

CHAPITRE 2.

LES ETAPES DU DEVELOPPEMENT DU VEGETAL

1. L'embryogenèse

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. 2). 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 5).

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.

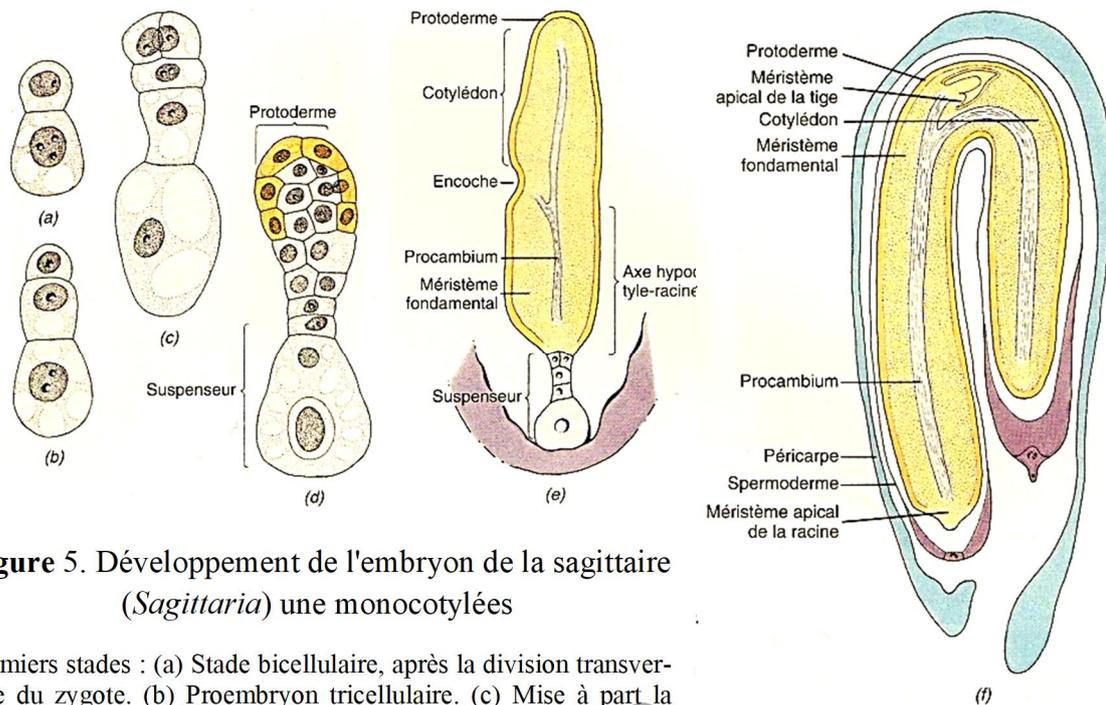


Figure 5. Développement de l'embryon de la sagittaire (*Sagittaria*) une monocotylées

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. A la suite de séries de divisions, les quatre cellules vont contribuer à la formation de l'embryon proprement dit. 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 magnoliidées, les dicotylées et les monocotylées (Figure 7). 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 7a). 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 6).

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.

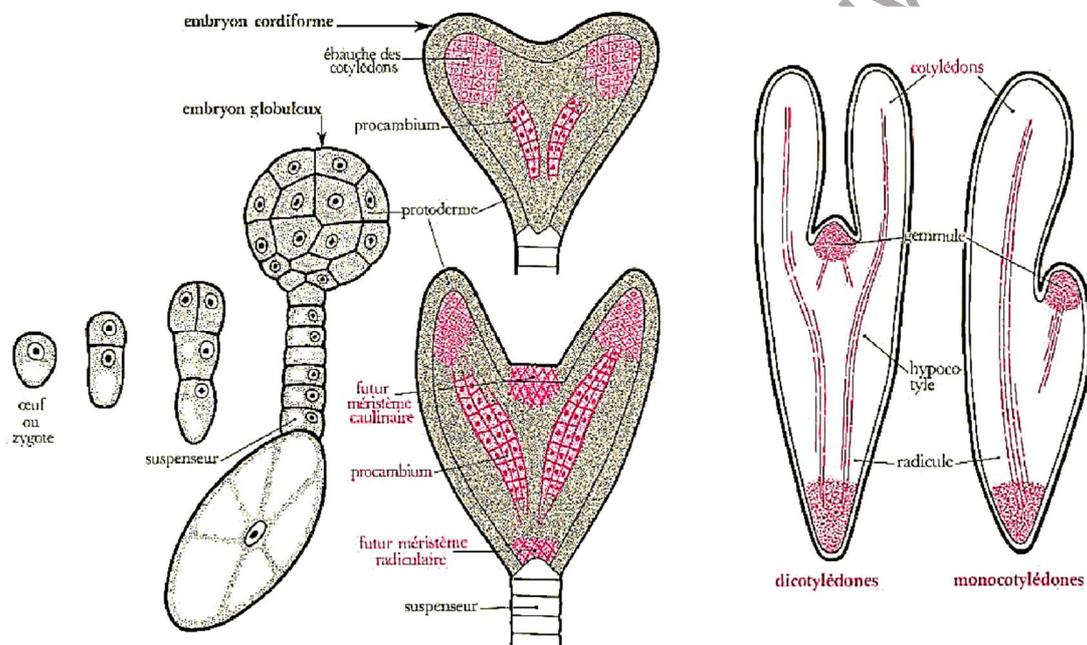


Figure 6. Schéma de l'embryogenèse

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 7). 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 7c). Par la suite, des divisions verticales dans l'embryon proprement dit aboutissent à une première distinction entre le procambium et le méristème fondamental (Figure 7d,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 7e,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 7d). L'embryon globulaire des monocotylées, qui produit un seul cotylédon, devient cylindrique (Figure 7e). 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 7e). 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 7f). 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 suspenseur 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 *twm*, 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 *twm* 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.

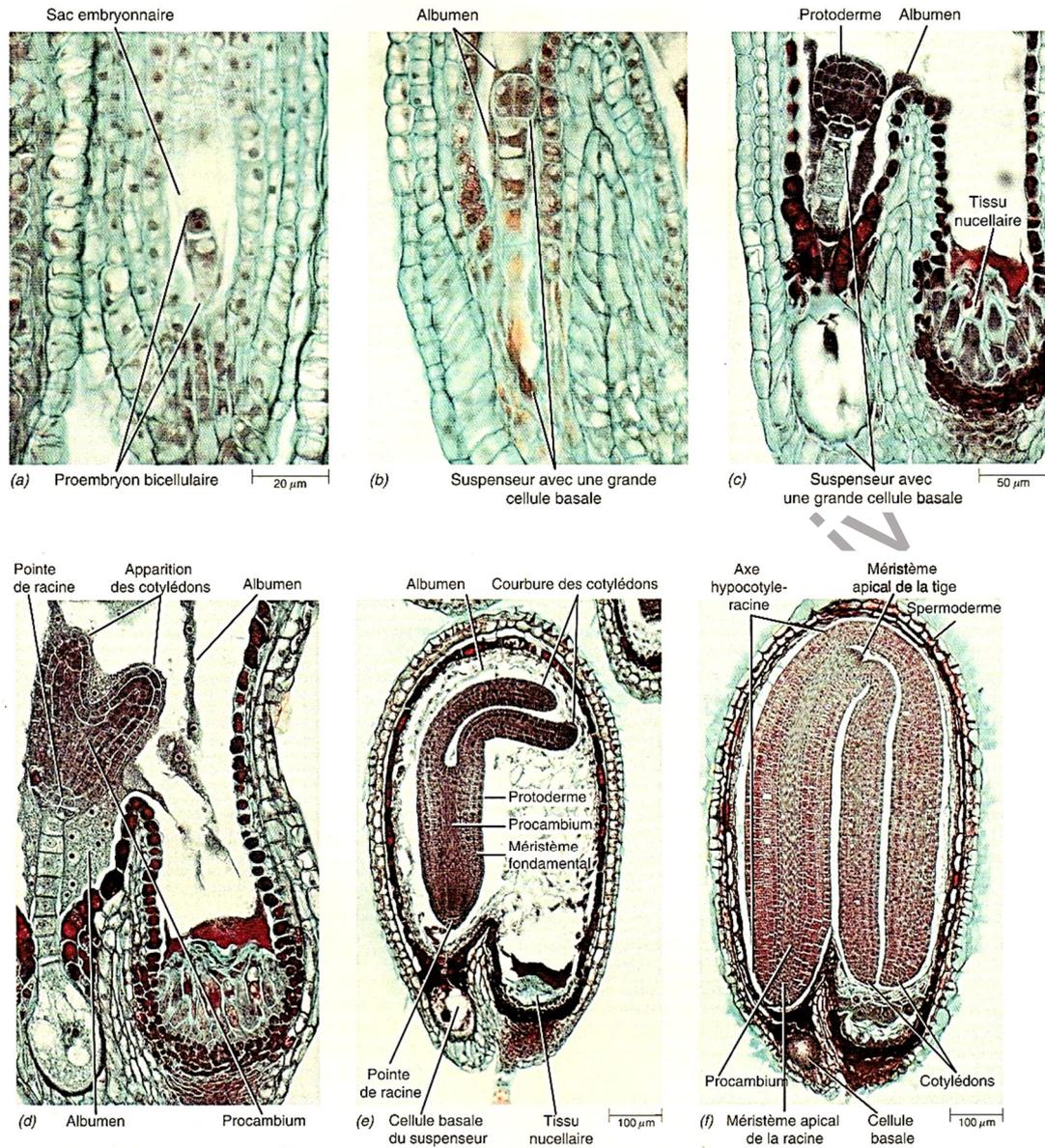


Figure 7. Développement de l'embryon de la bourse-à-pasteur (*Capsella bursa-pastoris*) : une dicotylée au sens strict

- (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.

1.3. Lecture génétique de l'embryogenèse

Des gènes qui déterminent les principales étapes de l'embryogenèse ont été identifiés.

La description du développement de l'embryon nous montre comment se met en place le plan primaire de la plante, mais elle ne nous apprend pas grand-chose sur les mécanismes sous-jacents. Comme on peut le lire dans l'encadré sur *Arabidopsis thaliana*, on passe systématiquement au crible de grandes populations de cette plante après un traitement mutagène afin de déceler les mutations qui ont un effet sur le développement. Il est possible d'identifier de cette manière les gènes contrôlant le développement de la plante, ce qui constitue une première étape dans la compréhension du fonctionnement des gènes.

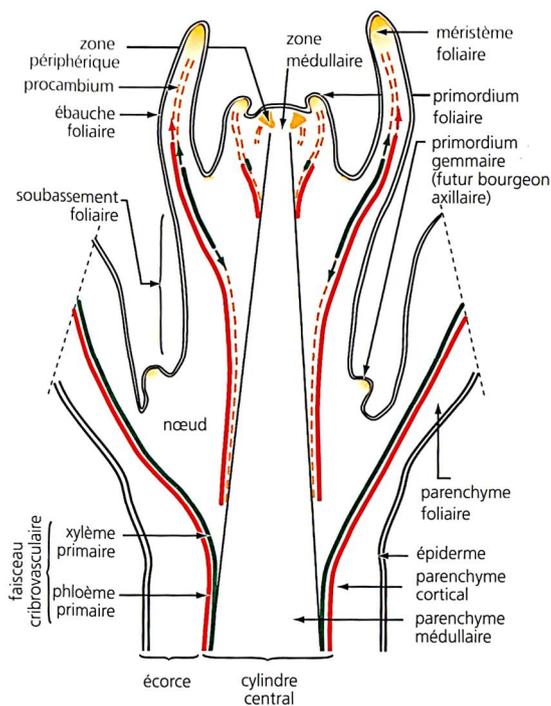
L'application de cette méthode a donné des résultats très prometteurs dans l'identification des gènes responsables des principaux stades de l'embryogenèse & *Arabidopsis*. On a de cette façon identifiée jusqu'ici plus de 50 gènes différents contrôlant la mise en place du schéma embryonnaire. Certains de ces gènes de régulation affectent le plan apex-base de l'embryon et de la plantule. Les mutations de ces gènes peuvent faire avorter différentes parties de ce plan. Un autre groupe de gènes intervient pour déterminer le plan radial de la différenciation des tissus. Les mutations d'un de ces gènes empêchent par exemple la formation du protoderme. Un autre groupe de gènes encore intervient dans la régulation des modifications de la forme des cellules qui donnent à l'embryon et à la plantule leur forme allongée.

2. L'état végétatif

Cet état est caractérisé par une production des organes végétatifs, tels que les feuilles, les bourgeons axillaires..., ces organes sont formés dans les bourgeons qui contiennent les apex méristématiques (ou les méristèmes caulinaire) (Figure 8).

2.1. Structure du méristème caulinaire

Contrairement aux méristèmes racinaire (traité plus tard), la structure de ce méristème est plus complexe.



Les flèches rouges et vertes indiquent le sens de différenciation longitudinale des tissus conducteurs

Figure 8. Section longitudinale axiale d'un apex caulinaire de dicotylédone à feuilles opposées

Les études histologiques au niveau de ce méristème ont montré principalement 4 différents territoires (Figure 9)

- une zone axiale peu fonctionnelle, nommée méristème d'attente, constituée de cellules dont l'activité mitotique est faible et dont le cycle cellulaire est de longue durée. Cette zone ne s'activera que lors du passage à l'état reproducteur.
- une zone latérale, nommée anneau initial, faite de cellules dont l'activité mitotique est intense et dont le cycle cellulaire est 2 à 3 fois plus court que dans la zone axiale. Il s'agit là d'une région organogène qui initie les feuilles et fournit également l'essentiel des tissus de la tige sous-jacente, y compris les tissus conducteurs.
- un méristème médullaire, situé sous la zone axiale, constitué de cellules dont l'activité mitotique et la durée du cycle cellulaire ont des caractères intermédiaires entre ceux des deux zones précédentes. Il s'agit là d'une région histogène qui met en place les tissus centraux de la tige, c'est à dire la moelle.

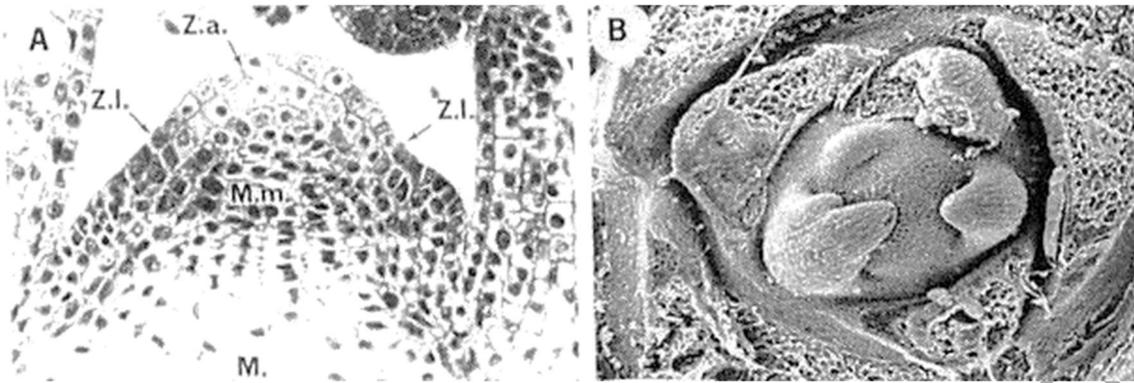


Figure 9. Structure et aspect d'un méristème caulinaire végétatif (Chrysanthème des moissons)

Image A : section longitudinale, mettant en évidence la zone axiale (Za), la zone latérale (Zl), le méristème médullaire (Mm). La zone M représente la moelle.

Image B : examen en microscopie électronique à balayage. On distingue le dôme méristématique (au centre) et les ébauches foliaires (autour du dôme).

Et voici un schéma résumant l'organisation fonctionnelle d'un méristème caulinaire végétatif (Figure 10).

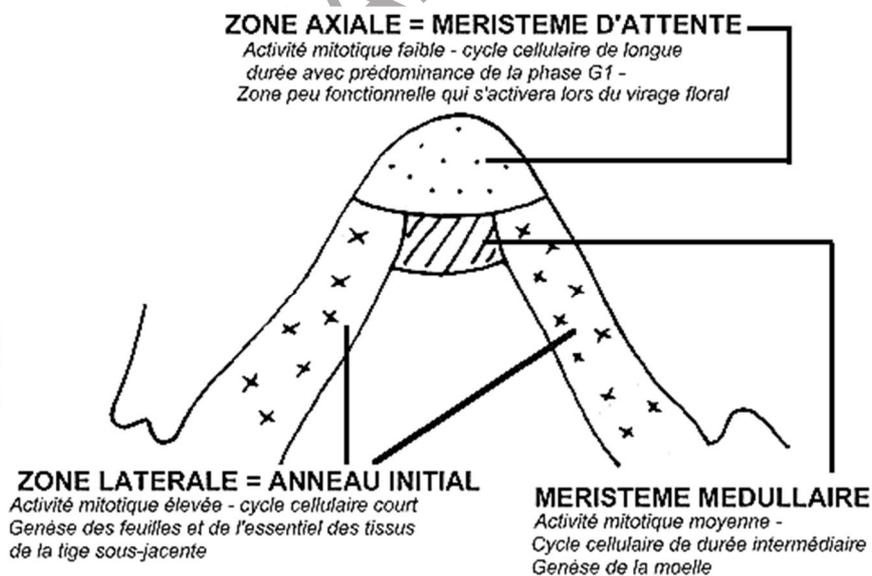


Figure 10. Zonation et localisation des territoires de l'apex caulinaire végétatif

2.1.1. Fonctionnement du méristème caulinaire

Contrairement à l'organogenèse racinaire, les étapes de l'organogenèse caulinaire ne se répartissent pas distinctement le long de l'axe de la tige, car l'apex caulinaire a un fonctionnement latéral. Il produit des organes latéraux : les feuilles, à croissance déterminée, c'est-à-dire limitée dans le temps.

La très jeune tige feuillée se présente donc comme une pile d'entre-nœuds très courts, portant chacun une ou plusieurs feuilles selon les espèces. Les entre-nœuds s'allongent après l'organogenèse foliaire, entraînant l'espacement de l'insertion des feuilles. Cette croissance est dite intercalaire (littéralement, entre les nœuds). Les phytomères deviennent alors bien distincts. Chez les végétaux en rosette, comme *Arabidopsis* et *Plantago*, les premiers entre-nœuds ne s'allongent pas ; les feuilles de ces phytomères restent groupées à la base de la plante. Les plus externes de la rosette sont les plus âgées.

2.1.2. Ontogenèse des feuilles

La vitesse et le plan des divisions des cellules de la zone périphérique varient selon la séquence suivante (Figure 11) (L'initiation des feuilles est rythmique) :

- 1) Une région de la zone périphérique subit des mitoses anticlines qui augmentent sa surface, elle atteint son aire maximale.
- 2) La zone périphérique subit des mitoses périclines, ce qui entraîne son bombement.
- 3) Des mitoses en tous sens sous la zone périphérique entraînent le soulèvement du primordium foliaire. L'aire de la zone périphérique devient minimale. Le procambium apparaît et se prolonge dans le soubassement foliaire. Il est construit par la division des cellules situées sous le primordium. Le primordium grandit en une ébauche foliaire à symétrie bilatérale ; il y a alors acquisition d'une identité foliaire. Un bourgeon axillaire sera initié.

Cette séquence se répète régulièrement avec une période variable selon les espèces et les conditions environnementales. Le temps qui sépare l'initiation de deux feuilles successives s'appelle un **plastrochrone**. Chaque primordium foliaire est mis en place au site le plus éloigné de son prédécesseur. Les feuilles successivement initiées divergent d'un angle précis, variable selon les espèces et parfois le stade de développement du végétal.

On le constate en observant la tige feuillée du dessus. Une ligne fictive tracée selon l'insertion des feuilles dessine une spirale, de telle sorte qu'il est possible de prévoir les numéros de feuilles qui se superposent dans une même position (Figure 11). L'angle est de 180° (feuilles opposées ou distiques, cas du hêtre), 60° (tristiques, cas des Cypéracées), etc. Cette disposition des feuilles le long de la tige est la phyllotaxie (du grec phyllon, feuille et taxis, arrangement). Selon les modèles biomécaniques, un angle de $137,5^\circ$ entre les feuilles successives correspond à une phyllotaxie optimale pour l'interception de la lumière, quelles que soient la taille et l'inclinaison de la feuille (Figure 11). Dans ce cas, la superposition des feuilles, donc l'ombrage mutuel, est minimale.

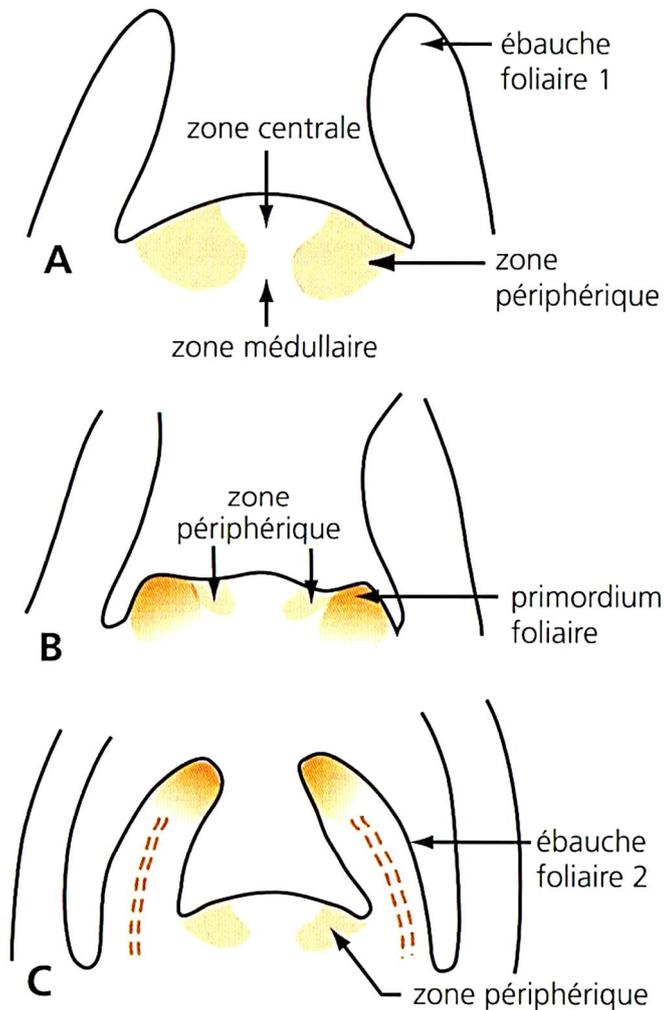


Figure 11. Trois étapes d'un plastochrone chez une dicotylédone a feuilles opposées

2.1.3. La phyllotaxie

La phyllotaxie est l'étude de l'ensemble des règles très précises qui régissent la distribution des feuilles sur les tiges.

- Distribution des feuilles sur la tige : Le nombre de feuilles insérées au niveau d'un nœud permet de distinguer des feuilles isolées, opposées et verticillées.

Les feuilles isolées sont réparties sur la tige selon deux ou plusieurs files longitudinales (génératrices). Ce sont des feuilles spiralées ou alternes. Elles sont dites :

- distiques lorsqu'elles sont disposées sur deux files longitudinales, c'est le cas des Poacées ;
- tristiques lorsqu'elles sont insérées sur trois rangées longitudinales comme chez les Cypéracées.

Les feuilles opposées sont insérées au même nœud, aux extrémités d'un diamètre de tige. Elles sont décussées lorsque chaque paire de feuilles opposées forme un angle de 90° avec celles des nœuds les plus proches. C'est, par exemple, le cas de l'Asclépiade et de toutes les Lamiacées comme la Menthe (*Mentha*) et le Coléus.

Les feuilles alternes et surtout les feuilles éparses paraissent au premier abord disposées sans ordre et sans aucune symétrie sur les tiges et sur les rameaux qui les portent. Mais si on les examine avec plus d'attention, on ne tarde pas à reconnaître qu'elles offrent une parfaitement régulière et constante. Cet arrangement des feuilles sur leur axe a reçu le nom de phyllotaxie.

Les lois qu'on a trouvées pour l'arrangement des feuilles s'appliquent aussi à la disposition de tous les organes latéraux, comme les bractées, les écailles des involucre et les différentes parties constituant de la fleur, qui ne sont en effet que des feuilles modifiées. Si l'on prend une branche vigoureuse de peuplier, de prunier, de pêcher, etc., chargée de ses feuilles alternes, on voit qu'en partant d'une feuille inférieure et en s'élevant graduellement vers le sommet. On trouve à une certaine distance une feuille dont le point d'insertion correspond exactement à la première, puis un peu plus haut on en trouve encore une autre, et ainsi successivement suivant le nombre des feuilles et la longueur du rameau. Les feuilles qui se correspondent ainsi exactement sont toujours séparées l'une

de l'autre par un même nombre de feuilles intermédiaires. Ainsi, dans les arbres que nous avons pris pour exemple, en numérotant la série des feuilles superposées, on voit que la sixième correspond à la première, la onzième à la sixième, la seizième à la onzième, et ainsi successivement : par conséquent quatre feuilles intermédiaires sont placées entre chacune de celles qui correspondent, si l'on trace sur le rameau une ligne qui passe par les points d'attache de toutes feuilles.



Figure 12.1
Feuilles alternes distiques d'un Orme et diagramme de l'insertion des feuilles sur la tige.

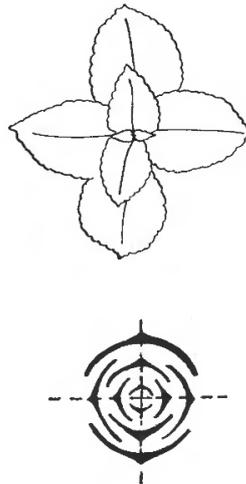


Figure 12.2
Feuilles opposées décussées de Coléus et diagramme de la disposition des feuilles sur la tige.

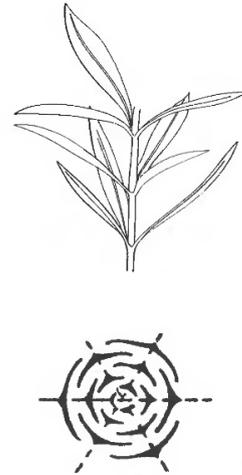


Figure 12.3
Feuilles verticillées par trois de Laurier-rose et diagramme de l'insertion des feuilles sur la tige.

Voici en résumé les traits principaux de la phyllotaxie. Les feuilles alternes ou éparses sont disposées sur les rameaux en une ligne spirale continue. En prenant une feuille comme point de départ, on en trouve toujours dans la série spirale un certain nombre qui lui correspondent exactement et qui lui sont superposées. L'espace de la ligne spirale un certain nombre qui lui correspondent exactement et qui lui sont superposées. L'espace de la ligne spirale étendu entre deux feuilles qui se correspondent constitue un cycle. Le nombre des feuilles nécessaire pour former un cycle est en général le même pour tous les individus d'une même espèce, et varie suivant les espèces, et varie suivant les espèces. La ligne spirale étendue entre les deux feuilles extrêmes d'un cycle fait une, deux ou plusieurs fois le tour de la tige. On exprime la disposition des feuilles sur la tige en employant une fraction dont le dénominateur est formé par le nombre des feuilles du

cycle et le numérateur par le nombre des feuilles du cycle et le numérateur par le nombre de tours de spire. Les dispositions qu'on observe le plus communément sont représentées par les formules suivantes :

$$1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 13/34, \text{ etc.}$$

Les nombres représentant la composition des divers cycles forment une série dans laquelle chacun de ces nombres est la somme du numérateur et du dénominateur des deux nombres qui lui précèdent dans la série. On appelle angle de divergence des feuilles l'angle formé par chaque feuille avec celle qui la suit ou celle qui la précède, cet angle, par son ouverture, mesure une certaine portion de la circonférence du cercle. Le rapport de l'angle de divergence avec la circonférence du cercle est toujours exprimé par la fraction qui représente la composition du cycle. Les feuilles se partagent en deux classes :

Les feuilles verticillées sont insérées par plus de deux au même nœud. Comme chez le Laurier-rose et chez l'Élodée (*Elodea*) où chaque verticille comporte trois feuilles.

- Théories et lois de la phyllotaxie

Les caractères phyllotaxiques sont spécifiques, c'est-à-dire propres à chaque espèce. A cet égard, les feuilles opposées et verticillées se distinguent donc des feuilles spiralées.

Feuilles opposées et verticillées

- Chaque verticille présente le même nombre de feuilles :
- l'angle de divergence, c'est-à-dire la distance angulaire entre deux feuilles voisines d'un même verticille par rapport à l'axe de la tige est constante :
- les points d'insertion foliaire sont décalés d'un verticille à l'autre.

Feuilles spiralées

Selon la théorie classique :

- les feuilles sont disposées sur la tige selon une spirale définie pour un genre ; une ligne tracée sur la tige et réunissant les divers points d'insertion des feuilles consécutives forme une spirale de direction constante (figure 4.40).
- entre deux feuilles successives, l'angle de divergence est constant (figure 4.41).

Pratiquement, l'angle de divergence peut être déterminé de la façon suivante :

1. choisir une série de feuilles formées successivement, la plus ancienne étant la première :
2. compter le nombre de feuilles rencontrées jusqu'à la feuille située exactement au-dessus de la première, celle-ci étant exclue :
3. calculer le nombre de tours de tige effectués en réalisant le point
4. établir le rapport entre le nombre de tours de circonférence réalisés et le nombre de feuilles rencontrées.

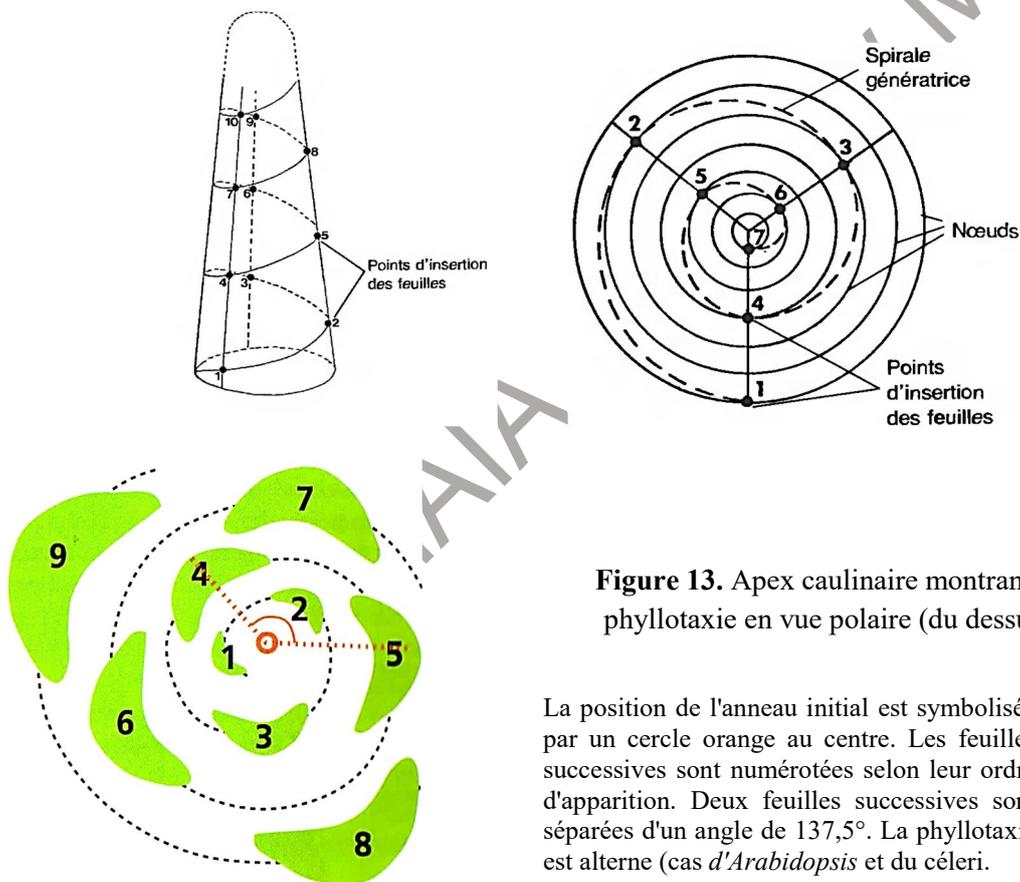


Figure 13. Apex caulinaire montrant la phyllotaxie en vue polaire (du dessus)

La position de l'anneau initial est symbolisée par un cercle orange au centre. Les feuilles successives sont numérotées selon leur ordre d'apparition. Deux feuilles successives sont séparées d'un angle de $137,5^\circ$. La phyllotaxie est alterne (cas d'*Arabidopsis* et du céleri).

Dans le cas de feuilles tristiques, le rapport étant de $1/3$, l'angle de divergence correspond à 120° soit $1/3$ de circonférence,

La phyllotaxie d'une espèce peut être représentée schématiquement par un diagramme qui projette sur un plan la spirale d'insertion : un tour de spire est partagé en autant de secteurs égaux que l'indique le dénominateur et les insertions foliaires sont marquées là où la spirale coupe les rayons (Figure 13).

2.1.4. Ontogenèse des bourgeons axillaires

Les rameaux se développent normalement à partir de bourgeons axillaires. La structure de ces bougons est semblable à celle de la gemmule (Figure 14). Les bourgeons axillaires sont produits à partir du tissu méristématique issu de l'apex de la tige, donc en étroite relation avec le méristème terminal.

Leur massif initial, le primordium gemmaire, est d'origine exogène. Dans les cellules sous-épidermiques, des cloisons, périclinales d'abord, diversement orientées ensuite, produisent un petit massif cellulaire à l'aisselle des feuilles. Des divisions anticlines au niveau de l'épiderme accompagnent cette formation. Cette protubérance est bientôt entourée par des ébauches de jeunes feuilles.

Dans certains cas, notamment chez les plantes ligneuses, elle s'entoure d'écailles, feuilles transformées, assurant un rôle protecteur et séparées par des entre-nœuds très courts. Le nouveau rameau s'ébauché d'abord lors d'une période de mérése du jeune bourgeon qui entre en dormance. Lorsque celle-ci est levée, généralement après un hiver, le jeune axe subit une période d'auxèse. Celle-ci provoque l'éclatement du bourgeon et coïncide avec la reprise d'activité du bourgeon.

La levée de dormance de certains bourgeons peut être très longuement différée. Ce cas peu fréquent est surtout connu chez des familles tropicales comme les Annonacées et les Sterculiacées dont le Cacaoyer (*Theobroma cacao*). Il s'y manifeste par de la cauliflorie. Ce phénomène consiste en l'apparition de courts rameaux florifères sur les parties âgées du tronc et des rameaux.

Les tissus conducteurs de la tige et de chaque rameau sont reliés par une trace raméale, tissus conducteurs formant généralement un angle droit avec la stèle de la tige et traversant à l'horizontale l'écorce de cette dernière.

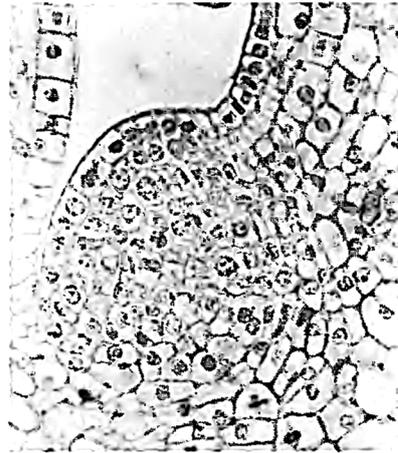


Figure 14. Détails de la formation d'un bourgeon axillaire de *Coleus*

2.1.5. Notion de phytomères végétatifs

La gemmule de l'embryon est à l'origine de la tige feuillée du végétal adulte. Cette construction est répétitive avec pour séquence l'ensemble entre-nœud, feuille et bourgeon axillaire (Figure 15). En dépit de la répétition de ce motif, appelé phytomère par analogie avec la métamérie des animaux, la morphologie de la tige feuillée varie beaucoup selon les espèces. Etudions la mise en place des phytomères par le méristème caulinaire et l'organisation de la tige et des feuilles qui le constituent.

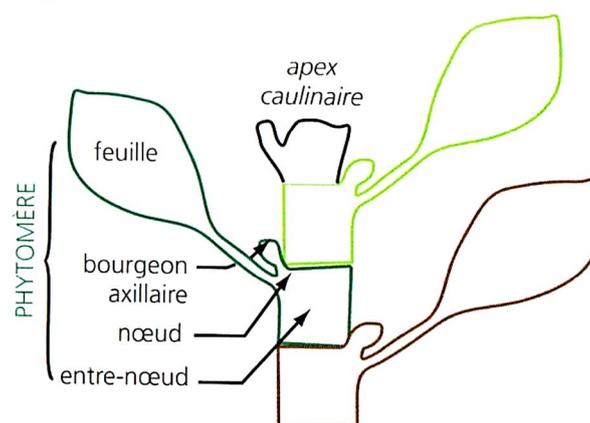


Figure 15. Organisation répétitive d'une tige feuillée

2.1.6. Notions de 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. 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.

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).

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**.

2.1.7. Notions de 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.

Principaux types de symétrie : Ils sont connus de tous (Figure 16) :

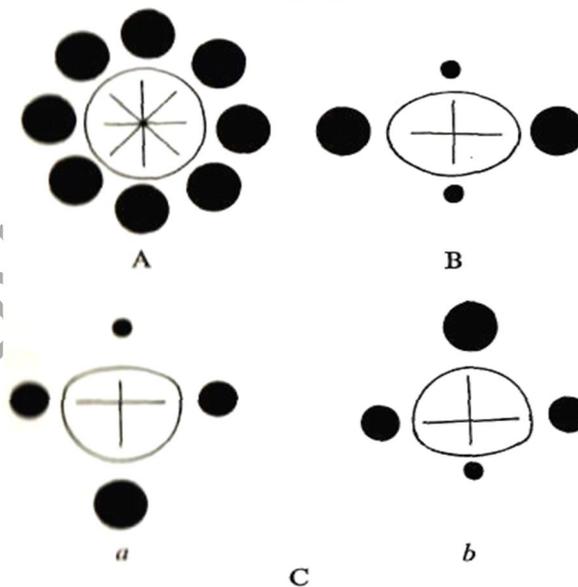
1° Il y a rarement une infinité d'axes, comme dans le *Volvox* sphérique.

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).



A. Symétrie radiaire ; B. Symétrie bilatérale ; C. Symétrie dorsiventrale :
a) hypotone, b) épitone (d'après TROLL).

Figure 16. Schéma des principaux types de symétrie rencontrés chez les végétaux.

2.2. Structure et fonctionnement du méristème racinaire

Les cellules qui en dérivent s'allongent dans la zone d'élongation puis se différencient (Figure 17).

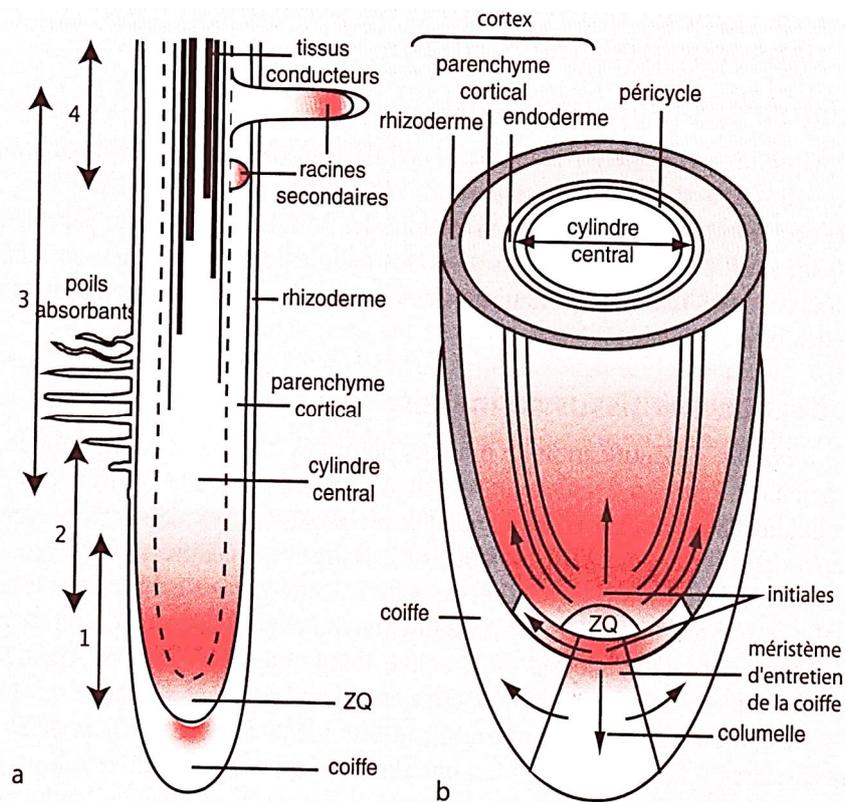
2.2.1. Structure de méristème

Le méristème racinaire est constitué de :

- un groupe de quelques cellules (4 chez *A. thaliana*) qui ne se divisent pas ou peu après l'embryogenèse et qui constituent le centre quiescent du méristème. Ce centre joue le même rôle de détermination et de maintien de la niche de cellules souches que le centre organisateur dans le méristème caulinaire. Le gène *WOX5*, proche de *WUS*, est spécifiquement exprimé dans les cellules du centre quiescent.
- quatre types de cellules souches adjacentes au centre quiescent, encore appelées cellules initiales dont les programmes de division et de différenciation au cours de l'embryogenèse sont souvent stéréotypés et prédéterminés. Lorsque ces cellules souches se divisent, une des cellules-filles renouvelle le stock de cellules souches et l'autre contribue à la formation des tissus racinaires. Les initiales protodermiques donnent naissance au rhizoderme et à la partie externe de la coiffe. Les initiales cortico-endodermiques sont à l'origine du parenchyme cortical et de l'endoderme. Les initiales procambiales engendrent le cylindre central et les initiales du méristème d'entretien forment la coiffe.

Les initiales sont situées autour du centre quiescent ou zone quiescente (ZQ) et se divisent régulièrement pour produire les cellules des tissus racinaires. La coiffe et sa columelle (zone responsable de la perception de la gravité et du gravitropisme) sont produites par le méristème d'entretien de la coiffe.

Le taux de différenciation des cellules méristématiques est contrôlé par les cytokinines qui déterminent ainsi la taille du méristème racinaire.

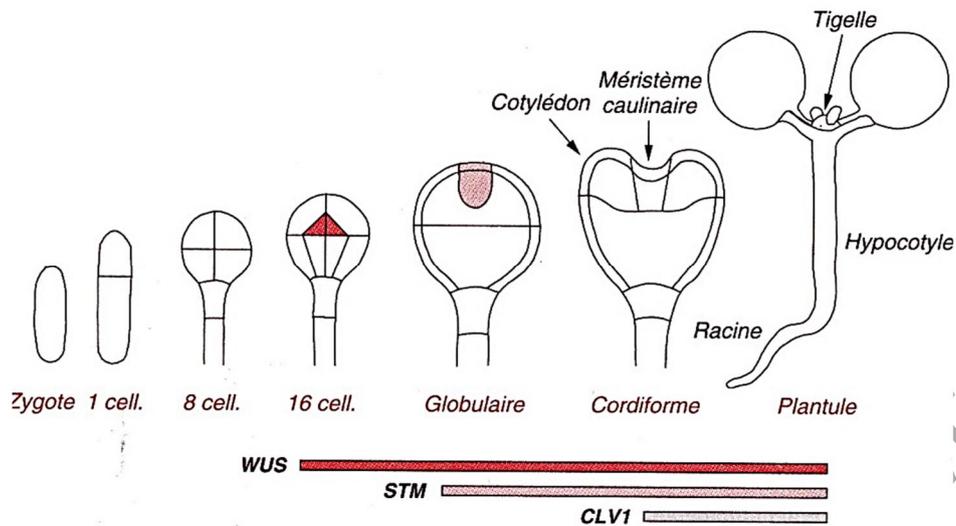


- (a) Vue générale de la racine. Le développement de la racine se décompose en plusieurs étapes successives localisées dans des zones de la racine : de bas en haut, la zone de divisions cellulaires (1), la zone d'élongation (2), la zone de différenciation cellulaire (3) et la zone d'organogénèse ou de maturation (4) où il y a émergence des racines secondaires.
- (b) Détail de l'apex racinaire et du méristème. Le cortex racinaire est composé du rhizoderme, du parenchyme cortical et de l'endoderme. Le cylindre central est constitué du péricycle et des tissus conducteurs.

Figure 17. Organisation de la racine et de l'apex racinaire d'une Angiosperme dicotylédone. (L'intensité de la couleur rouge indique l'intensité de l'activité mitotique).

2.2.2. Contrôle génétique de la morphogénèse végétative

Comment est assuré le contrôle génétique d'une structure complexe telle que le MAC ? L'identification de gènes spécifiques (gènes marqueurs) a fourni des éléments de réponse. Il s'agit des gènes *WUS* (allemand : *wuschelig*, «ébouriffé»), *STM* (en anglais : *shootmeristemless*, sans méristème caulinaire), et *CLV1* (*CLAVATA1*) (en latin : *clavatus*, en forme de massue).



Les bandes horizontales représentent les stades d'expression des 3 marqueurs (*WUS*, *STM*, *CLV1*) dont la localisation cellulaire est indiquée par les zones colorées

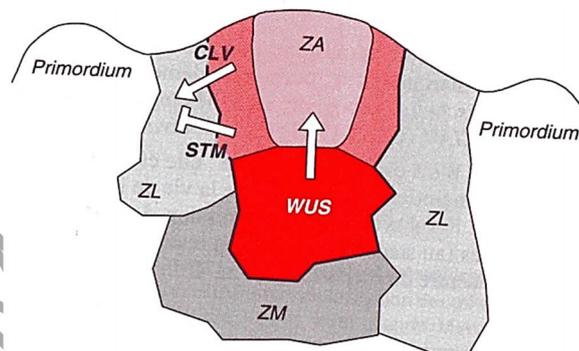
Figure 18. Expression de divers marqueurs du méristème caulinaire végétatif d'*Arabidopsis thaliana* au cours de l'embryogénèse

L'expression du gène *WUS* est la plus précoce : elle est détectable dès le stade « 16 cellules » (Figure 18) et se maintient tout au long de la vie de la plante, y compris dans le méristème floral. Lors de l'embryogénèse, l'expression de *WUS*, localisée initialement dans les 4 cellules apicales (au stade 16 cellules) va rester confinée (par le biais de divisions asymétriques) au centre du méristème apical. Il en est ainsi par la suite (Figure 19).

Les mutations affectant le fonctionnement de ce gène ont une conséquence spécifique : l'incapacité pour la plante de maintenir la structure méristématique, que le méristème soit végétatif ou floral. Mais comme les cellules initiales de ces mutants ne sont pas incorporées dans les organes qui se différencient, on peut en conclure que *WUS* est requis pour déterminer la destinée des cellules plutôt que pour intervenir dans la formation des organes. Le rôle essentiel du gène *WUS* serait de contrôler le devenir des cellules initiales de la zone axiale tout au long du développement de la plante (Figure 19). Les analyses génétiques montrent par ailleurs que *WUS* interagit avec d'autres gènes régulateurs des méristèmes végétatifs et floraux, en concourant à l'intégration des informations émanant de ces derniers.

Le gène *STM* est exprimé au stade globuleux (Figure 18), correspondant à une centaine de cellules. Les mutations *stm* conduisent à la fusion des cotylédons, suggérant que ce gène interviendrait en empêchant les cellules méristématiques de participer à la formation des organes. Cette hypothèse est renforcée par le fait que *STM* est exprimé, tout au long de la vie de la plante, dans toutes les cellules du méristème à l'exception des primordiums des feuilles, fleurs et organes floraux. Le rôle de *STM* serait donc d'inhiber la différenciation des cellules apicales, contribuant ainsi au maintien de l'intégrité de la structure méristématique.

• Des trois gènes considérés, *CLV1* est celui qui s'exprime le plus tardivement, au stade cordiforme (Figure 18), lorsque les primordiums des cotylédons sont apparents. Les mutations affectant ce gène conduisent à une augmentation progressive de la taille du méristème et de la formation des organes. Il est très vraisemblable que *CLV1*, exprimé essentiellement dans les cellules de la zone latérale, intervient en favorisant la différenciation des cellules lors de la formation des organes. Il agirait donc comme un antagoniste de *STM*.



ZA, zone axiale; ZL, zone latérale; ZM, zone médullaire.

Figure 19. Régulation du fonctionnement de l'activité d'un méristème caulinaire végétatif.

Ainsi un modèle plausible pour la régulation du méristème végétatif caulinaire est le suivant : l'expression de *WUS* dans les cellules basales de la zone axiale maintient les cellules de cette zone dans un état de totipotence prévenant toute différenciation.

L'initiation des organes à partir des cellules de la zone latérale est sous la dépendance de la balance entre les gènes *STM* et *CLV1*. La prédominance de *STM* favorisera la division des cellules avant qu'elles ne soient engagées dans la différenciation qui, elle, est stimulée par *CLV1*.

Quels sont les facteurs qui peuvent agir sur cette balance ? Un élément de réponse est fourni par les études physiologiques qui montrent que le maintien de l'activité du méristème dépend du régime hormonal assuré par les primordiums des feuilles. Cette influence a été confirmée par des données génétiques : lorsque, chez certains mutants, la formation des feuilles est bloquée, le fonctionnement du méristème est interrompu. Il est donc clair que les cellules des zones latérale et médullaire intègrent aussi des informations provenant de tissus plus matures.

Les protéines *WUS* et *STM* sont des protéines nucléaires à homéodomaine, correspondant à des régulateurs transcriptionnels (on ignore les gènes qu'elles régulent). La protéine *CLV1*, toute différente, est une protéine kinase de type récepteur, dont elle possède toutes les caractéristiques structurales et biochimiques, mais on ne sait rien sur la nature des gènes cibles.

3. Rôle des hormones et des facteurs environnementaux sur la morphogénèse

3.1. Définition des phytohormones

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, c'est le cas, par exemple, des phénomènes de tropisme où la plante semble se « tourner vers la lumière » ; la lumière (stimulus externe) induit en effet, par l'intermédiaire des hormones, une croissance inégale qui permet aux feuilles d'être le plus possible exposées, c'est encore le cas de la dominance apicale où l'on observe une inhibition du développement des bourgeons axillaires et une croissance forte (stimulus interne) du bourgeon apical.

- 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. (Figure 20 et Tableau 2).

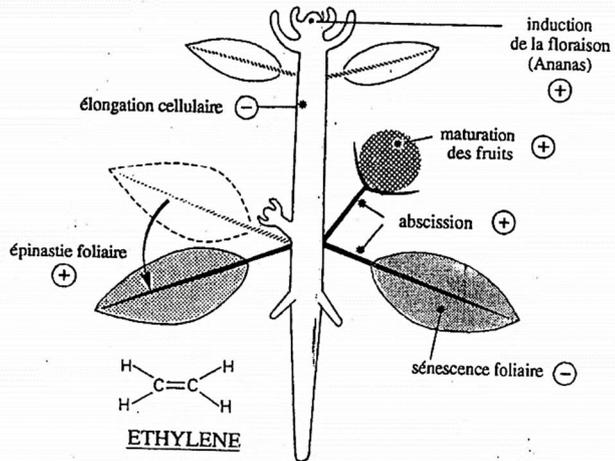
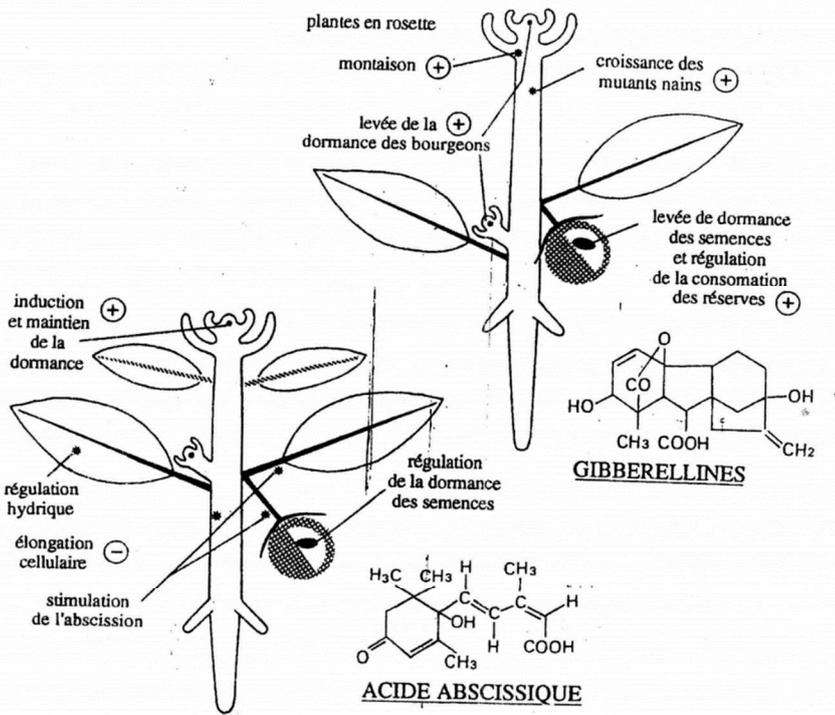
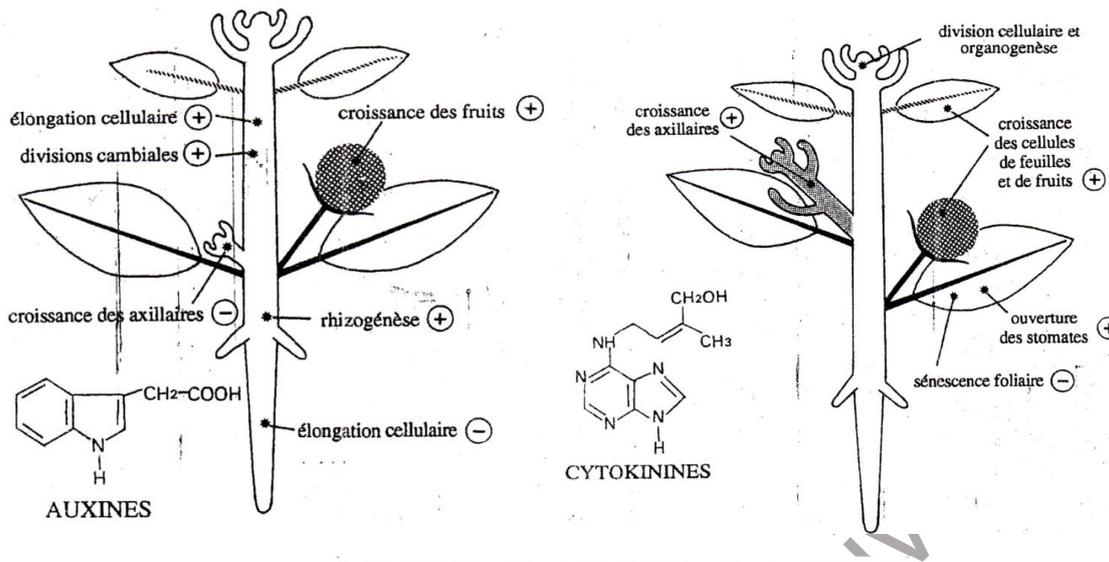
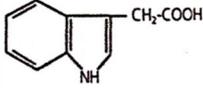
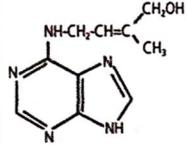
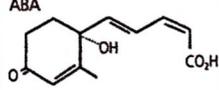
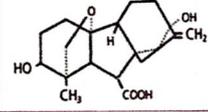
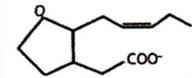
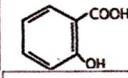
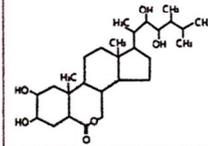


Figure 20. Schéma de l'effet de différentes phytohormones sur les phénomènes physiologiques

Tableau 2. 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, organogénèse ■ 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 absicissique (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 GA1 	<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
Systèmeine 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 ■ Morphogénèse 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) ₃ NH ₂ et putrescine H ₂ N(CH ₂) ₄ 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 ■ Embryogénèse ■ Réaction d'hypersensibilité ■ Floraison de certaines espèces ■ Sénescence des tissus

3.2. Facteurs du milieu

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

❖ 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) et 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'étiole. 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'étiolation ne peut 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 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 et 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 morphogénèse 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.

On considère actuellement que le développement des végétaux est photomorphogène, on parle de la photomorphogénèse compte-tenu du rôle de la lumière dans pratiquement toutes les phénomènes du développement (photosynthèse, initiation foliaire ou florale, croissance...)

❖ La température

Ses effets peuvent être mis en parallèle avec ceux de la lumière. Nous les distinguons :

1. Un thermopériodisme règle certains aspects de la floraison (plantes à bulbe) de la croissance, mais aussi de la morphogénèse (tubérisation).
2. Sur le plan de l'intensité, les températures basses sont particulièrement importantes. Elles lèvent des dormances et permettent la vernalisation des graines. Plus simplement, elles sont des facteurs limitants de la vie active possible entre -5°C et $+45^{\circ}\text{C}$. Mais des Conifères de Sibérie résistent aisément à -60°C , alors qu'inversement des Algues ou Bactéries de sources thermales supportent $+80^{\circ}\text{C}$.

❖ Quelques autres facteurs

Nous citons particulièrement l'eau, les stimulations mécaniques et les tensions.

- a) L'eau : 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 sous-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.

b) Les stimulations mécaniques : Si elles sont unilatérales, elles 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*) (Figure 21).

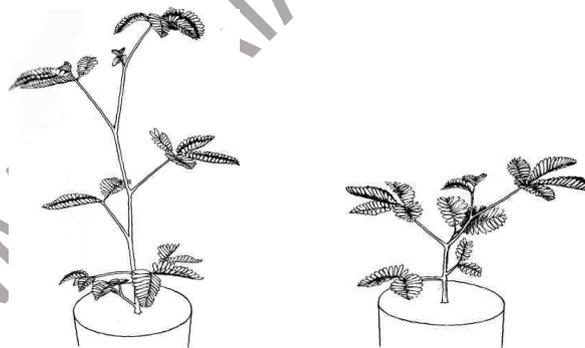


Figure 21. Plantes de *Mimosa pudica* développées en lumière peu intense

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

c) Les tensions : Enfin elles 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 (150g) suspendus à leur extrémité. On 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 qu'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.

4. L'état reproducteur

4.1. Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur

Bien que programmée pour fleurir et produire les graines qui assureront sa pérennité une Angiosperme ne fleurira que si un certain nombre de conditions favorables sont rencontrées, et parfois même successivement réalisées. Dans le cas contraire, la formation des fleurs n'aura pas lieu, soit parce que le passage à l'état reproducteur ne s'effectue pas (la plante demeure végétative), soit parce que, après un début de réalisation qui interrompt l'état végétatif (et notamment la production de feuilles et de rameaux), les ébauches florales ne peuvent se former ou se développer. Il y a à cela plusieurs raisons

- Alors que certaines plantes différencient parfois des ébauches florales dès les premières phases de la germination, au stade plantule (plantes néoténiques), d'autres exigent pour fleurir d'avoir atteint un certain degré de développement, dit maturité de floraison.
- Il est également nécessaire que l'état trophique de la plante soit satisfaisant, et notamment son alimentation hydrique, minérale et carbonée. Mais à l'inverse, une alimentation trop riche favorise le développement végétatif au détriment de la floraison.
- Ces conditions réalisées, les facteurs liés à l'environnement, et perçus par les différentes parties de la plante, pourront agir : ce sont notamment les températures basses (vernalisations) ou les alternances de températures basses et élevées (thermopériodisme), la lumière (photopériodisme).

4.2. Les différentes étapes du passage à l'état reproducteur

L'acquisition de l'état reproducteur comporte une suite de processus où l'on peut distinguer plusieurs étapes, dont les limites sont au demeurant imprécises et qui peuvent se chevaucher plus ou moins. On peut les répartir en deux phases principales

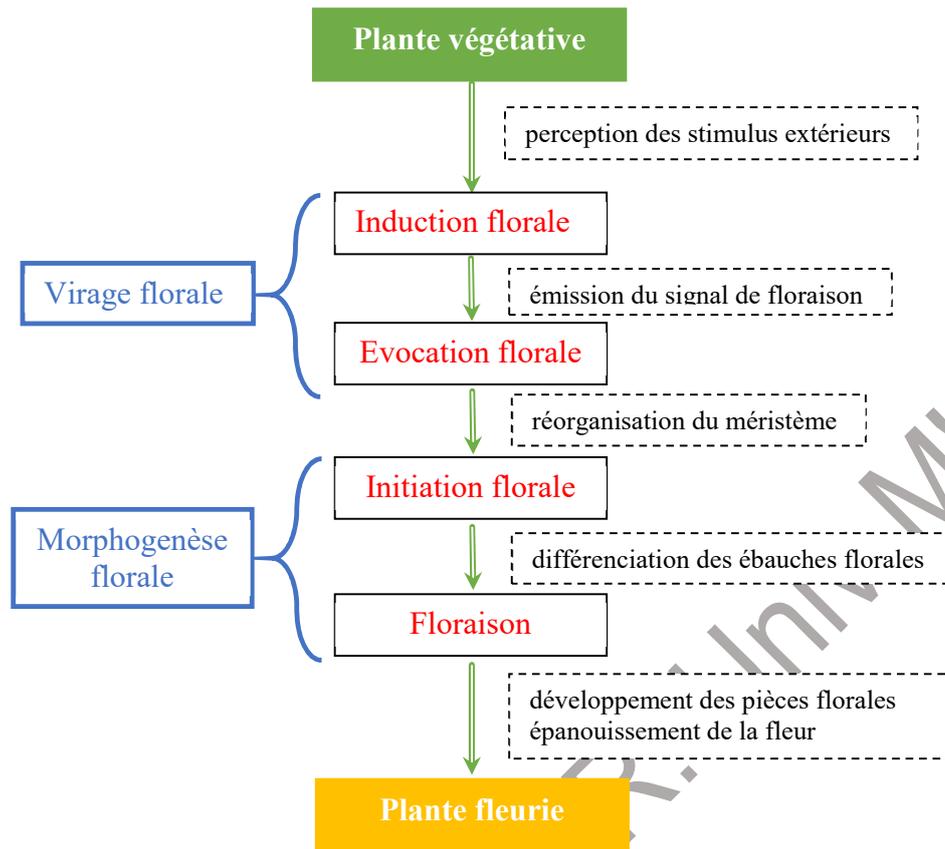


Figure 22. Les différentes étapes du passage à l'état reproducteur chez une Angiosperme.

- La première phase, que l'on peut désigner sous le terme évocateur de virage floral, porte essentiellement sur le changement d'orientation du méristème. Elle comporte deux étapes :
 - l'**induction florale** (induction, du latin *inducere*, diriger), où certains organes de la plante, sous l'effet de stimulus extérieurs, envoient au méristème un message, le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur ;
 - l'**évocation florale** (évocation, du latin *evocare*, faire venir), où le méristème se réorganise en fonction de ce programme, en procédant à des mitoses dans des secteurs appropriés.
- La deuxième phase assure la morphogénèse florale, réalisée en deux temps :
 - l'**initiation florale**, où se différencient les ébauches des pièces florales; à ce stade le bourgeon végétatif est devenu bourgeon à fleur;

- la **floraison** proprement dite, avec développement des pièces florales, débourre - ment des bourgeons et enfin épanouissement de la fleur.

Voyons plus en détail les caractéristiques de ces étapes.

■ L'**induction florale**, étape préparatoire, plus ou moins longue (elle peut s'étendre sur des mois), est d'origine multifactorielle. Toutes les plantes, à des degrés divers, y sont plus ou moins soumises. D'une manière générale, l'action de la température lorsqu'elle est nécessaire, doit précéder celle de la lumière, qui est souvent le facteur le plus important de la mise à fleur.

Au cours de cette période, si les traitements ne sont pas appliqués avec assez d'intensité ou de durée, des retours en arrière sont possibles. Ainsi on peut observer, concernant l'action de la température, des phénomènes de dévéralisation ou, s'agissant de la lumière, des réversions à l'état végétatif. Cependant, en règle générale, et en dehors de conditions climatiques extrêmes, une fois le signal de floraison transmis et l'évocation florale réalisée, la mise à fleur est un processus irréversible.

La nature du signal de floraison est aujourd'hui encore inconnue. Le fait qu'il soit inductible, plus ou moins quantifiable, et transmissible d'une plante ou d'un organe induit à un individu non induit, a fait pendant longtemps assimiler à une sorte d'hormone de floraison (florigène). L'hypothèse d'un signal de nature purement hormonale est maintenant abandonnée devant l'impossibilité d'isoler une telle substance et la complexité du message.

■ L'**évocation florale** (terme introduit par Evans en 1969) consiste en une réorganisation de l'architecture de l'apex, préparatoire à la différenciation des ébauches. Cette évolution n'est pas décelable à l'œil nu : on ne peut la caractériser qu'au niveau microscopique ou biochimique, par des changements de morphologie ou de composition cellulaires. On observe ainsi une accélération du métabolisme énergétique, sous l'influence d'un afflux de substrats (saccharose notamment), une augmentation de l'activité mitotique ainsi que de la synthèse de RNA, de protéines nouvelles, de polyamines, etc.).

C'est au cours de cette étape que sont déréprimés certains gènes, dont l'expression sera à l'origine de l'initiation florale

■ **L'initiation florale**, première étape de la morphogénèse florale, succède à l'évocation florale. On peut considérer que celle-ci est achevée (parfois depuis longtemps) lorsque le méristème, d'aspect végétatif jusqu'alors, commence à manifester les premiers signes visibles de changements morphologiques, qui peu à peu vont lui donner l'aspect d'un méristème préfloral ou, dans le cas d'une inflorescence, d'un méristème inflorescentiel.

Dans le cas d'une fleur unique terminale, les diverses pièces florales (sépalés, pétales, étamines, carpelles) sont initiées progressivement à la surface du méristème préfloral. Dans le cas d'une inflorescence, le méristème inflorescentiel porte des méristèmes floraux, eux-mêmes initiateurs de pièces florales.

Enfin intervient la dernière étape, qui correspond à la floraison, au sens ordinaire du terme. Elle consiste dans le développement des ébauches florales précédemment édifiées : différenciation de tissus particuliers, notamment dans les carpelles et les étamines, où va avoir lieu la méiose et la formation des gamètes, croissance des diverses pièces florales à l'intérieur du bouton floral, et finalement épanouissement des fleurs.

Toutes ces étapes, depuis la réception du signal de floraison sont sous le contrôle de gènes, inexprimés jusqu'ici, les gènes d'identité florale (ou inflorescentielle).

En réponse au signal, ces gènes vont être activés et réguler (induire, réprimer, moduler) l'activité d'autres gènes, pour interrompre le programme de développement végétatif et initier le programme de développement floral.

4.3. Réorganisation du méristème caulinaire

Ainsi, la mise à fleur engage le méristème caulinaire dans une voie nouvelle : sa structure et son fonctionnement changent. Nous avons vu qu'une caractéristique de l'anneau initial est d'être restauré régulièrement après chaque initiation foliaire, d'où une organogenèse illimitée des tiges feuillées (Figure 22).

Au contraire, la construction florale utilise la totalité du méristème résiduel. Aucune restauration n'étant plus assurée, l'évolution est maintenant limitée. À « l'embryogenèse végétative indéfinie » s'oppose ainsi « l'embryogenèse reproductrice définie ». La disparition du rythme plastochronique et la mise en place de phase préflorale d'un matériel cellulaire disponible expliquent la rapidité généralement constatée de l'initiation des

pièces florales. Les ébauches de sépales constituant le calice apparaissent les premiers. La corolle se différencie ensuite avec soulèvement, successif ou simultané, des primordiums de pétales. Sépales et pétales forment le périanthe, stérile et protecteur de la fleur.

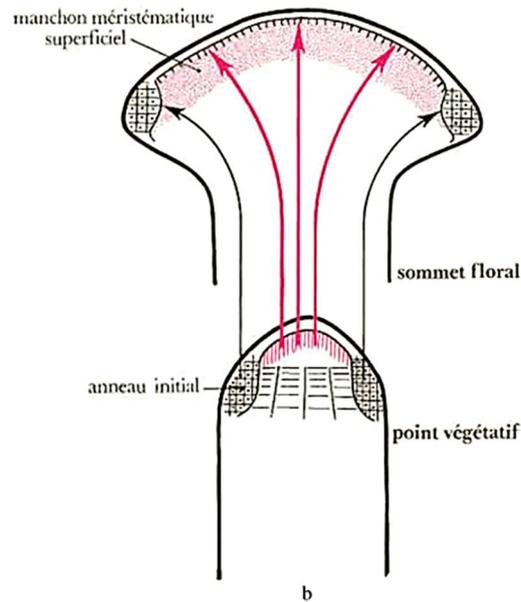


Figure 22. La phase préflorale au niveau de méristème apical caulinaire.

Leur structure rappelle encore beaucoup celle d'une feuille quoique la fonction assimilatrice y soit réduite ou nulle. Les ébauches d'étamines, constituant l'androcée, se soulèvent ensuite. Au centre, les carpelles formant le gynécée ou pistil sont habituellement les derniers formés des organes floraux. (Figure 23)

Au moment où l'activité végétative d'un apex caulinaire s'achève avec la formation des dernières ébauches foliaires, le méristème terminal *modifie sa forme et ses dimensions*. L'apex devient généralement plus saillant et plus bombé. Cette dilatation de l'apex amorce la formation du réceptacle floral.

L'extension des proliférations cellulaires à tout l'ensemble de l'apex, y compris le méristème d'attente qui jusqu'alors était une zone relativement inerte. Cette multiplication des cellules n'est pas en rapport dans l'immédiat avec une activité organogénétique ; elle accroît seulement la masse de tissus méristématiques à partir desquels se formera la fleur.

La différenciation dans l'apex transformé de 2 territoires cytologiquement distincts :

- Un manchon, qui est une nappe de tissus méristématiques, actifs, occupant toute la surface de l'apex. Ce manchon est formé, en partie par l'ancien anneau initial, qui en constitue donc les flancs, et pour une autre partie par l'ancien méristème d'attente, activé, qui en forme la région sommitale. Ce manchon méristématique sera à l'origine de toutes les pièces florales.
- Un socle parenchymateux, couvert par le manchon méristématique, et qui prolonge en se dilatant la moelle de la tige. Ce socle constitue le parenchyme médullaire du réceptacle floral.

A ces changements dans la taille et la forme, sont associées 2 séries de modifications structurales importantes

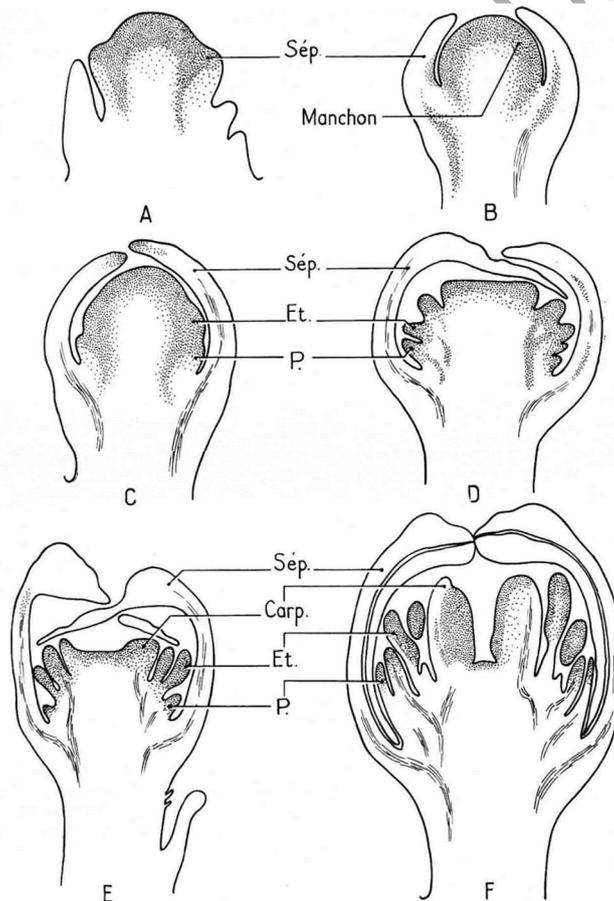


Figure 23. Développement de la fleur du *Papaver somniferum* (coupes longitudinales)

A : formation des sepales ; B : formation du manchon ; C et D : formation des étamines ; E et F : formation des carpelles. *Carp.*, carpelle ; *Et.*, étamine ; *P.*, pétale ; *Sép.*, sépale.

4.4. Contrôle génétique de l'état floral

Lorsqu'on observe les fleurs dans la nature, ce qui frappe le plus est sans doute la très grande diversité des formes, des couleurs et des parfums de ces structures. Pourtant les progrès des 20 dernières années dans le domaine de la génétique moléculaire montrent que, derrière cette diversité apparente, se cache un mécanisme moléculaire conservé qui régit la formation des fleurs sans doute chez la majorité des angiospermes.

La découverte de ce mécanisme a débuté par l'étude de mutants de mufliers (*Antirrhinum majus*), d'*A. thaliana* ou encore du pétunia (*Pétunia hybrida*) dont les organes floraux ne se développent pas normalement : ils présentent des défauts d'identité, comme des pétales remplacés par des sépales ou des étamines remplacées par des carpelles. Ces modifications sont appelées conversions homéotiques comme celles qui affectent l'identité des membres de la drosophile. Ils ont constaté que les défauts affectaient toujours deux couronnes adjacentes. Se basant sur la caractérisation de doubles mutants combinant différents défauts, ils ont proposé un modèle génétique prédisant l'existence de trois activités dont les combinaisons permettraient la génération des quatre types d'organes. Les postulats de ce modèle sont les suivants (Figure 24)

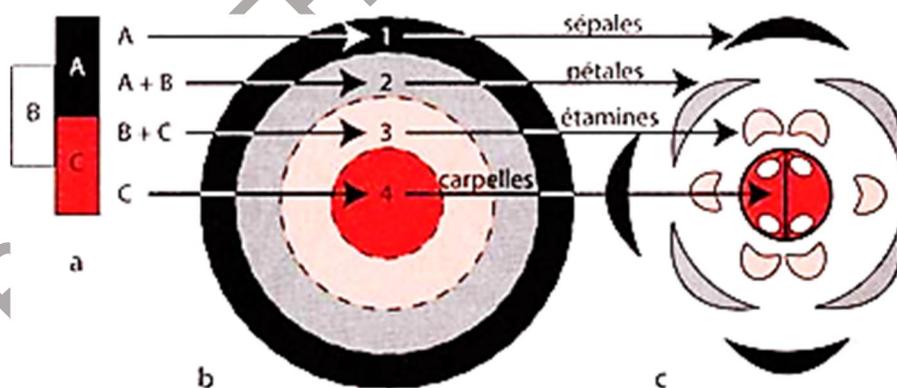
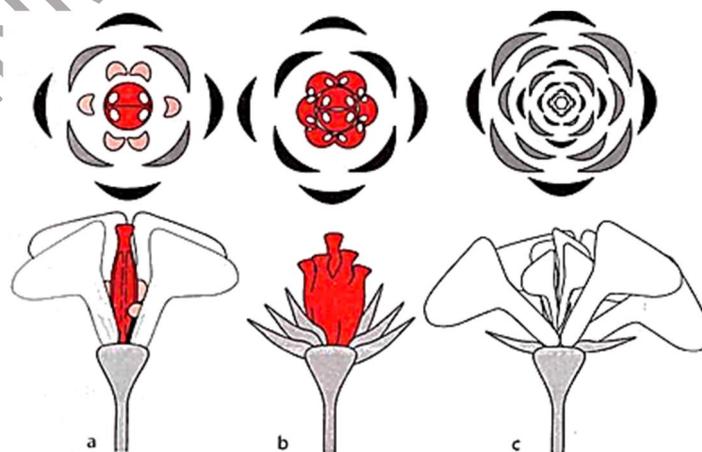


Figure 24. Intervention des activités A, B et C pour la détermination morphologique et fonctionnelle des quatre verticilles de la fleur.

- (a) Activités A, B et C. (b) Schéma des 4 verticilles potentiels,
(c) Détermination des 4 verticilles d'une fleur de crucifères

- Il existe trois activités appelées A, B et C réparties sur deux verticilles adjacents. A dans les verticilles périphériques 1 et 2, C au centre dans les verticilles 3 et 4 et B dans les verticilles 2 et 3 ;
- C'est la combinaison de ces activités qui déterminent la nature de l'organe : A seul est responsable de la formation de sépales, A + B de pétales, B + C d'étamines et C seul de carpelles ;
- Il existe un antagonisme entre les activités A et C de telle sorte que lorsqu'une des fonctions est perdue, le territoire est envahi par l'autre ;
- L'activité C contrôle également la croissance déterminée (finie) du méristème floral. Ainsi lorsqu'elle est perdue, le centre de la fleur est remplacé par une nouvelle fleur (emboîtement « infini »).

Ce modèle rend compte de la plupart des phénotypes observés chez les mutants homéotiques floraux. Les différents gènes responsables des activités A, B et C ont été identifiés chez le muflier (*Antirrhinum majus*) et *A. thaliana*. À une exception près, tous ces gènes sont régulés au niveau transcriptionnel : leurs ARN messagers ne sont présents que dans les verticilles prédits par le modèle ABC. Ils codent des facteurs de transcription dits à boîte MADS d'après le nom des quatre membres fondateurs de cette famille (*MCM1* de la levure, *AGAMOUS* d'*A. thaliana*, *DEFICIENS* du muflier et *SRF* de l'homme). La manipulation de l'expression de ces gènes a confirmé très largement le modèle ABC et permet de changer à dessein l'identité de n'importe quelle couronne (Figure 24).



(a) Sauvage, (b) Mutant b-apetala 3, perte de l'activité B.
(c) Mutant c-agamous, perte de l'activité C.

Figure 24. Mutants de développement floral chez *A. thaliana*.

La mutation simultanée de gènes des trois classes (mutant abc-) conduit à la formation de fleurs ne possédant que des feuilles pour organes mais disposées en verticilles. Dans son ouvrage sur la métamorphose des plantes, Goethe, le philosophe et naturaliste allemand, avait proposé au XIX^e siècle que feuilles et organes floraux soient bâtis sur la même base. Le triple mutant abc- est venu confirmer cette hypothèse deux siècles après la prédiction. Par contre, l'expression ectopique des gènes ABC dans la feuille ne suffit pas à la convertir en organe floral. Pour réussir

Cette transformation, il faut ajouter l'expression d'un quatrième type de gène appelé gène de classe E (l'activité D jouant un rôle dans la formation des ovules) et découvert au début des années 2000. Il existe 4 gènes de classe E chez *A. thaliana* (*SEPALLATA* 1 à 4) appartenant à la même famille de facteurs de transcription à boîte MADS. Le modèle ABC a été intégré dans le modèle ABCE et l'identité des organes floraux est maintenant déterminée par la combinaison de ces quatre activités. Au plan biochimique, cette combinaison se traduit par la formation de complexes tétramériques de facteurs de transcription. L'expression ectopique de ces activités dans une feuille suffit à transformer la feuille en pétale ou en étamine.