

Chapitre 2

Le développement post-embryonnaire des angiospermes : adaptations et plasticité phénotypique

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Le développement végétatif à l'interface sol/air
- 2 Le développement de l'appareil reproducteur
- 3 Adaptations et plasticité phénotypique

ZOOM

- 1 Approche expérimentale de la croissance cellulaire
- 2 Les conséquences de l'acidification pariétale
- 3 Le cambium et ses dérivés cellulaires
- 4 La vernalisation et le contrôle épigénétique
- 5 Les phytochromes et les cryptochromes
- 6 Les gènes du développement floral

INTRODUCTION

Le **développement post-embryonnaire** des angiospermes débute à la germination de la graine et se poursuit durant toute la vie de la plante. Il comprend une phase végétative, durant laquelle s'édifient des organes racinaires et caulinaires, et une phase reproductrice, où se mettent en place les fleurs souvent regroupées en inflorescences. La morphogenèse des parties végétatives et reproductrices se fait au niveau de zones particulières dont le fonctionnement donne des cellules qui se différencient et s'agencent en organes. L'édification des organes se fait au moment approprié grâce à des signaux marqueurs des conditions saisonnières. Le succès du développement post-embryonnaire des angiospermes s'appuie également sur leur plasticité phénotypique et la diversité de leurs adaptations aux conditions du milieu aérien.

- ➔ **Quelles sont les modalités de la construction des organes et des tissus des appareils végétatif et reproducteur ?**
- ➔ **Comment les signaux du milieu contrôlent-ils le développement post-embryonnaire ?**
- ➔ **Quelles sont les caractéristiques adaptatives des angiospermes, en relation avec leur vie fixée en milieu terrestre ?**

1

Le développement végétatif à l'interface sol/air

L'appareil végétatif des angiospermes présente une **polarité apico-basale**, avec une partie racinaire ancrée dans le sol et une partie caulinaire en contact avec l'atmosphère : la plante se trouve donc à l'interface sol/air.

1.1 Les zones de développement de l'appareil végétatif

La construction des organes végétatifs s'appuie sur l'activité des **méristèmes** dont les cellules indifférenciées se divisent constamment et initient la formation des tissus et des organes. Ces méristèmes sont présents dans l'embryon de la graine et qualifiés pour cela de méristèmes primaires. Ils persistent durant toute la vie de la plante et sont responsables de son **développement indéfini** (i.e. qui se poursuit pendant toute la vie de la plante). Les cellules qui dérivent des méristèmes connaissent une croissance et acquièrent leurs fonctions lors de leur différenciation.

a) Localisation des zones d'allongement

En marquant à l'encre de Chine des repères équidistants au niveau de la racine (technique des traits de Sachs) ou en utilisant les repères naturels que sont les nœuds de la tige, il est possible de suivre au cours du temps leur écartement et ainsi de repérer les zones d'élongation.

- Le suivi du marquage racinaire montre qu'au niveau de l'extrémité (ou apex), les intervalles entre les repères sont inchangés alors qu'ils s'allongent dans la partie **sub-apicale** traduisant l'élongation de cette zone (figure 2.1a).
- Le suivi caulinaire révèle des modalités plus complexes, avec là aussi une zone apicale sans élongation surmontant une partie subapicale en croissance. Cette croissance est également repérable tout le long de la jeune tige dans les entre-nœuds (**croissance intercalaire**) séparés par des nœuds sans allongement (figure 2.1b).

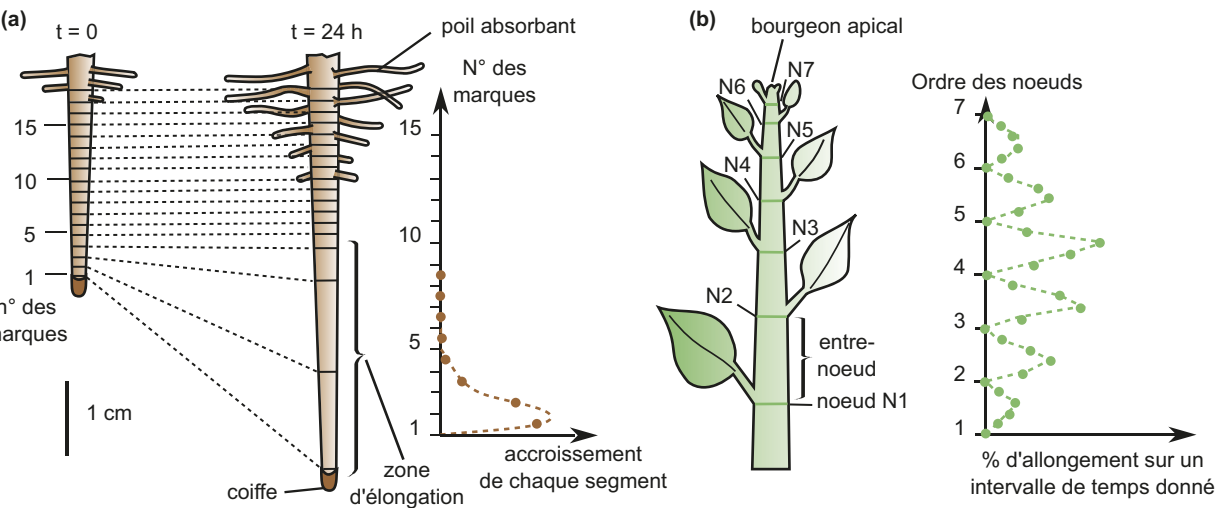


Figure 2.1 Suivi de la croissance d'une racine (a) et d'une tige feuillée (b).

b) Polarité apico-basale et zones de développement

L'étude histologique de la partie apicale de la racine et de la tige permet de distinguer trois zones histo-fonctionnelles (figure 2.2) :

- les **zones apicales**, où les cellules se divisent activement lors de la **mérèse**, constituent des méristèmes primaires : **méristème apical racinaire (MAR)** et **méristème apical caulinaire (MAC)** protégé au sein d'un bourgeon ;

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 2, § 2.1.

- les **zones sub-apicales d'élongation**, où les cellules filles issues de la zone de mères s'accroissent lors de l'**auxèse** et acquièrent leur taille définitive ;
- les **zones de différenciation** où elles acquièrent leur spécialisation cytoplasmique et pariétale pour former des tissus fonctionnels.

Ainsi, la **polarité apico-basale** des organes végétatifs apparaît très tôt au cours du développement ; elle est conservée durant toute la vie de la plante.

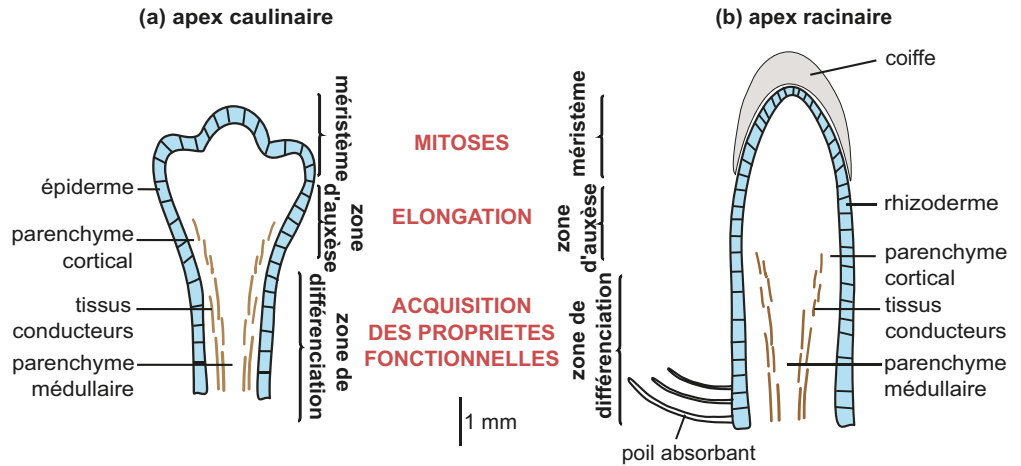


Figure 2.2 Organisation fonctionnelle de l'apex caulinaire (a) et de l'apex racinaire (b).

Le fonctionnement des méristèmes installe aussi une **organisation concentrique** des tissus dont les cellules connaissent des spécialisations en relation avec leurs fonctions. La racine présente alors un rhizoderme en relation avec le sol, un parenchyme cortical non chlorophyllien, un endoderme délimitant le cylindre central où se trouvent les tissus conducteurs. Alors que la tige en contact avec l'atmosphère est délimitée par un épiderme stomatifère autour de parenchymes chlorophylliens photosynthétiques associés à des vaisseaux conducteurs.

Le MAC, responsable du développement des parties aériennes, est bien étudié et les modalités de son fonctionnement commencent à être bien connus.

1.2 Le fonctionnement du MAC

Le MAC comme tout méristème est composé de cellules, appelées **initiales**, indifférenciées et capables de se diviser par **mitose**. Il est **permanent** durant la vie végétative car une partie de ses cellules ne s'engagent pas dans la constitution des organes, conservant ainsi leurs propriétés mitotiques et entretenant le méristème. Cette **autoconservation** assure un **fonctionnement indéfini** du méristème de l'appareil caulinaire, et plus largement des méristèmes primaires.

a) Les caractéristiques des cellules méristématiques

Les cellules méristématiques présentent des caractéristiques cytologiques communes avec celles des cellules embryonnaires (figure 2.3a et b) :

- une forme parallélépipédique (une dizaine de micromètres de côté) avec une paroi primaire mince ($0,1 \mu\text{m}$ d'épaisseur) renfermant de très nombreux plasmodesmes ;
- un grand nombre de ribosomes, traduisant une forte expression génétique ;
- un noyau très volumineux au centre de la cellule (rapport nucléo-cytoplasmique élevé) ;
- des vacuoles réduites et des plastides sous forme de proplastides.

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 5

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 13, § 6.3

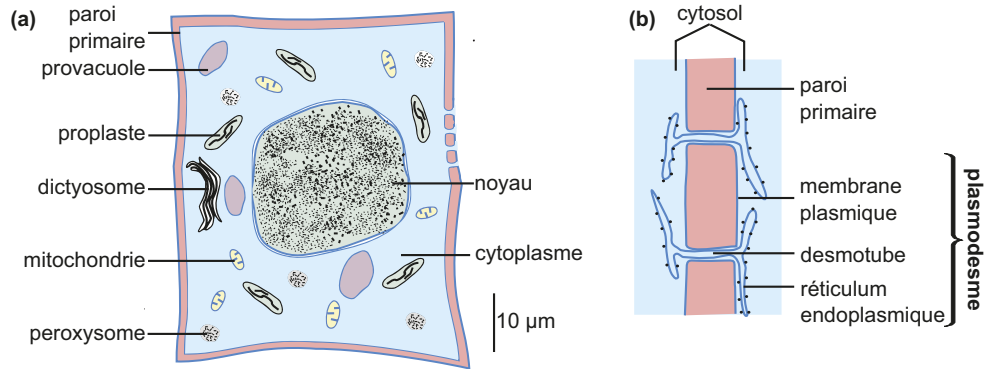


Figure 2.3 (a) Caractéristiques des cellules des méristèmes primaires ; (b) détail de l'organisation des plasmodesmes, abondants dans les méristèmes primaires.

b) L'organisation du MAC chez *Arabidopsis thaliana*

Chez *Arabidopsis thaliana*, les caractéristiques de l'activité mitotique permettent d'identifier 3 zones par rapport à l'axe du MAC, (figure 2.4a et b) :

- une **zone centrale ou centre quiescent** peu active (sauf à la floraison) ;
- une **zone périphérique** très active dont les cycles cellulaires donnent un grand nombre de cellules filles qui s'engageront dans la construction des feuilles et de la partie périphérique des tiges ;
- une **zone médullaire** dont le rythme de division est peu élevé ; ses cellules filles constitueront l'axe de la tige.

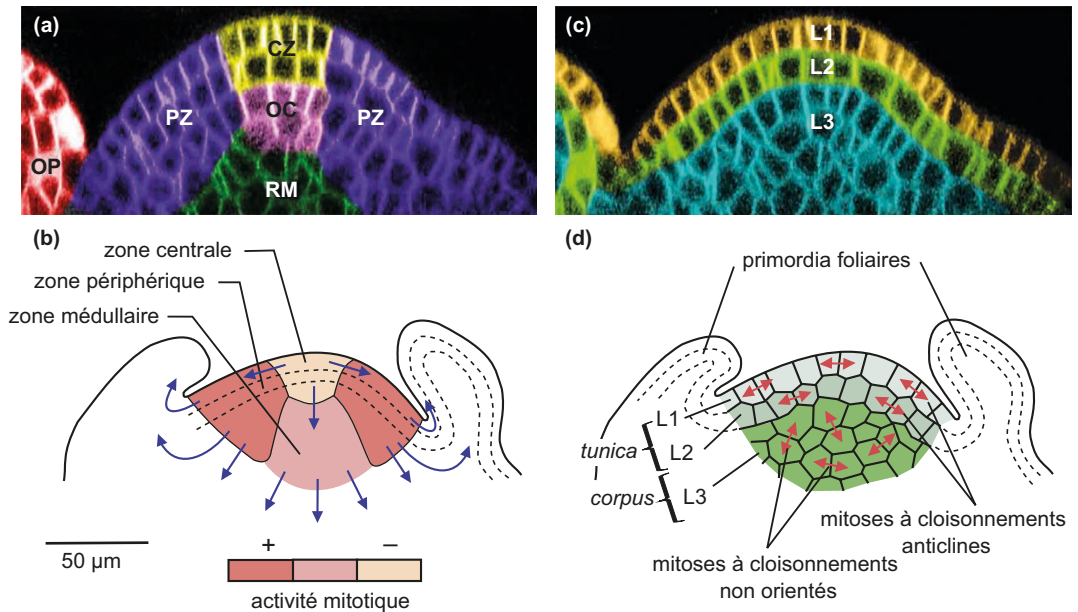


Figure 2.4 Organisation du méristème apical caulinaire d'*Arabidopsis thaliana*.

Organisation cyto-mitotique : image colorisée (a) ; coupe longitudinale schématique (b) ; organisation clonale : image colorisée (c) ; coupe longitudinale schématique (d).

PZ : Zone périphérique, CZ : Zone centrale, OC et RM : Zone médullaire.

((a) et (c) Ready, aim, shoot : stem cell regulation of the shoot apical meristem - Cara L. Soyars et al. (2016) doi.org/10.1016/j.pbi.2015.12.002).

Les caractéristiques des plans de division des cellules méristématiques permettent de repérer 2 couches de cellules, L1 et L2, regroupées en **tunica** et une zone L3 qui forme le **corpus** (figure 2.4c et d).

- Les couches L1 et L2 sont affectées par des divisions **anticlinales**, c'est-à-dire dont le plan est perpendiculaire à la surface de l'apex. Leurs cellules filles continuent à se diviser et se positionnent latéralement. Elles forment la partie périphérique des organes caulinaires, c'est-à-dire de la tige et de la feuille.
- Les cellules du **corpus** L3 sont affectées par des divisions dont les plans n'ont pas d'orientation préférentielle. Leurs dérivés assurent l'épaississement et l'élargissement du MAC et des organes caulinaires.

c) Le fonctionnement cyclique du MAC et l'initiation des organes

Lors de son fonctionnement, le MAC initie des unités répétitives constitutives de la tige que l'on appelle des **phytomères**. Cette **organogénèse** se répète de manière **cyclique**. Chaque phytomère est constitué d'un segment de tige appelé **entre-nœud** et d'un **nœud**, qui porte des feuilles et des **bourgeons axillaires**. Cette organisation se voit très bien chez la *Coleus* (figure 2.5).

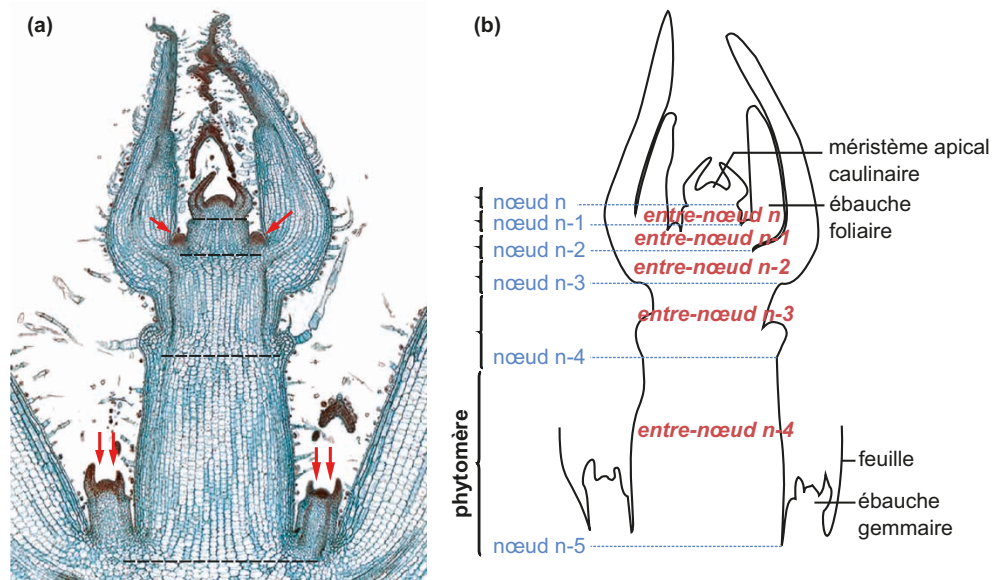


Figure 2.5 (a) Observation microscopique de l'apex caulinaire de *Coleus*, les flèches indiquent les futurs bourgeons axillaires (initiums gemmaires), barre = 1 mm (photo : Bob Wise) ; (b) interprétation de l'organisation en phytomères de la tige.

La construction de cette unité s'appuie sur les **propriétés organogènes** du MAC.

- Les cellules dérivées de la zone périphérique de L1, L2 et L3 en s'éloignant latéralement de l'axe du MAC s'organisent en **initiums foliaires**. Ces derniers s'allongent en primordiums qui se régionalisent et se polarisent pour former des **ébauches foliaires** qui deviendront des **feuilles**.
- À l'aisselle des ébauches foliaires un lot de cellules méristématiques forme des **initiums gemmaires** qui s'organisent en un apex méristématique donnant les ébauches des **bourgeons axillaires**. Les feuilles et les bourgeons axillaires s'insèrent alors au niveau d'une zone qui constitue un nœud.

L'activité décrite au-dessus se répète conduisant à un **développement itératif**, c'est-à-dire répétitif, où les **phytomères** se mettent en place de manière **additive**, prenant la forme d'une tige miniature au sein des bourgeons. Cette structure végétative présente déjà tous les éléments constitutifs de la nouvelle tige qui se mettra en place lors du débourrement.

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 2, zoom 2

d) La détermination de la position des feuilles

L'agencement des feuilles sur la tige correspond à la **phyllotaxie**, il est le résultat de la mise en place de zones enrichies en auxine, qualifiées de « **puits forts** » au niveau desquels sont initiées les feuilles (figure 2.6a). Cette redistribution de l'auxine est due aux transporteurs membranaires de cette phytohormone et à son utilisation par les primordiums foliaires plus âgés qui sont en croissance active.

Alors qu'une ébauche de feuille émerge en bordure du méristème (primordium P_{n-1}), de nouveaux « puits forts » apparaissent et dirigent la mise en place de plus jeunes feuilles (P_n et P_{n+1}) qui occuperont une position plus haute que les premières sur la tige.

Ces zones organogènes apparaissent de manière régulière sur une ou plusieurs **hélices génératrices** virtuelles tout le long de la tige au cours de son développement. Ainsi elles déterminent la phyllotaxie d'*Arabidopsis thaliana* où les feuilles successives sont espacées d'un angle d'environ 140° entre chaque niveau (figure 2.6b).

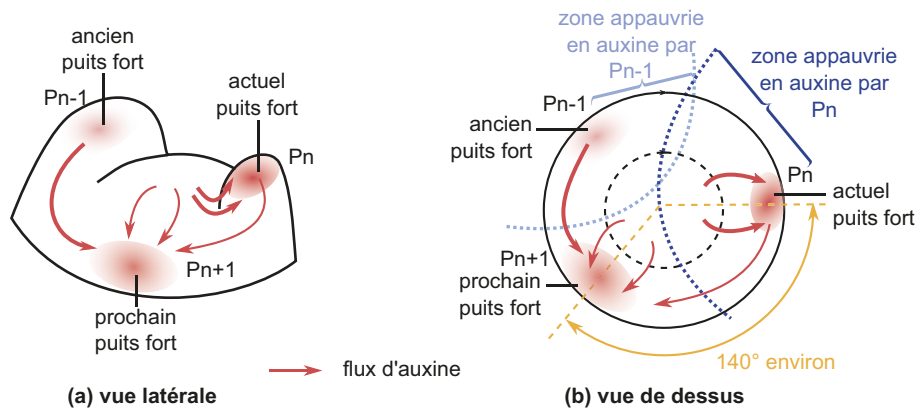


Figure 2.6 Distribution de l'auxine dans le MAC et initiation foliaire chez *Arabidopsis thaliana*.

Les cellules issues des méristèmes s'engagent dans la construction des organes, en acquérant progressivement leurs propriétés cytologiques et métaboliques.

Les méristèmes primaires, comme le MAC sont à la fois **organogènes**, puisqu'ils initient les organes des phytomères et **histogènes** puisqu'ils forment des cellules qui grandissent et s'engagent dans des voies de différenciation pour donner les différents tissus.

1.3 L'élongation des cellules ou auxèse

La croissance est une **augmentation irréversible de la biomasse** quantifiable par la mesure de la masse, de la longueur ou du diamètre. Ce processus est le résultat de l'augmentation du nombre de cellules lors de la **mérèse** et de leur élongation lors de l'**auxèse**. Cette dernière affecte les cellules filles issues des méristèmes et est limitée dans le temps par la mise en place de la paroi secondaire.

a) L'auxèse : turgescence cellulaire et plasticité de la paroi primaire

Lors de l'auxèse, l'appareil vacuolaire initialement fragmenté, s'organise en un volumineux compartiment. Au sein de ce compartiment, le potentiel hydrique est abaissé par l'accumulation de solutés (entrée de K^+), ce qui entraîne l'entrée de l'eau et la **turgescence**. Lorsque la pression vacuolaire dépasse la pression pariétale, la paroi primaire est repoussée ; c'est l'**élongation cellulaire**.

ZOOM 1

Approches expérimentales de la croissance cellulaire

L'étude des propriétés rhéologiques de la paroi montre que l'élongation cellulaire est possible car la **plasticité** de la paroi augmente, autorisant sa déformation. Une telle propriété est acquise par l'intervention de l'**auxine**.

b) Contrôle de l'auxèse par l'auxine

L'auxine (Acide Indole Acétique ; AIA) est une **phytohormone** synthétisée au niveau des jeunes organes caulinaires (méristèmes et feuilles) ; elle est transportée de façon polarisée dans l'ensemble de la plante. Il en résulte un gradient apico-basal décroissant de ce messager au sein de l'organisme, où il a une action sur tous les tissus.

L'auxine est à l'origine de la croissance cellulaire décrite précédemment (figure 2.7a). Sa reconnaissance par des récepteurs spécifiques de la membrane plasmique et du cytoplasme permet deux types de réponses.

Modifications de la perméabilité membranaire

Des pompes à protons AIA-dépendantes déjà en place dans la membrane plasmique sont activées et l'exocytose de vésicules corticales qui enrichissent la membrane plasmique en d'autres pompes H^+ est stimulée. Il s'ensuit une acidification rapide de la paroi primaire qui entraîne un relâchement de sa trame moléculaire par rupture des liaisons acido-labiles et par hydrolyse de certaines liaisons covalentes. Cela augmente la plasticité de la paroi primaire qui devient étirable sous l'effet de la turgescence vacuolaire.

L'hyperpolarisation de la membrane, qui résulte de l'efflux de H^+ , active un flux entrant d'ions K^+ . Ces ions s'accumulent dans la vacuole, abaissant le potentiel hydrique, ce qui est à l'origine de l'entrée de l'eau et de la turgescence vacuolaire.

Ces deux effets conjugués déclenchent la croissance de la cellule.

Dérépression des gènes cibles de l'AIA, jusqu'alors inactivés

L'auxine stimule l'expression de gènes codant des enzymes des voies de biosynthèse des glucides pariétaux glucidiques (cellulose, hémicellulose et pectines) et des lipides membranaires, ainsi que d'autres protéines membranaires (aquaporines) et pariétales (extensine). Cette action nucléaire entretient dans le temps la croissance cellulaire en permettant l'ajout de nouveaux constituants qui maintiennent l'épaisseur de la paroi primaire et en augmentent la surface.

c) Mise en place de la paroi secondaire et arrêt de la croissance

Les gènes cibles de l'auxine codent aussi pour les enzymes de la synthèse des constituants de la paroi secondaire. Sa formation commence par l'apposition entre la membrane et la paroi primaire d'une matrice dense en microfibrilles de cellulose (synthétisées par les cellulose synthétases) et dans une moindre mesure, d'hémicelluloses (synthétisées par les enzymes de l'appareil de Golgi puis délivrées à la paroi par exocytose).

Lorsque les parois sont lignifiées (fibres, vaisseaux), l'ensemble de la paroi s'imprègne de lignine, polymère de composés phénoliques dérivés de la phénylalanine, dont la synthèse demande de nombreuses enzymes différentes. La lignine se dépose dans les espaces entre les microfibrilles. Elle forme alors des liaisons chimiques avec les hémicelluloses, ce qui renforce et imperméabilise la paroi.

Au final les microfibrilles de cellulose de la paroi secondaire s'organisent en un réseau dense **multistratifié** et **entrecroisé**, verrouillant définitivement la forme et la croissance cellulaire (figure 2.7b).

d) Acquisition de la forme des cellules

La forme des cellules résulte de l'orientation éventuelle de la croissance cellulaire (figure 2.7b).

- L'extension cellulaire a lieu tant que la paroi primaire acidifiée est étirée par turgescence. La croissance anisotrope est liée à l'orientation différentielle des microfibrilles de cellulose.

ZOOM 2

Les conséquences de l'acidification pariétale

Voir chapitre 11, zoom 3

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 5, figure 5.4

- La forme est stabilisée par la mise en place des strates de cellulose effectuée par des complexes de cellulose synthétases situés dans la membrane plasmique. Ces polymérase migrent en suivant les microtubules du cortex cytosolique et positionnent les microfibrilles de cellulose. Ainsi au cours de l'auxèse, les cellules acquièrent leur forme (subsphérique pour le parenchyme cortical, parallélépipédique pour le parenchyme palissadique, etc.) et leur taille (30 à 200 μm).

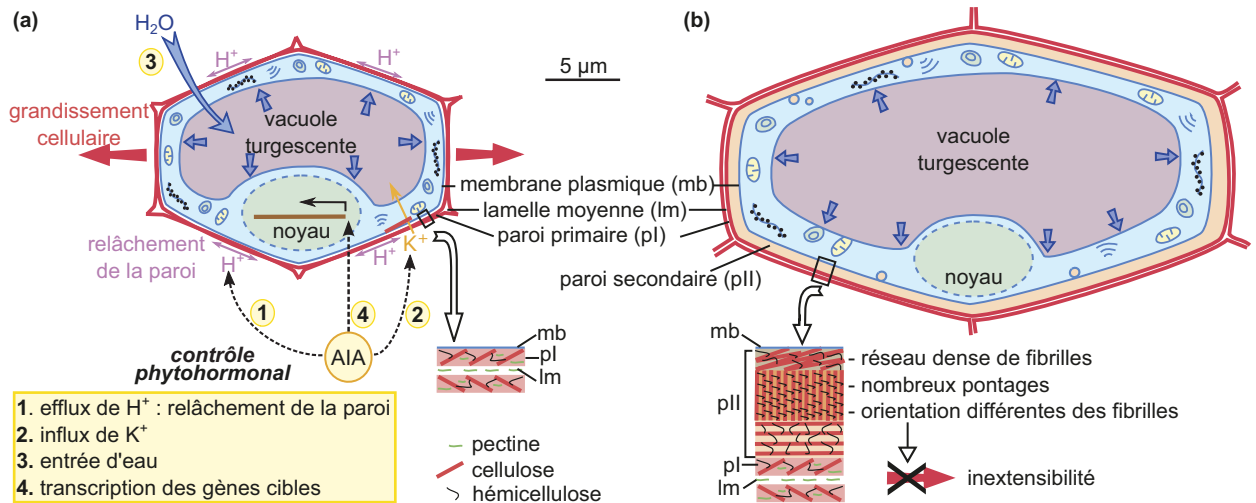


Figure 2.7 Allongement cellulaire.

(a) Action de l'auxine et réponses de la cellule ; (b) acquisition de la forme et organisation de la paroi secondaire.

1.4 La différenciation des cellules

En même temps que les cellules s'allongent, elles se différencient, c'est-à-dire qu'elles acquièrent des caractéristiques pariétales, protoplasmiques et métaboliques qui confèrent des propriétés fonctionnelles aux différents tissus constituant les organes (tableau 2.1).

a) Le devenir des cellules issues du MAC

Les cellules issues des divisions au niveau du MAC s'écartent de l'axe du méristème et continuent à se diviser. Elles sont **déterminées**, c'est-à-dire orientées vers une destinée particulière par la limitation des potentialités d'expression de leurs gènes.

- Les cellules filles provenant de la tunica qui se retrouvent en position latérale s'engagent dans la formation des tissus périphériques des feuilles et des tiges : L1 forme l'épiderme, L2 les parenchymes cortical et chlorophyllien, et d'éventuels tissus de soutien corticaux (collenchyme et sclérenchyme).
- Celles issues du corpus donnent les tissus internes comme le parenchyme médullaire ainsi que les tissus conducteurs (xylème et phloème primaires) (figure 2.8).

b) Les étapes d'une différenciation cellulaire

L'exemple de la différenciation d'une cellule constitutive d'un vaisseau permet d'illustrer les étapes de la transformation d'une cellule indifférenciée issue d'un méristème en une cellule spécialisée conductrice de la sève brute (figure 2.9).

- La cellule connaît une croissance plus ou moins marquée dans le sens de la longueur de l'organe lors de l'auxèse.
- La formation de la paroi secondaire s'accompagne de sa lignification. La lignine est déposée de façon discontinue, formant des épaisissements localisés, entre lesquels subsistent des

zones latérales d'échanges entre cellules contiguës (ou ponctuations) ne comportant qu'une paroi cellulosique.

- Les parois terminales des cellules, non lignifiées sont détruites, au moins partiellement, formant ainsi des perforations.
- La mort cellulaire programmée constitue l'étape finale de la différenciation des vaisseaux du xylème qui forment des cellules vides de protoplasme (cytoplasme et noyau).

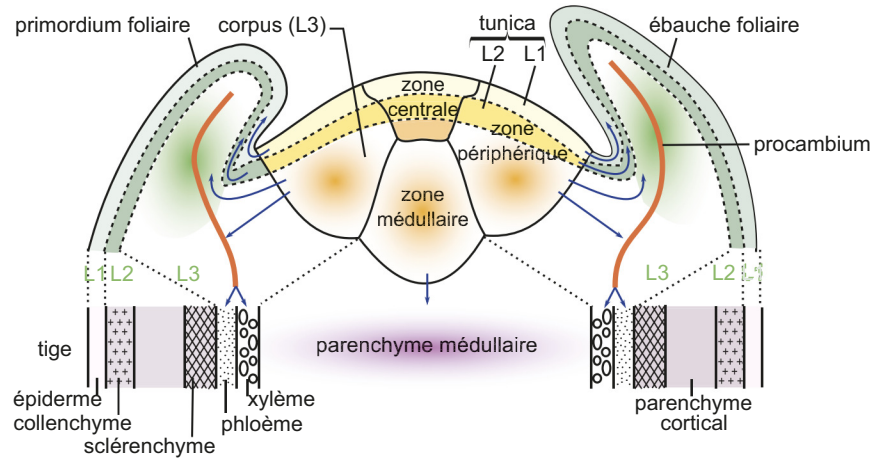


Figure 2.8 Devenir des cellules issues du méristème apical caulinaire.

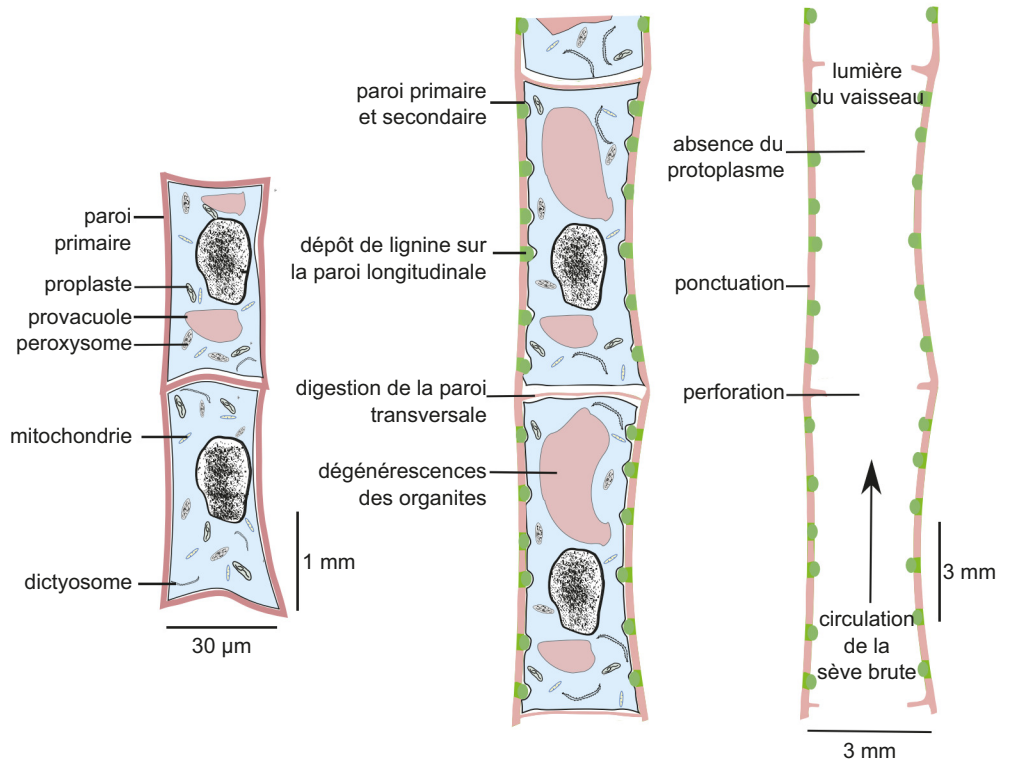


Figure 2.9 Trois étapes de la différenciation d'un vaisseau du xylème.

c) La diversité des tissus primaires

La diversité des tissus primaires résulte de différences qui portent sur les constituants des parois, le développement des organites, et les voies métaboliques que les cellules peuvent réaliser (tableau 2.1).

Tableau 2.1 Caractéristiques acquises lors de la différenciation des cellules des tissus primaires.

Spécialisation de la paroi		Spécialisations cytologiques et métaboliques du protoplasme	Types de tissus
pecto-cellulosique (hydrophile)	mince	cellules parallélépipédiques à subsphériques avec une vacuole centrale entourée de chloroplastes (photosynthèse).	parenchyme chlorophyllien
		cellules subsphériques avec des amyloplast (polymérisation du glucose en amidon).	parenchyme amylofère
		cellules allongées avec des cytoplasmes en continuité, presque sans organites.	élément conducteur du phloème (tube criblé)
	épaisse	cellules ménageant une lumière centrale réduite renfermant un protoplasme peu actif.	collenchyme
lignifiée (hydrophobe)	mince à moyenne	cellules courtes et vides de protoplasme, dont les lumières sont en continuité.	élément conducteur du xylème (vaisseau)
	épaisse	cellules allongées réduites à leurs parois et regroupées en amas.	sclérenchyme
		cellules filiformes, vides de protoplasme, associées aux vaisseaux et tubes criblés.	fibres du xylème ou du phloème
cutinisée (hydrophobe)	mince à épaisse	cellules épidermiques recouvertes d'une couche de cutine.	épiderme

Cette structure primaire est conservée chez les monocotylédones durant toute leur vie et chez les jeunes dicotylédones avant que se mettent place des tissus secondaires.

1.5 Les méristèmes secondaires et la croissance en diamètre

Chez les dicotylédones, des **tissus secondaires** se mettent en place assez rapidement au cours du développement. Ils se forment au sein des tissus primaires à partir d'assises méristématiques que sont le **cambium** et le **phellogène**, qualifiés de **méristèmes secondaires** (figure 2.10a).

Les méristèmes secondaires sont composés d'initiales de taille plus importante que celles des méristèmes primaires. Le rapport nucléoplasmique est plus faible et les organites sont plus différenciés.

Le fonctionnement des méristèmes secondaires met en place des tissus qui permettent la croissance en diamètre des organes ; il est uniquement **histogène**. Les divisions se font principalement selon des plans orientés de façon tangentielle par rapport à la surface de l'organe (divisions périclines).

- Le cambium s'individualise entre le xylème I^{aire} et le phloème I^{aire} sous forme d'une assise continue ou discontinue. Son fonctionnement donne du côté interne de l'organe, le xylème secondaire, aussi appelé **bois**, et composé essentiellement de fibres et de vaisseaux, et du côté externe, le phloème secondaire, dit aussi **liber**, composé essentiellement de tubes criblés accompagnés de fibres.

Voir TP 2, § 2.1

- Le phellogène s'intercale au sein du parenchyme cortical des organes. Ses divisions donnent surtout des cellules subérisées qui forment le **suber ou liège** vers l'extérieur et, vers l'intérieur, peu ou pas de cellules parenchymateuses secondaires constitutives du **phelloderme** (figure 2.10b).

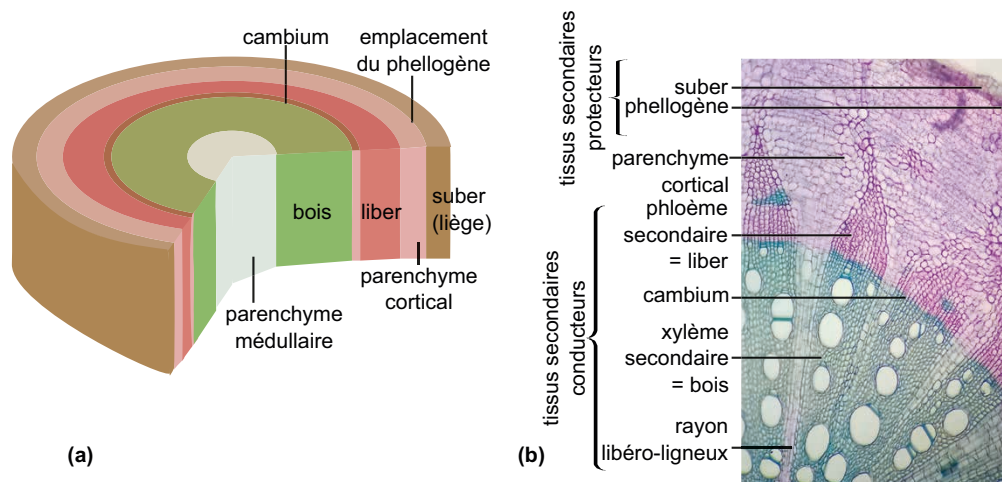


Figure 2.10 (a) Structure secondaire d'une tige et position des méristèmes secondaires ; (b) coupe transversale d'une tige de vigne (×40 ; coloration au carmino-vert).

ZOOM 3

Le cambium et ses dérivés cellulaires

Le fonctionnement du cambium donne une quantité importante de bois qui fait croître le diamètre de la tige de l'intérieur. Cette croissance centrale rompt les enveloppes périphériques qui sont alors remplacées par le nouveau tissu de revêtement qu'est le suber. Au cours de la croissance le suber externe se déchire à son tour et est remplacé par un nouveau suber qui se forme immédiatement sous celui-ci. La superposition des enveloppes externes de revêtement forme le **rhytidome**.

Les organes enrichis en tissus secondaires connaissent une croissance diamétrale variable ; allant de la tige fine et souple des dicotylédones herbacées au tronc large et rigide des arbres. Les tissus secondaires participent donc au port dressé de l'appareil végétatif dont les feuilles et les fleurs sont élevées au-dessus du sol, favorisant la nutrition et la reproduction.

2

Le développement de l'appareil reproducteur

La floraison est une étape importante dans la vie des angiospermes car elle permet la reproduction sexuée qui donne des graines à l'origine de la génération suivante, génétiquement originale. Ce phénomène marque l'arrêt de la croissance de la tige et l'investissement du méristème apical caulinaire dans la construction de l'inflorescence et des fleurs. Cette étape cruciale est le résultat d'intégration de signaux environnementaux. Elle s'appuie sur des cascades de signalisation qui réorientent progressivement et irréversiblement l'activité du méristème, en quatre étapes :

- l'**induction florale** qui est déclenchée par les conditions extérieures favorables à la floraison (en dehors du froid hivernal, ce qui est propice à la pollinisation et au développement de la graine) ;
- le **virage floral** ou **évocation florale**, qui est une réorganisation des méristèmes caulinaires ;
- l'**organogenèse florale** ou **initiation florale**, pendant laquelle émergent les ébauches des pièces florales ;
- la **floraison** au sens strict, pendant laquelle ces pièces se développent amenant la fleur à s'épanouir.



L'arabette des dames, *Arabidopsis thaliana*, plante modèle des angiospermes, est souvent retenue pour l'étude de la floraison, notamment parce qu'elle intègre différents paramètres environnementaux et aussi parce qu'elle fait l'objet de nombreuses études génétiques à partir d'une collection de mutants.

2.1 L'induction florale

Lorsqu'un certain degré de **maturité végétative**, propre à chaque espèce, est atteint et que les conditions de la **nutrition hydrominérale** sont favorables, la plante est capable de s'engager dans la voie reproductrice. C'est alors qu'elle devient sensible aux paramètres du milieu, indicateurs de la progression des saisons : la température et la photopériode.

a) Contrôle de l'induction par les basses températures : la vernalisation

Les basses températures perçues par les feuilles ou l'apex caulinaire constituent un signal de l'hiver. L'induction ou accélération de l'aptitude à fleurir par le signal « froid » (entre 0 et 13°C) maintenu pendant quelques jours à quelques semaines constitue la **vernalisation** (figure 2.11).

- **Les exigences de vernalisation** dépendent de l'espèce et des variétés au sein d'une même espèce. Certaines espèces (tabac, tomate, blé et orge de printemps) n'ont aucune exigence et fleurissent sans vernalisation. D'autres (chrysanthème, blé et orge d'hiver, pomme de terre) ont un besoin facultatif ; la vernalisation rend plus précoce la floraison. Enfin, des espèces exigent obligatoirement une vernalisation, comme certaines vivaces (primevère, fraisier, rosier) ou les bisannuelles (carotte, betterave sucrière).
- **La perception du froid** chez un écotype d'hiver (variété vernalisable) d'*Arabidopsis thaliana*, génère une « **mémorisation épigénétique** » de la période hivernale passée. Un séjour à 5 °C pendant plusieurs semaines inactive épigénétiquement, par condensation de la chromatine, l'expression du **gène *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)** qui code un facteur de transcription inhibant la floraison. Le profil histone du locus *FLC* est transmis au cours des divisions mitotiques qui accompagnent le développement du MAC et le gène reste silencieux pour toutes les cellules filles. Mais lors de la méiose qui se déroule au sein des organes fertiles de la fleur, cette répression est levée et dans l'embryon, le gène *FLC* s'exprime à nouveau de manière **constitutive**, ce qui inhibe la floraison au début de la vie de la jeune plante.
- **L'inactivation du gène *FLC*** affecte l'ensemble de la plante (figure 2.11) :
 - au niveau de l'apex caulinaire, elle lève l'inhibition de la synthèse de facteurs de transcription qui agissent à leur tour sur des gènes cibles dits **gènes d'identité de l'apex floral** orientant le MAC vers une destinée florale ;
 - au niveau des feuilles, elle autorise l'expression du gène *FT* (*FLOWERING LOCUS T*). Ce dernier code pour une protéine **FT** qui est un **facteur de transcription** qui gagne le phloème *via* les plasmodesmes. Transporté par la sève élaborée, ce messager hormonal encore appelé **facteur florigène** agit sur le MAC et l'oriente également vers un devenir floral.

b) Contrôle photopériodique de l'induction florale

La durée relative de la période éclairée du jour appelée **photophase** (ou **héméropériode**) et celle de la nuit qualifiée de **scotophase** (ou **nyctipériode**) change durant l'année dans les régions tempérées. Elle constitue la **photopériode** qui, sous une latitude donnée, est caractéristique des saisons dans l'année.

- Certaines espèces ne fleurissent que lorsqu'une photopériode particulière, dite inductrice, est réalisée : ces plantes ont des exigences **absolues**. Pour d'autres (blé d'hiver, pomme de terre), qualifiées de **préférentes**, le traitement inductif est facultatif mais rend plus précoce la floraison. Enfin, les espèces **indifférentes** (haricot, maïs) fleurissent dans toutes les conditions photopériodiques, du moment que leurs besoins trophiques sont satisfaits. Le nombre de

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 2, zoom 1

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 15, zoom 6

ZOOM 4

La vernalisation et le
contrôle épigénétique

cycles photoinductifs, i.e. déclenchant la réponse, varie en fonction des espèces (2 à 4 cycles pour le soja ; une dizaine pour le chrysanthème).

- **La réceptivité photopériodique** est variable et chaque espèce possède une **photopériode critique (HC)**. Les plantes dites de « jours longs » (arabette, jusquiame, épinard, blé) fleurissent pour une durée de jour supérieure à HC, celles de « jours courts » (chrysanthème, tabac, soja) pour une durée inférieure à HC (figure 2.11).
- **La perception de la photopériode** se fait essentiellement au niveau des feuilles, et non pas directement au niveau de l'apex caulinaire comme pour le froid. Elle met alors en jeu des photorécepteurs qui sont notamment les **phytochromes** (PHYA/B/CD/E) et des **cryptochromes** (CRY1/2). Les radiations absorbées par les phytochromes (rouge) et les cryptochromes (bleu) activent des réactions en cascade qui modulent l'expression de nombreux gènes.

ZOOM 5

Les phytochromes et les cryptochromes

La physiologie des angiospermes (tout comme celle des animaux) est contrôlée par une **horloge biologique endogène** (horloge circadienne) dont la période est proche de 24 heures. Cette horloge interne est entraînée par les conditions photopériodiques et thermiques externes, caractéristiques du moment de l'année (saison).

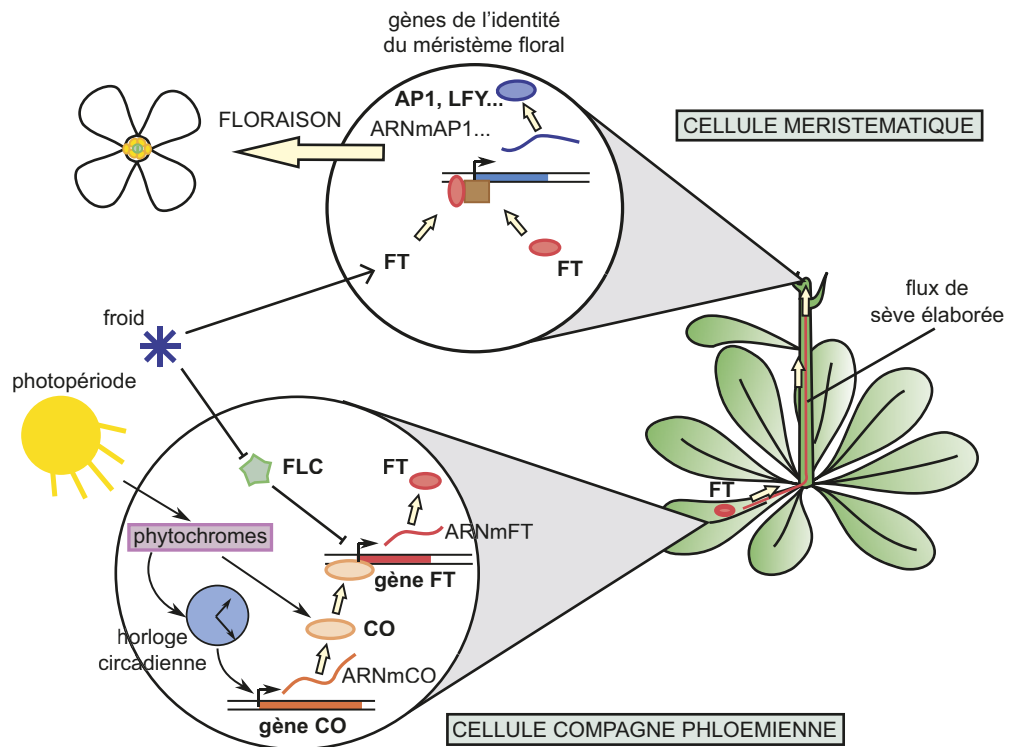


Figure 2.11 Modalités d'action des facteurs de l'environnement (froid et photopériode) lors de l'induction florale et activations géniques en cascades.

Chez les angiospermes, cette cyclicité endogène est liée au rythme de la transcription du gène *CONSTANS* codant un facteur de transcription à doigt de zinc (CO). Lorsque le rythme interne circadien (variation de la concentration de la protéine CONSTANS) et le rythme externe photopériodique (niveau de phytochrome actif PHY_{rr} déterminé par une durée d'éclairement) sont en accord, la floraison est induite, on parle de « **modèle de coïncidence** ».

- Chez les plantes de jours longs comme pour *Arabidopsis thaliana*, lorsque la photopériode est supérieure à la photopériode critique, alors la dégradation de la protéine CO (qui a lieu

la nuit uniquement) est incomplète (nuit courte) et cette protéine s'accumule alors dans les feuilles pendant plusieurs jours. La protéine CO est alors capable d'activer la transcription du gène *FT* dont le produit active encore plus sa propre expression (rétrocontrôle positif). Quand après plusieurs jours la quantité de florigène FT est devenue forte, cette protéine rejoint le phloème par les plasmodesmes. Elle est alors véhiculée dans la sève élaborée jusqu'au MAC. FT déclenche alors sa propre expression locale dans le MAC et celle des gènes de l'identité florale. Il en résulte la production de facteurs de transcription qui contrôlent le remodelage du MAC végétatif en méristème inflorescentiel.

- Chez les plantes de jours courts comme le riz, la concentration élevée de l'homologue de la protéine CO (la protéine HD1) lors des jours longs, inhibe la synthèse de FT et la floraison n'a pas lieu.

À l'issue de la vernalisation et de l'action inductrice de la photopériode, l'orientation vers la floraison est irréversible et les méristèmes connaissent le **virage floral**.

2.2 Le virage floral

Le virage floral est la première étape où la réorientation **du méristème végétatif** vers la construction des fleurs devient visible. Ainsi chez *Arabidopsis thaliana*, le méristème se bombe et les territoires du MAC s'estompent pour former un ensemble homogène où l'on retrouve seulement l'organisation clonale L1, L2 et L3 ; c'est le **méristème reproducteur inflorescentiel**. Ce méristème génère latéralement plusieurs **méristèmes floraux** le long d'un **axe inflorescentiel** (figure 2.12a, b et c).

Le virage s'accompagne d'une **reprogrammation de l'expression des gènes** au niveau de l'apex ; ceux du développement végétatif sont réprimés et ceux orientant vers un méristème reproducteur s'expriment. Cette étape met en jeu des **gènes intégrateurs** de l'identité florale *LEAFY (LFY)* et *APETALA (AP)* qui sont activés par différentes influences s'exerçant notamment par l'intermédiaire de l'hormone florigène FT.

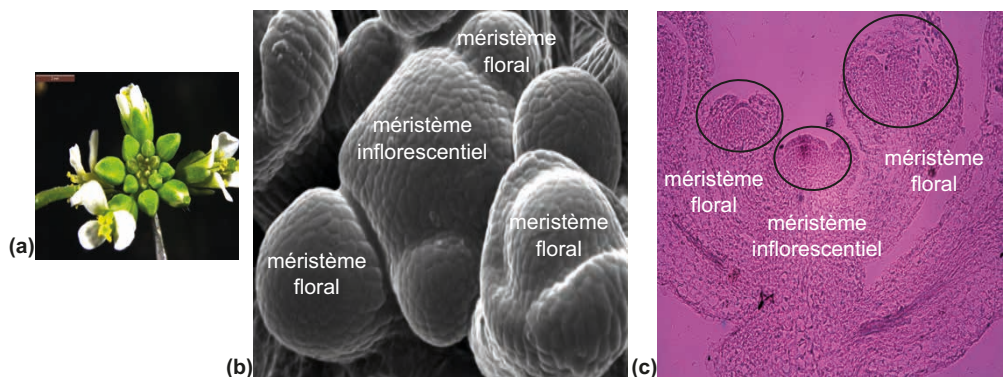


Figure 2.12 (a) Organisation de l'inflorescence d'*Arabidopsis thaliana* avec les boutons floraux ; (b) observation en MEB du méristème inflorescentiel et des méristèmes floraux ; (c) observation en microscopie photonique des mêmes méristèmes.

(b) avec l'aimable autorisation de Jean Traas, (c) photo Xigang).

2.3 L'organogenèse florale

Au cours de l'organogenèse, se mettent en place les ébauches des pièces des 4 verticilles (sépalés, pétales, étamines, carpelles) de la fleur, qui achèvera de s'épanouir lors de la floraison.

a) Les mutants A, B, C, E et leurs conversions homéotiques

Divers mutants floraux d'*Arabidopsis thaliana* (*apetala2*, *apetala3*, *pistillata*, *agamous*) montrent des substitutions de pièces comme, par exemple pour *apetala2* dont les sépalés et

les pétales sont remplacés respectivement par des carpelles et des étamines. De tels remplacements d'un organe par un autre correspond à des **conversions homéotiques** (ou **homéoses**) qui résultent de la mutation de **gènes homéotiques**. Ces derniers (ainsi que d'autres gènes **non homéotiques**) constituent des **gènes architectes**, impliqués dans différents processus organogènes comme la floraison ici.

L'analyse des mutants a permis d'identifier dans un premier temps trois classes phénotypiques A, B, C puis une autre E (figure 2.13).

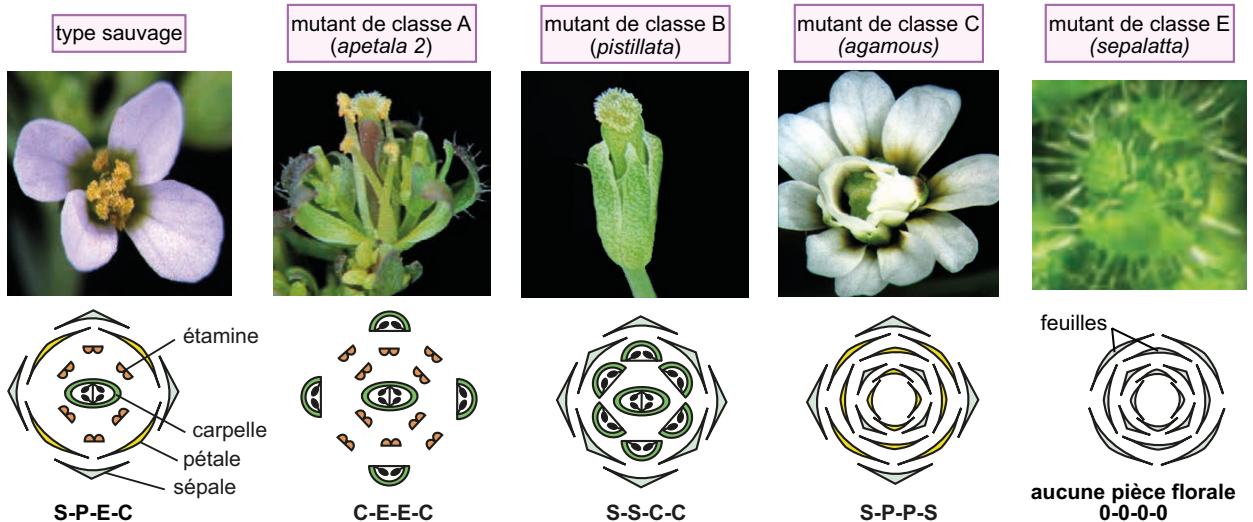


Figure 2.13 Phénotypes des mutants d'*Arabidopsis thaliana* et diagrammes floraux des classes A, B, C, E.

Ces observations permettent de proposer les interprétations suivantes pour *Arabidopsis thaliana*.

- Puisqu'il n'existe que 4 combinaisons d'agencement des pièces florales (WT : SPEC ; A : CEEC ; B : SSCC ; C : SPPS), c'est qu'un nombre restreint de gènes spécifient l'identité et la position des pièces.
- Les mutations entraînent toujours la transformation de 2 verticilles adjacents. Les gènes A, B, ou C contrôlent les caractères de 2 verticilles adjacents :
 - les gènes de classe A (*APETALA* ; *AP1* et *AP2*) spécifient l'identité des sépales et des pétales ;
 - les gènes de classe B (*APETALA* ; *AP3* et *PISTILLATA* ; *PI*) spécifient l'identité des pétales et des étamines ;
 - les gènes de classe C (*AGAMOUS* ; *AG*) spécifient l'identité des étamines et des carpelles.
- Les gènes de classes A et C s'inhibent réciproquement puisque l'absence de l'un étend le champ d'apparition du phénotype associé à l'autre gène.

Ce premier modèle de spécification de l'identité des pièces florales constitue le **modèle ABC**. Le modèle précédent ne suffit pas pour expliquer complètement l'identité des pièces florales, car la co-expression des gènes de classe A et B dans les tissus végétatifs qui ne les expriment pas naturellement, n'induit pas la formation de pétales.

Par ailleurs, les mutants pour le gène *SEPALLATA* (*SEP*), dont les gènes des classes A, B, et C sont sauvages, ne présentent que des feuilles à l'image des triples mutants (*a, b, c*). Ainsi la fonction des gènes des classes A, B, C nécessite l'expression des gènes d'une autre classe, E.

b) Le modèle ABCDE de la détermination de l'identité des pièces florales

L'observation d'autres mutants (*seedstick* et *shatterproof1-2*), qui ne présentent pas d'ovules a conduit à envisager l'intervention d'une classe de gènes (classe D) spécifiant le développement des ovules qui auraient la valeur d'un 5^e verticille.

Ainsi le modèle actuel de spécification des pièces florales devient un **modèle ABCDE** (figure 2.14).

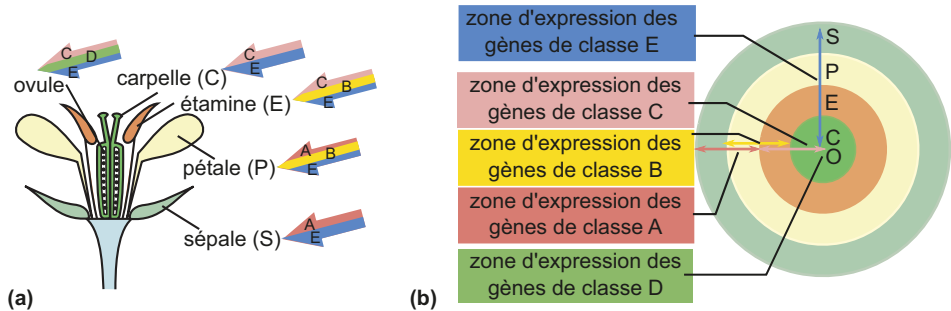


Figure 2.14 (a) Modèle ABCDE de spécification de l'identité des pièces florales ; (b) domaines d'expression des gènes des classes A, B, C, E, D et position des verticilles de sépales (S), pétales (P), étamine (E), carpelles (C) et ovules (O).

- Ces classes de gènes codent toutes pour des facteurs de transcription spécifiques. *AP2* code pour une protéine en doigts de zinc et les autres codent pour des protéines avec un domaine de liaison à l'ADN, dit MADS.
- Ces facteurs se lient pour former des **hétéro-tétramères** composés des produits des gènes de différentes classes selon des combinaisons spécifiques à chaque type d'organe ; **modèle quartet** (figure 2.15).

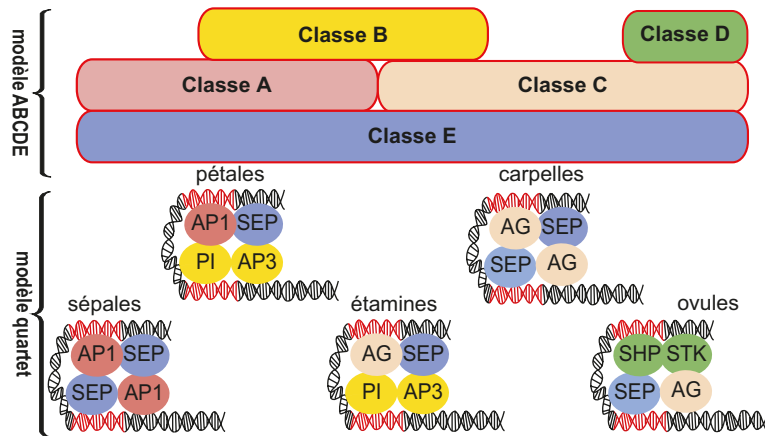


Figure 2.15 Modèle quartet et ABCDE montrant la coopération de facteurs de transcription dans le contrôle de l'expression des gènes cibles de l'organogenèse des pièces florales.

ZOOM 6

Les gènes du développement floral

C'est ainsi que l'identité des pièces est déterminée et que leur construction se fait progressivement pour donner former la corolle, le calice, l'androcée et le gynécée au sein du bourgeon floral. Lors de la floraison, les pièces achèvent leur croissance et s'épanouissent pour donner un organe reproducteur fonctionnel.

3 Adaptations et plasticité phénotypique

Le succès des angiospermes, organismes fixés, dans le milieu aérien s'explique par leur capacité à faire face aux conditions du milieu et à leur plus ou moins grande réactivité. Deux processus interviennent à des échelles de temps différentes : l'**adaptation** et la **plasticité phénotypique**.

3.1 L'adaptation

a) L'adaptation : des innovations génétiques sélectionnées

L'adaptation est une réponse phénotypique aux caractéristiques du milieu qui s'est inscrite dans le génome. Les adaptations sont des caractères issus de mutations et qui sont maintenus au sein d'une population par la pression de sélection exercée par des facteurs biotiques ou abiotiques du milieu de vie. Elles permettent aux organismes de mieux vivre, dans un milieu aux caractéristiques précises, et mieux que dans un autre milieu.

Lorsque deux populations d'une espèce présentent des phénotypes adaptatifs à deux milieux différents ils forment des **écotypes**.

b) Les adaptations identiques dans différents taxons : des convergences évolutives

L'observation morpho-anatomique des appareils végétatifs des angiospermes vivant dans un même milieu, révèle que des espèces appartenant à des taxons différents présentent des adaptations communes. Il s'agit d'une **convergence évolutive**, résultat de l'effet de contraintes environnementales qui sélectionnent des caractères proches chez différents groupes d'organismes. Deux groupes illustrent bien cette notion, celui des **xérophytes**, plantes adaptées aux milieux secs et les **hydrophytes**, des plantes aquatiques.

- Les **xérophytes** manifestent deux catégories d'adaptations.
 - Les **malacophytes**, encore appelées « plantes grasses » ou « plantes succulentes », présentent des organes foliaires ou caulinaires hypertrophiés résultant de l'abondance de parenchymes aquifères qui stockent de l'eau dans leurs cellules. Parallèlement les autres organes qui habituellement exposent une grande surface à l'atmosphère, sont réduits et sclérifiés, limitant ainsi les pertes hydriques.
 - Les **sclérophytes** limitent aussi les pertes hydriques avec des tiges sclérifiées, des feuilles réduites ou rares, des cuticules foliaires épaisses, ou encore des stomates protégés de l'air déshydratant.
- Les **hydrophytes**, plantes totalement ou partiellement immergées montrent une **évolution régressive** de leur appareil végétatif liée à un retour à la vie aquatique. Ainsi les organes ont peu de tissus de soutien, mais renferment des parenchymes aërifères propices à la flottaison et aux échanges gazeux. La surface des organes immergés n'est pas recouverte d'une cuticule et l'épiderme ne referme pas de stomates. Dans certains cas l'appareil végétatif très simple se rapproche de celui des « algues » comme pour la posidonie, une angiosperme marine.

Ces différents exemples illustrent l'importance de l'environnement dans la sélection des phénotypes au cours du temps. La diversité phénotypique peut également se manifester à l'échelle intragénérationnelle donc au niveau de l'individu ; c'est la plasticité phénotypique.

3.2 La plasticité phénotypique

La **plasticité phénotypique** correspond au fait que des phénotypes différents sont observables chez des organismes présentant le même génotype ou bien chez le même individu à différents moments de sa vie où les conditions peuvent changer. Cette plasticité se manifeste lorsque les conditions du milieu changent de manière **cyclique** (variations saisonnières) ou non. Ces

Voir TP 2, § 1

Voir TP 2, § 2

conditions activent alors des réponses rapides, à l'échelle d'une génération. Parmi les réponses certaines sont propices au développement de l'organisme et constituent un avantage sélectif. Différents exemples peuvent illustrer la variabilité phénotypique et fonctionnelle des organes sous l'influence de facteurs abiotiques et biotiques ; on parle de **polyphénisme**.

a) La plasticité phénotypique liée à des facteurs abiotiques

Le contrôle de la **floraison** par la température ou la photopériode est un exemple de plasticité activée par les conditions saisonnières, qui contrôlent l'expression des gènes de la mise en place des fleurs.

L'**accommodation** est un terme couramment utilisé pour évoquer cette plasticité lorsque les facteurs influençant le phénotype sont permanents. Par exemple, sur une même plante, des feuilles différentes sont observables à la base de la tige (**feuilles d'ombre**) et au sommet (**feuilles de lumière**). Cette différence s'observe aussi chez les plantes de la même espèce élevées dans des conditions d'éclairage différentes (sous-bois, clairière, milieu ouvert). Les feuilles de lumière sont étroites et épaisses avec un parenchyme chlorophyllien développé alors que les feuilles d'ombre sont larges, plus fines et moins vertes, avec un parenchyme peu développé (figure 2.16). Elles présentent des chloroplastes avec les thylakoïdes granaires très développés dans lesquels les membranes sont plus riches en antennes collectrices associées aux photosystèmes II, plus efficaces dans la capture de l'énergie lumineuse de faible intensité.

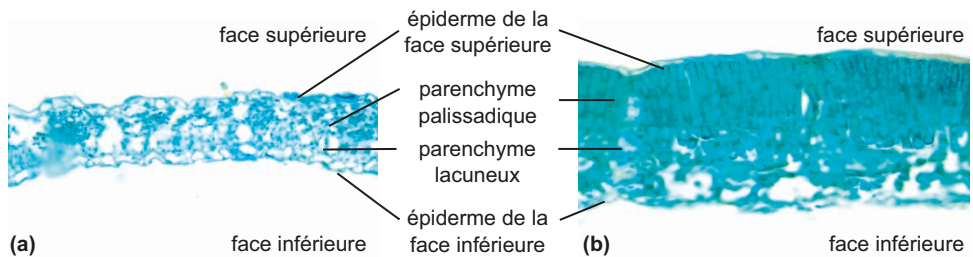


Figure 2.16 Coupe de feuilles de jeunes plants de chêne-liège exposés à des conditions de faible luminosité (a) ou de forte luminosité (b).

b) La plasticité liée à des facteurs biotiques

Les organes des angiospermes peuvent établir des interactions avec des microorganismes (bactéries, eumycètes) qui modifient leur morphologie et leur physiologie. Leurs phénotypes se distinguent alors de ceux des individus qui ne connaissent pas d'interaction.

- Les racines des fabacées associées au *Rhizobium* présentent à leur surface des excroissances granuleuses ou **nodosités**. Ces structures n'apparaissent qu'en présence des bactéries et résultent de la multiplication et de l'hypertrophie des cellules du parenchyme colonisé. Ces modifications morphologiques et anatomiques sont les résultats d'interactions amorcées par les exsudats libérés par la plante dans la rhizosphère et qui s'accompagnent ensuite d'un dialogue moléculaire entre le micro-organisme et la plante *via* les **facteurs Nod**. En définitive, les nodosités sont des **structures chimériques** composées de cellules racinaires hébergeant des bactéroïdes. Physiologiquement les tissus colonisés synthétisent de la leghémoglobine, qui contribue à maintenir une faible pression partielle en O₂, propice à la fixation de diazote par la nitrogénase et donc à la synthèse des molécules organiques azotées bénéfiques à la plante.
- Les racines des angiospermes peuvent aussi établir une relation symbiotique avec des filaments mycéliens du sol (mycorhize). Cette association comme la précédente met en jeu des signaux sécrétés par la plante et les eumycètes sous forme de **facteurs Myc** qui modifient l'expression des gènes de la plante, activent la ramification racinaire et l'installation de l'association avec les champignons mycorrhiziens.

Voir chapitre 2, § 2

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 5, § 5.1

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 5, § 1.2.

c) Le contrôle de la plasticité phénotypique

Cette plasticité phénotypique s'appuie sur divers mécanismes qui peuvent être imbriqués et complémentaires comme :

- des **modifications épigénétiques** avec la méthylation des cytosines de l'ADN, des modifications post-traductionnelles des histones déterminant le remodelage de la chromatine ou encore l'intervention des petits ARN. Ces changements activés par les conditions de l'environnement modifient le transcriptome et ainsi le phénotype ;
- le **contrôle hormonal** du développement des organismes.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 15, § 15.2

ZOOM 1

Approches expérimentales de la croissance cellulaire

Deux techniques majeures sont utilisées pour étudier les caractéristiques de la paroi des cellules végétales : l'extensométrie et la microscopie confocale à fluorescence.

L'approche par extensométrie

L'extensométrie permet de quantifier *in vitro* les propriétés rhéologiques des parois cellulaires. L'échantillon biologique, une portion d'organe comme un fragment d'hypocotyle, réduit à ses seules parois (le contenu cellulaire ayant été détruit) baigne dans un liquide tampon dont on peut contrôler les caractéristiques (pH, teneur en auxine, en expansine, etc.). Ses extrémités sont pincées par deux mâchoires. D'un côté une vis micrométrique, dont le pas d'enroulement est contrôlé, exerce une traction uniaxiale sur l'échantillon, et de l'autre côté un capteur mesure la tension qui s'exerce. L'enregistrement de la déformation de l'organe soumis à une telle contrainte conduit à tracer un profil rhéologique qui permet d'approcher les modalités de la déformation des parois cellulaires, seuls constituants de l'échantillon.

Après une traction (figure ci-dessous), on enregistre une élongation partiellement réversible à l'arrêt de la contrainte : la déformation comprend une composante élastique (réversible) et une composante plastique (irréversible).

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 23, figure 23.3

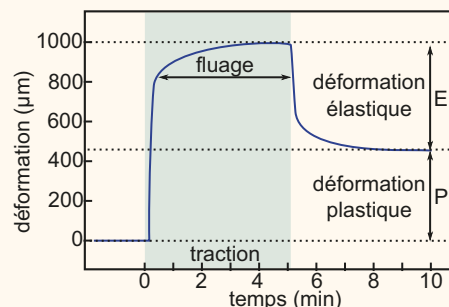
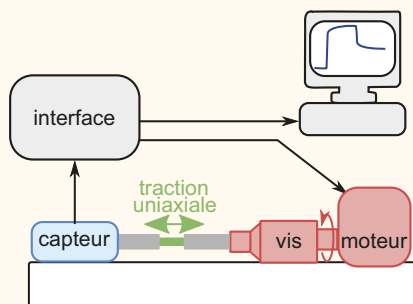


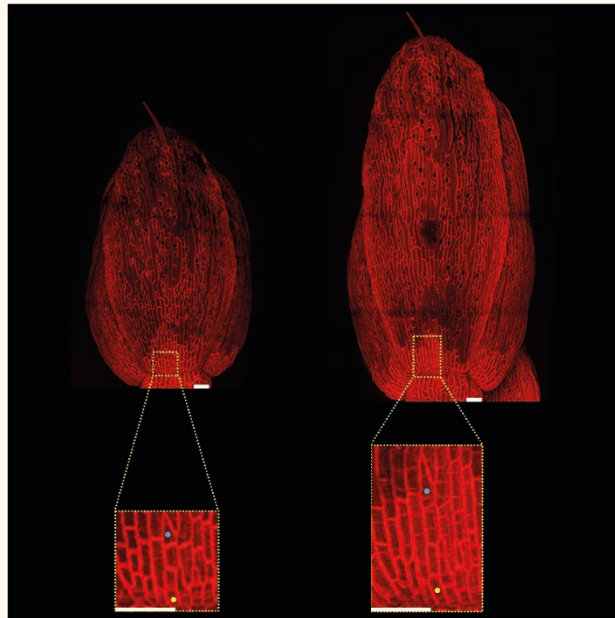
Schéma d'un extensomètre et exemple de résultats obtenus sur un fragment d'hypocotyle de 1 cm.

L'approche par microscopie confocale à fluorescence

On utilise des lignées transgéniques, dont les constituants pariétaux ou membranaires sont fluorescents, ce qui les rend repérables au cours du temps. L'observation se fait par microscopie confocale, une technique qui améliore la résolution du microscope photonique et permet une analyse tridimensionnelle des cellules lors de leur croissance.

- Les méthodes dynamiques suivent l'évolution *in vivo* de la forme des cellules et déterminent les axes d'allongement privilégiés lors de l'auxèse.

- Ces méthodes permettent de suivre *in vivo*, l'évolution de la géométrie des organes (végétatifs ou reproducteurs) à différents stades de leur développement et d'en comparer les dimensions et l'agencement des cellules.



Observation en microscopie confocale de la croissance d'un bourgeon floral et des cellules de l'épiderme.

(Photos de C. Mollier (ENS de Lyon) et A. Boudaoud (Ecole Polytechnique de Paris)). Les deux images ont été réalisées à 24 heures d'intervalle. Les membranes sont marquées en rouge. Les deux petits disques (jaune et bleu) repèrent les mêmes cellules sur les agrandissements. Cela permet de suivre le taux d'élongation cellulaire et l'orientation de l'allongement. Barres d'échelle : 50 μm .

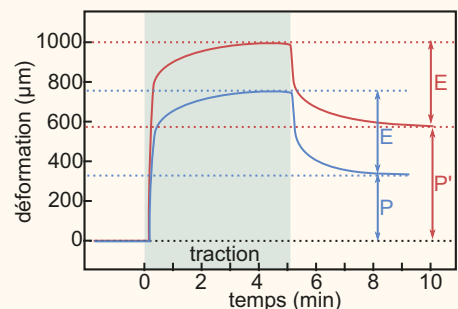
ZOOM 2

Les conséquences de l'acidification pariétale

L'auxèse est souvent qualifiée de « croissance acide ». En effet c'est l'acidification de la paroi, provoquée par l'auxine, qui en modifiant les propriétés rhéologiques autorise l'élongation cellulaire.

Augmentation de la plasticité pariétale

Des portions de coléoptiles, sujettes à une forte croissance lors de la germination des grains de blé, sont incubées dans un tampon renfermant ou pas de l'auxine. Leurs fantômes (échantillon traité de sorte à ne conserver que les parois) sont soumis à une traction puis à un relâchement ; les déformations élastique (E) et plastique (P) des parois sont déduites des enregistrements. On constate ainsi que le traitement auxinique augmente la déformation plastique de la paroi ($P' > P$) autorisant alors une plus grande élongation cellulaire.

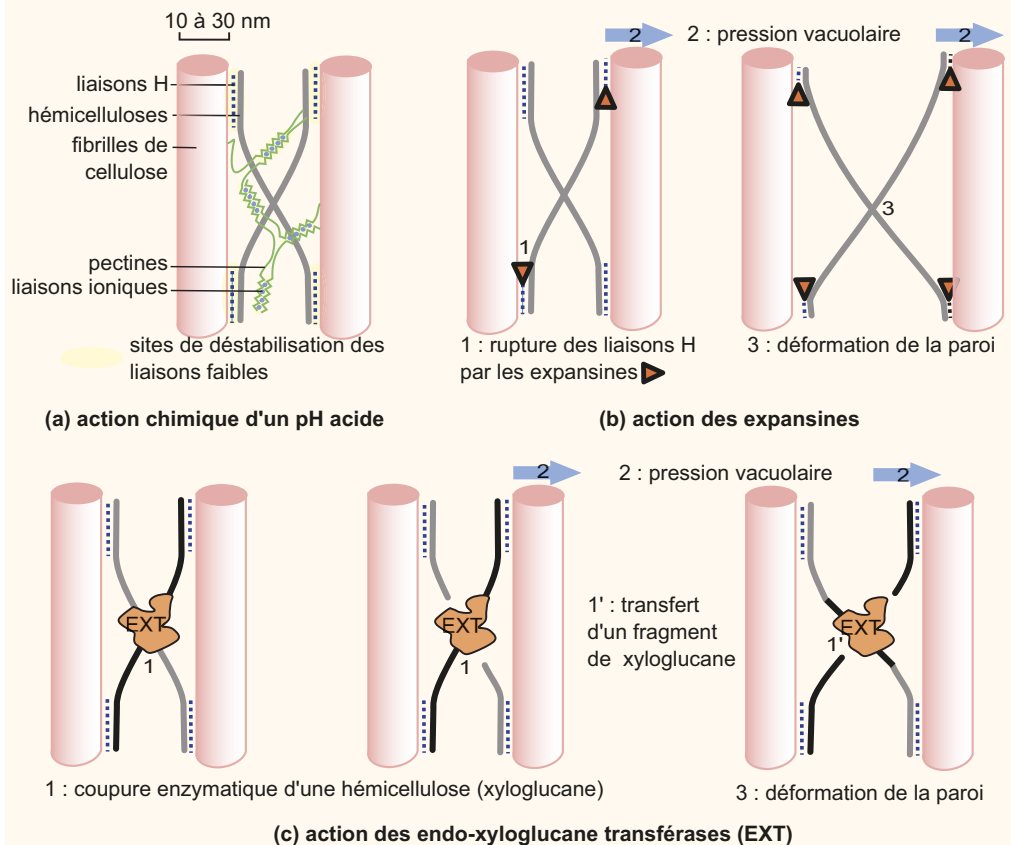


Déformation de coléoptiles imprégnés d'auxine (en rouge) ou non (en bleu).

Diminution de la cohésion des constituants pariétaux

L'augmentation de la plasticité pariétale résulte de 3 effets conjugués.

- Les protons injectés dans l'épaisseur de la paroi primaire (sous l'effet de l'auxine) modifient les **interactions faibles acido-labiles** (liaisons hydrogène, ioniques) qui existent entre les constituants cellulotiques, hémicellulosiques et pectiques. L'édifice plurimoléculaire pariétal est alors déstabilisé par la perte de sa cohésion structurale.
- L'acidification active des enzymes dont le pH optimum est de 4 à 5, comme les **endo-xyloglucanases** qui hydrolysent les hémicelluloses, formées de chaînes de xyloglucanes. Or ces molécules pontent les microfibrilles de cellulose qui se trouvent alors libres de pouvoir glisser les unes par rapport aux autres. Le pH acide active aussi les **endo-xyloglucanes transférases (EXT)** qui coupent et transfèrent des portions de xyloglycanes d'une chaîne donneuse à une chaîne receveuse, allongeant ainsi le pontage qui associe les microfibrilles. Ce dernier processus permet un glissement limité de la cellulose.
- Le pH acide recrute alors des **protéines non enzymatiques**, comme l'**expansine**, qui s'intercalent entre les microfibrilles de cellulose et les xyloglucanes de pontage. Cette insertion abaisse le niveau du pontage et accorde plus de liberté de glissement aux microfibrilles de cellulose.



Les mécanismes à l'origine de l'effet plastifiant d'un pH acide.

ZOOM 3

Le cambium et ses dérivées cellulaires

Les cellules initiales du cambium

Le cambium est constitué de 2 catégories de cellules appelées **initiales**. Les **initiales fusiformes** sont des cellules allongées de forme effilée, disposées dans le sens de la longueur de l'organe entre le liber et le bois. Les **initiales radiales**, petites cellules cubiques, s'agencent en amas entre ces cellules. Toutes ces cellules connaissent surtout des divisions **périclines** (90 % des divisions) qui se font selon un plan vertical tangentiel et donnent les futures cellules du bois et du liber. Les divisions dans un plan vertical radial (**anticiques**) assurent le renouvellement des initiales fusiformes et radiales lors de la croissance du périmètre cambial. Les divisions **transversales** se font selon un plan horizontal. Les cellules filles issues de ces divisions conservent leur capacité à se diviser.

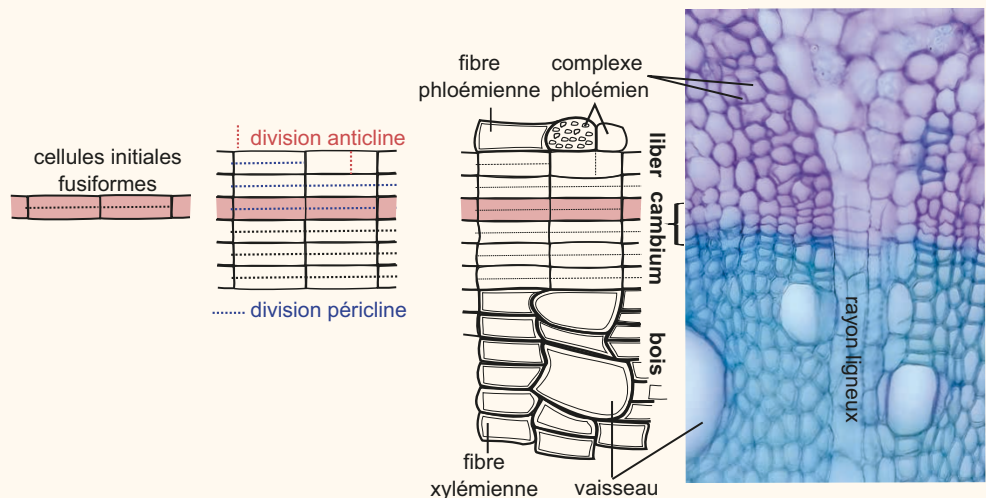
Les dérivés des initiales fusiformes

Du côté interne (xylémien), le cambium donne un nombre de cellules dérivées plus important que du côté externe (phloémien). En s'éloignant du cambium, ces cellules se différencient :

- soit en **fibres xylémiennes** pour l'essentiel ; ces cellules fibrillaires à paroi lignifiées et épaissies dont le contenu cytoplasmique a disparu assurent la fonction de soutien ;
- soit en **éléments conducteurs** dont les parois sont imperméabilisées par imprégnation de lignine et dont le contenu cytoplasmique disparaît pour laisser une lumière centrale. Il s'agit de vaisseaux parfaits chez qui les files de cellules formant l'élément conducteur perdent leurs cloisons transversales, ou de vaisseaux imparfaits dont les cloisons transversales persistent en partie.

Les dérivés externes qui s'éloignent du cambium se différencient :

- en **fibres phloémiennes** qui forment des massifs plus ou moins importants au sein du liber ;
- en **complexes phloémiens** constitués chacun d'un tube criblé et de cellules compagnes. Les tubes criblés sont formés d'alignement de cellules allongées dont les cloisons transversales sont « criblées » de perforations par lesquelles les cytoplasmes des cellules contiguës restent en continuité.



Mise en place des éléments du bois et du liber à partir du cambium (vue en coupe transversale).

Les dérivés des initiales radiales

Les cellules dérivées de ces initiales forment des rayons composés de cellules parenchymateuses alignées dans l'épaisseur du bois et du liber. Ces rayons libériens ou ligneux assurent la circulation des éléments nutritifs lors de transferts entre le xylème et le phloème.

ZOOM 4

La vernalisation et le contrôle épigénétique

Le signal de froid à l'origine de la vernalisation est perçu par les méristèmes végétatifs et les feuilles de la plante. Il active toute une série de réponses génétiques qui amènent à la reprogrammation du MAC en un méristème reproducteur.

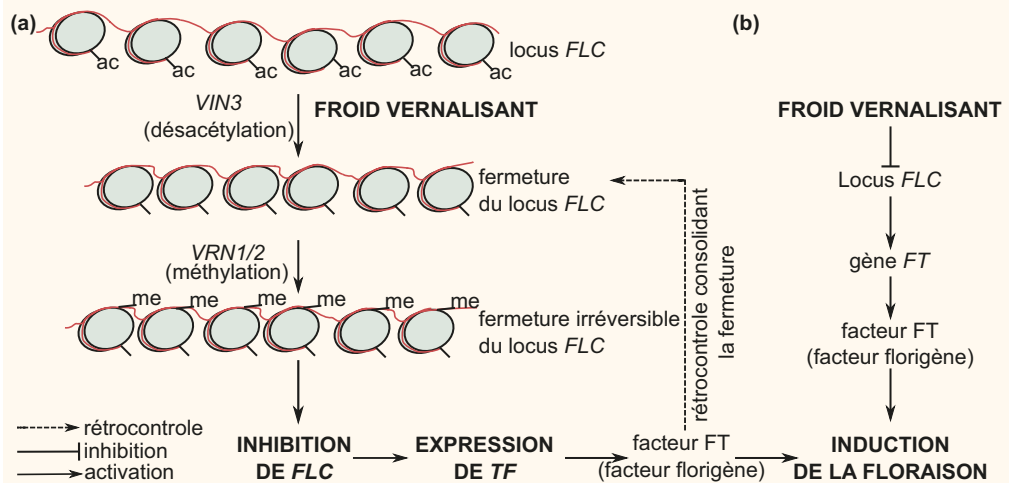
Inhibition de l'expression du gène *FLOWERING LOCUS C (FLC)*

Avant la vernalisation, l'expression du gène *FLC*, donne un facteur de transcription qui inhibe l'expression du gène *FT* codant l'hormone florigène. Le froid provoque une inactivation graduelle du locus *FLC*, la stabilisation de cette inactivation et l'arrêt définitif de l'expression de ce gène.

- Une période de froid de durée suffisante pour déclencher la vernalisation provoque l'expression du gène *VIN3* qui code une protéine à homéodomaine. La protéine *VIN3* participe à plusieurs complexes de remodelage de la chromatine et elle contribue à l'initiation de la répression du gène *FLC*, par désacétylation des histones.
- La stabilisation de cette répression, au-delà de la période de froid dépend de 2 autres protéines (*VRN1* et *VRN2*) qui induisent une triméthylation des lysines des histones. Ces modifications épigénétiques assurent une répression durable du gène *FLC* sur l'ensemble de la plante et notamment au niveau des méristèmes qui vont participer à la formation des pièces florales.

Levée d'inhibition de l'expression du gène *FLOWERING LOCUS T (FT)*

L'absence de l'expression de *FLC* par fermeture de la chromatine du locus autorise alors l'expression du gène *FT* dont le produit, le facteur florigène, induit le méristème vers une destinée florale. La protéine *FT* a aussi un effet de rétrocontrôle négatif sur l'expression du gène *FLC*.



Effet de la vernalisation sur l'expression de *FLC* (a) et cascade induisant la floraison (b).

ZOOM 5

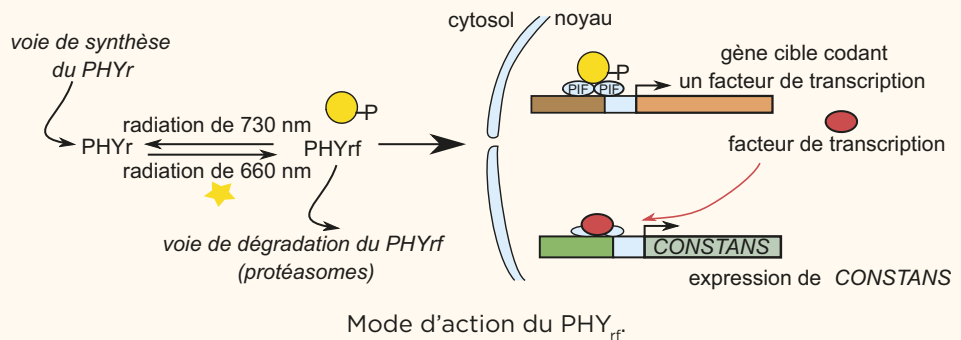
Les phytochromes et les cryptochromes

Certaines radiations de la lumière constituent des signaux environnementaux et non pas une source d'énergie comme lors de la photosynthèse. Ces signaux jouent un rôle important dans l'entraînement de l'horloge interne de la plante et dans le déclenchement de la floraison. Deux catégories de molécules sont mises en jeu dans l'absorption de ces radiations : les phytochromes et les cryptochromes.

Les phytochromes

Les phytochromes absorbent des radiations rouge clair (autour de 660 nm) et rouge sombre (autour de 730 nm). Chez *Arabidopsis thaliana*, il existe 5 phytochromes (A à E). Les phytochromes sont des dimères de chromoprotéines, où chaque unité est composée d'une partie protéique associée à une chaîne tétrapyrrolique, appelée chromophore. L'absorption des radiations rouges ($\lambda \approx 660$ nm) par le chromophore change sa conformation et modifie les propriétés du phytochrome ; celui-ci passe de la forme PHY_r à PHY_{rf} de manière réversible.

Le PHY_{rf} est la forme active et sa concentration est forte le jour car la richesse de la lumière en radiations de 660 nm par rapport au 730 nm favorise la photoconversion de PHY_r en PHY_{rf} ; ainsi 80 à 90 % des phytochromes sont sous la forme PHY_{rf} . La nuit la réversion enzymatique permet de rééquilibrer les deux formes. Le PHY_{rf} s'autophosphoryle et migre dans le noyau où il se lie à des protéines PIF (*Phytochrome Interaction Factors*). Ce complexe PHY_{rf} -PIF joue le rôle de facteur de transcription et se lie au site de régulation de gènes cibles ; il active notamment l'expression du gène *CONSTANS* dont le produit active à son tour l'expression du gène *FT* codant le florigène.



Les cryptochromes

Les cryptochromes, au nombre de 2 chez *Arabidopsis thaliana*, *CRY1* et *CRY2*, sont principalement des protéines nucléaires qui sont phosphorylées par les radiations bleues. Ils renferment des groupements capables d'absorber les radiations bleues. Les cryptochromes activent l'expression du gène *CONSTANS* et contribuent à l'entraînement de l'horloge circadienne par la lumière.

D'autres photorécepteurs, les **phototropines**, interviennent dans d'autres phénomènes contrôlés par la lumière chez les plantes (le phototropisme, le mouvement des chloroplastes).

ZOOM 6

Les gènes du développement floral

Les gènes du développement sont des gènes dont l'expression orchestre la construction des organes végétatifs et reproducteurs de la plante (et des animaux également). Les gènes du développement floral en contrôlent les différentes étapes, de l'initiation florale qui fait suite à la perception des signaux propices à la floraison, à l'organogenèse des pièces florales.

Les protéines codées par les gènes du développement floral

Les facteurs de transcription spécifiques, c'est-à-dire des protéines qui se lient à des séquences situées en amont de la zone d'initiation de la transcription des gènes cibles, sont codés par des gènes homéotiques ou non homéotiques.

- Les **gènes homéotiques** ont été identifiés lors de l'étude de transformations homéotiques qui correspondent à un changement de position d'un organe normalement constitué, à l'échelle de l'organisme ou au sein d'un appareil. Chez *Arabidopsis thaliana*, ont été isolés par exemple, des mutants dont les étamines sont remplacées par les pétales ou les carpelles par des sépales. Les gènes mutés (gènes de classe A, B, C, D, E) qui contrôlent l'identité des pièces florales codent pour des facteurs de transcription dont le domaine de fixation à l'ADN (homéodomäne) est codé par une séquence nucléotidique très conservée (homéoboîte), telle que la boîte MADS des gènes *API*, *AP3*, *PI*, *AG* et *SEP*. Ces gènes sont qualifiés de « gènes maîtres » parce qu'ils interviennent au sommet des cascades de régulation de l'expression génique.
- Les **gènes non homéotiques** (dont les mutations ne sont pas responsables d'homéoses) codent d'autres facteurs de transcription qui présentent aussi des domaines très conservés de fixation à l'ADN comme les doigts de zinc des protéines *FLC* ou *CO*.

Diverses autres protéines sont codées par des gènes de développement. Le gène *FT* code l'hormone florigène FT, protéine soluble qui circule *via* la sève élaborée dans l'ensemble de la plante. Son rôle n'est pas clairement défini mais il jouerait le rôle de co-activateur en se liant à un facteur de transcription FD. Les gènes *PHYA-E* et *CRY1-2* qui codent pour les phytochromes et cryptochromes *CRY1-2* permettent la réception des signaux lumineux et leur transduction en un signal intracellulaire.

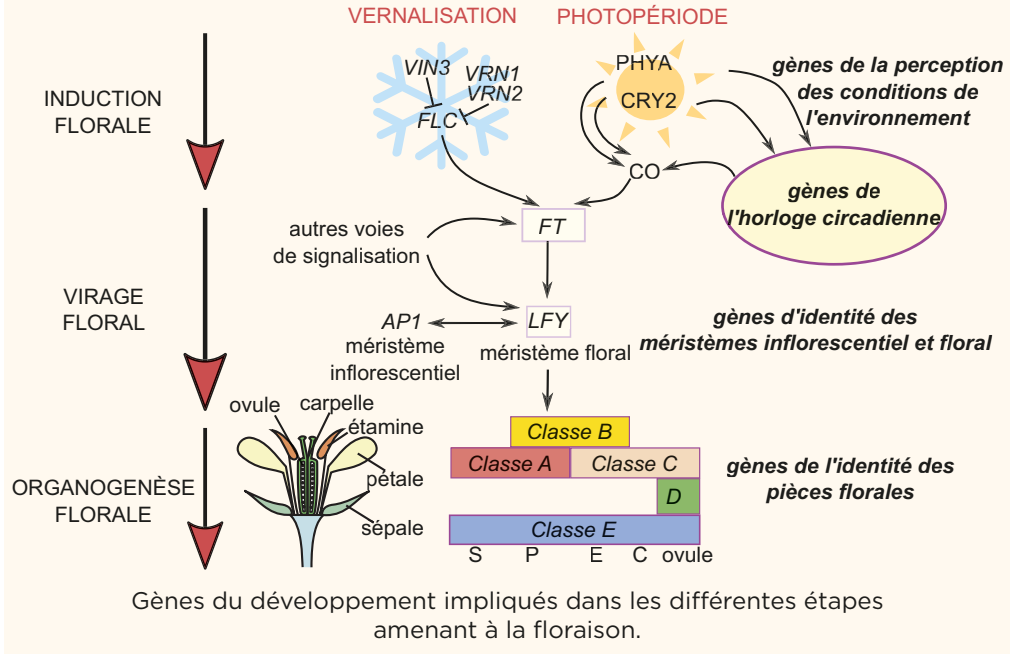
La chronologie d'intervention des gènes du développement floral

En fonction du stade du développement floral auquel ils interviennent, on peut distinguer différents types de gènes.

Les **gènes de chronologie de la floraison** contrôlent l'initiation florale.

- **Les gènes intervenant dans la perception** des conditions saisonnières de l'environnement que ce soit le froid vernalisant (*FLC*, *VIN3*, *VRN1/2*) ou la photopériode (*PHYA-E*, *CRY1-2*, *CO*). Sans que cela ait été développé dans ce chapitre, de très nombreux gènes autres que *CO* interviennent dans le fonctionnement de l'horloge interne.
- **Les gènes intégrateurs** de plusieurs signaux. Ainsi le gène *FT*, codant le florigène, est activé au niveau des apex caulinaires et des feuilles à la fois par la protéine *CO* contrôlée par les conditions photopériodiques, et par la vernalisation, ainsi que par divers signaux hormonaux.
- Les **gènes d'identité du méristème inflorescentiel et floral** commencent à s'exprimer lors du virage floral. Il s'agit aussi de gènes intégrateurs, comme le gène *LFY* dont l'expression est modulée par les produits des gènes *API* et *FT*.

- Les **gènes de l'identité des pièces florales** contrôlent l'organogenèse florale. Les gènes du système ABCDE contrôlent l'expression de très nombreux autres gènes : environ 25 gènes pour la construction des sépales et pétales, plus de 1 000 gènes pour celle des étamines et environ 250 pour la mise en place des carpelles.



Réviser

Résumé

L'appareil végétatif des angiospermes continue son développement pendant toute la vie de la plante. C'est une des réponses du végétal au mode de vie fixée. La formation des tissus et des organes végétatifs se fait à partir des méristèmes primaires et secondaires ; elle met en jeu la mèresse, l'auxèse et la différenciation.

La floraison correspond à une transformation profonde du méristème apical caulinaire en un méristème reproducteur. Elle se déroule en 4 étapes (l'initiation florale, le virage floral, l'organogenèse florale et la floraison au sens strict). Au cours de chacune de ces étapes s'expriment des gènes spécifiques dont certains sont des gènes homéotiques (comme les gènes des classes ABCDE).

Les conditions environnementales sont perçues et intégrées par le méristème apical caulinaire et les feuilles lors de l'initiation florale. Une période de froid ou une photopériode inductrice active l'expression des gènes d'identité du méristème reproducteur, soit directement, soit par le biais d'un messager chimique, le florigène, émis par les feuilles.

Ainsi le phénotype d'une plante est à la fois le résultat de processus évolutifs qui sélectionnent des caractères adaptatifs inscrits dans le génome de l'espèce, et celui de la plasticité individuelle, modulée par des modifications épigénomiques contrôlées par les conditions environnementales que connaît l'organisme.

Attention

- Distinguer la morphogenèse qui est la mise en place des organes et la croissance qui se limite à l'augmentation de la biomasse tissulaire lors de la mèresè et l'auxèse.
- Bien identifier le rôle des gènes et la fonction des protéines qu'ils codent ainsi que leur intervention dans la chronologie de la cascade d'activation.
- Envisager le phénotype comme le résultat du génotype : expression temporelle du génome mais également de l'épigénome.
- Comprendre que les caractères phénotypiques d'un organisme changent au cours du temps en fonction des conditions biotiques (interaction avec d'autres organismes) et abiotiques du milieu (paramètres saisonniers). Le phénotype est ainsi la résultante de l'effet du génotype, de l'environnement (voire de leurs interactions).

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 L'auxèse...
 - a. Se déroule au niveau des zones méristématiques.
 - b. Est le résultat de l'alcalinisation des parois.
 - c. Assure la croissance des organes.
 - d. Met en jeu des gibbérellines.
- 2 Les méristèmes secondaires...
 - a. Sont présents chez l'embryon.
 - b. Permettent la mise en place du port arborescent du frêne.
 - c. Fonctionnent toute l'année dans les régions tempérées.
 - d. Donnent des tissus dont les cellules sont alignées.
- 3 Les divisions cellulaires...
 - a. Ne se déroulent qu'au niveau des méristèmes lors du développement végétatif.
 - b. Celles du cambium assurent la croissance en épaisseur.
 - c. N'affectent pas le corpus des méristèmes caulinaires.
 - d. Donnent des cellules toujours identiques génétiquement au niveau des méristèmes.
- 4 Les cascades du contrôle de l'organogenèse florale...
 - a. Mettent en jeu des gènes contrôlés par des facteurs de transcription.
 - b. Sont activées par le froid hivernal qui contrôle l'expression du gène *CONSTANS*.
 - c. Mettent en jeu des signaux perçus par l'ensemble des organes de la plante.
 - d. Sollicitent des gènes homéotiques.

QCM à partir de documents

- 1 Par extensométrie, on étudie les modalités de la croissance de la paroi cellulaire d'hypocotyles de soja incubés dans une cuve renfermant un tampon, lors de différents traitements (figure 2.17).
Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles sont exactes ?
 - a. L'AIA augmente la vitesse d'élongation de l'hypocotyle.
 - b. L'élongation est un processus ne consommant pas d'ATP.
 - c. L'effet du vanadate sur l'élongation est irréversible.

- d. Le pH acide de 4,5 reproduit l'effet de l'AIA.
- e. La réponse de l'élongation à l'AIA se fait avec un temps de latence.
- f. La réponse à l'acidification est immédiate.
- g. Les vitesses d'élongation des organes traités sont lisibles directement sur ce graphe.

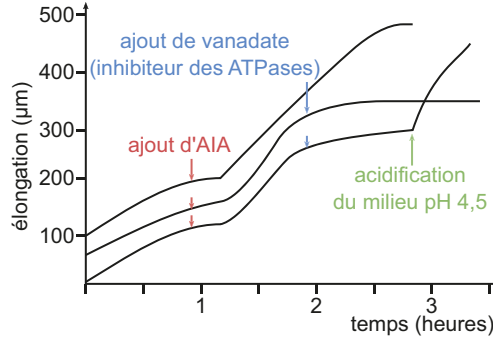


Figure 2.17 Mesure de l'élongation de portions excisées d'hypocotyle de soja.

- 2 La figure 2.18 montre l'expression du gène *VIN3* chez les souches sauvage et mutée *lhp1-4* pour différents traitements vernalisants.

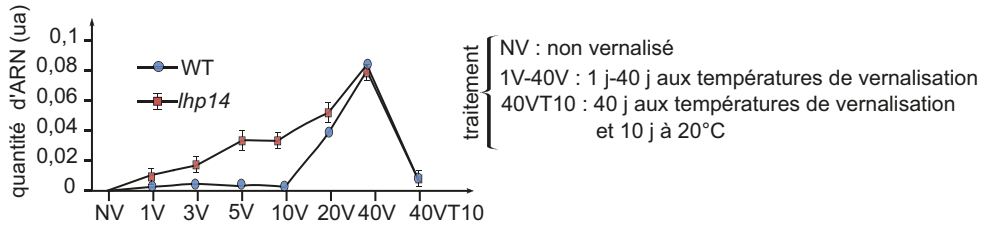


Figure 2.18 Quantité d'ARNm *VIN3* chez les souches sauvage et mutée *lhp1-4* pour des traitements vernalisants différents.

Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles sont exactes ?

- a. Les deux souches sont sensibles à la vernalisation et le gène *VIN3* atteint son expression maximale pour les mêmes conditions de vernalisation.
- b. Les résultats obtenus chez le mutant suggèrent que le produit du gène *LHP1-4* active le niveau de transcription de *VIN3*.
- c. La souche sauvage semble moins réactive à la durée de vernalisation.
- d. Le pic d'ARN *VIN3* est obtenu uniquement pour des traitements vernalisants longs.
- e. Le niveau d'expression de *VIN3* ne se maintient pas dans le temps.

Questions de synthèse courtes

Le méristème apical caulinaire et le développement de la tige feuillée.
Les angiospermes et la lumière.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

On étudie les modalités de l'expression du gène *FRIGIDA* (*FRI*) chez *Arabidopsis thaliana*. Pour cela on utilise une variété à floraison précoce, Columbia-0 (Col-0) qui présente des mutations récessives du gène *FRIGIDA* (*FRI*). Cette souche est modifiée pour donner deux lignées transgéniques Line3 et Line7, en introduisant chez Col-0 une construction *ProFRI:FRI-GFP*. Cela met l'ensemble du gène *GFP* (codant une protéine fluorescente verte) et du gène *FRI* sous le contrôle du promoteur de *FRI* qui est activé par le froid.

- 1 a. Proposez une hypothèse afin d'expliquer la précocité de la floraison chez Col-0.
- b. Expliquez quel est l'intérêt de réaliser la construction *Pro-FRI:FRI-GFP* et de l'insérer dans la lignée Col-0.
- c. Interprétez les résultats du western blot de la figure 2.19a.

Les phénotypes des lignées Col-0, Line3 et Line7 élevées sous des jours longs (16 heures de lumière et 8 heures de nuit) sans vernalisation (NV) et avec 21 jours de vernalisation (21DV) sont étudiés.

- 2 Analysez les clichés de la figure 2.19b, et, en reliant ces observations aux résultats précédents, interprétez-les.

Le nombre de feuilles de la rosette durant ce traitement est présenté sur la figure 2.19c, là aussi sans vernalisation ou avec vernalisation de 21 jours.

- 3 Analysez et interprétez ces résultats.
- 4 À partir des interprétations de ces documents, proposez un schéma bilan des mécanismes aboutissant à la floraison pour les lignées Col-0 et transgéniques.

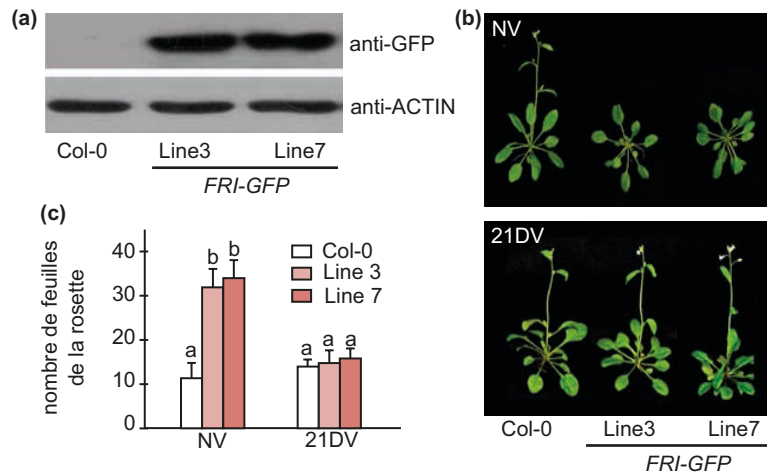


Figure 2.19 Comparaison des réponses des lignées Col(0), L3 et L7.

(a) Western blot de la protéine FRI-GFP chez Col(0) et Line3 et Line7. (b) Phénotype des trois lignées en l'absence de vernalisation et au bout de 21 jours de vernalisation. (c) Nombre de feuilles constitutives des rosettes en fonction des conditions de traitement ; les lettres a et b désignent des valeurs statistiquement différentes.

(D'après *Proteasome-Mediated Degradation of FRIGIDA Modulates Flowering Time in Arabidopsis during Vernalization*, Xiangyang Hu, 2014, DOI: 10.1105/tpc.114.132738)

Développement des angiospermes et anatomie des structures secondaires

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Identification des zones de croissance apicale
- 2 Identification des unités annuelles et estimation de la croissance caulinaire
- 3 Identification des tissus secondaires

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 5

INTRODUCTION

L'appareil végétatif des angiospermes présente une polarité apico-basale : tige feuillée déployée dans l'atmosphère et racines ancrées dans le sol.

La croissance végétative permet à la plante, en étalant et élevant les organes de coloniser le milieu de vie, compensant ainsi l'immobilité. Ce développement met en jeu des zones particulières de la plante : les méristèmes, les zones d'allongement et celles de différenciation des cellules.

- ➔ Où sont les zones qui participent à la construction de l'appareil végétatif ?
- ➔ Comment se manifeste la croissance à l'échelle de la tige et des tissus ?
- ➔ Quelles sont les caractéristiques des tissus secondaires mis en place lors de la croissance en épaisseur ?

1 Identification des zones de croissance apicale

L'observation de l'appareil végétatif d'une angiosperme herbacée dicotylédone (comme la mercuriale) permet d'identifier les zones de développement à l'extrémité de la tige et de la racine.

- En position apicale se trouvent les zones de divisions actives, que sont les **méristèmes apicaux primaires**. Ces derniers sont localisés dans les bourgeons terminaux et axillaires (**méristème apical caulinaire** ; MAC) (figure TP1.1a et b) ou juste sous la coiffe de la racine (**méristème apical racinaire** ; MAR) (figure TP1.1a et c).
- En position sub-apicale par rapport aux zones méristématiques, se situent des zones de grandissement cellulaire : entre le MAR et la zone pilifère dans la racine ; sous le MAC et à la base des organes caulinaires en développement.

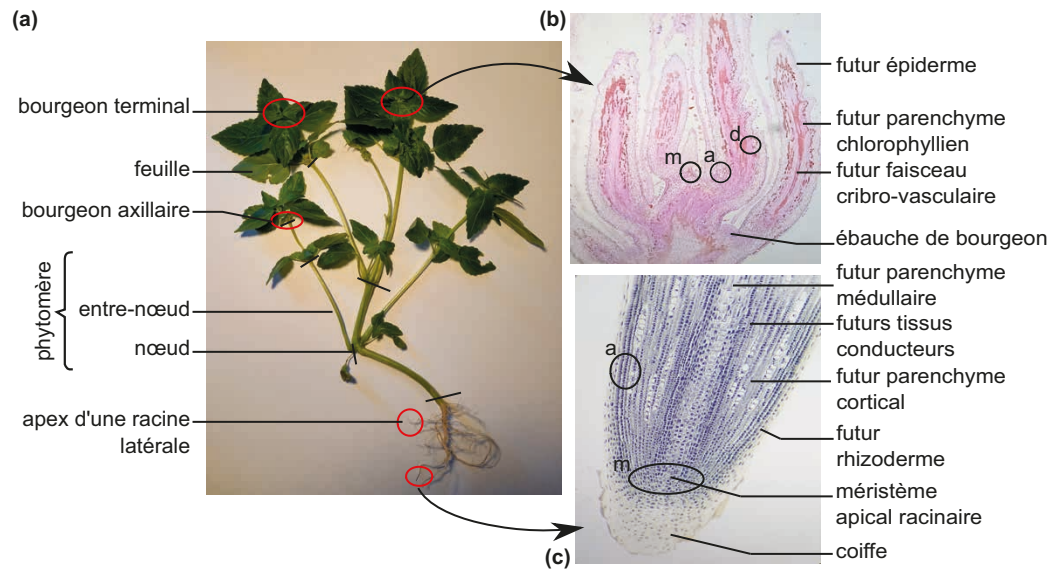


Figure TP1.1 Localisation des zones de développement et de croissance de l'appareil végétatif de la mercuriale (*Mercurialis annua*). (b) Localisation des zones méristématiques m, d'auxèse a et de différenciation d au niveau d'un bourgeon végétatif (×400). (c) Localisation des zones fonctionnelles (m : mèrese et (a : auxèse) au niveau de la partie terminale de la racine (×400).

Sur des coupes de portions jeunes de tiges et de racines (figure TP1.2) dont les noyaux sont spécifiquement colorés, les cellules en division se repèrent à leur forme cubique, à leur fort rapport nucléoplasmique et à la présence d'étapes de la mitose. Ces observations microscopiques mettent également en évidence l'allongement des cellules au niveau de la zone glabre à quelques centimètres du méristème primaire. En même temps elles commencent leur différenciation donnant des tissus qui peuvent être identifiés sur les coupes (poils absorbants, parenchyme cortical).

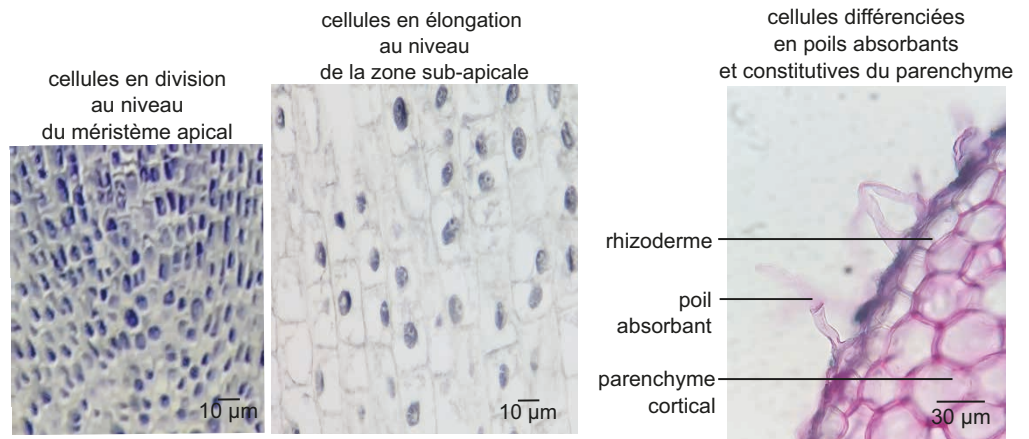


Figure TP1.2 Caractéristiques de cellules de la racine. (a) Zone méristématique à l'apex ; (b) auxèse au niveau de la zone glabre ; (c) zone corticale.

2

Identification des unités annuelles et estimation de la croissance caulinare

Lors de l'observation d'une tige lignifiée dont le cycle de développement est pluriannuel (espèce vivace), comme le frêne (*Fraxinus excelsior*) de la [figure TP1.3](#), on peut chercher à repérer les structures suivantes.

- Les **phytomères** formés chacun par un nœud qui porte une ou des feuilles associées à un ou des bourgeons axillaires, et un entre-nœud.
- Les **bourgeons terminaux** au sommet de chaque axe principal et les **bourgeons axillaires** en position latérale. Sur un rameau récolté en hiver, les bourgeons sont les unités qui croîtront l'année suivante. Ils sont entourés par des écailles protectrices avec en leur centre des ébauches foliaires ou préfoliations, disposées autour de l'apex méristématique d'une tige miniature ([figure TP1.3b](#)). Lors du débourrement, au printemps suivant, la tige s'allonge et met en place une nouvelle unité annuelle.
- Les **unités annuelles** sont délimitées par les cicatrices en anneau laissées lors de la chute des écailles du bourgeon qui a permis la reprise végétative au printemps. Elles se distinguent les unes des autres par leur diamètre, leur rigidité et la couleur des tissus de revêtement ([figure TP1.3a](#)).

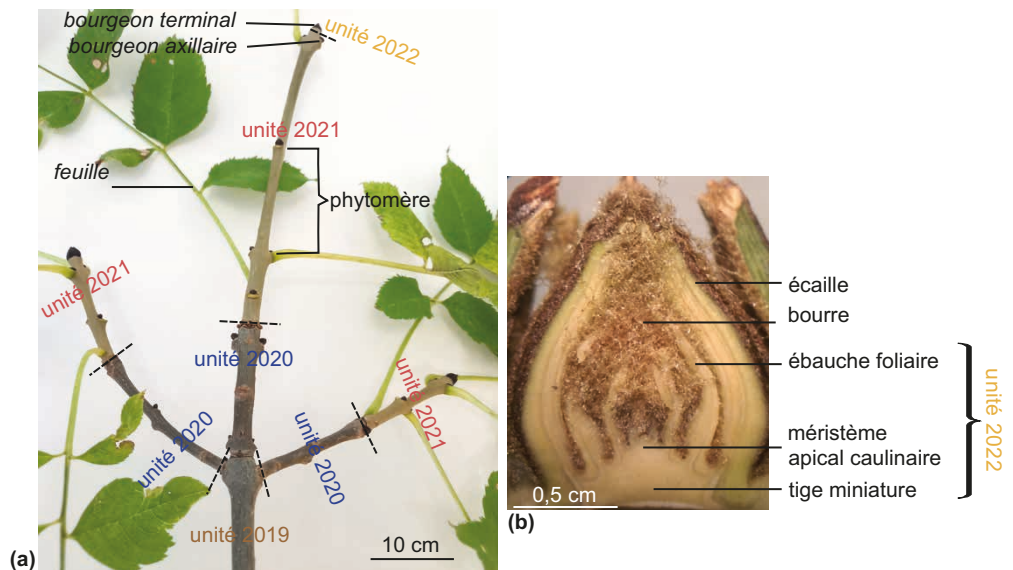


Figure TP1.3 (a) Partie d'un rameau montrant la croissance avec les unités des années passées ; **(b)** bourgeon végétatif avec l'unité miniature de l'année à venir (x10).

Il est possible d'estimer la croissance annuelle, pour cela il faut mesurer la longueur des unités annuelles successives à l'aide d'un double décimètre et leur diamètre avec un pied à coulisse.

Le graphe de la [figure TP1.4](#) est construit à partir de l'échantillon adjacent. Les mesures du diamètre montrent que la vitesse de croissance est constante. De même la vitesse de croissance en longueur est globalement constante mais 2016 montre un ralentissement. Les mesures réalisées sur d'autres rameaux confirment cette diminution de la vitesse de la croissance sur l'ensemble de la plante. Alors sa cause, potentiellement multifactorielle, pourrait être recherchée dans des conditions météorologiques ou des pathologies ayant affecté le frêne cette année-là.

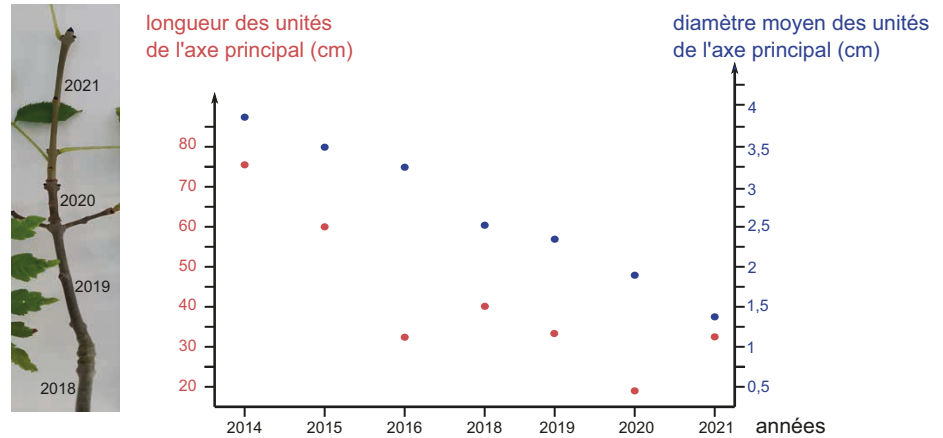


Figure TP1.4 Croissance caulinaire du frêne exprimée par la longueur et le diamètre des unités annuelles.

3 Identification des tissus secondaires

La croissance en diamètre des organes végétatifs de nombreuses dicotylédones s'accompagne de la mise en place de **tissus secondaires**, reconnaissables à l'alignement radial de leurs cellules. Le bois et le liber, sont produits par le **cambium** qui est un méristème secondaire. Après coloration au carmino-vert, le bois composé de cellules dont les parois sont lignifiées, est coloré en vert, et le liber avec des parois pectocellulosiques, en rose. Le cambium apparaît sous la forme d'une ou de quelques assises cellulaires à paroi pectocellulosique entre le liber et le bois.

La comparaison entre la structure d'une racine jeune et d'une racine âgée permet d'identifier les tissus secondaires néoformés intercalés dans les tissus primaires (figure TP1.5). On comprend ainsi les modalités de la croissance en épaisseur des dicotylédones.

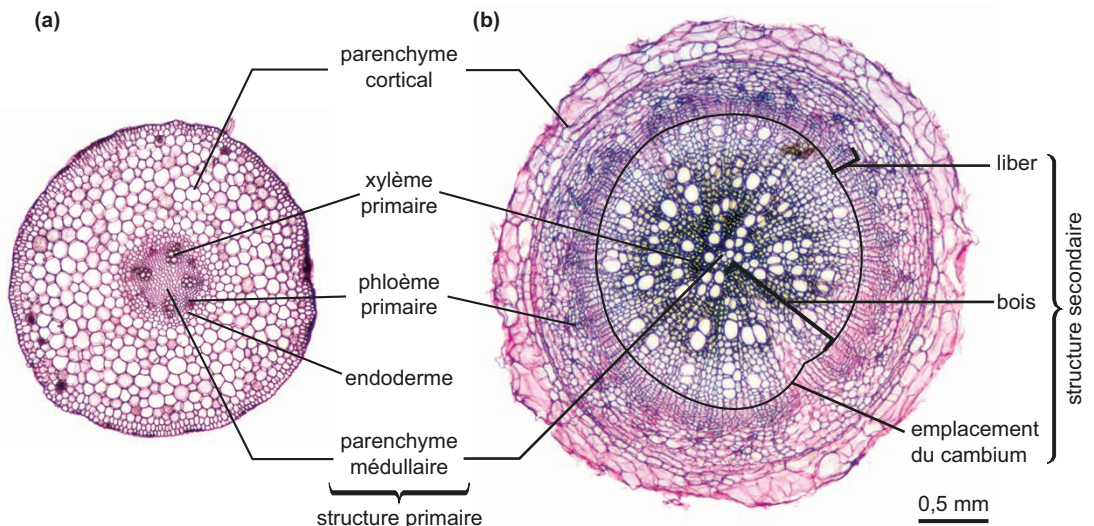


Figure TP1.5 Comparaison de la structure primaire (a) et secondaire (b) de la racine de mercuriale montrant la croissance en épaisseur et la mise en place des tissus secondaires ($\times 40$).

La coupe de la [figure TP1.6](#), montre le **suber** (ou liège), un autre tissu secondaire, protecteur ; il est repérable à sa position externe et à sa couleur brune. Sa mise en place accompagne la croissance en épaisseur et assure le maintien d'un tissu protecteur autour de l'organe qui croît de l'intérieur. Les **méristèmes secondaires** (cambium ou phellogène) sont formés par des cellules aplaties qui se divisent tangentiellement. Le cambium se situe à la limite du bois (vert) et du liber (rose) ; le phellogène juste sous la couche de liège (brun-vert).

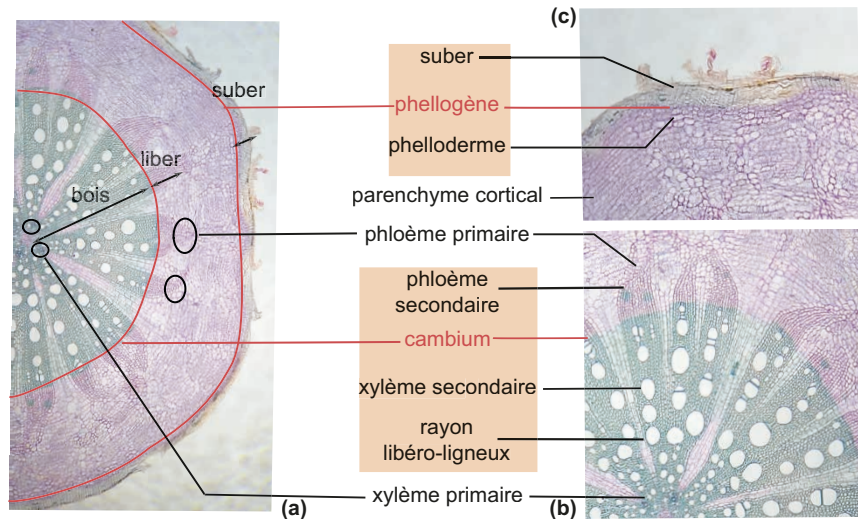


Figure TP1.6 Coupe transversale de racine de vigne.

(a) Localisation des tissus secondaires (encadrés) ; (b) détail du phellogène et des tissus secondaires dérivés ; (c) détail du cambium et des tissus conducteurs secondaires.

L'observation de la coupe transversale d'un rameau ligneux, comme le tronc de chêne de la [figure TP1.7](#), montre des unités annuelles concentriques, ou **cernes**.

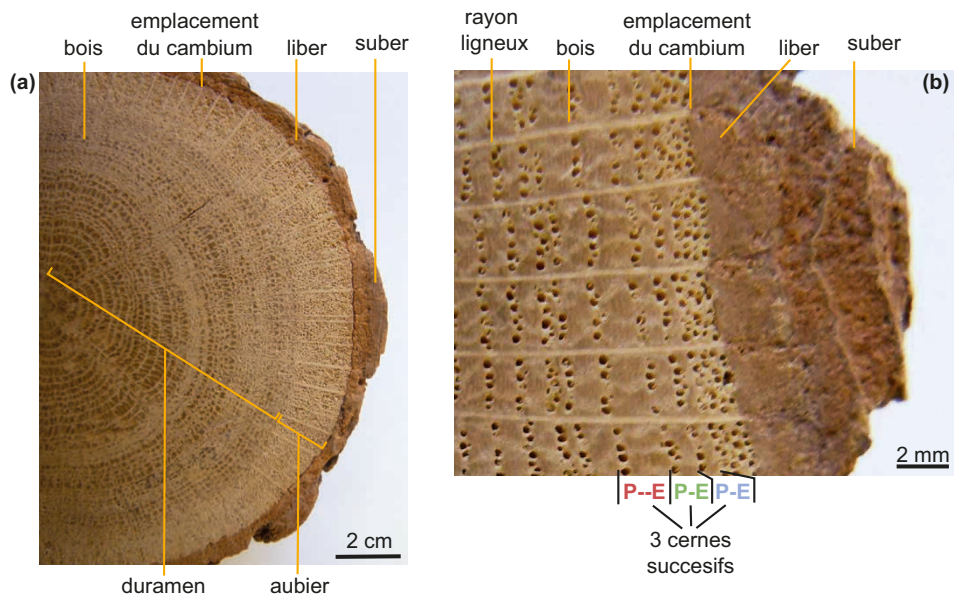


Figure TP1.7 Croissance pluriannuelle et rythme saisonnier dans le bois d'un tronc de chêne.

P : bois de printemps (ou bois initial) ; E : bois d'été (ou bois final).

Chacun est composé de **bois de printemps** (ou bois initial) aéré, riche en vaisseaux de large diamètre et pauvre en fibres, et de **bois d'été** (ou bois final) dense, riche en fibres et pauvre en vaisseaux conducteurs (figure TP1.18). Ces tissus sont associés à des rayons ligneux (parenchyme issu du cambium) bien visibles dans le bois. Le fonctionnement du cambium est rythmé par les conditions saisonnières.

Le duramen, bois plus âgé dont les vaisseaux ne sont pas non fonctionnels assure la seule fonction de soutien. Il est plus sombre car imprégné de tannins, ce qui le distingue de l'aubier (bois fonctionnel conducteur de la sève brute).

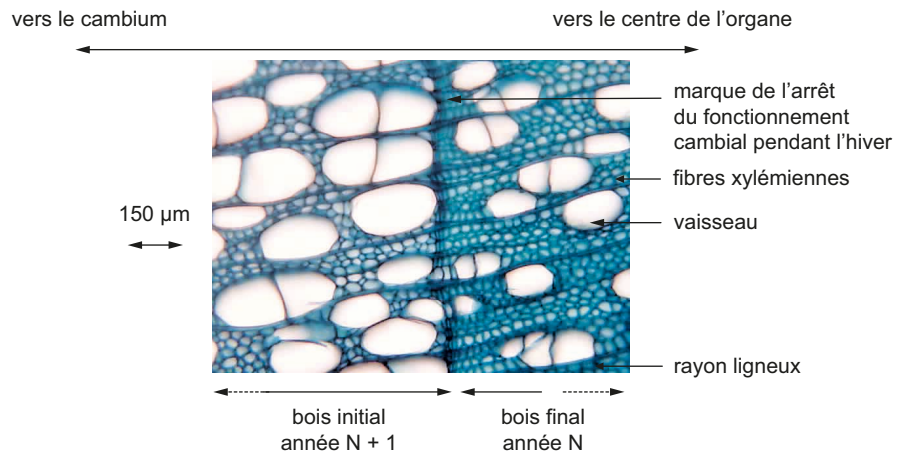


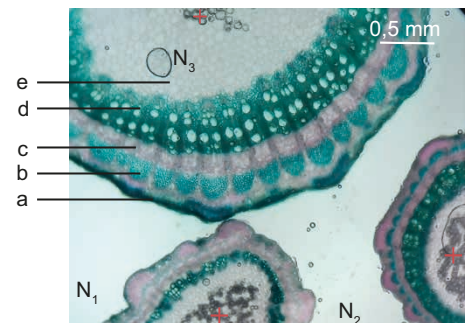
Figure TP1.8 Observation microscopique de la succession des bois de printemps et d'été sur une coupe transversale.

S'entraîner

Sujet sur documents

- 1 Identifiez les tissus légendés (a-e) de la coupe N3 de la figure TP1.9.
- 2 Repérez le cambium sur ces trois coupes, comparez les épaisseurs des tissus secondaires issus de cette assise et concluez
- 3 Réalisez un schéma d'interprétation de la coupe N3 en utilisant les figurés conventionnels.
- 4 Interprétez les différences observables entre les trois niveaux.
- 5 Calculez les valeurs des diamètres de N1, N2 et N3. Les croix rouges représentent approximativement l'axe de l'organe.

Figure TP1.9 Coupes transversales d'une tige de vigne à trois niveaux différents d'un entre-nœud séparés de 2 cm (coloration au carmino-vert).



Adaptations morpho-anatomiques liées aux conditions des milieux sec ou aquatique

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Adaptations des végétaux des milieux secs
- 2 Adaptations des végétaux des milieux aquatiques

INTRODUCTION

Les adaptations résultent de la sélection de caractères morpho-anatomiques, physiologiques et du cycle de développement. Elles permettent aux populations de vivre dans un environnement donné mieux que sans ces adaptations et mieux que dans un autre environnement. Les angiospermes présentent des adaptations leur permettant d'occuper les milieux secs et aquatiques dont les contraintes sont très différentes. Ces caractéristiques morphologiques et anatomiques sont facilement identifiables lors de l'observation des organes végétatifs.

→ Quelles sont les caractéristiques adaptatives retenues par ces deux milieux de vie ?

1 Adaptations des végétaux des milieux secs

Les **xérophytes** sont capables de vivre dans des milieux secs où l'eau du sol est peu présente et où souvent, les conditions atmosphériques sont desséchantes. Outre un appareil racinaire très développé (non étudié dans ce TP), ces organismes possèdent de nombreuses adaptations qui concourent à maintenir leur équilibre hydrique. On distingue deux types de xérophytes : les **sclérophytes** (*scleros* = dur) présentent notamment des organes riches en tissus lignifiés et les **malacophytes** (*malacos* = mou) dont les organes charnus mettent l'eau en réserve.

1.1 Limitation des pertes hydriques

L'étude macroscopique et microscopique des organes aériens, les plus exposés à la déshydratation, montre différentes adaptations.

a) Adaptation par le port

L'analyse d'une photographie de végétaux des milieux secs permet d'identifier des ports **en boules** ou **en rosettes** qui limitent les pertes hydriques.

- Les espèces en boule comme la lavande, le pittosporum, exposent la face supérieure de leur feuillage, sans stomates, à l'air renouvelé par le vent, alors que les faces inférieures stomatifères sont orientées vers le centre du végétal dont l'atmosphère plus humide autorise les échanges gazeux sans pertes hydriques excessives.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 10, § 2.3.

- Les espèces en rosette, comme la giroflée des dunes, développent des tiges très courtes de telle sorte que les feuilles sont disposées de manière rayonnante et plaquées à la surface du sol. Ainsi, la plante est moins exposée au vent et cette disposition est favorable à la collecte de la rosée. Le port en rosette s'observe chez des plantes de position systématique différente, aussi bien chez les sclérophytes que chez les malacophytes, ce qui constitue une **convergence évolutive**.

Il existe aussi des adaptations physiologiques comme la photosynthèse en C4 qui permet de réaliser la réduction du CO₂ à partir d'une atmosphère dont la pression partielle en ce gaz est faible (conditions qui résultent d'une fermeture prolongée des stomates).

b) Réduction de la surface foliaire

L'observation de la tige de la « plante crayon » montre des petites feuilles déshydratées qui finissent par tomber, ne laissant que des stipules sclérifiées et épineux. Il s'agit d'une espèce **aphylle** chez qui la transpiration foliaire est nulle (figure TP2.1a et b). La photosynthèse est alors déléguée aux tiges chlorophylliennes. De nombreuses autres xérophytes manifestent une **microphyllie**, qui correspond à la réduction de la taille des feuilles comme chez la lavande et le romarin (figure TP2.1c).

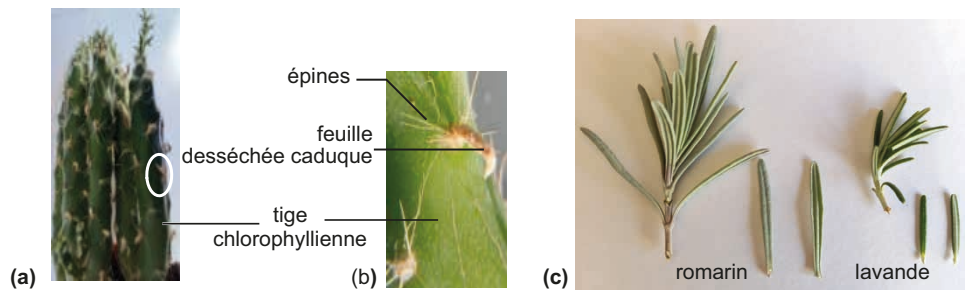


Figure TP2.1 Réduction de la surface foliaire : plante crayon.

(a) Tige ; (b) détail de feuilles et d'épines ; (c) feuilles de lavande et de romarin.

La réduction des surfaces foliaires peut être combinée à la **courbure** de la feuille soit de manière native comme pour la lavande et le romarin (figure TP2.3a et b), soit de manière modulable en fonction des conditions climatiques, comme pour la feuille d'oyat. Pour cette dernière, le niveau de turgescence des **cellules bulliformes** détermine l'importance du repliement de la feuille ménageant une micro-atmosphère humide à proximité des stomates et limitant ainsi les pertes hydriques lorsque les conditions hydriques deviennent difficiles (figure TP2.2a et b).

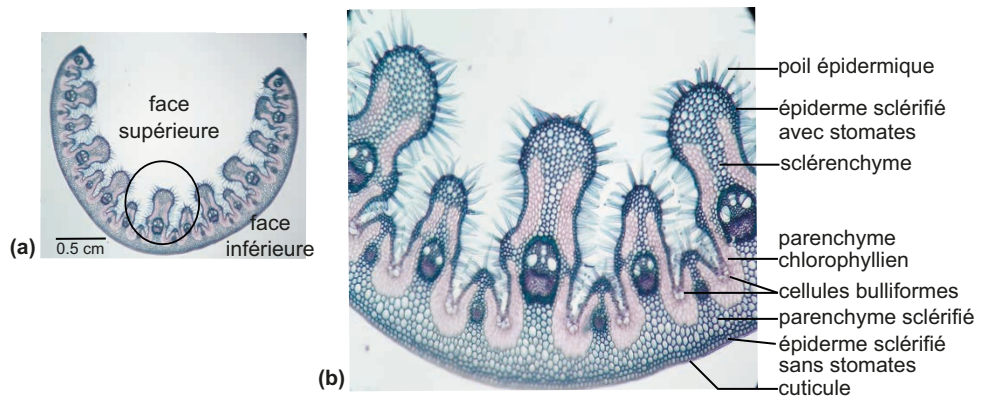


Figure TP2.2 Coupe transversale de la feuille d'oyat.

(a) Vue d'ensemble (x40) (b) détail (x100).

c) La protection des zones transpirantes

L'épiderme des feuilles et des tiges des xérophytes présente une **cuticule épaisse** qui limite la transpiration au niveau des stomates. Ceux-ci sont fréquemment localisés uniquement sur la face inférieure moins exposée aux conditions déshydratantes.

Parfois, des **poils** piègent une couche d'air faiblement renouvelée, limitant encore l'exposition directe des stomates à l'air asséchant (figure TP2.3).

Chez le laurier, des **cryptes pilifères** repérables sur la face inférieure de la feuille concentrent les stomates (figure TP2.4a et b).

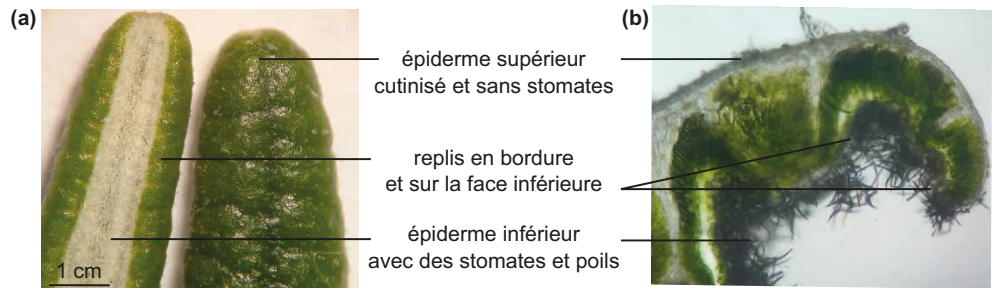


Figure TP2.3 Feuille de romarin.

(a) Observation à la loupe des faces inférieure et supérieure (×20) ;
(b) coupe transversale (×400).

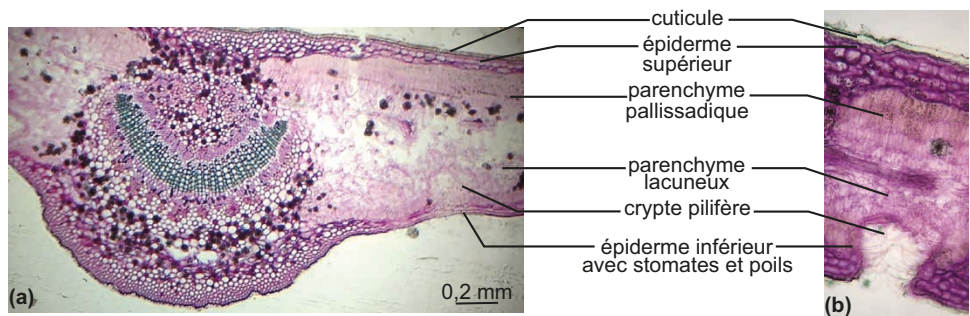


Figure TP2.4 Feuille de laurier-rose.

(a) Coupe transversale (×40) ; (b) détail d'une crypte pilifère (×400).

1.2 Mise en réserve de l'eau

- Les malacophytes, **plantes grasses** ou **succulentes** (aloès, cactus, euphorbes) mettent en réserve de l'eau à l'intérieur d'un **parenchyme aquifère** qui donne un aspect caractéristique à ces plantes (figure TP2.5a). L'observation de la coupe fraîche d'une tige ou feuille permet d'identifier ce tissu composé de grandes cellules translucides à parois fines. L'eau est stockée dans les vacuoles où elle est retenue par des composés organiques hydrophiles (figure TP2.5b).

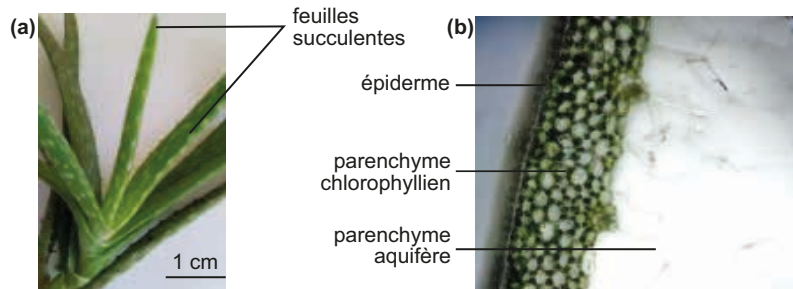


Figure TP2.5 (a) Morphologie des feuilles d'aloès ; (b) coupe fraîche d'une feuille (×40).

2 Adaptations des végétaux des milieux aquatiques

Certaines angiospermes, ou **hydrophytes**, vivent en milieu aquatique, immergées complètement (élodée du Canada) ou partiellement (jonc). Les paramètres de l'environnement aquatique sont contraignants ; ainsi la faible solubilité rend l'oxygénation des tissus plus difficile, le gradient de potentiel hydrique favorise l'entrée de l'eau dans l'organisme. En outre ces conditions autorisent l'absence de protections à la surface des organes et celle des tissus de soutien.

Une coupe d'une tige de myriophylle, plante invasive et en partie immergées, illustre certaines des adaptations des hydrophytes (figure TP2.6).

Un parenchyme aérifère, ou **aérenchyme**, montre de grandes lacunes remplies de gaz disponibles pour les échanges respiratoires et photosynthétiques ; il favorise aussi la flottaison des tiges, exposant alors les feuilles à la lumière. Les organes ne renferment pas de tissus de soutien. L'épiderme est **dépourvu de cuticule** avec peu ou pas de stomates car les échanges gazeux se font directement à travers les cellules de l'épiderme.

La **vascularisation est réduite** ; les cellules s'approvisionnent directement à travers l'épiderme et la circulation des sèves est modeste.

Les conséquences de l'eau sur l'installation du phénotype sont illustrées avec l'exemple de la feuille de nymphéa, chez qui les réponses adaptatives au milieu aquatique sont sur la face en contact avec l'eau alors que la face supérieure orientée vers l'atmosphère présente une organisation typiquement aérienne (figure TP2.7).

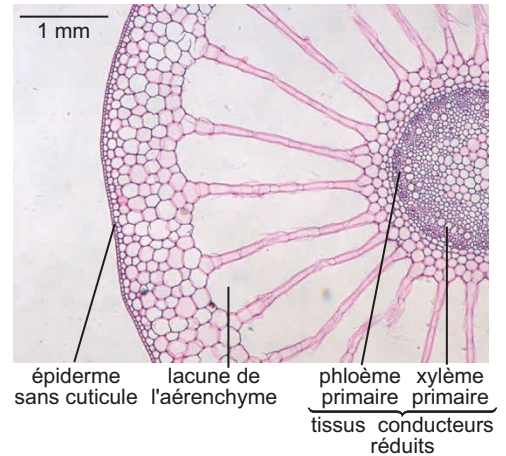


Figure TP2.6 Coupe transversale de la tige de myriophylle.

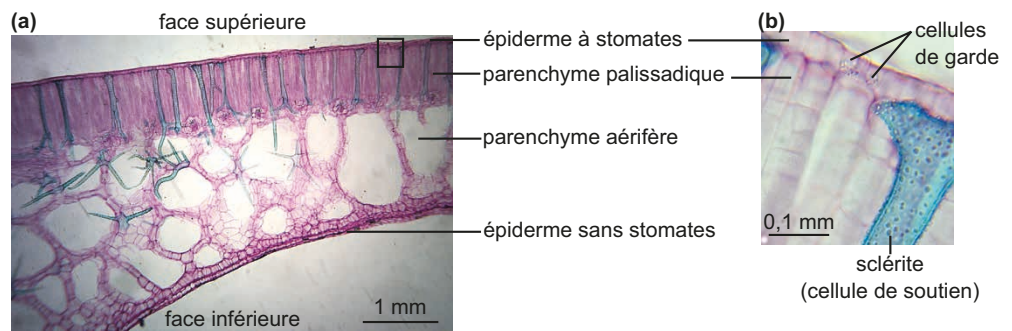


Figure TP2.7 Coupe transversale de la feuille de nymphéa (x40).