

Deuxième Partie : Développement

1. Formation de graine

La première mitose de l'œuf principal est toujours **transversale** ; elle individualise deux cellules superposées : l'une, la **cellule basale**, est proche du micropyle, l'autre est la **cellule terminale** (fig. 1a). La cellule basale ne participe qu'à la formation du **suspenseur** tandis que la cellule terminale engendre par ses divisions l'**embryon** proprement dit. Cependant, chez nombre d'espèces, des cellules dérivées de la cellule terminale participent, avec les cellules issues de la cellule basale à la constitution du suspenseur.

Le développement du suspenseur est variable selon les espèces ; il peut ne comprendre que quelques cellules régulièrement alignées ou, au contraire, devenir une formation plus ou moins massive (Figure 1 c, d).

Le développement de l'embryon, considéré dans ses grandes lignes, est identique chez les Dicotylédones et les Monocotylédones. Seul, le nombre de cotylédons formés distingue vraiment les embryons dans ces deux groupes d'Angiospermes. La description du développement embryonnaire, qui suit, concerne les embryons dicotylés ; le cas des Monocotylédones ne sera envisagé qu'à la suite pour indiquer les différences essentielles.

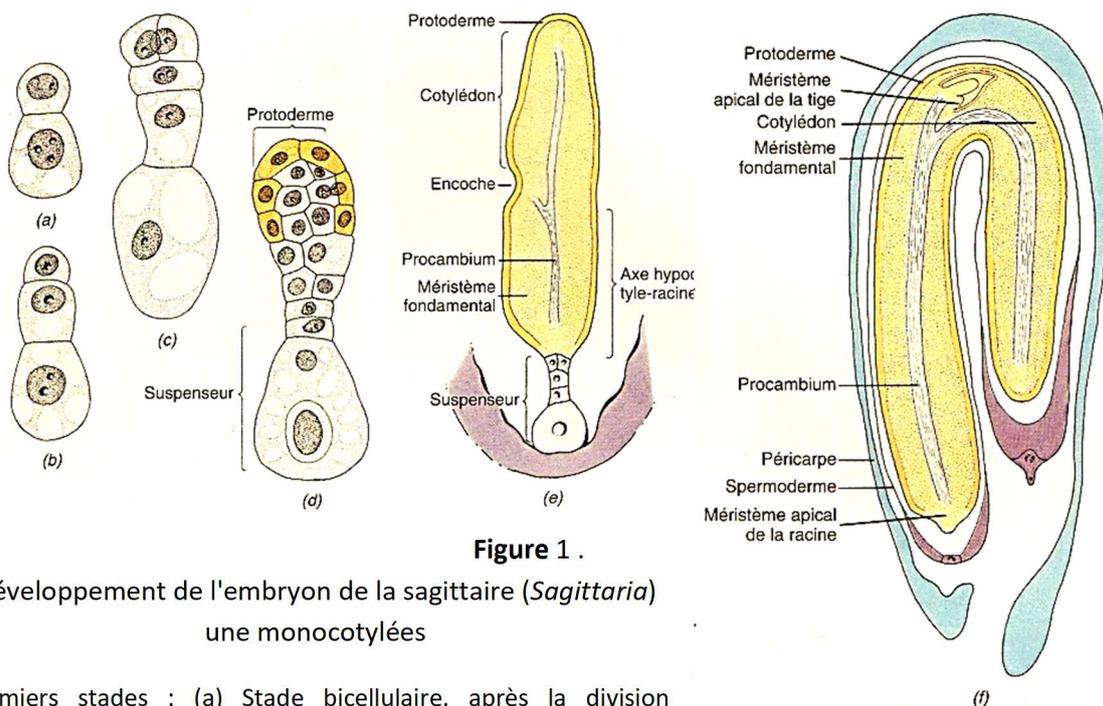


Figure 1 .

Développement de l'embryon de la sagittaire (*Sagittaria*)
une monocotylée

Premiers stades : (a) Stade bicellulaire, après la division transversale du zygote. (b) Proembryon tricellulaire. (c) Mise à part la grande cellule basale, le proembryon a maintenant atteint le stade quadricellulaire. À ce stade, le suspenseur ne comprend que deux cellules, dont l'une est la grande cellule basale. Stades ultérieurs : (e) Une dépression, ou encoche (site du futur méristème apical de la pousse) s'est formée à la base du cotylédon en développement. (f) Le cotylédon se recourbe et l'embryon est proche de la maturité. Le suspenseur a disparu.

1.1. Segmentation du zygote

Les premiers stades de l'embryogenèse sont fort semblables chez les magnolidées, les dicotylées et les monocotylées (Figure 2). Le développement de l'embryon débute par la division du zygote à l'intérieur du sac embryonnaire de l'ovule. Chez la plupart des angiospermes, la première division est asymétrique et transversale par rapport au grand axe de l'ovule (Figures 2a). Dès cette division, la **polarité** de l'embryon est définie. Le pôle supérieur (chalazien), composé d'une petite **cellule apicale**, est à l'origine de la plus grande partie de l'embryon adulte. Le pôle inférieur (micropylaire), composé d'une grande **cellule de base**, produit un **suspenseur** en forme de pied, qui fixe l'embryon au micropyle, ouverture par où le tube pollinique pénètre dans l'ovule (Figure 1).

La polarité est un élément essentiel de l'élaboration d'un plan biologique. Ce terme découle d'une analogie avec un aimant qui possède des pôles positif et négatif. « Polarité » signifie simplement que, quel que soit l'objet envisagé - que ce soit une plante, un animal, un organe, une cellule ou une molécule - il possède une extrémité différente de l'autre. La polarité des tiges des plantes est une notion familière et bien connue. Chez les plantes propagées par boutures, par exemple, les racines se formeront à l'extrémité inférieure de la tige, les feuilles et les bourgeons à l'autre extrémité.

L'établissement de la polarité est une première étape essentielle dans le développement de tous les organismes supérieurs, parce qu'elle fixe leur axe structural, la « colonne vertébrale » sur laquelle viendront se disposer les appendices latéraux. Chez certaines angiospermes, la polarité se manifeste déjà dans l'oosphère et le zygote, le noyau et la majorité des organites étant situés dans la partie supérieure de la cellule, alors que la partie inférieure est dominée par une grande vacuole.

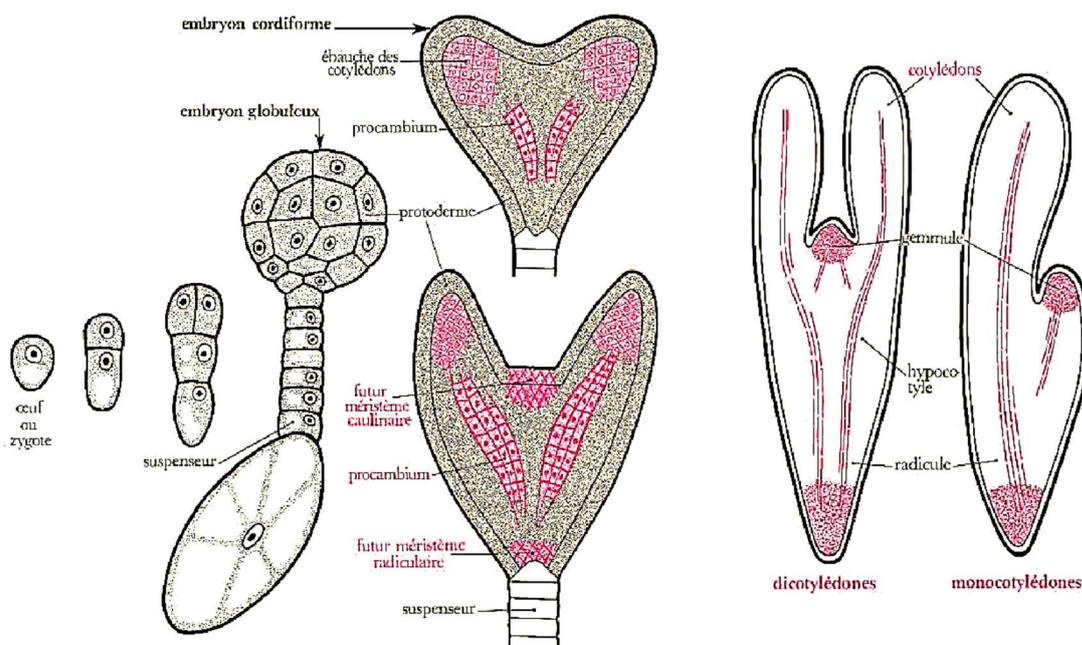


Figure 1. Schéma de l'embryogenèse

Grâce à une suite ordonnée de divisions, l'embryon se différencie finalement en une structure pratiquement sphérique - l'embryon proprement dit - et en un suspenseur (Figure 2). Avant ce stade, l'embryon en développement est souvent considéré comme proembryon.

1.2. Formation de l'embryon

Au début de sa formation, l'embryon proprement dit se compose d'une masse de cellules relativement indifférenciées. Très tôt cependant, des modifications de la structure interne de l'embryon proprement dit aboutissent au développement initial des tissus de la plante. Le futur épiderme, ou protoderme, se forme par divisions périclines - divisions parallèles à la surface - dans les cellules superficielles de l'embryon proprement dit (Figure 2c). Par la suite, des divisions verticales dans l'embryon proprement dit aboutissent à une première distinction entre le procambium et le méristème fondamental (Figure 2d,e). Le méristème fondamental, précurseur du tissu fondamental, entoure le procambium, précurseur des tissus conducteurs, xylème et phloème. Le protoderme, le méristème fondamental et le procambium - les méristèmes primaires, ou tissus méristématique primaires - progressent vers les autres régions de l'embryon tandis que l'embryogenèse se poursuit (Figures 2e,f).

Le stade de développement embryonnaire qui précède la différenciation des cotylédons -c'est-à-dire quand l'embryon proprement dit est sphérique - est souvent désigné comme le **stade globulaire**. Le développement des cotylédons, premières feuilles de la plante, peut débuter soit pendant, soit après le moment où le procambium devient distinct. En poursuivant son développement, l'embryon globulaire des dicotylées prend graduellement une forme bilobée, ou cordiforme, et ce stade est souvent appelé le **stade cordiforme** (Figure 2d). L'embryon globulaire des monocotylées, qui produit un seul cotylédon, devient cylindrique (Figure 2e). C'est au cours du passage du stade globulaire à l'émergence du ou des cotylédon(s) qu'apparaît le plan apex-base de l'embryon : l'axe se divise en un méristème de tige, le(s) cotylédon(s), l'hypocotyle (axe situé sous les cotylédons) et la radicule, munie de son méristème.

À mesure que le développement de l'embryon se poursuit, le(s) cotylédon(s) et l'axe s'allongent (étape du développement embryonnaire appelé stade **torpille**), et les méristèmes primaires s'allongent avec eux (Figures 2e). Au cours de l'élongation, l'embryon peut rester droit ou se recourber. L'unique cotylédon des mono cotylées devient souvent tellement volumineux par rapport au reste de l'embryon qu'il constitue sa structure principale.

Au cours des premiers stades de l'embryogenèse, les divisions cellulaires se déroulent dans l'ensemble du jeune sporophyte. L'addition de nouvelles cellules se limite toutefois aux méristèmes apicaux de la partie aérienne et de la radicule au cours du développement de l'embryon. Comme nous l'avons vu précédemment, il existe des méristèmes apicaux aux extrémités de toutes les tiges et de toutes les racines ; ils sont composés de cellules capables de divisions répétées. Dans les embryons des magnoliidées et des dicotylées, le méristème apical de la tige se forme entre les deux cotylédons (Figure 2f). Chez les monocotylées, par contre, ce méristème se forme à côté du cotylédon et il est entièrement entouré par une expansion foliacée provenant de la base de ce dernier. Les méristèmes apicaux des tiges, comme ceux des racines, sont des organes très importants parce qu'ils sont à l'origine de pratiquement toutes les nouvelles cellules responsables du développement de la plantule et de la plante adulte.

Le suspenseur de l'embryon d'une cryptogame vasculaire telle *Selaginella* et celui du pin interviennent principalement pour enfoncer l'embryon en développement à l'intérieur des tissus nourriciers. Dans le passé, on a cru que le sus penseur des angiospermes jouait le même rôle. Nous savons cependant à l'heure actuelle qu'il est métaboliquement actif. Il contribue au développement initial de l'embryon proprement dit en lui fournissant des aliments et des régulateurs de croissance, particulièrement des gibbérélines. Parfois, le suspenseur produit des substances protéiques qui sont par la suite absorbées par l'embryon en croissance rapide. Le suspenseur est éphémère et subit une mort cellulaire programmée au stade torpille de l'embryogenèse. Il n'y en a donc plus dans la graine mûre.

Plusieurs arguments indiquent que l'embryon proprement dit limite la croissance et la différenciation du suspenseur, dont les cellules sont potentiellement capables de donner naissance à un embryon. À l'origine de ces arguments se trouvent de plusieurs mutants d'*Arabidopsis* ne formant pas d'embryon complet, comme *raspberry1*, *sus* et *twn*, chez qui le développement de l'embryon proprement dit est inhibé. Chez tous ces mutants, l'inhibition du développement embryonnaire aboutit directement à la prolifération des cellules du suspenseur. Certaines de ces cellules acquièrent des capacités normalement limitées aux cellules de l'embryon proprement dit, comme la production de matières de réserves. Les mutants *twn* sont les plus frappants parmi les mutants d'*Arabidopsis* de ce type. Chez ces mutants, les cellules du suspenseur se transforment et acquièrent des caractères embryonnaires ; elles sont à l'origine de graines contenant deux, parfois trois embryons viables. Les résultats de ces recherches révèlent l'existence d'interactions entre le suspenseur et l'embryon proprement dit. Une hypothèse a vu le jour selon laquelle l'embryon proprement dit transmet au suspenseur des signaux inhibiteurs spécifiques qui bloquent la transformation en cellules embryonnaires.

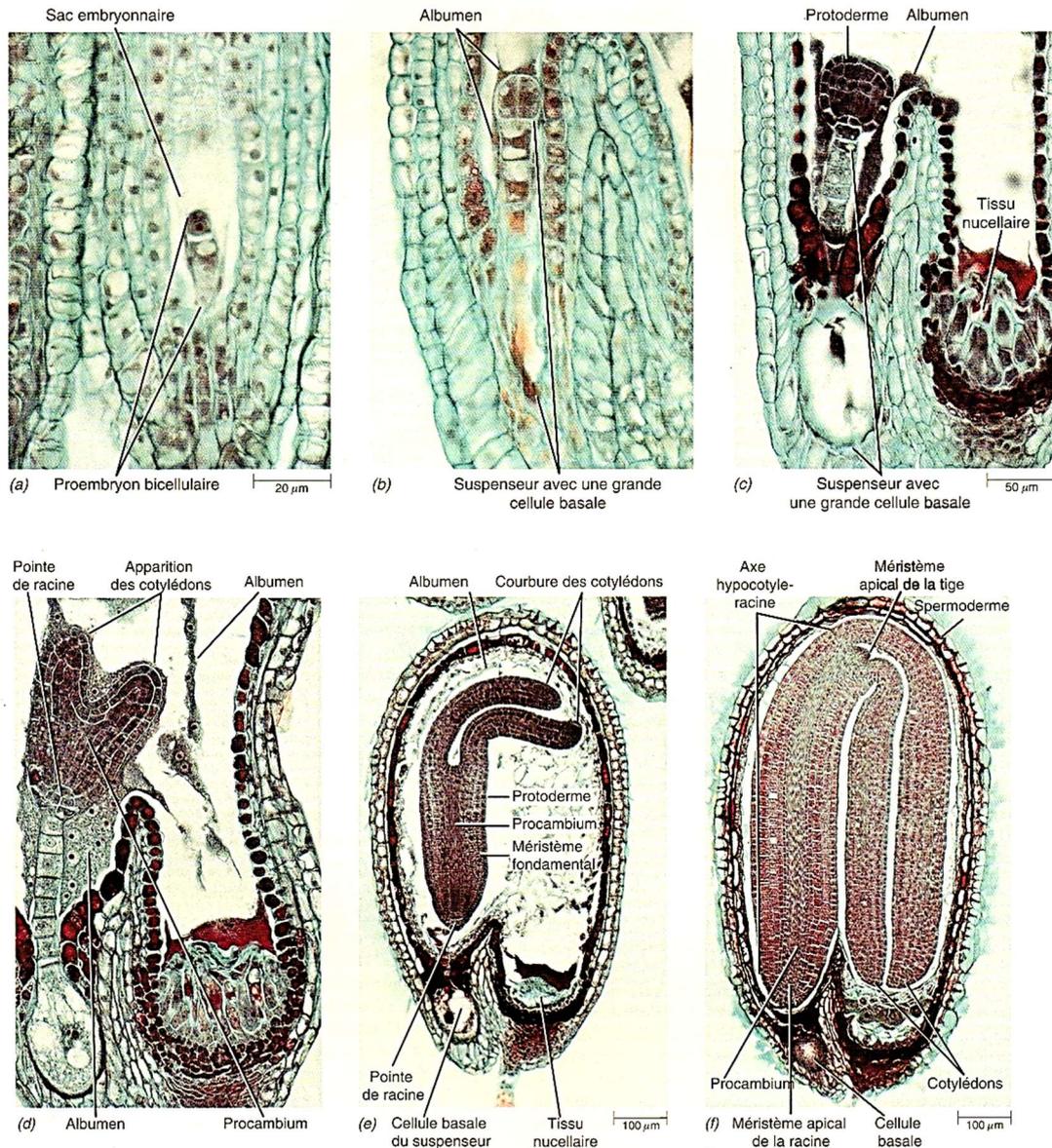


Figure 2. Développement de l'embryon de la bourse-à-pasteur (*Capsella bursa-pastoris*) : une dicotylée au sens strict

- (a) Stade bicellulaire, après la division transversale du zygote en une cellule apicale et une basale.
- (b) Proembryon à six cellules. Le suspenseur est maintenant distinct des deux cellules terminales, qui vont donner l'embryon proprement dit. L'albumen alimente l'embryon en développement,
- (c) L'embryon proprement dit est globulaire et possède un protoderme, qui donnera l'épiderme. La grande cellule inférieure est la cellule basale du suspenseur.
- (d) Embryon au stade cordiforme, lorsque les cotylédons, premières feuilles de la plante, commencent à s'allonger,
- (e) Embryon au stade torpille. Chez *Capsella*, l'embryon se recourbe. Le méristème fondamental, précurseur du tissu fondamental, entoure le procambium qui se différenciera en tissus conducteurs, xylème et phloème.
- (f) Embryon mûr. La partie de l'embryon située sous les cotylédons est l'hypocotyle. À la partie inférieure de l'hypocotyle se trouve la racine embryonnaire ou radicule.