

Chapitre II. LES FACTEURS GÉNÉRAUX DE LA MORPHOGENESE

On peut caractériser toute morphogénèse au sens large par : 1. Une diversification tissulaire et organique ; 2. Une édification de la forme spécifique, c'est-à-dire un groupement de tissus, une morphologie des organes caractéristiques de l'espèce et pour certaines, de l'individu.

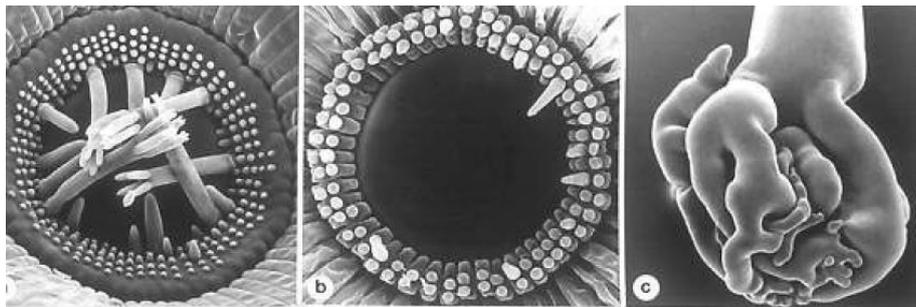
Tous ces caractères sont déterminés génétiquement, mais des variations peuvent en modifier l'expression finale. De nombreux autres facteurs peuvent être identifiés, qui interviennent dans cette expression soit pour la permettre, soit pour la perturber qualitativement et quantitativement.

LES FACTEURS GENETIQUES :

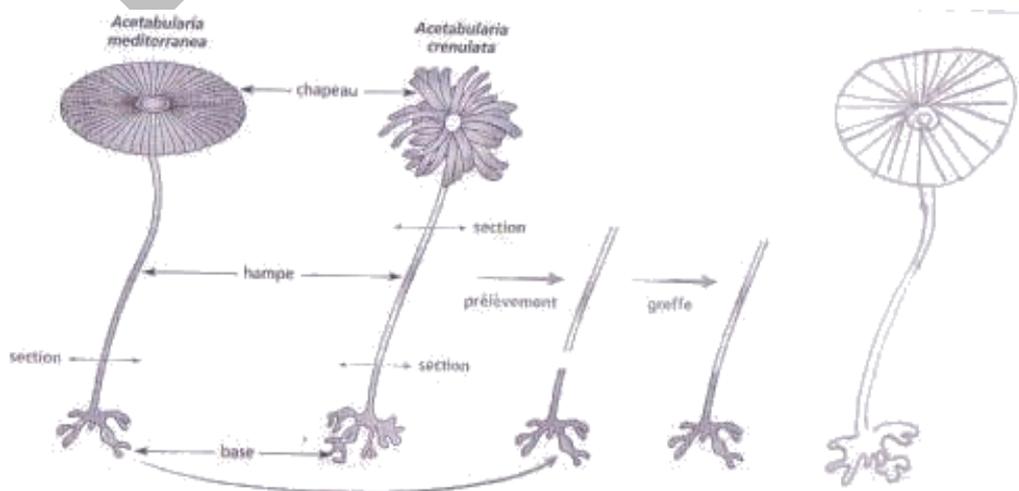
Ils ont une importance fondamentale. Dirigeant la synthèse des enzymes et des protéines plus banales, ils sont responsables de l'intensité de la croissance aussi bien que du déroulement progressif des différenciations. Mais on peut montrer leur rôle dans des cas plus précis

Acetabularia est une algue verte unicellulaire de l'ordre des Dasycladales. Elle vit à quelques mètres de profondeur dans les eaux chaudes des mers au climat méditerranéen. Elle mesure 1 à 5 cm de hauteur (c'est donc une cellule de quelques centimètres de taille). Sa cellule est composée de trois parties : le pied rhizoïde, la tige, le chapeau. Cette cellule ne comporte qu'un seul noyau situé dans le pied. Si l'on coupe la tige, le pied de cette algue est capable de régénérer un chapeau.

En 1930, (Ce travail n'a été publié qu'en 1953 : Hammerling, J. 1953. Nucleo-cytoplasmic relationships ; *J. Intern. Rev. Cytol.* 2: 475-498) J. Hammerling expérimente sur cette algue. En particulier, il greffe sur un pied de *A. Wettsteini* une tige de *A. Mediterranea*. L'algue régénère alors un chapeau qui ressemble au chapeau de *A. mediterranea*. Toutefois, si ce chapeau est de nouveau retiré, ou si l'on attend un peu que la cellule devienne plus âgée, le chapeau prend les caractéristiques morphologiques de *A. wettsteini*. D'autres expériences semblables montrent que *in fine* c'est toujours un chapeau semblable à celui de l'espèce du pied qui est régénéré.



A : Centre du chapeau de *A. mediterranea*. B : Centre du chapeau de *A. crenulata*. C : Partie basale de *A. mediterranea*.



LA POLARITÉ

Si une cellule œuf ou une spore se développait également dans toutes les directions, elle engendrerait une plante adulte, sphérique comme elle. Or, si l'on excepte certaines formes inférieures (*Volvox*, par exemple), il n'en est jamais ainsi. Même sur des unicellulaires adultes, comme de nombreux Protozoaires, on peut définir un axe dominant. L'axe est évident sur une plante supérieure entière (tige et racine principales) ; il l'est aussi sur la majorité des organes isolés (feuille de Dicotylédones avec son pétiole et sa nervure principale, feuille rubanée des Monocotylédones).

Sur la plante entière, c'est autour de l'axe principal que se répartissent par la suite les organes latéraux ou appendices : feuilles, rameaux axillaires ou adventifs pour les tiges, racines secondaires ou bourgeons adventifs pour les racines. Le même caractère se retrouve sur de nombreux végétaux inférieurs : Bryophytes, carpophore des Champignons. Algues diverses : chez ces dernières, la notion d'axe s'impose sur un *Fucus*, une Laminaire aussi bien que sur une Cladophore ou une Spirogyre.

Dans la plupart des cas, les deux extrémités de l'axe ont des potentialités entièrement différentes : c'est évident pour un point végétatif de tige et un apex radicaire. C'est même un fait d'observation si banal que personne ne s'étonne en ouvrant une graine d'y trouver un embryon formé d'un axe terminé d'un côté par un bourgeon (pôle foliaire) et de l'autre par une racine (pôle radicaire).

Il en est de même sur une bouture de plante supérieure dépourvue d'ébauches d'organes préformés : un segment de tige de Tabac, de Saule, ou de racine d'Endive, placé horizontalement sur du sable humide ou cultivé aseptiquement *in vitro*, en position horizontale, sur un milieu de culture, forme des bourgeons au pôle tourné, au moment du prélèvement, du côté de l'apex caulinaire (pôle foliaire) et des racines à l'extrémité opposée. Auparavant, un cal apparaît sur les sections, beaucoup plus volumineux du côté foliaire dans le cas de l'Endive (fig. 1, A).

Si des ébauches d'organes sont déjà présentes, le phénomène demeure essentiellement le même : sur un long rameau bouturé de Saule, des tiges se développent au seul pôle foliaire alors que, près de la base, des racines croissent vigoureusement près des autres bourgeons qui restent inhibés (fig. 1, B et C).

La même règle se vérifie au niveau des tissus internes : la greffe d'un écusson en août est aisée si le greffon est mis en position normale, c'est-à-dire si les extrémités apicales et basales des cellules cambiales des deux partenaires coïncident. Si la position est inverse, l'échec est certain.

On peut ainsi comparer la plante ou la partie de plante à un aimant qui est essentiellement caractérisé par deux pôles possédant des propriétés différentes. C'est pourquoi on dit qu'elle est le siège d'une **polarité**.

LA SYMÉTRIE

On peut distinguer la présence d'un axe caractérise la plupart des animaux et des plantes. Il s'agit d'un axe de symétrie autour duquel s'insèrent les divers organes. C'est à dire que la notion de symétrie est directement liée à celle de polarité. Plus exactement, elle en est la principale forme d'expression. La morphologie résulte dans bien des cas d'une distribution symétrique de tissus ou d'organes autour d'un ou de plusieurs axes suivant un schéma spécifique.

La symétrie est l'indice d'une organisation précise. A ce titre, elle existe aussi dans le monde minéral ; la structure des cristaux en est le meilleur exemple. Mais chez les êtres vivants, dont la matière est constituée avant tout de systèmes semi-liquides en continuel état de dégradation et de reconstitution, elle se caractérise par la présence constante de lignes et de surfaces courbes qu'on oppose aux droites et aux surfaces planes des minéraux.

On peut citer encore d'autres caractères particuliers.

1° La répétition ordonnée des mêmes organes le long d'un axe (feuilles, rameaux, radicules) dont on ne connaît pas d'exemples en dehors des êtres organisés ;

2° Le fréquent arrangement spiral ou hélicoïdal de ces organes. La phyllotaxie est typique à cet égard. On observe aussi une croissance spiralée sur le thalle de Champignons ou sur le protonéma des Bryophytes. La cyclose cytoplasmique suit un trajet hélicoïdal dans les cellules géantes des Characées.

3° La stabilité des symétries varie selon les espèces et les organes comme les autres manifestations extérieures de la polarité.

Principaux types de symétrie

Ils sont connus de tous (fig. 2) :

1° Il y a rarement une infinité d'axes, comme dans le Volvox sphérique.

2° Les exemples de symétrie radiaire sont nombreux : tiges et racines verticales sur lesquelles la structure anatomique comme l'insertion des appendices obéit à la même loi, carpophore de Champignons, thalle filamenteux de nombreuses Algues.

3° On parle de symétrie bilatérale lorsqu'il y a un axe et deux plans seulement de symétrie se coupant à angle droit au niveau de cet axe. Les tiges de certains *Cactus* (Phyllocactées), la tige radiaire des Graminées s'y rattache par sa phyllotaxie distique...

4° La structure dorsiventrale est enfin très répandue et particulièrement intéressante. Il existe dans ce cas un seul plan de symétrie. Il découpe deux moitiés (gauche et droite) identiques ; mais, à l'opposé du cas précédent, les parties avant et arrière sont dissemblables.

La dorsiventralité peut être induite par des facteurs du milieu ou fixée génétiquement. Elle se manifeste aussi bien dans la forme extérieure que dans la structure anatomique. La structure des feuilles, l'anisophyllie et anisocladie, sont ses manifestations les plus apparentes. Sur les organes obliques ou horizontaux, la face supérieure (épitonie) ou inférieure (hypotonie) peut être favorisée (fig.3).

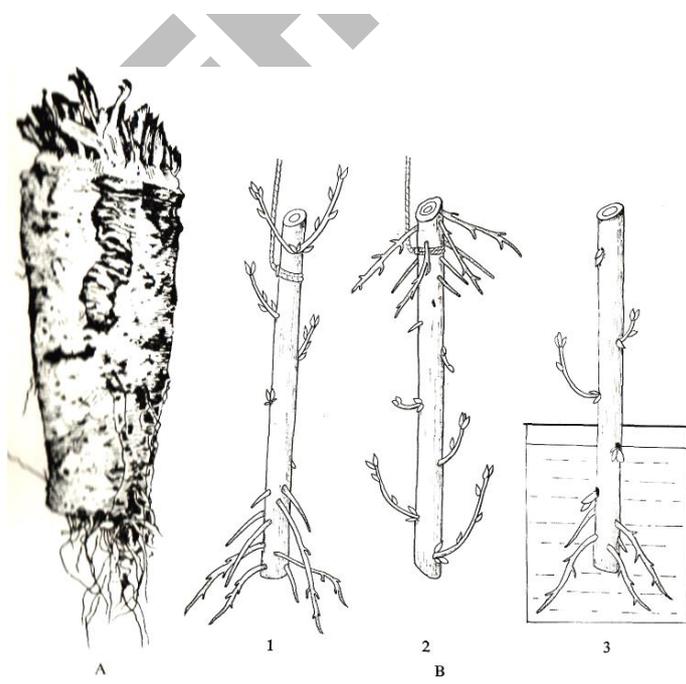


Fig.1 : Régénération et polarité des organes.

A. Sur un segment de racine d'Endive, un cal important avec de nombreux bourgeons apparaît au pôle foliaire alors que les racines sont localisées au pôle radicaire (d'après NITSCH).

B. Sur une tige de Saule, seuls les bourgeons apicaux poussent. Ceux de la base (pôle radicaire) restent inhibés tandis qu'à leur voisinage se développent de nombreuses racines (1). Ce comportement est indépendant de la pesanteur puisqu'il se retrouve sur une tige en position inversée (2). Mais si le pôle foliaire est plongé dans l'eau, c'est à ce niveau que croissent les racines «lors que les bourgeons du pôle radicaire" poussent (3). Les conséquences de la polarité ne sont donc pas irréversibles (d'après PFEFFER et SÖDING)



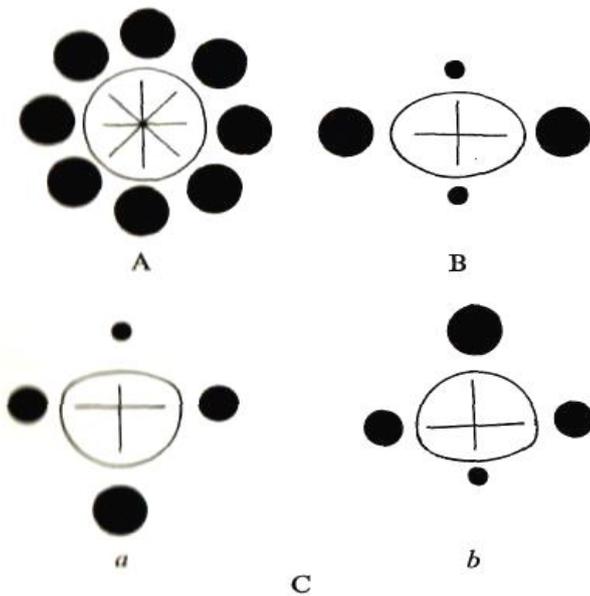


FIG. 2 — Schéma des principaux types de symétrie rencontrés chez les végétaux. A. Symétrie radiaire ; B. Symétrie bilatérale ; C. Symétrie dorsiventrale : a) hypotone, b) épi-tone (d'après TROLL).

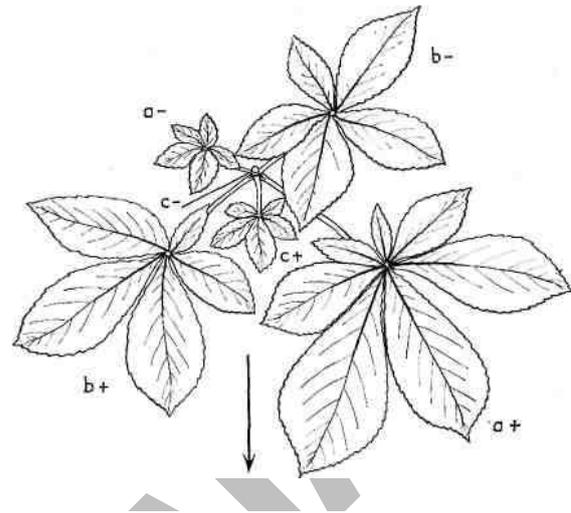


FIG. 3. — Conséquences de la symétrie dorsiventrale sur le développement relatif des feuilles d'un rameau oblique d'*Aesculus hippocastanum* (anisophyllie latérale). Les bourgeons les plus gros correspondent aux feuilles les plus grandes (a, b, c = paires de feuilles) (d'après GOEBEL)

FACTEURS DU MILIEU

Comme les facteurs du milieu agissent sur la croissance, ils sont également d'importants agents de la morphogénèse dans son sens le plus large.

a) La lumière

En milieu anisotrope (L'anisotropie (contraire d'isotropie) est la propriété d'être dépendant de la direction), elle déclenche des mouvements dont certains modifient la morphologie de la plante.

En milieu isotrope, elle agit différemment suivant sa quantité (intensité), sa qualité (longueur d'onde), sa durée (alternance de périodes obscures et de périodes sombres).

1° L'alternance de périodes lumineuses et de périodes obscures (photopériodisme), fondamentale pour la mise à fleurs de nombreuses plantes supérieures, pour l'apparition ou la disparition de certaines dormances, Mais il faut savoir que ce même rythme a une influence sur les végétaux inférieurs.

2° L'influence de l'intensité lumineuse est bien connue. En l'absence de lumière, une plante, qui dispose de réserves suffisantes, poursuit sa croissance mais change totalement d'aspect et de structure : elle s'étirole. C'est ce qu'on observe sur une Pomme de terre « germée » dans une cave, ou sur une plantule de Haricot cultivée dans les mêmes conditions. Les modifications intéressent surtout les tiges. Une racine, c'est normal, ne s'étirole pas.

L'étiollement ne peut évidemment se prolonger au-delà de l'épuisement des réserves et conduit à une mort par inanition. Les caractères généraux de son action morphogène sont : allongement extraordinaire des entre-nœuds, inhibition de la croissance des limbes foliaires de Dicotylédones, développement faible du système racinaire, diminution de l'importance des tissus vasculaires et scléreux, apparition fréquente d'une assise de Caspary dans les tiges, disparition de la chlorophylle. En présence d'une lumière faible, ces effets se maintiennent mais s'atténuent progressivement aux intensités croissantes. Les différents organes ou les parties d'organes ne réagissent pas de façon identique, d'où des actions morphogènes : sur les feuilles de Capucine, par exemple, le rapport de la longueur du pétiole au diamètre du limbe augmente au fur et à mesure du développement de la feuille, si la lumière est faible. Il se maintient constant si l'intensité est normale. L'étiollement des tiges provient à la fois de mitoses plus nombreuses et de cellules plus longues.

3° Le fait que la morphogenèse soit influencée par la *qualité de la lumière* est important. Il signifie que des photorécepteurs existent dans les cellules, dont le spectre d'absorption peut être défini. Lorsque le spectre d'action d'un phénomène (intensité de croissance, mise à fleurs, germination de graines) coïncide avec un spectre d'absorption connu, on peut en déduire une relation causale. On connaît l'exemple de la photosynthèse. Il s'agit dans tous les cas d'une transformation de l'énergie lumineuse captée en énergie chimique, cinétique, etc.

b) La température

Ses effets peuvent être mis en parallèle avec ceux de la lumière.

1° Un thermopériodisme règle certains aspects de la floraison (plantes à bulbe), de la croissance mais aussi de la morphogenèse (tubérisation)

2° Sur le plan de l'intensité, les températures basses sont particulièrement importantes: elles lèvent des dormances, elles permettent la vernalisation des bourgeons ou des graines. Plus simplement, elles sont des facteurs limitants de la vie active possible entre -5 °C et +45 °C. Mais des Conifères de Sibérie résistent aisément à -60 °C, alors qu'inversement des Algues ou Bactéries de sources thermales supportent + 80 °C.

c) Quelques autres facteurs

Nous citerons seulement l'eau, les stimulations mécaniques et les tensions.

1° La quantité d'eau fournie à la plante modifie la morphologie et les structures aussi bien lorsqu'elle est surabondante (milieu liquide) que lorsqu'elle manque.

Dans ce dernier cas, elle est à la base de modifications morphogénétiques très complexes connues sous le nom de xéromorphoses. Les xérophytes ont une surface foliaire réduite, une cuticule épaisse, des cellules petites et à membrane épaisse, beaucoup de tissus mécaniques, des systèmes racinaires très développés, une tendance à la spinescence ou à la succulence. Les stomates, nombreux, sont souvent bien protégés (chambres sus-stomatiques, cryptes pilifères, etc.).

Les plantes immergées ont leurs caractères propres : faible développement ou absence des racines, tissus mécaniques et vasculaires peu différenciés, parois cellulaires fines, feuilles minces et souvent réduites aux nervures, stomates malformés ou absents, abondance des méats ou lacunes aérifères.

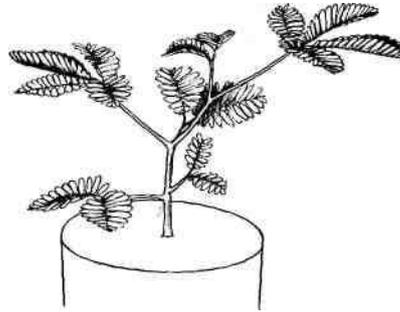
2° **Les stimulations mécaniques**, si elles sont unilatérales, peuvent conduire à une dorsiventralité physiologique et à des mouvements (thigmotropisme, thigmonastie, etc.).

Retenons aussi que, par des chocs répétés, on a pu combattre un étiolement partiel, donc mimer l'influence de la lumière, et ceci sur des organes aussi différents que le carpophore d'un Coprin ou la tige d'une Sensitive (*Mimosa pudica*) (fig. 4).

3° Les tensions enfin provoquent des réactions anatomiques intéressantes. Après avoir exercé une traction pendant deux jours sur des plantules de Soleil et des pétioles, à l'aide de poids (150 g) suspendus à leur extrémité, Hegler a observé que la résistance des organes à la traction avait plus que doublé, que les parois cellulaires s'étaient épaissies et que le collenchyme avait augmenté. Dans la nature, il arrive d'une racine soit coincée entre deux obstacles du sol (roches, autres racines, etc.). Dans la zone sous tension, les membranes cellulaires sont toujours beaucoup plus épaisses.



Fig.4: *Plantes de Mimosa pudica développées en lumière peu intense* L'individu de droite a subi de multiples stimulations mécaniques (14 par jour pendant 7 semaines). Il est beaucoup moins étioilé que celui de gauche qui n'a jamais été stimulé



Dr. BENMEHAIA