Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 3. Organisation fonctionnelle de la cellule eucaryote
>> Cours <<

Chapitre 18

Le développement post-embryonnaire des Angiospermes

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
3.4 Morphogenèse et plasticité phénotypique du développement des plantes Angiospermes	Ce paragraphe se fonde sur les études morphologique et anatomique des plantes angiospermes en travaux pratiques. Il s'agit d'exposer les mécanismes fondamentaux du développement : mérèse, auxèse et différenciation. L'objectif de ce paragraphe est de montrer que la morphogenèse chez les végétaux est liée à l'environnement et qu'elle est une réponse aux caractéristiques du milieu dans le cadre de la vie fixée. **Lien** : travaux pratiques [surtout TP 2.5. Morphologie, anatomie et histologie des Angiospermes]
3.4.1. Mécanismes fondamentaux du développement postembryonnaire des Angiospermes	
L'activité des méristèmes primaires au niveau des apex met en place la structure primaire de l'axe racine/tige feuillée. L'organogenèse et la croissance en longueur se déroulent tout au long de la vie de la plante.	- établir, à l'aide d'observations morphologiques, le développement itératif et indéfini de l'axe caulinaire ; - mettre en évidence l'existence de plusieurs processus cellulaires (mérèse, auxèse, différenciation) dans le développement des axes primaires d'une plante angiosperme ; - présenter l'organisation et le fonctionnement du méristème apical caulinaire en relation avec les organes et les tissus générés. - mettre en relation le maintien d'un réservoir de cellules au sein du méristème et le développement indéfini. **Limite** : Le contrôle génétique du méristème apical caulinaire n'est pas exigible.
L'activité des méristèmes secondaires met en place les tissus secondaires.	- montrer que le fonctionnement du cambium permet la production tridimensionnelle de tissus libéro-ligneux à l'origine de la croissance en épaisseur.
La mise en place de méristèmes latéraux permet l'extension des surfaces d'échanges de la plante avec son milieu.	- mettre en relation phyllotaxie et captation d'énergie lumineuse **Lien** : 2.4.1 [chapitre 11. Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée]
La phyllotaxie, le mode de croissance et de ramification sont des processus responsables du port du végétal.	- comparer le port d'un arbre et d'un buisson et caractériser les processus impliqués
L'auxèse ou grandissement cellulaire repose sur des modifications pariétales, des flux hydriques et une néosynthèse de composants matriciels. L'auxèse est sous le contrôle d'une phytohormone, l'auxine.	- établir, à l'aide de résultats expérimentaux, les principaux processus cellulaires de l'auxèse ; **Lien** : 1.2 [chapitre 2. Les membranes biologiques et leurs fonctions > partie « échanges membranaires »] - montrer les rôles à court et long terme de l'auxine dans les mécanismes d'auxèse. **Limites** : Les expériences historiques de découverte de l'auxine ne sont pas exigibles. Les modalités du transport de l'auxine ne sont pas traitées.
La différenciation cellulaire correspond à la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules.	- présenter les étapes et les mécanismes de la différenciation d'un vaisseau de xylème ; - montrer que les modifications de la paroi sont un élément majeur de la différenciation des cellules chez les angiospermes.
3.4.2. Influence des facteurs environnementaux sur le développement post-embryonnaire	
Les variations morphologiques, anatomiques et physiologiques des organes d'une même espèce sont sous la dépendance des conditions du milieu au cours de leur développement.	- montrer que le développement indéfini des végétaux permet une plasticité morpho-anatomique en relation avec l'environnement - distinguer, à partir de l'analyse d'exemples, accommodation, adaptation et convergence morphologique. - établir que la production des tissus conducteurs secondaires par le cambium est liée aux variations saisonnières. - montrer que les variations du milieu influencent la relation anatomie/physiologie au sein d'une feuille (exemples : feuille d'ombre et de lumière, index stomatique).
Le phototropisme est une croissance orientée liée à une auxèse différentielle. La lumière, facteur externe, induit une répartition différentielle de l'auxine.	- mettre en évidence, avec des données expérimentales, le rôle de l'auxine dans le phototropisme caulinaire et ses mécanismes ; - présenter un modèle d'interactions cellulaires et moléculaires expliquant la courbure phototropique.
Les modalités cellulaires et moléculaires du développement ainsi que l'influence des facteurs du milieu se retrouvent dans le développement de l'appareil racinaire.	**Limites** : Concernant l'appareil racinaire, aucune connaissance concernant son développement n'est exigible. Il s'agit d'être capable de transférer les raisonnements et les concepts développés pour la tige feuillée par l'analyse d'informations fournies.

Introduction

On appelle **développement** ou **ontogenèse** ***l'ensemble des phénomènes permettant d'assurer la transformation d'un zygote en organisme adulte capable de se reproduire*** (encadrés A-B). Il s'agit donc de la construction d'un **organisme viable** et **apte à se reproduire**. Le terme de **morphogenèse**, très proche, est parfois employé en lien avec la ***mise en place de l'organisation du végétal due au développement***. Au sens le plus large, le développement ***peut aussi inclure les processus de vieillissement et de sénescence***.

Le **développement** doit pouvoir être situé dans le **cycle de développement des Angiospermes** (encadré B). Chez les **Angiospermes**, on distingue classiquement deux étapes principales dans le développement :

- Le **développement embryonnaire (DE) (= embryogenèse)** : ***ensemble des processus allant de la fécondation jusqu'à l'édification complète de l'embryon de la graine (y compris sa déshydratation et sa mise en dormance)***.
  - Le **développement embryonnaire** est traité dans le chapitre sur la reproduction des Angiospermes (chapitre 14)
- Le **développement post-embryonnaire (DPE)** : ***ensemble des processus d'édification de la plante allant de la germination (incluse) à la mort de l'organisme***.
  - La **germination** est abordée dans le chapitre sur les Angiospermes et le passage de la mauvaise saison (chapitre 12)

Le **développement post-embryonnaire** se déroule ***pendant l'ensemble de la vie de l'organisme*** sans interruption à partir de la germination ; on parle de **développement indéfini** de la plante. Il se base sur **trois processus cellulaires majeurs** :

- La ***prolifération des cellules par mitoses*** (**mérèse**),
- L'***allongement des cellules*** (**auxèse**),
- L'***acquisition par les cellules de particularités structurales leur conférant une spécialisation fonctionnelle*** (**différenciation**).

Ce chapitre ne s'intéresse qu'au développement de ***l'appareil végétatif***. On verra que celui-ci est également **influencé par l'environnement** et qu'il répond aux **caractéristiques du milieu de vie** dans le cadre de la **vie fixée**.

Ce chapitre ne peut être compris sans le complément 4 (histologie végétale) et les TP de biologie végétale, notamment les TP 2.5). Il doit aussi être mis en lien avec tous les chapitres et TP des parties 2 et 3 traitant de physiologie végétale.

Comment s'effectue le développement post-embryonnaire des Angiospermes ?
Comment l'environnement influence-t-il ce développement ?

Encadré A Le vocabulaire des cycles de développement (particulièrement ceux des végétaux)

➢ **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***.

➢ **Phase** : ***épisode 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**). Cas des Métazoaires.

>> ***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.

➢ **Génération** : ***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]
Si **2 générations** : **cycle digénétique** [cas de nombreuses 'plantes' dont les Angiospermes]
Si **3 générations** : **cycle trigénétique**.

➢ **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***. Nous allons voir que, chez les Angiospermes, la situation est un peu particulière parce qu'il y a **double fécondation**.

NB 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, **microspore** pour la spore mâle). En subissant des **mitoses à l'état haploïde** (n > n), elles génèrent un **gamétophyte** (gamétophyte femelle : **sac embryonnaire** ; gamétophyte mâle : **grain de pollen**). Notons que la génération gamétophytique est assez réduite chez les Angiospermes.

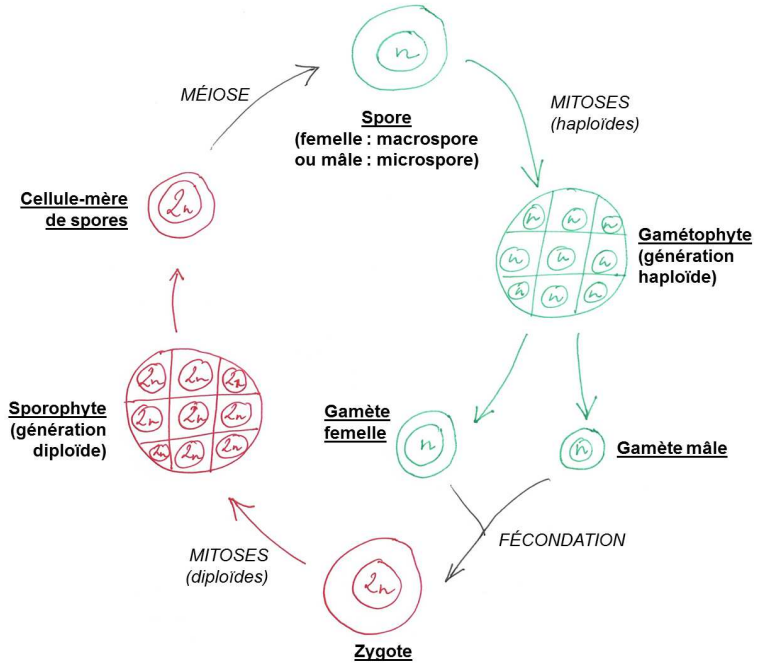
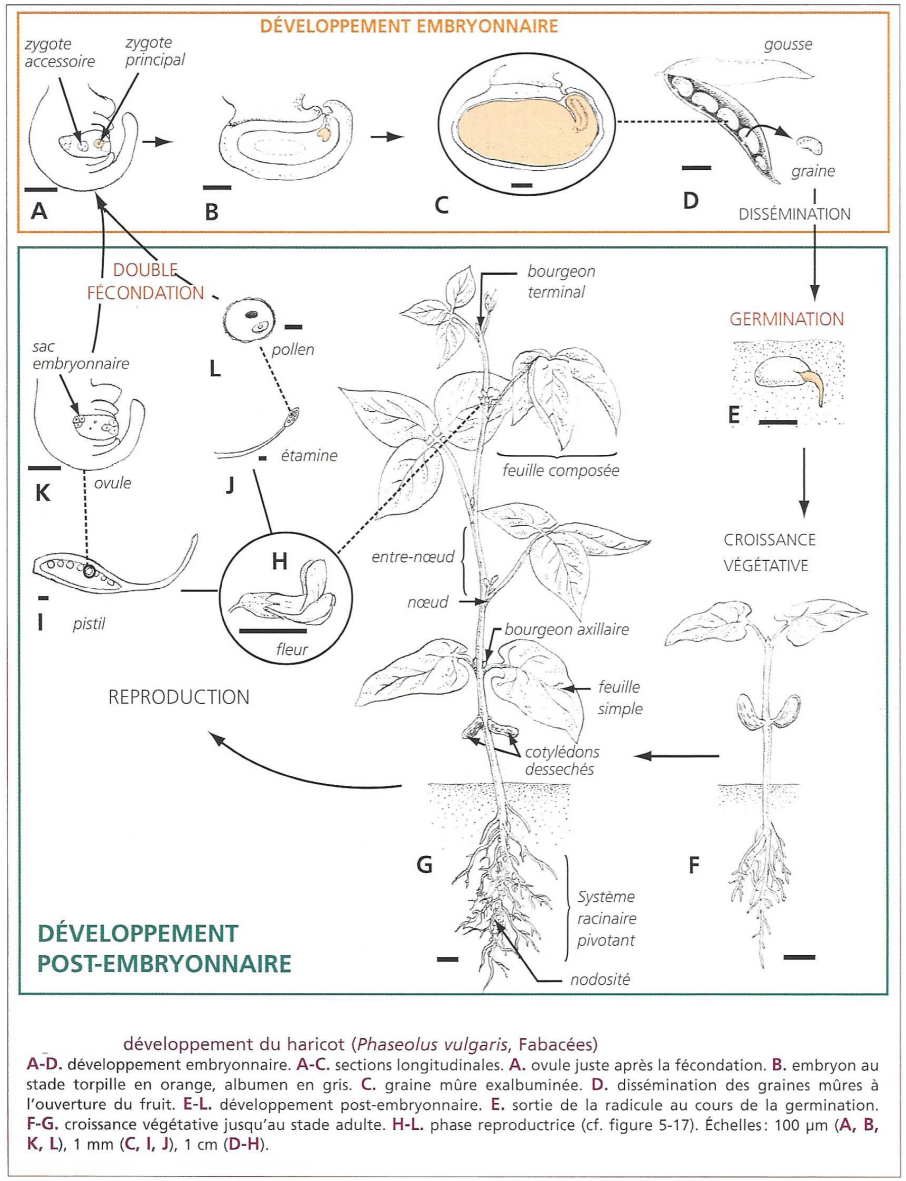


Figure a. Représentation générale d'un cycle vital digénétique (2 générations : gamétophyte + sporophyte) haplodiplophasique (phase haploïde en vert, phase diploïde en rouge).

Encadré B Cycle de développement des Angiospermes



développement du haricot (*Phaseolus vulgaris*, Fabacées)
A-D. développement embryonnaire. **A-C.** sections longitudinales. **A.** ovule juste après la fécondation. **B.** embryon au stade torpille en orange, albumen en gris. **C.** graine mûre exalbuminée. **D.** dissémination des graines mûres à l'ouverture du fruit. **E-L.** développement post-embryonnaire. **E.** sortie de la radicule au cours de la germination. **F-G.** croissance végétative jusqu'au stade adulte. **H-L.** phase reproductrice (cf. figure 5-17). Échelles : 100 µm (**A, B, K, L**), 1 mm (**C, I, J**), 1 cm (**D-H**).

FIGURE a. Une première vision. D'après MEYER *et al.* (2008).

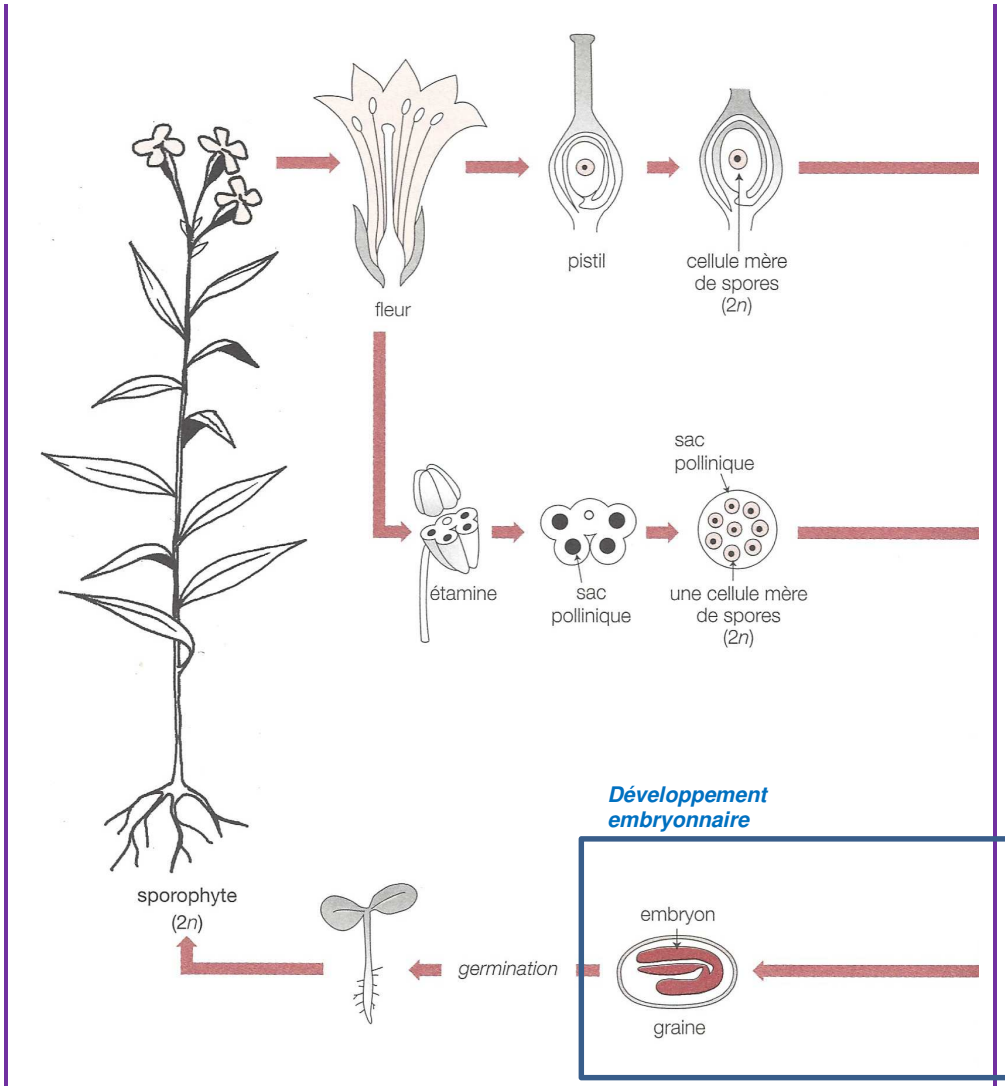


FIGURE b. Une autre vision (1/2). D'après KLEIMAN (2001).

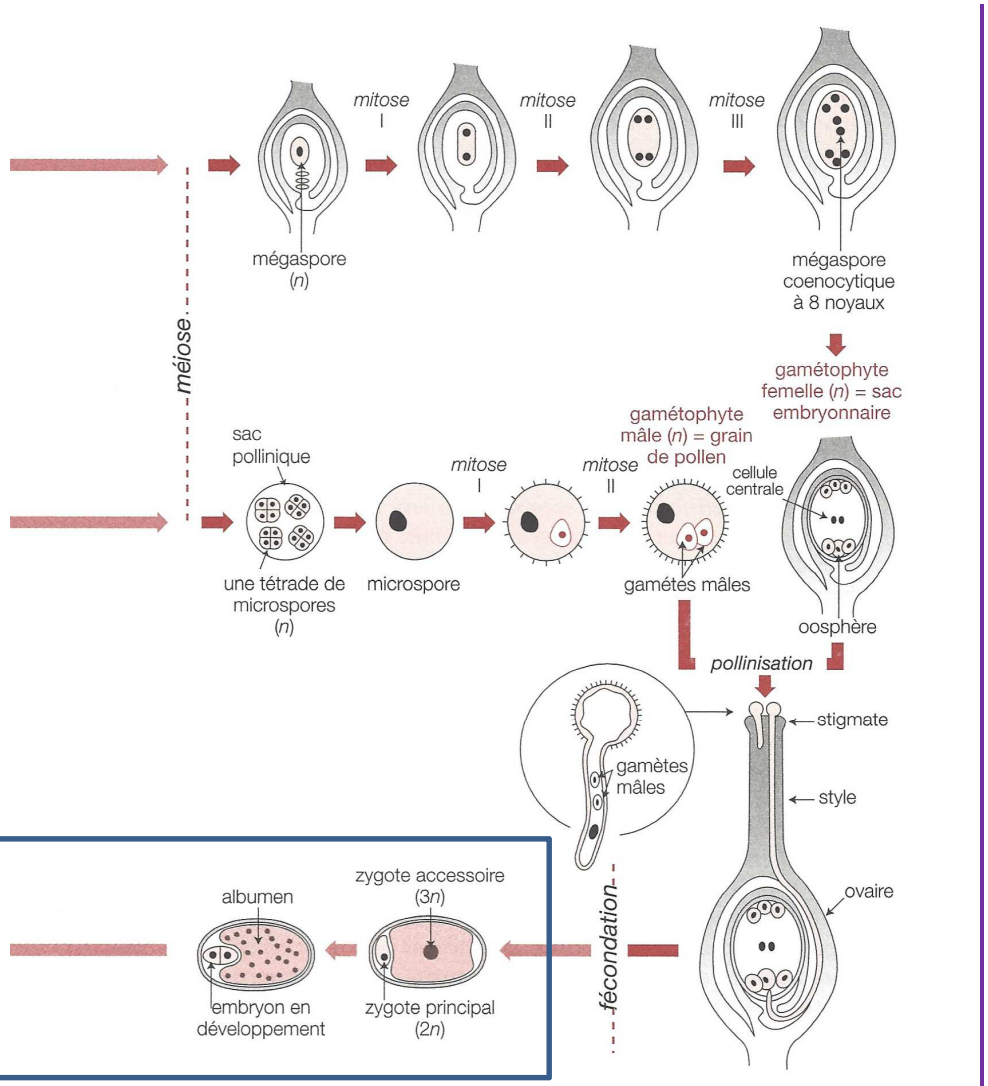


FIGURE b. Une autre vision (2/2). D'après KLEIMAN (2001).

I. Le DPE des Angiospermes, un processus indéfini et zoné où interviennent des méristèmes

A. Nature et localisation des processus impliqués dans le DPE des axes primaires d'une Angiosperme

Capacités exigibles	✓ **Établir**, à l'aide d'observations morphologiques, le développement itératif et indéfini de l'axe caulinaire. ✓ **Mettre en évidence** l'existence de plusieurs processus cellulaires (mérèse, auxèse, différenciation) dans le développement des axes primaires d'une plante angiosperme.

1. Préalable : rappel de l'organisation générale d'une Angiosperme herbacée adulte

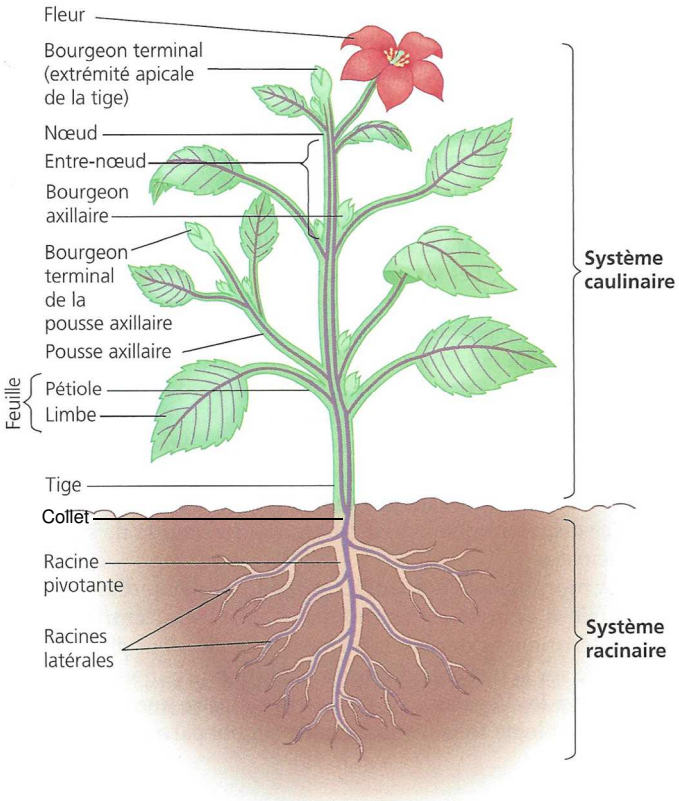
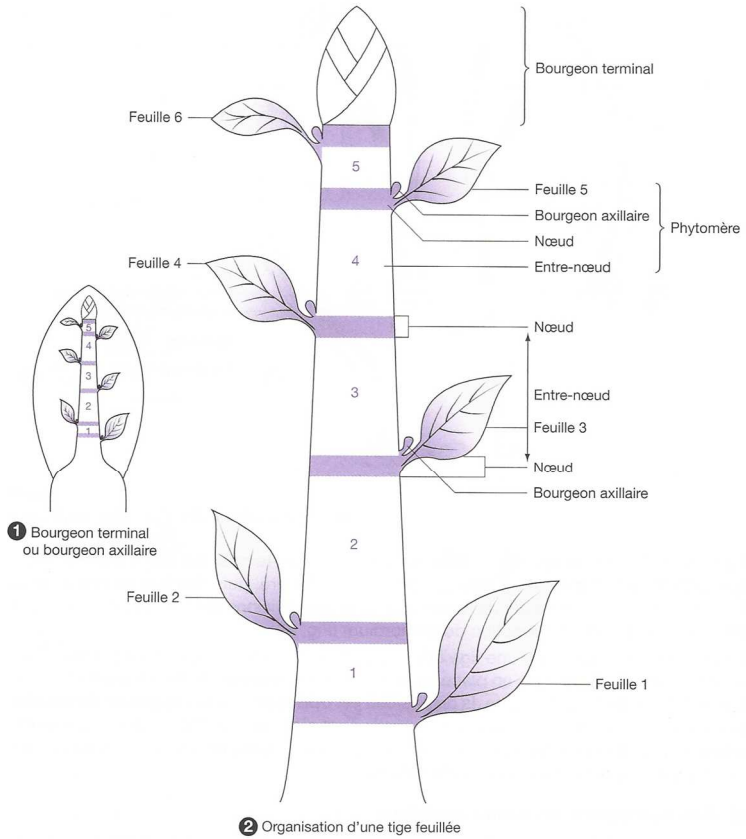


FIGURE 1. Morphologie d'une Angiosperme (rappels). D'après CAMPBELL & REECE (2007)
En violet : tissus conducteurs. On notera la transition dans leur organisation au niveau du **collet**.



Organisation d'une tige en phytomères
La tige est entièrement incluse dans le bourgeon.
Son élongation provient d'un allongement des entre-nœuds.
***1**. Bourgeon dans ses écailles. **2**. Rameau issu du bourgeon.*

FIGURE 2. L'appareil caulinaire, un ensemble de phytomères (= modules).
D'après BREUIL (2007)

Ces aspects ont été traités dans le TP 2.5 (Morphologie, anatomie et histologie des Angiospermes). Ces schémas (figures 1-2) permettent de rappeler le **nom** et la **localisation** des principales **structures**. *Ne sont pas envisagées ici les différenciations particulières de l'appareil végétatif (rhizome, tubercules, bulbes…) (voir pour cela le chapitre 12 sur le passage de la mauvaise saison et le TP 2.7. sur les organes de réserve).*

- L'**appareil racinaire** correspond à ***l'ensemble des racines**, **organes permettant le prélèvement d'eau et de sels minéraux dans le sol mais aussi l'ancrage de l'organisme***. Le réseau racinaire peut être **fasciculé** (***multiples racines fines émergeant au niveau du collet***) ou **pivotant** (***une racine principale qui croît verticalement vers le bas sur laquelle s'insèrent des racines latérales***), cas fréquent chez les **Eudicotylédones**.

- L'**appareil caulinaire herbacé typique** d'une **Eudicotylédone** se compose d'***unités répétitives qui se suivent*** qu'on peut appeler **modules** ou **phytomères** : un phytomère est composé ***d'un entre-nœud (zone entre deux nœuds) et du nœud (zone d'insertion d'une feuille sur la tige) supérieur, ainsi que de la (ou les) feuilles situées sur ce nœud incluant son (leur) bourgeon axillaire*** (figure 13).

2. Localisation et coopération des processus du DPE dans les racines primaires : organisation fonctionnelle de l'apex racinaire

À vous de jouer !	**Comment s'effectue la mise en place des racines primaires ?**	
Savoirs à construire	Mérèse, auxèse, différenciation dans une racine primaire Organisation du méristème apical racinaire	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation des données	
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
Travail à faire		
▪ *En utilisant les informations prélevées dans les figures 4-5, **localisez** les processus ontogénétiques (mérèse, auxèse, différenciation) dans les racines primaires.*		

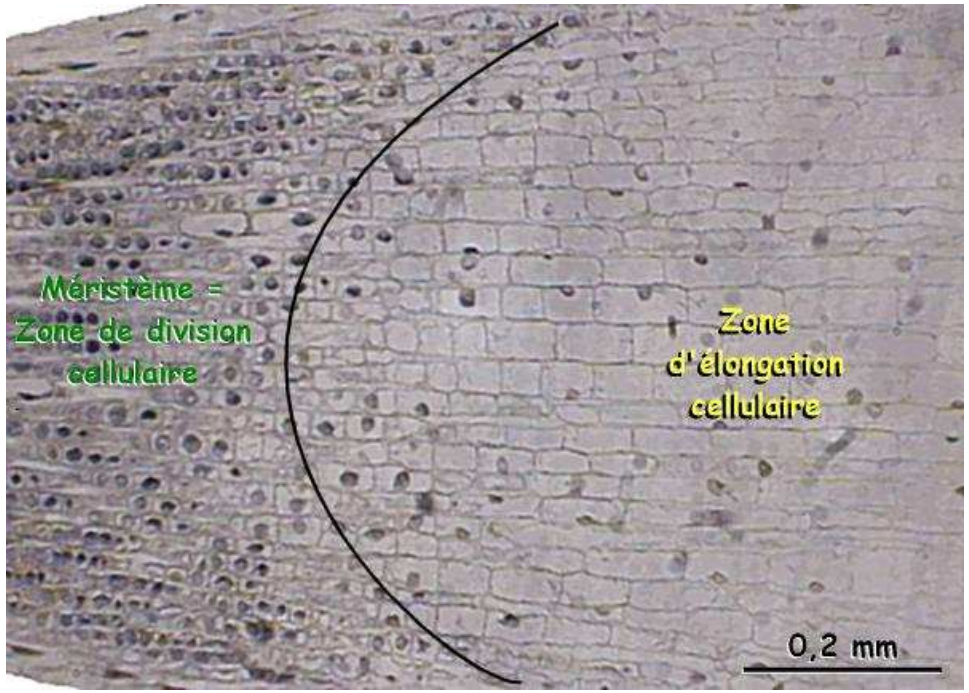
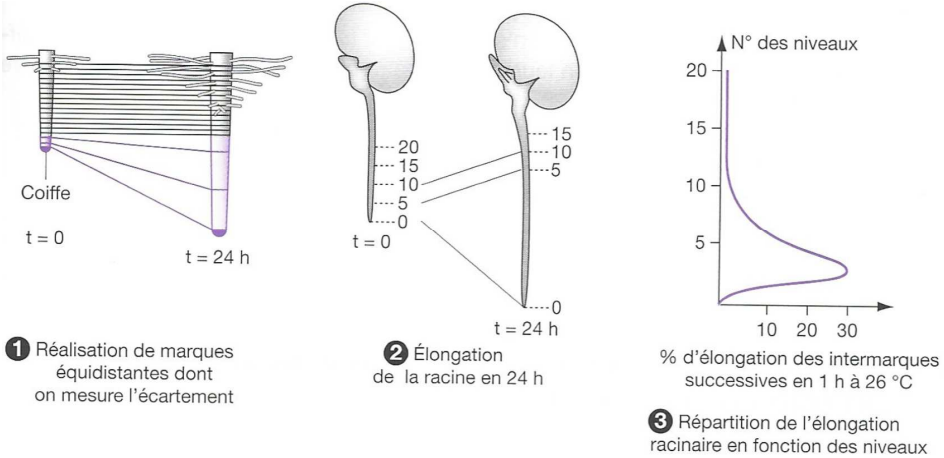


FIGURE 3. Mise en évidence de deux types structuraux de cellules dans l'apex d'une racine (CL) de Jacinthe. http://espace-svt.ac-rennes.fr/applic/racine/l-racine/l-jac02c.htm (consultation janvier 2018)



❶ Réalisation de marques équidistantes dont on mesure l'écartement

❷ Élongation de la racine en 24 h

❸ Répartition de l'élongation racinaire en fonction des niveaux

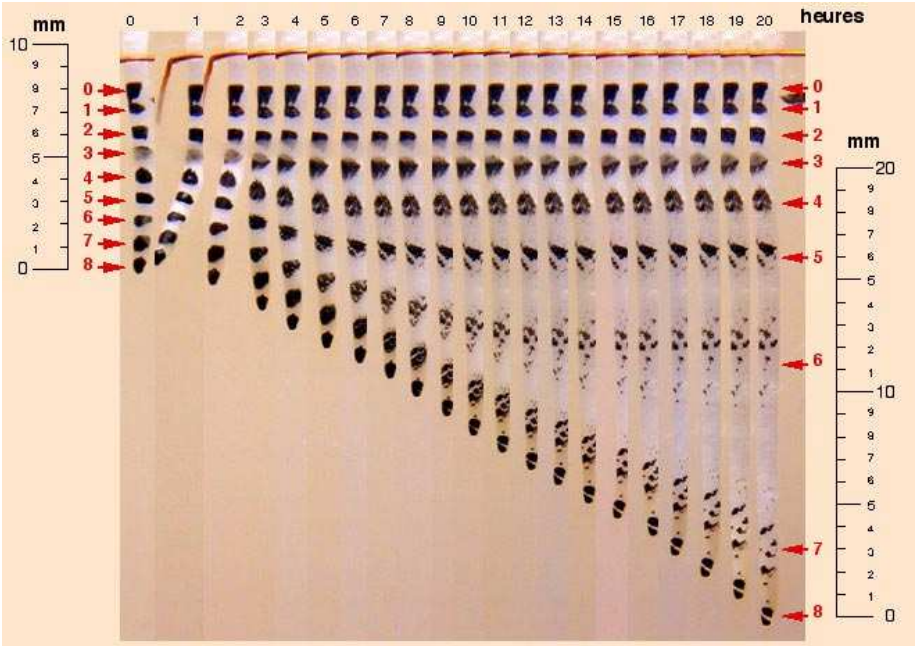
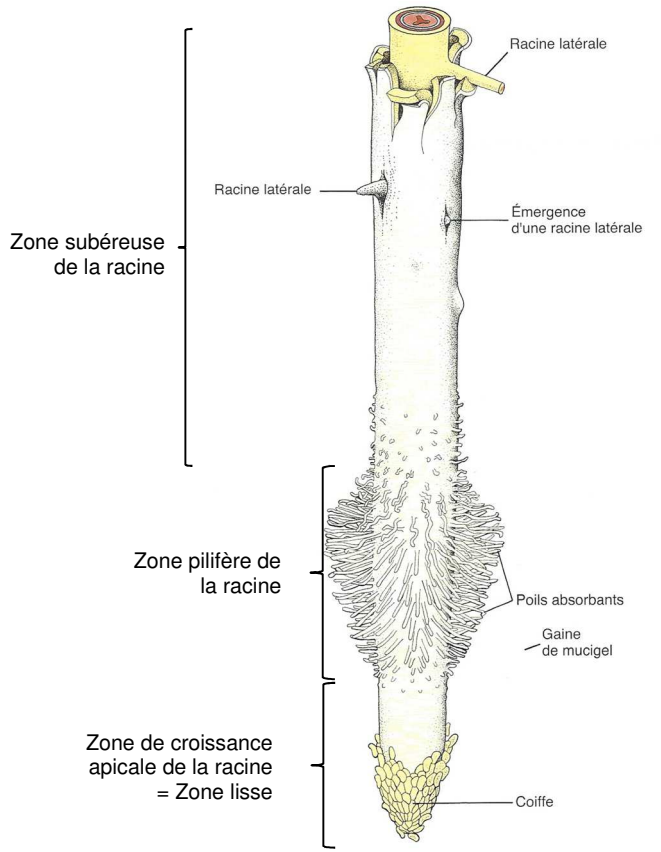


FIGURE 4. Expériences de marquage de racines (marques colorées à l'encre) (= Expérience de SACHS). D'après BREUIL (2007) et http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/racine/01-sachs.htm (consultation novembre 2015)



Racine de dicotylée au sens strict Portion de racine de dicotylée montrant les relations spatiales entre la coiffe et la région pilifère et (en haut) les sites d'émergence des racines latérales, formées en profondeur, à l'intérieur de la racine principale. Les nouveaux poils absorbants apparaissent immédiatement à l'arrière de la zone d'élongation, à peu près au même rythme que disparaissent les poils âgés. La pointe de la racine est recouverte d'une gaine de mucigel qui la lubrifie au cours de son passage dans le sol.

FIGURE 5. Pointe de racine d'Eudicotylédone. D'après RAVEN *et al.* (2007b).
Complétez les légendes des accolades.

Éléments d'exploitation

Figure 3

- **Intérêt** : localisation des processus ontogénétiques dans l'extrémité de racine par observation microscopique
- **Analyse 1** : **cellules plus petites** et avec **noyau volumineux** dans la **partie la plus apicale** (+ des **figures de mitose** peuvent se deviner) [en comparaison aux cellules de l'autre partie du cliché]
- **Interprétation 1** : **cellules méristématiques** >> zone de **mérèse**
- **Analyse 2** : cellules **plus volumineuses** (notamment **plus longues** et avec noyau plus petit dans la partie moins apicale [en comparaison aux cellules de l'autre partie du cliché]
- **Interprétation 2** : cellules en **auxèse**

Figure 4

- **Intérêt** : localisation de **l'auxèse** dans l'extrémité de racine par marquage coloré sur des racines
- **Analyse du graphe** : de l'apex vers la base, élongation faible au niveau apical ; augmente jusqu'à 30 % au niveau subapical puis décroît jusqu'à une élongation quasi-inexistante ensuite
- **Interprétation** : **localisation subapicale** de la croissance
- **Analyse des clichés** : **élongation la plus marquée** au niveau de **l'intermarque 7-8** : + 6 mm contre 2mm au-dessus et au-dessous, et pas d'élongation ailleurs
- **Interprétation** : confirmation de la **localisation subapicale** de la **zone d'élongation**

Figure 5

- **Intérêt** : localisation de la **différenciation**
- **Rappel de ce qu'on sait** : **mérèse apicale** et **auxèse subapicale** (= zone de croissance)
- **Analyse du document** : présence de poils absorbants, cellules différenciées spécialisées dans la captation de la solution hydrominérale du sol, en aval de la zone de croissance
- **Interprétation** : **localisation** de la zone de **différenciation**
- NB Perte des PA en aval (connaissances : **zone subéreuse**)

Généralisation : voir encadré C.

Encadré C Organisation d'un méristème apical racinaire (MAR)

Limite programme mais vu en TP

Structuration globale de la terminaison racinaire

Schématiquement, il apparaît qu'une **terminaison de racine typique** s'organise de cette manière (figure a) :

° Au niveau le plus apical, une **coiffe** qui comprend des ***cellules se désquamant (et donc fréquemment renouvelées) assurant la protection du méristème et la pénétration de la racine en croissance dans le sol.*** Ses fonctions sont les suivantes :

°° Elle forme, lors de la **croissance dans le sol**, une **protection mécanique contre la désagrégation du méristème apical caulinaire** qui pourrait intervenir s'il était au contact direct des particules du sol.

°° Elle produit une ***substance mucilagineuse visqueuse (constituée de polysaccharides essentiellement)*** qu'on nomme **mucigel** et qui **facilite la pénétration de la racine** dans le sol et peut aussi **faciliter les associations symbiotiques racinaires** avec des 'champignons' ou des Bactéries.

°° Elle possède – dans sa ***zone centrale*** nommée **columelle** – des ***cellules capables de capter l'orientation de la racine par rapport au champ de pesanteur***, ce qui est à l'origine d'un **gravitropisme positif** (voir III).

° Au niveau apical, une **zone méristématique** que nous développons dans le paragraphe suivant.
° Au niveau subapical, une **zone d'élongation cellulaire** où ***les cellules s'allongent et commencent à se différencier légèrement (fusion des vacuoles, agrandissement de la vacuole…)***.
° Puis à mesure qu'on s'éloigne, une **zone de différenciation** claire des cellules en **tissus de racines** : **rhizoderme** (avec éventuellement des **poils absorbants** dans la zone pilifère, puis **subérification** à mesure qu'on s'éloigne de l'apex), **parenchyme cortical**, **endoderme** et **péricycle**, **tissus conducteurs**, **parenchyme médullaire**…

Le méristème apical racinaire (MAR), méristème histogène qui assure la mise en place des tissus racinaires

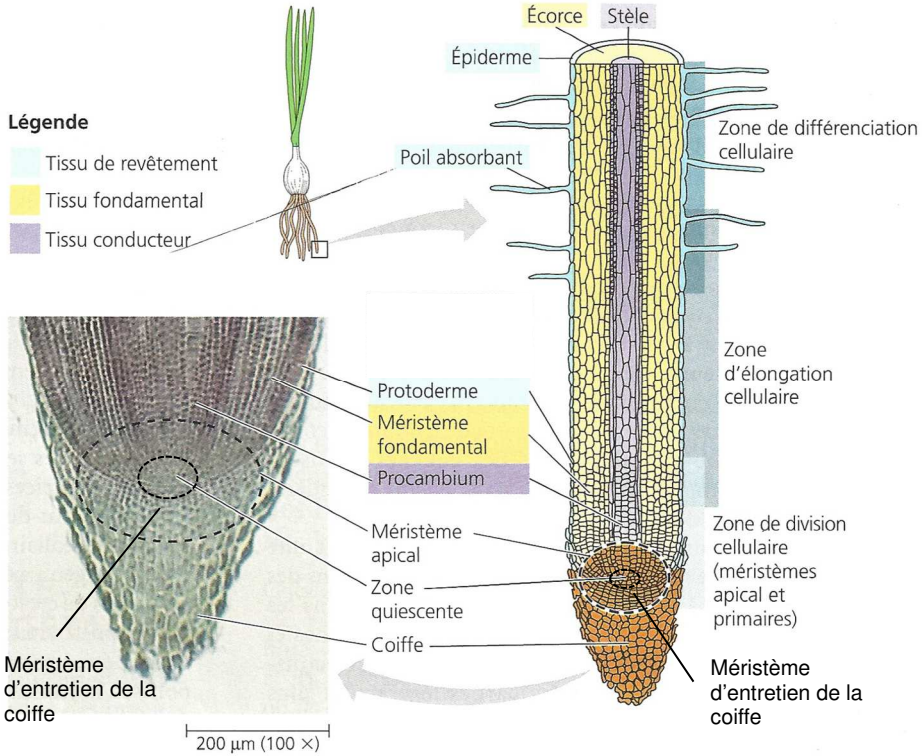


FIGURE a. Organisation d'un apex racinaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004)[1].

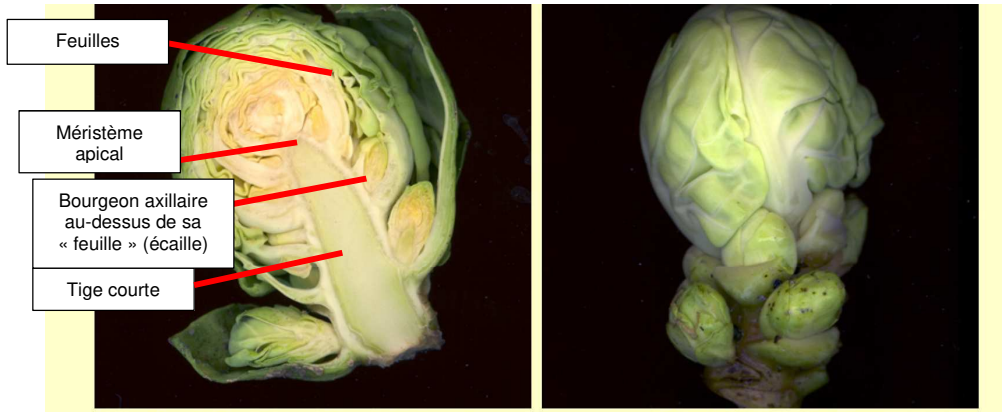
[1] *Qu'il me soit pardonné d'avoir utilisé une Monocotylédone (alors que le chapitre est centré sur les Eudicotylédones !) mais je justifie ce choix par quatre arguments :*
- *Le MAR a la même structure chez les Monocotylédones et les Eudicotylédones ;*
- *Toutes les lames disponibles dans le commerce sont issues de racines de Monocotylédones à bulbes… donc autant utiliser ce qu'il y a et ce que vous aurez au concours !*
- *Ce document est le plus simple et le plus clair que j'ai trouvé ;*
- *Il existe des documents sur* A. thaliana *(Brassicacées) relativement précis, mais sans doute trop pour le cadre d'un tel chapitre… qui apportent peu de choses.*

Si l'on s'intéresse à la zone méristématique au sens large (MAR au sens large) de l'apex de racine (figure 26), on peut y trouver :
° Un **méristème d'entretien de la coiffe** qui assure un ***renouvellement très rapide des cellules de la coiffe***.
° Un **méristème apical racinaire (MAR)** au sens strict qui contient de ***nombreuses cellules en division ET un centre quiescent où l'on observe très peu de divisions*** ; ce **centre quiescent** est une ***réserve de cellules permettant la régénération du méristème en cas d'altération***.
° Un **méristème fondamental** (terme emprunté aux auteurs anglo-saxons) qui comprend des ***cellules qui conservent des caractères méristématiques et continuent de se diviser, mais commencent aussi à s'allonger et à acquérir des particularités structurales et fonctionnelles***.
° Le **protoderme**, ensemble de ***cellules méristématiques qui commencent à se différencier en rhizoderme***.
° Le **procambium**, ***précurseur des cellules conductrices***.

3. Localisation et coopération des processus du DPE dans les tiges primaires

a. Une mérèse localisée dans les bourgeons

- On appelle **bourgeon** une ***structure composée d'une tige en puissance, d'ébauches foliaires et de points végétatifs (= zones méristématiques) dont un méristème apical et des méristèmes latéraux*** (figures 6-7). On sera frappé de noter que le bourgeon est une ***tige en puissance et en miniature***.
- Sur un appareil caulinaire herbacé, on distingue classiquement un **bourgeon terminal** ou **apical** (où se trouve le **méristème apical caulinaire MAC**) et des **bourgeons latéraux** ou **bourgeons secondaires** qui sont **les bourgeons axillaires** ***associés aux feuilles*** (***situés à l'aisselle des feuilles***) (figure 1).



Chou de Bruxelles coupé longitudinalement. **Chou de Bruxelles effeuillé.**

Alors que chez les Choux à feuilles, la tige reste courte avec une rosette de feuilles jusqu'à la montée de l'inflorescence, chez le chou de Bruxelles, la tige s'allonge et les feuilles se séparent. Les bourgeons axillaires de ces feuilles se développent alors de manière exagérée.

FIGURE 6. Organisation d'un Chou de Bruxelles, un bourgeon volumineux
http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Marche/chouBruxelles.htm (consultation novembre 2015)

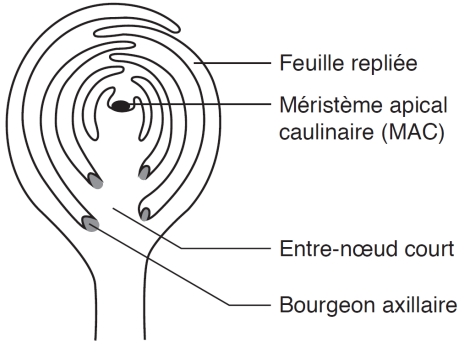


FIGURE 7. Organisation générale d'un bourgeon typique. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Dans les organismes lignifiés, on trouve des **bourgeons variés** dont certains sont aptes à passer la mauvaise saison (encadré D).

Encadré D — Les bourgeons ligneux, des bourgeons aptes à passer la mauvaise saison

Exemple du bourgeon de Marronnier

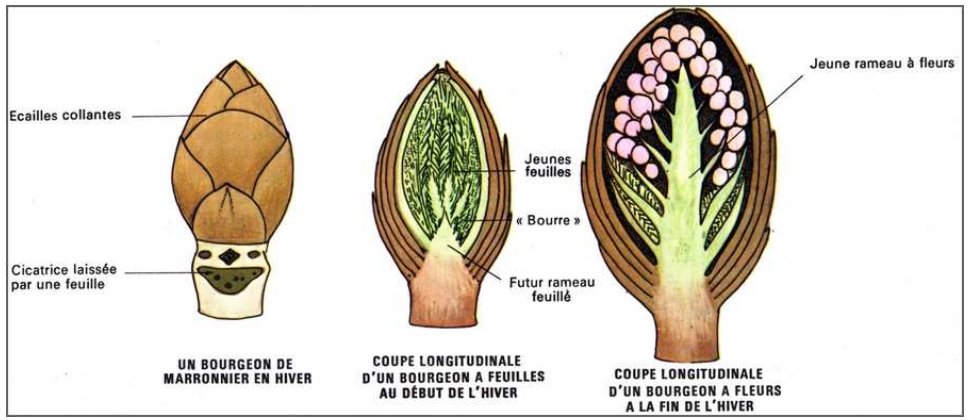


FIGURE a. Bourgeons de Marronnier *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae).
http://eric.bessoudcavillot.free.fr/6eme/TH2/6th2_chap1_cours.htm (nov. 2015)

FIGURE b. Bourgeon d'hiver de Marronnier coupé longitudinalement.
© Académie de Dijon

.

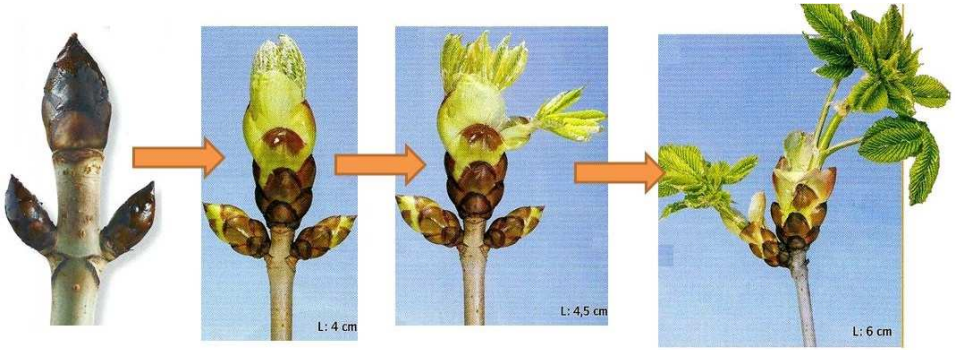


FIGURE c. Débourrement et évolution précoce d'un bourgeon de Marronnier au printemps.
http://mrsedansvt.com/chapitre-1-occupation-du-milieu-au-cours-des-saisons/ (consultation août 2017)

Les **écailles des bourgeons passant la mauvaise saison** sont souvent **sclérifiées** (riches en tanins, lignines…) et peuvent être recouvertes d'une ***substance cireuse imperméabilisante et protectrice***, la **propolis** (figure a). On peut en outre y trouver une ***sorte de coton filamenteux cellulosique qui protège contre le froid*** nommé **bourre** (figure b). Notez qu'on appelle **débourrement** la ***germination d'un bourgeon à la belle saison*** (figure c).

b. Une croissance itérative et modulaire par l'allongement des entre-nœuds (zones d'auxèse)

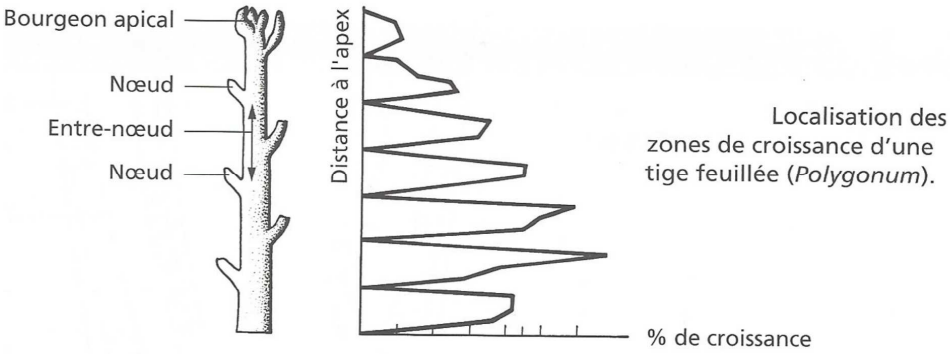
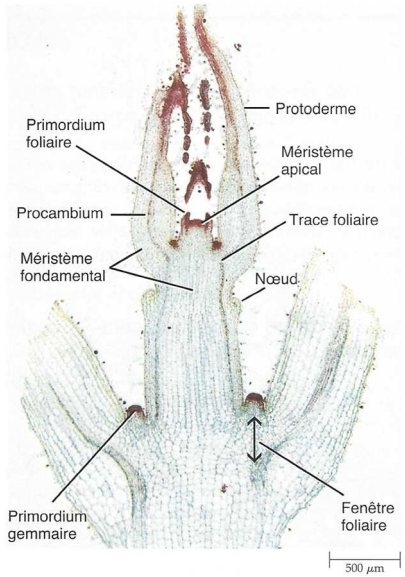


FIGURE 8. Estimation du pourcentage de la croissance dans une tige herbacée.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a)



Pointe de la tige de Coleus blumei *Les feuilles de* Coleus, *plante commune d'appartement, sont opposées au niveau des nœuds. Chaque paire est perpendiculaire à la précédente (phyllotaxie décussée) ; les feuilles du nœud marqué dans la figure sont donc perpendiculaires au plan de la coupe.*

FIGURE 9. Méristème apical caulinaire (MAC) et apex de tige.
D'après RAVEN *et al.* (2007b)

- La **mise en place de la tige** se fait par **répétition (= caractère « itératif »)** de **structures de même organisation** : les **phytomères** ou **modules** (définis plus haut – revoir figure 1).
- On constate que ce sont les **entre-nœuds** qui **permettent l'élongation** des **tiges** ou des **rameaux feuillés** (figures 8-9) ; c'est donc à leur niveau que les cellules subissent **l'auxèse**.

c. Une différenciation tissulaire (histogenèse) mais aussi en organes (organogenèse) en aval des bourgeons

Le **fonctionnement du MAC** est explicité plus loin.

- Sous le **MAC**, ***se mettent en place de nouveaux tissus*** (**histogenèse**) mais aussi, en même temps, de ***nouveaux organes*** (**organogenèse**) que sont les feuilles. Ces processus sont dus à la **différenciation des cellules** mais aussi en partie à leur **élongation** (notamment au sein des feuilles).

Par comparaison, on considère souvent que ***le MAR ne met pas en place de nouveaux organes mais qu'il ne fait qu'allonger une racine déjà existante***. On dit alors que le **MAR** est **histogène mais pas organogène**. Certains auteurs ne sont toutefois pas d'accord mais il s'agit là d'un simple débat conceptuel.

Bilan (adapté du programme)	✓ L'activité des **méristèmes primaires** au niveau des **apex** met en place la **structure primaire** de **l'axe racine/tige feuillée**. ✓ L'**organogenèse** et la **croissance en longueur** se déroulent tout au long de la vie de la plante.

B. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse assurant la croissance en longueur et le développement indéfini de la plante

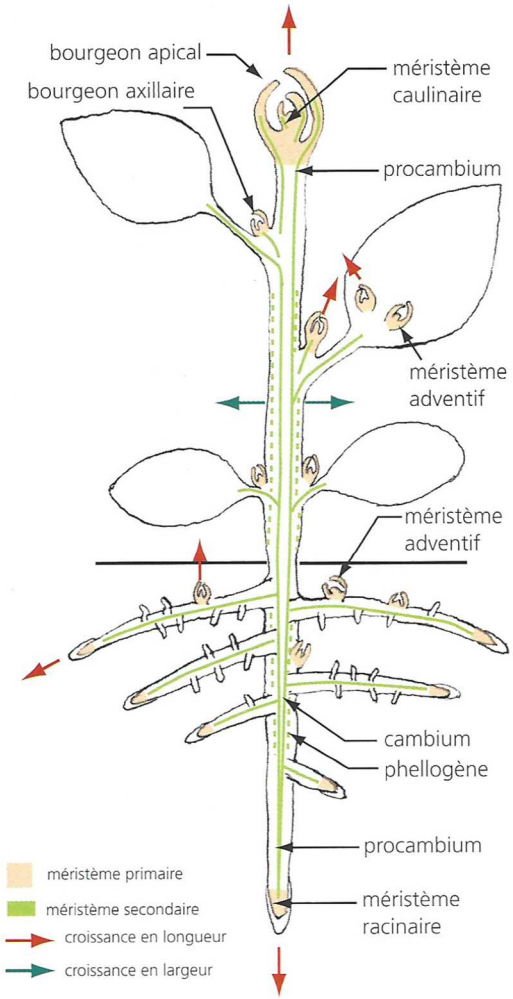
Capacités exigibles	✓ **Mettre en relation** le maintien d'un réservoir de cellules au sein du méristème et le développement indéfini. ✓ **Présenter** l'organisation et le fonctionnement du méristème apical caulinaire en relation avec les organes et les tissus générés.

1. Les caractéristiques des territoires méristématiques

a. Des tissus à localisation propre, souvent en amas terminaux

- Ce sont des ***méristèmes situés dans les parties terminales des organes*** (**méristèmes apicaux racinaires** ou **caulinaires**) ***ou parfois latéralement*** (exemple des bourgeons axillaires des feuilles : **méristème axillaire**) (figure 10).
- Ils participent typiquement à la ***croissance en longueur*** des plantes et les tissus qui en dérivent subissent un ***faible épaississement en l'absence de méristèmes secondaires***.

On y ajoute aussi souvent le **procambium**, ***tissu mettant en place le phloème I et le xylème I*** (et dont dérive le cambium libéro-ligneux chez les espèces qui le présentent).



localisation des méristèmes chez une dicotylédone (d'après Kerstetter et Hake, 1997, *Plant Cell* 9 : 1001-1010)

FIGURE 10. Localisation des méristèmes chez une Eudicotylédone.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

- *On notera que cette figure comprend les **méristèmes primaires** mais aussi les **méristèmes secondaires**.*
- *Les **méristèmes adventifs** sont des **bourgeons néoformés par dédifférenciation de cellules sur des organes (feuilles, racines…)** ; c'est un phénomène plutôt rare (qui peut être impliqué dans la reproduction asexuée – voir chapitre 14).*

b. Les cellules méristématiques, des cellules indifférenciées

À vous de jouer !	Comment se caractérisent les cellules méristématiques ?	
Savoirs à construire	Organisation cytologique et caractéristiques des cellules méristématiques	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner et/ou mobiliser ses connaissances	
Travail à faire		
▪ *En utilisant vos souvenirs de TP et de cours de 1e année, **complétez** la figure 11 et **proposez** un **schéma d'interprétation** d'une **cellule méristématique primaire** (figure 11bis). Vous préciserez quelles structures sont propres aux cellules végétales.*		
▪ ***Listez** les **caractéristiques structurales** d'une **cellule méristématique primaire**.*		

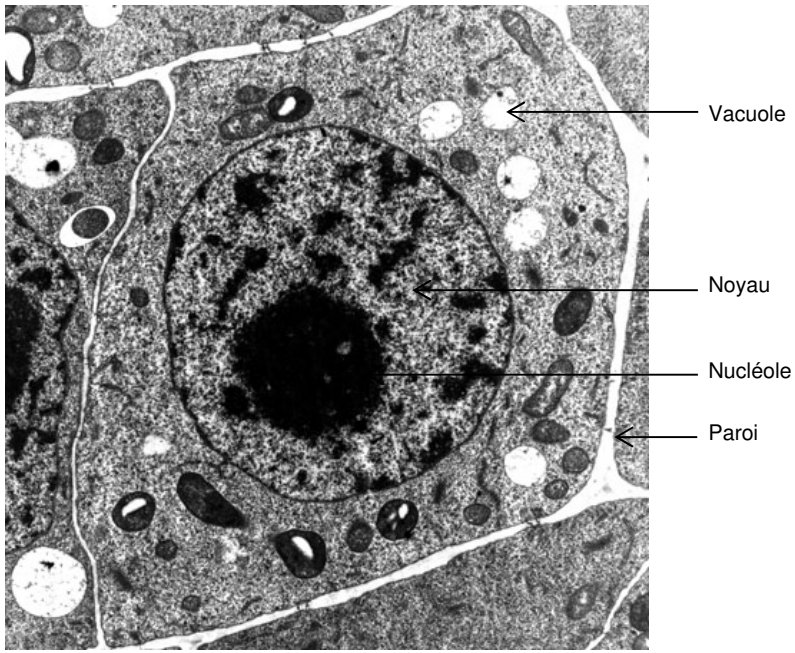


FIGURE 11. Cellule méristématique (méristème primaire) au MET.
http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/protoplastes/3-protoplaste-paroi.htm (novembre 2015).

- Les **cellules méristématiques** (figures 10-11) sont caractérisées par :
  - Une **petite taille**,
  - Un **rapport nucléocytoplasmique élevé** (taille du noyau importante),
  - Des **nucléoles de grande taille**,
  - Des **organites peu structurés** dont des ***plastes indifférenciés*** (= **proplastes**),
  - Des ***vacuoles de petite taille*** et **nombreuses** (= **provacuoles**),

On appelle **vacuome** ***l'ensemble des vacuoles d'une cellule***.

  - Une densité en **ribosomes** élevée,
  - Des **parois minces** (**parois primaires**).

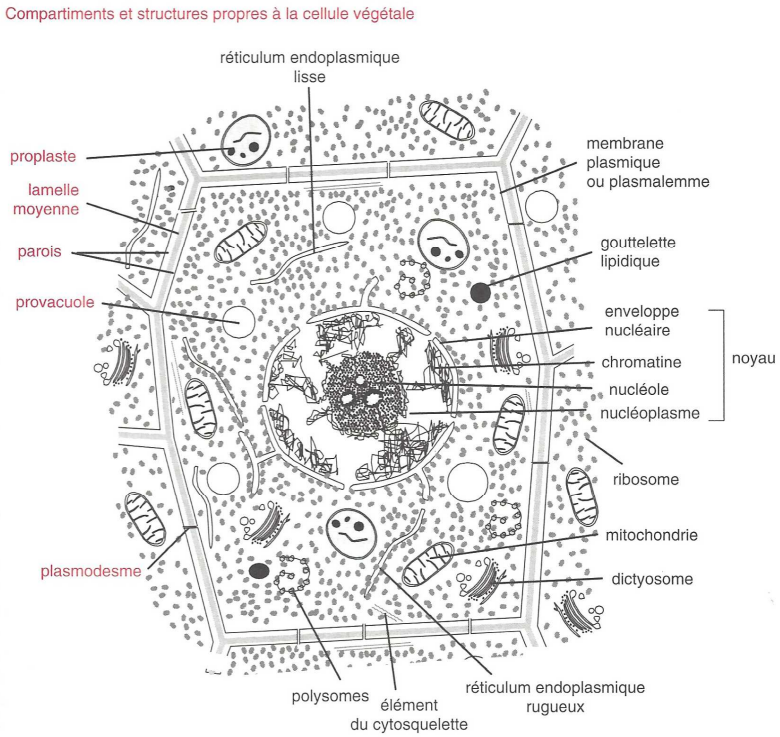
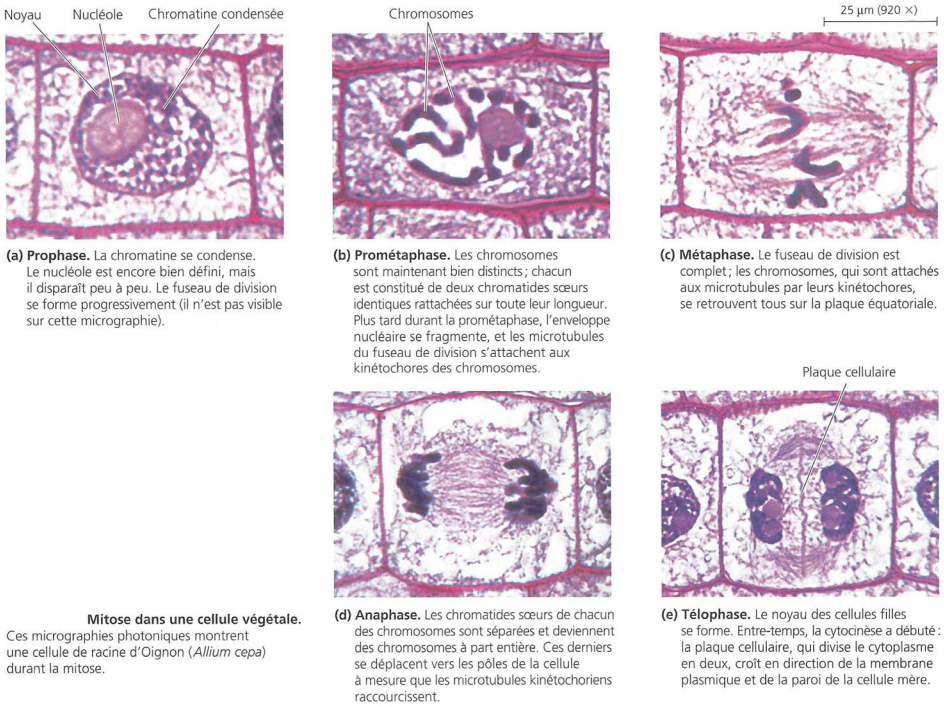


FIGURE 11bis. Structure schématique d'une cellule méristématique.
D'après ROBERT & ROLAND (1998a).

c. La mérèse, une prolifération cellulaire par mitoses

- La **mitose végétale** comprend les mêmes étapes que la **mitose animale** (revoir le chapitre 6 sur le cycle cellulaire) (figures 12-15).
- On peut néanmoins citer **quelques particularités** (à connaître !) :
  - Rappelons que ***le COMT des cellules végétales ne comprend pas de centrioles***.
  - La présence d'une paroi impose une **absence d'élongation cellulaire au moment de la division** (*l'auxèse interviendra dans un second temps*).
  - La **cytocinèse** se fait par ***agglomération de vésicules golgiennes dont la fusion produit la lamelle moyenne*** : on appelle cette ***séparation en cours de formation*** la **plaque cellulaire** ou le **phragmoplaste**. La **formation des plasmodesmes** est due à la présence de ***fins conduits de REG « emprisonnés » par la lamelle moyenne en formation*** (**desmotubules**) (figure 17).
  - ***Les microtubules se déplacent au cours du cycle cellulaire, notamment lors de la division cellulaire*** (figures 17-18).



(a) Prophase. La chromatine se condense. Le nucléole est encore bien défini, mais il disparaît peu à peu. Le fuseau de division se forme progressivement (il n'est pas visible sur cette micrographie).

(b) Prométaphase. Les chromosomes sont maintenant bien distincts ; chacun est constitué de deux chromatides sœurs identiques rattachées sur toute leur longueur. Plus tard durant la prométaphase, l'enveloppe nucléaire se fragmente, et les microtubules du fuseau de division s'attachent aux kinétochores des chromosomes.

(c) Métaphase. Le fuseau de division est complet ; les chromosomes, qui sont attachés aux microtubules par leurs kinétochores, se retrouvent tous sur la plaque équatoriale.

(d) Anaphase. Les chromatides sœurs de chacun des chromosomes sont séparées et deviennent des chromosomes à part entière. Ces derniers se déplacent vers les pôles de la cellule à mesure que les microtubules kinétochoriens raccourcissent.

(e) Télophase. Le noyau des cellules filles se forme. Entre-temps, la cytocinèse a débuté : la plaque cellulaire, qui divise le cytoplasme en deux, croît en direction de la membrane plasmique et de la paroi de la cellule mère.

Mitose dans une cellule végétale. Ces micrographies photoniques montrent une cellule de racine d'Oignon (*Allium cepa*) durant la mitose.

FIGURE 12. Mitose dans les cellules végétales. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

À vous de jouer !	**Comment se caractérisent les mitoses végétales ?**	
Savoirs à construire	Organisation cytologique et caractéristiques des cellules méristématiques	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner et/ou mobiliser ses connaissances	
	▪ Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation des données	
Travail à faire		
▪ *À l'aide de vos connaissances et éventuellement en vous aidant des figures 14-15, **légendez** les clichés proposés (figure 12, figure 15) et **rappelez** les caractéristiques des phases de la mitose.*		

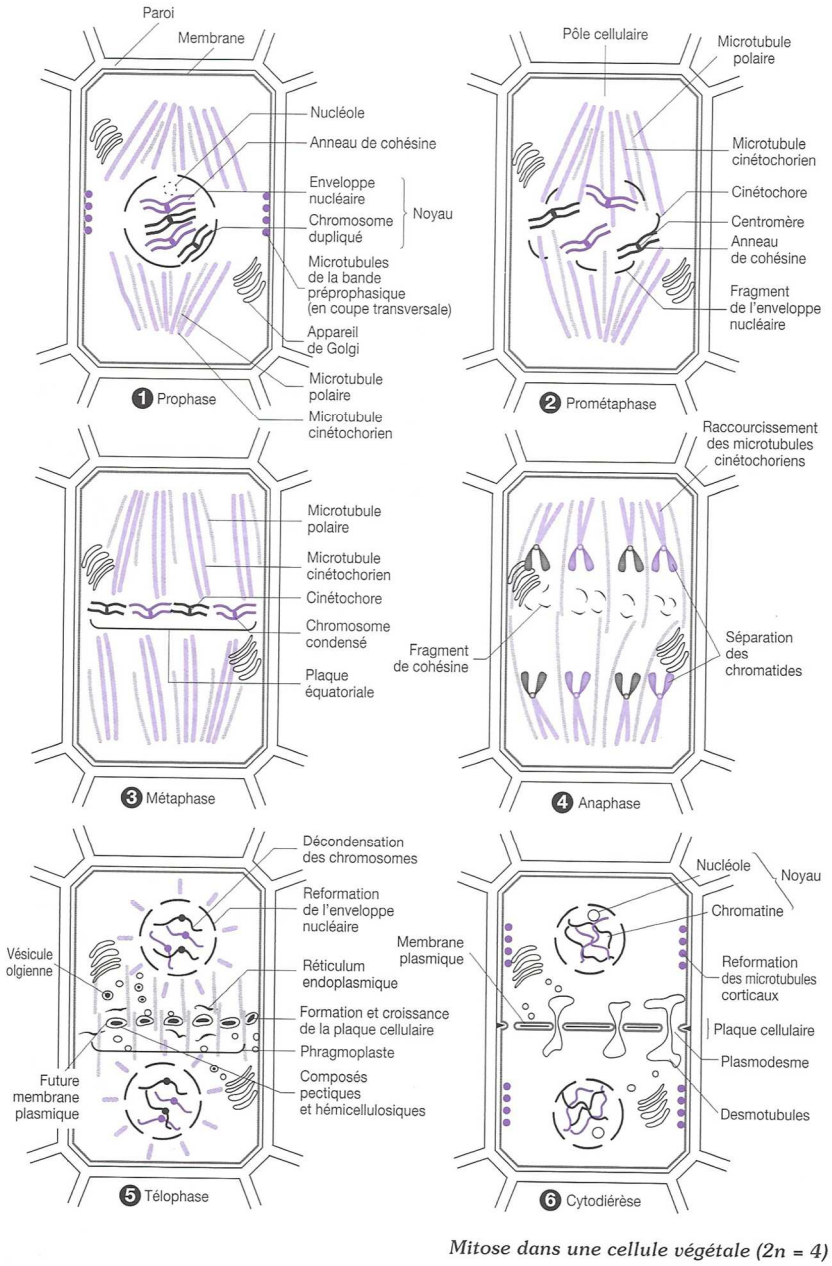
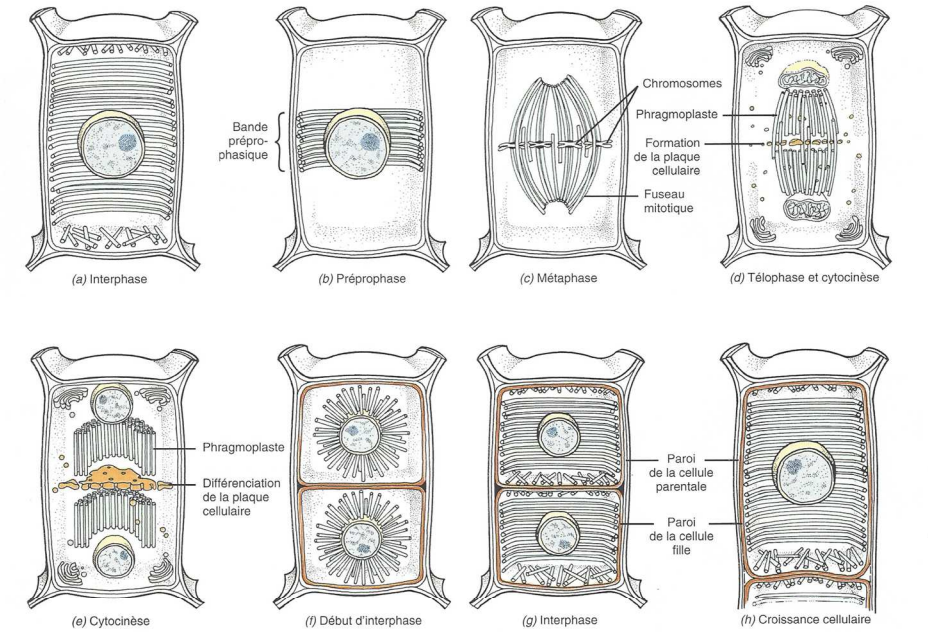


FIGURE 13. Mitose dans les cellules végétales. D'après BREUIL (2007).



Répartition des microtubules et cycle cellulaire *Modifications de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire et formation de la paroi cellulaire pendant la cytocinèse. (a) Pendant l'interphase, et dans les cellules qui s'agrandissent et se différencient, les microtubules se trouvent juste à l'intérieur de la membrane plasmique. (b) Immédiatement avant la prophase, une bande annulaire de microtubules, la bande préprophasique, entoure le noyau dans un plan qui correspond au plan équatorial du futur fuseau mitotique et les microtubules du fuseau prophasique commencent à s'assembler de part et d'autre du noyau. (c) Pendant la métaphase, les microtubules forment le fuseau mitotique. (d) Pendant la télophase, les microtubules sont organisés en un phragmoplaste situé entre les deux noyaux fils. La plaque cellulaire, produite par la fusion de vésicules de Golgi dirigées par les microtubules du phragmoplaste, se forme à l'équateur du phragmoplaste. (e) Tandis que la plaque cellulaire se développe au centre du phragmoplaste, le phragmoplaste et la plaque cellulaire s'accroissent vers l'extérieur jusqu'à atteindre la paroi de la cellule en division. (f) Au début de l'interphase, des microtubules rayonnent dans le cytoplasme à partir de l'enveloppe nucléaire. (g) Chaque cellule fille forme sa propre paroi primaire. (h) La paroi de la cellule mère se déchire, tandis que les cellules filles grandissent (celle du haut est seule représentée ici). En (g) et (h), les microtubules se trouvent à nouveau juste à l'intérieur de la membrane plasmique, où ils interviennent dans l'orientation des nouvelles microfibrilles de cellulose en formation.*

FIGURE 14. Évolution de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire. D'après RAVEN *et al.* (2007b).

Figures 13-14 : le **phragmoplaste** est ici légendé dans son **sens anglo-saxon**, c'est-à-dire qu'il s'agit du ***réseau de microtubules tel qu'il est organisé au moment de la convergence des vésicules lors de la formation de la plaque cellulaire***. Ce réseau **sert de « rail » à la migration des vésicules**.

Au **sens français** (que j'ai retenu page 12), le mot **phragmoplaste** est ***simplement synonyme de « plaque cellulaire »***.

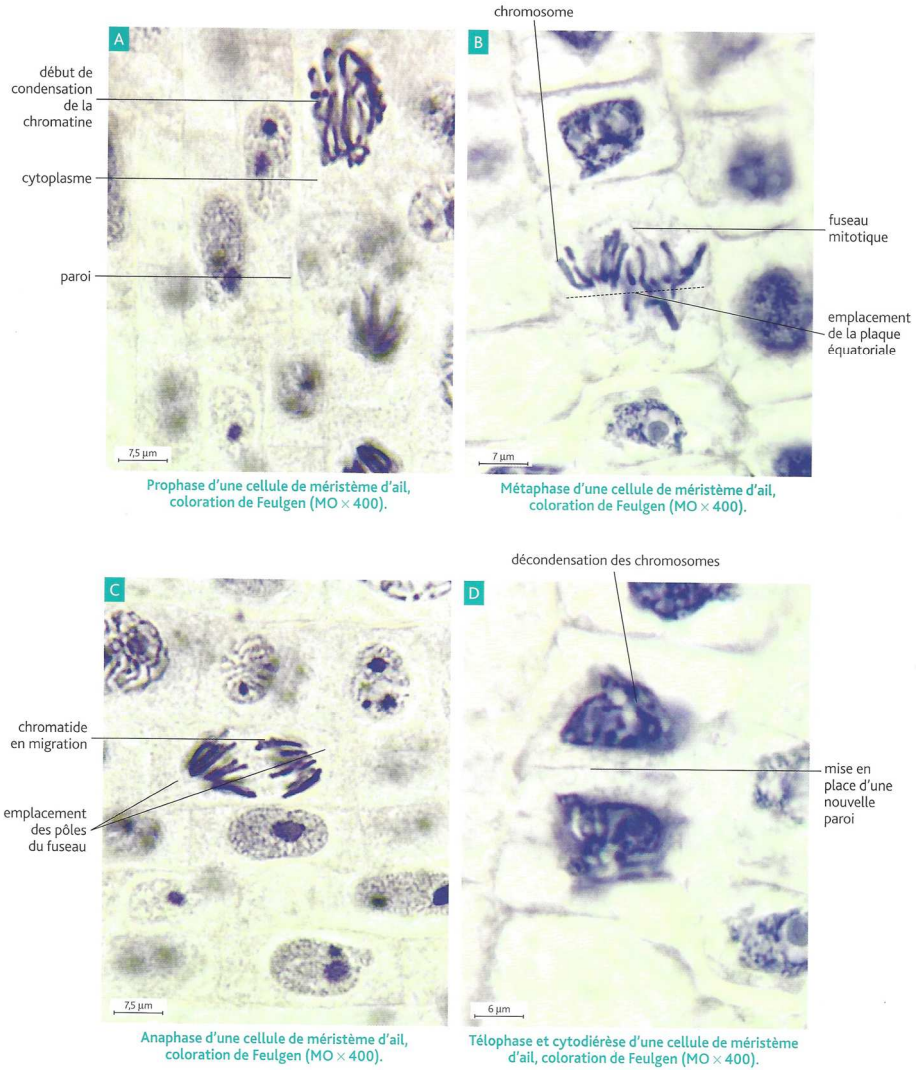


FIGURE 15. Mitose dans les cellules végétales. D'après BOUTIN *et al.* (2015).

d. Des tissus présentant des divisions anticlines et périclines

- Les **divisions cellulaires** qui se déroulent dans les méristèmes peuvent être classées en **deux catégories** en fonction du **plan de division** (figure 16). On distingue :
  - Les **divisions périclines** dont ***le plan de division est parallèle à la limite de l'organe***, ce qui ***augmente la longueur (ou le diamètre en cas de croissance en épaisseur – cf. plus loin) de la structure***.
  - Les **divisions anticlines** dont ***le plan de division est perpendiculaire à la limite de l'organe***, ce qui ***augmente la largeur (ou la circonférence en cas de croissance en épaisseur – cf. plus loin) de l'organe***.

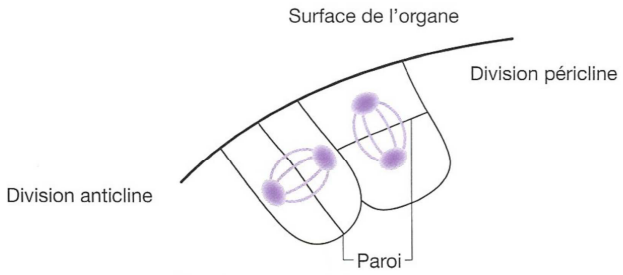


FIGURE 16. Divisions anticlines et périclines. D'après BREUIL (2007).

e. Des tissus autoentretenus permettant un développement indéfini

- Les méristèmes **s'auto-entretiennent** : les **cellules issues des divisions** donnent soit de **nouvelles cellules méristématiques** maintenant un **stock stable de cellules en division**, soit des **cellules qui s'allongent et/ou se différencient**. Cette ***capacité du méristème à générer de nouvelles cellules semble conservée a priori sans limite dans le temps***, ce qui est responsable du **développement indéfini** de la plante évoqué en introduction.

> *Notons que **certains méristèmes** peuvent parfois **disparaître** (ex. méristème détruit, méristème apical caulinaire transformé en méristème floral qui aboutira à une fleur, plante à croissance sympodiale…). Le **caractère « indéfini »** du développement est donc **relatif**.*
> *Néanmoins, bien souvent :*
> - un **bourgeon latéral** prendra le relai dans la tige (partie D) ;
> - on observera une **dédifférenciation de cellules** dans la **racine** qui produiront un nouveau méristème (partie D).

f. Des tissus histogènes mais pas toujours organogènes

α. La production de nouveaux tissus qui s'allongent et se différencient : le caractère histogène des méristèmes

- ***Les méristèmes primaires génèrent, dans les racines comme dans les tiges, des cellules qui ensuite s'allongent et se différencient en tissus spécialisés*** : c'est le **caractère histogène** des méristèmes.

β. La production, au niveau caulinaire, de nouveaux organes : le caractère organogène des méristèmes caulinaires

- Nous allons le voir plus loin (+ voir TP 2.5, partie sur les bourgeons et le MAC) que le fonctionnement du **méristème apical caulinaire**, enfermé dans un **bourgeon**, aboutit à la genèse de **nouveaux tissus** en même temps qu'***il génère de nouveaux bourgeons et des feuilles qui sont des organes*** : ce méristème est donc **organogène**.
- *On admet généralement que **le méristème apical racinaire n'est pas organogène** car **il ne produit pas de nouvel organe** : il produit **juste les tissus d'un organe déjà existant**, la **racine**. Quelques rares auteurs ne sont néanmoins pas d'accord avec cette idée, considérant que le MAR génère de la racine, donc un organe…*

g. Des tissus protégés

α. Une protection dans des bourgeons pour les méristèmes aériens

- Voir plus haut (A.3.a).

β. Une protection par une coiffe pour le méristème apical racinaire (MAR)

- Voir plus haut (A.2) et notamment l'encadré C où sont présentées la coiffe et ses caractéristiques structures et fonctionnelles.

2. Organisation et fonctionnement d'un méristème primaire : le méristème apical caulinaire

Pour visualiser d'autres **clichés microscopiques** et **d'autres schémas**, reportez-vous au TP 2.5.

a. Organisation et double zonation du méristème apical caulinaire (MAC)

- Les scientifiques ont proposé **deux zonations** du **méristème apical caulinaire** qui s'appuient sur des critères différents. Ces deux zonations **se superposent** et **se complètent** (figures 17-19).

α. La zonation ZC/ZP/ZM

- Cette première zonation est basée sur la ***fréquence des divisions*** et la ***forme des cellules***. On définit ainsi :
  - La **zone centrale (ZC)** ou **zone apicale axiale (ZA)** qui comprend des ***cellules cubiques relativement vacuolisées, à faible rapport nucléocytoplasmique et à faible activité mitotique***. En raison de sa faible activité mitotique, il arrive que cette zone soit présentée comme un « **centre quiescent** ».
  - La **zone périphérique (ZP)** ou **zone latérale (ZL)** qui constitue un ***anneau autour de la zone centrale*** (**anneau initial**) et comprend des ***cellules à fort rapport nucléocytoplasmique et qui se divisent activement***. Cette zone génère de l'**épiderme**, des **tissus de feuilles et de bourgeons** ainsi que du **procambium** responsable de la mise en place des **tissus conducteurs de l'entre-nœud précédent**. C'est une **zone à la fois histogène et organogène**, car elle met en place des **feuilles** et des **bourgeons**.
  - La **zone médullaire (ZM)** est composée de ***files de cellules plus grandes qui produisent les parties internes de la tige, notamment le parenchyme médullaire*** : c'est une **zone histogène**.

β. La zonation *corpus-tunica*

- Cette seconde zonation s'appuie un ***découpage en couches de cellules*** et l'***orientation des cloisonnements cellulaires***. On distingue :
  - La ***tunica*** ***en surface dont les cloisonnements sont essentiellement anticlines***. Chez *A. thaliana*, la *tunica* comprend **deux couches de cellules** : L1 en surface, L2 juste en dessous (L = *layer*). La L1 produit **de l'épiderme** (ou plus exactement au départ, du **protoderme** = ***tissu de revêtement peu différencié***) ; la L2 produit les **tissus des primordia foliaires** et des **bourgeons axillaires**.

    Les couches L1 et L2 comprennent chacune **une seule couche de cellules**.
  - Le ***corpus*** (noté L3) où ***les cloisonnements ont une orientation irrégulière***. Cette couche produit notamment le **procambium** à l'origine de la **mise en place des tissus conducteurs de l'entrenœud précédent**.

    La « couche » L3 comprend en réalité de **multiples couches de cellules** puisqu'elle englobe tout le reste du méristème.

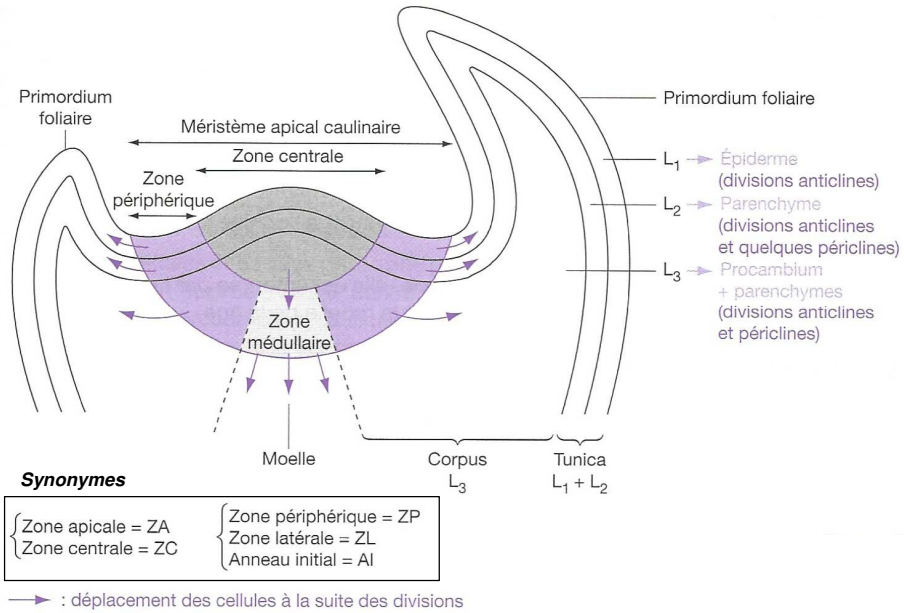


FIGURE 17. La double zonation du MAC. D'après BREUIL (2007).

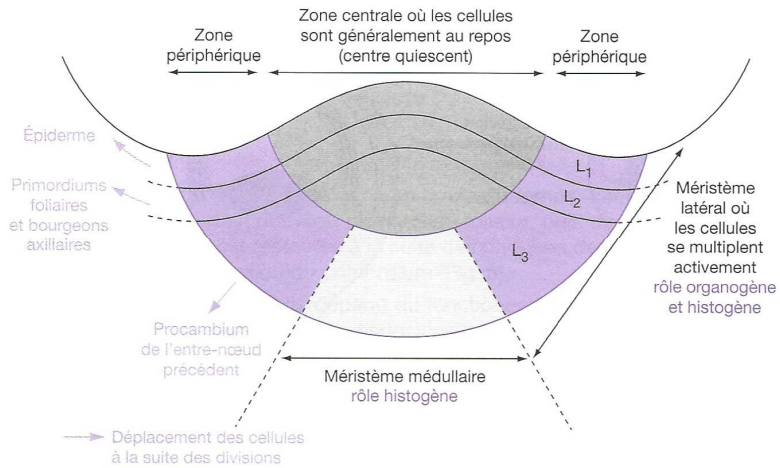


FIGURE 18. La double zonation du MAC : fonction et devenir des territoires méristématiques. D'après BREUIL (2007).

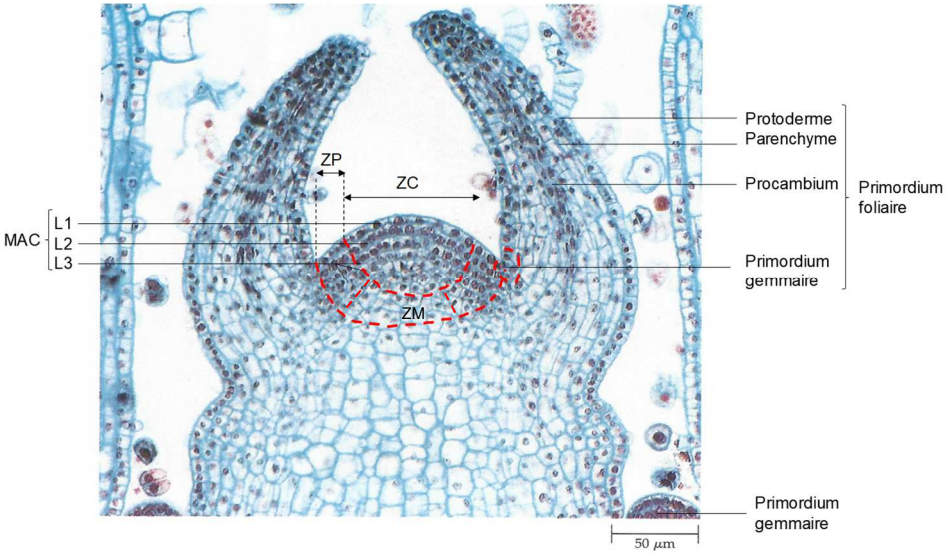


FIGURE 19. Le MAC de *Coleus* en CL (MO). D'après RAVEN *et al.* (2007b).

À vous de jouer !	Comment s'organise et fonctionne le méristème apical caulinaire ?	
Savoirs à construire	Organisation et fonctionnement du MAC	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à faire		
À l'aide des explications données en séance et de la figure 17-18 :		
▪ ***Proposez** un **schéma simple de l'organisation fonctionnelle du MAC**.*		
▪ ***Légendez** la figure 19.*		

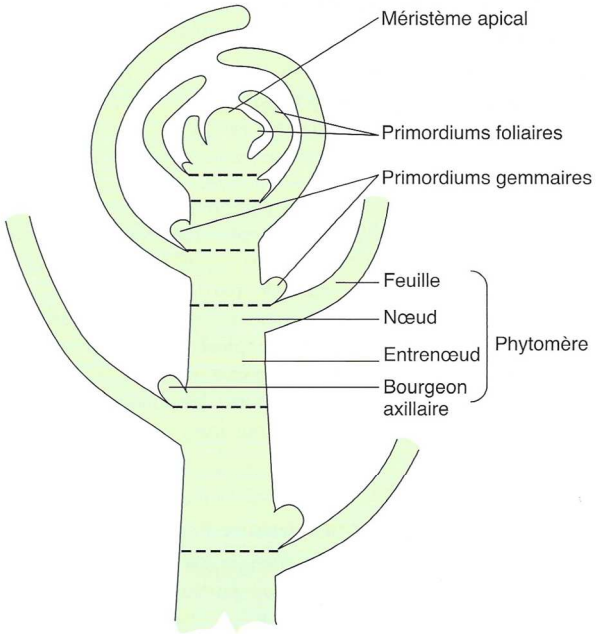
γ. Une activité mitotique qui perdure dans le procambium et le méristème fondamental

- En réalité, les **divisons cellulaires** ne sont **pas seulement localisées dans le méristème apical au sens strict** que nous venons de voir. On en trouve aussi dans le **procambium**, bien sûr, mais aussi dans le ***parenchyme des jeunes feuilles fraîchement mises en place*** ; les Anglo-Saxons parlent de **méristème fondamental** pour désigner les ***portions de parenchyme où subsiste une activité mitotique***.

b. Un méristème apical histogène et organogène qui assure la mise en place de nouveaux phytomères (= modules)

α. Le phytomère (= module), unité de base de l'organisation de la tige herbacée

- On appelle **phytomère** ou **module** (figure 20) une ***unité répétitive de l'organisation d'une tige constituée d'un entrenœud, d'un nœud, d'une feuille et de son bourgeon axillaire***.



Les phytomères *Le méristème apical d'une tige feuillée de dicotylée est protégé par les jeunes feuilles enroulées à son sommet (coupe longitudinale). L'activité du méristème, qui produit de façon répétée des primordiums de feuilles et de bourgeons, aboutit à une succession d'unités appelées phytomères. Chaque phytomère est composé d'un nœud avec la feuille qui y est insérée, de l'entrenœud situé sous la feuille et du bourgeon qui se trouve à la base de l'entrenœud. Les limites des phytomères sont marquées par des traits interrompus. Remarquez que les entrenœuds sont de plus en plus allongés quand on s'éloigne du méristème apical. L'élongation des entrenœuds est le principal facteur responsable de l'allongement de la tige.*

FIGURE 20. Les phytomères (= modules). D'après RAVEN *et al.* (2007b).
Le choix du découpage des phytomères sur cette figure peut surprendre un peu…

β. Modalités de mise en place d'un nouveau phytomère : une activité répétitive et indéfinie

- *Nous avons déjà justifié le caractère à la fois **histogène** et **organogène** du MAC.*
- Voir figure 21 qui localise les **deux processus**. Voir aussi la figure 22 qui reprend les événements de manière chronologique.

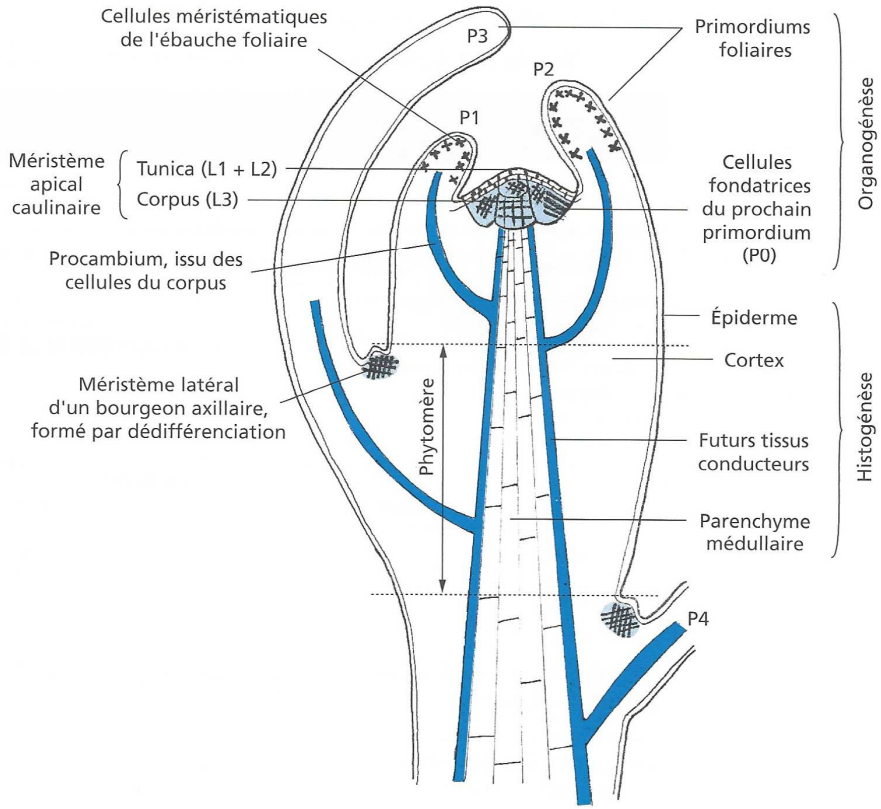


FIGURE 21. Fonctionnement du développement de l'axe caulinaire. D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Texte d'après http://www.afd-ld.org/~fdp_bio/index.php?rub=principaux-phylums-vegetaux&pg=les-angiospermes&spg=4-initiation-feuilles (consultation nov. 2015, modifié et complété)

« 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 :**

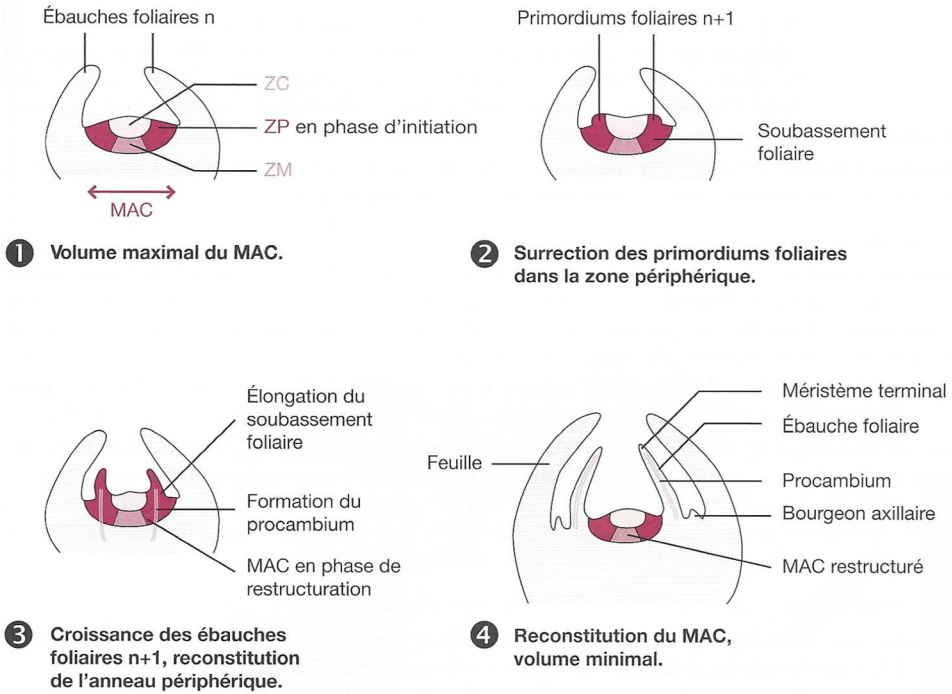
« (1) **Formation du sous-bassement foliaire** : à l'endroit où surgira un primordium foliaire, la **multiplication des cellules de la ZP s'accélère**. Les mitoses, principalement **anticlines au début**, forme le **sous-bassement foliaire élargissant le méristème qui atteint son aire maximale**.

« (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**. »



❶ **Volume maximal du MAC.**

❷ **Surrection des primordiums foliaires dans la zone périphérique.**

❸ **Croissance des ébauches foliaires n+1, reconstitution de l'anneau périphérique.**

❹ **Reconstitution du MAC, volume minimal.**

FIGURE 22. Étapes de mise en place d'ébauches foliaires. D'après DENŒUD *et al.* (2013).

γ. 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 dérivent le xylème I et le phloème I***. Ce procambium est ***à l'origine du cambium*** des espèces ligneuses.
- 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.

C. Les méristèmes secondaires, des zones de mérèse assurant la croissance en épaisseur des végétaux ligneux

Capacité exigible	✓ **Montrer** que le fonctionnement du cambium permet la production tridimensionnelle de tissus libéro-ligneux.

- Les ***méristèmes responsables de la croissance en diamètre des Angiospermes ligneuses ou en cours de lignification*** sont appelés **méristèmes secondaires** ; on peut aussi les appeler **assises génératrices** (ou cambiums = cambia au sens le plus large – *mais c'est à éviter car le mot* ***cambium*** *est surtout réserve dans les faits au* ***cambium libéro-ligneux***). Ce sont des zones de **mérèse lente**. Ils donnent naissance à des **tissus secondaires**.

1. Origine et mise en place des méristèmes secondaires

- Voir figures 23-24-24bis.

a. Mise en place du cambium libéroligneux (ou cambium au sens strict)

α. Au niveau de la tige : un héritage procambial et une dédifférenciation du parenchyme cortical

- Au sein des tiges, le **cambium** se met en place chez les 'dicotylédones' âgées (figures 23-24-24bis) :
  - À partir de **cellules procambiales** restantes **entre les jeunes faisceaux cribrovasculaires**.
  - Par **dédifférenciation** de **cellules du parenchyme cortical interfasciculaire**.
- Initialement, le **pachyte** (***ensemble des tissus conducteurs issus du fonctionnement cambial et du cambium lui-même***) est **discontinu** puis il devient peu à peu **continu**.

β. Au niveau de la racine : une dédifférenciation du péricycle et du parenchyme médullaire

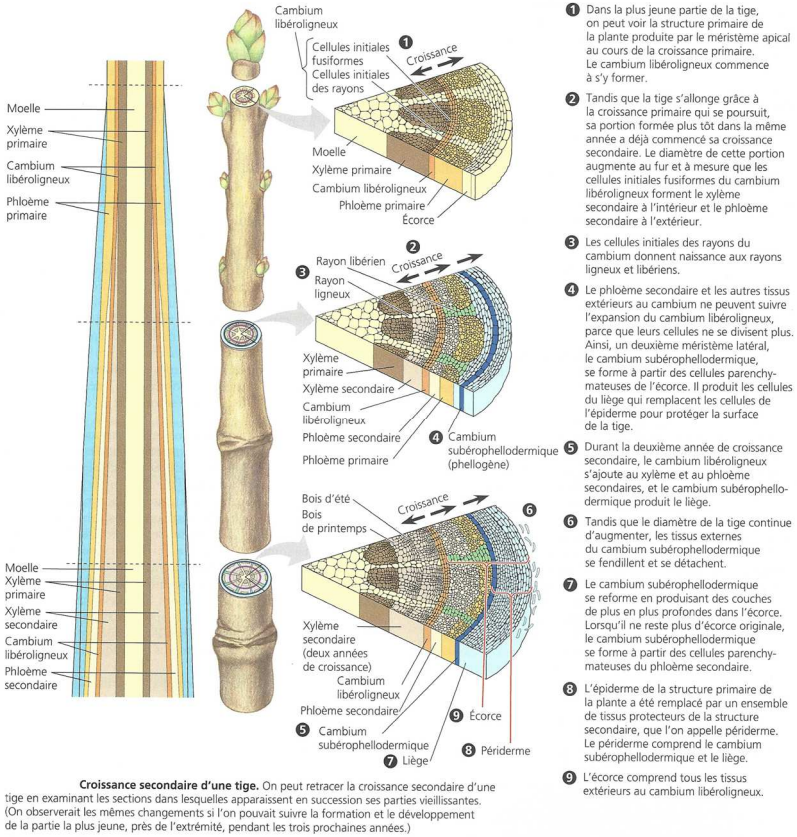
- Au niveau racinaire, le **cambium** est issu d'une ***dédifférenciation*** des cellules du **péricycle** et du **parenchyme médullaire** (figures 24-24bis). Cette mise en place est **immédiatement continue** et ne peut intervenir qu'**au-dessus de l'assise pilifère**.

b. Mise en place de l'assise subéro-phellodermique (ou phellogène) : dédifférenciation de tissus variés

- Quel que soit l'organe considéré, le **phellogène** se met en place plus tardivement que le cambium.
- Il se forme généralement (surtout dans les **tiges**) par **dédifférenciation** de **parenchyme cortical** puis de **cellules compagnes phloémiennes** (figures 23-24-24bis).
- Dans les **racines**, c'est souvent le **péricycle** qui se **dédifférencie en phellogène**. La **mise en place du liège** aboutit alors à l'**exfoliation du parenchyme cortical** et des **tissus primaires de revêtement** (figure 24bis).

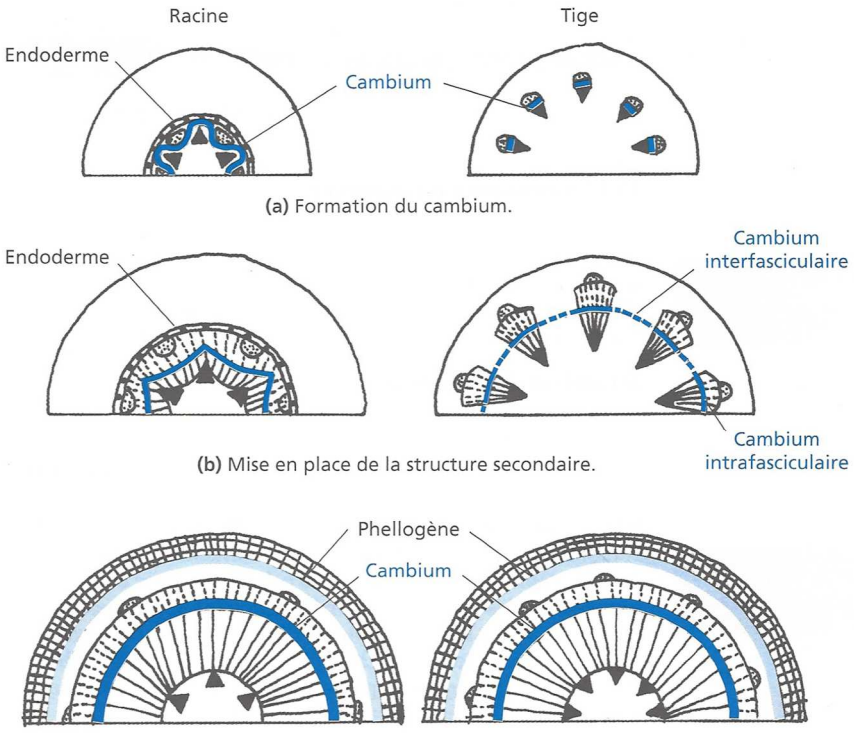
Attention, ne pas confondre :

- L'**assise subérophellodermique** (évitez l'anglicisme ~~« cambium » subérophellodermique~~) aussi appelée le **phellogène**, ***méristème secondaire mettant en place le liège (et le phelloderme)***.
- L'**assise subéreuse**, ***tissu primaire de revêtement (unistratifié) qui se met en place dans la zone subéreuse de la racine primaire d'Eudicotylédone***.



Croissance secondaire d'une tige. On peut retracer la croissance secondaire d'une tige en examinant les sections dans lesquelles apparaissent en succession ses parties vieillissantes. (On observerait les mêmes changements si l'on pouvait suivre la formation et le développement de la partie la plus jeune, près de l'extrémité, pendant les trois prochaines années.)

FIGURE 23. Croissance secondaire d'une tige. D'après RAVEN et al. (2007b)



Étapes de la croissance en diamètre d'une racine et d'une tige.

Trois étapes de la croissance en diamètre d'une racine (à gauche) et d'une tige (à droite) de Dicotylédone sont ici schématisées sur des coupes transversales. Les figurés utilisés sont ceux définis au TP 13, § 13.1.

(a) Dans la racine, le cambium (en bleu foncé) apparu par dédifférenciation à la face interne du phloème primaire, a contourné le xylème primaire vers l'extérieur ; dans la tige, des cellules situées entre le xylème et le phloème primaires ont formé le cambium intrafasciculaire.

(b) Dans la tige, seul le cambium intrafasciculaire (en trait continu) a produit des tissus conducteurs secondaires ; des divisions du parenchyme cortical voisin du cambium intrafasciculaire ont formé le cambium interfasciculaire.

(c) Le phellogène (en bleu clair) a fonctionné produisant du liège sur sa face externe ; le fonctionnement du cambium a formé un manchon continu de tissus conducteurs. Seule la disposition du xylème et du phloème primaires permet de distinguer tige et racine en structure secondaire. La figure TP13.9a montre une coupe de racine de Vigne correspondant à ce stade ; sur la coupe de la tige de la figure TP 13.9b, la production des tissus secondaires est intermédiaire entre les stades schématisés ici en b et en c.

FIGURE 24. Mise en place et fonctionnement des assises secondaires.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

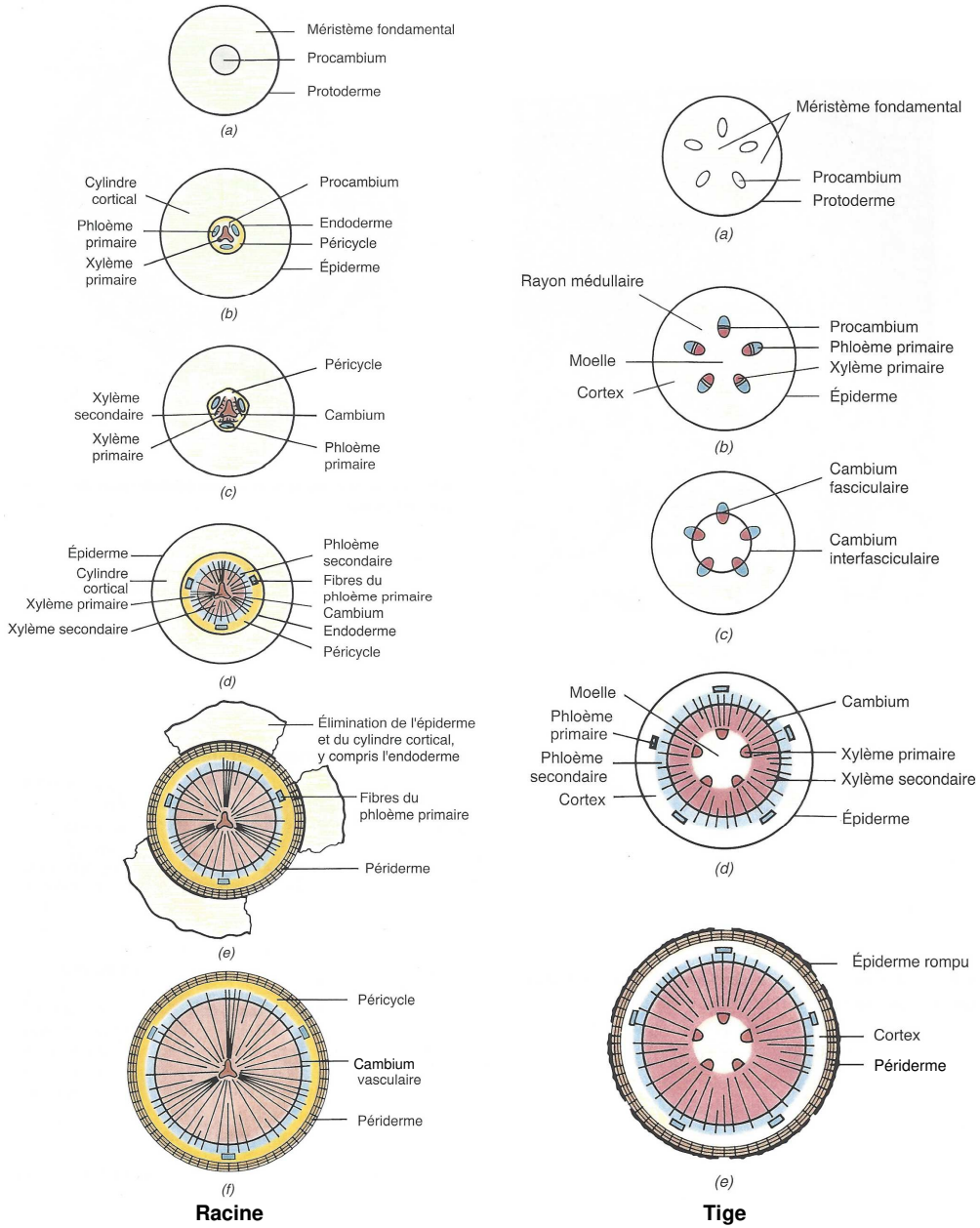


FIGURE 24bis. Vue d'ensemble du DPE d'une Angiospermes ligneuse en CT.
D'après RAVEN *et al.* (2007b)

À vous de jouer !	Comment se mettent en place les méristèmes secondaires ?	
Savoirs à construire	Mise en place des méristèmes II : exemple de la tige	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à faire		
▪ ***Proposez*** *une simplification de la figure 24.*		

2. Des cellules initiales de section transversale parallélépipédique et aux divisons lentes : exemple du cambium

a. Des cellules allongées et vacuolisées

- La **cytologie** des **cellules cambiales (= initiales cambiales)** a été vue dans le complément BIO4 : rappelons que ces cellules possèdent une **volumineuse vacuole centrale** et **unique** (figure 25).

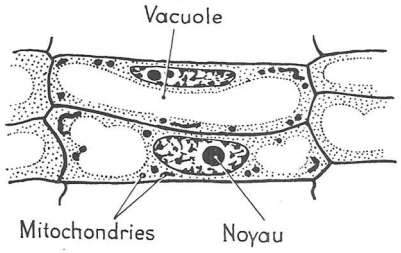


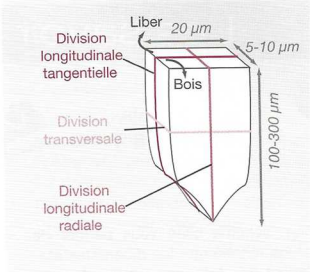
FIGURE 25. Cytologie des cellules cambiales. D'après CAMEFORT (1977)

b. Des divisons lentes, dans toutes les directions, quoique majoritairement périclines dues aux initiales fusiformes

- Les **divisions des initiales** des assises sont assez **lentes** (voir pour s'en convaincre la **taille d'un cerne** dans un **tronc** correspondant à **une année de fonctionnement xylémien**).
- Les **divisions subies** par les cellules permettent une **croissance tridimensionnelle** de la **structure ligneuse** (figures 26-27) :
  - **90 %** des divisions sont **périclines**, assurant la **croissance en épaisseur** et mettant en place surtout les **tissus conducteurs II** : elles sont le fait d'**initiales fusiformes**.
  - 7 % des divisons sont **anticlines radiales** caractérisant les **initiales radiales** (figures 26-27) plutôt à l'origine des **parenchymes ligneux** ou **libériens**. Elles augmentent la **circonférence** de l'organe.
  - Il existe enfin quelques **divisions anticlines transversales** qui permettent la **croissance en longueur** (3 %) de la tige ou de la racine ligneuse.

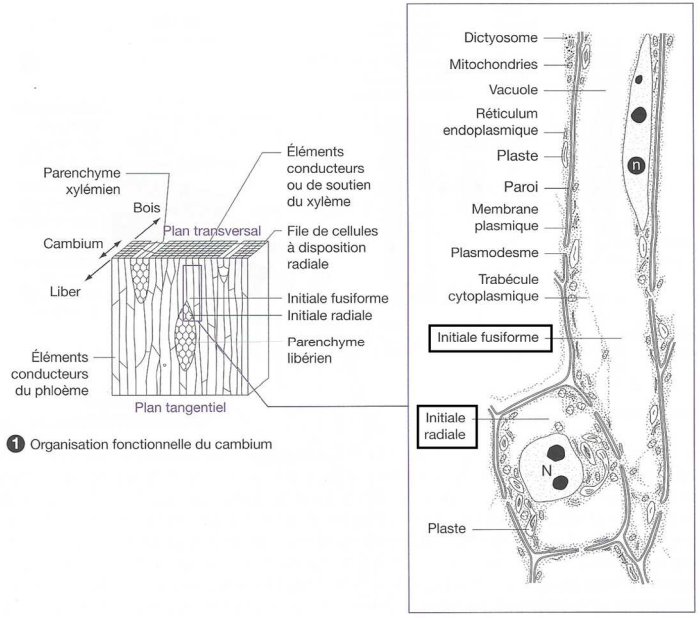
> Notez que ces **divisions** assurent également le **renouvellement du stock de cellules cambiales**. Comme les méristèmes primaires, les **méristèmes secondaires** constituent des **tissus auto-entretenus**.

- **Elles se divisent lentement** selon trois modes de cloisonnement (Fig.) : divisions *longitudinales tangentielles* périclines (90 % des divisions, croissance en épaisseur), divisions *longitudinales radiales* anticlines (7 %, croissance en circonférence) et divisions *transversales* (3 %, croissance en longueur).



Cytodiérèse des cellules cambiales (initiale fusiforme).

FIGURE 26. Cloisonnement tridimensionnel des initiales cambiales. D'après GODINOT *et al.* (2010)



Cambium vasculaire
1. Organisation fonctionnelle du cambium. 2. Ultrastructure des cellules cambiales.

FIGURE 27. Initiales fusiformes et initiales radiales. D'après BREUIL (2007)

3. Des assises histogènes qui mettent en place des tissus secondaires de manière asymétrique

- Les tissus secondaires sont mis en place par les assises de manière **asymétrique** (un côté est plus large que l'autre). Les **cellules de tissus secondaires** se reconnaissent à leur **alignement**.

a. Mise en place de xylème II (= bois) et de phloème II (= liber) par le cambium libéroligneux

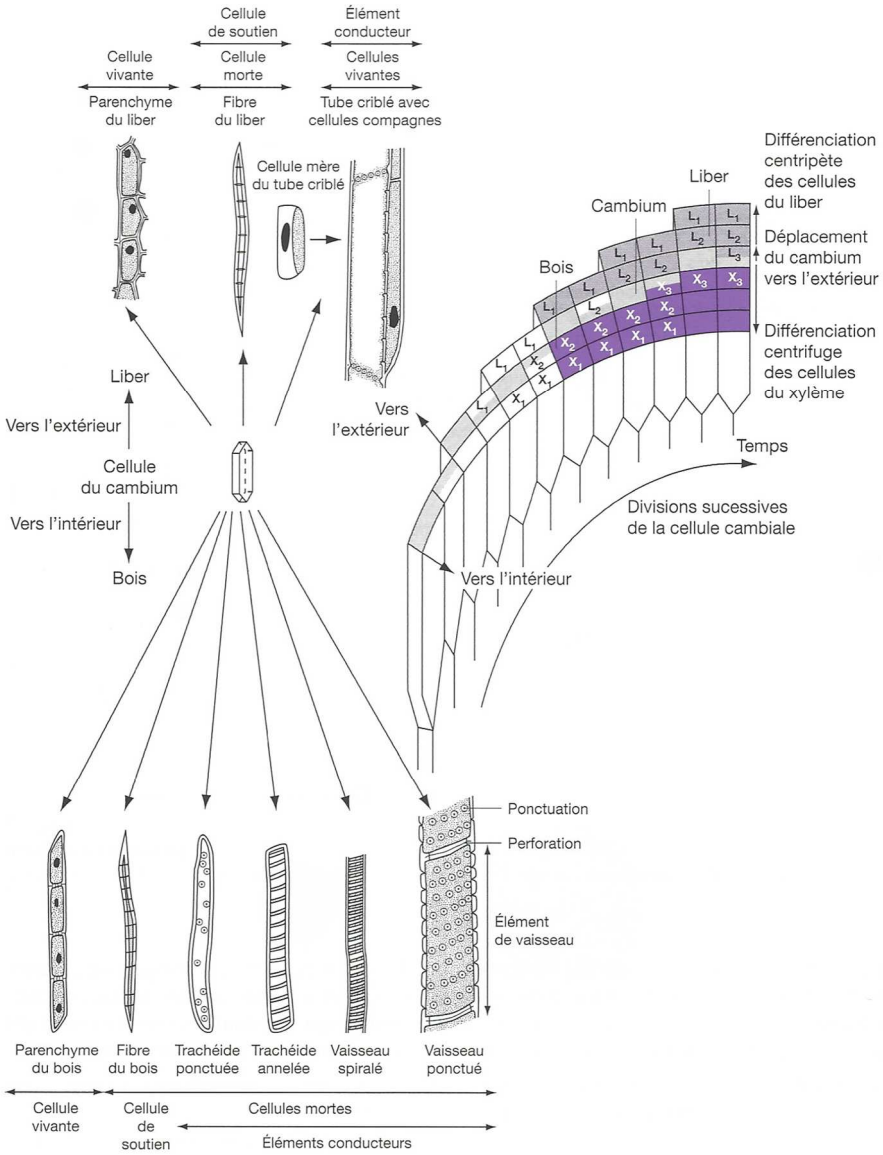
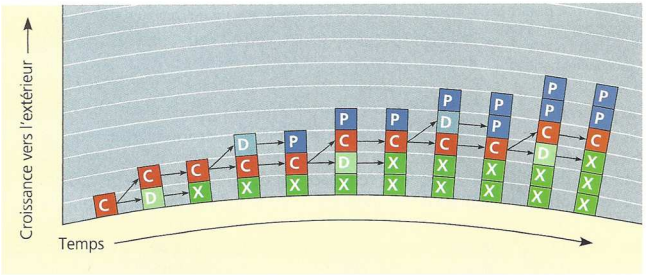


FIGURE 28. Fonctionnement du cambium. D'après BREUIL (2007)



Production du xylème et du phloème secondaires par le cambium libéroligneux. Ce diagramme montre les bandes radiales de cellules qui se forment à partir de l'activité méristématique d'une seule cellule du cambium libéroligneux. La cellule du cambium (C) produit, à l'intérieur, le xylème secondaire (X) et, à l'extérieur, le phloème secondaire (P). À chaque division d'une cellule initiale fusiforme, l'une des cellules filles conserve le potentiel initial de la cellule mère, tandis que l'autre, la cellule dérivée (D), se différencie pour devenir soit une cellule du xylème, soit une cellule du phloème. Au fur et à mesure que les couches de xylème s'accumulent, la circonférence du cambium libéroligneux augmente puisqu'il s'éloigne graduellement de l'axe central de la plante.

FIGURE 29. Fonctionnement du cambium : une vision simplifiée. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

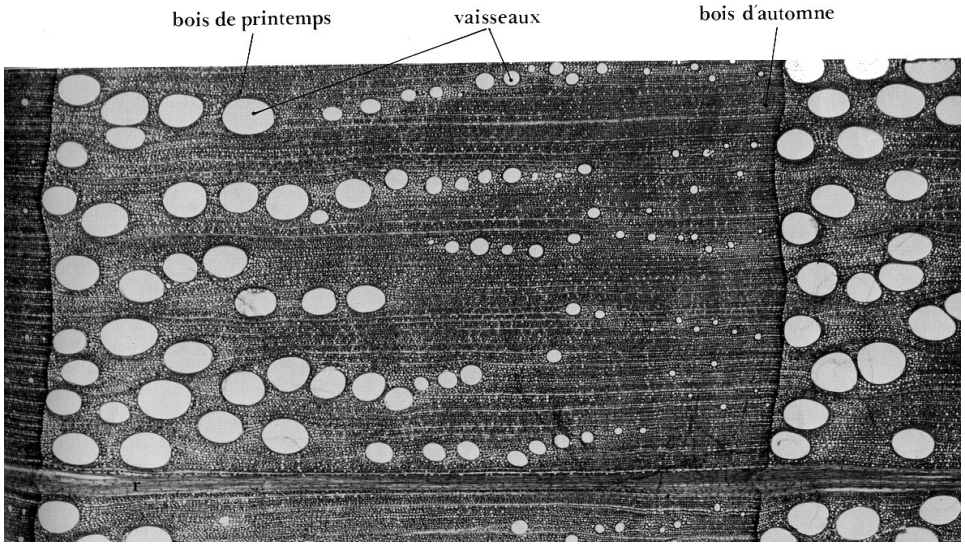


FIGURE 30. Gros plan sur un cerne. (r = rayon ligneux). D'après ROLAND *et al.* (2008)

- Le **cambium** met en place du **xylème II** (ce qui inclut tous ses types cellulaires) **côté interne** et du **phloème II** (ce qui inclut également ses divers types cellulaires) **côté externe**.

b. Mise en place de liège (= suber) et de phelloderme par le phellogène

- La figure 24 montre, au sein d'une **tige**, la **formation de l'assise subéro-phellodermique** et les tissus qui en dérivent : **phelloderme** (***très fin, parfois absent***) et **liège = suber** (***plus épais, dont les cellules sont jointives mais se désolidarisent au niveau des lenticelles***) (figure 31).

NB Phelloderme + phellogène + liège = périderme

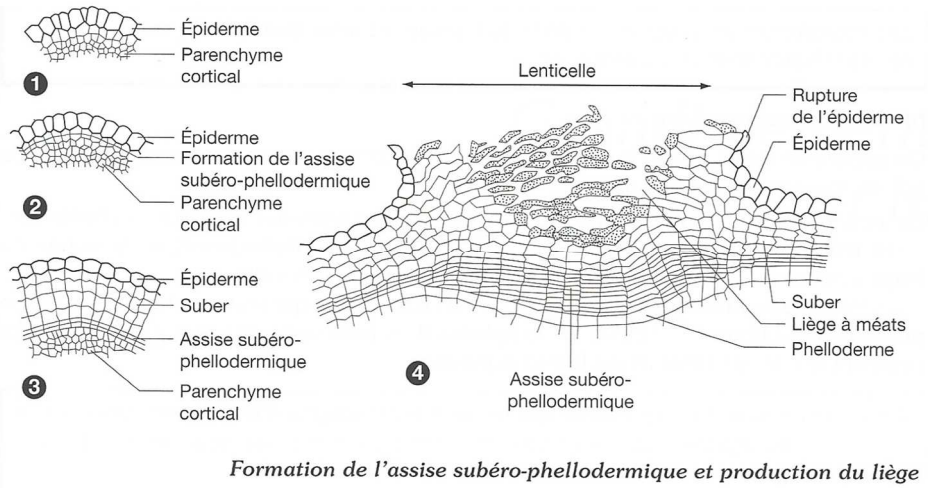


FIGURE 31. Le phellogène et les tissus qui en dérivent. D'après BREUIL (2007)

4. Des assises caractérisées par un fonctionnement saisonnier

a. Cas du cambium

- Le cambium présente un **fonctionnement saisonnier** : il fonctionne du **printemps** à **l'automne** puis est en **quiescence pendant l'hiver**.
- Ce fonctionnement est **particulièrement visible au niveau du xylème II** : on assiste à la mise en place de ***gros vaisseaux au printemps*** (**bois initial**) alors que l'**automne** se caractérise par une ***diminution du transport de sève et de plus petits vaisseaux*** (**bois final**) (figure 30). Chaque cerne correspond au **fonctionnement annuel du cambium** (voir complément BIO4 + TP 2.5).

b. Cas du phellogène

- Le **fonctionnement du phellogène** est **assez variable** d'une espèce à l'autre.

  *Dans certains **rares cas** (Hêtre), le phellogène fonctionne **toute la vie** du végétal. Dans la **plupart des cas** cependant, la première assise de phellogène ne fonctionne que **quelques années** puis est remplacée par **d'autres phellogènes**. Ceux-ci apparaissent circulairement ou en **"verre de montre"** (cf. coupe de Vigne en TP). Les **phellogènes anciens** peuvent rester sur l'arbre (Chêne) ou bien **tomber au fur et à mesure du renouvellement** (Platane, Cerisier), on parle alors de **rhytidome** (**les couches de liège et les tissus au-dessus craquellent et se détachent par plaque ou ruban**).*

Bilan (adapté du programme)	✓ L'activité des **méristèmes secondaires** met en place les **tissus secondaires**.

À vous de jouer !	Quelles sont les différences entre les deux types de méristèmes ?	
Savoirs à construire	Comparaison des méristèmes I et des méristèmes II (différences)	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Tableau comparatif	
Travail à faire		
▪ ***Complétez** le tableau suivant.*		

TABLEAU I. Comparaison des méristèmes primaires et secondaires.

Caractéristiques	Méristèmes primaires	Méristèmes secondaires
Diversité et localisation	- **Apex** des organes : **MAR** (protégé par une coiffe), **MAC** (dans un **bourgeon terminal**) - **Aisselle** des feuilles : **méristèmes latéraux** (notamment dans **bourgeons axillaires**) - Dans le **méristème fondamental** : **procambium**	*Disposition **circulaire**, entre les **tissus secondaires mis en place** (et au départ entre les **tissus primaires**)* - **Cambium libéro-ligneux** - **Phellogène**
Type de croissance	Croissance en **longueur** (très léger épaississement toutefois)	Croissance en **épaisseur** (un peu d'allongement toutefois)
Type de développement	**Histogène** **Organogène** (MAC) *NB Fonctionnement **indéfini***	**Histogène** *NB Fonctionnement **indéfini** mais **intermittent** (cambium : **saisonnier**)*
Type de cloisonnements	**Anticlines** (*plutôt en surface*) et **périclines** (*plutôt en profondeur*)	Surtout **périclines** *+ un peu d'**anticlines** radiales et transverses*
Origine	Tissus hérités de l'**embryon** *NB Possibilité de néoformation par dédifférenciation (méristèmes latéraux racinaires, méristèmes adventifs)*	- **Cambium** : **procambium** + **néoformation** par parenchymes - **Phellogène** : **néoformé** (parenchymes et autres tissus)
Tissus mis en place	Tous les **tissus primaires**	- Les **tissus conducteurs**, notamment **secondaires** (cambium) - Les tissus du **périderme** (phellogène)

TABLEAU II. Comparaison des cellules méristématiques primaires et secondaires.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

	Méristèmes primaires	Cambium
Localisation	Apex racinaire et caulinaire	Parties âgées des racines et des tiges
Forme	Section polygonale	Allongée pour les initiales fusiformes
Taille	20 à 30 µm	100 µm pour les initiales fusiformes ; 15 à 50 µm pour les initiales radiales
Rapport nucléoplasmique	≥ 1	< 1
Vacuome	Réduit à quelques vésicules	Une ou deux grandes vacuoles
Paroi	Mince, pecto-cellulosique	Mince, pecto-cellulosique
Plastes	Proplastes	Proplastes
Réserves	Absentes	Quelques lipides

D. L'architecture et le port de la plante, des caractéristiques en partie contrôlées par le fonctionnement des méristèmes

Capacités exigibles	✓ **Mettre en relation** phyllotaxie et captation d'énergie ✓ **Comparer** le port d'un arbre et d'un buisson et **caractériser** les processus impliqués

1. L'architecture des végétaux

a. La notion de port végétal : l'organisation générale d'une plante

- On appelle **port** d'un organisme végétal ***son organisation générale, en référence à sa constitution et aux liens topologiques qu'entretiennent entre eux ses constituants***. On peut le superposer à l'idée d'**architecture végétale**.
- Il est mis en place par les processus de **développement**, et est à la fois dû au **fonctionnement constitutif de la plante** et à **l'interaction avec le milieu** (voir III).

b. Quelques grands types de ports : herbe, arbre, buisson, liane…

- Classiquement, on distingue plusieurs **grands types de ports** :
  - **Port herbacé (herbe)** : ***absence de tissus secondaires ou alors en faible quantité***.
  - **Plantes ligneuses** : ***présence de tissus secondaires avec un cambium fonctionnant sur plusieurs années***.
    - **Port arborescent (arbre)** : ***plante ligneuse possédant une tige principale importante (tronc) et se ramifiant en hauteur***.
    - **Port buissonnant (buisson)** : ***plante ligneuse se ramifiant dès sa base, près du sol, et généralement de taille plus modérée qu'un arbre âgé***.
    - **Port arbustif (arbuste)** : ***port intermédiaire entre les deux précédents***.
  - **Port lianescent (liane)** : ***plante grimpante (herbacée ou ligneuse) utilisant un support (souvent un autre végétal) dans sa croissance en hauteur***.

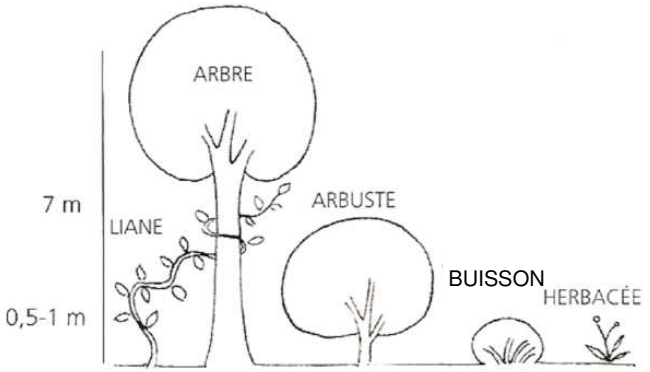


FIGURE 31bis. Principaux types de ports. D'après MEYER *et al.* (2008), modifié

c. La phyllotaxie : la disposition des feuilles sur la tige (ou le rameau feuillé)

- On appelle **phyllotaxie** la ***disposition relative des feuilles sur une tige ou, si l'on est dans une plante ligneuse, sur un rameau feuillé***.
- Exemples (figure 31) :
  - **Disposition alterne** : ***feuilles disposées alternativement d'un côté ou de l'autre de la plante à chaque nœud***.
  - **Disposition opposée** : ***feuilles groupées par deux au niveau d'un nœud et se faisant face***.

Disposition opposée-décussée : ***disposition opposée, avec en plus une alternance à 90 ° à chaque nœud de l'axe formé avec les deux feuilles***.

  - **Disposition verticillée** : ***feuilles au nombre de plus de 2 (3, 4, 5…) situées au niveau d'un même nœud***.

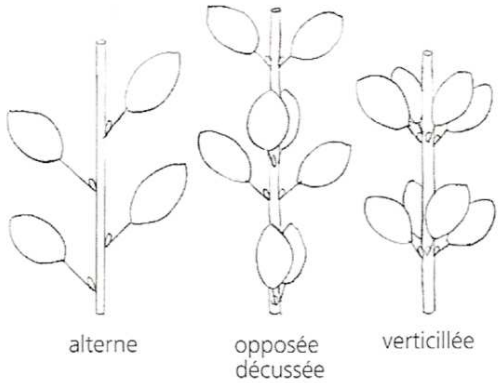


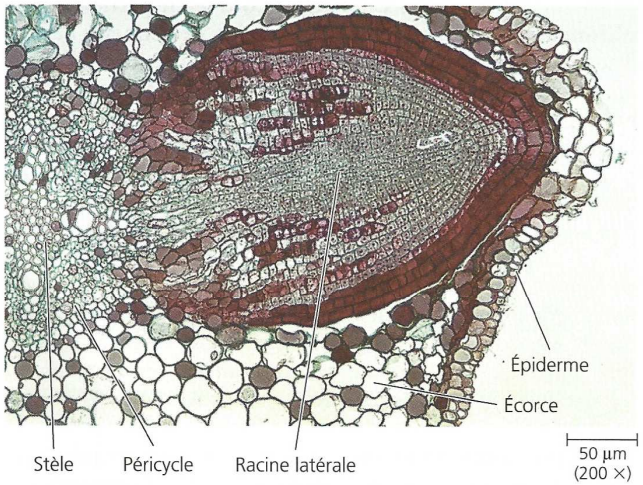
FIGURE 31ter. Principaux types de ports. D'après MEYER *et al.* (2008), modifié

2. Une mise en place de ramifications due à des méristèmes latéraux qui assurent l'extension des surfaces d'échanges de la plante

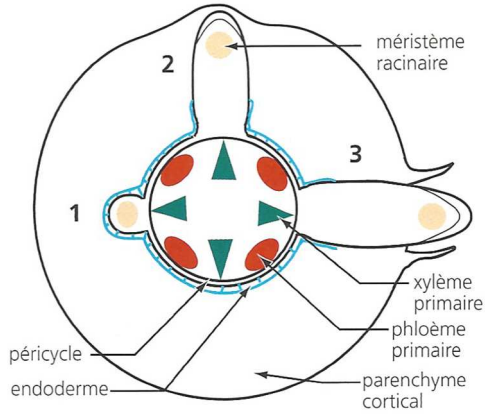
- Une **ramification** est une ***division d'un axe végétal en éléments secondaires***, c'est-à-dire une **tige** en **branches** et/ou **rameaux**, et une **racine** en **racines latérales**.

a. La ramification des racines, un processus augmentant la surface d'absorption racinaire dû à des méristèmes latéraux néoformés

- La **formation de racines secondaires** (figure 32) n'est **pas mise en place par le MAR** qui n'est pas organogène.
- Elle se fait grâce à la **dédifférenciation** (= ***retour à l'état méristématique de cellules modérément différenciées***) de **cellules du péricycle** situées e**n face d'un pôle de xylème primaire**. La portion de péricycle concernée retourne ainsi à l'**état méristématique** et forme un **primordium racinaire** qui s'organise en **apex** et **coiffe**. Ceux-ci croissent **à l'intérieur de la racine**, traversent l'écorce et finissent par la **transpercer**. Il y a donc ici un **caractère organogène** puisque qu'***un nouvel organe (une nouvelle racine) est formé***.
- Le **méristème apical latéral** fonctionne ensuite **comme le MAC**.
- La **ramification du système racinaire** permet d'**augmenter** le **volume de sol exploré** et la **surface d'échanges** avec le sol.



Formation des racines latérales. Cette coupe transversale d'une racine de Saule (*Salix sp.*) montre la formation d'une racine latérale à partir du péricycle, couche périphérique de la stèle (MP).



ramification endogène d'une racine
1. dédifférenciation du péricycle à l'origine d'un primordium racinaire. **2-3.** allongement et émergence de la racine latérale.

FIGURE 32. Ramification de la racine. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et MEYER *et al.* (2008)

b. La ramification des tiges, un processus augmentant la surface de captation lumineuse et contrôlant le port du végétal, en lien avec le développement de méristèmes axillaires

α. Modalités de ramification de la tige

i. Croissance monopodiale vs. sympodiale (dichasiale / monochasiale)

- Nous avons traité en TP (TP 2.5.) la **croissance sympodiale** / **monopdiale** : la figure 33 ainsi que l'encadré B rappelle des éléments à ce sujet.
- La **ramification d'une tige** intervient grâce au **développement des bourgeons axillaires** qui mettent en place de ***nouveaux axes feuillés*** qu'on appelle **rameaux**.
- La mise en place de ces rameaux dépend de **nombreux facteurs** (génétiques, environnementaux ou encore contingents comme la disparition d'un MAR ou l'âge de la plante…). Elle suppose la **levée de la dominance apicale**.

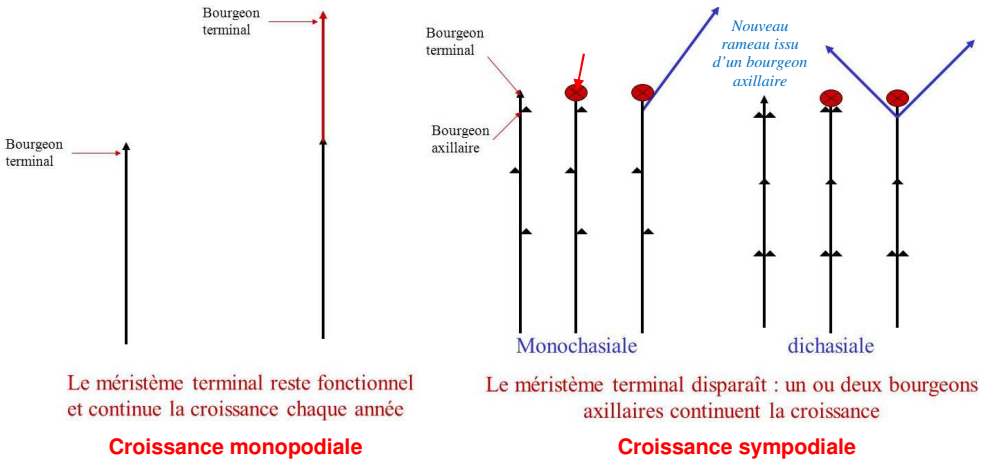


FIGURE 33. Croissances monopodiale vs. sympodiale d'un rameau.
http://slideplayer.fr/slide/3219764/ (consultation août 2017)

ii. Notion de dominance apicale : un phénomène responsable d'une croissance monopodiale chez beaucoup de plantes herbacées (non ramifiées)

- Classiquement, dans une **plante herbacée**, seul le **bourgeon terminal fonctionne** ; ***il produit de l'auxine qui inhibe le développement des bourgeons axillaires où se trouvent les méristèmes caulinaires latéraux*** : c'est la **dominance apicale**.

Encadré E Reconnaître les rameaux ligneux à croissance monopodiale vs. sympodiale (monochasiale ou dichasiale)

Textes et figures adaptés de B. DUTRIEUX (ATS Bio, LEGTA Frédéric Bazille-Agropolis, Montpellier 34) – Avec tous mes remerciements

On distingue **3 modes de croissance** :
° **Tiges à croissance monopodiale** (ex : le Hêtre et le Chêne) [figures a + b + e]. ***À la fin de l'hiver, le bourgeon terminal reprend son activité***. Les **unités de végétation successives** ont toutes été ***produites par le même bourgeon terminal***.

NB La plupart des **tiges herbacées** ont une **croissance monopodiale**.

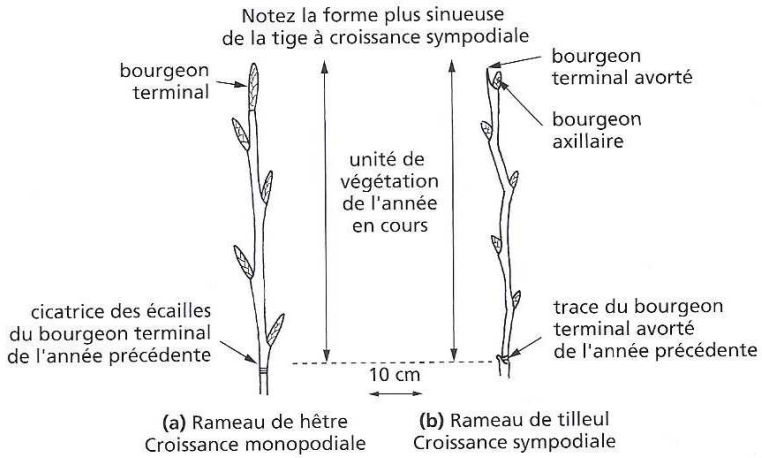


FIGURE a. Croissance monopodiale vs. sympodiale monochasiale.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

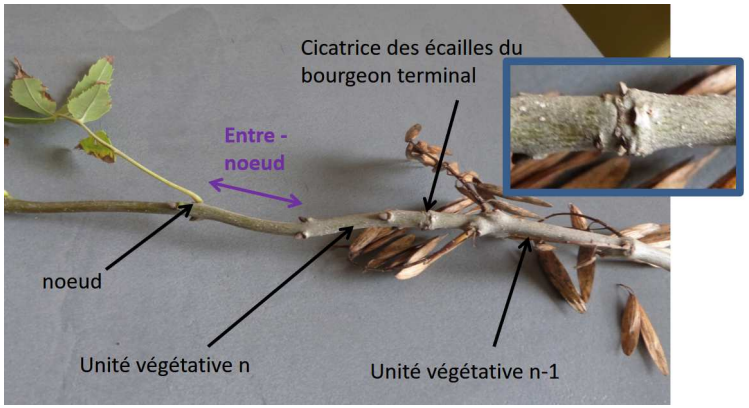


FIGURE b. Croissance monopodiale : exemple du Frêne.
Cliché B. DUTRIEUX (Montpellier 34).

° **Tiges à** **croissance sympodiale monochasiale** (ex : Tilleul, Châtaignier, Charme) [figures a + c + f]. ***Le bourgeon terminal meurt après avoir fonctionné une saison***. Il est ***remplacé par le bourgeon axillaire situé juste en-dessous***. Celui-ci se redresse et se retrouve ainsi dans le prolongement de la tige. Il construit l'année suivante un ***nouveau rameau dans le prolongement de celui de l'année précédente***, puis il **avortera** à son tour.... Les unités de végétation successives ont donc été ***produites par des bourgeons différents***.

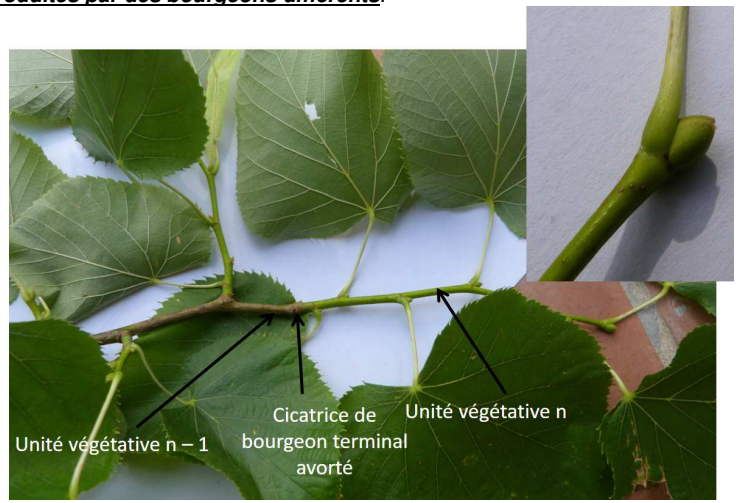
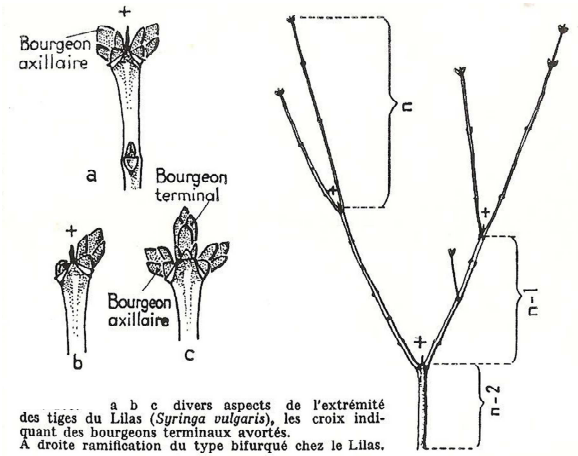


FIGURE c. Croissance sympodiale monochasiale : exemple du Tilleul.
Cliché B. DUTRIEUX (ATS Bio, LEGTA de l'Hérault, Montpellier 34).

° **Tiges à** **croissance sympodiale dichasiale** (ex. Lila) [figure d + e]. Dans certains cas, ***les 2 bourgeons axillaires se développent symétriquement***. L'appareil végétatif est alors constitué d'un ***assemblage de fourches***.



a b c divers aspects de l'extrémité des tiges du Lilas (*Syringa vulgaris*), les croix indiquant des bourgeons terminaux avortés.
A droite ramification du type bifurqué chez le Lilas.

Cliché B. DUTRIEUX

FIGURE d. Croissance sympodiale dichasiale (ex. Lila). D'après CAMEFORT (1977).

Quelques illustrations complémentaires

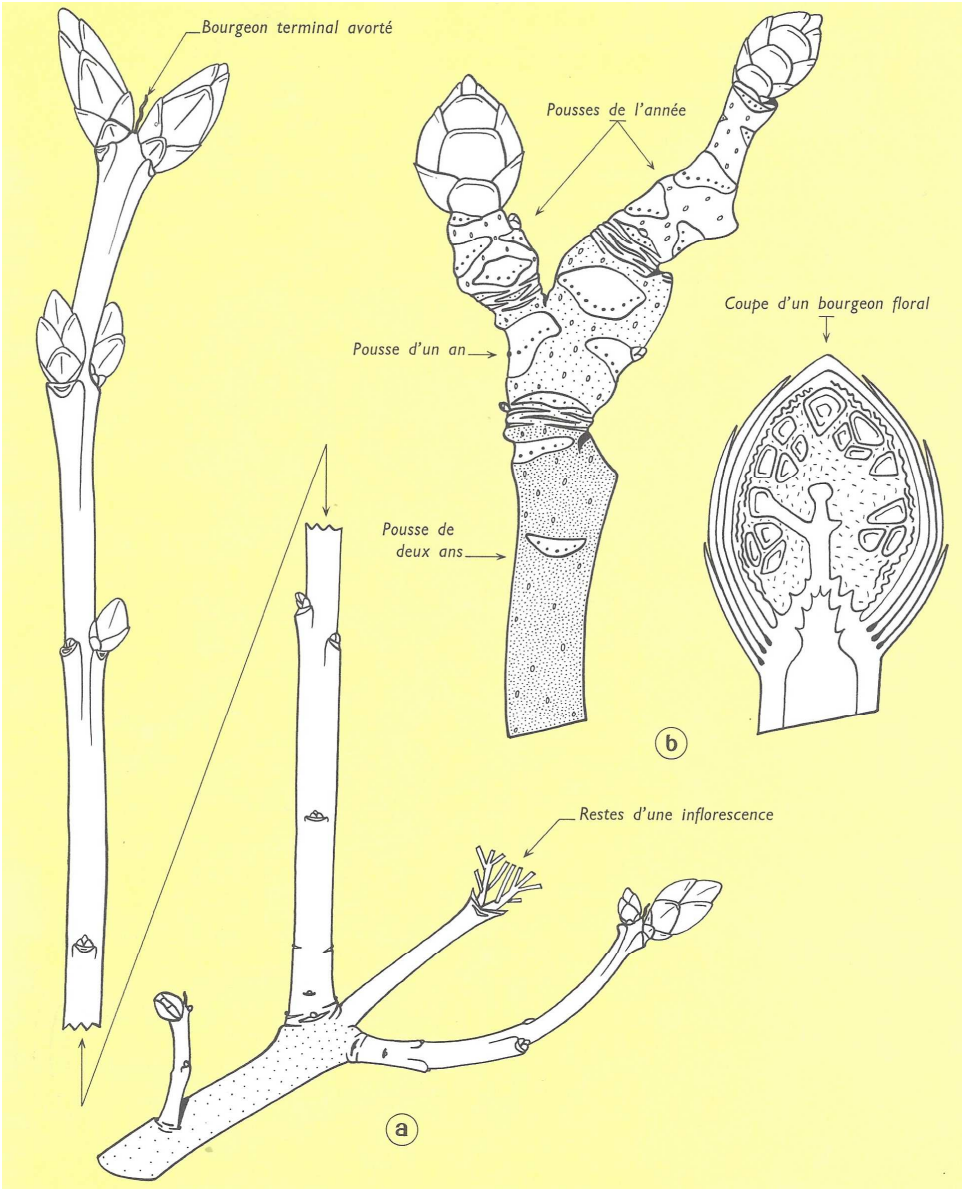


FIGURE e. Rameau de Lila (a) et Maronnier (b). D'après VINCENT (1964).

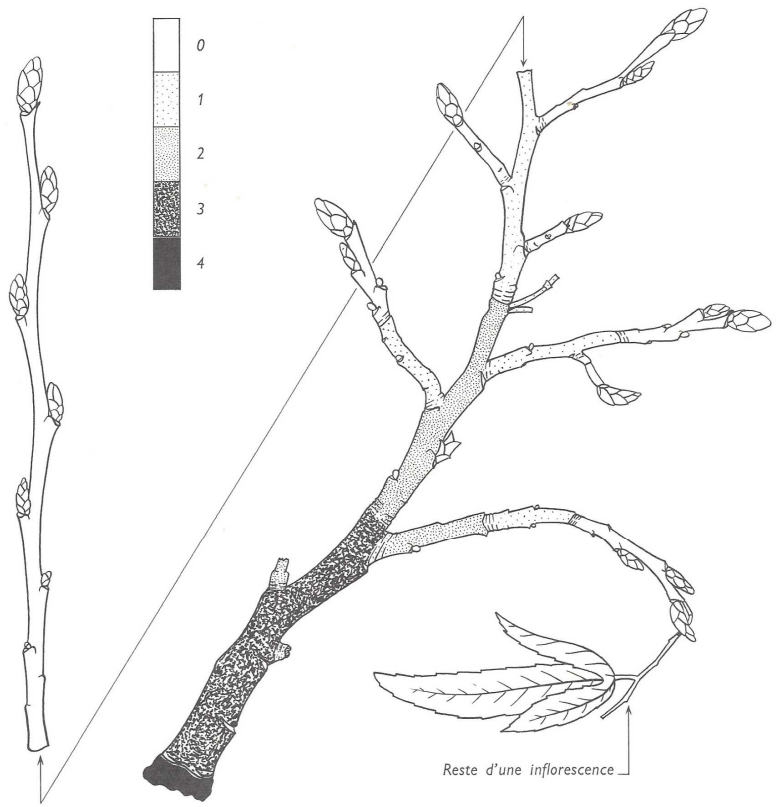


FIGURE f. Rameau de Charme. D'après VINCENT (1964).

β. Comparaison des processus à l'œuvre dans la mise en place d'un port arborescent ou buissonnant (acrotonie et hypotonie vs. basitonie et épitonie)

- Dans le **type « arbre »** (figures 34-35) (+ encadré F) :
  - Les **rameaux secondaires** sont situés **en haut d'un tronc non ramifié à sa base**, en lien avec une **forte dominance apicale** les **premières années**.
  - ***Les ramifications terminales sont celles qui subissent le plus grand allongement en lien avec un approvisionnement préférentiel en sève brute*** ; on peut dire aussi que ***les bourgeons axillaires situés à l'apex se développent plus que ceux situés à la base*** : c'est l'**acrotonie**.
  - Sur les **rameaux secondaires** (à croissance plutôt **oblique**), ***les bourgeons inférieurs se développent plus que les bourgeons supérieurs***, ce qui conduit à un **étalement de la ramure** : c'est le phénomène d'**hypotonie**.

    (!) Il y a une erreur dans le texte du livre de PEYCRU et al. (2010a) hélas répercutée dans de nombreux cours de prépa…
    Mais « hypo- » veut bien dire « en-dessous »

- Dans le **type « buisson »** (figures 34 et 36) :
  - La **tige primaire s'allonge peu** la **première année** et peut même s'orienter **horizontalement**.
  - ***Les ramifications basales sont celles qui subissent le plus grand allongement en lien avec un approvisionnement préférentiel en sève brute*** ; on peut dire aussi que ***les bourgeons axillaires situés à la base se développent plus que ceux situés à l'apex*** : c'est la **basitonie**.
  - Sur les **rameaux secondaires** (à croissance plutôt **verticale**), ***les bourgeons supérieurs se développent plus que les bourgeons inférieurs*** : c'est le phénomène d'**épitonie**.

    (!) Il y a une erreur dans le texte du livre de PEYCRU et al. (2010a) hélas répercutée dans de nombreux cours de prépa…
    Mais « épi- » veut bien dire « au-dessus »

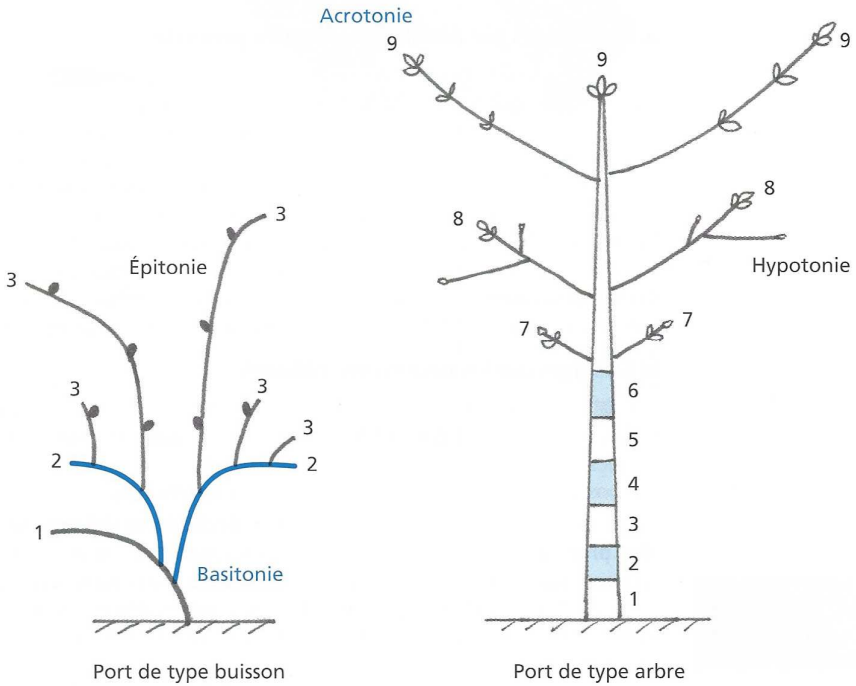


FIGURE 34. Ports buissonnant et arborescent : processus à l'œuvre.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

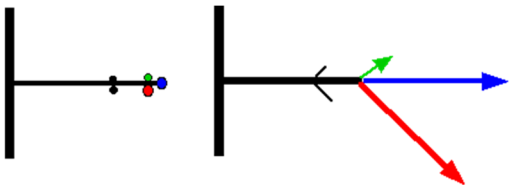
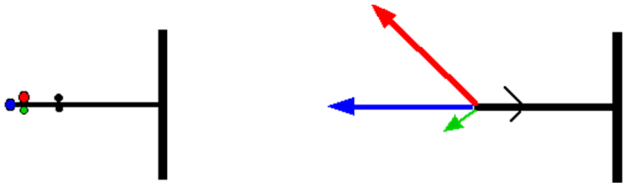
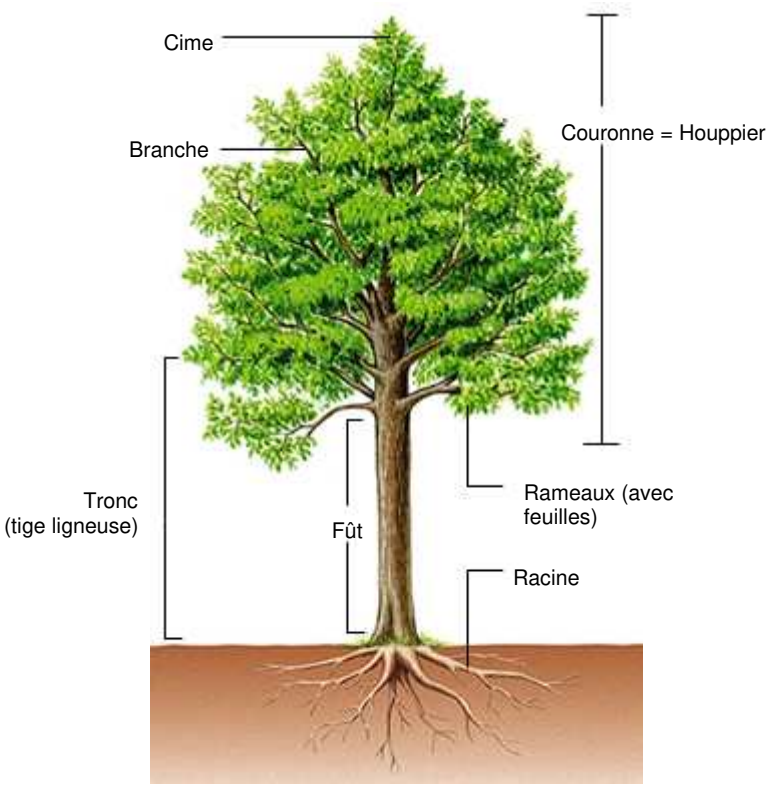


FIGURE 35. Hypotonie : développement préférentiel des bourgeons inférieurs. © *Planet-vie* (consultation janvier 2018)



⮝ **FIGURE 36. Épitonie : développement préférentiel des bourgeons supérieurs.** © *Planet-vie* (consultation janvier 2018)

Encadré F Le vocabulaire descriptif d'un arbre



http://5fr.eu/Encyclopedie_Universelle/page/ARBRE.1581/ (consultation novembre 2015)

γ. Ramification et mise en place de la phyllotaxie, des processus augmentant la surface de captation lumineuse

- La **ramification du végétal** ainsi que le **développement de sa ramification** sont à l'origine d'une **augmentation de la surface disponible à la captation de lumière** (revoir le chapitre 11 sur la vie fixée des Angiospermes).

Bilan (adapté du programme)	✓ La mise en place de **méristèmes latéraux** permet l'**extension** des **surfaces d'échanges** de la plante avec son milieu. ✓ La **phyllotaxie**, le **mode de croissance** et de **ramification** sont des **processus** responsables du **port du végétal**.

II. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire

- On appelle **auxèse** ***l'allongement (dans une direction préférentielle) d'une cellule végétale***.
- On appelle **histogenèse** ***la mise en place d'un tissu donné lors du développement***. Cela est permis notamment par la **différenciation** des **cellules**, c'est-à-dire ***l'acquisition de particularités structurales et fonctionnelles qui permettent leur spécialisation***.

A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur

Capacités exigibles	✓ **Établir**, à l'aide de résultats expérimentaux, les principaux processus cellulaires de l'auxèse. ✓ **Montrer** les rôles à court et long terme de l'auxine dans les mécanismes d'auxèse.

1. Une localisation post-méristématique des zones de croissance en longueur

- Voir plus haut.
- Dans les deux cas, ***l'élongation cellulaire intervient en aval de la zone méristématique située à l'apex***.

a. Une croissance subapicale dans les racines

- Revoir plus haut.

b. Une croissance intercalaire dans la tige qui permet l'allongement des phytomères

- Revoir plus haut.

2. Mécanismes de grandissement cellulaire

- Voir TD étude des effets cellulaires de l'auxine.

Vous devez impérativement revoir :
- L'organisation et la composition de la **paroi végétale** (chapitre 2)
- Ses **modalités de mise en place** (chapitre 2)
- La notion de **potentiel hydrique** et ses composantes (chapitre 2)

a. Un processus qui fait appel à la pression de turgescence

- Nous l'avons vu en première année, ***les cellules végétales physiologiquement viables sont toujours à l'état turgescent*** (= ***le contenu cellulaire, à cause d'une entrée d'eau, exerce une pression contre la paroi***) : cela est permis par l'existence d'une **concentration en solutés plus élevée dans le milieu intracellulaire** (particulièrement dans la vacuole) **que dans le milieu extracellulaire** qui induit l'entrée d'eau dans la cellule.

Ces notions sont à revoir dans le chapitre 2

La notion de potentiel hydrique doit être maîtrisée. C'est la composante osmotique qui agit ci. On rappelle que l'eau se déplace toujours dans le sens des potentiels hydriques décroissants, allant des compartiments où les solutés sont les moins concentrés (osmolarité faible) vers les compartiments où les solutés sont les plus concentrés (osmolarité forte).

Potentiel hydrique d'un compartiment

$$\Psi = \Psi_o + \Psi_h + \Psi_p + \Psi_m$$

Ψ = potentiel hydrique d'un compartiment (Pa – *valeur souvent négative*)

Différence de potentiel hydrique entre deux compartiments

$$\Delta\Psi_{1\to2} = \Psi_2 - \Psi_1 = \Delta\Psi_o + \Delta\Psi_h + \Delta\Psi_m + \Delta\Psi_p$$

Ψ = potentiel hydrique d'un compartiment (Pa – *valeur souvent négative*)

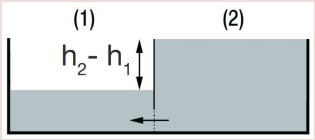
>> Potentiel osmotique (Ψ_o)

$$\Psi_o = -R\,T\,C_{osm}\,10^3$$
$$\Delta\Psi_o = -R\,T\,(C^2_{osm} - C^1_{osm})\,10^3$$

R = constante des gaz parfaits (= 8,31 J × mol^{-1} × K^{-1})
T = température (K)
C_{osm} = osmolarité (somme des concentrations des solutés présents dans le compartiment) (mol × L^{-1})

>> Potentiel hydrostatique (Ψ_h) *(négligeable sauf dans les arbres)*

$$\Psi_h = \rho\,g\,h$$
$$\Delta\Psi_h = \rho\,g\,(h_2 - h_1)$$



© B. Anselme

ρ = masse volumique de l'eau (1000 kg × m^{-3})
g = accélération de la pesanteur (= 9,8 m × s^{-1})
h = hauteur de la colonne d'eau (m)

>> Potentiel de pression (Ψ_p)
Souvent négligé, il quantifie la mise sous pression (mécaniquement) de l'eau dans les compartiments.

>> Potentiel matriciel (Ψ_m)
Souvent négligé, il quantifie la capacité d'un compartiment à retenir l'eau à cause de la présence de de constituants rétenteurs (cas des gels hydratés matriciels par exemple).

b. Un processus qui suppose une paroi primaire peu épaisse

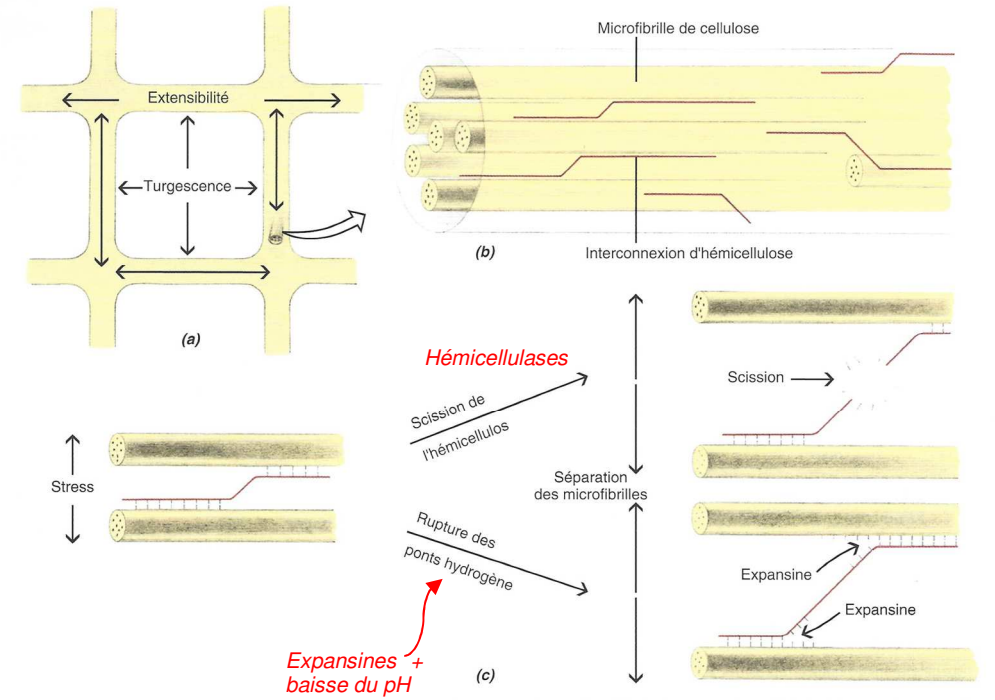
- L'allongement de la cellule n'est possible que si la **paroi** est **primaire** (***une seule couche de cellulose avec une seule orientation des microfibrilles de cellulose***) sans quoi la cellule est très **difficile** à allonger.

c. Un processus qui suppose un relâchement pariétal

- ***Revoir et maîtriser sur le bout des doigts l'organisation moléculaire de la paroi (chapitre 2 sur les membranes).***
- Les **microfibrilles de cellulose** de la paroi sont liées entre elles par des **hémicelluloses**.
- ***Des protéines pariétales sont capables d'hydrolyser les liaisons H entre microfibrilles de celluloses et hémicelluloses*** : ce sont les **expansines** (activées par une **acidification**). Ces enzymes sont indispensables à l'élongation cellulaire : les microfibrilles ainsi **désolidarisées** peuvent **glisser** les unes à côté des autres (figure 37).

Ne pas confondre **expansine** (cette enzyme) et **extensine = HRGP** (protéine à rôle structural).

- ***Des enzymes sont en outre capables de cliver les hémicelluloses*** (**hémicellulases**).



(a) La pression de turgescence qui règne au sein de la cellule exerce une pression sur les parois cellulaires. (b) L'étirement de la paroi cellulaire est nécessaire pour permettre l'accroissement cellulaire, mais il est limité par les interconnexions d'hémicellulose reliant les microfibrilles de cellulose. (c) Les hormones peuvent accroître les possibilités d'extension en stimulant un clivage réversible des interconnexions d'hémicellulose par la rupture des liaisons hydrogène entre les microfibrilles de cellulose et les ponts d'hémicellulose. La rupture des liaisons hydrogène est induite par une protéine de la paroi cellulaire appelée expansine. Ces modifications permettent aux microfibrilles de cellulose de se séparer les unes des autres, entraînant un accroissement irréversible de la paroi.

Orientation de l'expansion des cellules végétales. C'est principalement l'absorption d'eau qui permet l'expansion des cellules végétales. Dans une cellule en croissance, les enzymes affaiblissent les ponts transversaux de la paroi, qui peut ainsi prendre de l'expansion à mesure que l'eau y pénètre par osmose. La croissance de la cellule se fait surtout perpendiculairement aux microfibrilles de cellulose présentes dans la paroi. Ces microfibrilles sont enchâssées dans une matrice comportant d'autres polysaccharides (non cellulosiques), dont quelques-uns forment les ponts transversaux visibles sur cette micrographie (MET). Le relâchement de la paroi se produit lorsque les protons sécrétés par la cellule activent les enzymes de la paroi. Ces enzymes, à leur tour, rompent les ponts transversaux qui relient les polymères dans la paroi. Les limitations concernant la turgescence étant alors réduites, la cellule peut absorber un surplus d'eau et se dilater. Les petites vacuoles, qui renferment la majeure partie de l'eau, fusionnent et forment la vacuole centrale de la cellule.

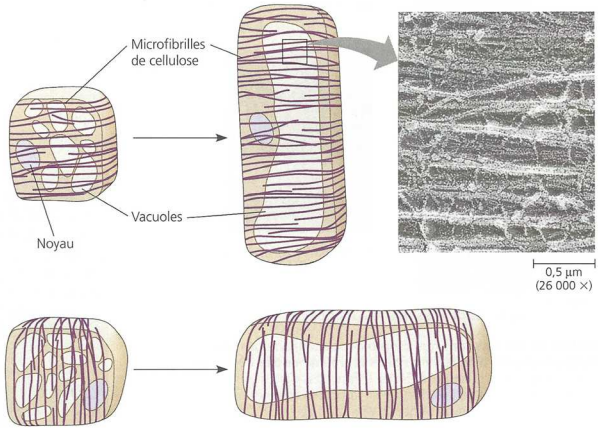


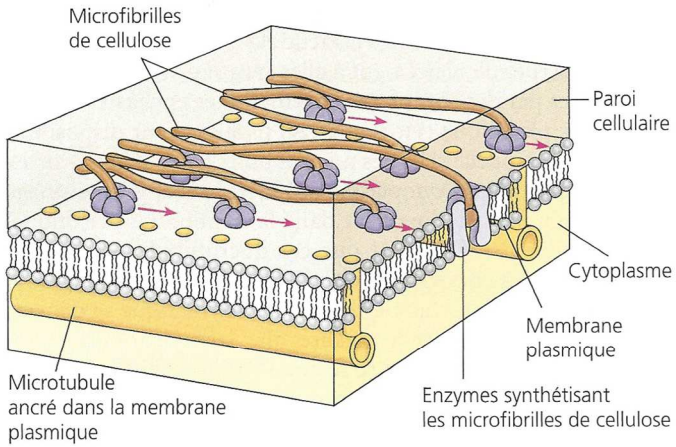
FIGURE 37. Rôle dans expansines dans la désolidarisation des microfibrilles de cellulose.
D'après RAVEN *et al.* (2007b)

d. Un processus influencé par l'orientation des microtubules

- En fonction de l'**orientation des microtubules**, la cellule s'allonge dans le **sens perpendiculaire au sens dominant d'orientation** (figure 38).

e. Un processus qui suppose la synthèse de nouvelles microfibrilles de cellulose (et autres composés pariétaux) : croissance par intussusception

- La synthèse de cellulose se fait au niveau de **cellulose synthétases** localisées au niveau du **plasmalemme** (voir chapitre 2) : cet ***ajout de nouveau matériel cellulosique lors de la croissance cellulaire*** est parfois appelé **intussusception**. Il semblerait que l'**orientation des microfibrilles de cellulose** dans la **paroi** s'explique par celle des **microtubules** qui **guiderait la synthèse cellulosique** (figure 38).
- Les **autres composés pariétaux** (**hémicelluloses**, **pectines**, **extensines**…) sont apportés par **exocytose** de **vésicules golgiennes**.



Mécanisme hypothétique selon lequel les microtubules orienteraient les microfibrilles de cellulose. Les microfibrilles de cellulose sont synthétisées à la surface de la cellule par des complexes enzymatiques qui peuvent se déplacer sur le plan de la membrane plasmique. Une hypothèse indique que les microtubules forment des « talus » qui obligent les enzymes à se déplacer dans une direction précise. Chaque complexe enzymatique avance ainsi le long d'une rangée de talus, à mesure que la microfibrille qu'il fabrique se met en place en se fixant à d'autres microfibrilles au moyen de ponts transversaux.

FIGURE 38. Microtubules et intussusception.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

f. Un processus souvent irréversible qui s'achève par la production d'une paroi secondaire

- *L'auxèse est généralement **irréversible**, sauf dans de rares cas de dédifférenciation.*
- L'allongement des organes n'est plus permis lorsque la cellule :
  - Ajoute des **couches supplémentaires de cellulose orientées différemment de celle de la paroi primaire** : on parle alors de **paroi secondaire**.
  - Renforce la **paroi secondaire** par des **lignines**, de la **subérine**…

3. L'auxèse, un processus contrôlé par une hormone végétale : l'auxine

a. L'auxine, une hormone végétale notamment produite par les méristèmes de l'appareil aérien

- Les **auxines**, principalement représentées par l'**acide indole-3-acétique (AIA)** (figure 39), sont des **hormones végétales (= phytohormones)** ou **facteurs de croissance** : ce sont des ***substances diffusibles qui contrôlent le développement et le fonctionnement végétal à distance plus ou moins importante de leur lieu de production***.
- *Comme il n'y a de milieu intérieur chez les Angiospermes et que ces « hormones » ne sont pas forcément véhiculées par les sèves, **certains auteurs préconisent de réserver le terme « hormone » aux seules hormones animales** (encadré G).*

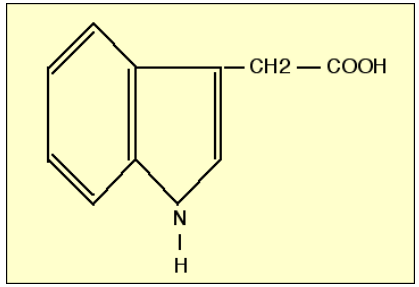


FIGURE 39. Formule de l'AIA.
http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_02.html
(consultation novembre 2015)

- Les **auxines** sont notamment produites par le **méristème apical caulinaire (MAC)** mais aussi les **jeunes feuilles** en cours de mise en place. Elles contrôlent notamment la **dominance apicale** et l'**auxèse**.

b. L'auxine, une hormone végétale qui se déplace selon deux modalités [*hors programme*]

- L'auxine est transportée selon **deux modalités** mises en évidence par suivi radioactif (figure 40) :
  - Un **transport non polarisé** qui emprunte le **phloème**.
  - Un **transport polarisé *de l'apex de la tige vers sa base puis vers la racine***.

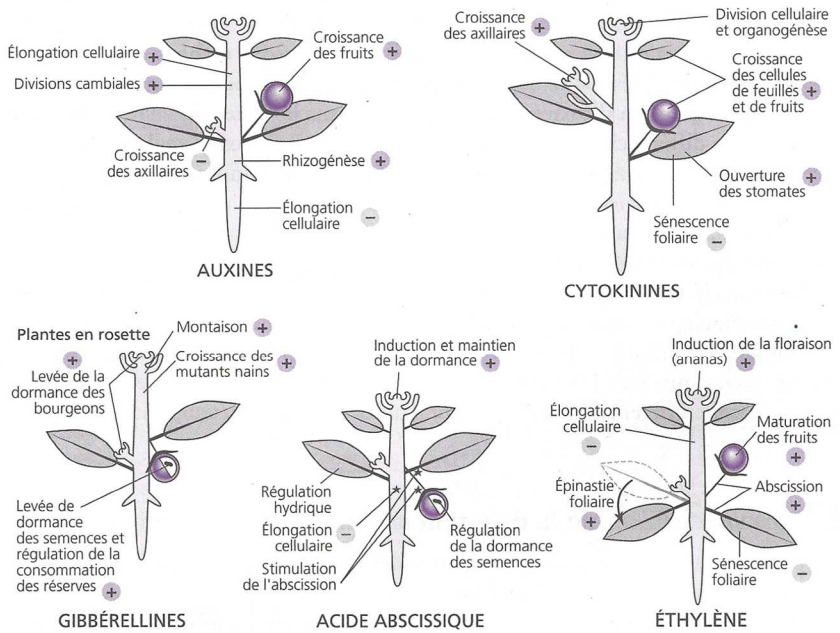
Encadré G Les facteurs de croissance ou hormones végétales

(Pour aller plus loin : d'après DUCREUX, 2002, et MEYER et al., 2008)

Approfondissement

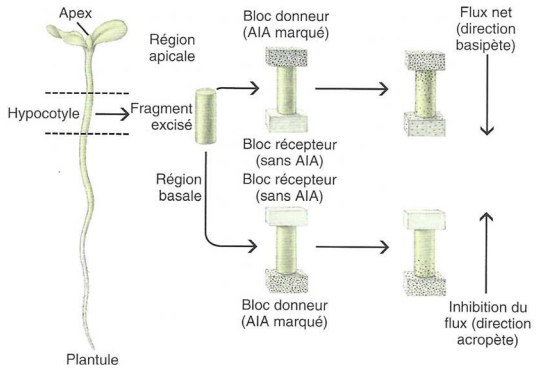
Les activateurs de croissance (ou hormones végétales)

La notion d'hormone reste encore discutée chez les plantes. Chez l'animal, les hormones sont des substances organiques agissant à faible dose et secrétées par des glandes endocrines spécialisées dans le milieu intérieur pour être adressées à un tissu ou des cellules spécifiquement sensibles à leur action.
Chez les végétaux, cette définition est difficile à appliquer. Les lieux de synthèse sont mal définis, même si l'on considère que l'auxine est majoritairement synthétisée au niveau des méristèmes, les fonctions multiples et les mécanismes d'action mal élucidés. On sait néanmoins utiliser ces substances pour réguler certaines fonctions, agir sur la différenciation/dédifférenciation cellulaire, modifier le comportement des plantes dans un cadre agronomique. Pour éviter toute ambiguïté quant au réel statut des hormones végétales, on utilise plus généralement les termes d'activateurs ou de régulateurs de croissance.

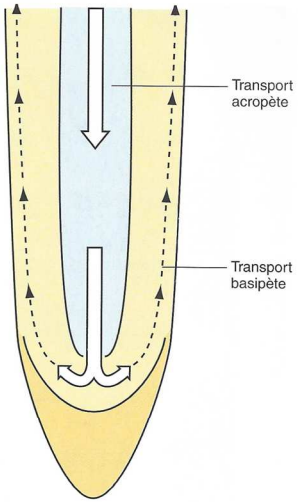


Principales fonctions attribuées à cinq des activateurs de croissance. (D'après une illustration de J. Guern.)

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) CH_2-COOH NH	• Synthèse connue à partir du tryptophane, dans les feuilles jeunes, les primordiums et les graines en développement, mais d'autres voies de synthèse existent. • Transport polarisé de cellule à cellule et transport à longue distance par le phloème.	+ Élongation cellulaire caulinaire Activité cambiale Croissance des fleurs et des fruits Rhizogenèse (racines adventives) Dominance apicale − Élongation cellulaire racinaire Abscission Floraison de certaines espèces
Cytokinines (CK) Zéatine : $NH\text{-}CH_2\text{-}CH{=}C$ (CH_2OH, CH_3) N, N, N, NH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C5. • Les cytokinines sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N^6. • Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). • Transport par le xylème.	+ Croissance cellulaire des feuilles, des fruits, des bourgeons axillaires Division cellulaire, organogenèse Ouverture des stomates Floraison de certaines espèces − Sénescence foliaire Dominance apicale
Éthylène Gaz C_2H_4 $H_2C = CH_2$	• Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. • Transport par diffusion.	+ Maturation des fruits Abscission (feuille, fruit) Sénescence (feuille, fleur) Ouverture des fleurs − Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) ABA OH, CO_2H, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C40. • L'ABA est un sesquiterpène synthétisé à partir des caroténoïdes du plaste (voie non mévalonique) dans les feuilles matures en réponse à des stress abiotiques, les tiges, les racines, les graines et fruits en développement). • Transport par le phloème et le xylème.	+ Induction et maintien de la dormance Fermeture des stomates Allocation des assimilats des feuilles aux graines en formation Synthèse de protéines de réserves dans les graines − Élongation cellulaire ; action antagoniste des gibbérellines
Gibbérellines Acide gibbérellique GA_1 GA1 O, OH, CH_2, H, HO, CH_3, COOH	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C20. • Les GA sont des diterpènes cycliques • Synthèse dans la tige feuillée, les jeunes feuilles des bourgeons apicaux, les graines et les fruits en développement, les apex racinaires. • Transport par le xylème et le phloème.	+ Croissance et élongation cellulaire de la tige feuillée (montaison) Croissance des mutants nains Induction de la germination de graines Régulation de la consommation des réserves des graines de céréales Floraison de plantes de jours longs
Jasmonate O, COO^-	• Dérivé volatile d'acides gras insaturés (acide linolénique). • Synthèse dans toutes les parties de la plante.	+ Synthèse de protéines de défenses Accumulation de protéines de réserves − Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	• Petit peptide produit dans les tissus blessés.	+ Défense systémique
Acide salicylique COOH OH	• Synthèse par la voie de l'acide shikimique. • L'acide salicylique est un composé phénolique.	+ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes Défense systémique Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides H_3C, OH, CH_3, HO, O	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C30. • Les Brassinostéroïdes sont des hormones stéroïdes. • Présent dans le pollen, les graines immatures, les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs.	+ Division et élongation cellulaires Élongation du tube pollinique Élongation de la tige feuillée Morphogenèse foliaire Production d'éthylène − Croissance et développement des racines Différenciation vasculaire
Polyamines Spermine $H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH(CH_2)_3NH_2$ et putrescine $H_2N(CH_2)_4NH_2$	• La spermine est formée par la voie de synthèse de l'éthylène. • La putrescine est formée par décarboxylation de l'arginine et de l'ornithine. • Présentes dans toutes les cellules. Souvent conjuguées aux acides phénoliques.	+ Division cellulaire Tubérisation Initiation de racines et tiges adventives Embryogenèse Réaction d'hypersensibilité Floraison de certaines espèces − Sénescence des tissus



(a)



(b)

Transport des auxines *(a) Preuve expérimentale du transport orienté de l'auxine dans la tige, représentée ici par un segment d'hypocotyle de plantule. Ces segments sont placés entre deux blocs d'agar. Le bloc donneur contient une auxine marquée par radioactivité. L'importance du transport est estimée par l'accumulation de la radioactivité dans le bloc récepteur après un temps donné. Le déplacement basipète (polaire) est beaucoup plus rapide que le mouvement acropète (non polaire). (b) Dans la racine, le transport non polaire (acropète) de l'AIA passe par le phloème du cylindre conducteur, alors que son transport polaire (basipète) s'effectue dans les cellules de l'épiderme et du parenchyme cortical.*

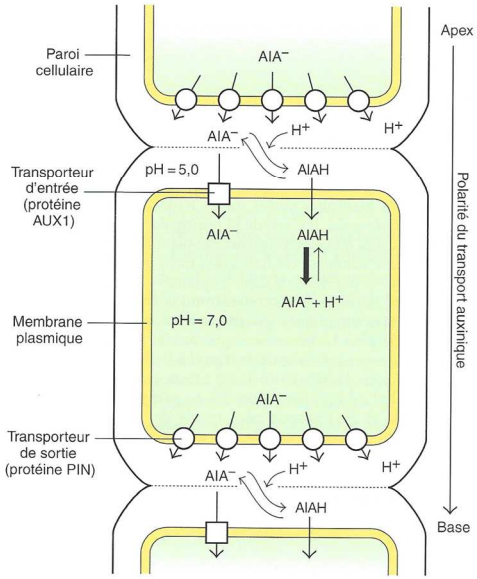


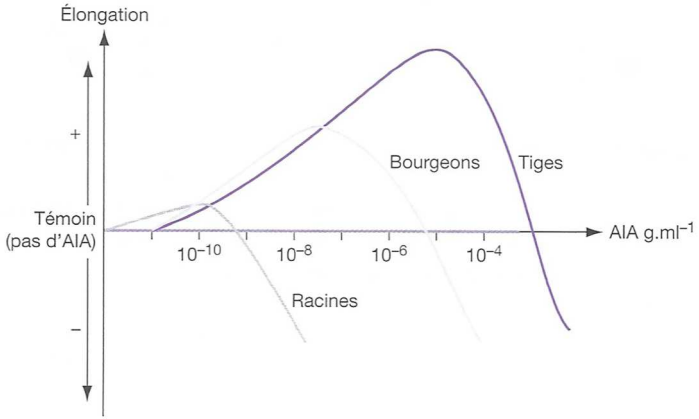
Schéma montrant le transport polaire de l'auxine *L'AIA associé à un proton (AIAH) pénètre dans la cellule par diffusion passive et/ou par transport actif secondaire sous sa forme anionique (AIA^-) grâce à un transporteur d'entrée (protéine AUX1). La forme anionique (AIA^-) est prédominante dans le cytosol, dont le pH est neutre. Les anions ne sortent des cellules que par leur extrémité basale, grâce à des transporteurs de sortie (protéines PIN).*

FIGURE 40. Transport polarisé de l'auxine. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

- Le transport polarisé utilise une **voie apoplasmique** qui nécessite **l'entrée de l'auxine dans la cellule** : l'auxine entre et sort de la cellule sous **forme protonée (AIAH)** par simple **diffusion** ou bien **sous forme ionisée (AIA⁻)** par des **protéines de transport (PIN, AUX)** (figure 40).

c. L'auxine, une hormone codée en concentration qui agit différemment selon le tissu cible

- L'auxine agit par sa **concentration** mais de **manière différenciée** en fonction du **type d'organe** qui reçoit le message : ainsi, si une cellule de tige s'allonge à forte concentration d'auxine, au contraire l'auxèse est inhibée dans les cellules racinaires (figure 41).

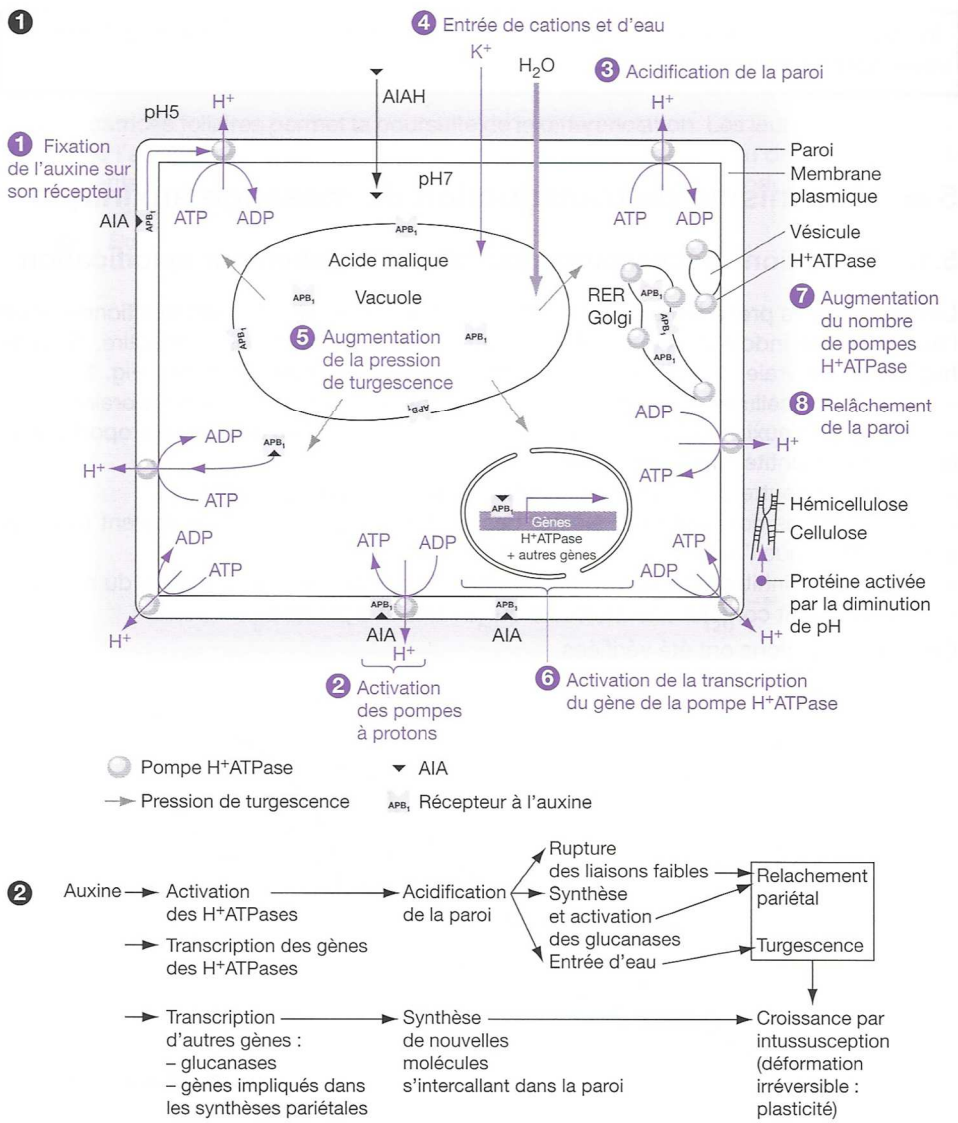


Influence de la concentration en auxine sur la croissance de différents organes
La racine est l'organe qui réagit aux doses d'auxine les plus faibles. L'élongation des bourgeons et des tiges demande des doses plus élevées. On remarque que les doses optimales pour l'élongation des tiges correspondent aux doses provoquant un raccourcissement maximal pour les bourgeons, il en est de même des bourgeons par rapport aux racines.

FIGURE 41. Effet de l'auxine en fonction du type d'organe. D'après BREUIL (2007)

d. L'auxine, une hormone végétale dont on peut proposer un modèle d'action (dans les cellules en élongation de la tige) : favorisation de l'acidification des parois et régulation génétique

- On appelle **ABP** (*auxin binding proteins* = protéines de fixation de l'auxine) les ***récepteurs à l'auxine***. On en a trouvé au niveau du plasmalemme, dans la lumière du REG, au niveau tonoplaste… et au niveau du noyau.
- L'auxine active donc de **nombreux processus** (figure 42) dont une **acidification de la paroi** (qui permet un ***relâchement de la paroi en supprimant les liaisons H entre microfibrilles de cellulose***) et une **régulation de l'expression des gènes**, notamment ceux impliqués dans la **synthèse de composés pariétaux**.



Auxine et grandissement cellulaire
1. *Modalités d'action de l'auxine (AIA) sur le grandissement de la cellule végétale.*
2. *Résumé des étapes du grandissement cellulaire.*

FIGURE 42. Action de l'auxine sur l'élongation d'une cellule caulinaire. D'après BREUIL (2007)
Schéma à corriger : ABP et non ~~APB~~ (!!) + sens de certaines flèches ~~ATP → ADP~~ [sic]

Bilan (adapté du programme)	✓ L'**auxèse** ou **grandissement cellulaire** repose sur des **modifications pariétales**, des **flux hydriques** et une **néosynthèse de composants matriciels**. ✓ L'**auxèse** est sous le **contrôle** d'une **phytohormone**, l'**auxine.**

B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse

Capacités exigibles	✓ **Présenter** les étapes et les mécanismes de la différenciation d'un vaisseau de xylème ; ✓ **Montrer** que les modifications de la paroi sont un élément majeur de la différenciation des cellules chez les angiospermes.

1. Caractères généraux de la différenciation

La **différenciation cellulaire** conduit :
- à l'apparition de fonctions physiologiques spécialisées ;
- à des modifications ultrastructurales nécessitées par ces fonctions ;
- à la synthèse de molécules spécifiques ;
- à la perte de l'activité proliférative ;
- à la réduction et à l'arrêt des potentialités histogénétiques.

D'après BREUIL *(2007)*

2. Une filiation cellulaire qui remonte toujours aux méristèmes, et même aux cellules embryonnaires

- Les **cellules différenciées** proviennent nécessairement de **tissus méristématiques**, eux même issus de **tissus embryonnaires** (figure 43).

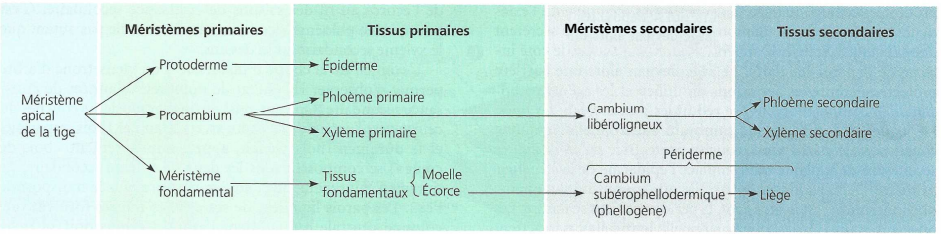
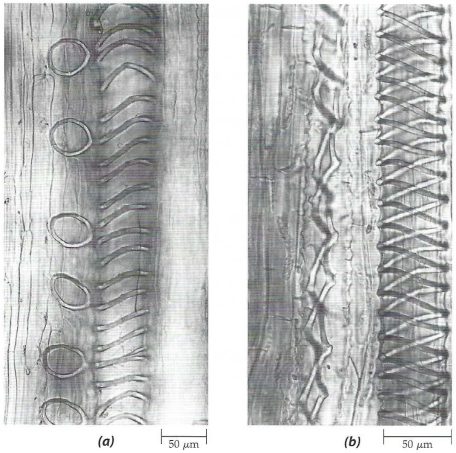


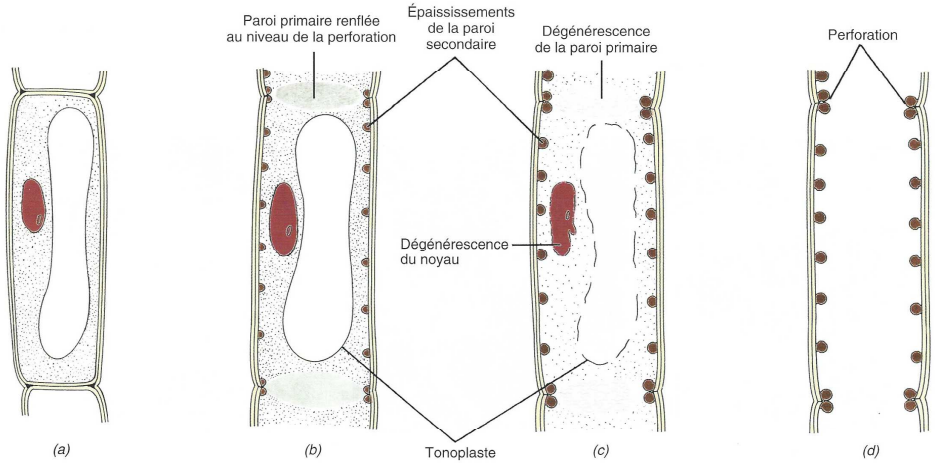
FIGURE 43. Cellules dérivant du MAC. D'après CAMPBELL & REECE (2004), légèrement modifié.

3. Un exemple de différenciation : la xylogenèse, production de vaisseaux de xylème stimulée par l'auxine

- Les vaisseaux de xylème I dérivent de **cellules procambiales** ; les cellules du **xylème II** dérivent de **cellules cambiales**. Voilà les étapes de formation de ces cellules :
  - La cellule initiale subit d'abord une **élongation** et un certain **élargissement** (figure 44-a).



Éléments de trachées *Portions d'éléments conducteurs du protoxylème (xylème primaire le plus ancien). chez le ricin (*Ricinus communis*). (a) Épaississements cellulaires annelés (en forme d'anneaux à gauche) et spiralés dans des éléments partiellement étirés. (b) Épaississement doublement spiralé dans des éléments étirés. L'élément de gauche a été fortement étiré et les spires des hélices se sont écartées.*



Différenciation d'un élément de vaisseau *(a) Jeune élément très vacuolisé, sans paroi secondaire. (b) La cellule s'est élargie, la paroi secondaire — spiralée quant on la voit en trois dimensions — a commencé à se déposer et la paroi primaire s'est épaissie au niveau d'une perforation. (c) Le dépôt de la paroi secondaire est terminé et la cellule est partiellement lysée. Le noyau dégénère, le tonoplaste est rompu et la paroi est en partie désintégrée au niveau de la perforation. (d) La cellule est arrivée à maturité, elle ne possède plus de protoplaste et elle est ouverte aux deux extrémités.*

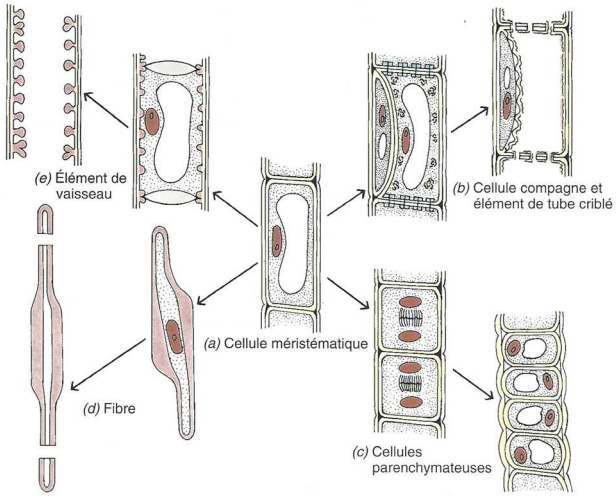
FIGURE 44. La xylogenèse, différenciation du xylème I. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

- La cellule produit ensuite de la **lignine** de **façon discontinue** entre la **membrane plasmique** et la **paroi primaire**, ce qui produit des **épaississements lignifiés** entre lesquels subsiste de la **paroi primaire pecto-cellulosique**. Les **ponctuations** ainsi mises en place ***permettent des échanges latéraux entre cellules voisines*** (figure 44-b).
- Les **parois terminales** sont digérées par des **enzymes hydrolytiques** : il se forme alors des **perforations** qui ***mettent en continuité les cellules superposées verticalement*** (figure 44-c).
- Le **contenu cellulaire** est enfin **lysé** par des enzymes suite à un signal génétique de **mort cellulaire programmée** ou **apoptose** (***déclenchement de l'autolyse de la cellule***) : la cellule devient **morte**.

- *Notons que l'**auxine** stimule la **xylogenèse**. Les **cytokinines** interviennent dans une moindre mesure et modulent la **taille des vaisseaux**.*

4. Une diversité de cellules issues des cellules procambiales ou cambiales : un aperçu

- Une partie de cette diversité est illustrée à la figure 45.



Différenciation des cellules Divers types de cellules peuvent provenir d'une cellule méristématique du procambium ou du cambium. (a) La cellule méristématique dessinée ici (au centre), avec une seule vacuole centrale, est représentative des cellules méristématiques du cambium. Les cellules procambiales possèdent normalement plusieurs petites vacuoles. On a représenté ici quatre types différents de cellules : (b) élément de tube criblé avec cellule compagne, (c) cellule parenchymateuse, (d) fibre et (e) élément de vaisseau. Les cellules méristématiques, précurseurs de ces cellules, ont la même composition génétique. Les différents types cellulaires se différencient les uns des autres parce que des lots de gènes différents s'expriment dans chacun d'eux.

FIGURE 45. Cellules dérivant du procambium ou du cambium. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

Bilan (adapté du programme)	✓ La **différenciation cellulaire** correspond à la **spécialisation structurale** et **fonctionnelle** des **cellules**.

III. Environnement et plasticité phénotypique des Angiospermes au cours du DPE

- On sait que les ***caractéristiques morphologiques, anatomiques, physiologiques… d'un individu*** (son **phénotype**) sont gouvernées par son **génotype** mais que *l'expression du génotype est modulable par l'environnement*.
- Par **environnement**, on entend ***l'ensemble des caractéristiques (biotiques ou abiotiques) du milieu de vie de la plante***, susceptibles d'**interagir** avec la **plante** et qui peuvent dès lors influencer sa **physiologie** et son **développement**.
- Si ***des changements durables dans le phénotype sont observables directement suite à une action de l'environnement***, on peut parler de **plasticité phénotypique** en lien avec l'environnement.

A. Le DPE des Angiospermes : un développement sous influence environnementale

Capacités exigibles	✓ **Montrer** que le développement indéfini des végétaux permet une plasticité morpho-anatomique en relation avec l'environnement ✓ **Distinguer**, à partir de l'analyse d'exemples, accommodation, adaptation et convergence morphologique. ✓ **Établir** que la production des tissus conducteurs secondaires par le cambium est liée aux variations saisonnières. ✓ **Montrer** que les variations du milieu influencent la relation anatomie/physiologie au sein d'une feuille (exemples : feuille d'ombre et de lumière, index stomatique).

1. Les Angiospermes, des organismes fixes et à développement indéfini, soumis aux fluctuations environnementales

- Le **développement des Angiospermes** est fondamentalement de **type indéfini** et **l'organisme** demeure **fixé** : il subit donc, tout au long de sa vie, les fluctuations de son **environnement** qui, en interagissant avec le **génome** et en **modulant** son **expression**, induisent une **plasticité phénotypique**.

2. Typologie des modalités d'action de l'environnement sur la morphogenèse et le phénotype

a. L'accommodation, une modulation de l'expression génétique par l'environnement

α. Notions d'accommodation et d'accommodat

- On peut appeler **accommodation** ***l'ensemble des modifications morpho-anatomiques, voire physiologiques, qui ont lieu au cours du développement et traduisent une modulation de l'expression génétique en lien avec les conditions environnementales***.
- Notons que **l'information génétique**, au sens des **séquences portées par les gènes de l'individu**, n'est **pas modifiée** par ce phénomène. Le phénomène n'est donc pas héréditaire ni hérité ; c'est une **variation « acquise »**.
- On peut appeler **accomodat** une ***forme biologique atypique due au phénomène d'accommodation dans des conditions environnementales données***.

β. L'anémomorphose, un exemple d'accommodation en conditions de vent importantes

- Comme exemple d'accommodation, on peut citer l'**anémomorphose** qui est la ***modification de la morphologie et du port d'un organisme végétal suite à l'action de vents importants au cours de son développement***. Ainsi, la comparaison d'un **Pin poussant sur la côte** (figure 46) soumis à des **vents fréquents et violents**, à un Pin poussant « dans les terres » (figure 47) montre que le premier est **anémomorphosé** : il présente un **port en drapeau** contrairement au second qui présente un **port en boule** (figure 48).
- On admet généralement, dans le premier cas, que le **vent violent** rend **quasi-impossible** le développement des **ramifications qui lui font face** (figure 48).

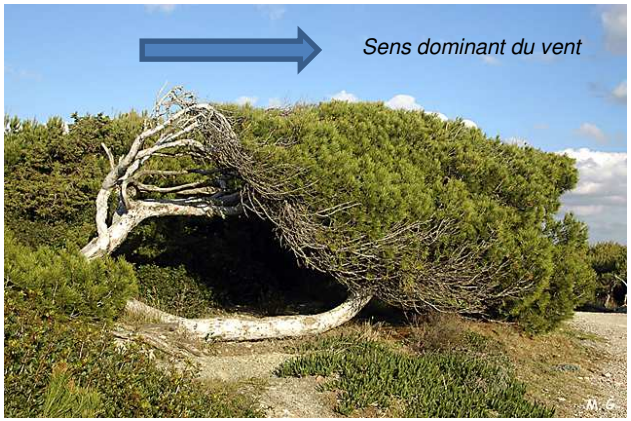


FIGURE 46. Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) anémomorphosé sur la côte (un accomodat).
http://mglebrusc.free.fr/textes/le%20milieu/An%E9momorphoses.htm (consultation février 2018)

FIGURE 47. Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) à morphologie classique.
© ONF (consultation février 2018)

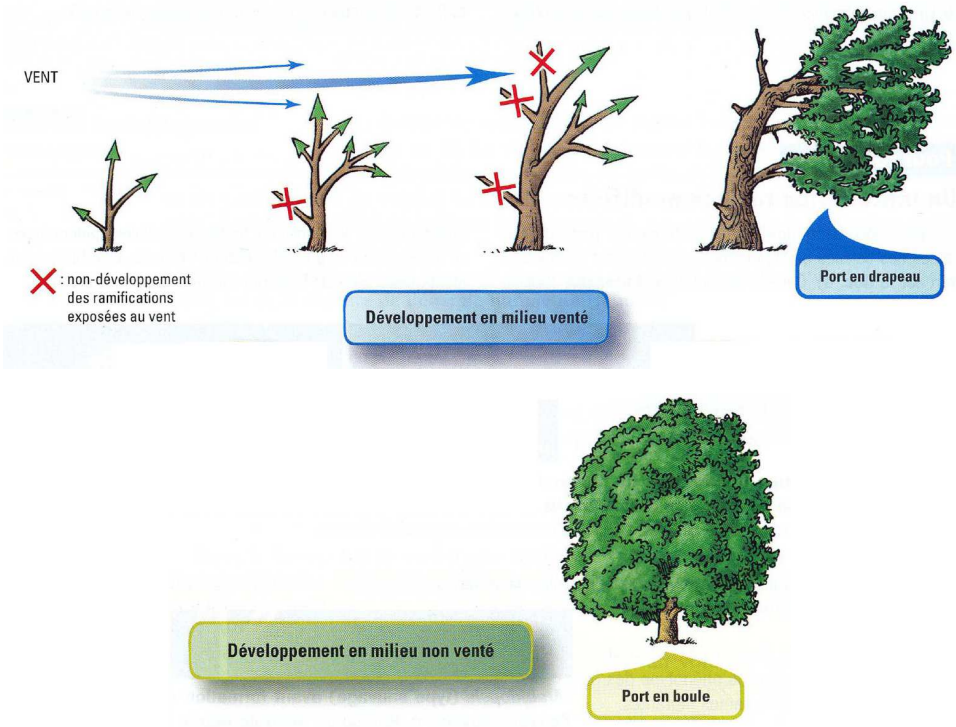
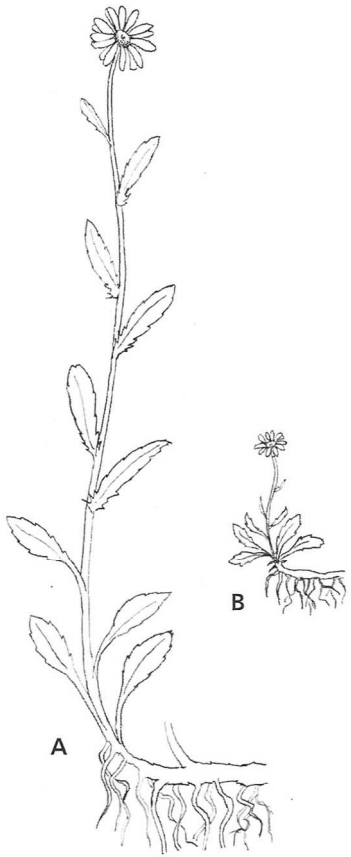


FIGURE 48. Anémomorphose et port en drapeau.
Document emprunté à J. SEGARRA, *source inconnue*.

γ. Mise en évidence de la réversibilité d'une accommodation : cas des expériences transplantation de Marguerites de BONNIER

- Le botaniste français Gaston BONNIER (1853-1922) a mis en évidence la **réversibilité des accommodations** par des **expériences de transplantation** : il s'agissait de **changer de milieu** un **végétal** avec une **morphologie donnée**. L'expérience montre que la **morphologie** de l'organisme **perd ses caractéristiques d'accommodat** en lien avec le milieu d'origine, comme c'est le cas des **Marguerites de plaine (grande taille)** cultivées **en montagne (acquisition d'une petite taille)**.



exemples d'accommodation

A-B. expérience de Bonnier : une touffe de marguerite (*Leucanthemum vulgare,* Astéracées) de la région parisienne est fragmentée en deux, l'une est cultivée sur place, l'autre en montagne, sous un climat alpin. Les individus nouvellement formés par multiplication végétative (donc de même génotype) sont grands en plaine (**A**) et nains en altitude (**B**). Ces deux phénotypes sont des accommodats.

FIGURE 49. Expérience de transplantation de BONNIER. D'après MEYER *et al.* (2008).

b. L'adaptation, une caractéristique héréditaire acquise par sélection naturelle au cours de l'évolution

α. Notions d'adaptation (évolutive) et d'écotype

- On peut appeler **adaptation (évolutive)** ***une caractéristique phénotypique (morpho-anatomique, physiologique…) acquise par sélection naturelle***. Il s'agit dès lors d'un **caractère héritable**, transmissible à la **descendance** ; c'est une variation « innée ». **L'information génétique** est **modifiée** par une **mutation** (apparue par **hasard**) **conservée** ensuite par **sélection naturelle** parce que, face à une **contrainte environnementale** donnée, ***l'innovation génétique confère un avantage adaptatif par rapport aux individus qui en sont dépourvus***.
- Quand ***des individus, une population ou un ensemble de populations au sein d'une espèce présente une adaptation (souvent de nature morpho-anatomique) acquise dans un contexte donné de contraintes environnementales***, on peut parler d'**écotype** pour désigner ***cet ensemble d'individus*** ou bien ***le type morpo-anatomique qui les caractérise*** ; *cette notion s'oppose à celle d'accommodat.*

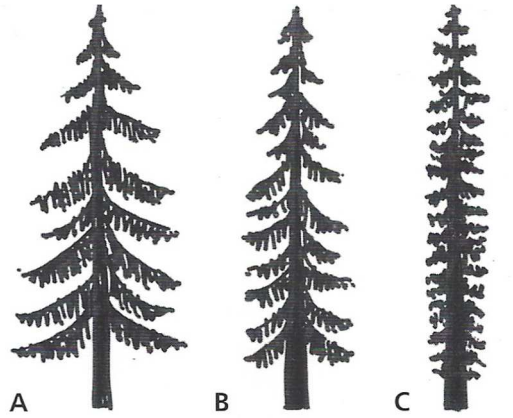
Attention

Évitons le finalisme ! Le terme d'adaptation pourrait laisser entendre que le végétal *a acquis* des caractères *pour* adopter un certain mode de vie dans un environnement donné. En fait, le mode de vie du végétal dans cet environnement est possible parce que le végétal présentait préalablement ces caractères, avant qu'ils ne soient soumis au crible de la sélection naturelle. Les mécanismes en seront étudiés au chapitre 8. L'adaptation est davantage une proposition retenue qu'une réponse. Schématiquement, le végétal propose et l'environnement dispose.

(MEYER *et al.*, 2008)

β. La morphologie des Épicéas en lien avec l'altitude, un exemple d'adaptation

- L'étude d'Épicéas (*Picea abies*) localisés à **différentes altitudes** montre (figure 50) :
  - Des **plants plutôt larges en plaine**, ce qui permet de **capter un maximum de lumière**.
  - Des **plants plutôt étroits en montagne**, ce qui **évite la surcharge en neige** de l'arbre sans nuire à sa capacité de capter la **lumière** puisqu'elle est **plus abondante** en altitude.
- On observe que le fait de **changer de milieu** des plants (ou leurs graines) **ne modifie pas leur morphologie d'origine**, ce qui montre qu'elle est **déterminée génétiquement**. Il s'agit bien d'une **adaptation**.



morphologie d'épicéas adaptés à différentes altitudes dans le Jura
A. forme pyramidale de basse altitude. **B.** forme intermédiaire d'altitude moyenne. **C.** forme columnaire de haute altitude. Chaque forme constitue un écotype (*d'après Sciences de la Vie et de la Terre, première S, de Didier*).

FIGURE 50. Trois morphologies typiques d'Épicéas issus du processus d'adaptation : plaine (A), colline (B), montagne (C). D'après MEYER *et al.* (2008).

c. Les convergences évolutives, des adaptations acquises indépendamment en réponse à des contraintes environnementales semblables

α. Notion de convergence (évolutive) (et de convergence « morphologique »)

- On peut appeler **convergence (évolutive = adaptative)** ***une adaptation semblable acquise indépendamment au cours de l'évolution par des espèces ou lignées différentes*** ; elle constitue une ***réponse évolutive de même type à des contraintes environnementales proches***.
- Quand elle est **visible morphologiquement**, la convergence peut être qualifiée de **convergence morphologique**.

β. L'adaptation des végétaux à la sécheresse, un exemple de convergences évolutives

- C'est ici l'occasion d'illustrer la **diversité des modalités de résistance à la sécheresse** existant chez les **organismes végétaux** (pas seulement les **Angiospermes**).
- On se focalise surtout sur l'exemple des **sclérophytes** et des **malacophytes** qui sont des « types adaptatifs » partagés par de **nombreuses espèces**, clairement de **nature convergente**.

- La figure 51 résume la **diversité des xérophytes** existantes :

- Les **éphémérophytes** ***réalisent leur cycle de développement en quelques jours quand l'eau est disponible et passent la saison sèche à l'état de graine***.
- Les **homéohydres** ***ne supportent pas la dessiccation et peuvent alors, lors des sécheresses, perdre leurs feuilles voire entrer en dormance***.
- Les **sclérophytes** ***assurent une protection et une réduction des surfaces de transpirations, ce qui limite l'évaporation d'eau*** (figures 52-53) (exemple Oyat) :
  - la **cuticule** est **épaissie**,
  - les **tissus de soutien** comme le **sclérenchyme** sont abondants (ce qui favorise l'imperméabilisation des structures).
  - la **surface foliaire** est **réduite**,
  - les **stomates** sont protégés par des **poils épidermiques**, souvent au sein de **cryptes pilifères** voire de **gouttières** ou **rainures** foliaires comme chez l'Oyat (*ces gouttières permettraient en outre de capter la rosée et d'en assurer le ruissellement jusqu'au* ***bas de la plante****, permettant son* ***hydratation***),
  - des **racines profondes** et **étendues** permettent de puiser l'eau efficacement.
  - des **cellules bulliformes** dont ***la turgescence est sensible à l'hygrométrie ambiante peuvent conduire à l'ouverture ou l'enroulement de la feuille sur elle-même selon les conditions du milieu***.
- Les **malacophytes (= plantes grasses = plantes succulentes)** (figures 54-55) :
  - ***collectent et stockent l'eau dans des parenchymes aquifères (aquenchymes) où les vacuoles sont riches en mucilages polysaccharidiques qui retiennent l'eau*** ;
  - des **racines courtes** et **superficielles** puisent l'**eau de pluie** aisément ;
  - ces plantes présentent en outre souvent un **métabolisme de type CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*)** où ***les stomates sont ouverts la nuit*** (encadré G) ;
  - on note une **réduction de la surface foliaire** avec parfois la présence d'épines.
  - *Remarque : les malacophytes sont parfois utilisées par les herbivores comme réserves d'eau en milieu aride, mais elles ont développé des adaptations limitant leurs attaques.*

- Pour information : les **poïkilohydres** sont ***capables de déshydratation et de vie ralentie en cas de manque d'eau puis de reviviscence par réhydratation*** ; c'est une stratégie **rare chez les Angiospermes**, mais commune dans d'autres groupes (Mousses, 'champignons'…).

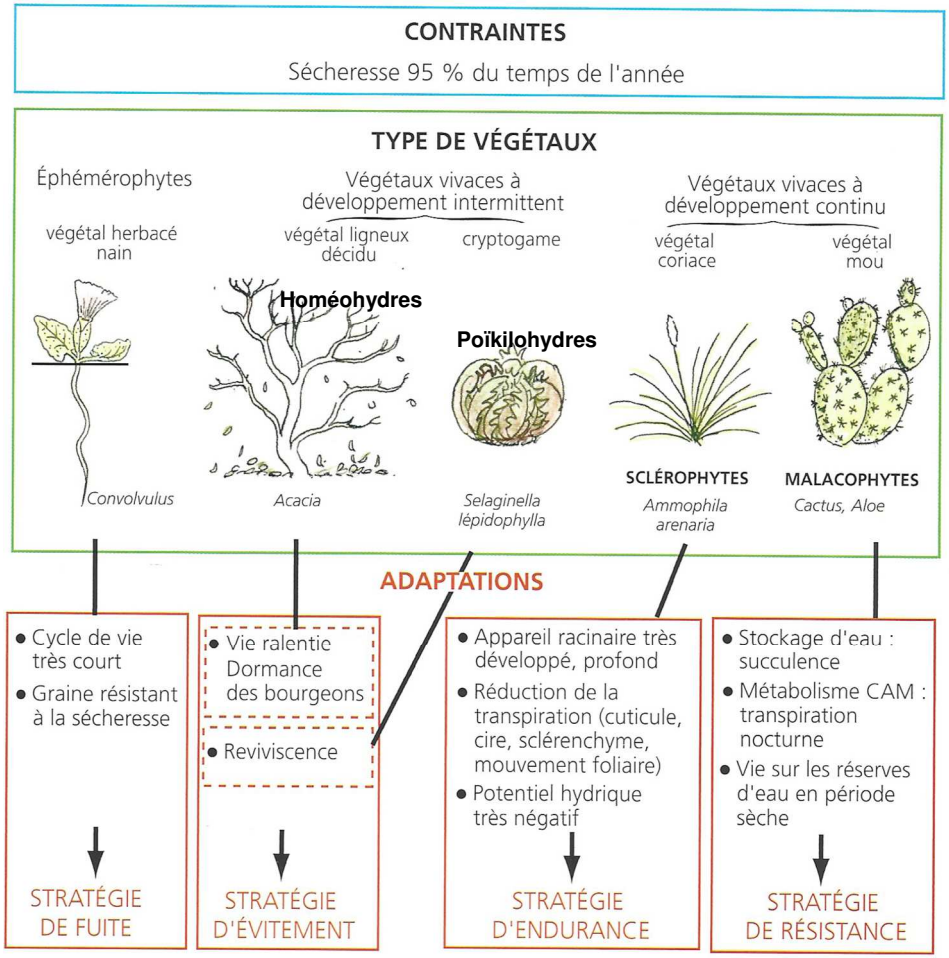


FIGURE 51. Diversité des xérophytes. D'après MEYER *et al.* (2008).

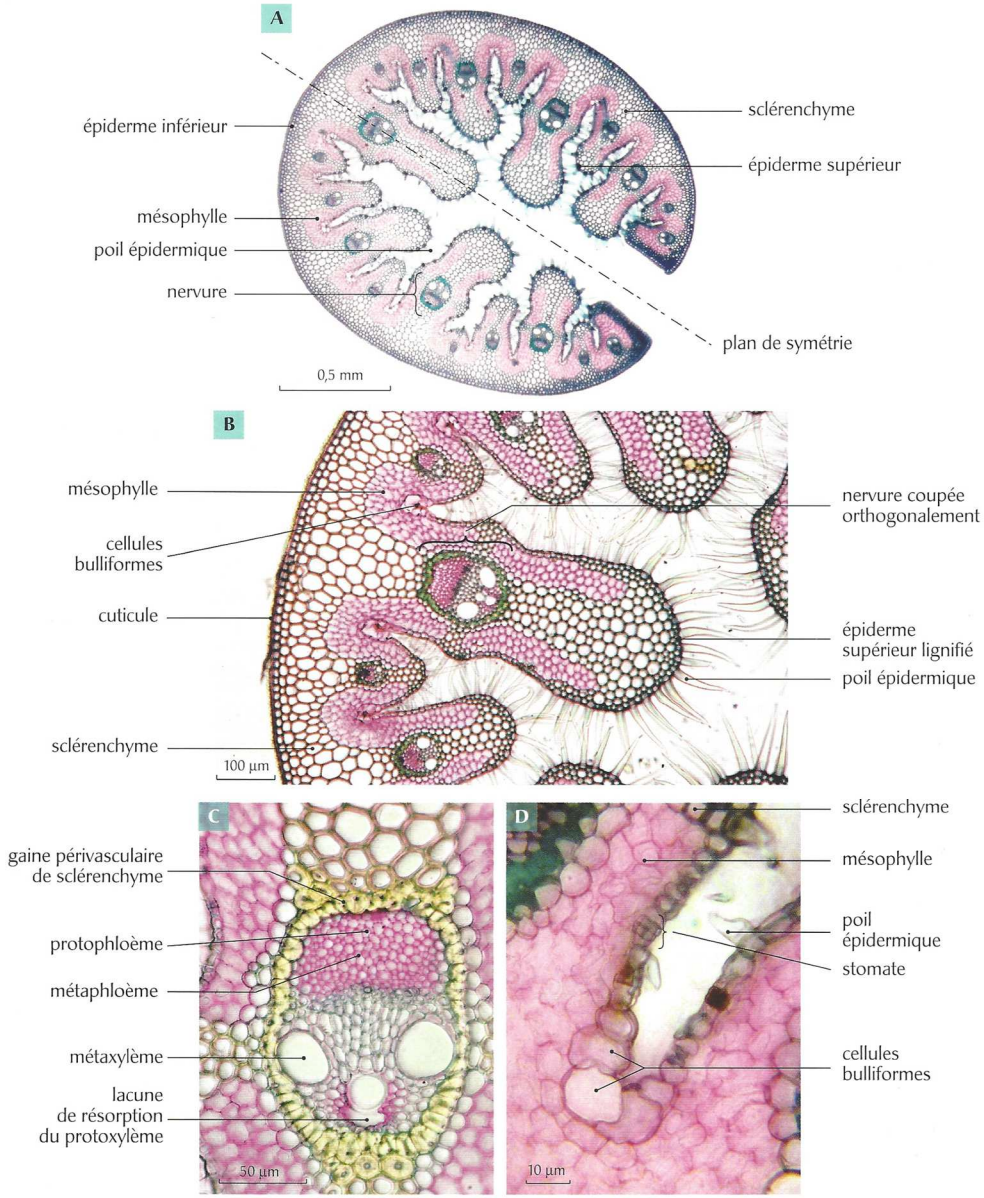
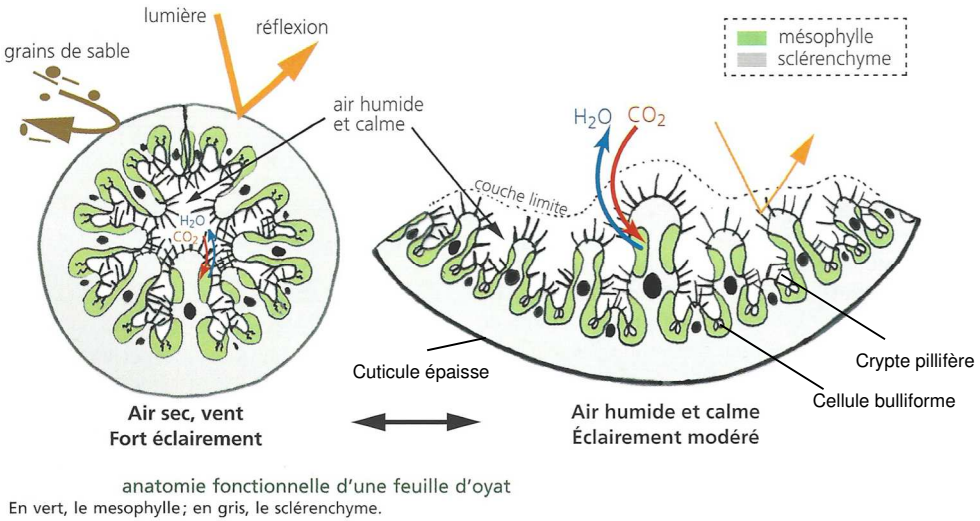


FIGURE 52. Coupe transversale de limbe d'Oyat. D'après BOUTIN *et al.* (2010).



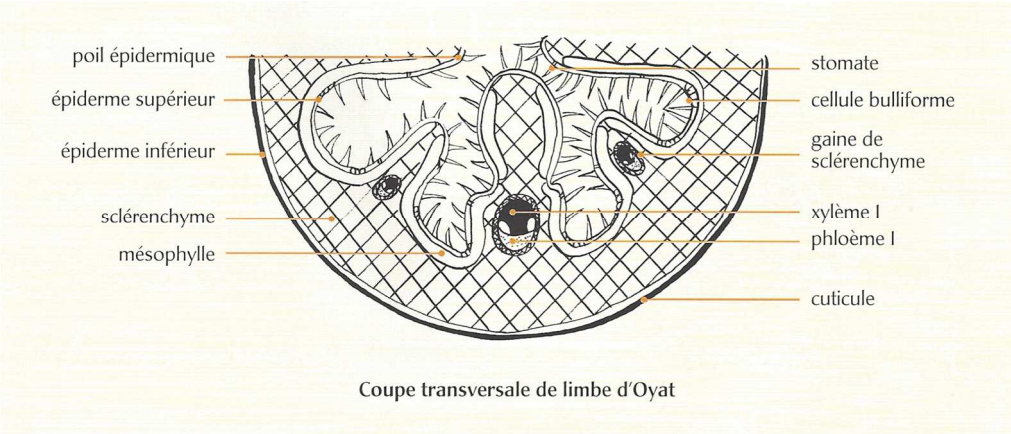
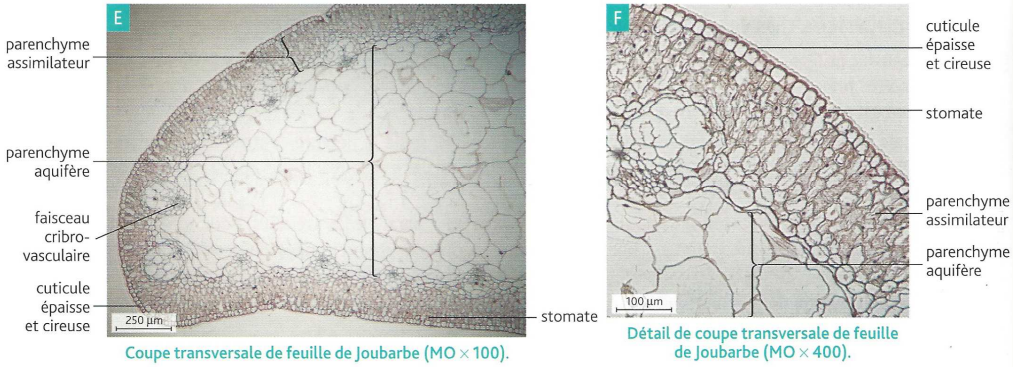


FIGURE 53. Enroulement et ouverture des feuilles d'Oyat + schéma en figurés conventionnels.
D'après MEYER *et al.* (2008) et BOUTIN *et al.* (2010)



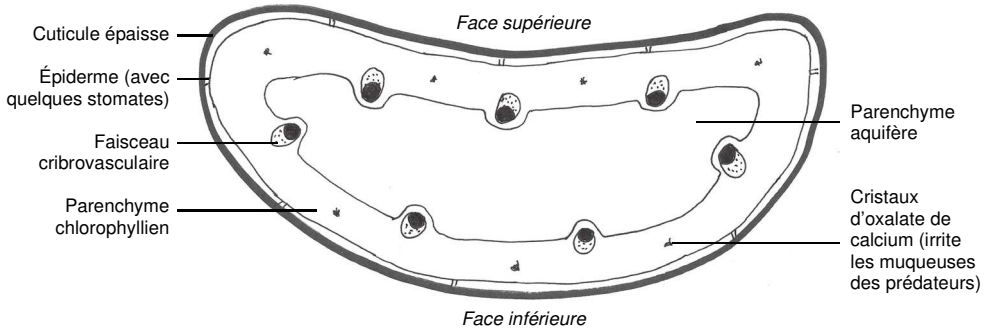
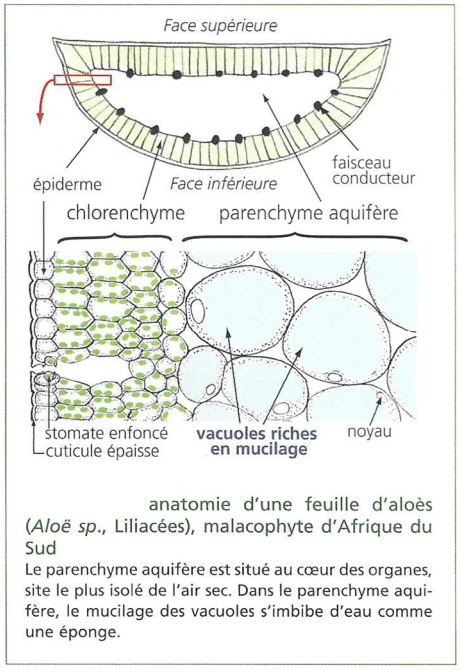
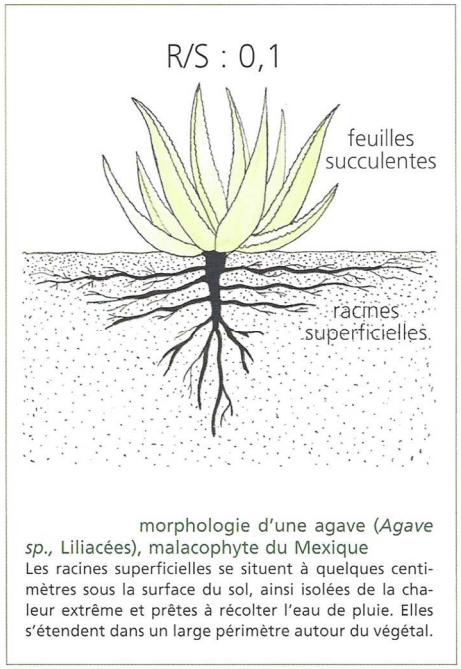


FIGURE 54. Coupe transversale de limbe de Joubarbe. D'après BOUTIN *et al.* (2010) et original.



anatomie d'une feuille d'aloès (*Aloë sp.*, Liliacées), malacophyte d'Afrique du Sud

Le parenchyme aquifère est situé au cœur des organes, site le plus isolé de l'air sec. Dans le parenchyme aquifère, le mucilage des vacuoles s'imbibe d'eau comme une éponge.



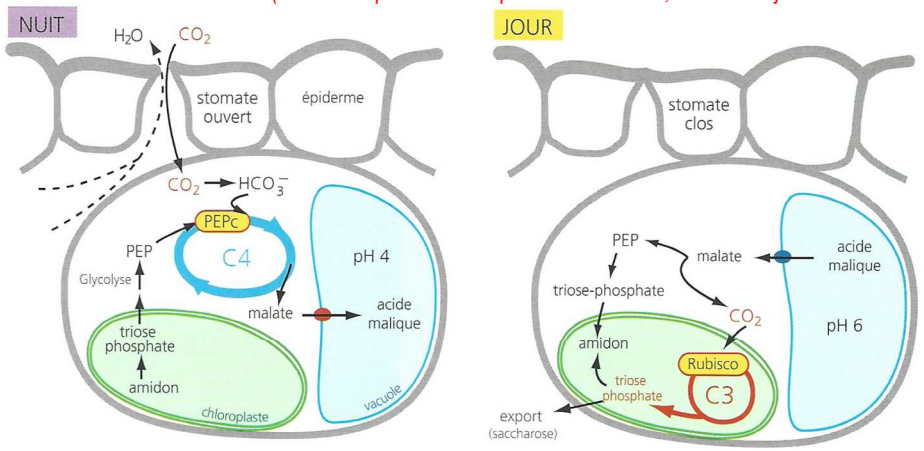
morphologie d'une agave (*Agave sp.*, Liliacées), malacophyte du Mexique

Les racines superficielles se situent à quelques centimètres sous la surface du sol, ainsi isolées de la chaleur extrême et prêtes à récolter l'eau de pluie. Elles s'étendent dans un large périmètre autour du végétal.

FIGURE 55. Adaptations morpho-anatomiques des malacophytes. D'après MEYER *et al.* (2008).

Encadré G Le métabolisme CAM, un découplage temporel entre captation du CO_2 (la nuit) et assimilation réductrice (le jour)

(Pour aller plus loin : d'après MEYER et al., 2008… déjà tombé à l'écrit !)



photosynthèse CAM pendant la nuit (air à 10 °C et 30 % d'humidité relative) et le jour (30 °C, 5 %) dans une cellule de chlorenchyme

La nuit, l'hydrolyse de l'amidon permet la formation du PEP à rôle d'accepteur du CO_2. Le jour, l'amidon est restauré à partir des sucres C3. La décarboxylation du malate libère du CO_2, qui sera assimilé dans le chloroplaste, et forme du pyruvate qui est converti en PEP puis en triose-phosphate par les réactions inverses de la glycolyse. Le triose-phosphate est transporté dans le chloroplaste où il entre dans la synthèse d'amidon.

L'import du malate (ion) dans la vacuole est actif (couplage avec des pompes à protons), son export est supposé passif. Dans la vacuole, il devient l'acide malique.

FIGURE a. Adaptation métabolique des malacophytes : le métabolisme CAM [*pour information : hors programme*]. D'après MEYER *et al.* (2008).

3. Les rythmes saisonniers, un cas de facteur environnemental modulant le DPE des Angiospermes : illustration au travers du fonctionnement cambial

- Comme nous l'avons montré plus haut, la **production de tissus conducteurs secondaires (xylème II ou bois ; phloème II ou liber)** obéit à des **rythmes saisonniers**, particulièrement visibles dans le cas du **xylème II** puisque des **cernes annuels** sont observables (revoir la figure 30).
- Le **cambium** ne fonctionne **pas en hiver** mais **reprend son activité mitotique** au **printemps** (figure 56) ; il produit alors une ***forte quantité de gros vaisseaux*** (ce qui caractérise le **bois initial** = **bois de printemps**) assurant la **forte montée de sève brute printannière**, puis ***le xylème II croît de manière plus modérée, présentant des petits vaisseaux*** (**bois final** = **bois d'été** = **bois d'automne**) jusqu'à un **nouvel arrêt** de fonctionnement cambial à la **mauvaise saison**.

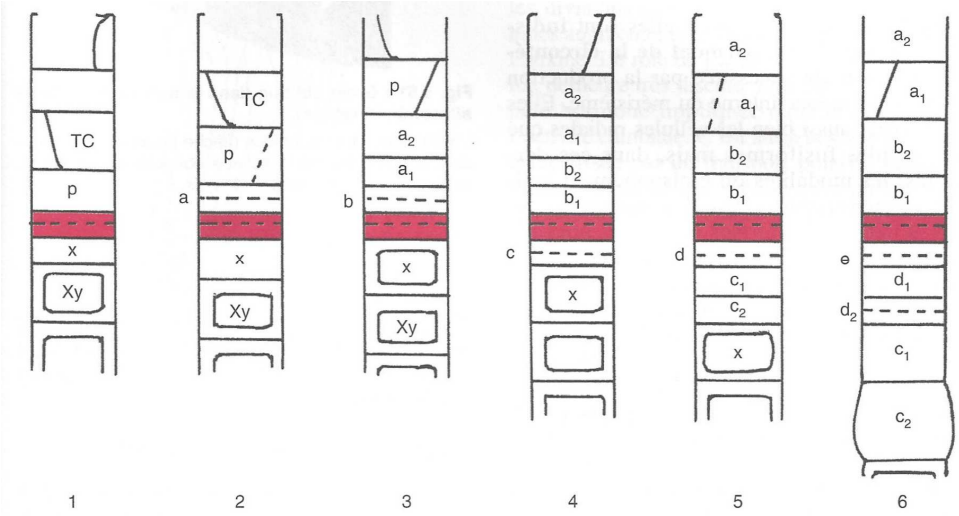


Schéma du fonctionnement cambial.

Les cloisonnements périclines sont représentés en coupe transversale. Au moment de la reprise des mitoses au printemps (en 1), la cellule initiale qui se cloisonne (en rouge) est séparée du xylème mature, Xy, par une dérivée x qui a passé l'hiver à l'état indifférencié ; du côté du phloème, une cellule immature, p, est intercalée entre l'initiale et le dernier tube criblé formé (TC). La division de l'initiale a donné naissance à une dérivée vers le phloème (a en 2) ; les deux cellules se redivisent tandis que x se lignifie et que p se cloisonne, donnant un tube criblé et une cellule compagne. L'initiale produit encore une dérivée vers le phloème (b en 3) avant de former des cellules filles vers le xylème (c, d, e) qui, elles aussi, se redivisent (4 à 6). La cellule initiale produit donc alternativement des dérivées phloémiennes et xylémiennes, mais cette alternance n'est pas régulière. Comme ces dérivées sont, elles aussi, capables de se recloisonner, on obtient rapidement une zone cambiale formée de plusieurs assises de cellules en division.

FIGURE 56. Fonctionnement cambial et saisonnalité. D'après ROBERT & CATESSON (2000).

4. Un impact des facteurs environnementaux sur la relation anatomie-physiologie : cas des feuilles d'ombre et de lumière

α. Une accommodation en lien avec la quantité de lumière reçue : cas des feuilles d'un même arbre ou d'arbres proches d'un même lieu

- L'observation des **feuilles d'un même arbre** en **forêt** montre (figure 38) :
  - En hauteur (plutôt à la cime – ou également en périphérie de l'arbre s'il est isolé) : des **feuilles de lumière :**
    - **plutôt épaisses** (grande épaisseur traversée par la lumière)
    - plutôt **peu larges** (pas besoin d'une grande captant la lumière)
    - et à **fort indice stomatique** (**nombre important** de **stomates** favorisant les **échanges gazeux** et notamment **l'entrée de CO_2**) ⇒ **éclairement maximal** et donc forte **production photosynthétique de photoassimilats**.
  - À la base de l'arbre (ou également à l'intérieur de l'arbre) : des **feuilles d'ombre :**
    - **plutôt fines** (moindre épaisseur à traverser par la lumière)
    - plutôt **large** (plus grande surface captant la lumière)
    - et à plus **faible indice stomatique** (**nombre moins important** de **stomates**) ⇒ **éclairement moindre** et donc **moindre production photosynthétique**.
- Ces **feuilles d'ombre et de lumière** peuvent aussi **se différencier entre individus** dans une forêt : les **individus situés en sous-bois**, percevant **moins de lumière** que les individus de plus grande taille, développent **davantage de feuilles d'ombres**.

On appelle **indice stomatique** le ***rapport (exprimé en valeur absolue ou en pourcentage) du nombre de cellules stomatiques (= cellules de garde) sur le nombre total de cellules d'un épiderme végétal (cellules stomatiques + cellules épidermiques non stomatiques)***.

$$IS = \frac{\textit{nombre de cellules de garde}}{\textit{nombre de cellules de garde} + \textit{nombre de cellules épidermiques au sens strict}}$$

ADAPTATION DES FEUILLES À L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX

La forme des feuilles d'un même arbre varie selon leur exposition à la lumière. Au sommet du houppier, les feuilles dites de lumière sont petites et épaisses, alors qu'à la base du houppier, les feuilles d'ombre sont larges et minces et contiennent plus de chlorophylle par unité de masse sèche. Les feuilles de lumière effectuent des échanges gazeux plus rapides que les feuilles d'ombre. Leur plus grande transpiration entretient une forte tension permettant la montée de la sève brute vers la cime de l'arbre. Ces variations anatomiques (accommodation) existent au sein d'un individu et entre les individus, selon leur exposition à la lumière.

En sous-bois, les végétaux herbacés sont sciaphiles. Leurs feuilles effectuent une photosynthèse efficace dès qu'elles reçoivent une tache de soleil fugace (quelques secondes) filtrées par la canopée. Moins de 1 % de l'éclairement solaire leur parvient; cette lumière est de surcroît appauvrie en radiations photosynthétiquement actives, qui ont été déjà absorbées par les feuilles du couvert. Certaines feuilles concentrent ces radiations par un effet de loupe de l'épiderme, ou les piègent par effet de miroir interne. Des feuilles d'Orchidacées ont ainsi une assise cellulaire rouge, riche en anthocyanes ou en caroténoïdes, sous l'assise chlorophyllienne. Les anthocyanes agissent ici comme un réflecteur, renvoyant aux cellules chlorophylliennes les radiations rouges qu'elles n'ont pas absorbées. Les caroténoïdes élargiraient le spectre d'absorption de la chlorophylle dans l'assise la moins éclairée de la feuille. Ces végétaux herbacés ont tendance à étaler leur feuillage, limitant l'auto-ombrage.

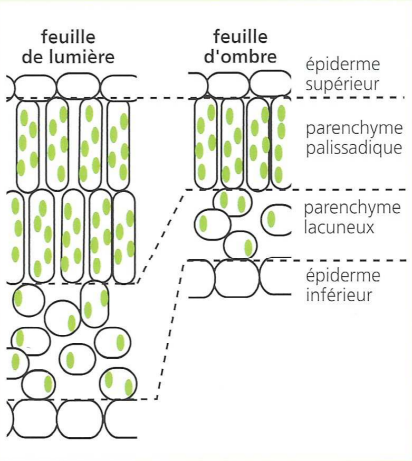


FIGURE 57. Feuilles de lumière et d'ombre. D'après MEYER *et al.* (2008).

β. Une adaptation chez les espèces héliophiles et sciaphiles

- Parmi les espèces végétales, on peut distinguer :
  - Des **plantes de lumière** = **plantes héliophiles** (du gr. *helios*, le soleil), ***poussant dans les endroits exposés au Soleil, typiquement en prairie*** (exemple : Coquelicot *Papaver rhoeas*, Papavéracées)
  - Des **plantes d'ombre** = **plantes sciaphiles** (du gr. *skia*, l'ombre), ***poussant dans les endroits sous-exposés au Soleil, typiquement en sous-bois*** (où parfois seulement 3 % de la lumière touchant la cime des arbres les plus haut parvient !) (exemple : Anémone des bois *Anemone nemorosa*, Renonculacées)

- Ces espèces sont **adaptées à leur milieu** et ne peuvent **pas vivre dans des conditions différentes** de celles qui caractérisent leur milieu d'origine.

γ. Aspects physiologiques (métaboliques) de l'impact de la lumière : notion de point de compensation à la lumière

- Les **végétaux sciaphiles** ont un **point de compensation à la lumière** (voir cadre ci-dessous + figure 58) **proche de 0**, ce qui garantit l'**efficacité de la photosynthèse** pour de **faibles éclairements** et surtout une **efficacité accrue de la photosynthèse** par rapport aux **plantes héliophiles** pour un **même éclairement** ; ces dernières n'atteignent leur **rendement maximum** que pour un **éclairement plus élevé**.

Le **point de compensation à la lumière** (noté I_C – gamma majuscule) est la ***valeur de l'éclairement où la quantité d'énergie lumineuse absorbée permet un niveau des échanges gazeux liés à la photosynthèse (absorption de CO_2, dégagement d'O_2) compensant exactement les échanges gazeux de la respiration (absorption d'O_2, dégagement de CO_2).***

La ***production photosynthétique apparente*** (ou **production photosynthétique nette**) est alors « nulle ».

Chez les **plantes sciaphiles**, le **point de compensation** est souvent **proche de 0**, ce qui veut dire que même avec une **petite quantité de lumière**, ***la production photosynthétique dépasse l'activité respiratoire***. Ce n'est pas le cas chez les **plantes en C3** où la **disponibilité en lumière** est un **facteur limitant** de la photosynthèse.

Notez qu'on appelle **éclairement saturant** la ***quantité minimale de photons suffisant à assurer un rendement photosynthétique maximal***.

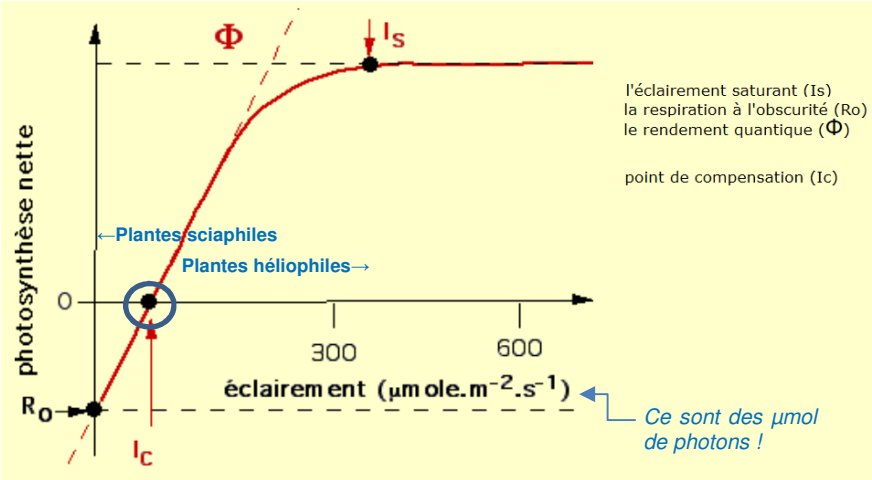


FIGURE 58. Impact de la lumière et notion de point de compensation.
http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Photosynthese-cours/06-facteurs.htm (cons. février 2017)

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **variations morphologiques**, **anatomiques** et **physiologiques** des **organes** d'une **même espèce** sont sous la **dépendance** des **conditions du milieu** au cours de leur **développement**.

B. Le phototropisme caulinaire, un exemple de modulation du DPE des Angiospermes par la répartition d'une ressource, la lumière

Capacités exigibles	✓ **Mettre en évidence**, avec des données expérimentales, le rôle de l'auxine dans le phototropisme caulinaire et ses mécanismes ; ✓ **Présenter** un modèle d'interactions cellulaires et moléculaires expliquant la courbure phototropique.

1. En guise d'introduction : un panorama des « mouvements » végétaux [*pour information ?*]

TABLEAU III. Diversité des « mouvements » végétaux. D'après RAVEN *et al.* (1998b)

TABLEAU RÉSUMÉ Principaux types de mouvements ou de réponses de la croissance aux stimulus extérieurs chez les plantes

TYPE DE MOUVEMENT	DESCRIPTIONS ET EXEMPLES	MÉCANISMES ET/OU AUTRES CARACTÉRISTIQUES
Tropisme : croissance orientée en réponse à un stimulus extérieur	Phototropisme : croissance de la tige, du coléoptile ou du pétiole de la feuille en direction de la lumière	Peut être provoqué par une redistribution de l'auxine vers la face ombragée de l'organe sous l'influence de la lumière. L'auxine stimule alors l'élongation cellulaire sur cette face. On suppose que cette redistribution de l'auxine est déclenchée par un photorécepteur flavoprotéique.
	Géotropisme : croissance des racines vers le bas et des tiges feuillées vers le haut	Apparemment provoqué par une redistribution de l'auxine vers la partie inférieure de la tige et de la racine, induite par la pesanteur. L'augmentation de la teneur en auxine stimule l'élongation cellulaire dans les tiges et l'inhibe dans les racines. Trois hypothèses sont proposées pour expliquer la perception de la pesanteur : 1. Hypothèse des statolithes amylacés 2. Hypothèse de la pression du protoplaste 3. Hypothèse de la tenségrité
	Thigmotropisme : réponse au contact avec un objet solide	Responsable de l'enroulement des vrilles autour d'un support.
Nastie : mouvement en réponse à un stimulus extérieur, la direction du mouvement étant indépendante de celle du stimulus	Nyctinastie : mouvement de sommeil des feuilles	Provient de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus. Est contrôlée par l'horloge biologique et le phytochrome.
	Thigmonastie : mouvement induit par une stimulation mécanique, comme la fermeture des feuilles de la sensitive et de la dionée	Provient de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus. Est déclenchée par l'accumulation de saccharose dans l'apoplaste, dont le potentiel hydrique diminue.
Thigmomorphogenèse : réponse de croissance sans relation avec la direction du stimulus extérieur	Un stimulus mécanique tel que le frottement ou le balancement des tiges inhibe leur élongation et stimule leur croissance latérale	Implique des modifications de l'expression des gènes codant des protéines apparentées à la calmoduline, protéine de fixation du calcium. Les ions calcium interviennent dans le mécanisme.
Héliotropisme : orientation en fonction du soleil	Les feuilles et les fleurs s'orientent spontanément dans la direction des rayons du soleil pendant la journée	Provient de modifications de la turgescence dans les cellules du pulvinus.

- Contrairement à ce que l'on peut couramment penser, les végétaux sont capables de **mouvements**, c'est-à-dire de ***déplacements actifs et orientés de certains organes*** ; on distingue principalement :
  - Les **tropismes** qui sont des ***croissances orientées en réponse à des stimuli externes*** ; une **courbure** peut s'observer en lien avec une **croissance différentielle** des deux côtés d'un axe végétal. Trois grands cas :
    - Le **phototropisme** (du gr. *photos*, la lumière) : ***croissance orientée par la lumière***.
      - Les **tiges** présentent un **phototropisme positif** : elles tendent à **se rapprocher** de la **zone d'éclairement**

(en lien avec le **rôle photosynthétique** de l'appareil caulinaire).
        - Les **racines** présentent un **phototropisme négatif** : elles tendent à **s'éloigner** de la source d'éclairement.
    - Le **gravitropisme** ou **géotropisme** (du gr. *gê*, la terre) : ***croissance orientée par la gravité terrestre***.
        - Les **racines** présentent un **gravitropisme positif** (= vers le **centre de la Terre**).
        - Les **tiges** présentent un **gravitropisme négatif** (= vers le **ciel**).

Il existe deux **grands types de croissance orientée** pour les **ramifications d'une plante** :
- L'**orthotropisme** (= **croissance orthotrope**) : ***croissance due au gravitropisme et caractérisée par un développement vertical des organes*** ; caractérise typiquement la **tige principale** ou la **racine principale**.
- La **plagiotropisme** (= **croissance plagiotrope**) : ***croissance horizontale caractérisant généralement des ramifications latérales***.

    - Le **thigmotropisme** (du gr. *thigmo*, la toucher) : ***croissance orientée par un objet solide autour duquel se vrille l'axe végétal***.
- Les **nasties** qui sont des ***mouvements non orientés en réponse à un stimulus externe*** ; il n'est **pas dû à une ~~croissance différentielle~~** des cellules mais à une simple **variation de la turgescence de certaines cellules**. On peut citer :
    - Les **nyctinasties** : ***modification de la forme des feuilles et de leur port en fonction des rythmes journaliers***.
    - Les **thigmonasties** : ***modification de la forme des feuilles suite à un contact*** (cas du Mimosa rétractant ses **feuilles** ; le rôle serait une **protection contre la prédation**).
- L'**héliotropisme** – *qui n'est pas un ~~tropisme~~ au sens défini précédemment, comme son nom ne l'indique pas forcément…* – est un ***mouvement diurne d'une partie d'une plante qui suit le cheminement du Soleil au cours de la journée*** (ex. Tournesol).
- La **thigmomorphogenèse** : ***inhibition de l'élongation de zones percevant un stimulus mécanique (par exemple un frottement), les ramifications latérales étant alors favorisées***.

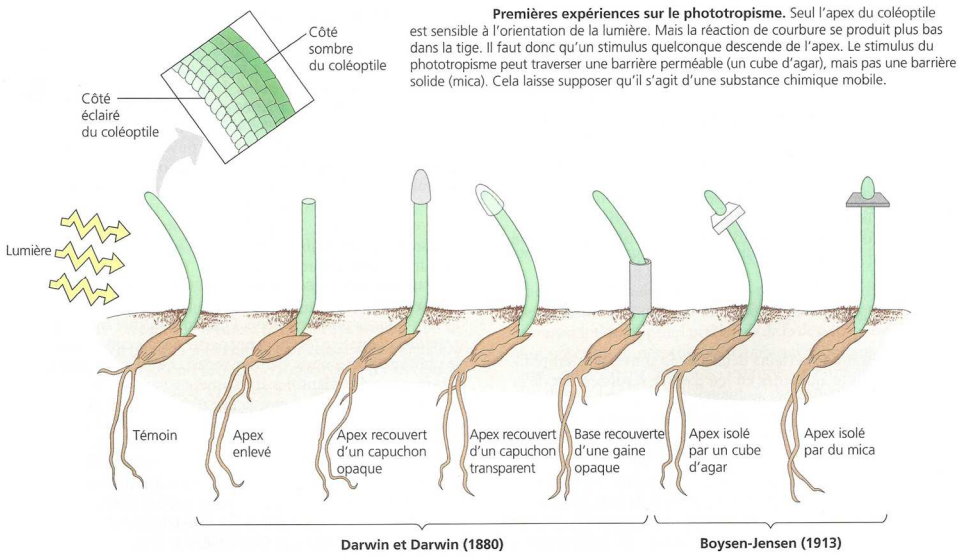
*Les mécanismes de l'**anémomorphose** décrite plus haut relèvent de ce type de processus.*

2. Étude expérimentale du phototropisme positif de la tige

À vous de jouer !	**Comment les plantes répondent-elles à une répartition inégale de l'éclairement lors de leur DPE ?**	
Savoirs à construire	Phototropisme	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation des données	
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
Travail à faire		
▪ *En utilisant les informations prélevées dans les figures 59-62, **caractérisez** l'effet de la lumière sur la croissance d.*		

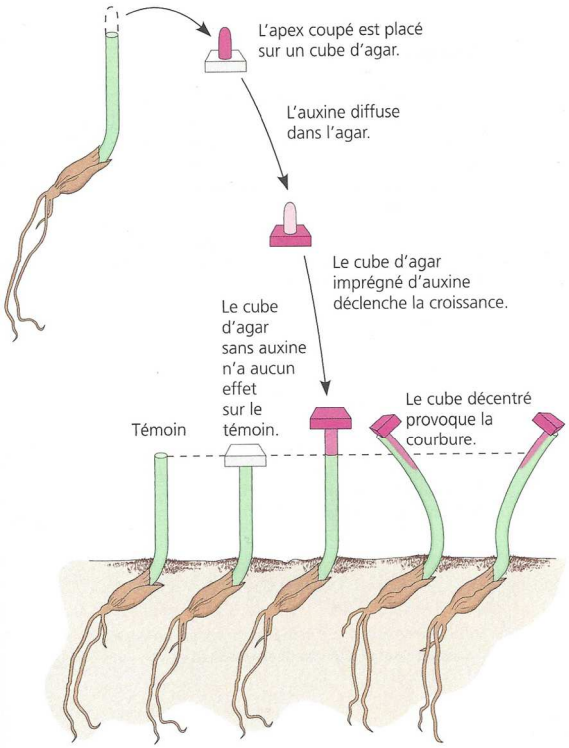
- On utilise notamment des **coléoptiles d'Avoine**, de **Maïs** ou de **Blé**, support historique de la **mise en évidence du phototropisme** ; il s'agit de la ***première tige issue de la germination d'un caryopse de Poacée***.

- *La correction proposée essaie d'organiser l'exploitation de documents autour de grandes idées fédératrices qui faciliteront a posteriori l'apprentissage des notions.*
- *Des compléments d'information utiles sont également proposés.*



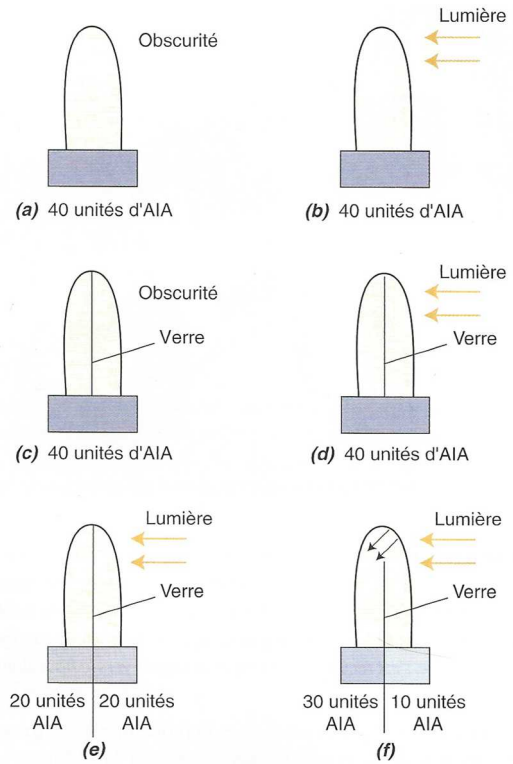
Premières expériences sur le phototropisme. Seul l'apex du coléoptile est sensible à l'orientation de la lumière. Mais la réaction de courbure se produit plus bas dans la tige. Il faut donc qu'un stimulus quelconque descende de l'apex. Le stimulus du phototropisme peut traverser une barrière perméable (un cube d'agar), mais pas une barrière solide (mica). Cela laisse supposer qu'il s'agit d'une substance chimique mobile.

FIGURE 59. Expériences de DARWIN (1880) et BOYSEN-JENSEN (1913).
D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Expériences de Went. Une substance chimique (représentée en rose) capable de passer dans un cube d'agar provoque l'allongement du coléoptile lorsque l'on remplace l'apex par le cube. Si le cube est décentré sur le coléoptile décapité et gardé dans l'obscurité, le coléoptile se courbe comme s'il réagissait à un éclairage latéral. La substance est une hormone appelée auxine. Elle provoque l'allongement des cellules de la pousse.

FIGURE 60. Expériences de WENT (1926).
D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Expérience de Briggs *Expériences de Briggs et de ses collaborateurs montrant le déplacement latéral de l'AIA dans des pointes de coléoptiles de maïs éclairés latéralement. L'auxine est capable de diffuser : on la récolte dans des blocs d'agar. Les unités indiquent les quantités relatives d'AIA présentes dans chaque bloc. (a), (b) Les blocs d'agar récoltent la même quantité d'AIA sous les coléoptiles intacts, qu'ils soient maintenus à l'obscurité ou éclairés. (c), (d) Si les coléoptiles sont séparés en deux parties par une mince lamelle de verre, les blocs d'agar restant entiers, on récolte la même quantité d'AIA qu'en (a) et (b). (e) Si les deux moitiés et les blocs d'agar sous-jacents sont complètement séparés, les quantités d'auxine récoltées sont identiques des côtés obscur et éclairé. (f) Si le sommet du coléoptile est incomplètement fendu, les autres conditions restant semblables à (e), la quantité d'auxine diffusant à partir de la moitié ombragée est supérieure à celle qui provient de la partie éclairée. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle l'éclairage unilatéral induit un déplacement latéral de l'AIA de la moitié éclairée du coléoptile vers la partie obscure.*

FIGURE 61. Expériences de BRIGGS (1964).
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

Spectre d'action révélant le rôle de la lumière bleue dans le phototropisme. (a) La courbure d'une plante vers la source lumineuse est régie par un photorécepteur de la lumière bleue appelé phototropine. Dans ce spectre d'action correspondant au phototropisme du coléoptile du Maïs (*Zea mays*), on peut constater que seules des longueurs d'onde inférieures à 500 nm (bleu et ultraviolet) réussissent à provoquer une courbure de la pousse. **(b)** Les photographies du haut ont été prises au début de l'expérience ; celles du bas, après une exposition de 90 minutes à une lumière latérale de la couleur indiquée.

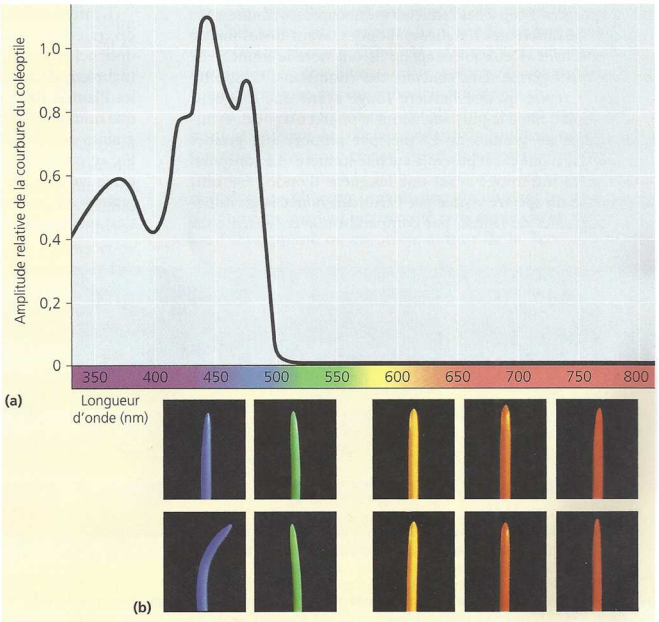


FIGURE 62. Mise en évidence du rôle de la lumière bleue dans le phototropisme.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

a. Le phototropisme, une réponse à une répartition anisotrope de l'éclairement

- En présence d'une **répartition anisotrope de la ressource lumineuse**, on constate que les **coléoptiles se courbent** en direction de la **source de lumière** et poursuivent leur croissance dans ce sens (figure 1), alors qu'en cas de **répartition isotrope**, la **croissance** est **droite** (*témoin non illustré*).

b. Le phototropisme, un processus supposant une courbure due à une auxèse différentielle des deux côtés d'une tige

- On constate que **l'étude histologique** des coléoptiles révèle que les cellules situées du **côté opposé à la lumière** sont plus longues que les **cellules situées du côté de la lumière** (figure 1) ; on peut donc en déduire que la courbure phototropique est vraisemblablement due à une **élongation cellulaire (auxèse) plus importante du côté où s'effectue la courbure** par rapport au côté exposé à la lumière, assurant le **penchement du coléoptile** vers la **source de lumière**.

c. Le phototropisme, un processus supposant la captation de l'anisotropie de lumière au niveau apical (méristématique)

- On s'intéresse aux **expériences de DARWIN (1880)** (figure 1) qui cherchent à élucider la localisation de la **captation du signal lumineux**.
- On constate que, en conditions d'**éclairement anisotrope** :
  - Un **coléoptile décapité** ne subit **pas de courbure**.
    ⇒ On peut supposer que la **captation de l'anisotropie lumineuse** est due, au moins en partie, à l'**apex**.
  - De même un **apex recouvert** par un **capuchon opaque** ne subit pas de courbure mais un **apex** recouvert par un **capuchon transparent** subit une **courbure**
    ⇒ Cela **confirmerait** la captation apicale du signal lumineux.
  - Enfin, on constate qu'un coléoptile dont la **base** est **masquée par un manchon** opaque subit une courbure phototropique
    ⇒ La **captation du signal lumineux** semble donc **uniquement apicale**.

d. Le phototropisme, un processus médié par l'auxine

- La **zone de perception du signal lumineux** étant **éloignée** de la **zone de courbure**, on déduit qu'il existe vraisemblablement un **facteur assurant la communication** entre les deux zones, **produit par l'apex** (*on sait aujourd'hui que c'est au niveau du **MAC***). On cherche ici à **identifier** ce facteur.
- Les **expériences de BOYSEN-JENSEN (1913)** (figure 1) permettent de montrer que l'élément qui migrerait de l'apex (zone de captation du signal lumineux) vers la zone de courbure est de **nature diffusible** et probablement **hydrophile** : il n'est en effet **pas arrêté par un cube d'agar** mais l'est par une plaque minérale.
- La **facteur diffusible**, même s'il n'est identifié est baptisé « **auxine** » par WENT. Les expériences de WENT (1926) (figure 2) permettent de montrer que :
  - Un **coléoptile décapité** ne subit **pas d'élongation**
    ⇒ **Confirmation** des résultats de DARWIN.
  - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose **de l'agar** ne subit **pas d'élongation**.
    ⇒ L'agar utilisé par BOYSEN-JENSEN n'est donc **pas responsable en lui-même de l'élongation**.
  - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose un **morceau d'agar** ayant été en **contact prolongé avec un apex** (zone de perception de la lumière et de production du facteur diffusible) subit une **élongation**.
    ⇒ On en déduit que le **facteur diffusible**, probablement accumulé dans le cube d'agar, a induit cette **élongation** (absente chez le témoin non exposé à l'apex).
  - Un **coléoptile décapité** sur lequel on dépose le **même bloc** que précédemment (= avec auxine), mais sur **une moitié seulement de la tige**, subit une **courbure** avec une **élongation plus importante** du **côté où le bloc a été déposé**
    ⇒ On en déduit que le **facteur diffusible** induit une **élongation à l'aplomb verticalement** de zone de diffusion au niveau de l'apex. ⇒ **L'élongation différentielle** constatée lors du **phototropisme** est probablement due à une **répartition différentielle** de **l'auxine** qui serait **plus concentrée** du côté **d'allongement maximum**.

L'**auxine** n'a été isolée qu'en **1931** par **KOGL et HAAGEN SMIT** qui ont mis au jour sa **structure chimique**, découvrant l'**acide indole-3-acétique (AIA)** (revoir plus haut).

WENT qui ne connaissait pas la nature du facteur diffusible avait proposé une **échelle de concentration indirecte** basé sur l'**angle de courbure phototropique** qui apparaissait d'autant plus **important** que le **bloc d'agar** avait **séjourné longtemps** sur le **coléoptile**, avec toutefois un **plafonnement** de cet angle passé un certain temps ; on peut aujourd'hui produire le **même document avec une concentration connue en auxine** (figure 63). Ce test avait été baptisé « **test avoine de WENT** » puisque réalisé sur des coléoptiles d'avoine.

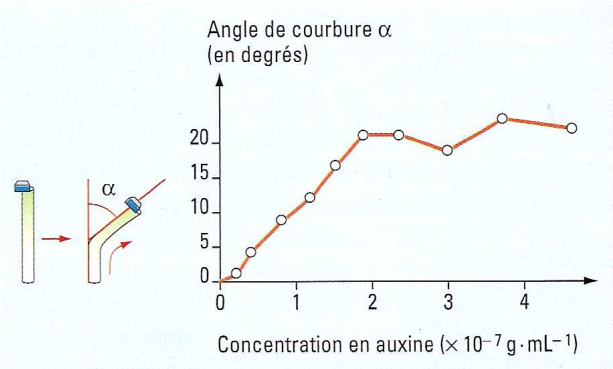


FIGURE 63. Le test avoine de WENT (1926).
À l'époque de WENT, l'axe des abscisses correspondait au temps de dépôt du bloc d'agar chargé en « facteur diffusible ».
D'après DUCO *et al.* (2001).

e. Le phototropisme, un processus impliquant une modification de la répartition de l'auxine et donc un transport latéral de l'auxine

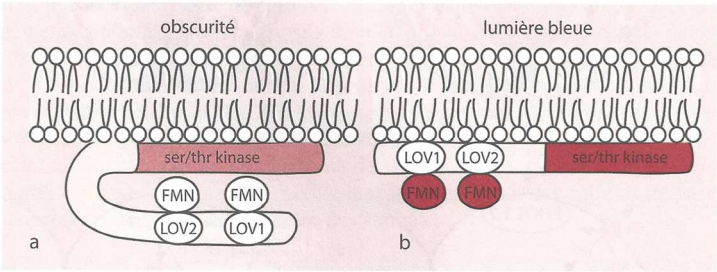
- Les **expériences de BRIGGS (1964)** cherchent à affiner la **manière dont agit la détection du signal phototropique** sur la **production d'auxine** et sa **répartition**. Pour cela, le scientifique **dose la quantité d'auxine** récupérée sur des **blocs d'agar** sur lesquels ont séjourné pendant un temps fixe des **pointes de coléoptiles** comprenant des **apex** ; *il est à noter que l'auxine récupérée ne l'est pas au niveau de l'apex mais un peu plus bas sur le coléoptile.*
- On constate que (figure 61) :
  - Un bloc sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** comprend **autant d'auxine**, qu'il ait séjourné **à la lumière (même répartie de manière anisotrope)** (b) ou **l'obscurité** (a)
    ⇒ La **production d'auxine** par l'apex **ne dépend donc pas d'un signal lumineux** et semble être **constante au cours du temps** au sein de l'**apex**, qu'il y ait ou non de la lumière.
  - Un bloc sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** complètement fendue en deux (par une lame de verre) comprend **autant d'auxine**, qu'il ait séjourné **à la lumière (répartie de manière anisotrope)** (d) ou **l'obscurité** (c).
    ⇒ On confirme ici que la **production d'auxine** par l'apex **ne dépend donc pas d'un signal lumineux** et semble être **constante au cours du temps** au sein de l'**apex**, qu'il y ait ou non de la lumière ;
    ⇒ Mais en outre, on apprend qu'il n'y a vraisemblablement **pas de production plus importante d'auxine du côté éclairé** par rapport au côté non éclairé.
  - *Comme on peut se demander s'il n'y a pas homogénéisation de la concentration en auxine dans le bloc de gélose, on sépare ici en deux la pointe de coléoptile et le bloc de gélose sous-jacent tout en l'éclairant de manière anisotrope* ; on constate qu'on récupère la **même quantité d'auxine** dans **chaque demi-bloc d'auxine** (e).
    ⇒ La **production d'auxine** n'est donc pas différente entre les **deux côtés**, éclairé ou non.
  - En revanche, un **bloc** lui-même **sectionné en deux** sur lequel a **séjourné une pointe de coléoptile** fendue en deux (par une lame de verre) sauf **au niveau apical** et **éclairé de manière anisotrope** comprend **davantage d'auxine dans la partie non éclairée** que dans la partie éclairée (f).
    ⇒ *Comme on a conclu que la production ne dépendait pas du signal lumineux*, on peut penser qu'il y a simplement, **au niveau apical**, un déplacement et une **répartition de l'auxine** préférentiellement du **côté obscur**.

- *Le **mécanisme moléculaire** paraît en limite de programme mais on peut le discuter puisqu'il est question de construire un « modèle d'interactions cellulaires et moléculaires expliquant la courbure phototropique ». Il est donc **prudent** d'y consacrer un peu de temps (figure 66).*

f. Le phototropisme, un processus supposant une détection de radiations bleues [par les phototropines]

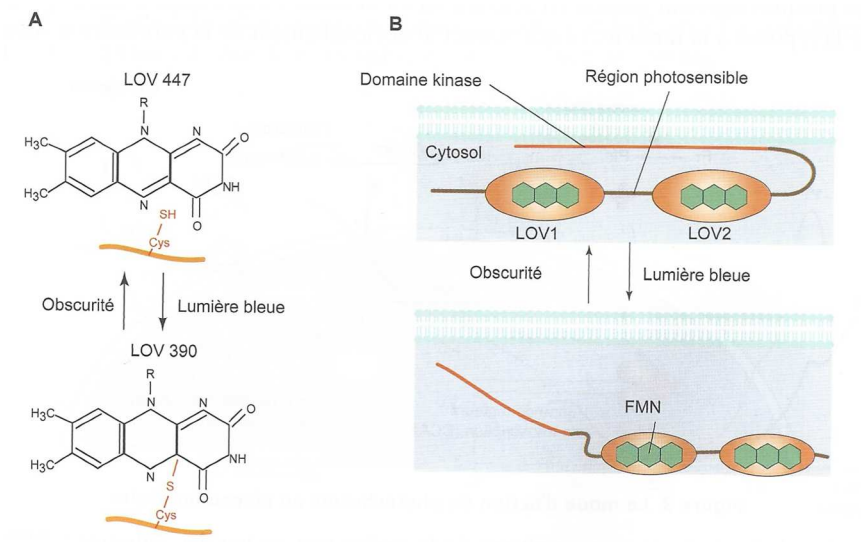
- On constate que, parmi les **longueurs d'ondes du spectre de la lumière visible**, seules les **radiations violettes et bleues** (éventuellement le vert, très légèrement) induisent une **courbure phototropique**, celle-ci étant maximale dans le bleu (figure 62) : on en déduit que le **signal lumineux à l'origine de la courbure phototropique** est de nature **bleue**.

Les phototropines sont des photorécepteurs à la lumière bleue impliquées dans la régulation des processus servant à optimiser l'efficacité photosynthétique des végétaux pour adapter leur croissance en fonction de leur environnement lumineux.



Perception de la lumière bleue par les phototropines.
Ces protéines possèdent dans la partie N-terminale une région avec deux domaines LOV et dans la partie C-terminale un domaine ser/thr kinase. Suite à la perception de la lumière bleue par les deux chromophores FMN, la protéine change de conformation, ce qui permet au domaine ser/thr kinase de la protéine de pouvoir interagir avec des protéines substrat. **FMN** : Flavine MonoNucléotide ; **LOV** : domaine Light, Oxygen, Voltage.

FIGURE 64. Les phototropines.
D'après MOROT-GAUDRY, PRAT *et al.* (2009b). *Le détachement de la membrane de la conformation activée de la protéine n'est pas représenté.*

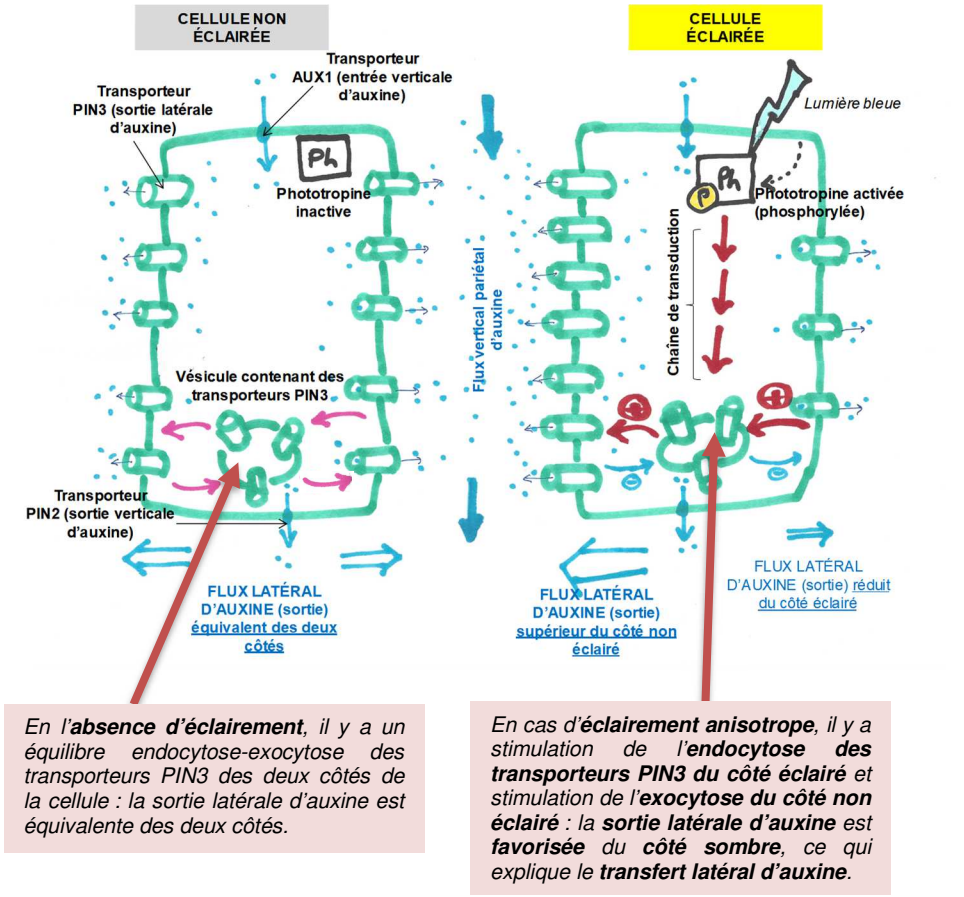


A : Formes non covalente et covalente de la FMN suite à une photo-excitation par la lumière bleue ; B : Perception de la lumière bleue et activation par auto-phosphorylation de la phototropine

FIGURE 65. Les phototropines : autre vision.
D'après RICHARD *et al.* (2012).

- On connaît aujourd'hui les **photorécepteurs à la lumière bleue** impliqués dans le **phototropisme** : ce sont des **phototropines** (figures 64-65). Ce sont des ***protéines kinases autophosphorylables exprimées par les cellules méristématiques*** (*il en existe d'autres au niveau des **stomates**, impliqués dans le contrôle de leur ouverture*). Ces protéines sont fondamentalement des ***protéines membranaires extrinsèques*** et comprennent deux conformations :
  - Une **conformation inactive à l'obscurité** où les **domaines LOV** (*Light Oxygen Voltage*), comprenant des **chromophores sensibles à la lumière bleue FMN** (Flavine MonoNucléotide), sont associés à des domaines sérine-thréonine à activité kinasique. Cette association empêche l'activité kinasique.
  - Une **conformation activée *induite par la lumière bleue*** où le **changement de conformation des domaines LOV** induit :
    - Leur **détachement du domaine kinase**, et donc **l'activation** de ***la phosphorylation de la protéine par elle-même*** (**autophosphorylation**).
    - Le **détachement de la protéine phosphorylée** de la **membrane**.

- Les **phototropines activées** agiraient au **niveau cytosolique** selon des modalités encore en partie discutées (et comprenant un contrôle transcriptionnel de facteur variés). Elles favoriseraient **l'exocytose de vésicules golgiennes contenant des transporteurs PIN3 sur le côté non éclairé au sein des cellules éclairées**, ce qui permettrait de favoriser le **transfert de l'auxine vers le côté non éclairé**.



*En l'**absence d'éclairement**, il y a un équilibre endocytose-exocytose des transporteurs PIN3 des deux côtés de la cellule : la sortie latérale d'auxine est équivalente des deux côtés.*

*En cas d'**éclairement anisotrope**, il y a stimulation de l'**endocytose des transporteurs PIN3 du côté éclairé** et stimulation de l'**exocytose du côté non éclairé** : la **sortie latérale d'auxine** est **favorisée** du **côté sombre**, ce qui explique le **transfert latéral d'auxine**.*

FIGURE 66. Modèle ultra-simplifié des conséquences de l'activation des phototropines sur le transport latéral d'auxine. *Figure originale compilée de multiples sources.*

3. Bilan : modèle simple de fonctionnement de la courbure phototropique

- Un **éclairement anisotrope** provoque (figure 67) :
  - Une **migration latérale** vers le **côté sombre de l'auxine** produite par le **méristème apical**, médiée par une **répartition différentielle de transporteurs latéraux (PIN3)** qui prend son origine dans une **signalisation** initié par les **phototropines activées** par la **lumière bleue**.
  - Un **transport vertical de l'auxine**, en conséquence, plus **important** du **côté sombre**.
  - Une **auxèse stimulée davantage du côté sombre** que du côté éclairé, ce qui induit la **courbure**.

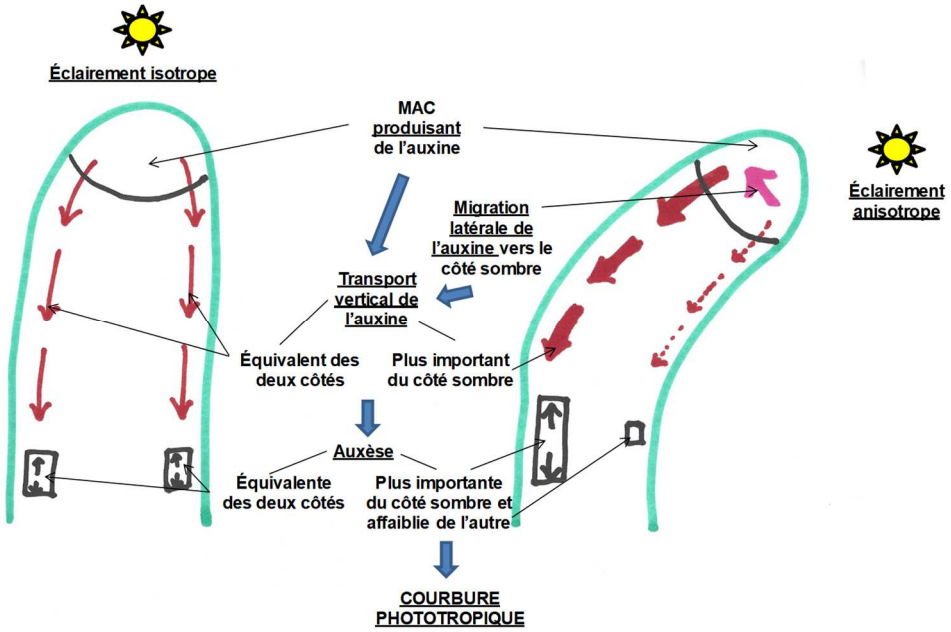


FIGURE 67. Le phototropisme : modèle global. *Figure originale.*

Bilan (adapté du programme)	✓ Le **phototropisme** est une **croissance orientée** liée à une **auxèse différentielle**. ✓ La **lumière**, **facteur externe**, induit une **répartition différentielle** de l'**auxine**.

C. Des processus de DPE comparables dans l'appareil racinaire par rapport à l'appareil caulinaire

- *Le programme signale qu'en théorie, on ne peut pas poser de questions sur l'appareil racinaire mais qu'on doit se limiter à l'étude de documents.*

1. Un DPE qui fait appel à un méristème apical racinaire (MAR) et aux trois processus du développement : mérèse, auxèse, différenciation

- Revoir I.A.2. et l'encadré C.

2. Une possibilité de ramification par des méristèmes latéraux (néoformés)

- Revoir I.D.2.a. et la figure 32.

3. Un contrôle possible du DPE par l'environnement : l'exemple du gravitropisme positif (lui aussi médié par l'auxine)

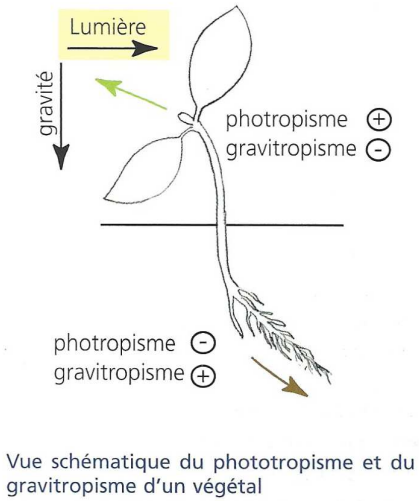


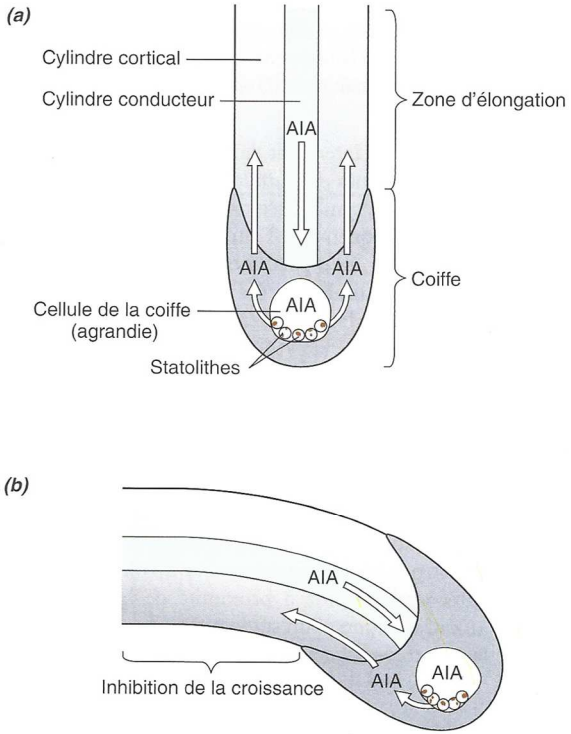
FIGURE 68. Phototropisme et gravitropisme dans les racines et les tiges.
D'après MEYER *et al.* (2008).

- Nous l'avons dit plus haut, on appelle **gravitropisme** ***la croissance orientée des plantes sous l'effet de la pesanteur***. Celui-ci est **positif au niveau des racines** (figure 68) et négatif au niveau des tiges (figure 69).
- On sait que la **répartition de l'auxine**, produite au niveau de la columelle (= partie centrale de la coiffe racinaire), est **modifié latéralement** dans le cas d'une **courbure gravitropique**, contrairement au cas général (où l'auxine est répartie équitablement dans la racine). Comme **l'auxine inhibe l'auxèse des cellules racinaires** (figure 41), c'est du **côté opposé à l'élongation maximale** qu'elle **s'accumule** (**figure 70**).

Le géotropisme *Réponse géotropique de la tige d'une jeune plante de tomate (*Solanum lycopersicum*). (a) La plante a été inclinée horizontalement et est restée dans cette position ; (b) La plante a été placée la tête en bas et maintenue par un support métallique. La tige, droite à l'origine, s'est recourbée et s'est développée vers le haut dans les deux cas. Lorsqu'une plante est placée horizontalement et qu'on la fait tourner autour de son axe horizontal, il ne se produit pas de courbure (réponse géotropique) ; la plante continue à se développer horizontalement. Pouvez-vous expliquer la différence entre la plante que l'on fait tourner et celles qui sont représentées ici ?*

FIGURE 69. Mise en évidence du gravitropisme négatif des tiges avec des pots retournés.
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

- Il semblerait que la **détection de l'orientation de la racine** soit due à des **amyloplastes** situés dans ***certaines cellules de la columelle (= partie centrale de la coiffe)*** : les **statocytes** (figure 71-72). Les **amyloplastes appuieraient sur le REG** et/ou la **membrane plasmique** où ils susciteraient **l'ouverture de canaux ioniques mécano-dépendants** (ces **amyloplastes lourds** exerceraient la **pression à l'origine de l'ouverture** des canaux). Les mécanismes fins de **transduction** sont complexes et en grande partie discutés.

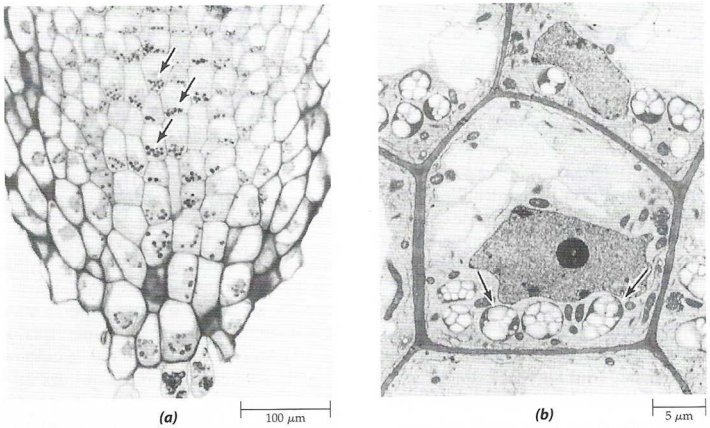


Auxine et géotropisme des racines *(a) L'auxine (AIA) est normalement transportée vers le bas jusqu'à la pointe de la racine en passant par le cylindre conducteur. De là, elle est redistribuée vers le cylindre cortical et l'épiderme de la racine, puis remonte vers la zone d'élongation, où elle contrôle le taux d'élongation cellulaire. (b) Une réorientation horizontale de la racine est détectée par la sédimentation d'amyloplastes contenant de l'amidon (statolithes) dans les cellules de la coiffe. Il en résulte une redistribution asymétrique de l'auxine du côté inférieur de la racine, où l'élongation est inhibée et, par conséquent, la racine se courbe vers le bas. Il est probable que des modifications de la sensibilité à l'auxine interviennent aussi dans ce processus.*

FIGURE 70. Contrôle auxinique du gravitropisme racinaire.
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

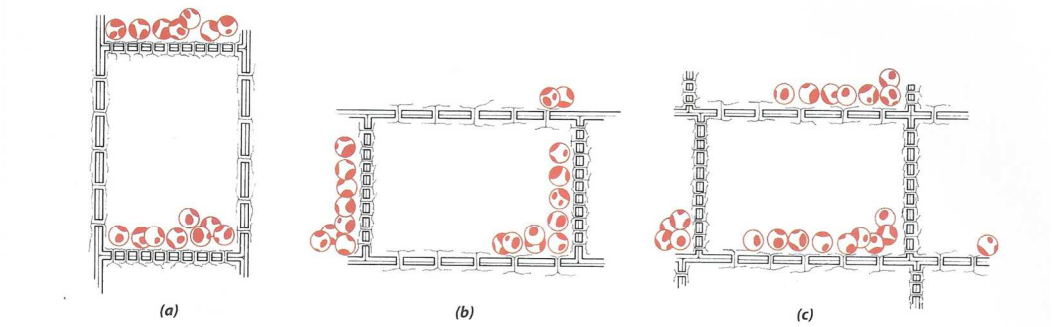
*Le rond blanc représenté dans la coiffe correspond globalement à la **columelle**, même si une seule cellule (un **statocyte**) a été ici représentée.*

Rappelons que, contrairement à ce qui se passe dans la ~~tige~~, les fortes concentrations d'auxine inhibent l'auxèse dans la racine ! (Revoir la figure 41).



Amyloplastes (a) Micrographie d'une coupe longitudinale de la coiffe de la racine primaire de haricot, Phaseolus vulgaris. Les flèches montrent des amyloplastes (plastes contenant de l'amidon) qui se sont déposés à proximité des parois transversales de la colonne centrale de cellules (columelle) de la coiffe. (b) Micrographie électronique de cellules de la columelle d'une coiffe semblable à celle qui est représentée en (a) Les amyloplastes (flèches) sont visibles au fond des cellules, près des parois transversales. On voit nettement les grains d'amidon à l'intérieu des amyloplastes.

FIGURE 71. Les amyloplastes de la columelle (partie centrale de la coiffe), acteurs probables de la détection du champ de pesanteur.
D'après RAVEN *et al.* (2007b).



Amyloplastes et gravité Réponse à la pesanteur des amyloplastes dans les cellules de la columelle de la coiffe. (a) Les amyloplastes se déposent normalement le long des parois transversales dans la coiffe d'une racine s'allongeant verticalement vers le bas. Si la racine est placée horizontalement, (b) et (c), les amyloplastes glissent vers les parois normalement verticales, mais qui sont maintenant parallèles à la sur du sol. Ce déplacement des amyloplastes peut jouer un rôle importar dans la perception de la pesanteur par les racines.

FIGURE 72. Contrôle gravitropique par les amyloplastes des statocytes.
D'après RAVEN *et al.* (2007b).

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **modalités cellulaires** et **moléculaires** du **développement** ainsi que l'influence des **facteurs du milieu** se retrouvent dans le **développement** de **l'appareil racinaire**.

Schémas-bilans généraux (simples)

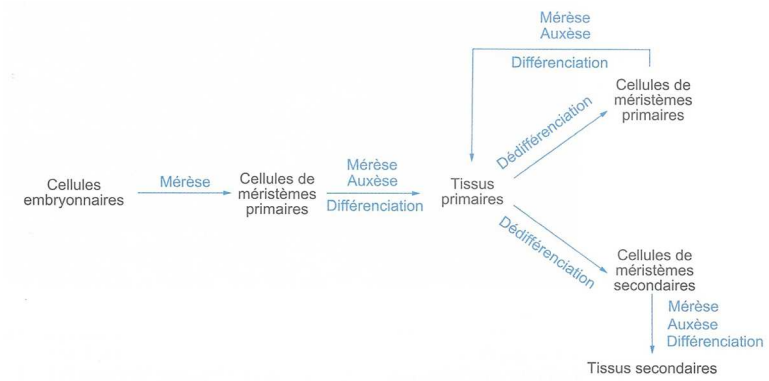


FIGURE 73. Processus du développement post-embryonnaire végétal et filiation des grands types de tissus.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

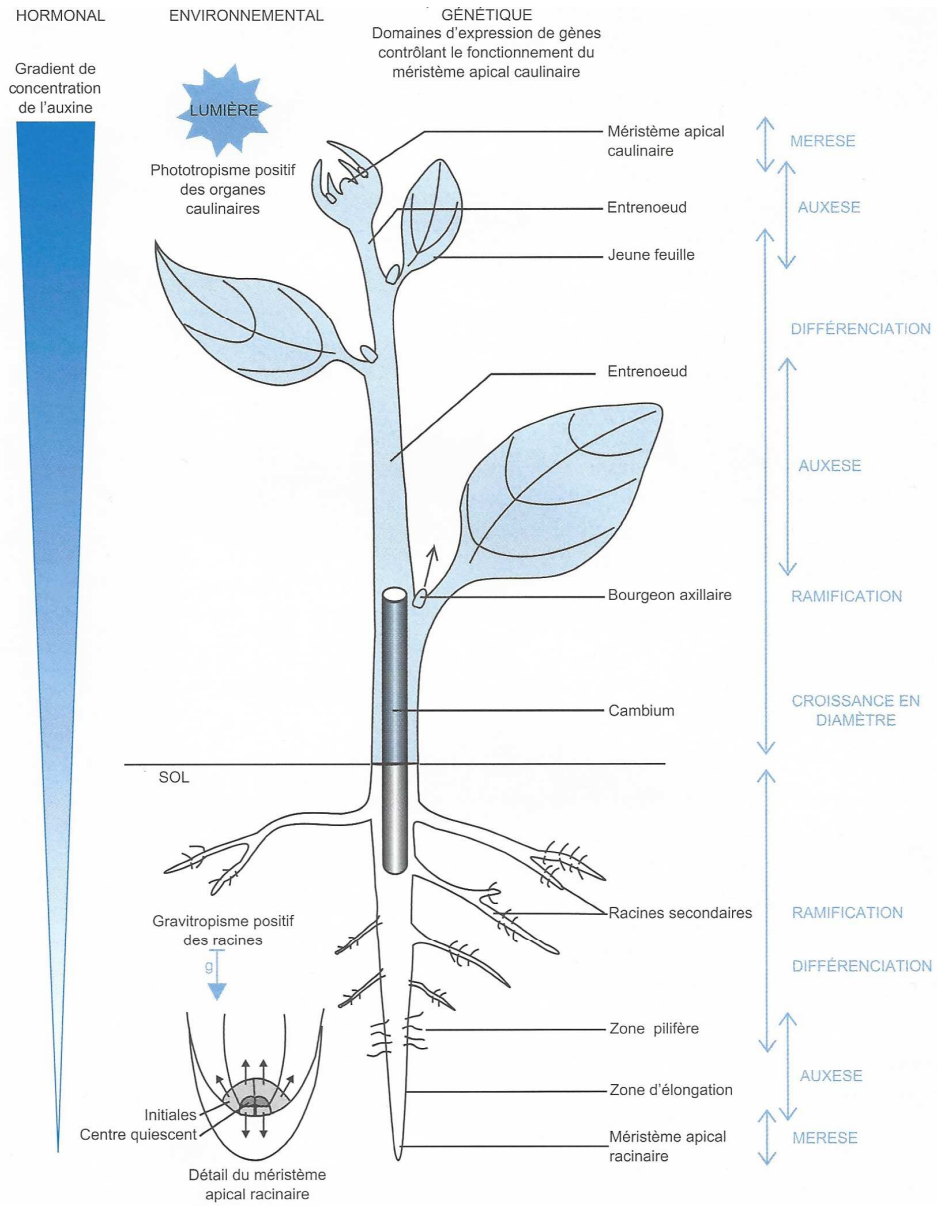


Figure de synthèse Le développement post-embryonnaire des Angiospermes et son contrôle.

FIGURE 74. Le DPE des Angiospermes (et son contrôle). D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

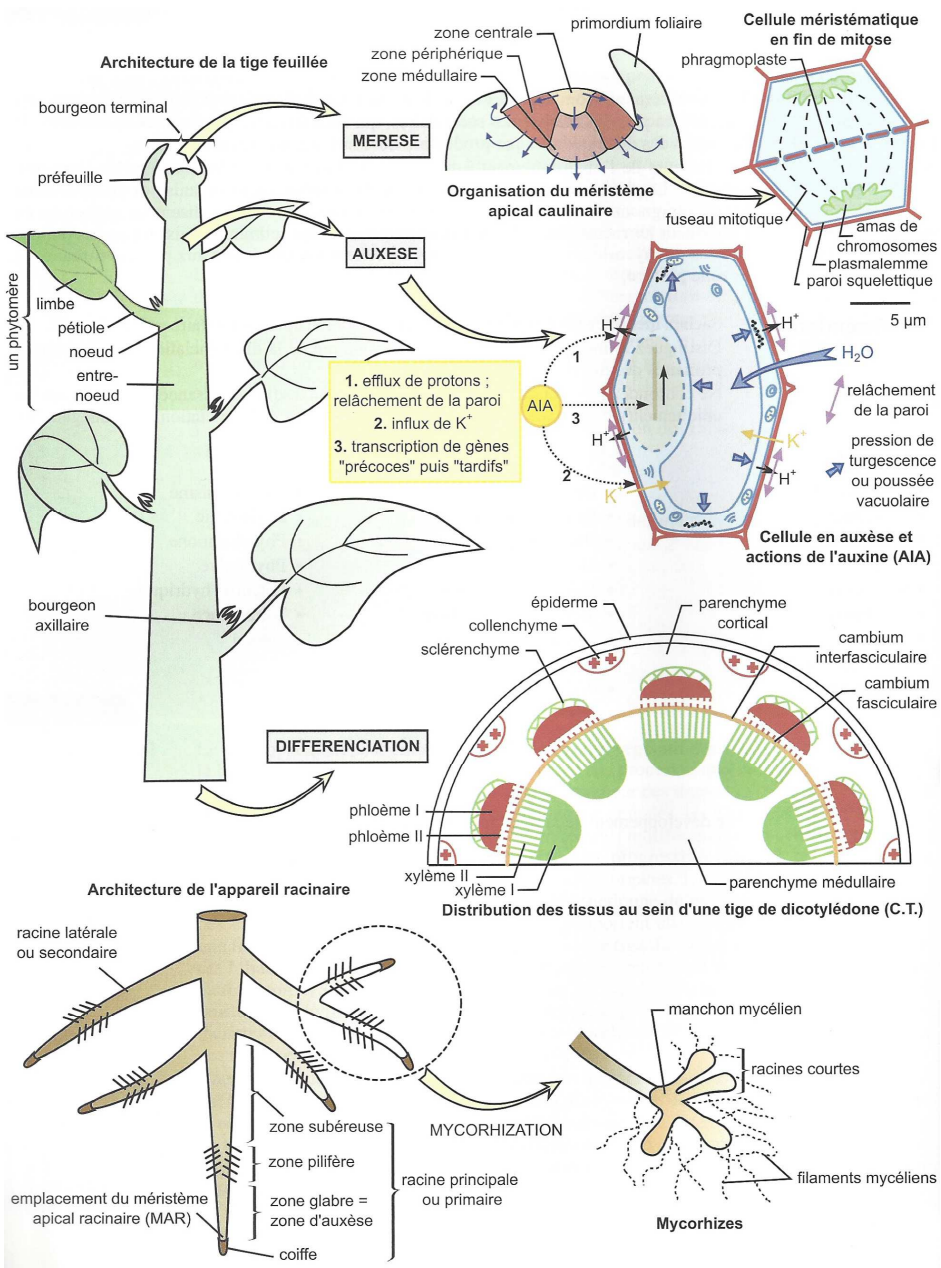


FIGURE 75. Le DPE des Angiospermes. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Schémas-bilans plus précis

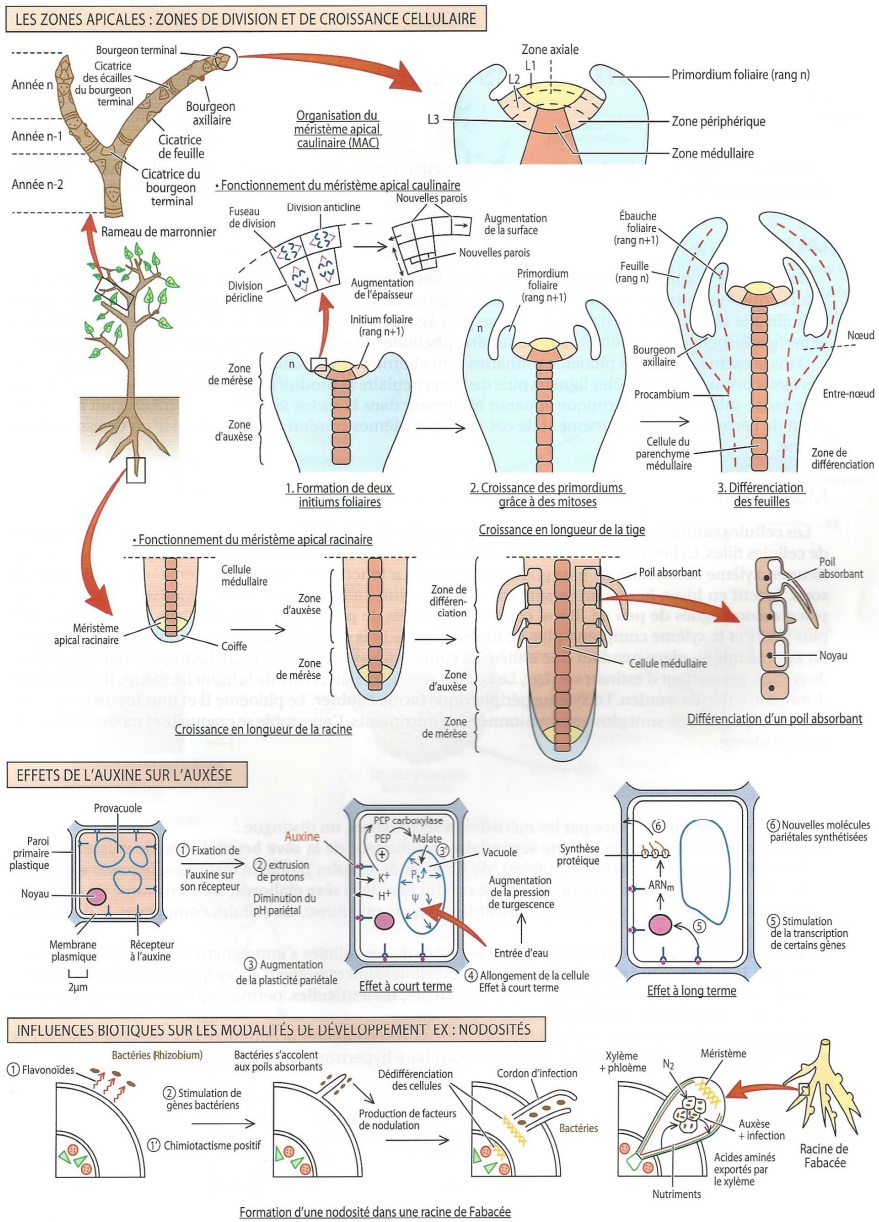


FIGURE 76. Méristèmes primaires et croissance en longueur. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

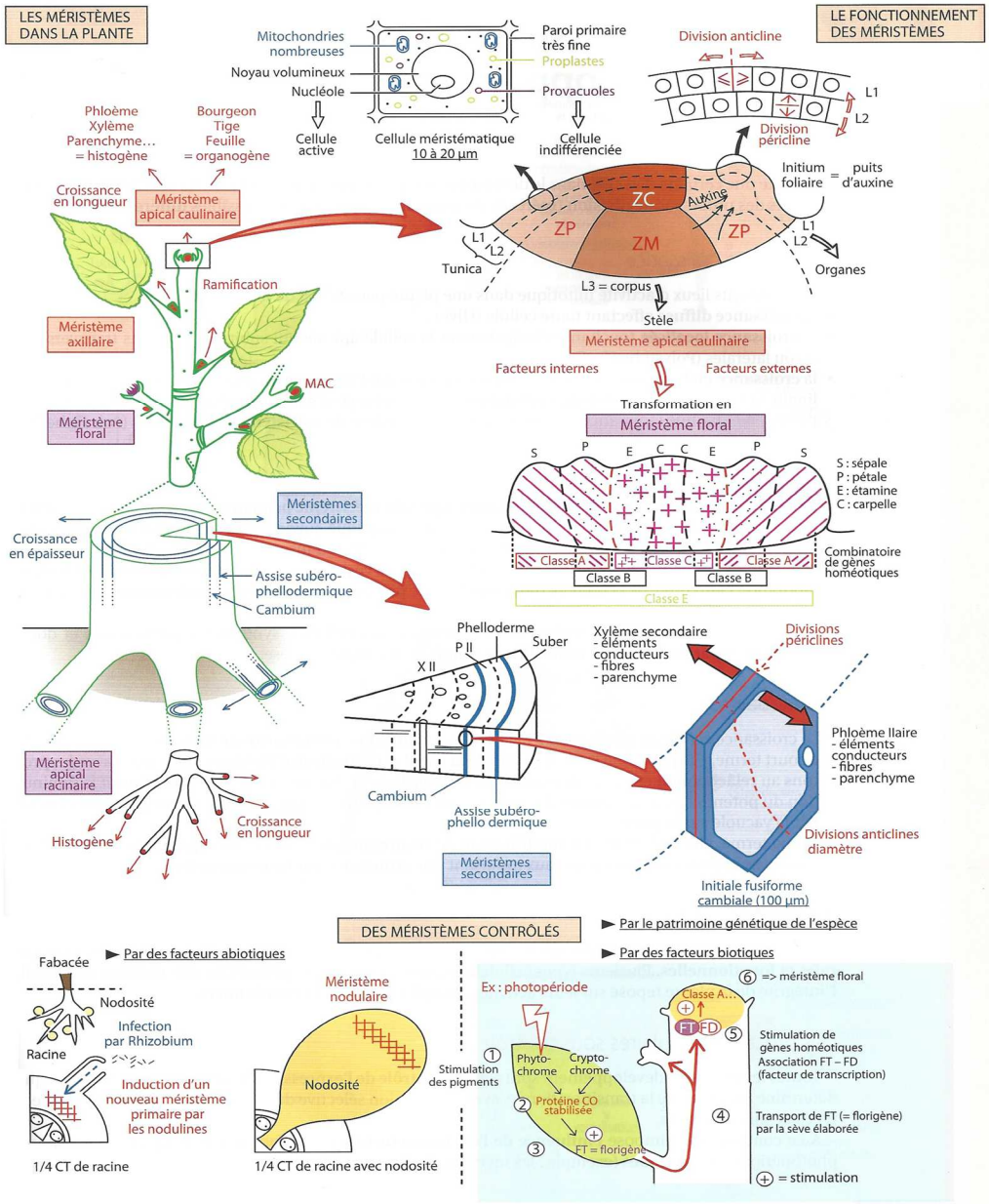


FIGURE 77. Méristèmes et croissance en longueur. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

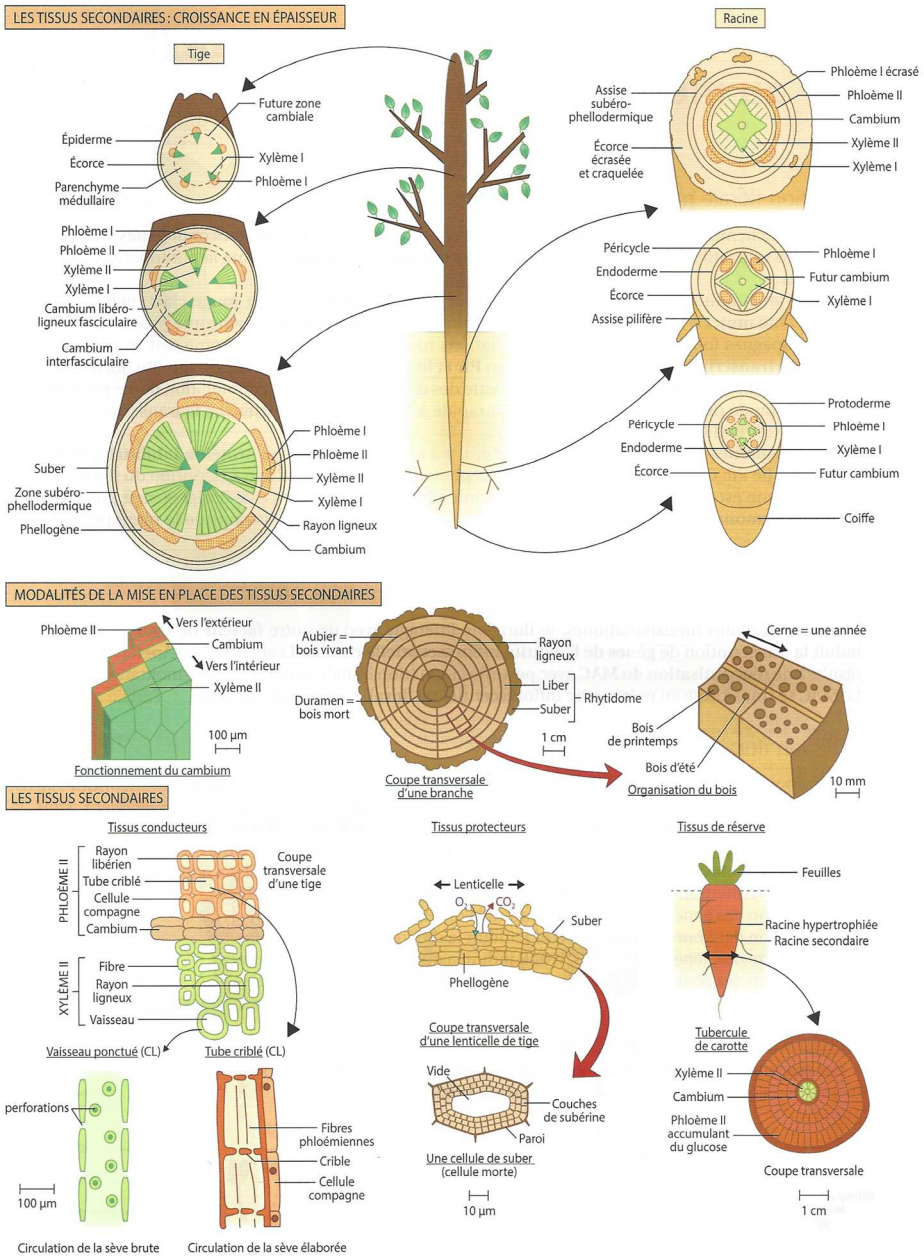


FIGURE 78. Méristèmes secondaires et croissance en épaisseur.
D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

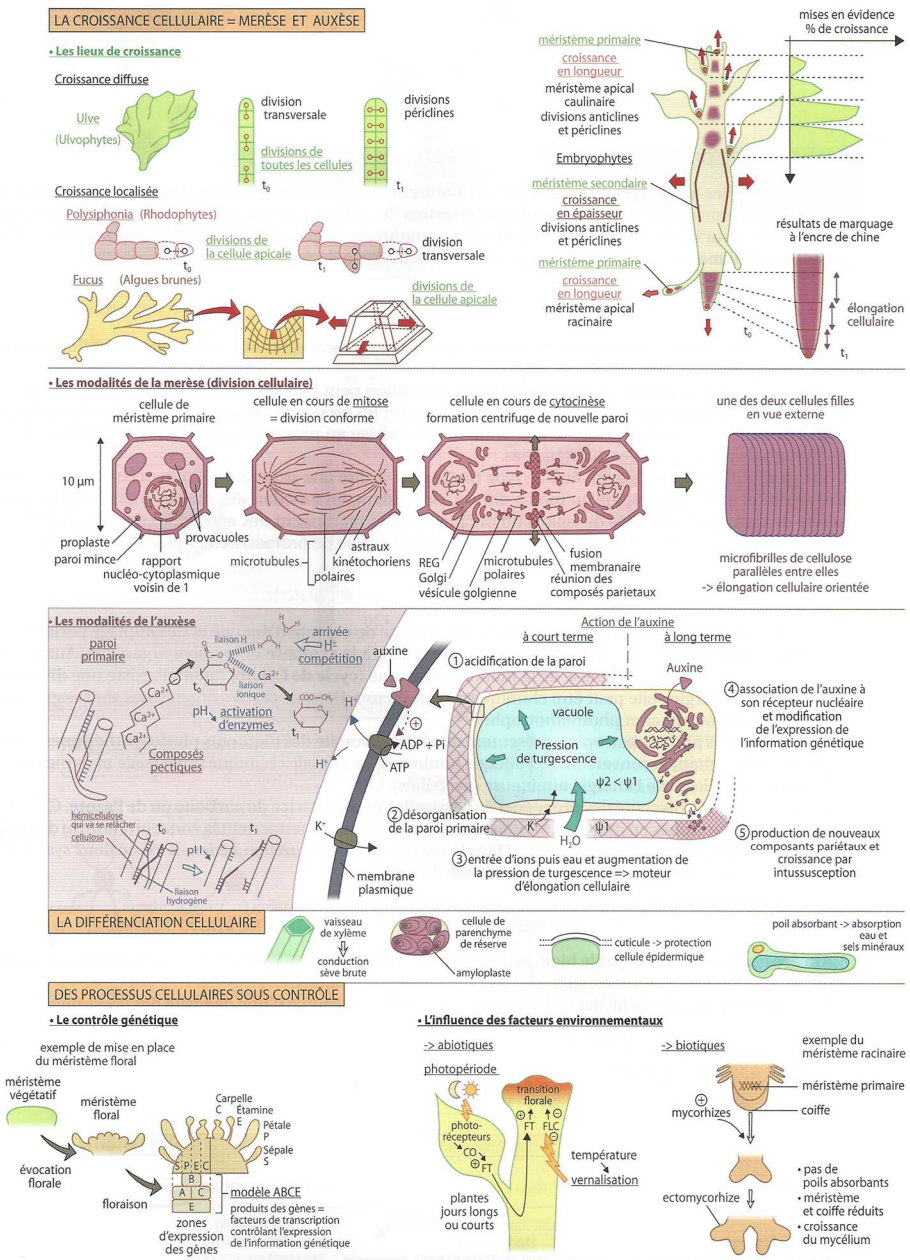


FIGURE 79. Auxèse, mérèse, différenciation. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).
[Pas exactement adapté à votre programme, mais je n'ai rien modifié]

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à réutiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

° **Cycle de vie** des Angiospermes [bien localiser le développement embryonnaire / post-embryonnaire]

(!) Comprendre les notions de **sporophyte** et **gamétophyte**.

- *Méristèmes et croissance, ramification, architecture végétale*

° Expériences de **marquage racinaire**
° Quantification de l'**allongement des entrenœuds** (appareil caulinaire)
° **Cellule méristématique** (méristèmes primaires)
° Étapes de la **mitose végétale**
[° Organisation / fonctionnement du **MAR** – limite programme mais utile en TP]
° **Bourgeons**
° Organisation / fonctionnement du **MAC** [y compris mise en place d'**ébauches foliaires**]
° Mise en place des **méristèmes secondaires** (au moins dans la **tige**)
*NB Avoir compris l'idée de saisonnalité et de **bois initial** / **bois final***
° **Cellule cambiale**
° Fonctionnement du **cambium**
° **Tableaux** comparant les **deux types de méristèmes** (très utile !)
° Mise en place d'une **racine secondaire**
° **Ramification** des tiges : **croissances monopodiale** vs. **sympodiale** (**monochasiale** ou **dichasiale**)

- *Auxèse*

° Expériences de **marquage racinaire**
° Quantification de l'**allongement des entrenœuds** (appareil caulinaire)
° **Mécanismes d'élongation cellulaire**
° **Rôle de l'auxine** en fonction du **type d'organe (graphe)**
° **Modèle d'action de l'auxine** (cas des cellules de tige)

- *Différenciation (histogenèse)*

° **Filiation des tissus** dans la plante
° **Xylogenèse**

- *Impact de l'environnement* (à venir)

° **Anémomorphose** (cas d'accommodation), y compris **l'action du vent sur les bourgeons**
*[Pouvoir expliquer / illustrer des **cas d'accomodation** / **d'adaptation**, comme les **Marguerites**, les **Épicéas**…]*
° Diversité des **xérophytes**
° Coupe transversale d'**Oyat (sclérophyte)**
° Coupe transversale de **malacophyte**
° Fonctionnement saisonnier du **cambium**
° **Feuilles d'ombre** / feuilles de **lumière**
° **Point de compensation à la lumière** (plantes **sciaphiles** vs. plantes **héliophiles**)
° **Expériences sur le phototropisme** : DARWIN (1880), BOYSEN-JENSEN (1913), WENT (1926), BRIGGS (1964)… c'est bien d'en connaître **quelques-unes** (?)
° Mécanisme de **transfert latéral d'auxine**
° **Modèle global** de la **courbure phototropique**
° Contrôle auxinique du **gravitropisme**
[° Amyloplastes des **statocytes**]

- *Schémas-bilans*

Tous (à **synthétiser** sur un seul à votre convenance)

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** :

° Reconnaître / Diagnoser toutes les **structures végétales vues en TP** (TP 2.5.) : méristèmes apicaux (racinaires et caulinaires) / bourgeons, racines, tiges, feuilles… **macroscopiquement** ou **microscopiquement**

Vous pouvez ajouter des clichés (par impression d'écran) dans vos fiches

° Reconnaître / diagnoser les **phases de la mitose végétale**

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUTIN, V., J.-F. FOGELGESANG, J.-F. BEAUX & F. RIBOLA (2010). *Atlas de Biologie végétale BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM & R. L. JONES (dir.) (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants.* Wiley, New York, USA – Blackwell, Oxford, UK, 2e edition (1e edition 2002).

CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).

CAMEFORT, H. & H. BOUÉ (1980). *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Brophytes. Ptéridophytes. Spermaphytes.* Doin, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.

CLESSE, B. (2006). *Glossaire botanique illustré.* Entente nationale pour la Protection de la Nature, Bruxelles (B).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DUCREUX, G. (2002). *Introduction à la botanique.* Belin, Paris.

DUCO, A. (dir.), C. BONNET, P. BRINGER, C. BUSSIÈRE, F. CARIOU, M. CHARLES, A. CLAMENS, J.-P. ESTEBAN, M. GALLIZIA, D. GRANDOUILLET, S. KROGMANN, C. LENNE, J.-F. MOYEN, C. MULNET, D. MULNET, M. NAESSENS & F. SCHMITT, 2001. *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Première S.* Belin, Paris.

GALIANA, D., C. LE ROUX & I. MONCHÂTRE (coord. T.-M. BOTREAU) (2015). *Biologie-Écologie Module M72. Bac technologique STAV. La gestion du vivant et des ressources.* Éducagri, Dijon.

GUIGNARD, J.-L. & F. DUPONT (2004). *Botanique. Systématique moléculaire.* Masson, Issy-les-Moulineaux (92), 13e édition (1e édition 1974).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

HELLER, R., R. ESNAULT & C. LANCE (1998). *Physiologie végétale. 1. Nutrition.* Belin, Paris, 6e édition.

HELLER, R., R. ESNAULT & C. LANCE (2000). *Physiologie végétale. 2. Développement.* Belin, Paris, 6e édition.

KLEIMAN, C. (2001). *La reproduction des Angiospermes.* Belin, Paris.

LABERCHE, J.-C. (2004). *Biologie végétale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), A. ANDRÉ, C. BRUNET, J.-Y. DUPONT, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, G. LÉVÊQUE, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2012). *Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement spécifique.* Bordas, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.), F. MOREAU, R. PRAT, C. MAUREL & H. SENTENAC (2009*a*). *Biologie végétale. Nutrition et métabolisme.* Dunod, Paris.

MOROT-GAUDRY, J.-F., R. PRAT (dir.), I. BOHN-COURSEAU, M. JULLIEN, F. PARCY, C. PERROT-RECHENMANN, M. REISDORF-CREN, L. RICHARD & A. SAVOURÉ (2009*b*). *Biologie végétale. Croissance et développement.* Dunod, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007*a*). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN (2007*b*). *Biologie végétale.* De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998*a*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **1**. Organisation cellulaire.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1989).

ROBERT, D., C. DUMAS & C. BAJON (1998*b*). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **3**. La reproduction.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1994).

ROBERT, D. & A.-M. CATESSON (2000). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. **2**. Organisation végétative.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1990).

ROLAND, J-C., F. ROLAND, H. EL MAAROUF-BOUTEAU & F. BOUTEAU (2008). *Atlas. Biologie végétale. **2**. Organisation des plantes à fleurs.* Dunod, Paris, 9e édition (1e édition 1977).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

TAIZ, L. & E. ZEIGER (dir.) (2010). *Plant physiology.* Sinauer Associates, Sunderland (Massachussetts, USA), 5e édition (1e édition 1991).

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Le DPE des Angiospermes, un processus indéfini et zoné où interviennent des méristèmes 5
A. Nature et localisation des processus impliqués dans le DPE des axes primaires d'une Angiosperme 5
1. Préalable : rappel de l'organisation générale d'une Angiosperme herbacée adulte 5
2. Localisation et coopération des processus du DPE dans les racines primaires : organisation fonctionnelle de l'apex racinaire 6
3. Localisation et coopération des processus du DPE dans les tiges primaires 8
a. Une mérèse localisée dans les bourgeons 8
b. Une croissance itérative et modulaire par l'allongement des entre-nœuds (zones d'auxèse) 10
c. Une différenciation tissulaire (histogenèse) mais aussi en organes (organogenèse) en aval des bourgeons 10
B. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse assurant la croissance en longueur et le développement indéfini de la plante 10
1. Les caractéristiques des territoires méristématiques 10
a. Des tissus à localisation propre, souvent en amas terminaux 10
b. Les cellules méristématiques, des cellules indifférenciées 11
c. La mérèse, une prolifération cellulaire par mitoses 12
d. Des tissus présentant des divisions anticlines et périclines 14
e. Des tissus autoentretenus permettant un développement indéfini 14
f. Des tissus histogènes mais pas toujours organogènes 14
α. La production de nouveaux tissus qui s'allongent et se différencient : le caractère histogène des méristèmes 14
β. La production, au niveau caulinaire, de nouveaux organes : le caractère organogène des méristèmes caulinaires 14
g. Des tissus protégés 15
α. Une protection dans des bourgeons pour les méristèmes aériens 15
β. Une protection par une coiffe pour le méristème apical racinaire (MAR) 15
2. Organisation et fonctionnement d'un méristème primaire : le méristème apical caulinaire 15
a. Organisation et double zonation du méristème apical caulinaire (MAC) 15
α. La zonation ZC/ZP/ZM 15
β. La zonation corpus-*tunica* 15
γ. Une activité mitotique qui perdure dans le procambium et le méristème fondamental 16
b. Un méristème apical histogène et organogène qui assure la mise en place de nouveaux phytomères (= modules) 16
α. Le phytomère (= module), unité de base de l'organisation de la tige herbacée 16
β. Modalités de mise en place d'un nouveau phytomère : une activité répétitive et indéfinie 16
γ. Le MAC, tissu parent de tous les méristèmes primaires de la tige 17
C. Les méristèmes secondaires, des zones de mérèse assurant la croissance en épaisseur des végétaux ligneux 18
1. Origine et mise en place des méristèmes secondaires 18
a. Mise en place du cambium libéroligneux (ou cambium au sens strict) 18
α. Au niveau de la tige : un héritage procambial et une dédifférenciation du parenchyme cortical 18
β. Au niveau de la racine : une dédifférenciation du péricycle et du parenchyme médullaire 18
b. Mise en place de l'assise subéro-phellodermique (ou phellogène) : dédifférenciation de tissus variés 18
2. Des cellules initiales de section transversale parallélépipédique et aux divisons lentes : exemple du cambium 20
a. Des cellules allongées et vacuolisées 20
b. Des divisons lentes, dans toutes les directions, quoique majoritairement périclines dues aux initiales fusiformes 20
3. Des assises histogènes qui mettent en place des tissus secondaires de manière asymétrique 20
a. Mise en place de xylème II (= bois) et de phloème II (= liber) par le cambium libéroligneux 21
b. Mise en place de liège (= suber) et de phelloderme par le phellogène 21
4. Des assises caractérisées par un fonctionnement saisonnier 22
a. Cas du cambium 22
b. Cas du phellogène 22
D. L'architecture et le port de la plante, des caractéristiques en partie contrôlées par le fonctionnement des méristèmes 23
1. L'architecture des végétaux 23
a. La notion de port végétal : l'organisation générale d'une plante 23
b. Quelques grands types de ports : herbe, arbre, buisson, liane… 23
c. La phyllotaxie : la disposition des feuilles sur la tige (ou le rameau feuillé) 24
2. Une mise en place de ramifications due à des méristèmes latéraux qui assurent l'extension des surfaces d'échanges de la plante 24
a. La ramification des racines, un processus augmentant la surface d'absorption racinaire dû à des méristèmes latéraux néoformés 24
b. La ramification des tiges, un processus augmentant la surface de captation lumineuse et contrôlant le port du végétal, en lien avec le développement de méristèmes axillaires 25
α. Modalités de ramification de la tige 25
i. Croissance monopodiale vs. sympodiale (dichasiale / monochasiale) 25
ii. Notion de dominance apicale : un phénomène responsable d'une croissance monopodiale chez beaucoup de plantes herbacées (non ramifiées) 25
β. Comparaison des processus à l'œuvre dans la mise en place d'un port arborescent ou buissonnant (acrotonie et hypotonie vs. basitonie et épitonie) 27
γ. Ramification et mise en place de la phyllotaxie, des processus augmentant la surface de captation lumineuse 28

II. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire 29
A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur 29
1. Une localisation post-méristématique des zones de croissance en longueur 29
a. Une croissance subapicale dans les racines 29
b. Une croissance intercalaire dans la tige qui permet l'allongement des phytomères 29
2. Mécanismes de grandissement cellulaire 29
a. Un processus qui fait appel à la pression de turgescence 29
b. Un processus qui suppose une paroi primaire peu épaisse 29
c. Un processus qui suppose un relâchement pariétal 29
d. Un processus influencé par l'orientation des microtubules 30
e. Un processus qui suppose la synthèse de nouvelles microfibrilles de cellulose (et autres composés pariétaux) : croissance par intussusception 30
f. Un processus souvent irréversible qui s'achève par la production d'une paroi secondaire 31
3. L'auxèse, un processus contrôlé par une hormone végétale : l'auxine 31
a. L'auxine, une hormone végétale notamment produite par les méristèmes de l'appareil aérien 31
b. L'auxine, une hormone végétale qui se déplace selon deux modalités [*hors programme*] 31
c. L'auxine, une hormone codée en concentration qui agit différemment selon le tissu cible 33

d. L'auxine, une hormone végétale dont on peut proposer un modèle d'action (dans les cellules en élongation de la tige) : favorisation de l'acidification des parois et régulation génétique 33
B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse 34
1. Caractères généraux de la différenciation 34
2. Une filiation cellulaire qui remonte toujours aux méristèmes, et même aux cellules embryonnaires 34
3. Un exemple de différenciation : la xylogenèse, production de vaisseaux de xylème stimulée par l'auxine 34
4. Une diversité de cellules issues des cellules procambiales ou cambiales : un aperçu 35

III. Environnement et plasticité phénotypique des Angiospermes au cours du DPE 35
A. Le DPE des Angiospermes : un développement sous influence environnementale 35
1. Les Angiospermes, des organismes fixes et à développement indéfini, soumis aux fluctuations environnementales 35
2. Typologie des modalités d'action de l'environnement sur la morphogenèse et le phénotype 35
a. L'accommodation, une modulation de l'expression génétique par l'environnement 35
α. Notions d'accommodation et d'accommodat 35
β. L'anémomorphose, un exemple d'accommodation en conditions de vent importantes 36
γ. Mise en évidence de la réversibilité d'une accommodation : cas des expériences transplantation de Marguerites de BONNIER 36
b. L'adaptation, une caractéristique héréditaire acquise par sélection naturelle au cours de l'évolution 37
α. Notions d'adaptation (évolutive) et d'écotype 37
β. La morphologie des Épicéas en lien avec l'altitude, un exemple d'adaptation 37
c. Les convergences évolutives, des adaptations acquises indépendamment en réponse à des contraintes environnementales semblables 38
α. Notion de convergence (évolutive) (et de convergence « morphologique ») 38
β. L'adaptation des végétaux à la sécheresse, un exemple de convergences évolutives 38
3. Les rythmes saisonniers, un cas de facteur environnemental modulant le DPE des Angiospermes : illustration au travers du fonctionnement cambial 41
4. Un impact des facteurs environnementaux sur la relation anatomie-physiologie : cas des feuilles d'ombre et de lumière 42
α. Une accommodation en lien avec la quantité de lumière reçue : cas des feuilles d'un même arbre ou d'arbres proches d'un même lieu 42
β. Une adaptation chez les espèces héliophiles et sciaphiles 42
γ. Aspects physiologiques (métaboliques) de l'impact de la lumière : notion de point de compensation à la lumière 43
B. Le phototropisme caulinaire, un exemple de modulation du DPE des Angiospermes par la répartition d'une ressource, la lumière 43
1. En guise d'introduction : un panorama des « mouvements » végétaux [*pour information ?*] 43
2. Étude expérimentale du phototropisme positif de la tige 44
a. Le phototropisme, une réponse à une répartition anisotrope de l'éclairement 46
b. Le phototropisme, un processus supposant une courbure due à une auxèse différentielle des deux côtés d'une tige 46
c. Le phototropisme, un processus supposant la captation de l'anisotropie de lumière au niveau apical (méristématique) 46
d. Le phototropisme, un processus médié par l'auxine 46
e. Le phototropisme, un processus impliquant une modification de la répartition de l'auxine et donc un transport latéral de l'auxine 47
f. Le phototropisme, un processus supposant une détection de radiations bleues [par les phototropines] 47
3. Bilan : modèle simple de fonctionnement de la courbure phototropique 48
C. Des processus de DPE comparables dans l'appareil racinaire par rapport à l'appareil caulinaire 49
1. Un DPE qui fait appel à un méristème apical racinaire (MAR) et aux trois processus du développement : mérèse, auxèse, différenciation 49
2. Une possibilité de ramification par des méristèmes latéraux (néoformés) 49
3. Un contrôle possible du DPE par l'environnement : l'exemple du gravitropisme positif (lui aussi médié par l'auxine) 49

Schémas-bilans généraux (simples) 51
Schémas-bilans plus précis 53
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 55
Références 56
Plan du chapitre 57
Plan simplifié 59
Plan très simplifié 60

Plan simplifié

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Le DPE des Angiospermes, un processus indéfini et zoné où interviennent des méristèmes 5
A. Nature et localisation des processus impliqués dans le DPE des axes primaires d'une Angiosperme 5
1. Préalable : rappel de l'organisation générale d'une Angiosperme herbacée adulte 5
2. Localisation et coopération des processus du DPE dans les racines primaires : organisation fonctionnelle de l'apex racinaire 6
3. Localisation et coopération des processus du DPE dans les tiges primaires 8
B. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse assurant la croissance en longueur et le développement indéfini de la plante 10
1. Les caractéristiques des territoires méristématiques 10
2. Organisation et fonctionnement d'un méristème primaire : le méristème apical caulinaire 15
C. Les méristèmes secondaires, des zones de mérèse assurant la croissance en épaisseur des végétaux ligneux 18
1. Origine et mise en place des méristèmes secondaires 18
2. Des cellules initiales de section transversale parallélépipédique et aux divisons lentes : exemple du cambium 20
3. Des assises histogènes qui mettent en place des tissus secondaires de manière asymétrique 20
4. Des assises caractérisées par un fonctionnement saisonnier 22
D. L'architecture et le port de la plante, des caractéristiques en partie contrôlées par le fonctionnement des méristèmes 23
1. L'architecture des végétaux 23
2. Une mise en place de ramifications due à des méristèmes latéraux qui assurent l'extension des surfaces d'échanges de la plante 24

II. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire 29
A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur 29
1. Une localisation post-méristématique des zones de croissance en longueur 29
2. Mécanismes de grandissement cellulaire 29
3. L'auxèse, un processus contrôlé par une hormone végétale : l'auxine 31
B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse 34
1. Caractères généraux de la différenciation 34
2. Une filiation cellulaire qui remonte toujours aux méristèmes, et même aux cellules embryonnaires 34
3. Un exemple de différenciation : la xylogenèse, production de vaisseaux de xylème stimulée par l'auxine 34
4. Une diversité de cellules issues des cellules procambiales ou cambiales : un aperçu 35
III. Environnement et plasticité phénotypique des Angiospermes au cours du DPE 35
A. Le DPE des Angiospermes : un développement sous influence environnementale 35
1. Les Angiospermes, des organismes fixes et à développement indéfini, soumis aux fluctuations environnementales 35
2. Typologie des modalités d'action de l'environnement sur la morphogenèse et le phénotype 35
3. Les rythmes saisonniers, un cas de facteur environnemental modulant le DPE des Angiospermes : illustration au travers du fonctionnement cambial 41
4. Un impact des facteurs environnementaux sur la relation anatomie-physiologie : cas des feuilles d'ombre et de lumière 42
B. Le phototropisme caulinaire, un exemple de modulation du DPE des Angiospermes par la répartition d'une ressource, la lumière 43
1. En guise d'introduction : un panorama des « mouvements » végétaux [*pour information ?*] 43
2. Étude expérimentale du phototropisme positif de la tige 44
3. Bilan : modèle simple de fonctionnement de la courbure phototropique 48
C. Des processus de DPE comparables dans l'appareil racinaire par rapport à l'appareil caulinaire 49
1. Un DPE qui fait appel à un méristème apical racinaire (MAR) et aux trois processus du développement : mérèse, auxèse, différenciation 49
2. Une possibilité de ramification par des méristèmes latéraux (néoformés) 49
3. Un contrôle possible du DPE par l'environnement : l'exemple du gravitropisme positif (lui aussi médié par l'auxine) 49

Schémas-bilans généraux (simples) 51
Schémas-bilans plus précis 53
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 55
Références 56
Plan du chapitre 57
Plan simplifié 59
Plan très simplifié 60

Plan très simplifié

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Le DPE des Angiospermes, un processus indéfini et zoné où interviennent des méristèmes 5
- **A. Nature et localisation des processus impliqués dans le DPE des axes primaires d'une Angiosperme** 5
- **B. Les méristèmes primaires, des zones de mérèse assurant la croissance en longueur et le développement indéfini de la plante** 10
- **C. Les méristèmes secondaires, des zones de mérèse assurant la croissance en épaisseur des végétaux ligneux** 18
- **D. L'architecture et le port de la plante, des caractéristiques en partie contrôlées par le fonctionnement des méristèmes** 23

II. Allongement des organes par auxèse, et histogenèse par différenciation cellulaire 29
- **A. L'auxèse, l'élongation des cellules qui permet la croissance en longueur** 29
- **B. La différenciation des cellules, processus qui permet l'élaboration de tissus spécialisés ou histogenèse** 34

III. Environnement et plasticité phénotypique des Angiospermes au cours du DPE 35
- **A. Le DPE des Angiospermes : un développement sous influence environnementale** 35
- **B. Le phototropisme caulinaire, un exemple de modulation du DPE des Angiospermes par la répartition d'une ressource, la lumière** 43
- **C. Des processus de DPE comparables dans l'appareil racinaire par rapport à l'appareil caulinaire** 49

Schémas-bilans généraux (simples) 51
Schémas-bilans plus précis 53
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 55
Références 56
Plan du chapitre 57
Plan simplifié 59
Plan très simplifié 60

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en janvier 2018 • Dernière actualisation : juin 2020.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.