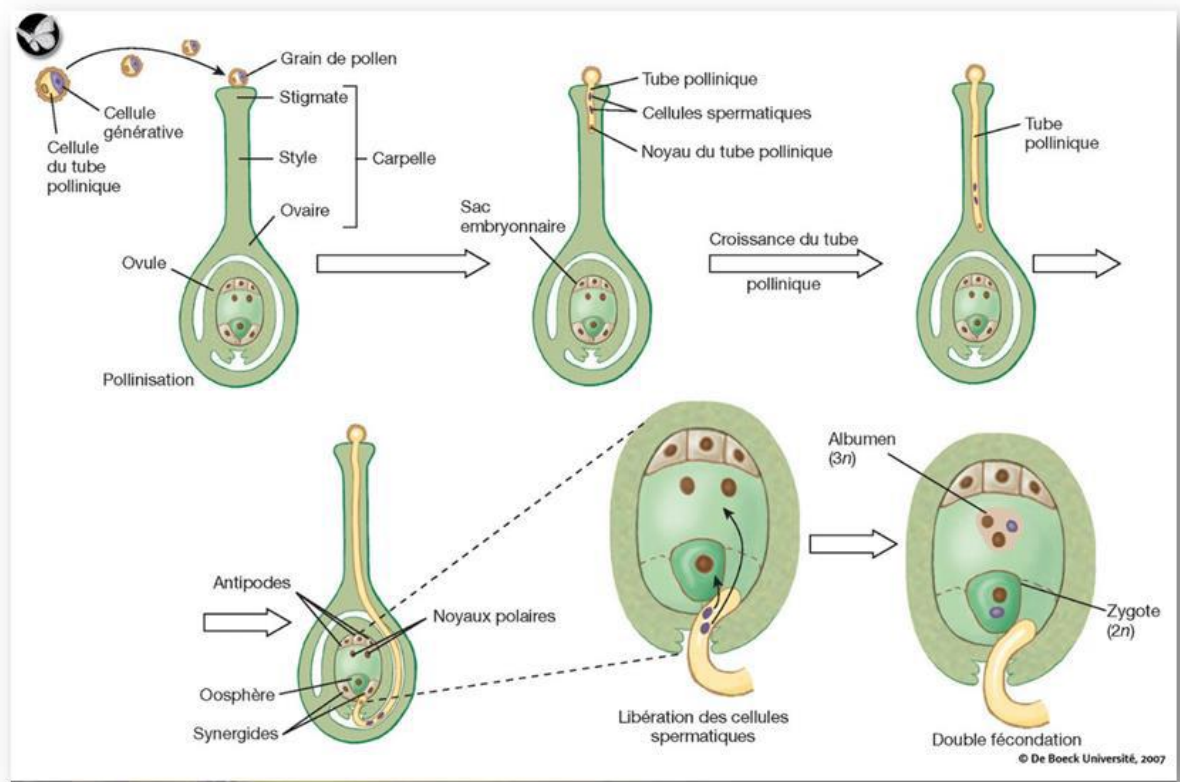


Figure. 6. La double fécondation

I/ 3/3/De l'ovule fécondé à la graine. L'embryogenèse (Développement embryonnaire)

La formation de la graine comprend plusieurs événements :

L'embryogenèse au sens strict, c'est-à-dire *l'édification de l'embryon à partir du zygote principal* ;

- _ La formation de l'albumen et l'accumulation de réserves ;
- _ La transformation des téguments de l'ovule en téguments de la graine ;
- _ La déshydratation finale et l'entrée en vie ralentie.

L'embryogenèse est une intense période de méiose comprenant plusieurs stades et assurant la mise en place d'un embryon polarisé. L'ovule se transforme en graine incluant l'embryon (Figure.7).

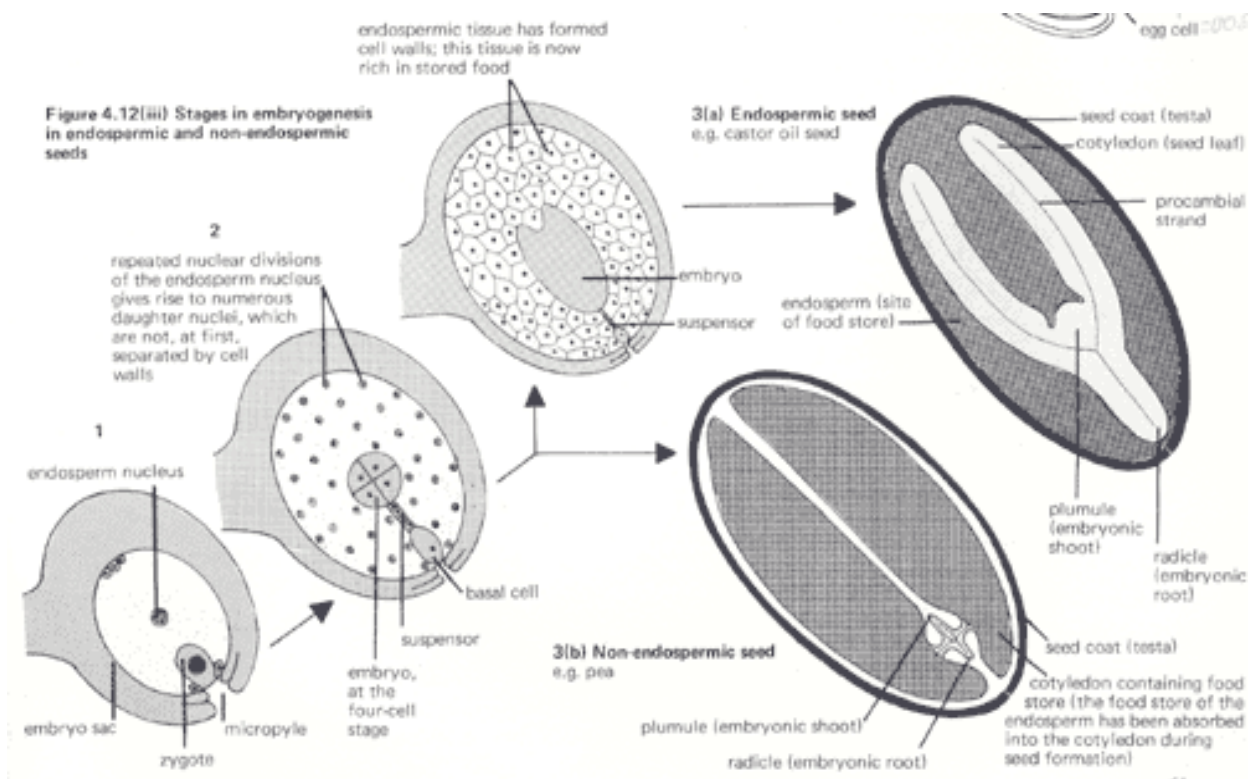


Figure. 7. Les étapes de l'embryogenèse dans les graines à cotylédons et à endospermes

Le développement embryonnaire est une intense période de mérése, c'est-à-dire de *multiplication des cellules par mitoses*. Si l'on s'intéresse spécifiquement à la formation de l'embryon à partir du zygote, on peut remarquer que le zygote subit de nombreuses divisions inégales et asynchrones. On découpe souvent l'embryogenèse des Eudicotylédones en plusieurs étapes

I/4/ Les étapes de l'embryogenèse (Phase embryonnaire)

_ Stade proembryon et stade globulaire : mise en place d'un *suspenseur* par division de la cellule basale. De la cellule apicale dérive le domaine central d'où dérive rapidement le procambium et le domaine apical à l'origine du protoderme. *Certains auteurs séparent proembryon et stade globulaire sans que la distinction soit unanime, et d'autres considèrent que ce sont des synonymes ; on pourra parler d'embryon globulaire quand l'apex a clairement une forme sphérique.* Dès la première division, une polarité apico-basale est ainsi mise en place (Figure .8)

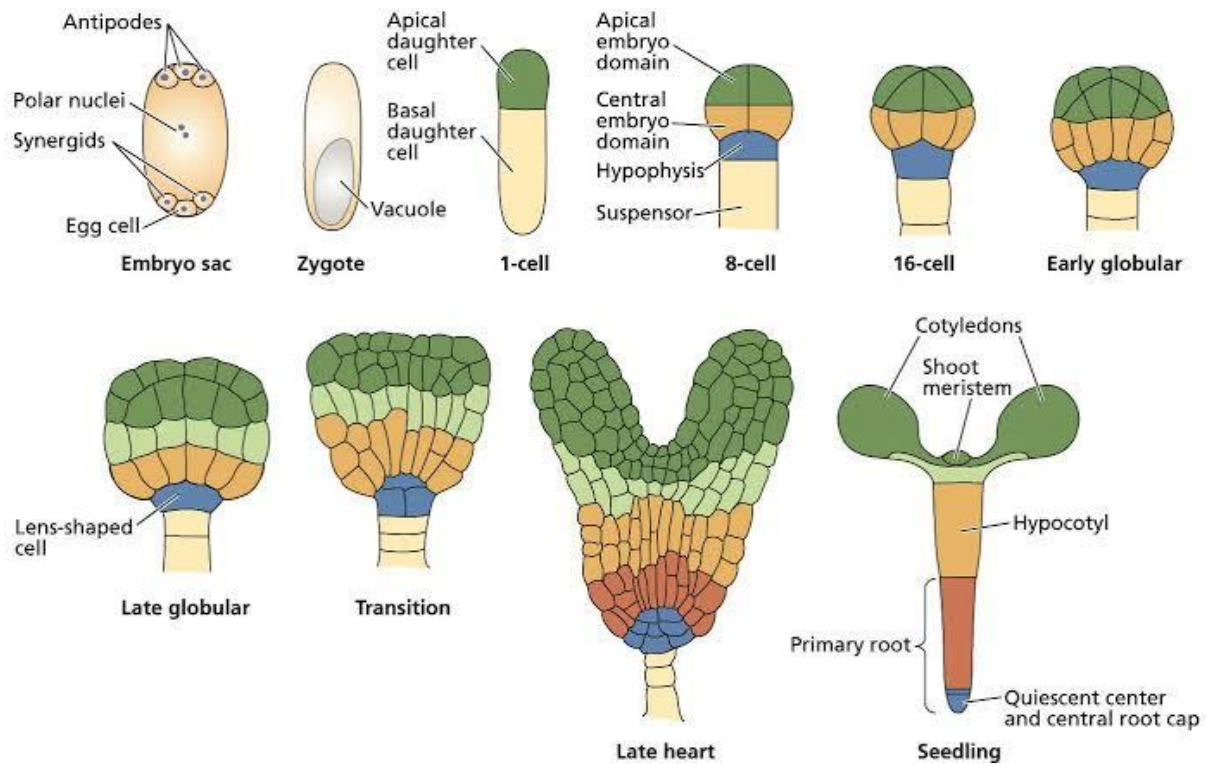


Figure .8 . Les etapes du developpement embryonnaire

I/5/ Développement post embryonnaire

Début par la germination des graines ou semences suivi par la croissance végétatif du végétal, la formation des pièces florales ou fleur et enfin la fécondation (double fécondation qui aboutit au zygote) (Figure.9)

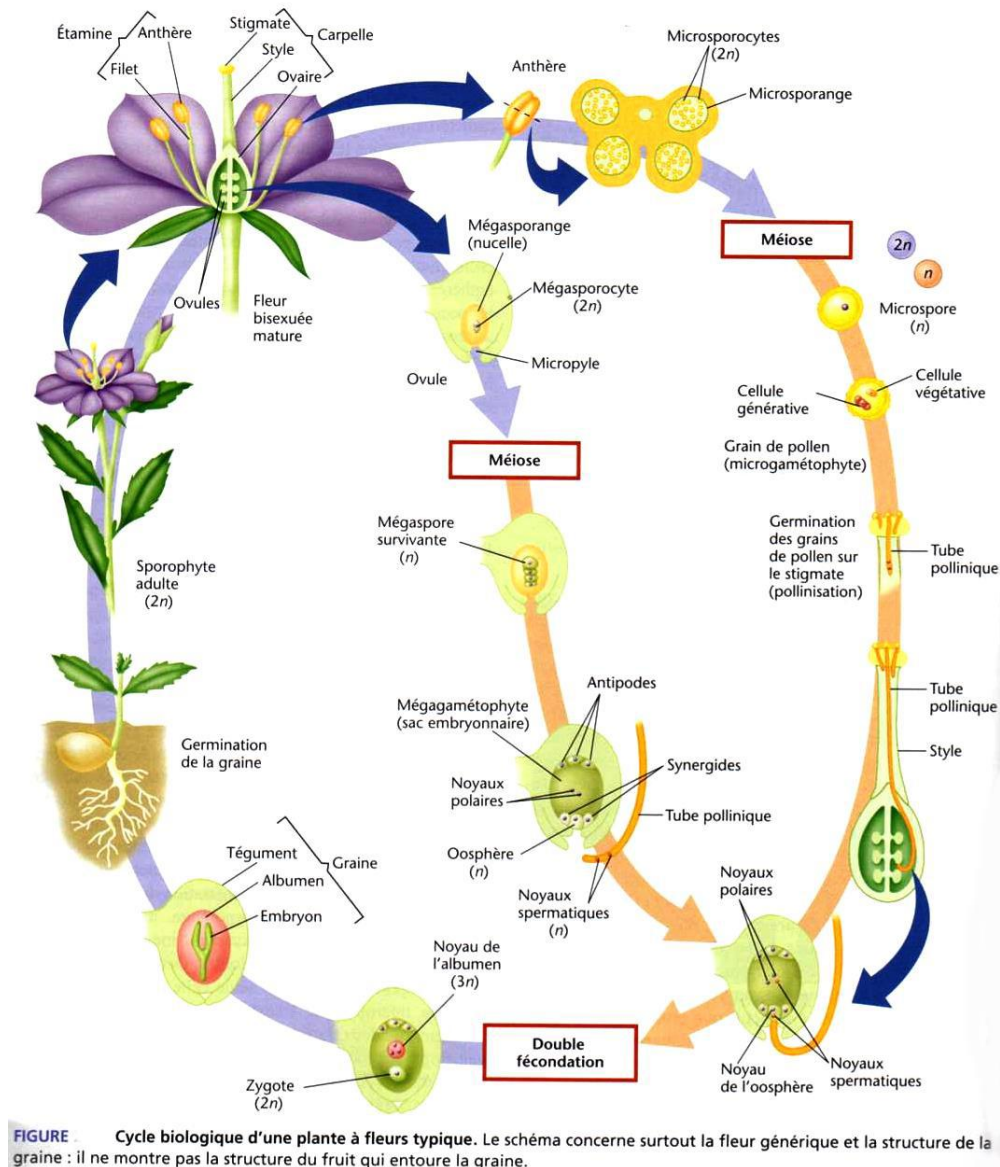


Figure. 9. Développement post embryonnaire d'une plante à fleur

Chapitre II/ Les méristèmes

Les méristèmes sont de deux types ; les méristèmes primaires, situés à l'apex des racines et dans les bourgeons apicaux à l'extrémité des tiges et rameaux ; et dans les bourgeons à l'aisselle des feuilles (méristèmes auxiliaires) et dans les entre nœuds (méristème intercalaire), Les divisions se font dans les différents plans d'orientations d'où un massif plus ou moins volumineux. Les cellules qui en dérivent s'allongent et se différencient. Les méristèmes **primaires** sont à la fois histogènes **et organogènes** ; ils induisent un type de

structure que l'on nomme structure primaire (de la racine ou de la tige) et assurent la croissance en longueur des organes. (Figure.10)

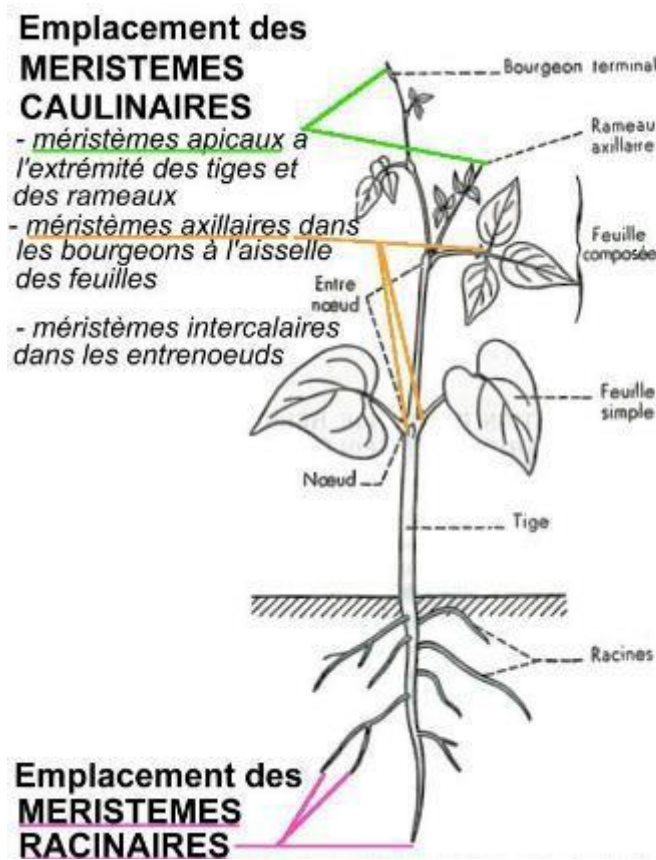


Figure. 10. Les méristèmes caulinaires et racinaires

Les méristèmes secondaires, coaxiaux avec les organes, ils sont le siège de cloisonnement tangentiels; d'où la formation de cylindres longitudinaux; le fonctionnement des méristèmes secondaires uniquement histogènes modifie donc les structures primaires qui deviennent ainsi des structures secondaires, à ce type appartient **le cambium** qui au sein de la racine, se différencie vers l'extérieur à un tissu conducteur, le liber ou le phloème secondaire et vers l'intérieur le bois (xylème).

Les modalités de croissance sont de type isotrope cad division dans les quatre sens (parenchyme), division anisotrope orientée dans les zones d'élongations et enfin tangentielle pour le cambium.

II/1/ Les méristèmes primaires

Ces méristèmes sont localisés à l'extrémité des tiges (**méristème caulinaire**) et des racines (**méristème racinaire**) et ils assurent la croissance en longueur (Figure.11)

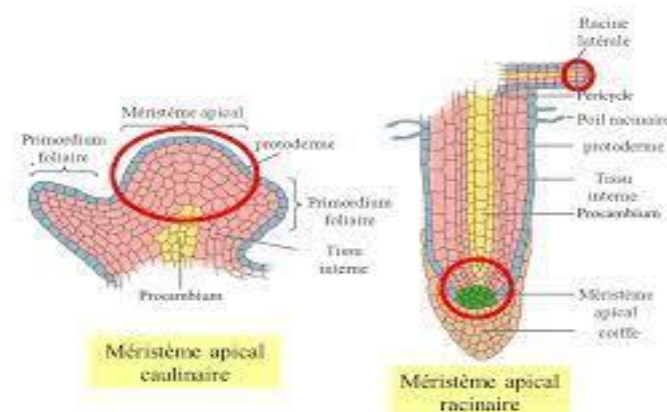


Figure. 11. Lieu des meristemes caulinaires et racinaires

Les cellules du méristème primaire sont **petites** et **isodiamétriques**. Elles sont parfaitement **jointives** (pas de méats). Elles possèdent un **noyau central** occupant **une partie importante** du volume cellulaire. L'appareil **vacuolaire** est **réduit** et il est constitué par de très **petites vacuoles** qui sont soit sphériques soit disposés en un très fin réseau. Les mitochondries sont nombreuses et il n'existe pas de plastes différenciés. On y distingue une paroi Pectocellulosique, les plastes non différenciés (proplastés).

L'embryon des Angiospermes comporte déjà les ébauches des futurs méristèmes **caulinaires** et **racinaires**. Le fonctionnement des méristèmes primaires aboutit à l'obtention des différents tissus. Ils sont dénommés **tissus primaires** pour les différencier des **tissus secondaires** qui apparaissent chez certaines plantes ultérieurement

II/1-1/Les méristème racinaire

L'allongement des racines se fait par son extrémité au niveau du méristème racinaire ce dernier il est uniquement **histogène**. Il ne produit pas d'organes latéraux donc il n'est pas organogène.

II/1/2 Les méristèmes caulinaire

Le méristème caulinaire (de la tige) est responsable de l'édification de la partie aérienne de la Plante. De lui, apparaissent des cellules qui en se multipliant et en se différenciant donneront, **les tiges, les feuilles, les bourgeons axillaires et les bourgeons floraux**, il est donc **histogène et organogène**. De manière tout à fait répétitive et indéfinie, jusqu'à la mort de la plante.

Le MAC, tissu parent de tous les méristèmes primaires de la tige depuis la gemmule de l'embryon, toutes les cellules méristématiques de la tige dérivent du MAC. Le MAC, en plus de s'entretenir lui-même, est responsable de la mise en place d'autres méristèmes primaires: Le procambium dont dérive le xylème I et le phloème I. Ce procambium est à l'origine du cambium des espèces ligneuses.

II/1/3/ Les méristèmes axillaires (= méristèmes latéraux) situés dans les bourgeons axillaires. Ces méristèmes sont généralement inhibés par le fonctionnement du méristème apical qui produit de l'auxine en forte quantité : c'est le phénomène de dominance apicale.

Les méristèmes intercalaires sont des amas de cellules méristématiques demeurées dans les entre-nœuds et qui assurent la multiplication et le renouvellement des cellules les constituant. Ils sont très présents chez les Monocotylédones, notamment les Poacées, mais certains auteurs les citent aussi chez les 'dicotylédones'. On trouve divers ouvrages qui citent les méristèmes intercalaires chez les 'dicotylédones' mais très peu qui donnent des détails dessus. Le sujet est en revanche bien documenté chez les Poacées.

II/2/ Méristèmes secondaires

Lorsque la croissance primaire s'achève, elle peut être suivie d'une croissance toute différente. Elle est due au fonctionnement des **méristèmes secondaires** ou **zones génératrices** qui se divisent régulièrement de façon périclines ou tangentiels.

Les méristèmes secondaires n'existent que chez **les Gymnospermes et les Angiospermes dicotylédones**, ils sont constitués de cellules à contour rectangulaires disposées en rangées

régulières. **La vacuole est très développée, le noyau** est localisé à **la périphérie** des cellules. Les méristèmes secondaires assurent la croissance des organes en largeur, ils sont constitués de deux assises génératrices : **l'assise génératrice subéro-phellodermique (ASP)** et **l'assise génératrice libéroligneuse (ALL)**.

II/2/1 / L'assise génératrice subéro-phellodermique (phéllogène)

Les tissus protecteurs secondaires sont formés à partir d'une zone génératrice appelée zone **subéro-phellodermique (phéllogène)** qui est un méristème secondaire cortical mis en place par différenciation de cellules de parenchyme cortical sous épidermique et parfois de l'épiderme, destiné à produire : vers l'extérieur, du **suber (liège)**, un tissu de protection constitué par un manchon de cellules mortes imperméables contenant de **la subérine**. Vers l'intérieur, il forme un tissu vivant, **le phelloderme** qui joue un rôle assimilateur ou de réserve. L'association **suber-phelloderme-phéllogène** s'appelle **périderme**. Il n'existe pas de phéllogène au sens strict chez les Monocotylédones mais il est bien présent chez les Angiospermes Dicotylédones (Figure. 12)

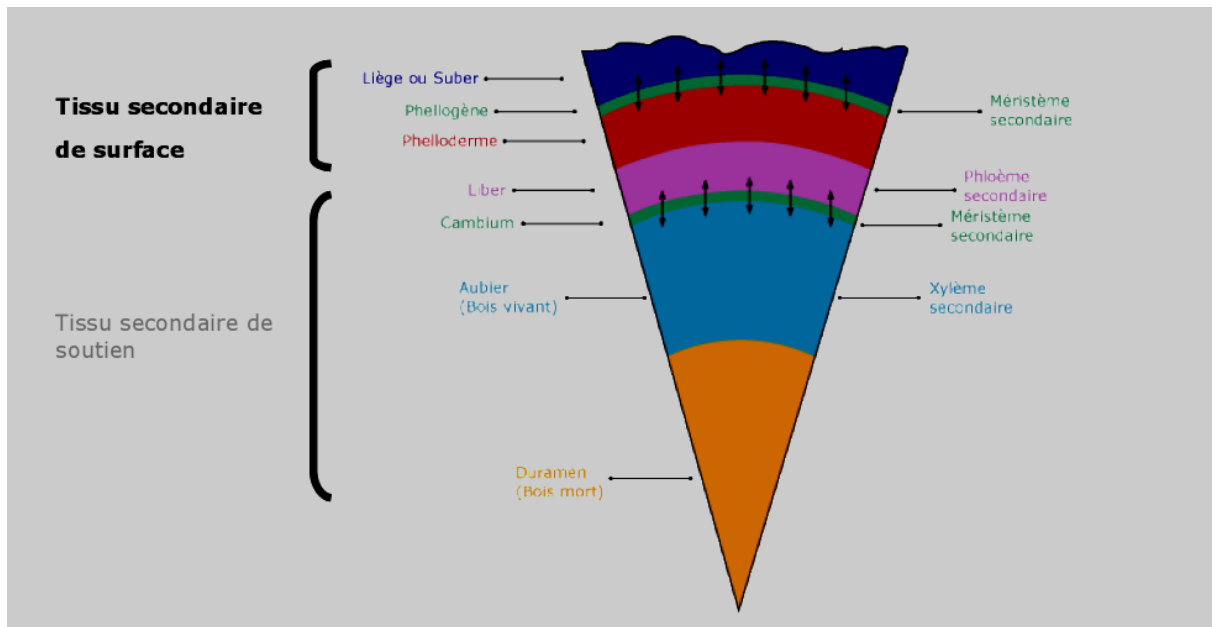


Figure. 12. Les tissus secondaires

II/2/2/ L'assise génératrice libéroligneuse (cambium)

C'est l'assise secondaire la plus interne, elle se met en place selon une ligne passant **entre le xylème et le phloème primaires**. Par des divisions tangentielles, **le cambium** donne naissance à de nouvelles cellules alignées radialement. Celles qui sont situées vers **l'intérieur** se différencient en **bois ou en xylème secondaire**, celles qui sont situées vers **l'extérieur** se différencient en **liber ou phloème secondaire** (Figure. 12).

II/2/ 3/ Tissus conducteurs secondaires

Ce sont des tissus conducteurs des sèves brute et élaborée dans le végétal. Ils proviennent du fonctionnement des méristèmes secondaires **libéro-ligneux ou cambium**, et donc présents dans les organes âgés des Angiospermes dicotylédones (tige, feuille et racine). La zone génératrice donne naissance à deux tissus conducteurs secondaires: **Le liber (phloème secondaire)** dirigé vers l'extérieur et **le bois (xylème secondaire)** dirigé vers l'intérieur

III / La croissance et différenciation cellulaire

Grâce aux méristèmes, la croissance d'une plante est en générale indéfinie (notion de taille adulte pour des organes). Une plante est soumise à deux types de croissance :

Une élongation qui a lieu au niveau des méristèmes apicaux (méristèmes racinaire, et caulinaire) .Ce type de développement est remarquable chez tous les végétaux vasculaires elle donne des organes flexibles (port herbacé) c'est le port herbacé des plantes, et une augmentation en épaisseur. Elle a lieu au niveau des cambiums ou de zones génératrices (histogènes). Ce développement n'a lieu que chez les plantes ligneuses (Figure. 13)..

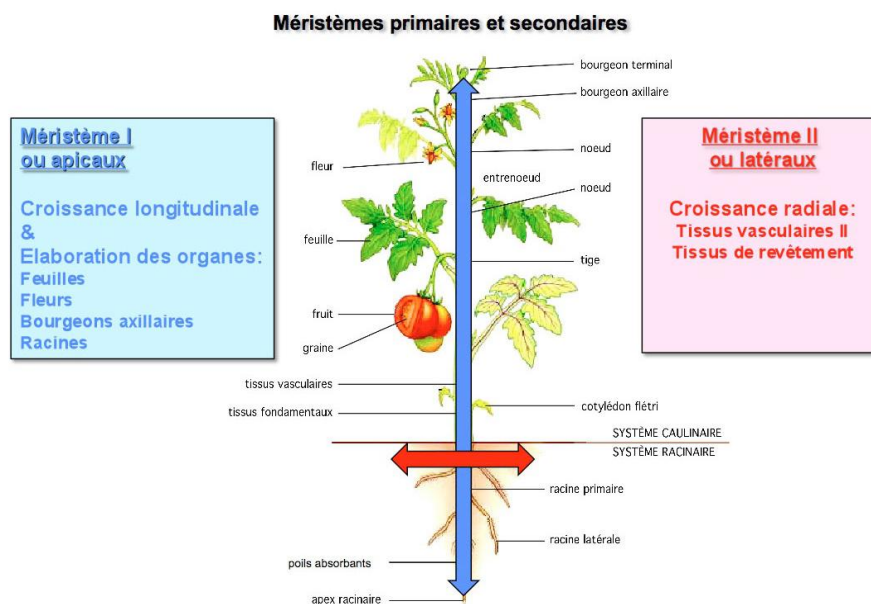


Figure. 13. Site de croissance longitudinale et radiale dans la plante

III/1/ Les caractéristiques et modalités de la croissance

Chaque cellule va passer par une série d'étapes qui correspondent à une suite d'augmentations spectaculaires des dimensions de celle-ci.

On observe différentes étapes :

- **La mérèse** : c'est l'augmentation de la masse protoplasmique. C'est une prolifération cellulaire. Elle est essentiellement réalisée par des multiplications cellulaires (au niveau des méristèmes primaires) ; sauf dans la feuille où elle se répartissent sur toute la surface du limbe; ce qui explique que la feuille n'ait plus de cellules en divisions et que sa croissance soit limitée dans le temps.
- **L'auxèse** : c'est l'augmentation qui résulte du grandissement cellulaire (au niveau des méristèmes secondaires). Est parfois isodiamétrique (parenchyme de la feuille, de l'écorce ou des organes de réserve) ; mais généralement longitudinale (élongation) ou radiale (croissance en épaisseur).

Chez les organismes pluricellulaires les plus archaïques tels que certaines algues filamenteuses, les cellules sont équivalentes et toutes se divisent et se croissent. Au cours de l'évolution la croissance devient une propriété limitée dans l'espace et dans le temps. La croissance apparaît localisée essentiellement dans le temps. Elle se produit dans les premières périodes de la vie puis se ralentit et s'arrête lorsque les dimensions caractéristiques de l'espèce sont atteintes. Dans les végétaux la croissance se poursuit en générale pendant toute la vie de l'individu : elle est dite indéfinie, la notion de taille peut caractériser les organes pris séparément, mais la plante dans son ensemble peut continuer à s'accroître en construisant de nouveaux organes (Figure .14).

Les modalités de croissance chez les végétaux

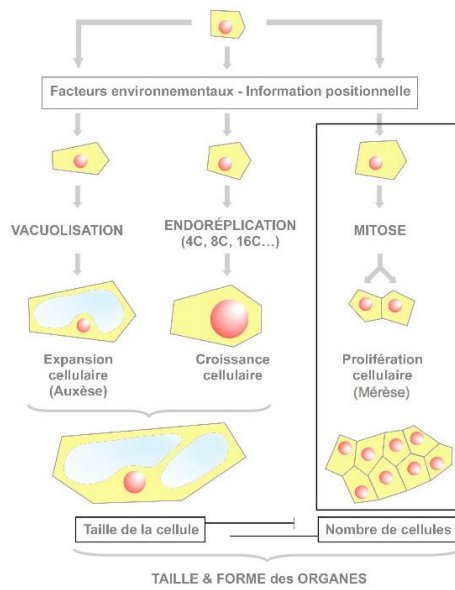


Figure. 14. Les modalités de croissance chez les végétaux

On observe : La croissance primaire (en longueur) et une croissance secondaire (en épaisseur (Figure. 15)

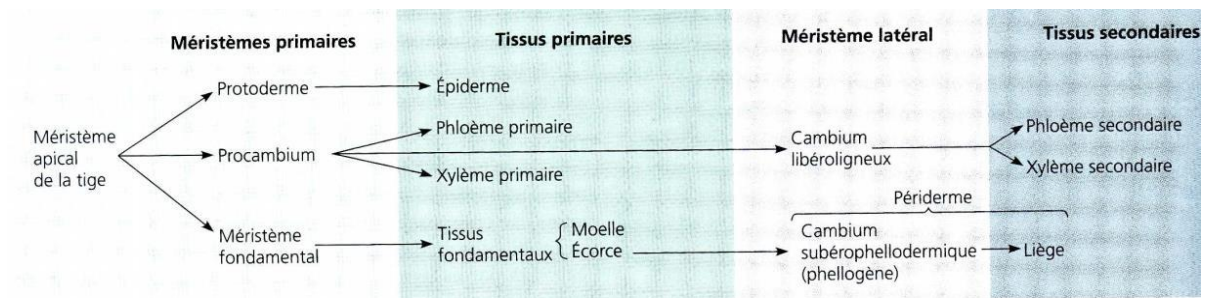


FIGURE 35.24 Résumé de la croissance primaire et de la croissance secondaire d'une tige ligneuse.

Figure .15. Résumé de la croissance primaire et secondaire

Les phases de développement de la plante débutent par l'embryogenèse, suivie de la germination, par une succession de prolifération et de différenciations cellulaires. Les jeunes feuilles primordiales se forment sur les côtés du méristème apical puis se différencient en feuilles matures. Le méristème apical déclenche à ce moment **la différenciation du phytomère**, constitué du méristème axillaire, d'une feuille caulinaire, des noeuds et entre-nœuds (Figure.16)

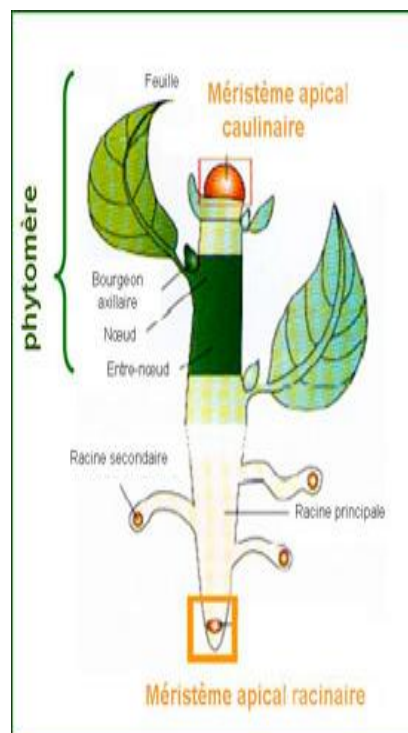


Figure. 16. Formation du phytomère

Il s'en suit, le développement, de la tige, des bourgeons, des noeuds, et des feuilles, ainsi que l'élongation des entre-noeuds. Cette première étape de développement est similaire à celle qui se produit lors des débourrements naturels ou après une taille. C'est la croissance en longueur. Elle est très largement conditionnée par, tout d'abord, les facteurs internes mais également et de façon importante, par les facteurs environnementaux, notamment, la lumière, la température et la période. C'est ensuite l'apparition de la croissance en épaisseur avec la différenciation des tissus secondaires, c'est-à-dire la différenciation du système vasculaire et

la sortie de dormance des bourgeons axillaires. Cette étape permet aux arbres de créer des canaux adaptés à une circulation optimum de la sève, de développer une structure solide en forme de cône, facilitant leur maintien et leur rigidité (Figure.17)

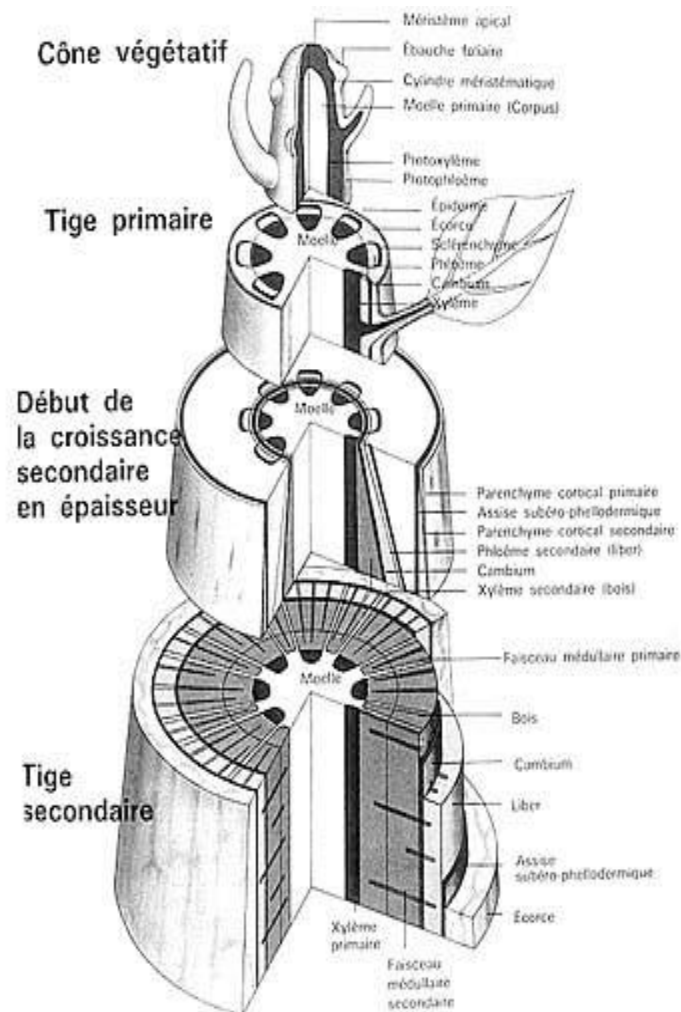


Figure .17. La croissance en largeur et mise en place du système vasculaire

La régulation des croissances primaire et secondaire va dépendre du contrôle principalement hormonal des méristèmes apicaux sur les méristèmes axillaires. La dormance des méristèmes axillaires est ajustée, au niveau de la différenciation et/ou de la division cellulaire, selon les gradients de concentration décroissant d'hormones, de l'apex à la base de la tige pour

l'auxine, et l'inverse pour la cytokinine. La position des bourgeons axillaires sur la tige est donc prédominante à leurs réveils.

III/ 2/ La croissance en longueur

La croissance en longueur dite croissance primaire se décrit par deux phénomènes : **l'élongation et l'histogénèse** respectivement à partir des méristèmes caulinaires (pour les parties aériennes) et racinaires (pour les parties souterraines). Ces méristèmes sont placés à l'apex de chaque organe.

III/2/ 1/ Le méristème apical caulinaire (MAC)

Les facteurs internes et externes envoient des informations au méristème apical qui aura la capacité à initier ou à réprimer une réponse physiologique comme la croissance. Il existe une bouche de régulation qui maintient le groupe de cellules indifférenciées dans l'état méristématique. Dans le cas du méristème apical caulinaire (MAC), c'est le centre organisationnel, ou centre quiescent, qui envoie les signaux, les instructions pour le bon fonctionnement du méristème. On y trouve un gène WUS (Wuschel) dont l'expression influe, selon les dernières recherches, directement ou indirectement sur plus de 700 gènes (Figure.18)

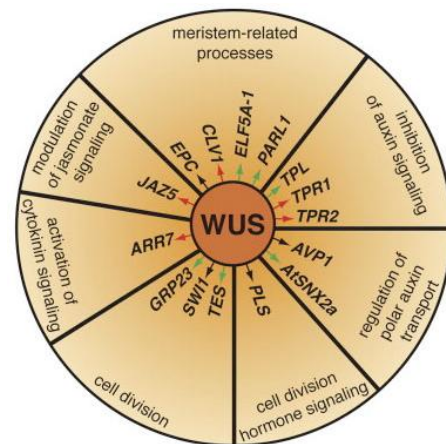
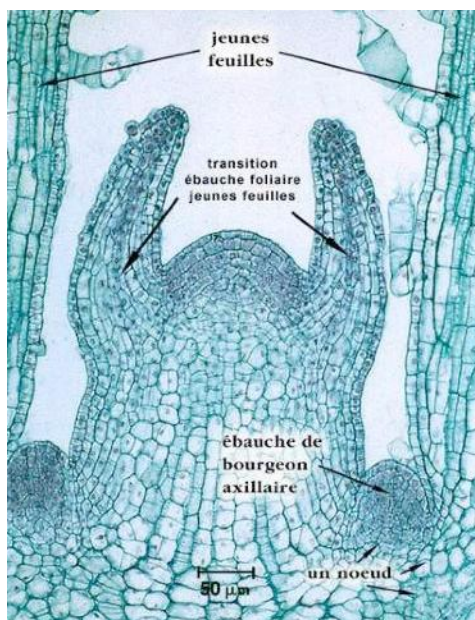


Figure. 18. Fonctionnement du méristème caulinaire

Son rôle principal est le maintien d'un pool constant de cellules souches dans la zone centrale. Ce pool de cellules méristématiques sert de réserve et alimente les zones périphériques du MAC où se différencient les cellules(Figure 19.)

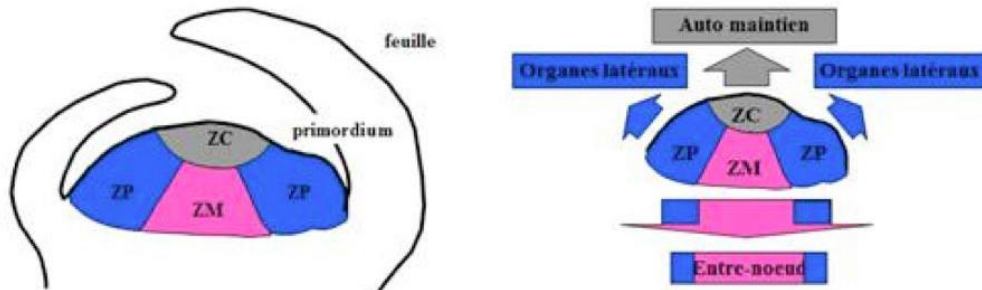


Figure 3 a et b : Organisation en zones ou domaines d'un méristème apical : ZC - zone centrale; ZP - zone périphérique; ZM - méristème médullaire. La zone centrale située au sommet du méristème, à activité mitotique faible, est à l'origine de cellules indifférenciées, les cellules souches. Cette zone assure l'auto-maintien du méristème. La zone périphérique ZP, formant un anneau autour du méristème, à forte activité mitotique, est le site d'initiation des feuilles, des organes floraux et des bourgeons axillaires. La zone médullaire donne naissance aux tissus internes de la tige.

Figure .19. Organisation du méristème caulinaire

- **Régulation génique de la croissance en longueur**

Ce maintien dans l'état méristématique est possible grâce aux facteurs transcriptionnels de WUS qui se déplacent de cellules en cellules par les plasmodesmes ou par transduction intra et intercellulaire. Ce facteur WUS réprime l'expression des gènes, ou l'une des étapes du fonctionnement de ces gènes, et il est responsable de l'entrée en division cellulaire. C'est pourquoi l'intensité de la prolifération des cellules dans la zone centrale est réduite, mais constante et évolue en fonction des besoins (Figure.20)

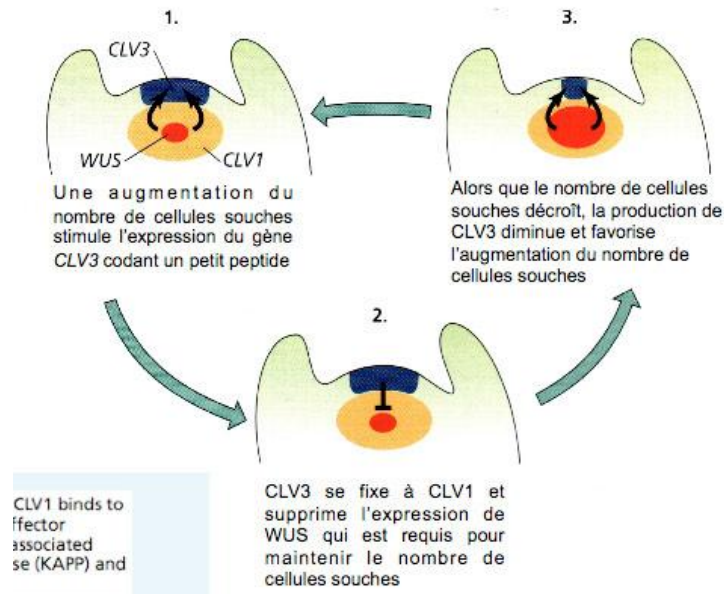


Figure. 20. Régulation génique de la croissance en longueur

Cette régulation est assurée non seulement par d'autres gènes ou facteurs antagonistes, mais également par une autorégulation. WUS transcrit une protéine qui traverse les cellules et migre de la zone centrale aux zones L1 et L2 en se fixant à un récepteur transmembranaire CLV1/CLV2, il déclenche la production d'une protéine, la CLV3 qui réprime à son tour, l'activité de WUS (Figure. 21)

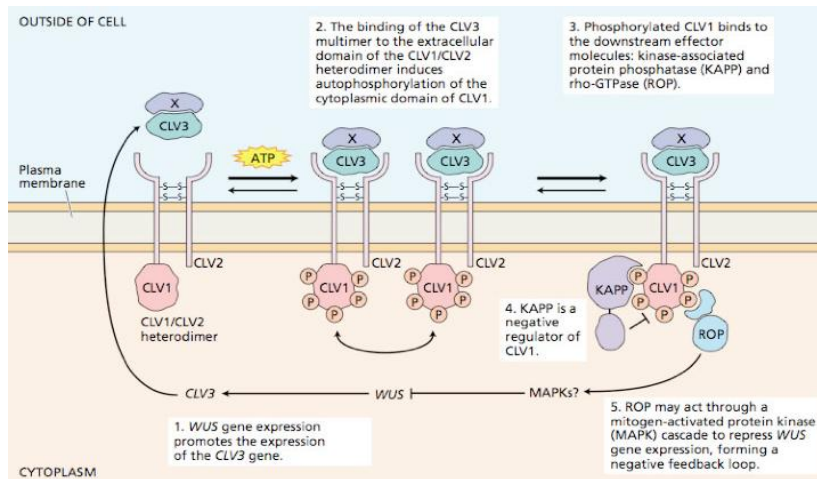


Figure. 21. L'autorégulation génique de la croissance en longueur

Parallèlement, WUS et STM interagissent entre eux, tout en influençant l'expression des gènes des hormones telles que, la cytokinine et les auxines(Figure.22)

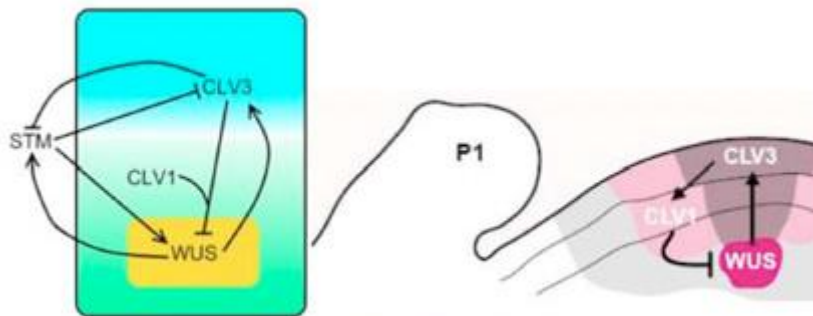


Figure 5a et b : Boucle de rétro-action des gènes CLV1, -2 et -3, WUS.

Figure.22. Boucle de retro action des gènes CLV ET WUS

Les cellules de la zone centrale, par division cellulaire, s'éloignent de l'effet des gènes WUS et STM et s'engagent dans le processus de prolifération et différenciation (Figure.23)

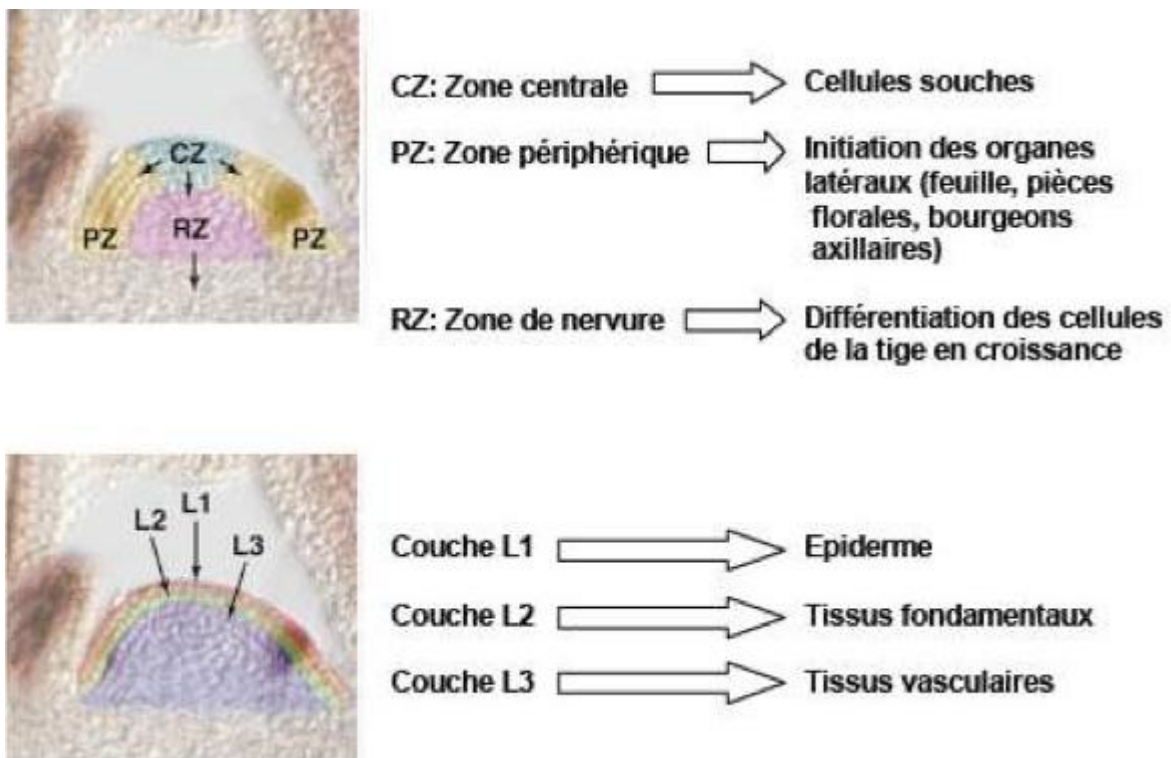


Figure. 23. La prolifération et différenciation du méristème caulinaire

C'est la sortie de l'état méristématique. Ce qui signifie l'initiation de la croissance. Comme précédemment, le processus est régulé par un ensemble d'hormones stimulatrices et antagonistes et de facteurs transcriptionnels. L'accumulation d'auxine dans un groupe de cellules de la zone périphérique du MAC, réprime STM. Les gènes AS1 et AS2 peuvent à ce moment réprimer certains gènes KNOX. Les gènes ANT induisent alors librement la prolifération des cellules du primordium (Figure.24).

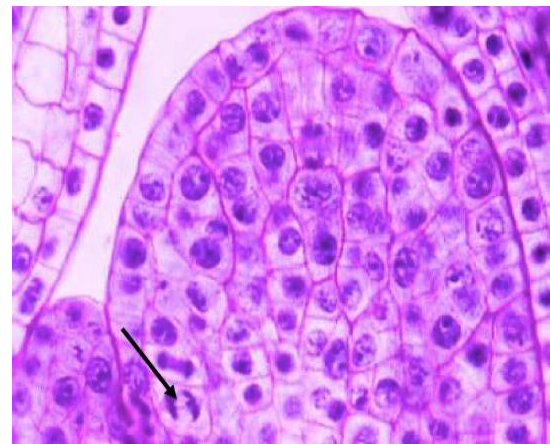
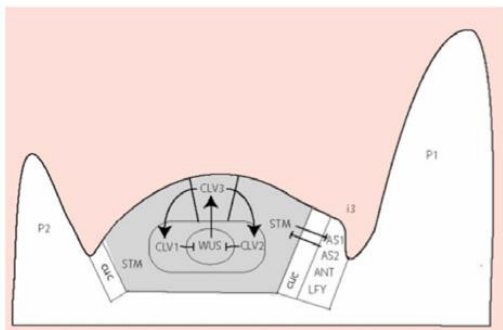


Figure 6 : Contrôle génétique du fonctionnement du méristème apical caulinaire et des ébauches foliaires (R Prat, Dunod 2009). P1, P2 et I3 représentent les primordia d'organes latéraux (P1 est le plus ancien, P2 est plus récent, I3 est encore un *initium*). Dans l'*initium* : le gène *STM* n'étant plus exprimé dans ce groupe de cellules, les gènes *AS1* et *AS2* puis *ANT* et *LFY* s'expriment librement. Le primordium est séparé du méristème par une frontière exprimant les gènes *CUC1*, *CUC2* et *CUC3*.
STM : SHOOTMERISTEMLESS; *WUS* : WUSCHEL; *CLV* : CLAVATA; *AS* : ASYMMETRIC LEAVES; *ANT* : AINTEGUMENTA; *LFY* : LEAFY; *CUC* : CUP-SHAPED COTYLEDON.

Figure. 24. Contrôle génique du fonctionnement du méristème apical caulinaire et des ébauches

III/2 /2/ /L'élargissement ou grandissement cellulaire

A /Événements cytologiques : Le grandissement des cellules peut être très important. Il est par exemple fréquent qu'une cellule de parenchyme palissadique voie son volume multiplié par 200 par rapport à la cellule initiale dont elle dérive.

Comme l'accroissement en longueur est souvent beaucoup plus important que l'accroissement en largeur on parle souvent d'élargissement cellulaire (l'accroissement en longueur peut être de 100 alors que l'accroissement en largeur seulement de 2 à 5).

La cause de ce grandissement est essentiellement une arrivée importante d'eau dans la cellule qui se traduit par la formation de plusieurs vacuoles qui fusionnent pour donner une grande

vacuole (80-90 % du volume de la cellule). La paroi de la cellule doit devenir suffisamment extensible pour permettre cette entrée d'eau qui se fait par osmose.

B/ Événements biochimiques : Lors de l'accroissement de volume, la paroi cellulaire ne devient pas plus mince on n'assiste pas un simple étirement, la paroi conserve son épaisseur. Ces phénomènes impliquent un remaniement de structure de la paroi et une synthèse active des polysaccharides qui la constituent.

En dehors de cette entrée d'eau et de cette synthèse d'éléments des parois, il y a également une synthèse de petites molécules pour maintenir constante la concentration en solutés des liquides intracellulaires (acides aminés, oses, sels minéraux), synthèse de macromolécules constitutives du cytoplasme (protéines – acides ribonucléiques) on constate également une augmentation du nombre d'organites (mitochondries, chloroplastes, ribosomes).

Ainsi, même si le cytoplasme ne constitue, généralement pour la cellule ayant atteint sa taille maximale, qu'une zone étroite entre la vacuole et la paroi il y a une synthèse active de constituants cytoplasmiques au cours du grandissement cellulaire.

En conclusion il faut souligner que : La morphogénèse de la plante est donc pour une importante proportion dépendante d'un contrôle spatial et temporel précis de la division cellulaire et de l'expansion cellulaire.

C/ Relations entre croissance et métabolisme (besoins énergétiques et en matériaux de base)

Toute croissance s'accompagne de synthèses nouvelles qui exigent de l'énergie et des molécules élémentaires, la croissance ne pourra donc se dérouler qu'associée à un métabolisme actif.

Cette énergie et ces molécules proviennent de la photosynthèse pour les organes autotrophes ou de l'utilisation de réserves lors des premières phases du développement (germination) ou d'un développement à l'obscurité (réserves des tubercules, bulbes)

C1/Besoins en molécules de base

Qu'il s'agisse de division ou d'élongation cellulaire on retrouve sur un plan biochimique la synthèse de polysaccharides constitutifs des parois végétales.

Les végétaux possèdent une paroi primaire présente dans toutes les cellules et qui est la seule concernée dans les phénomènes de croissance et une paroi secondaire qui vient s'ajouter à l'intérieur de la précédente à la fin du grandissement de la cellule. La paroi primaire est constituée essentiellement de molécules polysaccharidiques.

- Cellulose, hémicelluloses (hétéroglycanes – associations de divers oses (glucose, xylose, galactose)) et composés pectiques (ac. galacturonique et glucuronique + divers oses), en plus faible proportion la paroi renferme de nombreuses protéines : protéines structurales = extensine, protéines fonctionnelles = peroxydase...

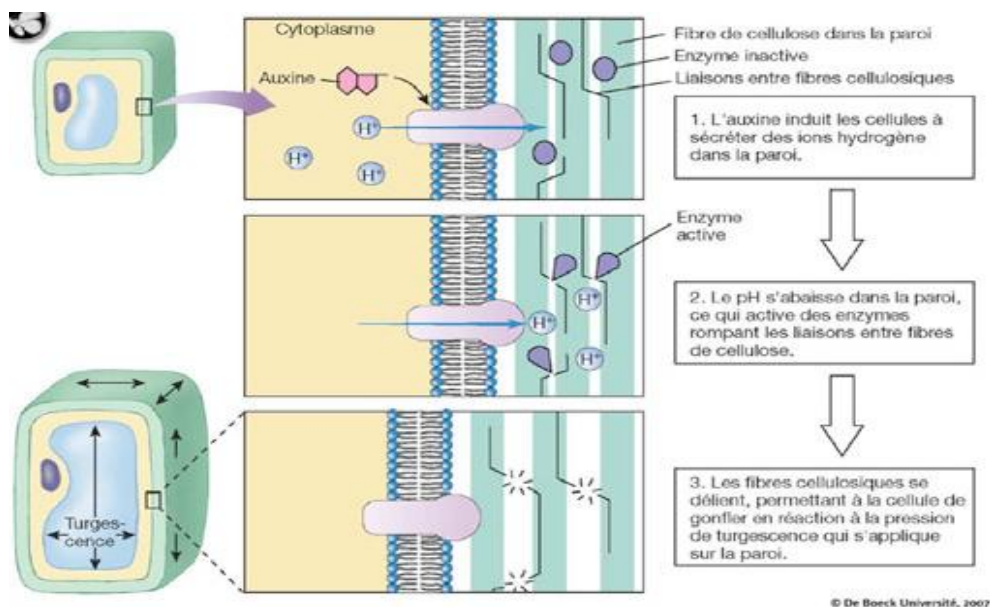
Au-delà des composants de la paroi on assiste à d'autres synthèses :

- Synthèse des protéines enzymatiques et structurales.
- Synthèse d'acides nucléiques ADN et ARN dans le cas de la division cellulaire ARN dans le cas du grandissement cellulaire. Toutes ces synthèses exigent donc des unités de base (oses, acides aminés, bases puriques et pyrimidiques) qui proviennent de la photosynthèse et de la respiration.

C2/ Besoins énergétiques :

Dans la synthèse des polysaccharides et des protéines les unités monomères sont initialement activées ex : aminoacyl AMP, GDP glucose avec consommation d'ATP ou d'autres donneurs de groupements phosphates (GTP). Pour la synthèse d'acides nucléiques les nucléotides phosphatés sont à la fois donneurs d'énergie et d'unités de base (Figure.25)

La croissance exige donc une fourniture d'énergie importante qui est confirmée par le fait que la respiration est particulièrement importante dans les tissus en croissance par élongation.



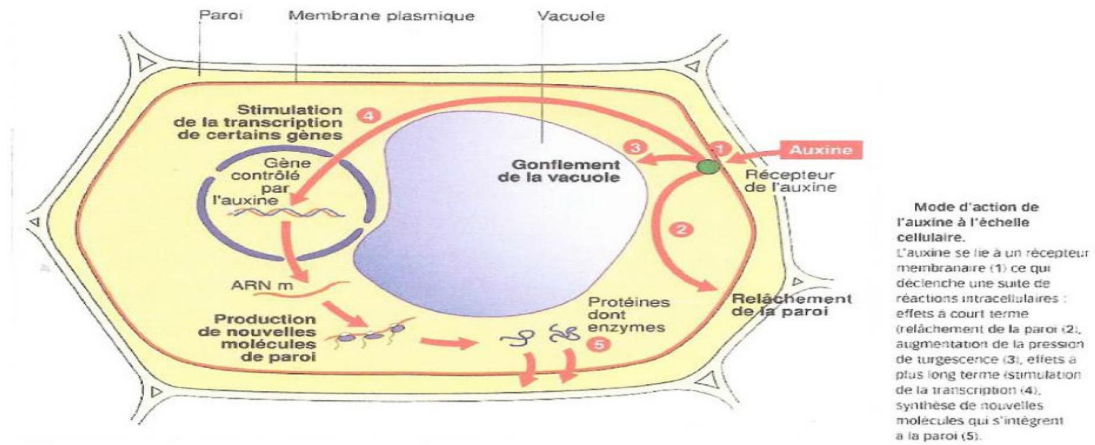


Figure. 25. Elongation et grandissement cellulaire

Ces dernières dégradent les sucres, les polysaccharides en chaînes plus courtes et désorganisent les interactions qui lient les chaînes de celluloses et d'hémicelluloses associées entre elles par l'intermédiaire de liaisons H. L'élasticité pariétale se voit augmentée, la paroi étant essentiellement composée de celluloses et d'hémicelluloses.

La libération de protons H^+ dans le milieu occasionne une réaction osmotique et une grande quantité d'eau rentre dans la cellule sachant que la paroi moins rigide permet une diminution de la pression de turgescence. **Pression de succion = pression osmotique – pression de turgescence** Une fois les vacuoles remplis d'eau, elles fusionnent et donne naissance à une vacuole plus importante. La forte pression exercée par les vacuoles sur une paroi plus élastique va augmenter considérablement la taille des cellules. On parle d'élongation. La structure de la paroi squelettique est rétablie par l'activité antagoniste des glucanases et restauration des conditions initiales des milieux (Figure.26 a, b)

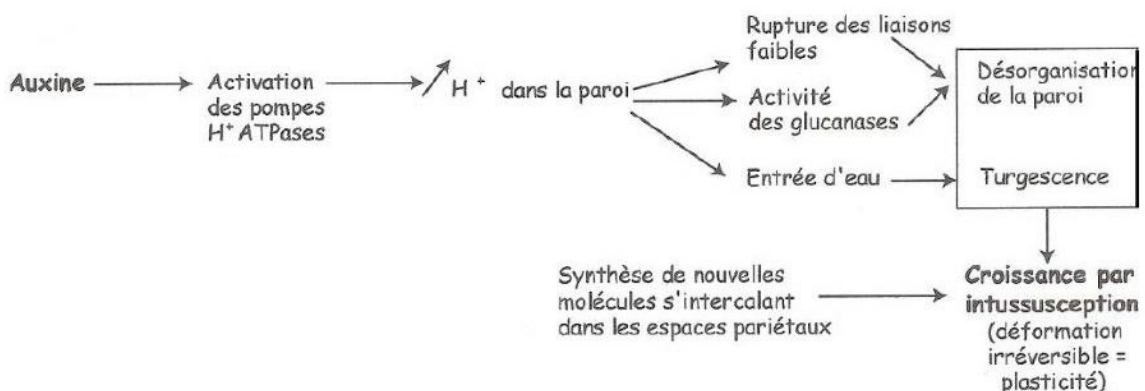


Figure 26 a

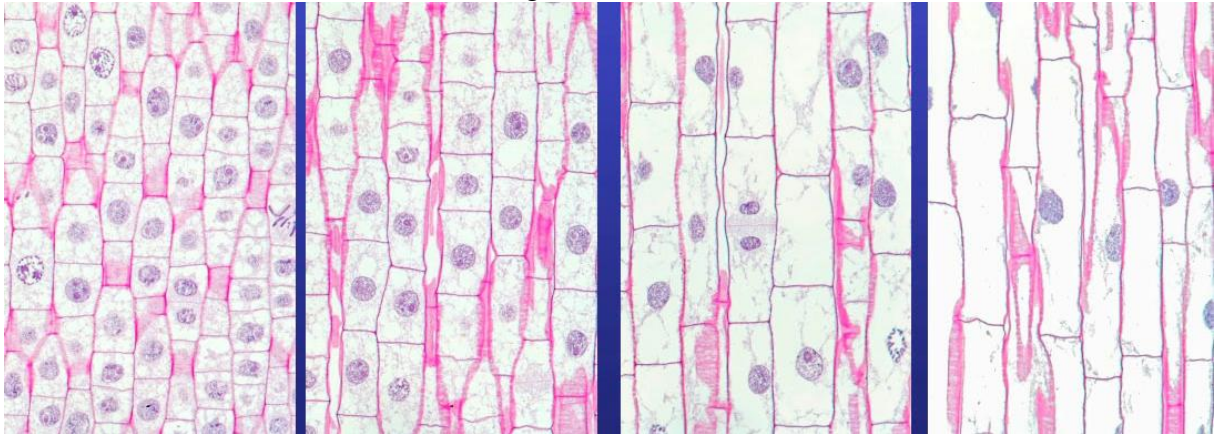


Figure 26 b

Figure.26. Rôle des auxines dans le grandissement cellulaire

En fait, l'auxine, avec une action coopératrice d'endoglucanases, agit encore une fois comme stimulateur transcriptionnel et sur les glucanases.

D'autres enzymes, les xyloglucanes transglycosylases hydrolases (XTH), participent à la régulation de l'élongation et modifient la longueur des chaînes polysaccharidiques. Les chaînes longues inhibent l'élongation et les courtes la stimule. Ainsi, les XTH agissent probablement sur l'affinité des hormones, ou des facteurs régulateurs, pour leurs récepteurs et donc sur le degré de l'élongation. Finalement, le grandissement cellulaire est fonction du patrimoine génétique des facteurs externes et du système transcriptionnel responsable du développement végétatif et de sa régulation. Ce principe d'élongation se produit partout dans l'arbre, en particulier dans les feuilles, les entre-noeuds et les racines (Figure. 27)

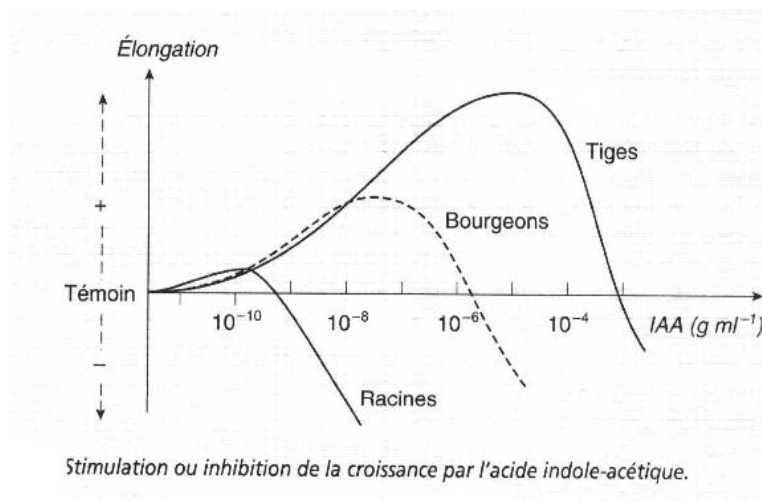


Figure.27. Stimulation ou inhibition de la croissance par AIA

III/2/3/Le méristème apical racinaire

La croissance apicale racinaire fonctionne selon un schéma semblable à celui de la croissance caulinaire. Le méristème apical racinaire (MAR) fournit presque de façon illimitée des cellules embryonnaires

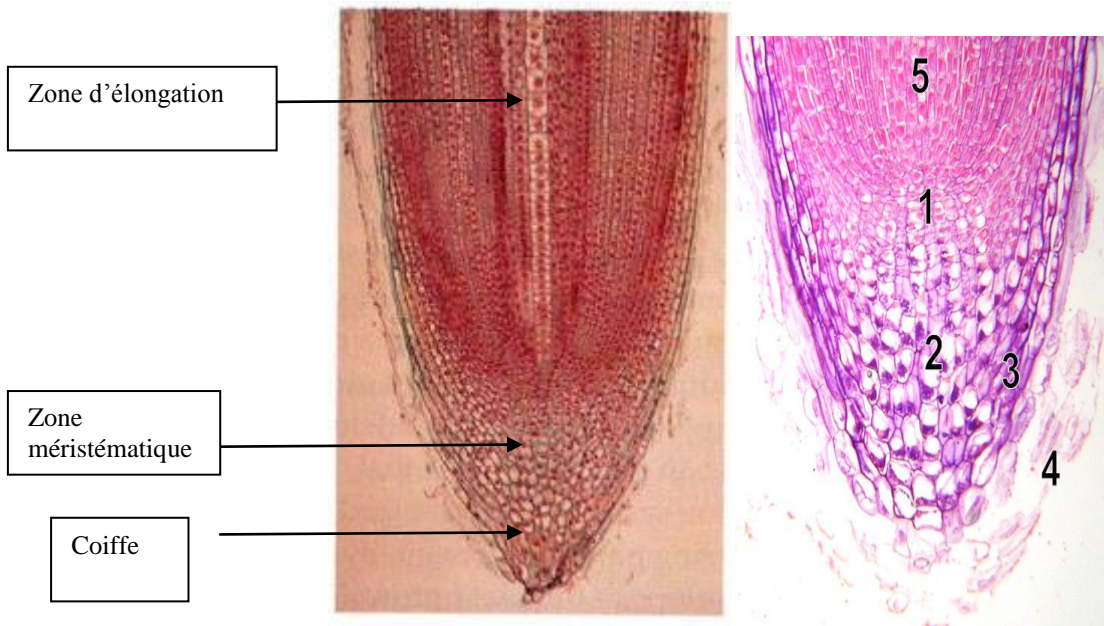


Figure. 28. Le méristème apical racinaire

Il se trouve à l'extrémité de la racine, près de la zone quiescente. Le centre quiescent est l'équivalent du centre organisateur du MAC, Il est celui qui envoie les instructions nécessaires à la régulation du MAR. Après l'entrée en division cellulaire, la spécialisation des cellules une fois différenciées est fonction de leurs emplacements autour du centre (Figure.29)

Le méristème apical racinaire (MAR)

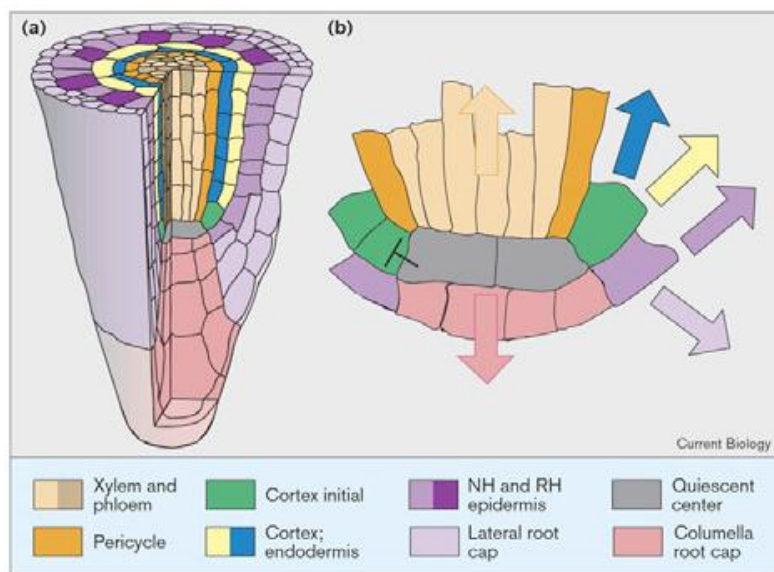
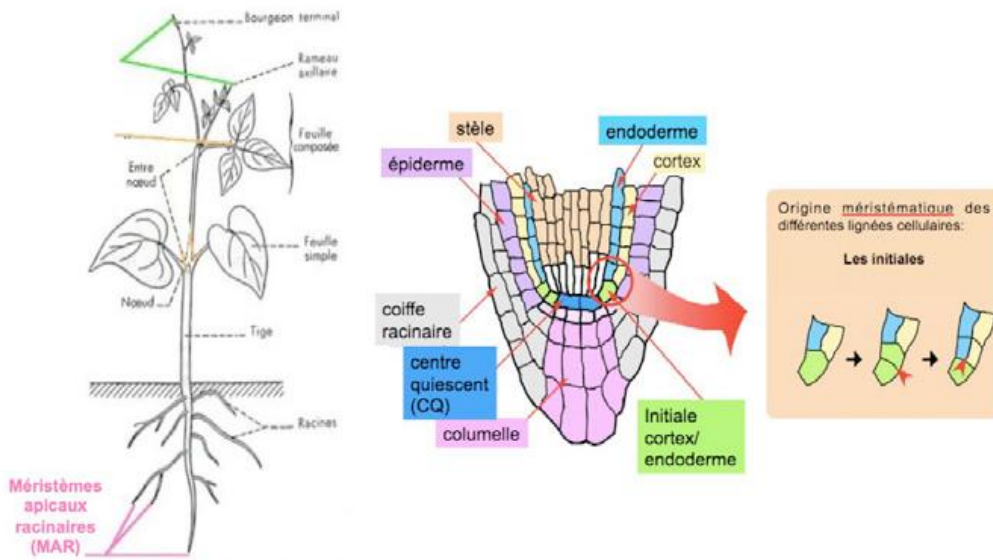


Figure. 29. Modes de division dans le méristème apical racinaire

A/ Les zones de la racine

Cinq zones se distinguent :

- La zone quiescente
- La zone de division cellulaire
- La zone d'élongation
- La zone de différenciation
- La zone d'organogenèse

La coiffe, protège le méristème contre la rugosité du sol. Entre celle-ci et les poils absorbants, on observe une zone **quiescente** (sans division cellulaire).

Une zone de multiplication ou de division, juste au-dessus de la coiffe, comprend le méristème apical et les méristèmes qui en dérivent. C'est à cet endroit que se fait l'absorption des sels minéraux.

Une zone d'élongation, au dessus de la zone de division cellulaire, les cellules du méristème deviennent plus longues et permettent à la racine de s'enfoncer dans le sol.

Une zone de différenciation, avant d'avoir terminé leur croissance, les cellules commencent à se spécialiser.

Les racines latérales se forment de manière endogène à quelque distance de l'apex à partir du **Péricycle** (assise cellulaire située entre l'écorce et la stèle). Le péricycle initie les ramifications de la racine. La structure et le fonctionnement des ramifications sont identiques à celui du méristème apical de la racine.

L'élongation est réalisée par les méristèmes primaires (zone de croissance) qui permettent l'avancée dans le sol. Cette croissance (primaire) est localisée et polarisée. L'élargissement (croissance secondaire) se produit très en arrière de la coiffe. Qu'il s'agisse de la racine principale issue de la radicule d'une racine secondaire ; ramification de la principale ou adventive développé sur une tige la croissance en longueur est assurée par le méristème apicale localisé sous la coiffe (Figure.30); les cellules qui en dérivent s'allongent dans la zone d'élongation s'étendent sur quelques mm ou sur quelques cm en arrière de l'apex.. C'est dans cette zone que se différencient les tissus.

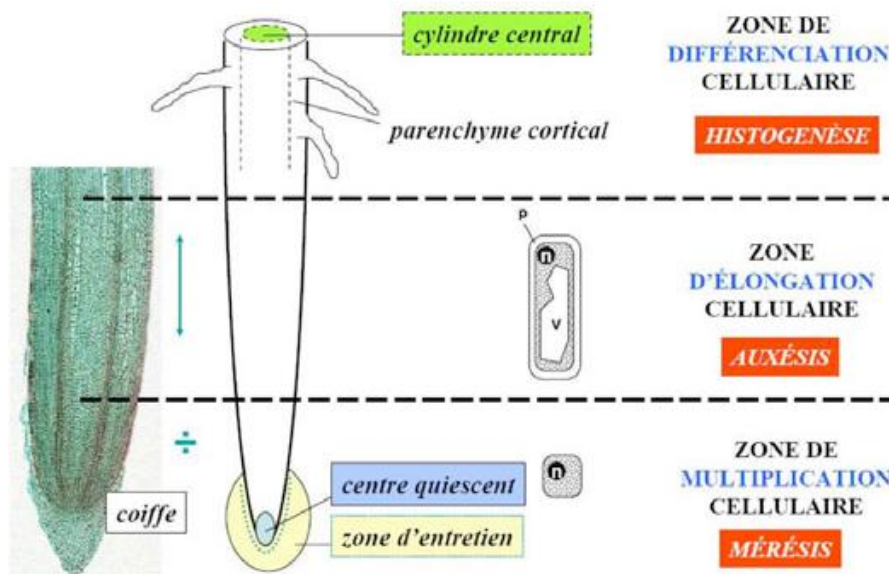


Figure. 30. Les différentes zones de la racine

B/ Mode de croissance dans la racine

Cette succession de zones est à l'image d'une croissance en longueur dans une même dimension, dans l'espace et de façon chronologique. L'activité du MAC, dans les parties aériennes, est au contraire pluridimensionnelle y compris dans celle du temps. A l'extrémité de la racine, se suivent la division, l'élongation, et la différenciation à des emplacements bien distincts les uns des autres. Ce n'est qu'après que se déroulent l'organogenèse, c'est-à-dire l'apparition de racines latérales, et enfin la croissance en épaisseur par les méristèmes secondaires(Figure.31)

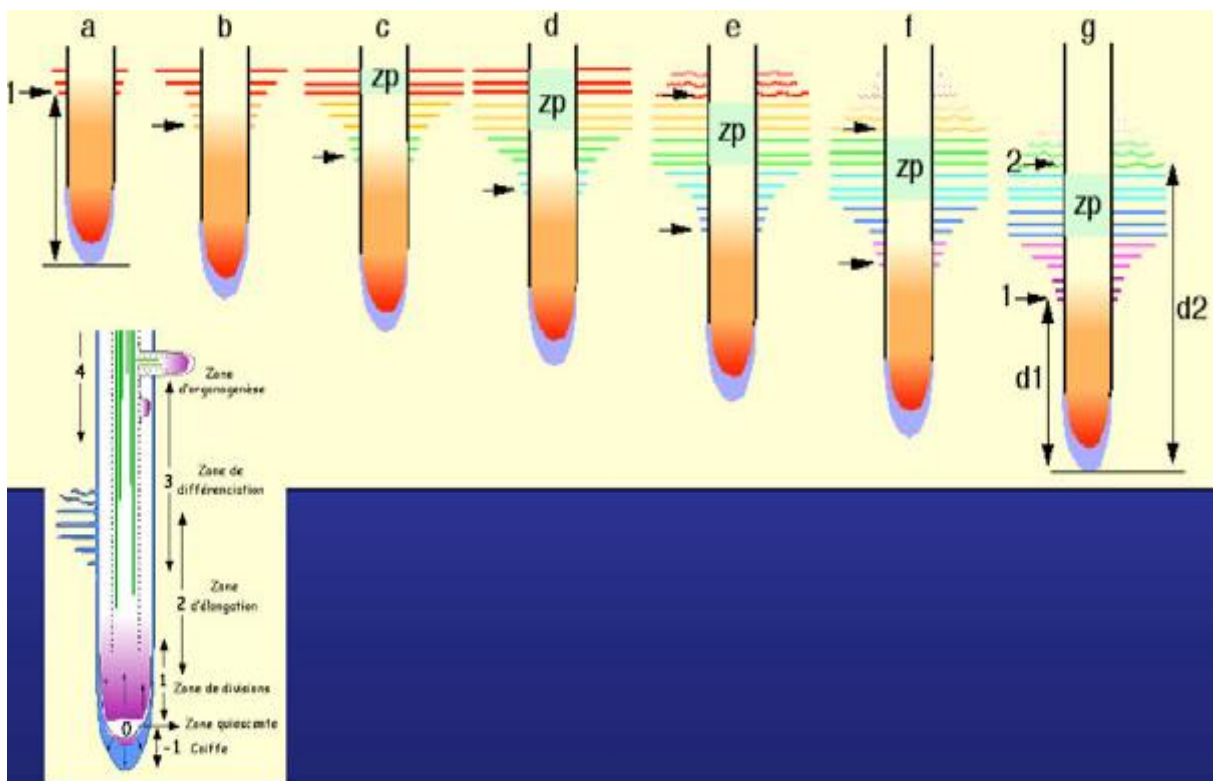
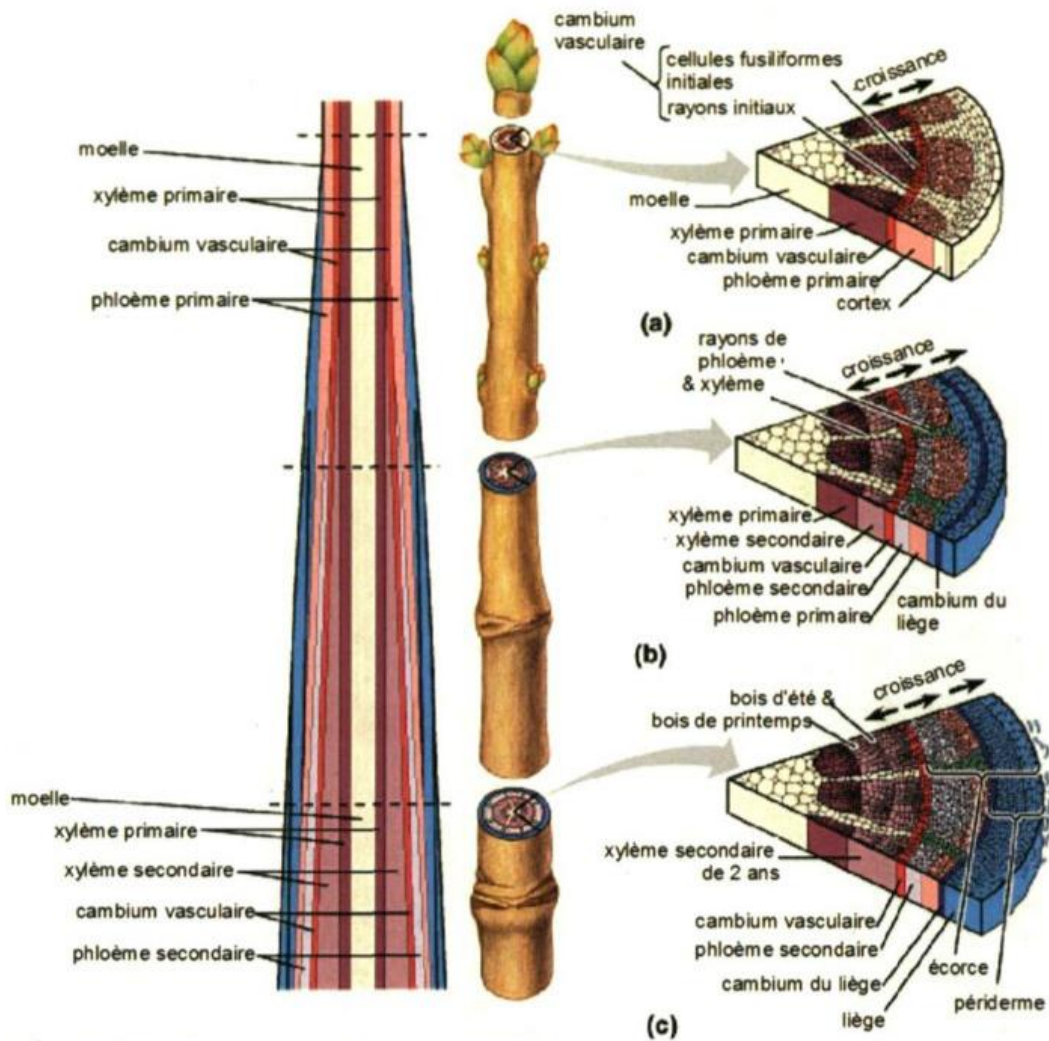


Figure. 31. Modes de croissance dans la racine

III/ 3/ La croissance en largeur

La croissance en épaisseur ou expansion radiale est directement la conséquence de la xylogénèse sous-jacente. La formation du bois résulte de l'activité des méristèmes secondaires, le cambium vasculaire et le phellogène. D'abord, les méristèmes apicaux donnent naissance aux tissus et organes primaires. Parmi eux, le procambium et le tissu vasculaire primaire. Ils se situent à l'extrémité des tiges et se forment pendant la phase d'élongation (Figure.32)



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Figure 1.1 Schéma de croissance angiosperme ligneuse : Traduction de l'original tiré de l'ouvrage, *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings, Redwood City, CA (Mauseth, 1988)

Figure. 32. La croissance en largeur

C'est à partir de ce méristème primaire que le cambium vasculaire secondaire se met en place, par division cellulaire et ce parallèlement à l'assise cambiale (Figure.33)

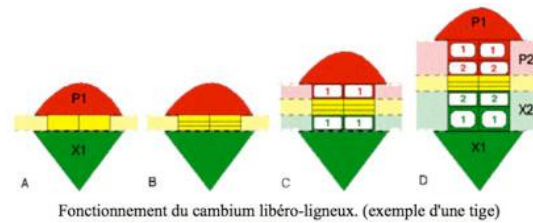


Figure. 33. Fonctionnement du cambium

Le cambium latéral, une fois construit, est constitué de deux types de cellules. Les cellules méristématiques servent de réserve en cellules indifférenciées et les cellules mères sont capables de se différencier en cellules du xylème et du phloème.

Ces cellules fusiformes ou en rayon forment un cylindre car organisées en file radiale. Il s'agit de la zone cambiale. Elles se divisent de plusieurs façons : - - **périclines** : donnent le xylème et phloème à l'intérieur et à l'extérieur du cambium. - - **transversales** : permettent une augmentation du diamètre du cylindre cambial.- **anticiques** : renforce la croissance en longueur (Figure.34)

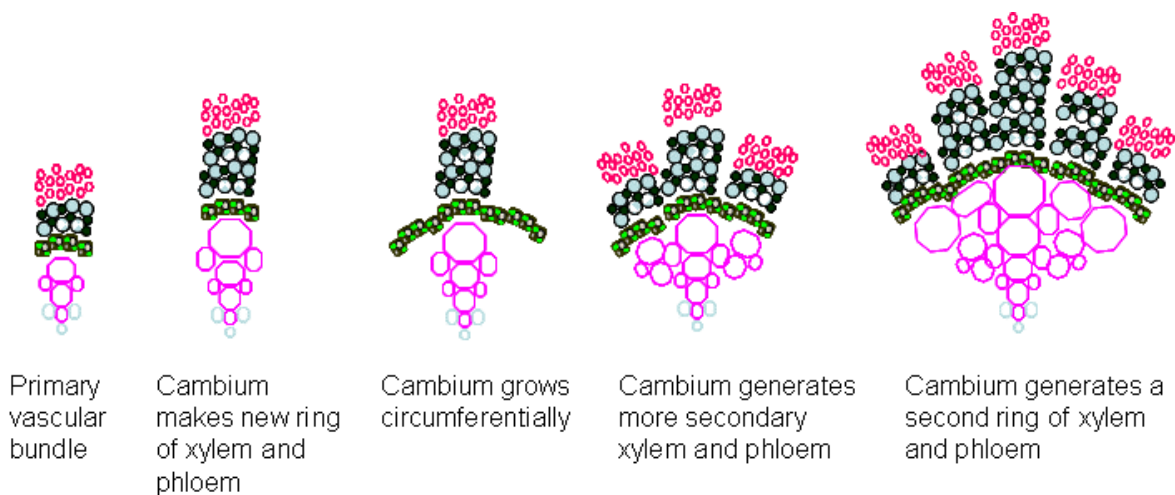


Figure. 34. Mise en place des faisceaux libéro ligneux

L'évolution centripète du xylème et centrifuge du phloème implique un accroissement du diamètre, possible par les divisions transversales. L'auxine joue là encore un rôle stimulateur dans l'activité cambiale (Figure.35)

Il est à noter que les cellules fusiformes sont également à l'origine des tissus de réserves et de communication cellulaire, de soutien (collenchymes et sclérenchymes), ou de formation des structures différentes qu'il soit dans le xylème ou le phloème. Quant aux cellules de rayons, elles permettent le stockage des métaboliques et de leurs passages au travers des vaisseaux conducteurs via les plasmodesmes

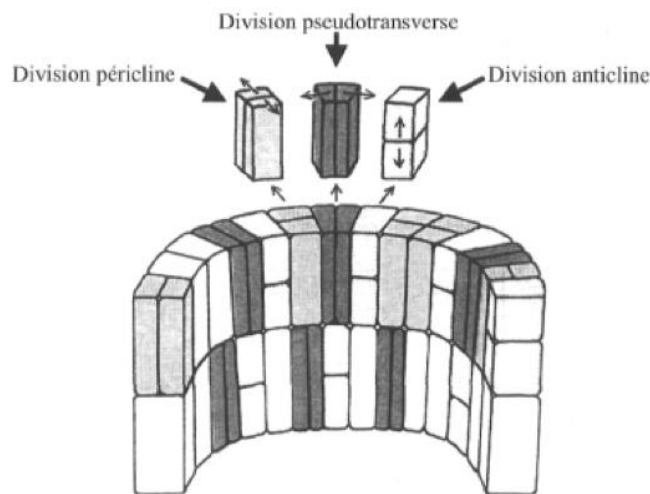


Figure I-2. La polarité des divisions nucléaires des initiales du cambium vasculaire (d'après Thibault, <http://sylva.sbf.ulaval.ca/cambium/>).

Division péricline: croissance en diamètre du cambium, division pseudotransverse: augmentation de la circonférence cambiale, anticline: élongation du tronc de cylindre cambial et croissance en longueur des tissus en stade primaire. La croissance anticline positionne une partie des cellules l'une devant l'autre, on parle de croissance intrusive.

Figure. 35. La polarité des divisions dans le cambium

- **La croissance en largeur chez dans les racines**

La croissance en épaisseur est assurée chez les monocotylédones par un développement plus poussée de formation primaire à partir du méristème apicale, alors que chez les autres spermatophytes il se différencie des zones génératrices cylindriques : cambium et assise subéro phelodermique qui donne naissance à des formations secondaires. Les ramifications se forment à partir d 'un massif initial interne lequel se développe en une ébauche qui digère les tissus corticaux et fait saillie à l'extérieur (Figure.36) ; le massif initial proviens de la dédifférenciation de certaines cellules (cellules du péricycle situées faces aux pôles ligneux ou pour les racines âgées , cellules péri cambiales) qui retournent à l'état embryonnaire puis se mettent à se diviser à la manière des cellules du méristème apicale. Le processus est sensiblement le même pour la néo formation des racines adventives.

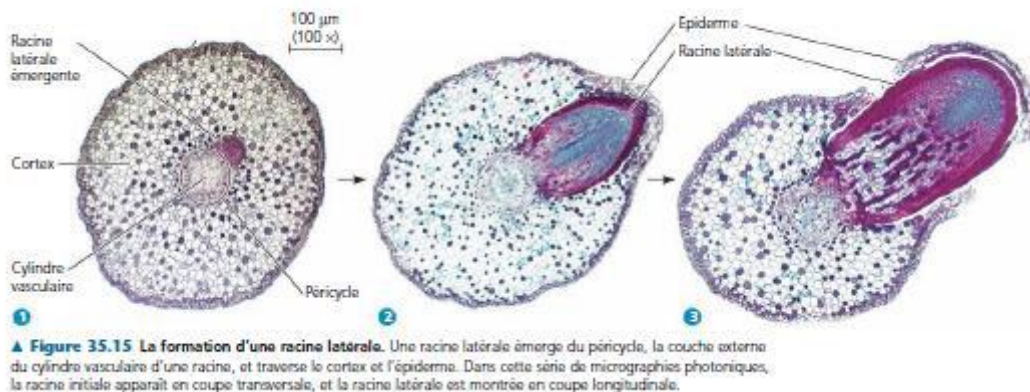


Figure. 36. La croissance en largeur dans la racine

L'examen microscopique montre que la zone d'élongation maximale correspond au niveau où les cellules en sortant de l'état méristématiques ralentissent leurs mitoses et grandissent en se vacuolisant. Dans le même temps les cellules du méristème primaire continuent à proliférer. L'apex racinaire et la zone de croissance avancent dans le sol. Lorsque la croissance secondaire entre en jeu, elle se produit très en arrière de l'apex ; dans les territoires déjà différenciés. au total la croissance primaire des racines est un phénomène localisé et polarisé : il s'agit d'une élongation qui conduit à l'édification d'un axe plus ou moins grêle (croissance uni directionnelle).

III/4/ Mode de croissance dans les bourgeons

Selon la destinée des bourgeons on distingue ; **des bourgeons végétatifs** (caulinaires et axillaires) qui assurent le développement des tiges et des rameaux végétatifs avec leurs feuilles, ils sont généralement petits ; **Les bourgeons floraux** qui forment les fleurs qu'on nomme aussi boutons, ils sont en général plus gros et plus remplis que les bourgeons végétatifs. Dans les bourgeons végétatifs les cellules y sont réparties en trois zones, une zone axiale constituée de cellules vacuolisées au cytoplasme peu chargé en ARN ; l'activité mitotique y est faible, aussi, une zone latérale qui possède des cellules plus petites peu vacuolisées et riche en ARN l'activité mitotique y est très élevée, enfin, le méristème médullaire : est situé sous la zone axiale constitué de quelques files de cellules empilées qui s'allongent en se vacuolisant et les teneurs en ARN. L'activité mitotique a des caractères intermédiaires entre les deux zones précédentes ; C'est une région histogène, la moelle est issue du méristème médullaire alors que tous les autres tissus proviennent de la zone latérale

La tige et rameaux : se développent à partir des bourgeons apical, les rameaux à partir des bourgeons axillaires ou adventifs, la zone d'élongation sub-terminale est facilement repérable par l'inégale longueur des entre nœuds. Sa longueur est très variable selon les espèces : Dans le cas général elle est de 5 à 20 cm. Chez les plantes à rosettes (Pissenlit ; Pâquerette), les entre nœuds sont courts et presque inexistantes : toutes les feuilles semblent partir du même niveau. A l'opposé chez les plantes volubiles, elles peuvent dépasser plusieurs décimètres (42 cm chez le Liseron). La croissance caulinaire dérivant du méristème apical est complétée par une croissance des entrenœuds; qui ne consiste pas en une simple élongation comme dans le cas général, mais provient du fonctionnement des méristèmes intercalaires qui sont simplement des résidus du méristème apical : On les trouve par exemple chez le blé juste au dessus du nœud et chez la menthe en dessous. Certaines

plantes comme le blé ou la betterave , ont un premier stade végétatif acaule, sans tige) puis les entrenœuds déboîtent (réveil des méristèmes intercalaires ou élongation),c'est la montaison qui précède la floraison.

Contrairement aux ramifications de la racine qui ont une origine profonde celle de la tige ont une origine superficielle, habituellement les rameaux se développent à partir des bourgeons axillaires situés à l'aisselle des feuilles , plus rarement dans le cas de multiplication végétative notamment les boutures ; ou après une taille ils peuvent provenir des bourgeons adventifs qui peuvent se former secondairement sur les tiges ou les feuilles à partir des cellules épidermiques ou sous épidermiques . Les cloisonnements sont en général précédés

- **Modalités de mise en place d'un nouveau phytomère : une activité répétitive et indéfinie** (Figure .37), il s'établit au niveau du méristème caulinaire des divisions anticlines et périclines

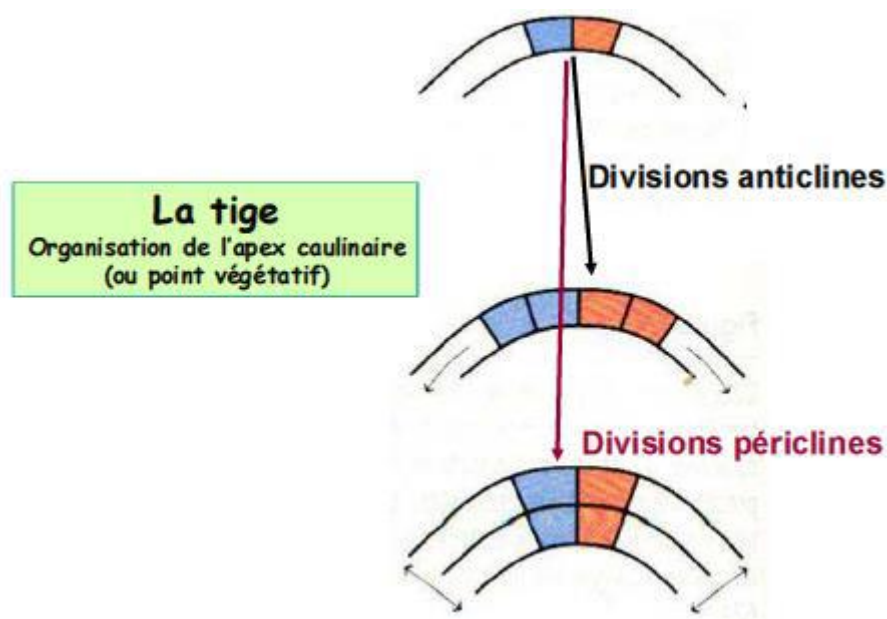


Figure. 37. Division et Organisation de l'Apex caulinaire

« L'édification des feuilles et des segments foliaires correspondants est **essentiellement due à la zone périphérique (ZP)**. Elle implique des *changements dans la fréquence et la polarité des divisions cellulaires*. « Chez *Pisum sativum*, LYNDON (1998) montre que **l'initiation foliaire se réalise en trois étapes** :

(1) Formation du sous-bassement foliaire : à l'endroit où surgira un primordium foliaire, la multiplication des cellules de la ZP s'accélère. Les mitoses, principalement anticlines au début, forme le sous-bassement foliaire élargissant le méristème qui atteint son aire maximale.

(2) Initiation du primordium foliaire : des divisions périclines, généralement en L2 font perdre au méristème sa forme hémisphérique. Une excroissance apparaît en surface, formée de cellules qui perdent la totipotence (= *capacité à former tout type de tissu*) des cellules méristématiques et deviennent déterminées à donner des tissus foliaires.

(3) Régénération du méristème : après l'initiation, le méristème, amputé d'une partie de son matériel cellulaire, est réduit à son aire minimale et se met à régénérer le secteur périphérique entamé. Ainsi, donc, *la taille du méristème végétatif varie dans le temps et son activité est dite répétitive (car ce sont toujours les mêmes organes qui sont formés) et indéfinie (c'est-à-dire apparemment sans fin).* « L'intervalle de temps séparant deux initiations successives est appelé **plastochrone**. » « L'intervalle de temps séparant deux apparitions macroscopiques des feuilles est appelé **phyllochrone**. »

comme pour les racines de la dédifférenciation des cellules initiales plus rarement (bourgeons axillaires proches de l' apex) les initiales peuvent être simplement les résidus embryonnaires laissés par le méristème apical . On ne trouve pas d'axe continu comme pour le cas des racines mais des unités successives les primordium + les ébauches foliaires dont les soubassements constituent autour de la moelle les entre noeuds de la tige. Ces unités permettent l'élongation simultanée sur plusieurs entre-nœuds successifs. Au niveau de la tige, on a un étagement du gradient de croissance qui est due à la persistance de cellules méristématiques résiduelles, juste au-dessus de chaque entre-nœud.

III/5/ Les feuilles

L'augmentation est **bidirectionnelle** (L'accroissement en épaisseur est très réduit par rapport à la surface foliaire). Les zones de prolifération et d'accroissement cellulaires sont moins bien délimitées que dans la tige et la racine, la forme du limbe change dans au cours de son développement et les modifications résultent de l'établissement de gradients de vitesse de croissance dans les différentes portions du limbe ; gradients dont les orientations et les intensités relatives varient avec le temps . il en résulte une croissance différentielle spécifique, à l'origine de la diversité des formes adultes. Ainsi chez les capucines les limbes très jeunes ont une forme dentée. Dans certaines espèces (*Tropeolum peltatum*) la croissance est uniforme ou **isotrope** (égale dans toutes les directions).

La forme découpée persiste au stade adulte. une extension anisotrope produit au contraire une forme peltée ; caractéristique.(Figure.38) ; les feuilles de bégonia présentent illustrent le cas où une croissance **anisotrope** produit une feuille dissymétrique.

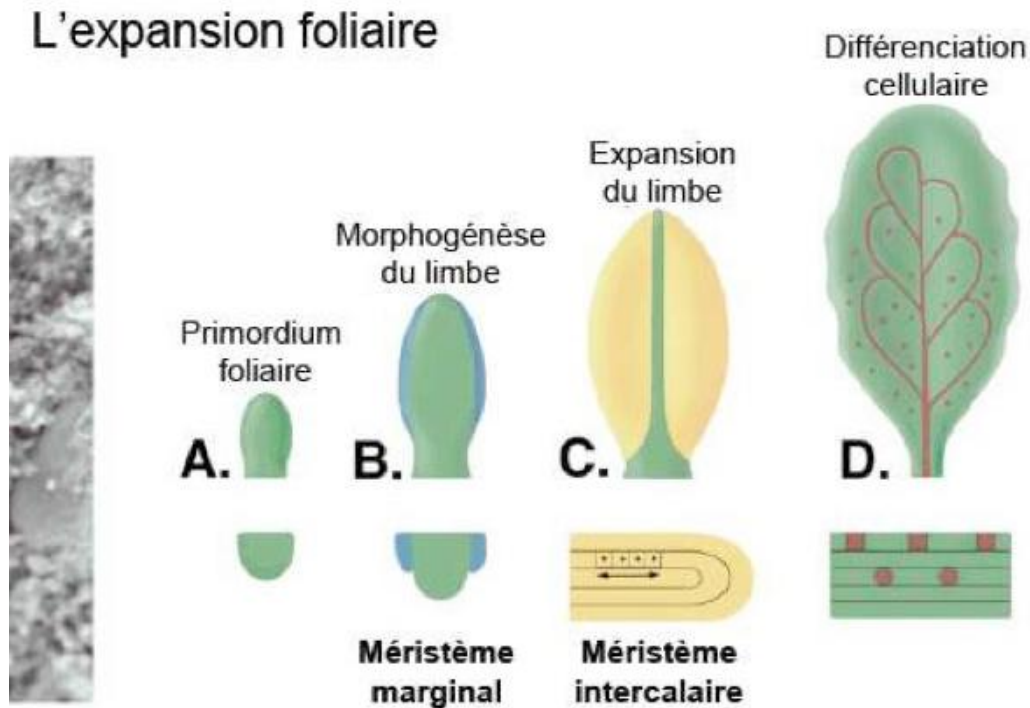


Figure. 38. La croissance foliaire

III/6/ Les fruits : les fruits particulièrement charnus ; les tubercules et d'une façon générale les organes de réserve ont une croissance qui se produit avec une intensité comparable dans les trois dimensions de l'espace les divisions sont dispersées dans toutes les parties de l'organe (**croissance diffuse**).

III/7/ Les types d'extension cellulaires

Suivant la localisation des lieux d'augmentation de surface et de caractères des interrelations cellulaires, deux types d'extension sont distingués : l'extension symplasmique et la croissance apicale soit intrusive ou extrusive

A/ L'extension symplastique. les cellules s'accroissent comme un ensemble solidaire (syn = avec) et maintiennent de leurs liaisons réciproques et de leurs communications (plasmodesmes et ponctuations). Elle peut être effectuée avec interposition constante de cellules isodiamétriques (isotropes = la surface augmente de façon égale dans toutes ses parties), ce sont en général des cellules des éléments peu différenciés tel les parenchymes de réserves et calcs. L'extension est anisotrope lorsque certaines régions de la surface augmentent plus que d'autres et une orientation apparaît dans la croissance la cellule devient le plus souvent progressivement cylindriques (élongation). Cette extension s'observe de façon très marquée dans les cellules spécialisés comme les éléments conducteurs ou de soutien (fibres)

B/ L'extension apicale. La cellule acquiert dans l'organe une autonomie plus marquée par rapport à ses voisins.

- Extension extrusive : Les cellules qui appartiennent aux assises de revêtement, les cellules épidermiques ou rhizoderme qui vont donner des poils ou des fibres ex. fibres du coton. cette ébauche s'accroît rapidement vers l'extérieur et un tube est élaboré, dans lequel s'engage le noyau, un cas remarquable de la croissance extrusive est celui des fibres de coton, elle dérivent de l'élongation des cellules de l'épiderme de l'ovule qui, après la fécondation, subissent une extension considérable leurs faisceaux atteignent 20 à 40 mm soit 1000 à 2000 leurs taille initiale. chaque fibre reste unicellulaire. l'ensemble des fibres croît simultanément et constitue une population homogène en croissance synchrone. la différenciation comporte deux phases la première phase qui dans les conditions naturelles demande trois semaines après l'épanouissement la fleur, correspond à l'élongation proprement dite de la cellule. la seconde phase commence lorsque la cellule approche de sa taille définitive, elle correspond au dépôt de plusieurs couches concentriques de cellulose.
- Extension intrusive : elle se déroule vers l'intérieur des organes, au niveau de la lamelle moyenne (ex : les fibres de lin). Ainsi les fibres de lin sont des éléments primaires qui se développent par intrusion dans les tiges autour du phloème

III/8/ La cinétique de croissance

L'augmentation du nombre d'individus (cellules) entraîne une augmentation des dimensions (surface, masse, ...) d'un composé particulier. Pour la majorité des végétaux, on observe une augmentation de quelques centimètres par jour, avec toutefois, quelques exceptions : les asperges, 30cm/j ; les bambous, 60cm/j ; les champignons, 5mm/min.

La vitesse de croissance est donnée par la formule : $v=(dl/dT)$ (l est un paramètre choisi).
Le taux de croissance est donné par la formule : $R=V/L_0$ (L_0 représente les dimensions initiales).

La courbe de croissance a une allure sigmoïde (Figure. 39). Cette courbe traduit une évolution de la plante. On peut observer quatre phases distinctes. La phase de latence. La phase accélérée (ou phase exponentielle) : $L=L_0.e^{(RT)}$. V est proportionnelle à L, $R=constante$. La phase linéaire : V est constante. Cette phase est parfois virtuelle, importante, ponctuelle. La phase de ralentissement : c'est une phase de sénescence.

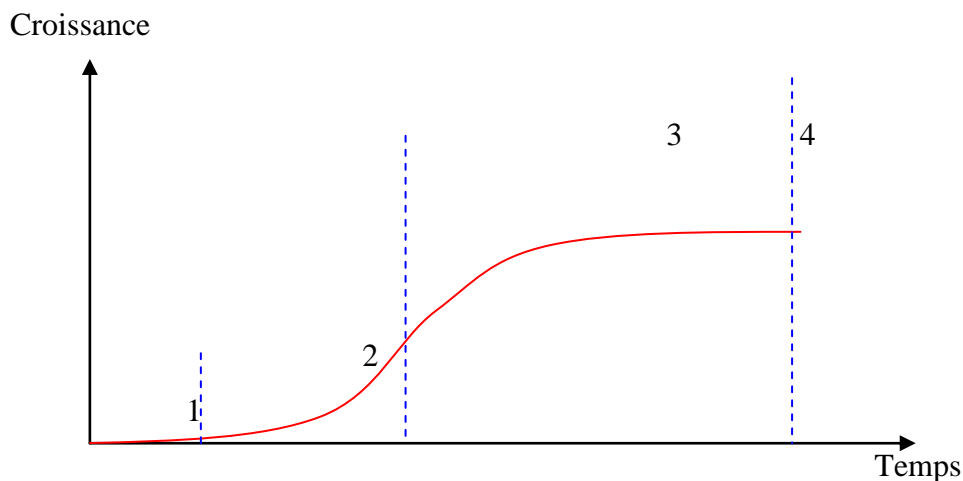


Figure. 39. La courbe de croissance

III /9/ Les facteurs de variation de la croissance.

La cinétique de croissance de la plante varie dans le temps à cause de différents facteurs : température, éclairage, humidité... La périodicité de la cinétique est dépendante de facteurs externes. Les facteurs endogènes : par exemple, on trouve les inhibiteurs de croissance qui sont responsables de l'état de dormance d'une plante (à l'état de semence).

La variation dans l'espace : elle est due à des facteurs endogènes reliés à l'inhibition par corrélation. Exemple : une partie d'une plante influence la croissance d'une autre partie de la même plante. Cette domination peut être due à la dominance apicale.

III/10/Les corrélations morphogénétiques.

Ces corrélations peuvent être de nature différente

- de nature trophique : il y a compétition entre les différents organes pour la distribution des substances nutritives (il y a fourniture d'un organe par un autre organe pour un composé précis).

- de type hormonal : l'auxine est synthétisée dans les bourgeons mais elle agit dans les racines. La corrélation racine/tige : la racine alimente la tige en eau et en sels minéraux. Dans la racine, il y a synthèse de gibbérellines et de cytokinines (en majorité). Chez les plantes pérennes (vivaces) et bisannuelles, la partie qui reste pendant l'hiver correspond aux racines.

La corrélation tige/racine : tous les produits de la photosynthèse et les hormones produites dans la partie supérieure vont aller alimenter les racines. La corrélation bourgeons/bourgeons : on observe une dominance apicale : celle-ci est responsable de la forme des plantes et des arbres (en particulier) qui est due à l'auxine. C'est une dominance plus ou moins forte. On trouve différents types de dominances. La dominance apicale stricte. Elle a lieu chez les conifères, - pas de dominance, la dominance par acrotonie du débourrement entraîne le port arborescent comme chez les arbustes, la basitonie du débourrement. Les bourgeons du bas se développent en premier : c'est le port buissonnant.

IV/ Différenciation et développement des spermaphytes

La différenciation fait appel à des notions qualitatives. Les phénomènes quantitatifs sont dus à l'acquisition de différences dans une ou plusieurs cellules. L'obtention d'une spécialisation entraîne la différenciation en tissus et organes. Cette différenciation est possible grâce à la transmission, pendant les mitoses successives, de toutes les potentialités de la cellule originelle (du zygote). Pendant la formation des organes et des tissus, le végétal acquiert dans l'espace, une forme et une structure particulière. Le développement d'un végétal se fait selon les informations génétiques, mais celle-ci, est modelée par des facteurs exogènes (trophiques et environnementaux) et endogènes (les hormones).

IV/1\ Le cycle de développement des spermaphytes.

C'est le passage de la graine à la graine en passant par différentes phases. La graine est en état de vie ralentie. La multiplication végétative donne des clones qui peuvent être utilisés en horticulture. Une pomme de terre va donner des millions de plants en quelques mois.

IV/2/ Développement embryonnaire : la germination.

A\ Le cycle de développement des semences

- La graine : elle provient du développement de l'ovule après la fécondation. D'autres organes, comme les fruits indéhiscents (akènes de laitue, de tournesol, ...), peuvent assurer le même rôle.
- Les caryopses des graminées : pour eux aussi, on utilise le terme de semences. Ce sont des organes dont la physiologie est identique aux graines et qui sont constitués par au moins une graine (les caryopses permettent de caractériser les gymnospermes et les angiospermes).

Les sacs embryonnaires (dans le nucelle). Ils sont composés de huit noyaux haploïdes : l'oosphère et les noyaux polaires (ou accessoires). Ce sont ces derniers qui seront fécondés. Les noyaux accessoires vont donner un tissu à 3 N chromosomes (l'albumen)

" Amende " + les téguments = graine plus péricarpe = fruit.

On a plusieurs types de semences en fonction de l'état final de la digestion de l'albumen par l'embryon. On distingue trois types différents :

- la digestion du nucelle par l'albumen est incomplète : il reste du nucelle qui va former la périsperme : on obtient des graines à périsperme
- le nucelle disparaît complètement. L'albumen digère tout : c'est une graine à albumen.
- la graine est sans albumen (l'embryon l'a digéré)(Figure.40). Quel que soit le type de graine, on a un embryon associé à des tissus (de réserve). Cet ensemble constitue une amende. Ses réserves sont constituées de glucides, de lipides, et de protéines, avec toutefois, un composé prédominant. On a des semences protéiques chez les légumineuses, les céréales sont riches en glucides, le lin, le colza et les noix sont riches en lipides.

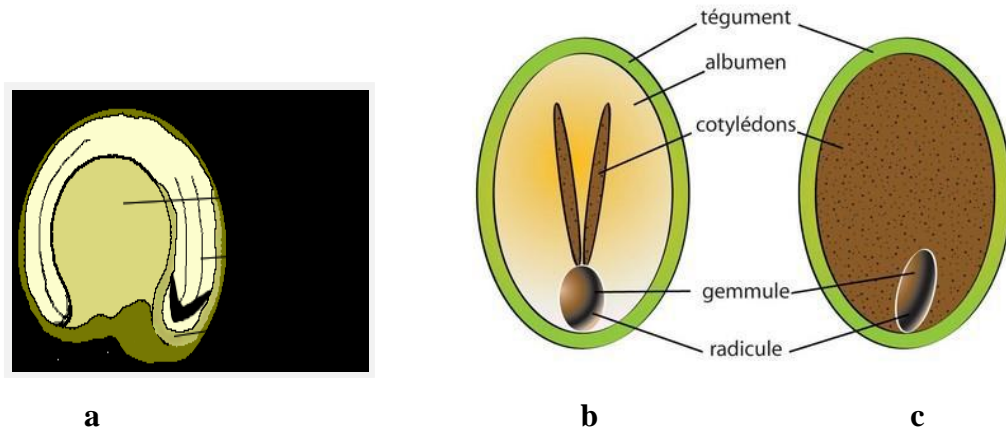


Figure. 40. Schéma d'une graine à périsperme (a), albuminée (b), ex albuminée (c)

B\ La germination des semences.

- **Définition**

À l'état de vie latente, les tissus sont déshydratés (l'humidité est inférieure à 10 pour cent), les activités métaboliques sont réduites. Pendant la germination, on trouve l'ensemble des processus qui vont du début de vie latente à la réhydratation de la graine à la sortie de la radicule. Au sens large et dans la pratique, on englobe dans la germination, ce qui concerne la levée de la graine (la croissance de la radicule et de la gemmule) jusqu'à l'apparition des premiers organes aériens.

B1/Les phénomènes morphologiques de la germination.

On trouve deux types de germination

La germination épigée du haricot : la radicule va donner les racines, la tigelle va donner l'hypo cotyle. La gemmule donne l'épi cotyle et les feuilles. Ce sont des graines sans albumen dont les cotylédones vont dégénérer.

La germination hypogée. Il n'y a ni de tigelle ni d'hypocotyle. Ici, les cotylédones sont des organes de réserve. Chez d'autres végétaux, les cotylédones vont donner les premières feuilles. En général, les dicotylédones présentent une plantule à deux cotylédons, et on observe, au niveau des tiges et racines, la présence de cambium permettant la formation de bois et de liber, les grains de pollen ont 3 ouvertures (zones de faiblesse permettant le passage du tube pollinique), les monocotylédones ont une seule ouverture (Figure.41)

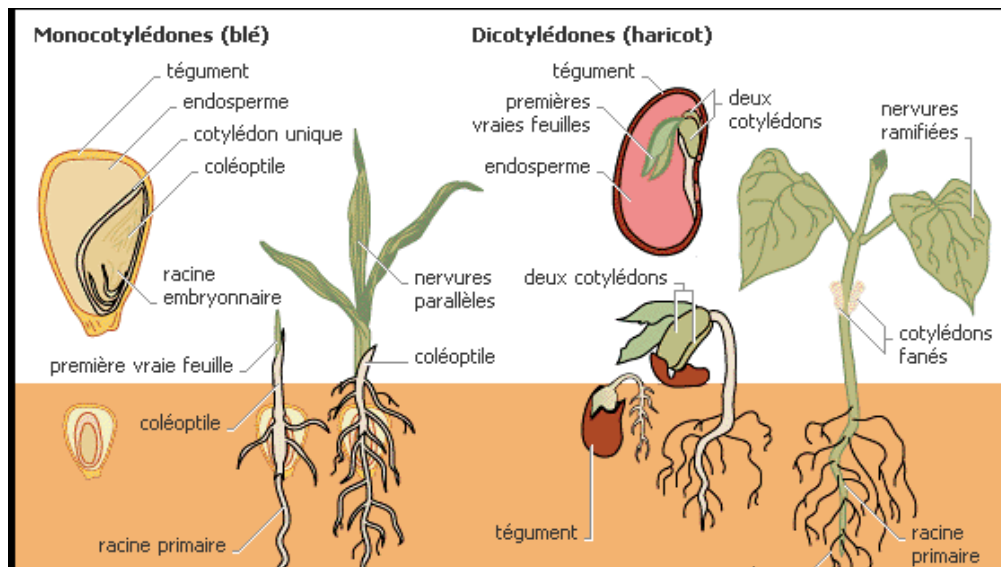


Figure. 41. La germination chez les dicotylédones et monocotylédones

B2/ Les phénomènes physiologiques et biochimiques de la germination

On distingue trois phases essentielles dans la germination des graines.

- 1 : La phase d'imbibition.
- 2 : La phase de germination sensu stricto.
- 3 : La phase de croissance.

Dans la phase 1, l'eau va vers l'embryon : on assiste à la reprise des activités métaboliques (il faut de l'énergie). Dans ce cas, la respiration est très active. Chez certaines graines, l'énergie vient de la fermentation.

La seconde phase se termine par la sortie de la radicule. Cette sortie marque le passage d'un état physiologique réversible à un état irréversible.

La troisième phase : on assiste à la croissance et au développement des racines et de la tige.

Les réserves sont mobilisées dès la première phase (on a des synthèses d'hormones comme les gibbérellines).

B3/ Conditions de la germination.

- **Les conditions externes (indispensables).**

Les conditions externes indispensables sont, la présence d'eau, d'oxygène, et d'une température conforme aux activités métaboliques. On a aussi la lumière qui favorise (et qui est parfois indispensable à) la germination. Chez les plantes, on trouve plusieurs types de photosensibilité :

- La photosensibilité positive : elle est présente chez 70% des semences, c'est un besoin de lumière.
- La photosensibilité négative : c'est un cas rare que l'on trouve chez les liliacées.
- pas de photosensibilité : on retrouve ce cas chez la majorité des plantes cultivées.

La sensibilité dépend du cytochrome (pour la synthèse de P730). Il peut y avoir besoin de certains sels, par exemple KNO₃. La coumarine inhibe la levée des graines.

- **Les conditions internes.**

Une semence doit être mûre : on a donc, chez la plante, une obligation de maturité. Toutefois, chez certaines espèces, la maturité n'est pas terminée quand la graine et le fruit tombent. Cette maturité est obtenue sur le sol.

La longévité du pouvoir germinatif varie selon les espèces et peut durer quelques jours à plusieurs années. Ce pouvoir germinatif est souvent lié à la nature des réserves. Par exemple, les lipides durent peu de temps.

Quand on se trouve dans de bonnes conditions, certains organismes sont malgré tout insensibles aux conditions externes, ils sont toujours en état de dormance et le retour à la vie active ne se fera qu'après une transformation externe qui restitue la sensibilité aux différents facteurs : c'est la levée de dormance.

C/ La dormance :

- au niveau tégumentaire : les enveloppes bloquent la germination. Etant très solides, ces enveloppes créent une résistance mécanique, une imperméabilité à l'eau, à l'oxygène et aux substances inhibitrices. La levée se fait par une altération des enveloppes (c'est une scarification).
- Au niveau embryonnaire : ce type de dormance est levé par le froid humide (c'est une dormance psychrolabile) cette dormance est sous contrôle hormonal. Au cours de la stratification, il y a une diminution de la quantité d'acide abscissique et une augmentation de la quantité de gibbérellines.

IV/3/ La différenciation des autres organes.

3/1/ La rhizogenèse.

La formation de nouvelles racines comporte une phase de différenciation des cellules péricycliques, face aux pôles ligneux. L'origine des racines est profonde.

3/2/ La caulogenèse.

La caulogenèse correspond au développement des bourgeons et des tiges. C'est l'anneau initial qui donne naissance aux feuilles et aux tissus périphériques. Au centre de l'anneau initial, on trouve un méristème d'attente qui se développe. À la floraison. Le méristème médullaire forme la moelle. Dans le cas de la tige, on trouve des méristèmes intercalaires qui complètent la croissance de celle-ci. Les tiges et les feuilles ont une origine superficielle. Le développement des organes dépend des conditions ambiantes, des potentialités du génome et du fonctionnement des autres organes : c'est la corrélation morphogénétique.

IV/4/ Les capacités d'organogenèse des végétaux.

Cette capacité d'organogenèse est représentée par des techniques comme le bouturage, le marcottage et par la reproduction asexuée. On peut aussi inclure la technique de clonage. On remarque aussi la totipotence des cellules végétales : on peut obtenir une plante à partir d'une cellule isolée. On peut assister à une embryogenèse somatique à partir de tissus diploïdes ou haploïdes. Cette dernière technique permet la création de plantes transgéniques (créées à partir de cellule seule) pour obtenir un meilleur rendement.

IV/ 4/1/ Le développement reproductif (Physiologie de la floraison)

4/1/1/ Maturité de floraison.

Une plante ne fleurie que si elle atteint un certain développement végétatif (pour un arbre fruitier, il faut attendre cinquante à sept ans, pour un pied de tomate il faut attendre la formation de treize entre-nœuds). Chez beaucoup d'espèces, l'aptitude à fleurir ne sera acquise qu'après l'intervention de facteurs externes comme la température et la lumière. De plus, la nutrition de la plante intervient (un excès d'azote favorise le développement végétatif et inhibe la floraison). Il faut $C/N=15\text{à}20$. Il existe des exceptions, chez les agrumes il y a un grand besoin en azote.

4/1/2/ L'action des facteurs environnementales sur la floraison

A / La vernalisation.

Les plantes monocarpiques ne fleurissent qu'une fois dans leur vie. Elles peuvent être annuelles, bisannuelles, pluriannuelles comme les agaves. Les plantes polycarpiques forment des fleurs tous les ans. La température agit généralement par le phénomène de vernalisation : il y a floraison si seulement, la plante a été exposée à basse température. Le contrôleur de l'acquisition de l'aptitude à fleurir est réalisé par un abaissement temporaire de la température. Par exemple, le blé tendre (variété d'hiver que l'on sème en autonome) germe au début de l'hiver et forme des fleurs au printemps. Si ce blé est planté au printemps, il reste à l'état végétatif. La variété de blé de printemps, si elle est semée à l'automne, va geler. Si elle est semée au printemps, elle va fleurir avec un cycle court (moins productif). Le traitement par le froid peut-être à remplacer par les hormones, par la décapitation, par de fortes températures. Par exemple, les plantes de types scrofulaires, qui ont besoin de - 3°C pendant huit semaines peuvent être traitées à 32°C pendant trois semaines.

Les autres types de réaction face à la température :

- Les plantes peuvent être indifférentes.
- Elles peuvent être préférantes : elles n'ont pas besoin du froid, mais il accélère le virage floral. C'est le cas des céréales (d'hiver), des légumineuses et des plantes bisannuelles.
- On trouve aussi des plantes qui en ont un besoin absolu de vernalisation, se sont des plantes qui passent l'hiver à l'état de rosette et dont les bourgeons doivent être vernalisés.

B / Le thermopériodisme.

Le thermopériodisme est l'aptitude des plantes à fleurir, si les alternances de température sont correctes (soit saisonnières, soit quotidiennes).

- Le thermopériodisme saisonnier : on le trouve chez les bulbes, les rhizomes comme le muguet, les plantes vivaces, les arbres fruitiers. La différenciation florale se fait l'été et l'hiver permet de lever la dormance.
- Thermopériodisme quotidienne : on le retrouve chez le pois ; la floraison n'est accélérée que si la température nocturne est élevée.

C / Le photopériodisme.

Quand l'aptitude à fleurir est acquise, la plante va être apte à la mise à fleur. Pour les plantes des régions du sud de la France, la floraison est contrôlée par la photopériodicité journalière (toutes les 24 heures). L'hémipériode correspond à la période claire du jour, alors que la myctipériode correspond à la phase sombre. On trouve des plantes indifférentes à la lumière : il y aura des fleurs quelle que soit la durée du jour par rapport à celle de la nuit. C'est le cas du cerisier, de la tomate, du maïs. On trouve aussi des plantes aphotiques qui ne forment leurs ébauches florales qu'à l'obscurité. C'est le cas de la jacinthe, de la pomme de terre. Les plantes de jours courts (elles sont dites myctipériodiques). Elles ne fleurissent que si l'hémipériode (eupériode) est inférieure à la période critique. La période obscure ne doit pas être interrompue. C'est le cas du chrysanthème, du topinambour, des chalcidées.

Les plantes de jour long (plantes hémipériodiques). La période favorable est supérieure à la période critique. C'est le cas du tournesol, des céréales.

On a des plantes absolues et des plantes préférantes. Il ne faut pas oublier que la nutrition est aussi impliquée dans la capacité de mise à fleur. Le cytochrome est lui aussi responsable de la floraison.

IV/4 /2/ Les modalités de transformation du méristème apical en méristème floral

Sous l'action de signaux mal identifiés (peut être des protéines sensibles à la lumière ; un **phytochrome** et un **cryptochrome**). Les méristèmes caulinaires vont se transformer en **méristèmes floraux**, et vont donc être responsables de la forme d'une fleur. Cette fleur peut être unique ou en inflorescence. *Ces transformations correspondent à un ralentissement d'activité de **la zone latérale (ZL)** qui donnera **les sépales** (premières pièces florales apparaissant). *Le **corpus** donne naissance au **réceptacle floral** suite à sa prolifération abondante *La **tunica T2** sera à l'origine des **pièces florales reproductrices** (Figure.42)

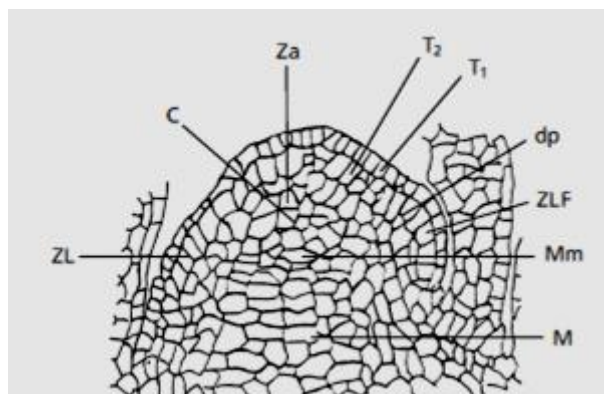


Figure .42. Les différentes parties du bourgeon floral

V/ Les régulateurs de croissance

V /1/ Notion d'hormone

Les plantes synthétisent comme les animaux des molécules actives, dénommées phytohormones, qui gouvernent l'ensemble des processus de leur croissance, de leur différenciation et de leur développement, leur permettant ainsi de s'adapter sans cesse aux différentes conditions de leur environnement. Ces molécules organiques de régulation diffèrent cependant des hormones animales et présentent des propriétés spécifiques au règne végétal. Leurs modes d'action sont multiples et complexes, impliquant des récepteurs spécifiques et des voies de signalisation moléculaires pas toujours complètement identifiées.

Les hormones végétales, encore appelées phytohormones, sont des substances organiques naturelles qui influencent l'ensemble des processus physiologiques de croissance, de différenciation et de développement des plantes et leur confèrent leur capacité d'adaptation aux variations de conditions de l'environnement. Chez les plantes, une large part de leur développement est post-embryonnaire avec l'apparition de nouveaux organes et l'acquisition de nouvelles fonctions. Les phytohormones contrôlent et coordonnent aussi bien l'apparition que la croissance et la différenciation des organes nouvellement formés. Les deux réponses cellulaires responsables de la croissance sont

(i) la division cellulaire qui génère de nouvelles cellules et survient le plus souvent dans des méristèmes

(ii) l'expansion cellulaire, ou élongation, quand elle est directionnelle, qui permet l'agrandissement des cellules donc des organes. Ces deux réponses sont très étroitement contrôlées par l'action combinée de plusieurs phytohormones dites de croissance dont l'auxine, les cytokinines, les gibbérellines et les brassinostéroïdes. D'autres phytohormones comme l'acide abscissique, l'acide jasmonique, l'éthylène ou encore l'acide salicylique sont plus souvent classées comme phytohormones de stress au regard de leurs actions dans les réponses aux contraintes biotiques ou abiotiques. Ces hormones peuvent néanmoins être impliquées dans le contrôle d'étapes essentielles de développement comme la maturation des fruits pour l'éthylène ou le développement du pollen pour le jasmonate.

1.1 Le concept d'hormone Le terme d'hormone vient du grec « hormôn » qui signifie exciter et est utilisé en physiologie animale pour désigner un médiateur chimique produit par un tissu spécialisé et agissant à distance de son lieu de synthèse via un transport dans la circulation sanguine, pour contrôler, en fonction de la concentration en hormone, une réponse physiologique déterminée. Ce concept d'hormone n'est guère transposable point par point à

l'ensemble des phytohormones à l'exception de l'auxine qui est produite dans les tissus jeunes, transportée dans d'autres organes où elle agit selon les concentrations locales pour contrôler un ensemble de réponses physiologiques. ATTENTION ! Il n'existe pas dans la plante d'organe spécialisé dans la production d'une hormone végétale donnée. Ce sont le plus souvent un ensemble de cellules ou un tissu largement réparti dans les plantes qui synthétisent les phytohormones, celles-ci pouvant agir y compris dans les cellules où elles sont produites sans nécessité d'un transport.

V /2/ Le rôle des différentes hormones

V/2/1/ les auxines

L'auxine représentée principalement par l'acide indole-acétique (AIA), est une hormone de nature acide faible commune et un produit du métabolisme du L-tryptophane. Elle est synthétisée principalement dans l'apex de la tige mais aussi dans les embryons, les méristèmes, les bourgeons et les jeunes feuilles. Cette phytohormone est transportée dans les cellules du phloème, via des protéines de transports, du haut vers le bas avec très peu de diffusion latérale. La quantité d'auxine nécessaire pour induire son action est comprise entre 10^{-8} et 10^{-3} mol/l.

A/ Nature chimique de l'auxine (Figure.43)

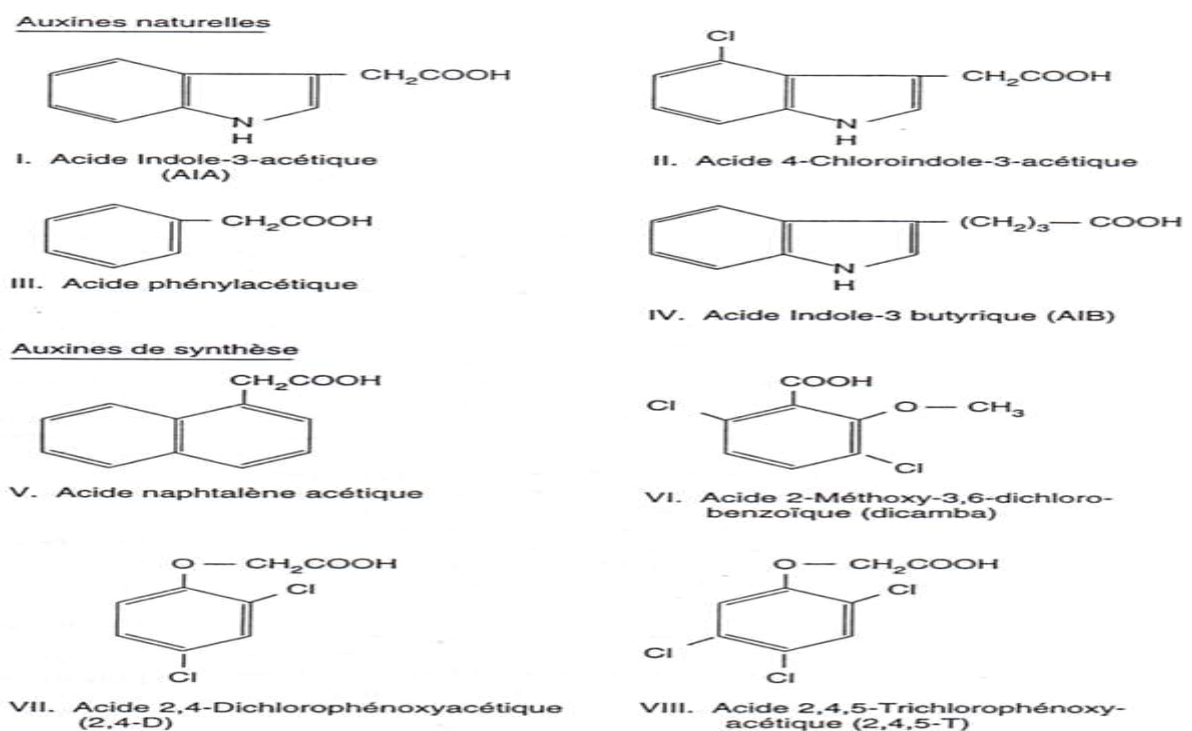


Figure.43. Nature chimique de l'auxine

B/Rôle de l'auxine : comme son nom l'indique, provoque l'augmentation de la taille des cellules. Dans des cas particuliers (concentrations élevées 0.1 Mm ; ou plus de 10⁻⁵ g / ml) l'auxine peut provoquer une hypertrophie des cellules , mais habituellement elle agit sur l'élongation cellulaire ou son rôle est primordiale. Ses effets dépendent des concentrations intracellulaires et de la nature des organes, d'une façon générale, aux concentrations de l'ordre de 0.5 a 50 µM ; l'auxine entraîne l'élongation. Au delà seulement, un effet inhibiteur se manifeste. La racine fait exception

- **Auxine et élongation cellulaire**

L'auxine augmente la plasticité de la paroi, or cet effet rapide s'accompagne d'une acidification du milieu , dont le pH au voisinage de la paroi descend de 6,5 a 4,5 , l'auxine a stimulé une pompe à protons (H⁺ - ATPASE) dans le plasmalemme

L'efflux des protons a plusieurs conséquences favorables au relâchement de la paroi

*** certaines liaisons acidolabiles entre l'extensine, les hémicelluloses et composés : pectiques, et la cellulose sont rompues

*** le calcium qui soude entre elles les chaînes uroniques des composés pectiques est déplacé

*** la sortie des protons entraîne une entrée de K⁺ qui augmente la pression osmotique vacuolaire , d'où un influx d'eau et une augmentation de la turgescence

*** l'acidification de la paroi provoque dans l'heure qui suit une activation de certaines hydrolases , notamment la β glycanase (cellulases) qui attaque la cellulose et de protéases qui hydrolysent les protéines pariétales (Figure. 44)

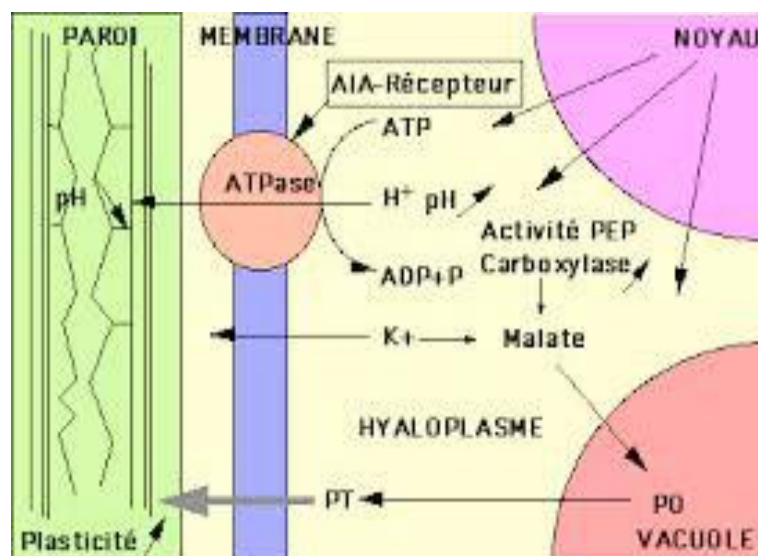


Figure.44. Le rôle de l'auxine dans l'élongation de la paroi cellulaire

C/ L'activité génique

L'idée que l'auxine peut agir sur l'élongation génique et régule la synthèse de RNAm codant pour les protéines nécessaires à l'élongation des cellules s'appuie sur le fait que l'auxine stimule l'incorporation de précurseurs radioactifs dans les ARN et les protéines, et conduit à une augmentation des capacités transcriptionnelles (mesure des activités des RNAPolymérase), il apparaît que l'auxine agit sur l'expression des gènes codant pour les protéines spécifiques de l'élongation cellulaire (Figure.45) \

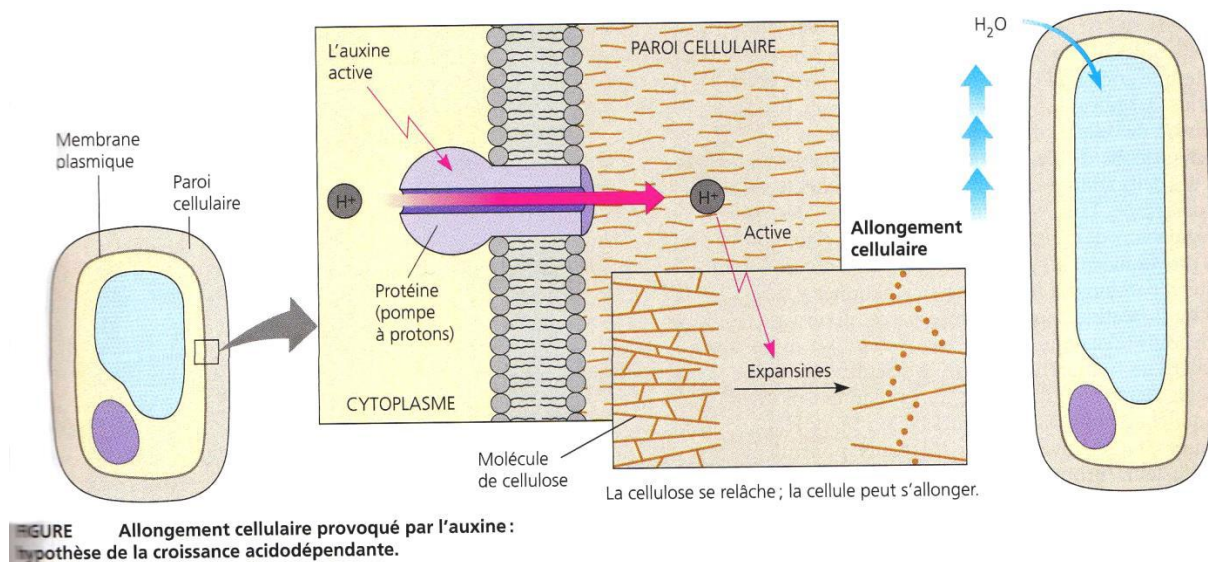


Figure. 45. L'activité génique dans l'élongation cellulaire

V/2/ 2- Les gibbérellines

A / Nature chimique

Le terme gibbérellines désigne l'**acide gibbérélique** noté GA3 et bien d'autres substances (on connaît plus de 110 gibbérellines différentes) désignées sous le sigle GA, sans qu'il y ait forcément une parenté chimique entre ces molécules. Ce sont cependant des **diterpènes**, possédant toutes un noyau énantiomère du gibbérélane. (Figure .46)

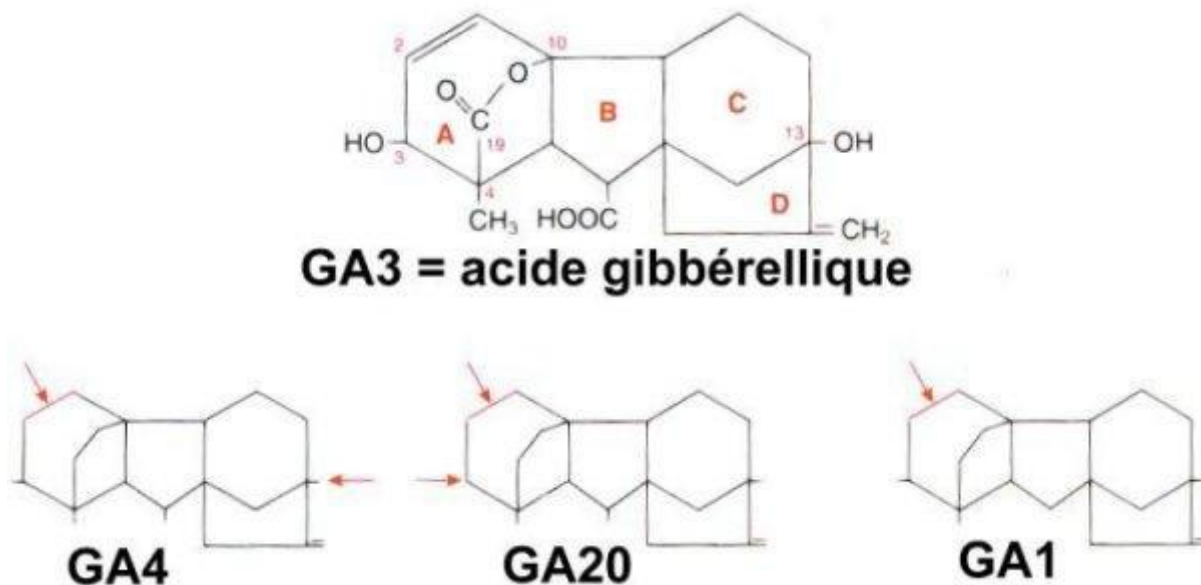


Figure. 46. Formule de quelques gibbérellines

B/ Lieu de synthèse

La synthèse des gibbérellines s'effectue dans des **régions très diverses** de la plante, pourvu qu'il s'agisse de tissus aux divisions actives. Cette synthèse est particulièrement intense dans les parties terminales des jeunes pousses (à l'exception des méristèmes), les pétioles, les jeunes feuilles. Elle ne semble pas avoir lieu dans les tissus de la racine.

C/ Implication des gibbérellines dans la morphogenèse végétative

Agissent aussi sur l'élongation cellulaire, mais seulement sur les cellules des entrenœuds, souvent issues des méristèmes intercalaires. Elles n'ont pas d'effet sur les colonies tissulaires cultivées in vitro, si ce n'est en présence d'auxine, ce qui fait penser à une certaine synergie

entre ces deux substances. L' élongation des entrenoeuds est le fait des gibbérellines, leur administration par voie foliaire provoque des résultats spectaculaires . Les gibbérellines et l'acide abscissique (ABA) appartiennent à la même famille chimique des terpènes.

La gibbérelline tire son nom de ce qu' elle furent décelés sur un ascomycète parasite du riz *Gibberella fujikuroi* qui provoque le gigantisme chez son hôte. Les gibbérellines appliquées en solution aqueuse ou alcoolique 10^{-4} g/ ml déclenchent l' élongation des entrenoeuds de variétés naines de pois, d' autres tests ont mis au point ensuite, basées sur des actions caractéristiques des gibbérellines : allongement de la feuille d'avoine, des hypocotyles de laitue. Production de α amylase par l'albumen d'orge

V/2/3- les cytokinines : stimulent la division cellulaire (merèse) sous réserve qu' elle soit en présence des auxines et peuvent agir aussi sur l' auxèse, bien qu' en général le processus soit induit par l' auxine il est a noter que sur les racines et les tiges , les cytokinines ont en général un effet inhibiteur sur l' élongation longitudinale , mais qu' elle favorise l' extension radiale, ce qui se traduit par un épaississement sans allongement (Radis) ; mais surtout les cytokinines contribuent à la croissance cellulaire en favorisant la synthèse protéique .

Chapitre VI/ Les photorecepteurs chez les végétaux

Le phytochrome est le plus anciennement connu de ces photorécepteurs. Il faut noter que cette capacité des végétaux à lire et à exploiter des signaux lumineux de leur environnement pour réguler leur développement double une autre caractéristique retrouvée très tôt chez les organismes photosynthétiques la capacité à utiliser l' énergie lumineuse pour créer de l' énergie chimique via le processus de photosynthèse.

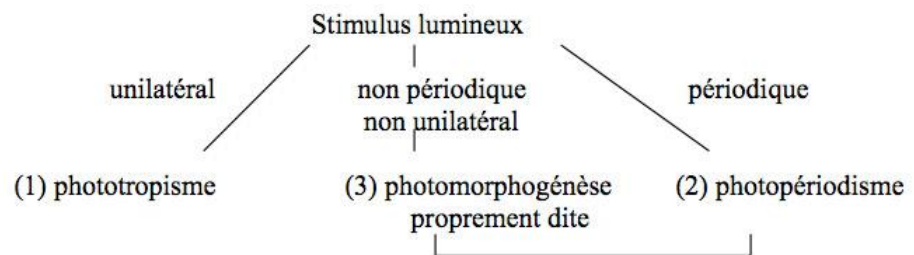
Plusieurs points sont à noter : Cette action de la lumière n' est pas limitée au fonctionnement des végétaux. Chez les animaux, la vision ainsi que le développement sexuel, certaines migrations sont contrôlées par la lumière. Cependant la lumière contrôle une gamme d' effets beaucoup plus large chez les végétaux que chez les animaux.

- On regroupe sous le terme de photomorphogénèse le contrôle du développement des plantes par la lumière indépendamment de la photosynthèse. La distinction fondamentale

- ✓ □ est d' ordre énergétique ; dans la photomorphogénèse de très faibles énergies sont mises en jeu

- ✓ □ concerne la nature des photorécepteurs impliqués chlorophylle et pigments accessoires dans le cas de la photosynthèse, autres photorécepteurs dans le cas de la photomorphogénèse.

La lumière varie par sa quantité, sa qualité (longueur d'onde) et son rythme de distribution (photopériode) et on peut distinguer dans la photomorphogénèse plusieurs aspects et aboutir à des définitions plus restrictives.



Photorécepteurs impliqués: phototropine phytochromes

- (1) – croissance unidirectionnelle en réponse à un stimulus unilatéral (– caractère adaptatif : recherche d’une lumière maximale)
- (2) – étapes du développement en réponse à un stimulus lumineux périodique (– entrée et sortie en dormance : contrôle de la floraison)

(3) – réponses non directionnelles à un stimulus non unilatéral et non périodique ex : photocontrôle de la germination

Dans la réponse d’un organisme vivant à la lumière on peut généralement envisager la séquence d’évènements suivante :

- absorption d’un rayonnement d’une certaine longueur d’onde par un photorécepteur
- modification de ce photorécepteur (activation)
- action primaire du photorécepteur modifié
- différentes étapes de la chaîne de transduction conduisant à l’effet observé.

Ces étapes sont très comparables à celles intervenant lors de la liaison d’une hormone à son récepteur.

VI/ 1/ LE PHYTOCHROME :

1/ 1 Découverte du phytochrome

Au-delà d'observations initiales isolées sur l'impact de la lumière deux types de résultats ont permis de progresser :

- D'une part, le fait que de nombreuses photoréponses chez les plantes et les graines ont pratiquement le même spectre d'action (énergie nécessaire pour obtenir une réponse donnée en fonction des longueurs d'onde).
- D'autre part, la découverte du caractère réversible des photoréponses

Ainsi, BORTHWICK, en 1952, étudiant la germination des laitues sous l'action de bandes passantes de longueurs d'ondes de 10 à 20 nm obtint les spectres d'action représentés sur la figure.

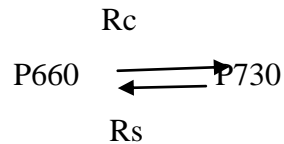
On remarque un effet inducteur maximum au voisinage de 660 nm (lumière rouge = rouge clair = red). Si sur ces semences qui ont acquis la potentialité de germer on fait agir des longueurs d'onde dans l'extrême rouge on constate une inhibition de la germination avec un effet maximum à 730 nm (lumière rouge lointain = rouge sombre = far-red).

Sur ces figures sont également représentés les effets des lumières rouge et rouge lointain sur l'induction ou l'inhibition de l'initiation florale de *Xanthium saccharatum* plante de jour court. On peut constater la similitude des spectres d'action. Dans les deux cas les énergies mises en jeu restent très faibles.

En soumettant les semences à une série d'expositions aux lumières rouge et rouge lointain on peut obtenir l'induction ou l'inhibition de la germination : le résultat dépendant de la nature du dernier éclaircissement. Si une période d'obscurité est intercalée entre les lumières rouge et rouge lointain le pourcentage de germination obtenu dépend de la durée de la phase obscure. Au bout d'un certain temps, le phénomène étant déclenché, une nouvelle irradiation ne modifie plus son expression.

Le caractère réversible de l'action de la lumière s'est avéré être commun aux différentes photoréponses prouvant ainsi l'identité de l'acte photochimique initial dans le contrôle de réponses variées.

A la suite de ces expériences, BORTHWICK et HENDRICKS ont proposé l'existence de deux formes d'un même photorécepteur, l'action de la lumière correspondant à la conversion d'un système dans l'autre, d'une forme inactive en une forme active ou inversement, ce pigment fut appelé : phytochrome.



P660 absorbe dans le rouge avec un maximum d'absorption à 660 nm et se transforme en P730 forme physiologiquement active dont le maximum d'absorption est déplacé vers le rouge lointain.

Pr = P660 = forme inactive du phytochrome

Pfr = P730 = forme active du phytochrome

1/ 2 – Généralisation des résultats : Universalité du Phytochrome – Diversité des effets

Depuis ces premiers résultats de très nombreuses observations ont montré la généralité de la présence de phytochrome chez les plantes vasculaires et ont également permis d'observer la diversité de réponses physiologiques contrôlées par la lumière (rouge) :

- Germination des semences
- Croissance des feuilles et des cotylédons (stimulée)
- Synthèse de pigments : flavonoïdes, chlorophylles
- Mouvements d'organes (nasties chez le Mimosa pudica ou l'Albizia julibrissin)
- Mouvements d'organites (chloroplastes chez l'algue verte Mougeotia)
- Induction de la transcription de nombreux gènes et de la synthèse des protéines correspondantes.
- Croissance des tiges (inhibée)

1/ 3 – Structure du phytochrome :

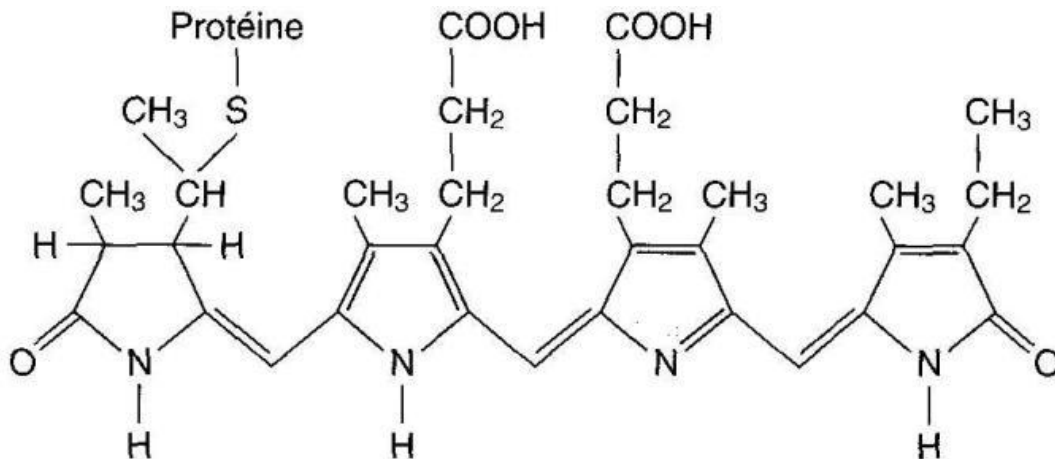
Il s'agit d'une chromoprotéine (association entre un groupement chromophore responsable de la coloration et une protéine) de couleur bleue (P660) ou bleu-vert (P730) selon la forme sous laquelle elle se trouve. Une telle modification de couleur peut être obtenue in vitro en irradiant une solution de phytochrome purifié.

Le phytochrome est un dimère résultant de l'association de 2 monomères d'environ 120 KDa portant chacun une molécule de chromophore. La caractérisation au plan structural du chromophore est difficile car il représente une faible proportion de la molécule de phytochrome et est fortement associé à la protéine par des liaisons covalentes.

Le chromophore présente des propriétés voisines de certaines biliprotéines et de la phycocyanine, pigment accessoire des algues bleues intervenant dans la photosynthèse. Il s'agit d'une structure tétrapyrrolique ouverte (fermée dans le cas de la chlorophylle).

Différents modèles structuraux ont été proposés celui de Rüdiger et Corell (1969) est reporté sur la figure () et fait intervenir des interactions avec la protéine au niveau d'un groupement propionyl et du groupement hydroxy-éthyle. (Figure 47)

Quand P660 est converti en P730 on assisterait à une élimination d'un proton du cycle 1 qui deviendrait alors chargé négativement mais pourrait être stabilisé par interaction avec la protéine.



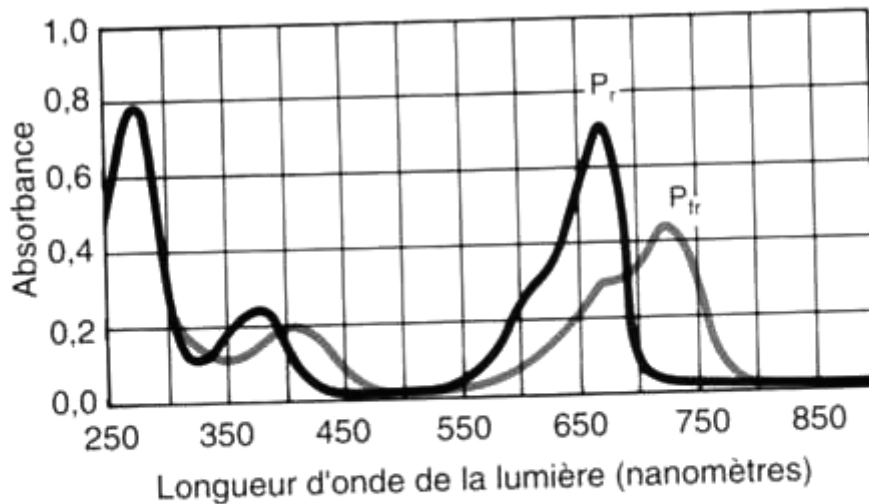
Chromophore du phytochrome Le chromophore, partie de la molécule du phytochrome qui absorbe la lumière, est représenté ici sous sa forme P_r et sa fixation à la partie protéique de la molécule est indiquée.

Figure .47. La structure du phytochrome

1/4/Conversion enzymatique P730 – P660 à l'obscurité

Dans les tissus étiolés ou dans les graines à l'obscurité on ne trouve généralement que du phytochrome P660. La forme P730 n'apparaît qu'après exposition à la lumière rouge clair.

Si l'on suit l'évolution de la teneur en P730 après avoir replacé le végétal à l'obscurité elle diminue progressivement et parallèlement la proportion de P660 augmente. Cette reconversion dépend de la température (rapide à 27 °C, nulle à 3°) elle est sensible à la présence d'inhibiteurs, on pense qu'il s'agirait d'une transformation enzymatique(Figure.48).



Spectre d'absorption des deux formes de P_r et P_{fr} . La différence entre les spectres d'absorption des deux formes du phytochrome, P_r et P_{fr} permet d'isoler les photorécepteurs.

Figure. 48. Le spectre d'action du P730 et P660

1/ 5/Localisation cellulaire

Le phytochrome est présent dans tous les organes de la plante et particulièrement dans les organes jeunes. Sa localisation cellulaire étudiée par différentes techniques (fractionnement cellulaire, immunocytochimie...) a conduit à proposer une localisation multiple : membranes, cytoplasme, noyaux, mitochondries.... Une observation intéressante plusieurs fois rapportée concerne la conversion d'un P_r soluble dans le cytoplasme en un P_{fr} lié aux membranes. Chez le coléoptile d'avoine un traitement par la lumière rouge conduit à un accroissement considérable de la quantité de phytochrome sédimentable (insoluble) de 5 à 60 %.

La sédimentabilité du phytochrome induite par la lumière a été interprétée comme une interaction entre le phytochrome et un récepteur membranaire ce qui représenterait une étape initiale dans le mode d'action. Plus récemment on a montré que l'activation du phytochrome s'accompagnait d'une migration du photorécepteur du cytoplasme vers le noyau.

Deux théories sont en présence pour rendre compte de l'action du phytochrome en réponse à la lumière.

1/6/La croissance et le phytochrome

De nombreux processus de croissance sensible, positivement ou négativement, à la lumière, sont sous la dépendance du phytochrome par exemple :

* **inhibition par la lumière** (R avec réversion par le Pfr) de la croissance du mesocotyle des embryons des graminées , des hypocotyles et des entre nœuds des jeunes plantules

* **la stimulation de la croissance** des cotylédons et des jeunes feuilles des dicotylédones (au contraire inhibition des feuilles des monocotylédones)

On notera que ces deux effets s'opposent de l'étiollement (allongement des entre noeuds et réduction de la taille à l'obscurité)

Les mouvements : certains mouvements d'organes ou d'organites sous l'effet de la lumière sont régis par le photochrome.

VI / 2/ Les cryptochromes

Les réponses à la lumière bleue sont nombreuses chez les plantes on peut citer par exemple les phénomènes suivants :

- Phototropisme
- Inhibition de l'élongation de l'hypocotyle
- Ouverture des stomates
- Production d'anthocyanes
- Expression de gènes spécifiquement régulés par la lumière bleue.
- Certaines de ces réponses sont par ailleurs également induites par les phytochromes activés.

L'inhibition de l'élongation des hypocotyles fait en effet intervenir 3 photorécepteurs :

- Phytochrome
- Cryptochrome
- photorécepteur sensible aux UVA

Le photorécepteur cryptochrome n'a été caractérisé que tardivement, d'où le nom de cryptochrome « caché ». On supposait initialement qu'il s'agissait d'un caroténoïde en raison de la nature du spectre action. L'isolement du photorécepteur CRY1 chez *Arabidopsis thaliana* a été réalisé par les techniques de la génétique moléculaire.

Le chromophore est une ptérine (méthényl tétra hydrofolate) avec pour la chromoprotéine une absorption maximale à 450 nm. Le gène CRY1 est exprimé dans tous les tissus et la protéine, qui ne présente pas de domaines hydrophobes, n'a pas vraisemblablement de localisation membranaire mais une localisation nucléaire démontré grâce à une transformation génétique avec un gène codant pour une protéine de fusion

La surexpression de CRY1 chez des plantes transgéniques entraîne une hypersensibilité à la lumière bleue dans le cadre de réponses du type élongation de l'hypocotyle et production d'anthocyanines.

Références

Boumérias M et Back C. Le génie des végétaux. 2006. Edition Belin. France

David B, 2014 Mémoire N3 2014 FFB N° KAR190314AG_DB_Proportions et Conicités :
Techniques & Rapport au Temps 52 pages

Hopkins. (2003) Physiologie végétale. Ed. De Boeck.

Heller R., R.Esnault, C.Lance. (2000) Physiologie végétale: 2 Développement. 6^{ème} ed.,
Dunod.

Laberche J.C. Biologie végétale. 2004. Edition Dunod. France.

Nabors M. biologie végétale. Structure, fonctionnement, écologie et biotechnologie.
2008.Edition Pearson Education France. France

Tourte Y., Bordonneau M., Henry M., Tourte C. 2005. Le monde des végétaux.
Organisation physiologique et génomique. Edition Dunod. France