

Chapitre 3. La Croissance

3.1. Définition

La croissance est l'augmentation irréversible de toutes les dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse. Cette augmentation est mesurable dans le temps. La croissance d'une plante entière (ou d'un couvert végétal) fait intervenir en fait deux phénomènes concomitants :

- la croissance en dimension de chacun des organes après leur initiation : c'est la croissance au sens strict ;
- la multiplication du nombre de ces organes : c'est la liaison avec le développement.

3.1. Mesure de la croissance

3.1.1. Critères utilisés.

Les grandeurs auxquelles on se réfère pour évaluer la croissance sont variées. Elles sont choisies en fonction du problème étudié, des caractères du matériel biologique et des possibilités techniques disponibles pour la mesure.

Suivant les cas des variations de nombre (d'organes, de cellules...), de dimensions linéaires (longueur, épaisseur, diamètre, circonférence...), de surface, de poids sont suivies pendant un intervalle ou une suite d'intervalles de temps donnés. Le poids de matière fraîche (abrégé souvent et improprement en « poids frais ») est une donnée commode car elle est obtenue simplement et le même individu peut être suivi régulièrement. Toutefois, il est parfois difficile de distinguer dans les variations du poids frais ce qui résulte d'un phénomène de croissance proprement dit et les changements réversibles affectant le bilan hydrique. Ainsi, une feuille peut être plus légère l'après-midi que le matin par suite d'une transpiration plus forte sans que la croissance soit concernée. La prise en considération du poids de matière sèche - ou « poids sec » - c'est-à-dire après dessèchement jusqu'à poids constant (par exemple 8 jours d'étuve à 70°C) évite ce problème mais présente l'inconvénient d'obliger à sacrifier le matériel vivant et implique de travailler sur un échantillonnage. L'analyse de certains composants protoplasmiques importants - teneur en protéines, en acides nucléiques... - a l'avantage d'éliminer dans l'expression des résultats les éléments peu actifs (réserves amylacées, etc.) mais là encore la méthode est destructrice et ne peut être faite que sur un échantillonnage. Celui-ci suppose que la population soit homogène et que son évolution soit exactement synchrone. Sinon, les moyennes établies à partir de différents individus risquent de faire disparaître ou d'estomper des variations locales ou momentanées.

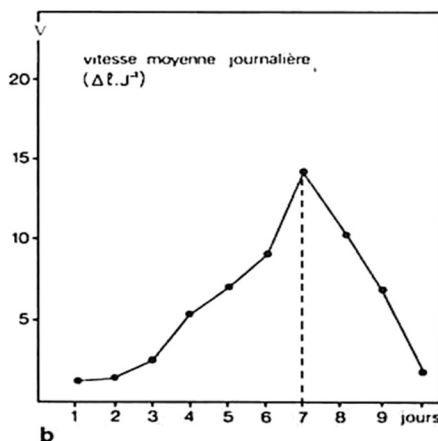
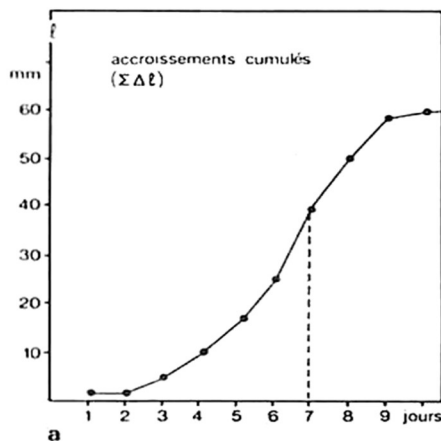
Le choix du ou des critères résulte en général d'un compromis entre les impératifs théoriques et pratiques ; il doit de toutes façons faire l'objet d'une analyse critique au moment de l'interprétation des résultats. Suivant l'indicateur de croissance retenu, des résultats sensiblement différents, voire opposés, sont parfois obtenus. Pour détecter les ruptures de régime et les changements significatifs intervenant dans le déroulement de la croissance, il est nécessaire de réaliser les mesures de façon régulière à des intervalles de temps réduits de façon à obtenir des courbes avec le maximum de points. Dans la pratique, il est recommandé de se référer à des processus perceptibles et mesurables par des techniques facilement

reproductibles. D'une façon générale, l'examen doit tendre à être à la fois ponctuel et instantané, c'est-à-dire correspondre à des segments et des temps aussi réduits que possible.

3.1.2. Paramètres :

Soit l une grandeur choisie comme critère de croissance, la longueur pour une tige par exemple. Au temps t_0 (début de l'observation), la longueur est l_0 (longueur initiale). Après un temps Δt , la tige a augmenté d'une certaine valeur Δl . La longueur au temps $t_0 + \Delta t$ est devenue égale à $l_0 + \Delta l$. Δl représente la croissance absolue de l'échantillon. Pour concrétiser, considérons pendant 10 jours l'entre-nœud d'un haricot (*Phaseolus aureus*) dont la longueur initiale l_0 est 35mm. Les accroissements *successifs journaliers* et les accroissements cumulés depuis t_0 sont, en mm :

Jours	1	2	3	4	5	6	7	8	9
longueur de l'entre-nœud	36,2	37,2	40,2	45,7	52,7	61,7	75,7	85,7	92,7
accroissement journalier ($\Delta l/j$)	1,2	1	3	5,5	7	9	14	10	7
accroissement cumulé ($\Sigma \Delta l$)	1,2	2,2	5,2	10,7	17,7	26,7	40,7	50,7	57,7



Les grandeurs successivement mesurées sont portées sur un graphique en fonction du temps ou de l'âge pour établir les courbes de croissance (fig.) mettant en évidence l'évolution et les fluctuations de l'extension. Pour comparer de façon significative le phénomène à différents moments ou avec d'autres individus, deux paramètres doivent être définis : la vitesse et le taux de croissance.

A. Vitesse

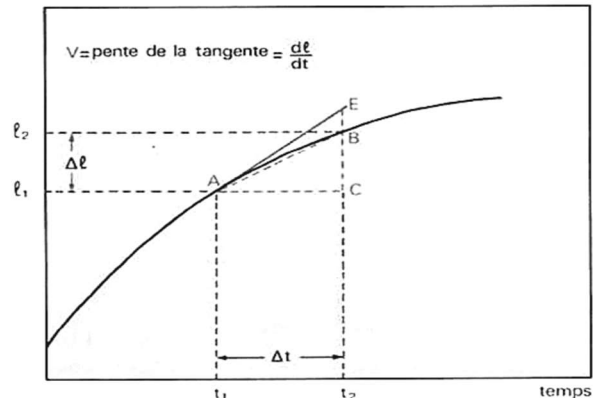
Soit la courbe $l = f(t)$. Pendant l'intervalle de temps Δt qui va de t_1 à t_2 , l passe de l_1 à l_2 et s'accroît de Δl .

Le rapport $\frac{\Delta l}{\Delta t}$ mesure la vitesse moyenne V_m de croissance pendant cette période.

Les valeurs de V_m sont très variables selon l'espèce et l'état physiologique. Ainsi en période de pleine végétation l'élongation journalière trouvée pour les tiges est de moins d'un mm pour le buis, 20 à 40 mm pour le pois, 100 à 120 mm pour le blé, 200 à 300 mm pour l'asperge, le tamier et la vigne vierge, le record étant détenu par un bambou (*Dendrocalamus giganteus*) 400 à 600 mm par jour

A l'intérieur de l'intervalle de temps considéré, des fluctuations se sont vraisemblablement produites marquées par des ralentissements ou des accélérations de croissance que n'indique pas la valeur moyenne V_m . Pour définir la vitesse à l'instant t , ou vitesse instantanée V , considérons la courbe $l = F(t)$ de la figure 3.19. Soit Ac une ligne parallèle à l'axe des temps; l'accroissement Δl pendant Δt est représenté par Bc . Lorsque l'intervalle de temps se réduit, Δc devient infiniment petit et AB devient la tangente AE à la courbe au point A ,

Figure:
Vitesse de croissance V



Le rapport mesurant la vitesse $\frac{\Delta l}{\Delta t}$ est maintenant $\frac{dl}{dt}$, la dérivée de l par rapport au temps :

$$V = \frac{dl}{dt} \quad (= \frac{\Delta l}{\Delta t} \text{ quand } t \text{ tend vers } 0)$$

B. Taux

Fréquemment la vitesse n'exprime la croissance que de façon insuffisante. Par exemple lorsqu'une hypocotyle de 10 mm s'allonge de 10 mm par jour, sa croissance peut être considérée comme rapide alors qu'un même accroissement dans le même temps pourrait être estimé lent pour une tige d'un mètre. Pour établir des comparaisons il faut souvent prendre en compte la dimension initiale (l_0) des structures étudiées. La façon la plus simple est de diviser la vitesse de croissance par cette grandeur et d'établir le taux de croissance R .

$$R = \frac{1}{l_0} \times V$$

Le taux mesure la croissance relative de l'échantillon. Comme la vitesse, il est exprimé en valeur instantanée au temps t :

$$R = \frac{1}{l_0} \times \frac{dl}{dt}$$

Pratiquement il est, en général, mesuré en valeur moyenne pendant un intervalle de temps approprié (jour, heure). Il est souvent indiqué en pourcentage.

Si Δt correspond à l'unité de temps dans l'échelle de mesure utilisée, la formule de R devient alors simplement :

$$R = \frac{1}{l_0} \times \frac{\Delta l}{1} \times 100 = \frac{\Delta l}{l_0} \times 100$$

Ainsi, lorsqu'un entrenœud de haricot de 35 mm (l_0) s'accroît de 7mm (Δl) par jour (Δt), son taux de croissance R est $\frac{1}{35} \times 7 = 0,2$ (ou 20 %).

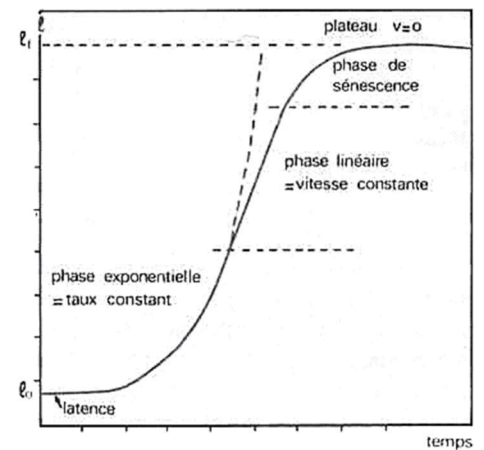
Pour l'hypocotyle cité au-dessus il est de $\frac{1}{10} \times 10 = 1$ (ou 100 %)

Et pour la tige de 1 mètre $\frac{1}{1000} \times 10 = 0,01$ (ou 1 %).

Voici, à titre indicatif, quelques taux moyens trouvés par jour pour des espèces placées dans des conditions favorables de croissance :

Chanvre	0,13	(13%)
Tournesol	0,18	(18%)
Tabac	0,21	(21%)
Maïs	0,07	(7%)

Figure
Phases de croissance. Courbe schématique,
 l_0 , longueur initiale ;
 l_f , longueur finale ;
 v , vitesse.



3.2. Les Hormones végétales

Hormones végétales est composé organique synthétisé par la plante qui a de très faibles concentrations a une action sur le métabolisme et le développement généralement dans des tissus différents du lieu de production.

Certaines substances qui ont des effets analogues à ceux des hormones mais qui ne sont pas synthétisées par les végétaux sont appelées régulateurs de croissance. Ce sont généralement des substances chimiques de synthèse qui sont abondamment utilisées en agriculture et horticulture.

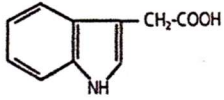
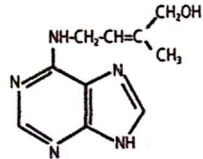
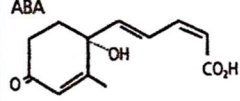
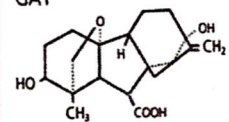
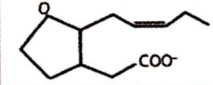
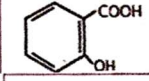
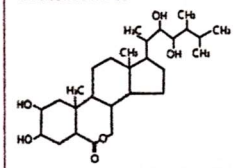
Les hormones végétales sont des substances biochimiques d'origine endogène (fabriquées dans le végétal) qui circulent dans la plante dans des directions précises et vers des points précis. Ce sont des messagers qui, vecteurs d'une ou plusieurs informations, sont destinés à provoquer une réaction dans une région donnée, en réponse à un stimulus externe ou interne.

La principale et la plus connue des hormones végétales est l'auxine, elle peut parfois agir seule, mais elle est souvent associée à d'autres hormones végétales. Les gibbérellines, les cytokinines, l'éthylène ou l'acide abscissique interviennent dans de nombreux phénomènes tout aussi importants que ceux déterminés par l'auxine : ce sont la dormance, la chute des fruits, la chute des feuilles, etc.

Dans le tableau suivant vous trouverez les principales caractéristiques différentes hormones des angiospermes.

Tableau 2-1 : principales caractéristiques des phytohormones d'Angiospermes

■ : stimulation ; ■ : inhibition.

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) 	<ul style="list-style-type: none"> 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. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 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 : 	<ul style="list-style-type: none"> 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 N⁶. Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). Transport par le xylème. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 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 ₂ H ₄ H ₂ C = CH ₂	<ul style="list-style-type: none"> Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. Transport par diffusion. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Maturation des fruits ■ Abscission (feuille, fruit) ■ Sénescence (feuille, fleur) ■ Ouverture des fleurs ■ Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) ABA 	<ul style="list-style-type: none"> 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. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 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 GA ₁ 	<ul style="list-style-type: none"> 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. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 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 	<ul style="list-style-type: none"> Dérivé volatil d'acides gras insaturés (acide linoléique). Synthèse dans toutes les parties de la plante. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Synthèse de protéines de défenses ■ Accumulation de protéines de réserves ■ Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	<ul style="list-style-type: none"> Petit peptide produit dans les tissus blessés. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Défense systémique
Acide salicylique 	<ul style="list-style-type: none"> Synthèse par la voie de l'acide shikimique. L'acide salicylique est un composé phénolique. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes ■ Défense systémique ■ Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides 	<ul style="list-style-type: none"> 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. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 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 ₂ N(CH ₂) ₃ NH(CH ₂) ₂ NH(CH ₂) ₂ NH ₂ et putrescine H ₂ N(CH ₂) ₂ NH ₂	<ul style="list-style-type: none"> 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. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Division cellulaire ■ Tubérisation ■ Initiation de racines et tiges adventives ■ Embryogenèse ■ Réaction d'hypersensibilité ■ Floraison de certaines espèces ■ Sénescence des tissus

Autres phytohormones

a) Les brassinostéroïdes : (brassinolides)

Depuis les années 1970, une soixantaine de molécules ont été caractérisées (dans les algues, les fougères, les gymnospermes, les angiospermes), à structure de cholestane, c'est-à-dire proche de celles des stéroïdes animaux.

Elles ont de multiples effets sur le développement des végétaux : germination des graines, élongation des tiges, expansion des feuilles, différenciation des tissus vasculaires.

La plus active et la plus répandue est le brassinolide (BR1) trouvé en 1979 dans le pollen de colza (*Brassica napus*).

b) Les polyamines :

Ce sont des composés aminés où on présente deux parmi eux :

Spermine [$\text{H}_2\text{N}(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_4\text{NH}(\text{CH}_2)_3$] formée par la voie de synthèse de l'éthylène

Putrescine [$\text{H}_2\text{N}(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$] formée par la décarboxylation de l'Arginine et de l'ornithine.

Elles sont présentes dans toutes les cellules et souvent conjuguées aux acides phénoliques. Ont un rôle positif dans la division cellulaire, la tubérisation, initiation de racines et tiges adventives et dans l'embryogenèse. Et un rôle négatif sur la sénescence des tissus.

c) Acide salicylique :

Est un composé phénolique synthétisé par la voie de l'acide shikimique. Il a une action d'activation des gènes de défense contre les agents pathogènes, intervient aussi dans la défense systémique et la croissance racinaire.

d) Sytemine :

Est un petit peptide produit dans les tissus blessés, intervient dans la défense systémique.

e) Jasmonate

Est un dérivé d'acide gras volatile. Il a un rôle dans la synthèse de protéine de défenses et l'accumulation de protéines de réserves.

f) Les oligosaccharines

De nombreuses formes d'oligosaccharine sont ainsi découvertes et analysées Les oligosaccharines sont des oligosaccharides, petits polyosides formés de 2 à 15 oses liés entre eux par une liaison osidique.

En effet, chaque oligosaccharine semble commander une fonction particulière de la plante dont principalement la défense contre les agents infectieux, la croissance et la différenciation.

Sur la croissance et la différenciation, les oligosaccharines agiraient en inhibant la croissance induite par l'auxine. L'auxine elle-même stimulerait l'activité de l'enzyme responsable de la libération de l'oligosaccharine. Il y aurait donc régulation de la croissance par rétro-inhibition. Il est à noter qu'il faut cent fois moins d'oligosaccharine pour inhiber la croissance induite par l'auxine que d'auxine nécessaire pour stimuler cette croissance.